



**CLARA LUZ BRAGA SANT'ANNA**

**“MODELANDO A EXPANSÃO DA GRAMÍNEA  
INVASORA *BRACHIARIA* SPP. EM UMA UNIDADE DE  
CONSERVAÇÃO”**

**CAMPINAS**

**2013**





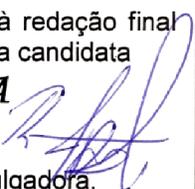
# UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**CLARA LUZ BRAGA SANT'ANNA**

**MODELANDO A EXPANSÃO DA GRAMÍNEA INVASORA *BRACHIARIA* SPP. EM UMA UNIDADE DE CONSERVAÇÃO**

Este exemplar corresponde à redação final da Dissertação defendida pela candidata  
**CLARA LUZ BRAGA**  
**SANT'ANNA**  
e aprovada pela Comissão Julgadora.



Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da UNICAMP para obtenção do Título de Mestra em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Rafael Dias Loyola

CAMPINAS  
2013

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas  
Biblioteca do Instituto de Biologia  
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Sa59m Sant'Anna, Clara Luz Braga, 1985-  
Modelando a expansão da gramínea invasora *Brachiaria* spp. em uma unidade de conservação / Clara Luz Braga Sant'Anna. – Campinas, SP : [s.n.], 2013.

Orientador: Rafael Dias Loyola.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Autômato celular. 2. Bioinvasão. 3. Cerrados. 4. Capim-braquiaria. 5. Parque Nacional das Emas (GO). I. Loyola, Rafael Dias. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em outro idioma:** Modeling the expansion of invasive grass *Brachiaria* spp. in a protected area

**Palavras-chave em inglês:**

Cellular automata

Bioinvasions

Cerrados

*Brachiaria*

Emas National Park (Brazil)

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Mestra em Ecologia

**Banca examinadora:**

Rafael Dias Loyola [Orientador]

Flavio Antonio Maes dos Santos

Paulo de Marco Junior

**Data de defesa:** 28-08-2013

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia

Campinas, 28 de agosto de 2013

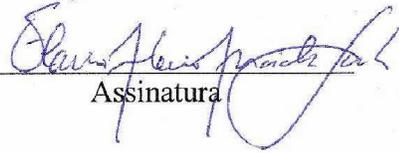
**BANCA EXAMINADORA**

Prof. Dr. Rafael Dias Loyola (orientador)



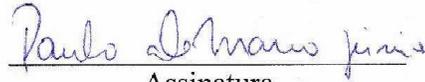
Assinatura

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës Dos Santos



Assinatura

Prof. Dr. Paulo De Marco Junior



Assinatura

Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado

---

Assinatura

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

---

Assinatura

## RESUMO

O processo de invasão biológica por espécies exóticas pode levar a substituição de espécies nativas. Este processo é crítico quando ocorre no interior de Unidades de Conservação (UC). Para entender a dinâmica de invasão e expansão das espécies invasoras é necessário levar em conta as características da espécie invasora associadas às características abióticas e bióticas dos ecossistemas invadidos, o fator temporal e mecanismos específicos a cada sistema. Estudamos através de análises exploratórias e modelos de simulação em Autômato Celular, o processo de expansão da *Brachiaria* spp. no Parque Nacional das Emas (Parna Emas), uma das mais importantes Unidades de Conservação do Cerrado. Utilizamos dados da distribuição espaço-temporal da gramínea dos anos de 2002 e 2012, em 80 Km das estradas internas do parque (25% das estradas) para associar a expansão às variáveis ambientais: distância relativa à margem das estradas internas do parque, categoria de zoneamento, tipo de fitofisionomia de Cerrado e declividade. Os fatores ambientais mais relevantes no processo de expansão da *Brachiaria* spp. foram: as estradas internas do Parna Emas, cuja presença e alta frequência de uso influenciam positivamente a expansão da gramínea, e em áreas com intenso tráfego de veículos a abundância da *Brachiaria* spp. foi dez vezes maior que em áreas onde o acesso é restrito; a disponibilidade de luz e espaço foram fatores limitantes à expansão, áreas de fitofisionomias abertas de Cerrado, como Campo Limpo, mostraram ser mais susceptíveis a invasão, com expansão até vinte vezes maior que áreas florestais; e a declividade, mesmo sutil, pareceu direcionar a expansão da gramínea para regiões de menor altitude. Assim indicamos algumas medidas de manejo: restringir ao máximo o uso das estradas internas do Parna Emas, aplicar medidas fitossanitárias nos veículos, botas e vestimentas de funcionários e visitantes, a fim de inviabilizar as sementes dispersadas por estes, priorizar o manejo em áreas de Campo Limpo, em especial uma região no centro do Parna Emas que pode estar funcionando como fonte interna de sementes, e recomendamos atenção aos locais em declividade, de modo a prever a direção da expansão e assim tomar as medidas preventivas cabíveis. Esperamos assim que nosso estudo contribua para o desenvolvimento de melhores políticas e ações de monitoramento, manejo e controle de *Brachiaria* spp. em Unidades de Conservação, em geral, e no Parque Nacional das Emas, em particular.

**Palavras-chave:** Autômato Celular, Bioinvasão, Cerrados, Capim-braquiária, Parque Nacional das Emas (GO)

## ABSTRACT

The process of biological invasion by exotic species may lead to replacement of native species. This process is critical when it occurs within Protected Areas (PA). To understand the dynamics of invasion and spread of invasive species is necessary to take into account the characteristics of invasive species associated with abiotic and biotic characteristics of invaded ecosystems, the temporal issue and specific mechanisms to each system. We study by exploratory analyzes and Cellular Automaton simulation models, the expansion process of *Brachiaria* spp. in Emas National Park (Parna Emas), one of the most important Protected Areas of the Cerrado. We used data from spatial-temporal distribution of this species with a time lag of 10 years among them (2002 and 2012), over 80 km of internal roads of the Parna Emas (25% of the roads) to link the expansion of this invasive grass to environmental variables such as: relative distance along the sideroads inside the park, category of zonation, type of Cerrado vegetation and slope. The results indicate that the most important environmental factors in the expansion process of *Brachiaria* spp. were: the internal roads of the Parna Emas, whose presence and high frequency of use positively affect the growth of the grass, and in areas with intense vehicle traffic the abundance of *Brachiaria* spp. was ten times higher than in areas where access is restricted; light availability was the limiting factor to expansion, so that areas of open Cerrado physiognomies as Campo Limpo, proved to be more susceptible to invasion, with expansion up to twenty times greater than forested areas; and the slope, even subtle (about 1 degree), seemed drive the expansion of grass to the lower areas. From these results we point out some management measures such as: restricting the most the use of internal roads of Parna Emas and apply phytosanitary measures in vehicles, boots and clothing of staff and visitors in order to make impracticable the seeds dispersed by them; prioritize management in areas of Campo Limpo, one in particular placed in the center of Parna Emas that may be functioning as internal source of seeds; and we recommend paying attention to the places in declivity, in order to predict the direction of expansion and thus take the necessary preventive measures. We thus hope that our study will contribute to the development of better policies and actions of monitoring, management and control of *Brachiaria* spp. in Protected Areas, in general, and in Emas National Park in particular.

**Keywords:** Cellular Automata, Bioinvasions, Cerrados, *Brachiaria*, Emas National Park (Brazil)

## SUMÁRIO

<b>1. Introdução</b> .....	1
1.1 <i>Objetivos</i> .....	14
<b>2. Material e Métodos</b>	
2.1. <i>Área de estudo – Parque Nacional das Emas</i> .....	15
2.2. <i>Dados de distribuição da Gramínea <u>Brachiaria</u> spp.</i> .....	18
2.3. <i>Dados ambientais</i> .....	23
2.4. <i>Análises descritivas e exploratórias</i> .....	27
2.5. <i>Modelo de simulação por autômato celular</i> .....	32
<b>3. Resultados</b>	
3.1. <i>Das Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados Observados</i> .....	49
3.2. <i>Dos Modelos de Simulação por Autômato Celular</i> .....	53
<b>4. Discussão</b> .....	73
<b>5. Conclusão</b> .....	83
<b>Referências</b> .....	85
<b>Tabelas</b> .....	93
<b>Apêndice A</b> .....	101
<b>Apêndice B</b> .....	107
<b>Apêndice C</b> .....	119
<b>Apêndice D</b> .....	139

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. Rafael Dias Loyola pela orientação, paciência e compreensão nestes quase três anos de trabalho. Agradeço também aos Profs. Drs. Flavio Antonio Maës dos Santos e Paulo De Marco Junior por aceitarem participar da Banca e colaborarem com críticas e sugestões, e à secretária Maria Célia Duarte Pio pela eficiência e prestatividade que foram tão importantes em diversos momentos. Agradeço à Fapesp pelo financiamento indispensável ao projeto de pesquisa, à ONG Oréades pelo apoio, orientação e empréstimo de materiais também indispensáveis à realização do trabalho de campo e ao querido ornitólogo e paciente assistente de campo André Luis de Oliveira, que se mostrou um grande amigo e sem o qual não teria conseguido fazer tamanha coleta em tão pouco tempo.

Agradeço especialmente ao Prof. Dr. Adriano Sanches Melo cuja contribuição foi fundamental ao desenvolvimento do autômato celular, à Universidade Federal de Goiânia (UFG) por permanecer de portas abertas a esta aluna da Unicamp e aos alunos da UFG pelo carinho e recepção. Agradeço também ao Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração da Universidade Federal de Goiás (PELD-UFG) por ter me inserido em seu contexto e ao Parque Nacional das Emas por ter me permitido contribuir na melhoria de seu manejo.

Agradeço aos meus queridos pais e irmã pelo apoio, incentivo, carinho e compreensão que me fizeram quem eu sou e que me permitiram chegar até aqui; toda minha vitória também é de vocês! Enorme gratidão a André Rangel Nascimento pelas idéias e discussões que foram de fundamental importância para o mestrado, pela sua paciência e carinho, que me fizeram crescer tanto nesses dois anos, e pelas deliciosas refeições, sem as quais não teria energia para trabalhar tanto.

Agradeço a todos meus amigos e amigas que sempre estiveram ao meu lado, literalmente ou pela internet, e gratidão especial ao Universo, que conspirou para que tantas coisas maravilhosas acontecessem em minha vida.

Gratidão a todos vocês que permitiram, direta ou indiretamente, a realização deste trabalho.

Eu agradeço!

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1:** Modelo conceitual do processo de invasão biológica. Caixas tracejadas indicam processos que não foram considerados no modelo de simulação ..... 11
- Figura 2:** Localização do Parque Nacional das Emas e delimitação da área amostral. Linhas pretas: estradas internas do parque; linhas vermelhas: estradas mapeadas em 2012 e 2002 .. 17
- Figura 3:** A) Mapa do Parque Nacional das Emas e suas estradas internas; B) Limites da área amostral; C) Detalhe de trecho indicando as diferenças de largura da área amostral; neste local ocorre a maior mancha contínua de *Brachiaria* spp. .... 18
- Figura 4:** Fluxograma, com as etapas de coleta de dados para o mapeamento da distribuição da *Brachiaria* spp.. Números entre parênteses: ver detalhe de cada etapa em "Detalhes de coleta" ..... 19
- Figura 5:** Mapas de distribuição da *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas. Box superior: Distribuição em 2002; Box inferior: Distribuição em 2012. Box A e B: trechos em detalhe da estrada interna ..... 22
- Figura 6:** Mapa das diferentes fitofisionomias de Cerrado encontradas no interior do Parna Emas. A) Classes de fitofisionomias segundo o Plano de Manejo; B) Detalhe de trecho amostrado; divisão em três categorias: Campo Limpo, Campo Sujo e Vegetação Fechada .. 24
- Figura 7:** Mapa das diferentes categorias de zoneamento do Parna Emas. Uso intenso: intensa atividade turística e região próxima à borda do parque; Uso restrito: uso restrito a gestores e pesquisadores, região localizado no interior do parque ..... 25
- Figura 8:** Box A: local onde é realizado o manejo com herbicida; Box B: região com declividade mais acentuada ..... 27
- Figura 9:** Mapa das estradas internas do Parna Emas; Detalhe mostrando a estrada e algumas classes de distância. Classe1: Classe de distância 1 (0m – 2,9m); Classe2: Classe de distância 2 (3m – 5,9m); Classe3: Classe de Distância 3 (6m – 8,9m); Classe17: Classe de Distância 17 (48m – 50,9m) ..... 29
- Figura 10:** Algoritmo mostrando a seqüência de processos que promovem a dinâmica de expansão durante um passo de tempo. Etapas nos box 1 e 2 são exclusivas ao Cenário *Dispersão a longas distâncias* e ao Cenário *Influência dos vizinhos já ocupados*, respectivamente ..... 36
- Figura 11:** Esquema dos processos simulados nos Cenários de 1 a 4 (Box de A a de D, respectivamente) ..... 46, 47
- Figura 12:** Abundância relativa de células ocupadas por *Brachiaria* spp. em relação às classes de distância, para as distribuições do ano de 2002 (cor azul), de 2012 (cor vermelha) e o que expandiu entre 2002 e 2012 (cor verde) ..... 50

**Figura 13:** Boxplot comparando a abundância de *Brachiaria* spp. que expandiu no período de 2002 e 2012 entre as diferentes classes de fitofisionomia ..... 50

**Figura 14:** A) Gráfico da Análise de Ordenamento Não Métrico (NMDS). Pontos pretos são as variáveis ambientais e pontos vermelhos são as amostras. Delimitação de grupos em azul feita em função da variável 'abundância'. B) Representação gráfica da Análise de Cluster no próprio MNDS. Pontos pretos são as variáveis ambientais e pontos vermelhos são as amostras. Traços pretos indicam a ligação das amostras no dendograma. C) Dendograma indicando os grupos de amostras mais semelhantes. Em preto pontilhado delimitação dos três grupos finais usados na parametrização dos modelos de simulação em Autômato Celular ... 52

**Figura 15:** Simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo sujo' (amostra 1), Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas com probabilidade de ocupação igual a 5%, 10% ou 20%, para qualquer célula, e distância de dispersão (d) igual a 6m. (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (8 classes de 3m cada). Traçado da estrada omitido dos mapas simulados para permitir melhor visualização dos focos de *Brachiaria* spp. .... 55

**Figura 16:** Simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo sujo' (amostra 1), Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas, e Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas: 1 – submodelo do Cenário 2 com probabilidade de ocupação igual a 10% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, margem da estrada com 6m de largura e distância de dispersão igual a 6m; 2 – submodelo do Cenário 3 com probabilidade de ocupação igual a 8% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, vizinhos ocupados contribuindo com 6%, até quatro vizinhos, e 10%, acima de 5 vizinhos; 3 – submodelo do Cenário 3 com probabilidade de ocupação igual a 10% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, vizinhos ocupados contribuindo com 0%, até quatro vizinhos, e 1%, acima de 5 vizinhos; (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos 1, 2 e 3, e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (8 classes de 3m cada). Traçado da estrada omitido dos mapas simulados para permitir melhor visualização dos focos de *Brachiaria* spp. .... 58

**Figura 17:** Simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo sujo' (amostra 1), Cenário 4, Dispersão a longas distâncias; (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas pelos submodelos: (1 e 2) probabilidade de ocupação igual a 8% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, com 5% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias (modelo 1) e 10% das células de estrada sendo ocupadas (modelo 2), e (3 e 4) probabilidade de ocupação igual a 5% para todas as células, com 5% das células de estrada sendo ocupadas (modelo 3) e 10% das células de estrada sendo ocupadas (modelo 4); (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos 1, 2, 3 e 4, e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (8 classes de 3m cada). Traçado da estrada omitido dos mapas simulados para permitir melhor visualização dos focos de *Brachiaria* spp. .... 60

**Figura 18:** Simulações do Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’ (amostra 2), Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012, seta indica direção do fluxo d’água, da lateral da estrada com maior altitude para a lateral com menor altitude; (B) Distribuições simuladas com distância de dispersão igual a 6m e probabilidade de ocupação igual a 10% ou 20% para qualquer célula, sem e com influência da declividade; (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos apresentados e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (18 classes de 3m cada) ..... 62

**Figura 19:** Simulações do Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’ (amostra 2), Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas, e Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas: 1 – submodelo do Cenário 2 com probabilidade de ocupação igual a 30% nas células de estrada e 20% nas células de vegetação, margem da estrada com 6m de largura e distância de dispersão igual a 6m; 2 – mesmos parâmetros do submodelo 1, porém com influência da declividade; 3 – submodelo do Cenário 3 com probabilidade de ocupação igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação, vizinhos ocupados contribuindo com 10%, até quatro vizinhos, e 90%, acima de 5 vizinhos; 4 – mesmos parâmetros do submodelo 3, porém com influência da declividade (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos 1, 2, 3 e 4, e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância ..... 64

**Figura 20:** Simulações do Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’ (amostra 2), Cenário 4 Dispersão a longas distâncias. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas e (C) Histograma da abundância de células ocupadas por *Brachiaria* spp. pelas classes de distância (18 classes de 3m cada), sendo os modelos: (1) probabilidade de ocupação igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação e com 5% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias, (2) probabilidade de ocupação igual a 20% para todas as células e com 5% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias, (3) probabilidade de ocupação igual a 10% para todas as células e com 5% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias ..... 66

**Figura 21:** Simulações do Grupo Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo, Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas com distância de dispersão igual a 6m e probabilidade de ocupação igual a 1%, 5% e 10% para qualquer célula; (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos apresentados e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância ..... 68

**Figura 22:** Simulações do Grupo ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’ (amostra 19). (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas no: Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas, com probabilidade de ocupação igual a 5% nas células de estrada e 1% nas células de vegetação, margem da estrada com 3m de largura e distância de dispersão igual a 6m; Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados com probabilidade de ocupação igual a 1% nas células de estrada e 0,1% nas células de

vegetação e vizinhos ocupados contribuindo com 0,5%, até quatro vizinhos, e 1%, acima de 5 vizinhos; Cenário 4, Dispersão a longas distâncias: mesmos parâmetros que Cenário 3 com 3% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias.; (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos apresentados e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância ..... 69

**Figura 23:** Simulações de dois trechos (A e B) do Parque Nacional das Emas (PNE), para os anos de 2030 e 2050. Os mapas de 2002 e 2012 são distribuições reais amostradas nos respectivos anos ..... 71

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1:</b> Abundância de células ocupadas por <i>Brachiaria</i> nas diferentes classes de distância da estrada .....	93
<b>Tabela 2:</b> Abundância de células ocupadas por <i>Brachiaria</i> que expandiu no período de 2002 a 2012, nas amostras com diferentes categorias de vegetação .....	94
<b>Tabela 3:</b> Dados ambientais e de abundância categorizados em presença (1) e ausência (0). Valor absoluto da taxa de expansão ( $r'$ ) entre parênteses .....	97
<b>Tabela 4:</b> Parâmetros utilizados nos diferentes Cenários e Submodelos .....	48
<b>Tabela 5:</b> Principais resultados das simulações apresentando as taxas de expansão que mais se aproximaram ao observado .....	70

## 1. INTRODUÇÃO

As invasões biológicas, juntamente com as modificações antrópicas das paisagens, são um dos principais problemas ecológicos atuais, trazendo prejuízos aos ambientes naturais, à economia e à saúde humana (MACK et al., 2000). Estima-se que desde o século XVI, considerando o Brasil, Estados Unidos, Reino Unido, Austrália, Índia e África do Sul, cerca de 480 mil espécies exóticas já foram introduzidas em ambientes naturais e cerca de 20 a 30% dessas espécies são responsáveis por grandes prejuízos ambientais e econômicos (MMA, 2008). Nos ecossistemas naturais, espécies exóticas podem substituir espécies nativas, levando à perda de espécies e de processos ecológicos (ALMEIDA-NETO et al., 2010; PIVELLO et al., 1999), além de alterar a evolução natural da comunidade nativa por meio dos processos de exclusão competitiva, deslocamento de nicho, hibridização e predação, podendo levar à extinção direta das espécies nativas (MOONEY; CLELAND, 2001).

Entende-se por invasão biológica o processo de introdução e adaptação de espécies que, até então, não ocorriam naturalmente num determinado ambiente (ZILLER, 2005). Este processo engloba várias etapas pelas quais uma espécie deve passar, ultrapassando várias barreiras bióticas e abióticas até de fato invadir um novo ambiente (RICHARDSON et al., 2000). Segundo Richardson e colaboradores (2000), as etapas são: *Introdução*, quando a planta ou propágulo ultrapassa uma barreira geográfica, e isso ocorre através da atividade antrópica; *Naturalização*, quando a espécie exótica ultrapassa as barreiras ambientais que impedem sua sobrevivência e reprodução regulares, formando populações grandes o suficiente para impedir sua extinção frente às estocasticidades ambientais; e por fim a etapa de *Invasão*, quando a espécie exótica expande para além do local de introdução inicial, ultrapassando as barreiras físicas, dispersando para novas regiões e competindo com a biota nativa. Na questão ambiental, a invasão biológica por espécies exóticas constitui a segunda maior ameaça à biodiversidade mundial, perdendo apenas para perda de habitat (IUCN, 2010), sendo especialmente críticas quando ocorrem no interior de Unidades de Conservação (RYLANDS; BRANDON, 2005; TERBORGH; DAVENPORT, 2002), pois manter estes santuários da paisagem natural saudáveis ainda permanece como pedra fundamental para a conservação de espécies, populações e processos ecológicos (BUTCHART et al., 2012).

Desde o século XIX, naturalistas como Charles Darwin já alertavam para este problema, porém, somente a partir de 1958 com o livro *The ecology of invasions by animals and plants* de Charles Elton, o estudo sistemático sobre o processo de invasão biológica começou a ser feito, culminando hoje em mais um ramo da ciência, a ecologia da invasão (RICHARDSON; PYSEK, 2008). Nesta área muitos estudos buscaram uma unificação teórica sobre como e porque as invasões ocorrem (RICHARDSON; PYŠEK, 2006), porém tem sido difícil elencar um pacote de características ou processos que predizem o sucesso da invasão biológica, pois diferentes características podem favorecer a invasão em diferentes habitats (ALPERT; BONE; HOLZAPFEL, 2000).

Entretanto é bem estabelecido que, de modo geral, espécies exóticas invasoras compartilham características biológicas que lhes conferem maior capacidade de invasão (*invasiveness*), como alta eficiência nutricional, o que lhes rendem maior vantagem competitiva por recursos em relação às espécies nativas, e alta capacidade de dispersão, com ciclo reprodutivo rápido, sementes de tamanho pequeno e em grande quantidade (REJMANEK; RICHARDSON, 1996; WILLIAMSON; FITTER, 1996). Além dessas, possuir grande plasticidade fenotípica em resposta a distúrbios, herbivoria, pastoreio e disponibilidade de nutrientes, água ou luz, e ser uma forma de vida ou pertencer a um grupo funcional que está ausente a comunidade nativa também pode conferir o maior sucesso da espécie invasora (ALPERT; BONE; HOLZAPFEL, 2000).

Porém, além dessas características intrínsecas que favorecem o sucesso da espécie invasora, as características ambientais que tornam um habitat susceptível à invasão (*invasibility*) como alta frequência de distúrbios naturais ou antrópicos (HOBBS; HUENNEKE, 1992; SHER; HYATT, 1999), ambiente favorável às espécies invasoras (alta adequabilidade ambiental) e alta disponibilidade de recursos (ALPERT; BONE; HOLZAPFEL, 2000), também influenciam o sucesso das invasões biológicas (RICHARDSON; PYŠEK, 2006).

Além de caracterizar os traços da espécie invasora ou do ambiente invadido, é preciso também levar em conta a interação entre estes dois componentes, além de outros fatores específicos a cada caso para determinar o sucesso da invasão (ALPERT; BONE; HOLZAPFEL, 2000; BARNEY; WHITLOW, 2008; FOXCROFT; PICKETT;

CADENASSO, 2011). Assim, baixa intensidade de competição com as espécies nativas e interações ecológicas favoráveis com a comunidade biológica nativa, como falta de inimigos naturais (MITCHELL et al., 2006) ou retroalimentação positiva (CALLAWAY et al., 2004), também parecem influenciar positivamente a invasão biológica. Dessa forma, não só as características das espécies invasoras devem ser levadas em consideração, mas também é necessário compreender o ambiente como um todo para melhor entender a dinâmica de invasão.

Neste contexto, Catford e colaboradores (2009) reuniram as mais importantes e estabelecidas hipóteses sobre a ecologia de plantas invasoras. No total foram 29 hipóteses, sendo muitas delas teoricamente redundante, mas nenhuma conseguiu sozinha capturar a complexidade de todos os fatores que contribuem na dinâmica de invasão e expansão (BARNEY; WHITLOW, 2008; CATFORD; JANSSON; NILSSON, 2009). Assim, o que tem sido indicado é a aplicação de abordagens conjuntas que levem em conta as características da espécie invasora e a frequência e magnitude com que ela tem sido introduzida no ambiente, associadas às características abióticas e bióticas dos ecossistemas invadidos (PYŠEK; RICHARDSON, 2006), bem como o fator temporal (BARNEY; WHITLOW, 2008) e mecanismos específicos a cada caso (CATFORD; JANSSON; NILSSON, 2009; FOXCROFT; PICKETT; CADENASSO, 2011). Estes têm sido considerados os fatores determinantes na dinâmica de invasão.

Uma maneira de se estudar a dinâmica da invasão biológica é por meio da modelagem ecológica. Modelos são representações simplificadas de fenômenos complexos; são abstrações compostas pelas características mais relevantes do sistema real e que estão relacionadas ao fenômeno estudado (SOETAERT; HERMAN, 2009). São ferramentas úteis que auxiliam no entendimento de como as características, ou variáveis do sistema, afetam o comportamento geral do mesmo, possibilitando possíveis explicações da causa do fenômeno observado e também previsões de padrões globais. Na modelagem ecológica podemos encontrar abordagens que utilizam modelos matemáticos e outras que utilizam modelos de simulação.

Modelos matemáticos, compostos, por exemplo, por equações diferenciais ou integrais, são bem estabelecidos na ecologia (e.g. modelos de competição e predação de Lotka-Volterra) e, por seu extensivo uso, são familiares aos cientistas, sendo mais hábeis de se interpretar e entender (SOETAERT; HERMAN, 2009). Porém sua complexidade é limitada; ao buscar o realismo dos sistemas biológicos mais complexos, estes modelos podem se tornar analiticamente intratáveis (HIGGINS; RICHARDSON; COWLING, 1996; JONGEJANS; SKARPAAS; SHEA, 2008). Apesar de serem ótimos descritores (GINZBURG; JENSEN, 2004), os modelos matemáticos não são capazes de abordar em conjunto todos os processos envolvidos na dinâmica de uma população, mas apenas modelam a relação estatística entre os elementos do sistema biológico (PECK, 2004). Na ecologia de invasão, por exemplo, modelos matemáticos são usados para estimar a taxa de expansão da espécie invasora, porém não conseguem prover informações sobre o padrão de invasão (HIGGINS; RICHARDSON; COWLING, 1996).

Outro ponto que os modelos matemáticos ainda apresentam problemas é ao lidar com a heterogeneidade da paisagem e a relação espacialmente explícita dos elementos do sistema. Ao relacionar o conjunto de processos locais aos padrões ecológicos em escalas mais amplas, como relacionar os processos de dispersão, competição interespecífica e processos históricos de uma planta com sua dinâmica de expansão regional, é necessário levar em consideração a localização espacialmente explícita dos elementos do sistema bem como a relação espacial entre eles no contexto de uma paisagem real (CZÁRÁN; BARTHA, 1992; DUNNING; DANIELSON; PULLIAM, 1992; TURNER, 2005; WIEGAND; REVILLA; KNAUER, 2004). Entretanto os modelos matemáticos não conseguem lidar muito bem com esta relação espacialmente explícita, pois, por se tratarem de generalizações, consideram o ambiente como uma paisagem homogênea, ignorando assim a heterogeneidade espacial do sistema (HIGGINS; RICHARDSON; COWLING, 1996; JONGEJANS; SKARPAAS; SHEA, 2008), fator que desempenha papel relevante na geração dos padrões ecológicos, principalmente nos processos de invasão biológica (DAVIES et al., 2005; WITH, 2002). Atualmente é possível introduzir a heterogeneidade espacial nos modelos matemáticos, porém ao custo de torná-lo demasiado complexo e até mesmo analiticamente intratável (JONGEJANS; SKARPAAS; SHEA, 2008).

Por outro lado, modelos de simulação possuem complexidade quase ilimitada, beirando assim a complexidade de um sistema ecológico, mas configuram uma ciência relativamente recente, difícil de entender e explorar e ainda cheia de críticas e experimentações (GRIMM et al., 2005; WIEGAND; REVILLA; KNAUER, 2004). Apesar das críticas e problemas (BITHELL; MACMILLAN, 2007; JØRGENSEN, 2008; WILSON, 1998) modelos de simulação vêm se estabelecendo como uma maneira eficiente de se estudar sistemas complexos, como são os sistemas ecológicos. Estes modelos, em geral, buscam oferecer uma teoria sobre como os componentes (bióticos e/ou abióticos) de um sistema complexo real interagem para produzir um padrão observado. É uma abordagem *bottom-up*, na qual as informações sobre as entidades do nível hierárquico mais baixo (e.g. agentes individuais, indivíduos de uma população, populações e atributos abióticos de uma comunidade) e as teorias sobre seus comportamentos (competição, predação, dispersão, seleção de habitat) são implementadas em um modelo de simulação, o qual nos permite observar os padrões emergirem em níveis hierárquicos superiores (GRIMM et al., 2005). Este tipo de abordagem também é conhecido como modelagem orientada ao padrão, pois a partir de processos locais, busca-se alcançar o padrão observado.

Construído de forma a simular sistemas reais, modelos de simulações criam um mundo artificial tão complexo quanto o real e com a vantagem de serem totalmente manipuláveis, tornando-os ótimos campos experimentais (PECK, 2004). Por meio de simulações é possível testar, por exemplo, se dados empíricos se ajustam a teorias ecológicas, indicando assim, o quanto uma teoria é capaz de descrever os processos biológicos subjacentes ao padrão observado, bem como testar hipóteses que seriam impossíveis de serem testadas em campo. Peck (2004) defende que interpretar os modelos de simulação como experimentos é a maneira necessária para melhor interpretá-los e estabelecer o importante papel que eles desempenham no avanço do estudo da ecologia. Assim, dadas às contribuições que os modelos de simulação espacialmente explícitos podem trazer ao entendimento dos processos ecológicos, esses modelos se configuram uma ferramenta a mais nos estudos ecológicos e devem ser trabalhados em conjunto com os modelos matemáticos na busca do entendimento mais claro sobre os padrões e processos ecológicos (MOLOFSKY; BEVER, 2004).

Entretanto, construir um modelo de simulação leva-nos ao *trade-off* existencial entre a fidelidade à estrutura biológica (quanta complexidade ecológica deverá ser incluída) e a necessidade de simplificar o sistema (quanta abstração do sistema complexo devemos aceitar). O meio termo dessa situação é conhecido como 'Zona de Medawar' (GRIMM et al., 2005), no qual, idealmente, atingimos o nível de resolução ótimo: não muito simples, a ponto de não perder os mecanismos essenciais à geração do padrão observado e não muito complexo de modo a não tornar as simulações excessivamente dispendiosas quanto ao tempo e a capacidade computacional.

Uma maneira de se explorar questões ecológicas em paisagens realísticas simuladas é através do uso de cenários. Na ecologia de paisagens, cenários são definidos como diferentes possíveis histórias ou pressupostos alternativos que determinam a geração de um padrão observado (NASSAUER; CORRY, 2004). Esta técnica consiste em criar histórias possíveis e plausíveis sobre como e quais processos estão atuando para gerar um padrão específico (PETERSON; CUMMING; CARPENTER, 2003). Tal abordagem tem sido usada para fazer previsões, antecipando como os efeitos das atividades antrópicas e mudanças climáticas podem afetar as paisagens naturais e, conseqüentemente, a biodiversidade (NASSAUER; CORRY, 2004). Podemos também usar esta técnica para explorar diferentes relações de casualidades possíveis de acontecerem em um sistema real, criando assim uma variedade de cenários (BÖRJESON et al., 2006); e é neste contexto que iremos trabalhar, simulando diferentes cenários para investigar como diferentes processos locais podem estar influenciando a expansão da gramínea invasora.

As ferramentas de simulação que permitem modelar o espaço explicitamente podem ser baseadas em mapas geográficos e uma abordagem utilizada na modelagem ecológica é através dos Autômatos Celulares (ERMENTROUT; EDELSTEIN-KESHET, 1993; JONGEJANS; SKARPAAS; SHEA, 2008; MOLOFSKY; BEVER, 2004; ROHDE, 2005). Estes são ferramentas de simulação em que uma paisagem real é dividida em um *grid* regular, formando células. Essas células passam então a representar os elementos mais básicos do sistema (e.g. indivíduos de uma população e elementos abióticos). As relações entre estas células, ou seja, a interação entre os elementos do sistema são então simuladas no *grid* regular. A simulação é feita por meio de regras de interação entre as células, que podem ser probabilísticas ou

determinísticas, mas que tendem a ser o mais simples possível. A partir das células e suas interações locais, podemos então observar de maneira espacialmente explícita o padrão geral que emerge (ERMENROUT; EDELSTEIN-KESHET, 1993; GRIMM et al., 2005; WOLFRAM, 1984, 2002). Por meio do uso dos autômatos celulares podemos observar e estudar como padrões gerais de um sistema são formados, ou modificados, a partir das interações entre seus componentes mais básicos (WOLFRAM, 1984, 2002). Assim, a lógica básica do uso de autômatos celulares não é descrever um sistema complexo por meio de equações igualmente complexas, mas sim deixar que a complexidade do sistema surja a partir das interações entre os simples elementos individuais do sistema, os quais seguem regras de interações igualmente simples.

A modelagem ecológica através de simulações com Autômatos Celulares é muito útil quando as questões ecológicas são feitas explicitamente sobre a dinâmica de espécies ocorrendo em uma paisagem real (JONGEJANS; SKARPAAS; SHEA, 2008). Os Autômatos Celulares permitem abordar explicitamente a heterogeneidade espaço-temporal da disponibilidade de recurso no ambiente, fator que parece desempenhar papel fundamental na distribuição das espécies invasoras (DAVIES et al., 2005). Esta ferramenta também tem sido fundamental como suporte de decisões sobre ordenamento territorial, tanto urbano com não-urbano (SANTÉ et al., 2010; SOARES-FILHO et al., 2007). Apesar de suas vantagens, sua aplicação é limitada, pois se muitos elementos e processos do sistema forem considerados o modelo pode se tornar demasiado complexo e computacionalmente intratável (ROHDE, 2005); estes modelos também requerem muitas informações detalhadas sobre a paisagem e a relação dos organismos entre si e com a paisagem (JONGEJANS; SKARPAAS; SHEA, 2008), além de muitos dados para calibrar e validar o modelo (JØRGENSEN, 2008). Outro ponto importante é que estes modelos por não serem analíticos possuem resultados e análises não padronizados, tornando difícil a comparação entre diferentes estudos (JONGEJANS; SKARPAAS; SHEA, 2008).

Neste trabalho, usamos esta ferramenta para nos auxiliar no estudo da dinâmica de invasão biológica de uma espécie exótica em uma Unidade de Conservação do Cerrado. Escolhemos usar esta ferramenta de simulação, pois, assim como o Autômato Celular, a dinâmica de interação entre as plantas em uma comunidade vegetal também é realizada par a par com a

vizinhança local. Por exemplo, o processo de competição por luz ou espaço com a vizinhança local causando o deslocamento de uma das espécies é resultado da interação entre duas plantas vizinhas e da interação entre elas e o meio físico (SILVERTOWN et al., 1992). Assim as células do Autômato podem representar os elementos individuais simples do sistema, como plantas e características ambientais, e, a partir da interação local entre estes elementos, podemos observar como se dá o padrão de expansão da gramínea invasora na escala da paisagem.

O Cerrado, nosso sistema de estudo, é o segundo maior ecossistema brasileiro, cobrindo originalmente dois milhões de km<sup>2</sup> do planalto central brasileiro, o que representa cerca de 20% de todo o território nacional (FURLEY, 1999). É composto por um mosaico com diversas formações florísticas que inclui desde formações campestres até as fitofisionomias de porte florestal (COUTINHO, 1978). Este bioma abriga alta diversidade de espécies, muitas endêmicas, tanto na fauna como na flora, constituindo assim uma das áreas-chave para a conservação da biodiversidade do Brasil (*Biodiversity Hotspots*) (MYERS et al., 2000). Nos últimos 50 anos, esse bioma tornou-se um dos principais celeiros agrícolas do país, contribuindo muito para a economia nacional, porém a altos custos sociais e ambientais, tais como invasão biológica, fragmentação de paisagens, erosão, poluição e contaminação de água e solos e aumento de desigualdade social (KLINK; MACHADO, 2005). Apesar da sua importância ecológica, o acelerado avanço das fronteiras agropecuárias e das atividades antrópicas reduziu o Cerrado a cerca de 20% da sua vegetação primária (MYERS et al., 2000) levando à grande perda de biodiversidade e tornando o Cerrado uma paisagem fragmentada, composta de ilhas isoladas, inseridas em uma matriz de agroecossistemas (MMA, 1999).

Além da problemática conversão de paisagens naturais em lavouras e pastagens, o Cerrado tem sido severamente impactado pelo processo de invasão biológica, principalmente pelas gramíneas africanas, em especial as espécies do gênero *Brachiaria*. (Trin.) Griseb., 1853 (KLINK; MACHADO, 2005; PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999). Trazidas ao Brasil na década de 50 pelo seu excelente potencial como forrageiras para o gado, se espalharam rapidamente por grandes extensões de paisagens naturais (KLINK; MOREIRA, 2002). Sua ampla adaptação aos solos distróficos e metalotóxicos do Cerrado, principalmente em função de sua tolerância a alta concentração de alumínio e baixa concentração de fósforo e cálcio

(RAO; KERRIDGE; MACEDO, 1996), e fácil dispersão, devido à grande quantidade de sementes produzidas e ao longo tempo de dormência (HOPKINSON et al., 1996), facilitaram a sua expansão ao longo do tempo e espaço (KARIA; DUARTE; ARAÚJO, 2006). As espécies deste gênero possuem modo de reprodução sexual e assexuado, por apomixia [progênie resultante do desenvolvimento autônomo da oosfera (KARIA; DUARTE; ARAÚJO, 2006)] e a época preferencial de emergência do banco de sementes se dá nos meses quentes e de maiores precipitações, como no início dos verões (JAKELAITIS et al., 2006; NICOLAI et al., 2010). Seu melhor desempenho ocorre em áreas de alta pluviosidade, bem drenadas e com pouca sombra (FISHER; KERRIDGE, 1996); a disponibilidade de luz parece ser um fator limitante a expansão de algumas espécies de *Brachiaria* (SOARES et al., 2009). As espécies deste gênero são tidas como muito agressivas e fortes competidoras, conhecidas por degradar rapidamente pastos e se espalhar como pragas nas lavouras (FISHER; KERRIDGE, 1996).

Além da inata aptidão aos solos do Cerrado, as espécies de *Brachiaria* spp., em especial *B. decumbens* (Nees) Stapf., apresentam atributos fisiológicos que as tornam melhores competidoras por recursos que as espécies nativas, tais como: ciclo C4, alta alocação de biomassa nas folhas, alta taxa de crescimento e de trocas gasosas (WILLIAMS; BARUCH, 2000) além de alto potencial alelopático (BARBOSA; PIVELLO; MEIRELLES, 2008). Este conjunto de características biológicas associado ao ambiente favorável pode levar à substituição das espécies nativas por espécies de *Brachiaria* spp.. O estabelecimento desta gramínea invasora ocorre inicialmente em locais com alto grau de perturbação, como nas margens de estradas e bordas de Unidades de Conservação ou fragmentos de Cerrado, mas rapidamente é capaz de substituir as espécies nativas e atingir as regiões centrais da Unidade ou do fragmento (PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999; PIVELLO et al., 1999). Tal substituição pode também contribuir para o desencadeamento do fogo descontrolado (BROOKS et al., 2004; D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992), pois as plantas de *Brachiaria* spp. podem alcançar biomassas extremamente elevadas que, quando secas, são altamente inflamáveis, gerando incêndios mais quentes e prolongados, com chamas mais altas que podem alcançar o dossel das árvores (KLINK; MACHADO, 2005).

Essa interação “*Brachiaria*-fogo“, assim como com algumas outras espécies de gramíneas exóticas (D’ANTONIO; VITOUSEK, 1992), altera a sucessão ecológica normal favorecendo as invasoras e dificultando a rebrota da vegetação nativa (PIVELLO, 2011). Após a passagem do fogo, a rebrota da gramínea invasora pode ser facilitada (WILLIAMS; BARUCH, 2000), pois na ausência da vegetação nativa diminuem a influência de fatores limitantes como sombreamento e competição com indivíduos adultos. Acompanhando este processo e devido a sua agressividade e rapidez no desenvolvimento, *Brachiaria* spp. acaba se desenvolvendo primeiramente, ocupando as áreas degradadas pelo fogo e impedindo o restabelecimento da flora nativa (HOLL, 1999). Todo este processo leva a um ciclo de estabelecimento, queima e rebrota, causando a gradativa substituição das espécies nativas, descaracterizando e desestruturando as fisionomias de Cerrado (PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999; PIVELLO, 2011), causando extinções locais e perda direta de biodiversidade (ALMEIDA-NETO et al., 2010; PIVELLO et al., 1999). Esta perda de biodiversidade afeta as funções ecossistêmicas, pois a perda de espécies pode alterar a produtividade e estrutura trófica bem como o microclima e as taxas de consumo e de aporte de luz, água e nutrientes (WILLIAMS; BARUCH, 2000).

Pensando nesta problemática desenhamos um modelo conceitual teórico para elucidar os fatores que podem desempenhar papel relevante no processo de invasão de *Brachiaria* spp. em uma Unidade de Conservação do Cerrado (Fig. 1). Neste modelo buscamos identificar as características da espécie invasora e as características internas do local invadido, bem como adicionar explicitamente características e processos que possam influenciar a dinâmica de expansão. Segundo o modelo, a abundância da espécie invasora é determinada por processos demográficos de produção, dispersão e germinação de sementes, e pelo estabelecimento e mortalidade dos adultos. Por sua vez, estes processos demográficos são determinados pela interação entre os atributos autoecológicos da planta e as características do ambiente (FOXCROFT; PICKETT; CADENASSO, 2011; HIGGINS; RICHARDSON, 1996; RICHARDSON; PYŠEK, 2006).

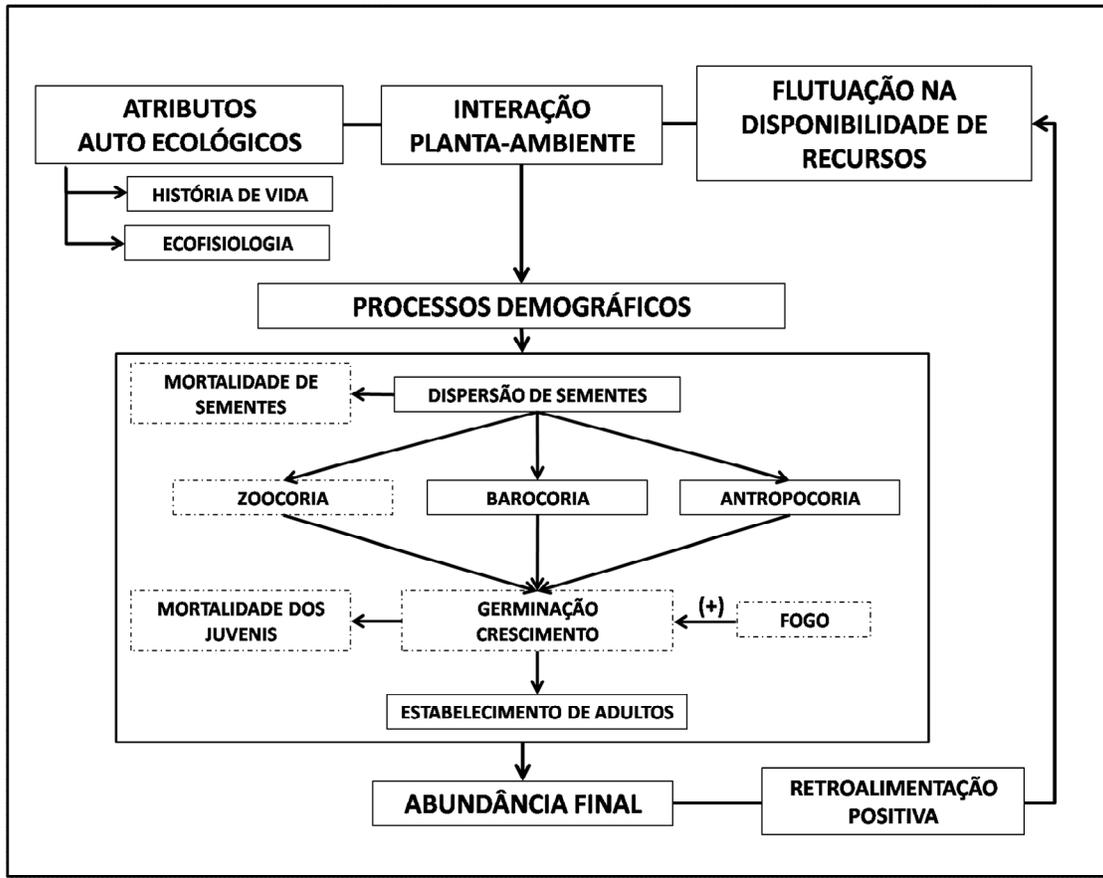


Figura 1: Modelo conceitual do processo de invasão biológica. Caixas tracejadas indicam processos que não foram considerados no modelo de simulação.

No modelo destacamos as principais características do ciclo de vida de *Brachiaria* spp.:

1. Atributos autoecológicos da planta - Atributos autoecológicos são todos os tipos de respostas e adaptações que uma espécie de planta apresenta (SCHULZE; BECK; MULLER-HOHENSTEIN, 2002). No caso do estudo sobre o processo de invasão biológica, focamos nossa atenção nas características associadas ao processo de invasão, tanto aquelas que limitam a expansão da invasora, como aquelas que promovem sua expansão, como:

- traços ligados à história de vida da planta – preferência por ambientes perturbados (HÓRUS, 2013; IBAMA; CEBRAC, 2004), ciclo reprodutivo curto, alta produção, longo tempo de dormência, alta capacidade de dispersão das sementes (HOPKINSON et al., 1996; KARIA; DUARTE; ARAÚJO, 2006; PIVELLO, 2011);

- e seus atributos ecofisiológicos – baixa tolerância ao sombreamento (FISHER; KERRIDGE, 1996), alta alocação de biomassa nas folhas, alta taxa de crescimento e de trocas gasosas (WILLIAMS; BARUCH, 2000) e potencial alelopático (BARBOSA; PIVELLO; MEIRELLES, 2008);

2. Flutuação de recurso no ambiente – Para o sucesso da invasão, tão importante quanto as características das plantas, são as características do ambiente invadido, principalmente no que diz respeito à disponibilidade espaço-temporal heterogênea de recursos, como nutrientes, umidade, espaço e luz (DAVIS; GRIME; THOMPSON, 2000). Esta heterogeneidade no ambiente forma manchas de recursos preferenciais de *Brachiaria* spp., ou seja, locais que possuem a disponibilidade de recurso necessária a sua ocupação. Apesar de *Brachiaria* spp. se desenvolver muito bem nos solos distróficos e metalotóxicos do Cerrado (RAO; KERRIDGE; MACEDO, 1996), recursos como luz e espaço parecem ser fatores limitantes a sua expansão (CASTRO et al., 1999; FISHER; KERRIDGE, 1996; PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999). Tal expansão parece estar associada a locais perturbados (PIVELLO et al., 1999), provavelmente porque com o distúrbio, seja ele natural ou antrópico, novos habitats com disponibilidade de luz e espaço são liberados ao estabelecimento da gramínea.

3. Interação ambiente-planta – Etapa chave no processo de invasão, pois é justamente o desempenho alcançado pelos atributos autoecológicos frente às diferentes disponibilidades de recurso que irá determinar o processo da invasão (ALPERT; BONE; HOLZAPFEL, 2000; BARNEY; WHITLOW, 2008; HIGGINS; RICHARDSON; COWLING, 1996). Assim, para entender como se dá o processo de invasão, é fundamental entender como planta e ambiente interagem, sendo este o principal foco deste trabalho.

4. Processos demográficos e abundância final – Os processos demográficos de produção e dispersão de sementes, germinação, estabelecimento e mortalidade ditam a abundância final da espécie. Como estes processos demográficos ocorrem em resposta à interação ambiente-planta é esperado que a abundância final ou qualquer outro atributo mensurável da invasão seja um reflexo direto desta interação (BARNEY; WHITLOW, 2008; HIGGINS; RICHARDSON, 1996). Assim, as variáveis demográficas possuem potencial para serem usadas como indicadores do processo de expansão (HIGGINS; RICHARDSON, 1996).

Portanto, é possível termos insights sobre o processo de invasão a partir da correlação entre abundância final da espécie e as variáveis ambientais do sistema.

5. Retroalimentação – A abundância final da *Brachiaria* spp. pode gerar retroalimentação positiva à sua expansão devido ao processo cíclico característico de queima, rebrota, alelopatia e substituição da flora nativa (BARBOSA; PIVELLO; MEIRELLES, 2008; HOLL, 1999; KLINK; MACHADO, 2005; PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999). Assim, este fator também se mostra importante no processo de invasão biológica.

### 1.1 Objetivos

O objetivo desse trabalho é entender como se dá a dinâmica da expansão de *Brachiaria* spp. no interior de uma Unidade de Conservação. Tal conhecimento é fundamental para orientar ações de manejo voltadas ao controle da espécie invasora e aumentar a sua eficácia. De maneira geral, buscamos entender de que maneira ocorre a expansão de *Brachiaria* spp. no interior de uma Unidade de Conservação, investigando os fatores bióticos e abióticos que possam contribuir para essa expansão, bem como o papel que as atividades antrópicas desempenham nesse processo. Para isso, associamos processos demográficos da *Brachiaria* spp. que ocorrem em escala local ao padrão de invasão da espécie que ocorre na paisagem. Assim, procuramos compreender como os processos locais de dispersão e de competição com a vegetação nativa atuam na geração do padrão de expansão geral.

Baseado no modelo conceitual descrito acima, nossas hipóteses acerca deste processo são:

- (1) a expansão da *Brachiaria* spp. ocorre de maneira mais acentuada em fitofisionomias abertas de Cerrado, como campo limpo, e de maneira mais restrita em fitofisionomias florestais, como cerrado *stricto sensu*;
- (2) locais com maior frequência de episódios de queima possuem maior abundância da gramínea;
- (3) dado à dispersão barocórica, regiões com menor altitude possuem maior abundância da gramínea;

(4) margens das estradas e regiões com intensa atividade antrópica influenciam positivamente a expansão de *Brachiaria* spp..

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

Para alcançar nossos objetivos estudamos a invasão da *Brachiaria* spp. no Parque Nacional das Emas (Parna Emas), uma das mais importantes Unidades de Conservação do Cerrado, e procedemos em duas etapas:

1. Investigamos a relação entre a distribuição da gramínea no interior do parque com algumas variáveis ambientais que aparentam estar associadas à sua expansão, tais como: tipo de vegetação, distância da estrada, presença de aceiro, categoria de zoneamento e frequência de eventos de queimada nos últimos 10 e 20 anos. Esta etapa foi feita a partir de algumas análises simples de descrição e exploração dos dados de distribuição espaço-temporal da gramínea.
2. Com os resultados obtidos na etapa anterior, selecionamos as variáveis ambientais mais relevantes e as incorporamos a um modelo computacional de simulação via Autômato Celular. Este modelo também incluiu os atributos autoecológicos da *Brachiaria* spp., como capacidade de dispersão de sementes e potencial alelopático. A partir das simulações exploramos e inferimos como as interações locais entre os fatores ambientais, bióticos e abióticos, e as características da planta atuam na geração do padrão de expansão observado, e, por fim, pudemos indicar quais os locais mais importantes para o manejo da gramínea.

### 2.1. Área de estudo - Parque Nacional das Emas (Parna Emas)

Como estudo de caso, o Parna Emas, foi escolhido em função de sua representatividade no Domínio do Cerrado, sendo uma das maiores e mais bem preservada Unidade de Conservação desse sistema. O Parna Emas está inserido no Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração da Universidade Federal de Goiás (PELD-UFG), contando com boa infra-estrutura básica e apoio técnico para o desenvolvimento de projetos de estudo (DINIZ-FILHO et al., 2009). O PELD tem como objetivo investigar os padrões de funcionamento dos ecossistemas e impactos causados pelas perturbações antrópicas e mudanças globais ao longo do tempo, visando a manutenção e ampliação de uma rede de sítios de pesquisa distribuídos nos diversos ecossistemas brasileiros e a formação de um banco de dados (Edital MCT/CNPq N° 59/2009). Este Programa aborda diversas linhas temáticas, desde dinâmica de populações a educação

ambiental, e esta dissertação de mestrado se configura na linha de pesquisa da “Ecologia de espécies invasoras”.

O Parna Emas é uma das maiores Unidades de Conservação do Cerrado, possui alta integridade de hábitat, abrigando inúmeras espécies da fauna e flora, além de espécies raras e ameaçadas de extinção (IBAMA; CEBRAC, 2004). Os limites do Parna Emas não representam barreiras para os animais, que se deslocam entre o parque e as propriedades rurais, de forma a se tornar um refúgio para a fauna nativa, juntamente com as reservas legais das propriedades adjacentes (IBAMA; CEBRAC, 2004). Porém, o Parna Emas é uma ilha isolada de vegetação nativa inserida em uma extensa matriz de lavouras de grãos (principalmente milho e soja) e de pecuária extensiva. A borda limite do Parna Emas sofre grande pressão causada pela atividade antrópica, pois, apesar de indicado pelo Plano de Manejo (IBAMA; CEBRAC, 2004), está em contato direto com lavouras, pastos e rodovias, não possuindo assim uma zona de amortecimento efetiva (Fig. 2). A zona de amortecimento evitaria que processos antrópicos adentrem na Unidade de Conservação, como o fogo provindo das queimadas realizadas nas lavouras ao fim da estação seca e sementes oriundas da dispersão de gramíneas forrageiras, principalmente as exóticas, usadas nos pastos e bordas de rodovias (SILVEIRA et al., 1999).

O problema da invasão por gramíneas exóticas vem de longa data, existindo mesmo antes de sua criação, mas vem se intensificando após a criação da rede de aceiros e das estradas internas do Parna Emas, fatores que parecem favorecer a expansão das gramíneas invasoras (IBAMA; CEBRAC, 2004). Hoje são conhecidas pelo menos dez espécies de gramíneas invasoras na área do Parna Emas, sendo as espécie do gênero *Brachiaria* spp., em especial *B. decumbens*, a mais representativa e impactante (IBAMA; CEBRAC, 2004; Marcus Cianciarus, com. pess.).

A área amostral se limitou ao traçado de 80 km ao longo das estradas internas do Parna Emas (25% do total das estradas internas) (Fig. 2), contemplando áreas representativas do parque, com diversificadas variáveis ambientais, como, diferentes tipos de vegetação e diferentes níveis de intensidade de uso antrópico. Dessa forma, foi possível alcançar uma gama de

fatores bióticos e abióticos que nos permitiu estudar o padrão geral de expansão da gramínea frente às diferentes variáveis ambientais.

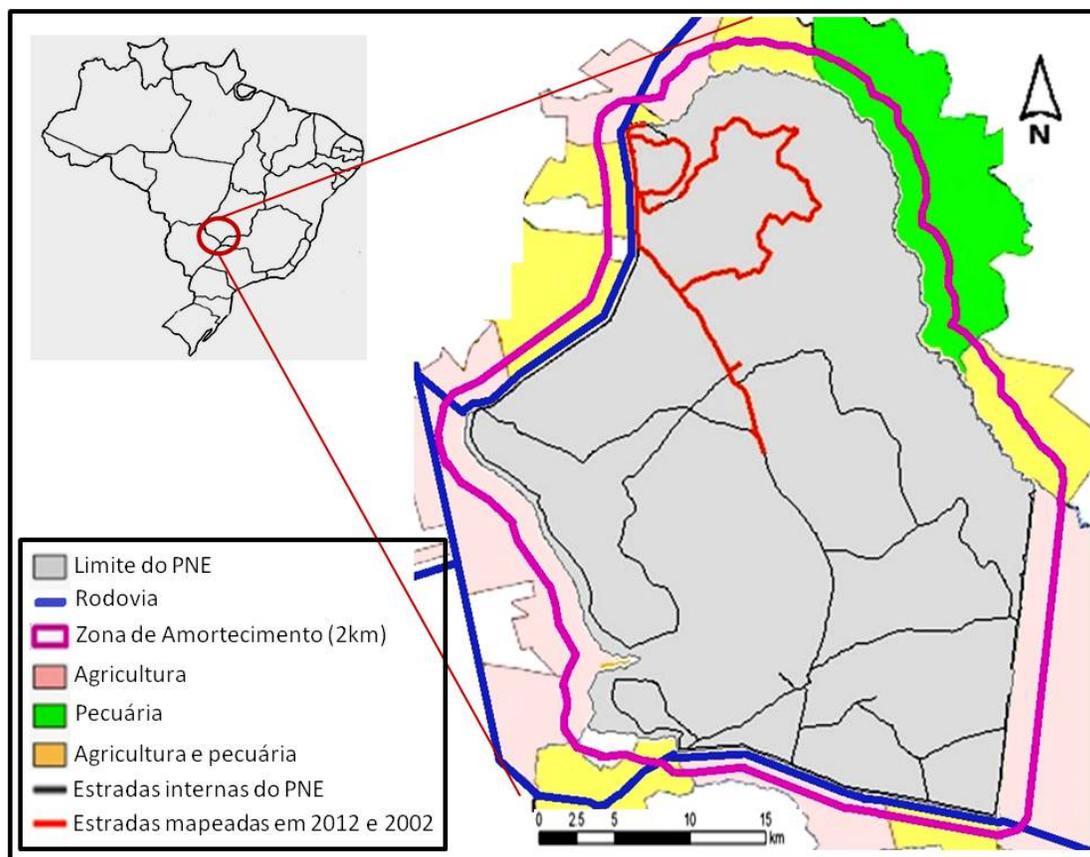


Figura 2: Localização do Parque Nacional das Emas e delimitação da área amostral. Linhas pretas: estradas internas do Parna Emas; linhas vermelhas: estradas mapeadas em 2012 e 2002.

Ao longo do traçado da estrada, as faixas de vegetação adjacentes à estrada de 50 m de largura, ou seja, suas margens, foram amostradas tanto no lado direito quanto no esquerdo da estrada, totalizando 100 m de largura e oito km<sup>2</sup> de área amostrada. Escolhemos limitar o esforço amostral a estas faixas laterais, pois observações preliminares (Observações pessoais e Oréades, com. pess.) sugerem que a *Brachiaria* spp. não ocorre isoladamente no interior da vegetação à distâncias superiores de 50m da borda da estrada. Entretanto este limite de 100m de largura da área amostral (50m para cada lateral da estrada) foi ultrapassado apenas quando houve um contínuo de indivíduos para além desse limite (Fig. 3). A área compreendida nestes limites foi considerada a área amostral. Todas as análises exploratórias foram feitas apenas com os dados contidos nesta área e não houve extrapolação para áreas não amostradas.

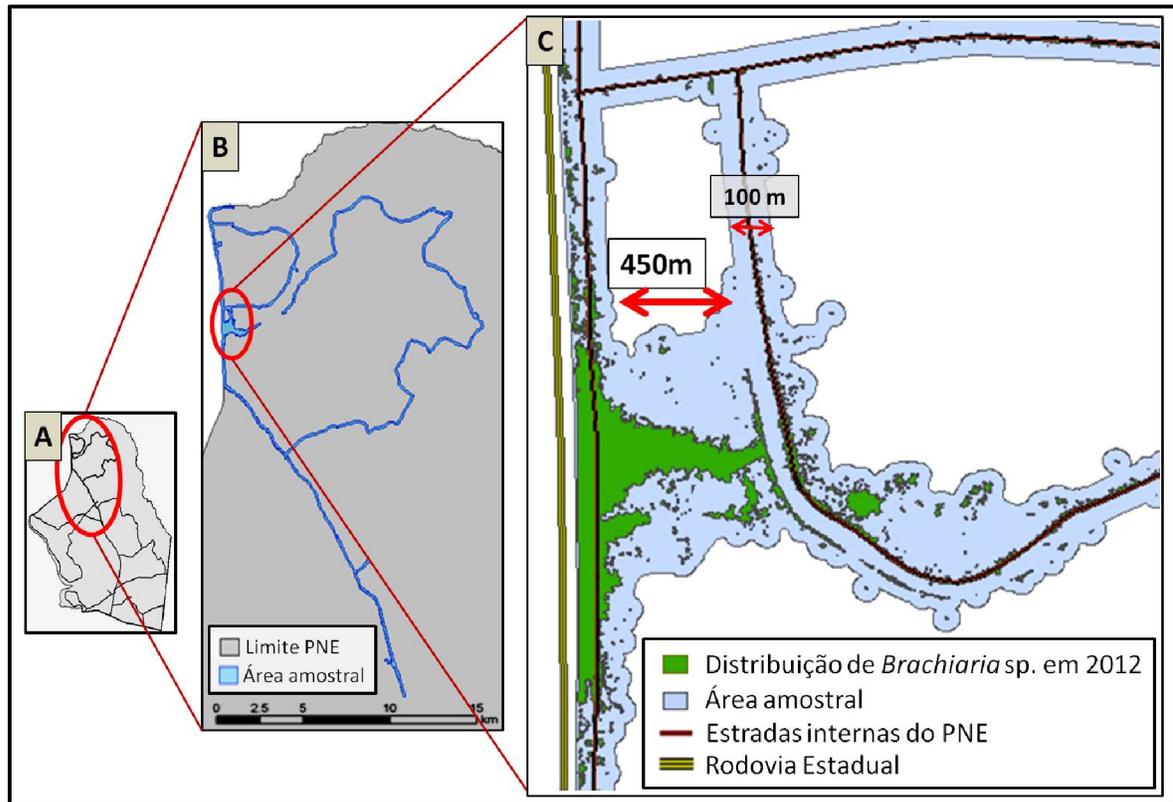


Figura 3: A) Mapa do Parque Nacional das Emas e suas estradas internas; B) Limites da área amostral; C) Detalhe de trecho indicando as diferenças de largura da área amostral; neste local ocorre a maior mancha contínua de *Brachiaria* spp.

## 2.2. Dados de Distribuição da Gramínea *Brachiaria* spp.

Mapeamos a distribuição dos indivíduos de *Brachiaria* spp. em toda a área amostral do interior do Parna Emas da seguinte maneira:

A. *Coleta de dados em campo* (Fig. 4). Aferição da localização georreferenciada dos indivíduos de *Brachiaria* spp. utilizando dois aparelhos de posicionamento global, GPSs (Global Positioning Systems) da marca Magellan modelo ProMARK X, com erro médio inferior à 3m.

B. *Triagem e edição de dados coletados em campo*. Com as informações coletadas em campo geramos um mapa de distribuição de *Brachiaria* spp. para o ano de 2012 (Fig. 5, Box

inferior). Para tanto, utilizamos o *software* ArcGIS versão 3.2 e 9.3 (detalhes técnicos do processo de digitalização em Fig. 1A).

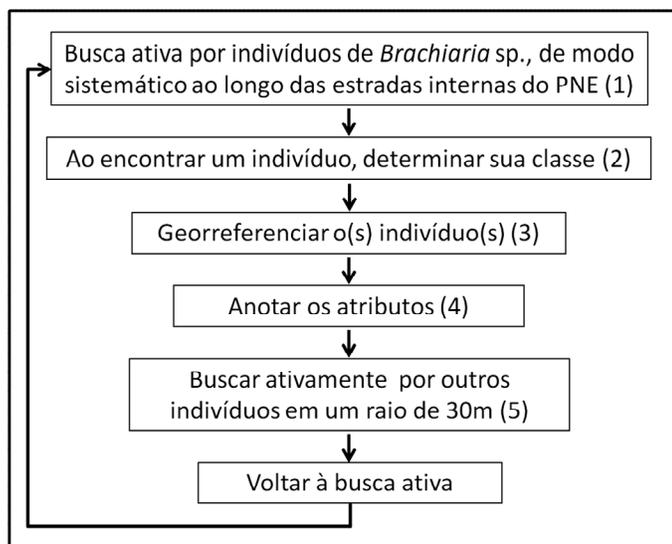


Figura 4: Fluxograma, com as etapas de coleta de dados para o mapeamento da distribuição da *Brachiaria* spp.. Números entre parênteses: ver detalhe de cada etapa em "Detalhes de coleta".

#### Detalhes de coleta

1. A busca ativa foi feita tendo como referencial as estradas internas do Parna Emas. Partindo de um ponto inicial de uma estrada, o método usado foi: andar em linha reta, ao longo da estrada, buscando visualmente indivíduos de *Brachiaria* spp. na faixa lateral à estrada, de 50m de largura, tanto à esquerda quanto à direita da estrada formando um corredor ao longo da estrada com 100 m de largura total.

2. Foram determinadas duas classes: (i) Ponto: Até 12 (doze) indivíduos e/ou indivíduos agrupados formando manchas com menos de 1 m<sup>2</sup> de área ocupada; e (ii) Mancha: indivíduos agrupados formando manchas maiores que 1m<sup>2</sup>. Foi considerado que um indivíduo fazia parte de uma mancha quando a distância entre dois indivíduos mais próximos não excedia a 2m dos outros indivíduos agrupados (distância medida entre as bases das plantas); assim foi feito, pois tanto a parte aérea como a subterrânea de um indivíduo adulto de *Brachiaria* spp. pode chegar a 2m de diâmetro (FISHER; KERRIDGE, 1996).

3. Ambas as classes, 'Ponto' e 'Mancha', foram georreferenciadas utilizando o GPS Magellan modelo ProMARK X. Quando 'Ponto', foi simplesmente marcado o ponto de ocorrência (latitude e longitude); quando 'Mancha' foi usada a função DIF3 do GPS Magellan, que georreferência 1 (um) ponto por segundo, de forma que é possível contornar uma 'Mancha', sempre por fora, formando assim um polígono de pontos.

4. Os atributos anotados foram:

a. Local do ponto/mancha:

Foram consideradas duas categorias:

i. Estrada: se ponto/mancha estivesse na 'borda' da estrada. Entende-se por 'borda' a faixa de até 3m de largura lateral à estrada, em sentido ao interior da vegetação. Foi considerado que um o ponto/mancha está na 'estrada' se este estiver contido nesta 'borda' de 3m de largura;

ii. Interior: se ponto/mancha estiver além da borda estrada.

b. Localização do ponto/mancha em faixa de aceiro ou não.

5. Antes de voltar à estrada, foi feita mais uma busca visual ativa ao redor do ponto/mancha analisado, num raio de 30m, principalmente se esse ponto/mancha estiver no interior da vegetação. Observações preliminares (Oréades, dados não publicados; coleta de dados piloto em março de 2012) sugerem que a *Brachiaria* spp. não ocorre isoladamente no interior da vegetação, porém indivíduos podem ser encontrados neste local quando houver outros indivíduos a menos de 30m. Dessa forma, em alguns pontos, a área amostral ultrapassou o limite lateral citado de 50m (ver item Fig. 3).

Para analisar a expansão da *Brachiaria* spp. ao longo do tempo, utilizamos um mapa de distribuição dessa gramínea no interior do Parna Emas do ano de 2002 (Fig. 5, Box superior). Este mapa foi confeccionado utilizando os mesmos métodos de mapeamento descrito acima (Fig. 4 e Fig. 1A; Oréades, 2003, dados não publicados). Os dados de distribuição da

*Brachiaria* spp. para os anos de 2002 e 2012 foram usados nas análises exploratórias para identificar a relação entre suas respectivas distribuições e as variáveis ambientais. Além disso, o mapa de distribuição da *Brachiaria* spp. do ano de 2002 foi usado como “configuração inicial” nas simulações em autômato celular, ou seja, as simulações foram iniciadas ( $t=0$ ) a partir do mapa de distribuição de *Brachiaria* spp. de 2002. O mapa de distribuição da *Brachiaria* spp. do ano de 2012, em contrapartida, foi usado como base de comparação entre os mapas de distribuições simuladas ( $t=final$ ), para que pudéssemos avaliar a adequabilidade dos modelos de simulação (FREEMAN, 2012).

A partir da sobreposição das distribuições observadas da *Brachiaria* spp. em 2002 e 2012 confeccionamos um novo mapa indicando somente a distribuição dos indivíduos que se estabeleceram entre 2002 e 2012, ou seja, um mapa mostrando os locais em que, de fato, houve a expansão da *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas. Estes dados também foram usados nas análises exploratórias que investigaram a relação entre a expansão de *Brachiaria* spp. e as variáveis ambientais. A partir dessa sobreposição de mapas observamos também os locais onde houve retração.

Os mapas de distribuição, assim como todos os mapas contendo os dados ambientais que serão citados a seguir, foram digitalizados e convertidos ao formato *raster*, com tamanho da célula igual a 3mx3m. Estes *rasters* por sua vez foram convertidos a arquivos do tipo ASCII e então usados nas análises (Detalhes do processo de digitalização no Apêndice A). Utilizamos o *software* ArcGIS versão 9.3 neste procedimento.

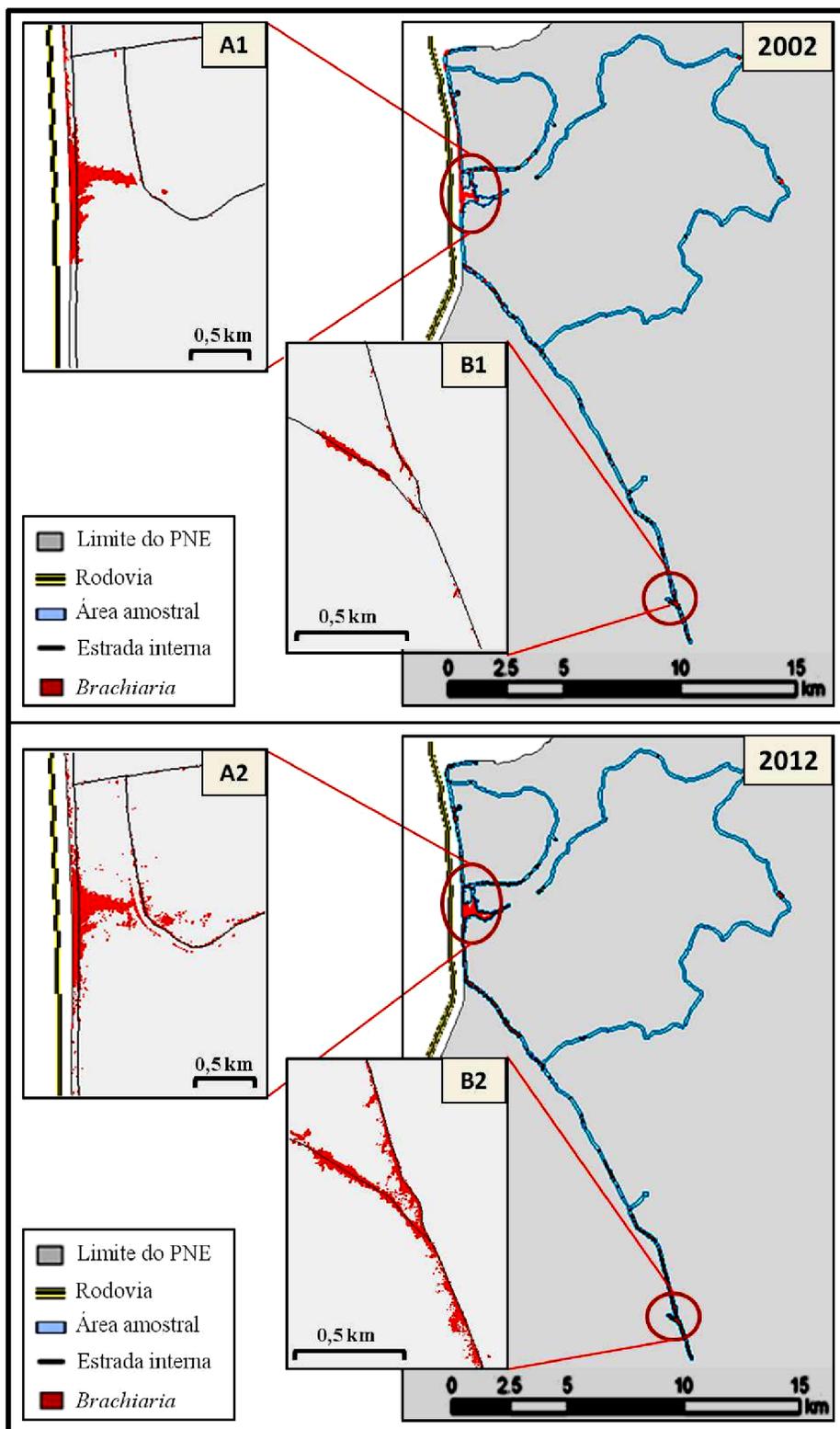


Figura 5: Mapas de distribuição da *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas. Box superior: Distribuição em 2002; Box inferior: Distribuição em 2012. Box A e B: trechos em detalhe da estrada interna.

### 2.3. Dados ambientais

#### 2.3.1. Estradas

Mapa contendo a informação sobre a localização das estradas com o traçado das estradas internas do Parna Emas (IBAMA; CEBRAC, 2004). Este traçado foi cuidadosamente corrigido e refinado a partir nos dados coletados em campo em 2012 (ver Etapa 4.a em *Detalhes de coleta* do item 2.2. *Distribuição da Brachiaria spp.*). Para tais correções usamos o *Editor Tools* do *software* ArcGIS 9.3.

#### 2.3.2. Vegetação

No Parna Emas ocorrem diferentes fitofisionomias de Cerrado: fisionomias florestais, cerrado *stricto sensu*, campo cerrado, campo sujo, campo limpo, campo úmido e varjões, cerrado hipersazonal e vegetação arbustiva sobre laterita (IBAMA; CEBRAC, 2004). Estes dados de vegetação foram obtidos pelo mapa de distribuição da vegetação do Parna Emas (IBAMA; CEBRAC, 2004) (Fig. 6A).

Para as análises e simulações, separamos as diferentes fitofisionomias de Cerrado em três categorias de vegetação: "Vegetação Fechada", Campo Sujo e Campo Limpo (Fig. 6B). Vegetação Fechada engloba as fitofisionomias mais florestais do cerrado (florestas, cerrado *stricto sensu* e campo cerrado). Tais fitofisionomias foram agrupadas por ocorrerem em baixa frequência [1,2 % de toda a cobertura vegetal do Parna Emas (IBAMA; CEBRAC, 2004)] e, principalmente, por possuírem características semelhantes: maior densidade de vegetação arbórea e densa vegetação arbustiva levam a maior sombreamento e deixam pouco solo exposto, fatores que podem levar a uma resposta negativa na expansão de *Brachiaria spp.* (FISHER; KERRIDGE, 1996).

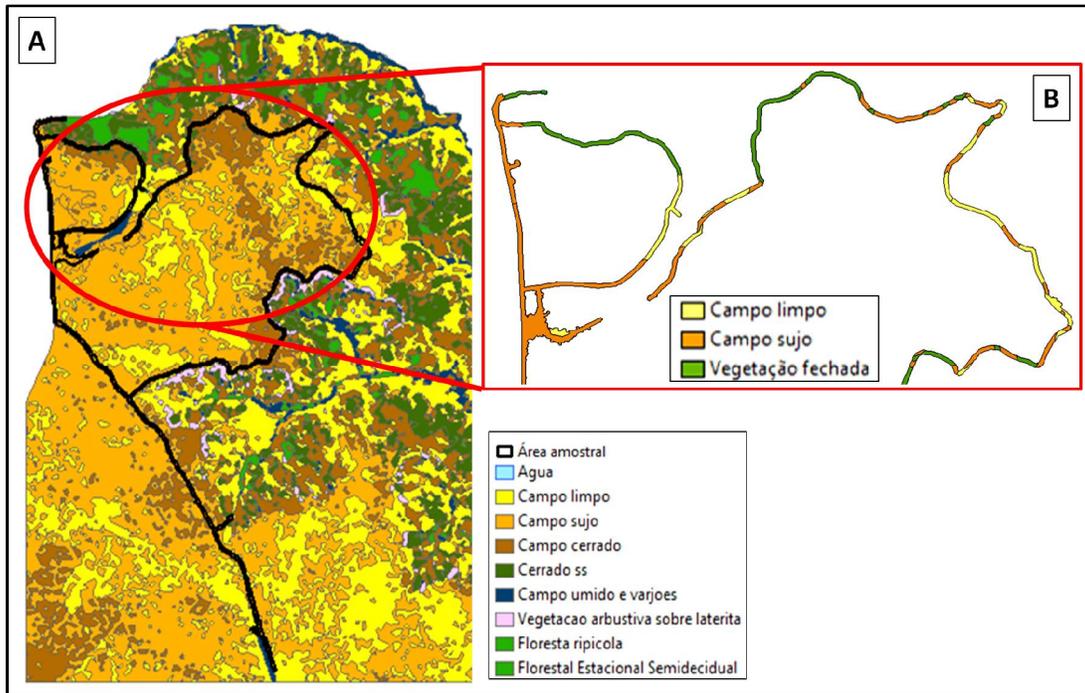


Figura 6: Mapa das diferentes fitofisionomias de Cerrado encontradas no interior do Parna Emas. A) Classes de fitofisionomias segundo o Plano de Manejo; B) Detalhe de trecho amostrado; divisão em três categorias: Campo Limpo, Campo Sujo e Vegetação Fechada.

### 2.3.3. Aceiros

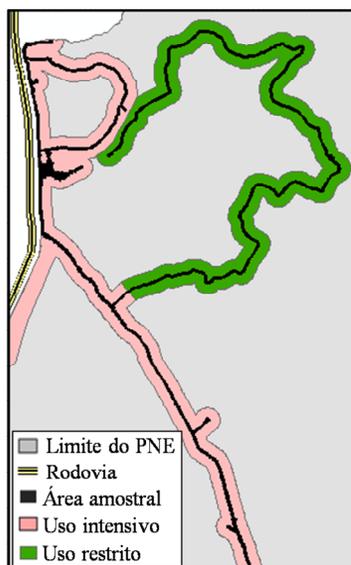
Aceiros são faixas de, em média, 40m de largura onde a vegetação delimitada é queimada, preferencialmente, a cada ano para evitar a propagação de incêndios. A delimitação destas faixas de vegetação é feita de uma lateral pelas estradas internas do Parna Emas e na outra lateral por uma faixa gradeada de aproximadamente 4 metros de largura. Estas áreas são peças fundamentais no manejo do fogo do Parna Emas (IBAMA; CEBRAC, 2004), porém, como estão sujeitas a um regime de distúrbio elevado, podem favorecer o processo de invasão e expansão de gramíneas exóticas (HOBBS; HUENNEKE, 1992).

Estes dados foram obtidos a partir de edição dos dados com informação sobre presença de estradas, com auxílio da ferramenta *Editor Tools* do ArcGIS 9.3. A partir do traçado da estrada, foi desenhada uma faixa lateral de 40m de largura em um dos lados da estrada, representando os aceiros. A localização exata dos aceiros foi determinada pelos dados

coletados em campo em 2012 com GPS Magellan (Etapa 4.a em *Detalhes de coleta* do item 2.2. *Distribuição da Brachiaria spp.*).

#### 2.3.4. *Categorias de Zoneamento do Parna Emas*

Estes dados provieram do mapa que representa as categorias de zoneamento do Parna Emas, segundo informações constantes no seu Plano de Manejo (IBAMA; CEBRAC, 2004) e nas informações coletadas pessoalmente no parque sobre o uso real e atual da área amostrada. Foram classificados dois tipos de uso: (i) uso intensivo (intensa atividade antrópica e região próxima à borda do parque) e (ii) uso restrito (uso restrito a gestores e pesquisadores, região localizado no interior do parque) (Fig. 7).



*Figura 7: Mapa das diferentes categorias de zoneamento do Parna Emas. Uso intenso: intensa atividade turística e região próxima à borda do parque; Uso restrito: uso restrito a gestores e pesquisadores, região localizado no interior do parque.*

#### 2.3.5. *Incidência de fogo*

Compilados a partir de uma série temporal anual de ocorrência de queimada no Parna Emas entre os anos 1990 e 2011, cedido pela ONG de Geoprocessamento Oréades. A maioria dos arquivos já se encontrava no formato shape, enquanto que alguns (2001, 2004, 2008, 2009 e 2010) eram apenas imagens de satélite. Foi necessário então digitalizar estas imagens para

realizar os procedimentos de análises. Depois que todos os anos foram convertidos em *layers*, calculamos a incidência de episódios de fogo nos últimos 10 e 22 anos para a área amostral. Foi constatado que, para este intervalo de tempo, não houve variação na incidência de fogo ao longo da área amostral. Assim, a variável fogo não foi incluída nas análises.

#### 2.3.6. Manejo com herbicida

Confeccionamos um mapa representando os locais em que tem sido feito o manejo da *Brachiaria* spp. através da aplicação de herbicida (Fig. 8 Box A). As áreas foram delimitadas baseadas em informações prestadas pela direção e funcionários do Parna Emas. Segundo a direção do parque, o manejo vem sendo feito nestes locais há três anos consecutivos, com aplicação no começo do ano, em março/abril, e no fim do ano, antes do período da estação chuvosa, em outubro/novembro. O herbicida usado é o *glifosato*, diluído dez vezes mais que quando usado em lavoura comum. Porém seu uso no interior de Unidades de Conservação é considerado um tabu e o impacto na comunidade nativa não é estudado no Parna Emas.

#### 2.3.7. Declividade

O relevo de Parna Emas é, de forma geral, bastante plano, por isso selecionamos uma região da área amostral em que a declividade foi mais acentuada, de forma que uma lateral da estrada foi considerada qualitativamente mais elevada (cerca de 870m de altitude) que a outra lateral da estrada (cerca de 865m de altitude). Apesar da pequena diferença de altitude, esta região, no centro do Parna Emas (Fig. 8 Box B), possui declive de cerca de 1 grau e quanto mais distante da estrada no sentido leste-oeste, menor é a altitude.

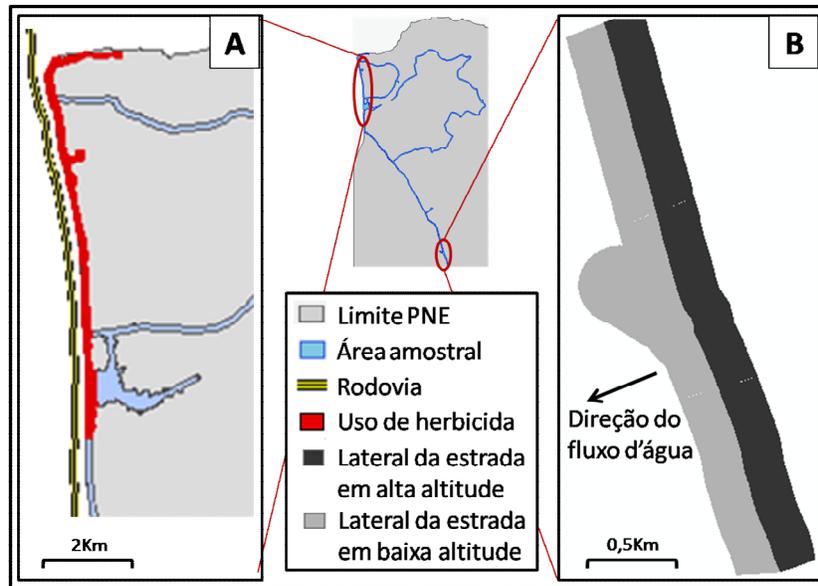


Figura 8: Box A: local onde é realizado o manejo com herbicida; Box B: região com declividade mais acentuada.

#### 2.4. Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados

Como o objetivo do presente estudo não é modelar a expansão da *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas somente através da abordagem estatística clássica, mas sim modelar sua dinâmica com o auxílio dos modelos de simulação espacialmente explícitos, realizamos apenas algumas análises estatísticas exploratórias básicas para elucidar a relação entre as variáveis ambientais, a distribuição e a expansão da *Brachiaria* spp., e assim descrever o padrão mais característico de distribuição da espécie. Esta etapa foi necessária para selecionarmos do modelo teórico quais os fatores ambientais mais relevantes ao processo estudado, ou seja, aqueles que podem ser responsáveis pela geração do padrão observado, bem como indicar a possível relação entre eles e a expansão da *Brachiaria* spp.. Todas as análises foram feitas tendo com base os mapas ambientais convertidos em *raster* ou ASCII com células de tamanho 3mx3m (Detalhes no Apêndice A, item *Processo de Digitalização*).

Para analisar o padrão de distribuição espacialmente explícito da gramínea invasora, utilizamos a função *Average Nearest Neighbor Distance* (ArcGIS 9.3). A ferramenta *Average Nearest Neighbor Distance* mede a distância entre uma célula ocupada e seus vizinhos mais próximos; se essa distância é menor que a distância criada por um modelo nulo hipotético de

distribuição aleatória, pode-se dizer que o padrão é agregado; se essa distância for maior a distribuição é considerada dispersa; e se for igual ao esperado pelo acaso, a distribuição é tida como aleatória. Esta ferramenta também gera o ‘Índice da distância média do vizinho mais próximo’ (*Average nearest neighbor distance index - ANN*), que é um índice de distribuição/agregação espacial, dado pela razão entre a distância observada e a distância esperada (gerada pelo modelo nulo hipotético); se o índice for menor que 1, o padrão é agregado, se for maior que 1 o padrão é disperso. Para realizar esta análise dividimos a área amostral em 63 amostras 1 km de extensão, ao longo da estrada, por 100m de largura (podendo variar conforme explicado no item 2.2. *Área amostral*).

Analizamos também como se dá a distribuição de abundância da *Brachiaria* spp. conforme nos afastamos da margem da estrada de forma perpendicular em direção ao interior da vegetação. Para isto, dividimos a área amostral a partir da estrada em até 30 classes de distâncias (Fig. 9), de 0m a 90m em intervalos de 3m, tanto para o lado direito quanto para o lado esquerdo da estrada, utilizando a ferramenta *Buffer Wizard* do software ArcGIS 9.3. A última classe, a qual engloba todas as distâncias entre 90m e 450m, foi excluída das análises. Isso foi feito porque tal classe ocorre somente em um trecho específico (ver Fig. 3, Box C), com características exclusivas, que não se encontram em outras partes da amostra: está na borda do parque, fazendo fronteira com uma rodovia estadual e um curral do outro lado da rodovia e é também o local de menor altitude da região, levando a um grande acúmulo de água. Consideramos, então, que este trecho constitui um *outlier*, que, se utilizado na análise, poderia ocultar possíveis resultados significativos. Com auxílio do *software* R (rotina descrita no Apêndice A), calculamos a abundância de células ocupadas por *Brachiaria* spp. em cada classe de distância (Tabela 1, ao fim do documento). Com estes dados fizemos um histograma relacionando a abundância relativa de células ocupadas por *Brachiaria* spp. com as respectivas classes de abundância. Usamos os dados da distribuição de 2002, de 2012 e os dados referentes à expansão deste período.

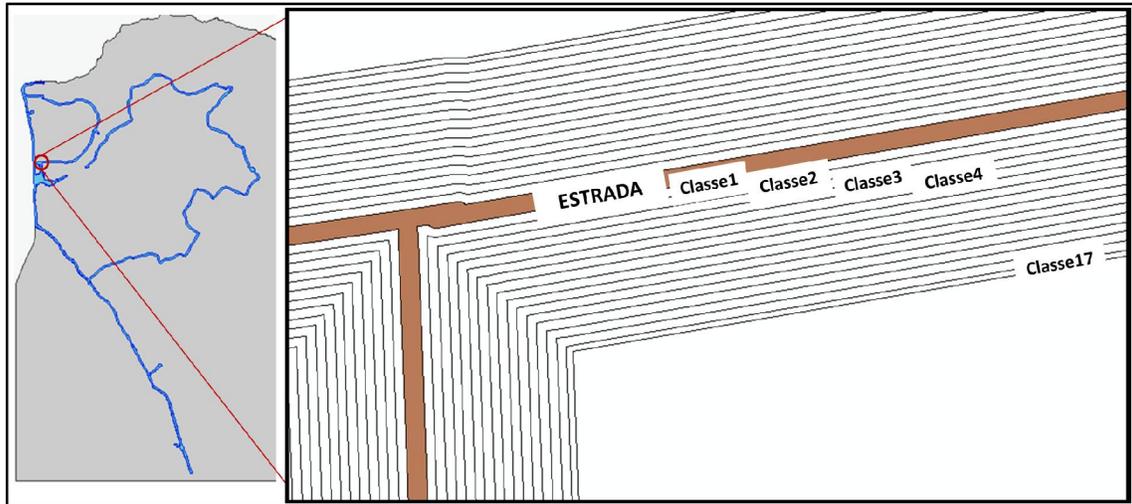


Figura 9: Mapa das estradas internas do Parna Emas; Detalhe mostrando a estrada e algumas classes de distância. Classe1: Classe de distância 1 (0m – 2,9m); Classe2: Classe de distância 2 (3m – 5,9m); Classe3: Classe de Distância 3 (6m – 8,9m); Classe17: Classe de Distância 17 (48m – 50,9m).

Para investigarmos se a expansão da *Brachiaria* spp. ocorre de maneira diferenciada entre as diferentes fitofisionomias de Cerrado, dividimos a área amostral em amostras com tamanho de 200 m de comprimento (seguindo o traçado das estradas internas) por 100 m de largura. Buscando minimizar o efeito de outras variáveis ambientais, excluímos da análise aquelas amostras pertencentes à categoria de zoneamento de uso restrito (ver item 2.3.4. *Categorias de Zoneamento do Parna Emas* e Fig. 7), aquelas que estão no limite do Parna Emas, adjacentes à rodovia, e também as amostras que eram em parte de uma fitofisionomia e parte de outra, de forma que selecionamos apenas as amostras que pertenciam completamente, ou no mínimo 80%, à uma única categoria de vegetação. Assim, totalizamos 150 amostras, sendo 21 de Vegetação Fechada, 86 de Campo Sujo e 43 de Campo Limpo. A partir dos dados da expansão observada entre o período de 2002 e 2012, ou seja, somente a abundância de *Brachiaria* spp. que surgiu no período citado (ver item 2.2. *Distribuição da Brachiaria spp.*), calculamos então a abundância de células ocupadas por *Brachiaria* spp. para cada amostra (Tabela 2). Como o total de amostras variou para cada categoria de vegetação, sorteamos 21 amostras de cada categoria para proceder com a análise. Por fim, fizemos um Boxplot que nos permitiu comparar graficamente a abundância de *Brachiaria* spp. que expandiu nas diferentes categorias de vegetação.

Para testar se há diferença significativa entre a proporção de células ocupadas e não ocupadas por *Brachiaria* spp. nas faixas de aceiro e fora dessas faixas, bem como entre as diferentes categorias de zoneamento do Parna Emas (uso restrito e intensivo), realizamos testes de Qui-quadrado. Para estas análises usamos a abundância total de células ocupadas por *Brachiaria* spp. no ano de 2012 em toda a área amostral. Para investigar se há associação entre a retração da gramínea entre os anos de 2002 e 2012 com os locais em que houve a aplicação de herbicida, também realizamos um teste de Qui-quadrado comparando a proporção de células que retraíram na região sob manejo com herbicida com a região em que não houve uso de herbicida, ambas em área de zoneamento de uso intensivo. Para investigar a influência da declividade no direcionamento da expansão, também testamos por meio de Qui-quadrado se há diferença significativa entre a proporção de células ocupadas e não ocupadas por *Brachiaria* spp. em locais de maior elevação e de menor elevação.

Realizamos também uma análise de ordenação para identificar se as variáveis ambientais estão relacionadas entre si e como elas se relacionam, bem como para identificar agrupamentos de amostras semelhantes. Estes agrupamentos de amostras semelhantes serão utilizados nos modelos de simulação (ver item 2.5 *Modelo de autômato celular*). Usamos o método de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS). Escolhemos este método por trabalhar com dados não paramétricos, requerer apenas relações ordinais entre as variáveis, não exigir as premissas de normalidade ou homocedasticidade e também ser mais robusto que outras ordenações baseadas em autovetores, como Análise de Componentes Principais (PCA) e Análise de Correspondência (CA) (TONG, 1989). Valores de *stress* menores que 0,1 são aceito como bons e com pouca chance de ser falsa inferência (KRUSKAL, 1964). As análises foram feitas no *software* R utilizando a função “metaMDS” do pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2011) e o método de Bray-Curtis para calcular a matriz de dissimilaridade.

Por meio do NMDS as amostras foram ordenadas em um espaço multidimensional e representadas em duas dimensões preservando, da melhor forma possível, as relações de semelhança e diferenças entre suas variáveis ambientais (LEGENDRE; LEGENDRE, 2003). A delimitação dos conjuntos de amostras semelhantes foi feita com as funções “ordihull”, que

delimita no gráfico gerado pelo NMDS o menor polígono possível envolvendo amostras semelhantes segundo uma variável escolhida, e “ordicluster”, que gera a representação gráfica no NMDS de uma análise de clusters; funções também presentes no pacote Vegan (OKSANEN et al., 2011). Para realizar esta análise dividimos a área amostral em amostras de 1 km de extensão (ao longo das estradas internas do Parna Emas) por 100m de largura (50m para cada lado da estrada). As variáveis ambientais das amostras foram categorizadas em variável presente (1) ou ausente (0) (Tabela 3). As variáveis utilizadas foram:

- Abundância relativa de *Brachiaria* spp.: sendo baixa, para aquelas amostras entre zero e 25% de ocupação ao longo da estrada, e alta, para aquelas amostras com ocupação acima de 25% ao longo da estrada;
- Categoria de vegetação: com as três categorias Campo Limpo, Campo Sujo e Vegetação Fechada [para as amostras com mais de uma categoria de vegetação, atribuímos aquela que predominou ao longo da estrada (no mínimo 80%) e excluimos aquelas amostras que apresentaram um misto de categorias];
- Categoria de zoneamento: com as categorias de uso intensivo e uso restrito;
- Distância relativa à entrada do Parna Emas: divididas em três classes, próximo à entrada, para as amostras a até 5 km da entrada do Parna Emas (distância euclidiana), distância intermediária à entrada, para as amostras entre 5 km e 10 km da entrada do Parna Emas, e distante da entrada, para as amostras distantes a mais de 10 km da entrada do Parna Emas;
- Taxa de expansão: Esta variável é análoga à taxa intrínseca de crescimento populacional ( $r$ ) encontrado nos modelos demográficos de crescimento populacional e representa o potencial reprodutivo da espécie sob uma determinada condição ambiental (Gotelli, 2007). Essa taxa foi dada simplesmente pela razão entre o tamanho populacional (número de células ocupadas) atual (2012) e o tamanho populacional da amostragem anterior (2002); para categorizar esta informação no NMDS consideramos a taxa de expansão como sendo alta para aquelas amostras que apresentaram razão maior que 2 e menor para as amostras com razão menor que 1,99.

## 2.5. Modelo de simulação por autômato celular

Estruturamos o modelo de autômato celular espacialmente explícito a partir do modelo conceitual teórico do processo de invasão da *Brachiaria* spp. (Fig. 1) e dos resultados obtidos pelas análises descritivas e exploratórias dos dados. Dos fatores apresentados no modelo teórico, fizemos uma seleção daqueles mais relevantes. Esta seleção foi feita com base nos resultados das análises exploratórias realizadas sobre os dados de distribuição da *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas. As análises exploratórias indicaram os padrões gerais que aparentemente caracterizam a distribuição da espécie e sua dinâmica de expansão, bem como as variáveis e processos locais que devam estar presentes para que esses padrões possam emergir. Dessa forma, buscamos alocar nosso modelo de autômato celular na 'Zona de Medawar' e minimizar o viés causado pela nossa escolha pessoal de quais variáveis incluir ou ignorar (GRIMM et al., 2005).

Os padrões gerais selecionados foram: (i) o padrão de distribuição de abundância associado às estradas (padrão agregado às estradas com maior abundância nas margens das estradas e menor no interior da vegetação); (ii) padrão de preferência por habitat perturbado (maior abundância em zonas de uso intensivo); (iii) padrão de preferência por habitats abertos (maior expansão em campo limpo) (ver item 3.1. *Resultados das Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados*).

Os processos locais que supomos estarem associados à geração de tais padrões são: dispersão local e a longas distâncias, estabelecimento favorecido por distúrbios antrópicos, alelopatia e competição com a vegetação nativa. As variáveis associadas foram: presença e distância da estrada, categoria de zoneamento do Parna Emas, presença da própria *Brachiaria* spp. e tipo de vegetação

A seguir descrevemos o modelo de simulação seguindo o protocolo padronizado proposto por Grimm e colaboradores (2006). As simulações foram realizadas no *software* “R” (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011), utilizando um Autômato Celular e algoritmo de expansão programado pela própria mestrandia. Os algoritmos de expansão estão descritos em detalhes no Apêndice B.

### 2.5.1. Visão global do modelo

#### 2.5.1.1. Propósito

O objetivo do modelo é aumentar o conhecimento sobre como características abióticas, tais como presença de estradas, categoria de zoneamento e declividade, e características bióticas, como tipo de vegetação, de um sistema influenciam a expansão de uma gramínea invasora. As regras de simulação do modelo, o algoritmo, foram feitas para a gramínea *Brachiaria* spp. e utilizamos o Parque Nacional das Emas (Parna Emas) como estudo de caso.

#### 2.5.1.2. Estado das variáveis e escalas

Fizemos a modelagem em seis amostras representativas da diversidade das variáveis ambientais encontradas no Parna Emas, com dimensões de 1 km de extensão (acompanhando o traçado das estradas internas) por 300m de largura (150m para cada lado da estrada). Cada amostra foi dividida por um grid regular, formando células de 3mx3m. A resolução do grid foi escolhida para ser compatível com os processos simulados (HIGGINS; RICHARDSON, 1996), ou seja, fina o suficiente para individualizar as manchas de *Brachiaria* spp. em células, permitindo a interação local entre elas e os componentes bióticos e abióticos do sistema, mas grande o suficiente para permitir o surgimento do padrão geral estudado. A resolução também permitiu um bom desempenho computacional e a visualização dos padrões espacialmente explícitos. Usamos uma série temporal da distribuição espacialmente explícita da gramínea no Parna Emas dos anos de 2002 e 2012. Através de simulações modelamos a expansão da gramínea a partir de 2002, buscando obter uma distribuição simulada o mais semelhante possível com a observada em 2012.

O modelo de simulação foi feito em um Autômato Celular e os elementos do sistema estudado foram representados pelas células do autômato, ou seja, as células do grid. As células são as entidades do modelo, os atores participantes da simulação, que interagem localmente entre si, de maneira espacialmente explícita, para gerar um padrão em escala mais ampla. Assim atribuímos às células dois tipos de informação:

(1) distribuição da *Brachiaria* spp. – são células que apresentam a distribuição dos adultos estabelecidos e também das sementes dispersas. São representadas pelo binário 0/1,

ausente/presente [no sistema observado, a área de 1 (uma) célula, 9m<sup>2</sup>, pode conter de 1 a 150 indivíduos adultos e cerca de 30mil sementes [estimativa feita a partir de observações de campo e (SKERMAN; RIVEROS, 1989)]

(2) variáveis ambientais – células que representam o conjunto de características ambientais do local espacialmente explícito. O fazem através de um valor de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) que pode variar de 0 a 100% e representa a adequabilidade ambiental do local, ou seja, o quanto uma célula, dado às suas características ambientais, é adequada para o estabelecimento e ocupação da gramínea invasora. Neste estudo consideramos as variáveis:

a) tipo de vegetação nativa – representam as diferentes fitofisionomia de Cerrado, divididas em três categorias neste trabalho: “Vegetação Fechada”, “Campo Sujo” e “Campo Limpo”;

b) presença de estradas – representam as estradas internas do parque; abrangem a estrada em si e suas margens laterais, podendo chegar a até 9m de largura para os lados direito e esquerda da estrada;

c) tipo de zoneamento – representam as diferentes categorias de zoneamento do Parna Emas, divididas em uso intensivo e uso restrito;

### 2.5.1.3. Visão geral do modelo e programação

Os processos incorporados ao modelo são:

- Dispersão das sementes, que pode ser:
  - local: é o processo de dispersão das sementes de *Brachiaria* spp que ocorre em escala local, formando um chuva de sementes que pode alcançar um raio de até 9m, ou três células, de distância da planta-mãe;
  - a longas distâncias: é o processo de dispersão que ocorre em distância superior a 9m da planta-mãe. Sabe-se que veículos automotores podem carregar sementes de gramíneas aderidas em seu chassi ou pára-lamas a mais de 4 km de distância da planta mãe (VELDMAN; PUTZ, 2010); assim o transito de veículos no interior do Parna Emas pode estar desempenhando um importante papel como dispersor de sementes, inoculando-as em locais aonde essas naturalmente não chegariam. Assumimos no modelo que este tipo de dispersão é realizada pelo transito de veículos no interior do Parna Emas, assim quanto maior

o fluxo de veículos, maior proximidade da borda do parque ou maior abundância da gramínea na amostra, maior é a quantidade de sementes dispersas.

- Estabelecimento do adulto: é a representação conjunta dos processos demográficos de germinação, mortalidade, estabelecimento e crescimento dos juvenis, resultando por fim no estabelecimento da planta adulta. Este processo é determinado por:

- Competição com a vegetação nativa: as espécies de *Brachiaria* spp. possuem atributos fisiológicos que as tornam melhores competidoras por nutrientes que as espécies nativas (WILLIAMS; BARUCH, 2000), porém seu desenvolvimento é limitado principalmente pelo sombreamento (CASTRO et al., 1999; FISHER; KERRIDGE, 1996; SOARES et al., 2009) e no Parna Emas observamos que sua expansão e abundância não são semelhantes entre as diferentes fitofisionomias de Cerrado, sendo maiores em áreas de Campo Limpo, menores em áreas de ‘Vegetação Fechada’ e intermediárias em áreas de Campo Sujo (ver 3.1. *Resultados das Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados*). Este padrão reflete a diferente disponibilidade de luz entre as diferentes fitofisionomias mencionadas, afetando assim a competição;

- Preferência por hábitat perturbado: o estabelecimento da gramínea é favorecido em ambientes perturbados (HÓRUS, 2013; IBAMA; CEBRAC, 2004), assim áreas com maior intensidade de perturbação antrópica, como a margem das estradas e áreas sob zoneamento de uso intensivo, são mais susceptíveis a expansão;

- Retroalimentação positiva: dado o potencial alelopático da *Brachiaria* spp. (BARBOSA; PIVELLO; MEIRELLES, 2008), é possível que o estabelecimento de novos indivíduos seja facilitado pela presença de vizinhos já estabelecidos. À medida que novos indivíduos se estabelecem e passam a liberar substâncias alelopáticas, estas podem impactar negativamente a flora nativa adjacente, levando-a a morte. Sem a vegetação nativa, o solo fica exposto e com alta incidência luminosa, o que supomos facilitar o estabelecimento de novos indivíduos de *Brachiaria* spp., ou em outras palavras, aumenta a adequabilidade ambiental do local à ocupação da gramínea invasora.

O tempo é discreto e cada passo de tempo (iteração) representa 1 (um) ano, assim de 2002 a 2012 foram feitas dez iterações. A cada iteração os processos ocorrem completamente na seqüência que foi descrita, como esquematizada na figura 10, e todas as células são

atualizadas simultaneamente. Consideramos a vizinhança de Moore e as regras de iteração são probabilísticas.

O primeiro passo do algoritmo de expansão é encontrar no *grid* todas as células que já estão ocupadas pela *Brachiaria* spp.. Então, em função de cada célula ocupada, simulamos o processo de dispersão local. Para incluir a dispersão a longas distâncias, adicionamos mais sementes somente às células que correspondem ao traçado da estrada, as células de estrada. O próximo passo simula o conjunto de processos citados acima que resultam no estabelecimento da gramínea e faz isto determinando se as sementes que chegaram às células vazias irão ocupá-las ou não. Para este passo simplificamos e traduzimos ao modelo o processo de estabelecimento como um valor de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) que combina a influência das variáveis ambientais descritas. Investigamos assim quais os valores de probabilidade de ocupação (ver 2.5.5. *Cenários e Submodelos*) resultaram em uma distribuição espacialmente explícita da gramínea mais semelhante possível com a observada em 2012.

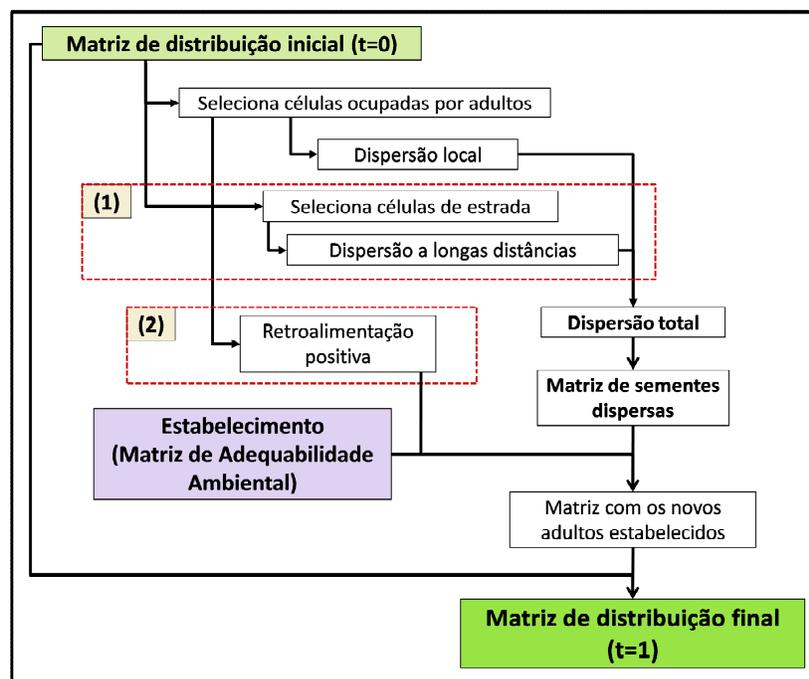


Figura 10: Algoritmo mostrando a seqüência de processos que promovem a dinâmica de expansão durante um passo de tempo. Etapas nos box 1 e 2 são exclusivas ao Cenário Dispersão a longas distâncias e ao Cenário Influência dos vizinhos ocupados, respectivamente

## 2.5.2. Conceitos do modelo

### 2.5.2.1. Emergência

O crescimento populacional, ou seja, o estabelecimento de novos indivíduos é o resultado emergente das interações entre uma célula ocupada e seus vizinhos. O resultado final das simulações é um novo mapa indicando a distribuição espacialmente explícita da *Brachiaria* spp..

### 2.5.2.2. Interações

No modelo simulamos a interação de competição por espaço, luz e nutrientes que ocorre entre a gramínea exótica *Brachiaria* spp. e a comunidade vegetal nativa presente em diferentes fitofisionomias Cerrado e diferentes intensidades de perturbação antrópica. Tal interação é traduzida ao modelo pelos diferentes valores de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) que uma célula pode ter.

### 2.5.2.3. Estocasticidade

Como as regras de iteração do autômato celular são probabilísticas, ou seja, a decisão de ocupar ou não a célula vizinha é dada em função de um valor de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ), a distribuição dos novos indivíduos nas células do grid se dá de forma estocástica.

### 2.5.2.4. Observação

Ao final da simulação, composta por dez iterações, um mapa de distribuição simulada da gramínea é obtido. A partir deste mapa calculamos a abundância total de células ocupadas, a abundância de células ocupadas em cada classe de distância da estrada (como exemplificado na Fig. 9) e o índice de distribuição espacial (ANN), o qual indica quão agregadas ou dispersas estão as células ocupadas (Função “Average Nearest Neighbor” do software ArcGIS 9.3).

### 2.5.3. Inicialização

Iniciamos as simulações a partir de mapas com a real distribuição da *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas no ano de 2002, bem como suas características ambientais sobre categoria de vegetação e de zoneamento e traçado das estradas internas. Dividimos a área amostral do Parna Emas em três grupos de acordo com suas características ambientais semelhantes, seguindo o agrupamento sugerido pelo NMDS (ver em 3.1. *Resultados Das Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados*). Os grupos formados foram:

- Grupo A - Uso intensivo em campo sujo: amostras com alta abundância de *Brachiaria* spp., sob zoneamento de uso intensivo e vegetação de Campo Sujo; localizadas próximas à entrada do Parna Emas, em contato com a borda do parque ou não.

- Grupo B - Uso intensivo em campo limpo: amostras com as mais altas abundâncias de *Brachiaria* spp. e as maiores taxas de expansão, também sob o zoneamento de uso intensivo; porém a vegetação é de Campo Limpo e estão localizadas distantes da entrada do Parna Emas, em uma região de considerável declividade. Se comparado ao restante da área amostral que é essencialmente plana essa área possui declive de cerca de 1 grau no sentido leste-oeste, de forma que quanto mais distante da estrada em direção ao oeste, menor é a altitude. Apesar da suave declividade, uma lateral da estrada claramente está em menor elevação que a outra lateral, e essa lateral de menor altitude possui abundância de *Brachiaria* spp. dez vezes maior que a lateral em maior altitude (ver em 3.1. *Resultados Das Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados*).

- Grupo C - Uso restrito ou Vegetação fechada: composto por amostras com baixa ou nenhuma abundância de *Brachiaria* spp. mas de diferentes características, sendo trinta amostras sob zoneamento de uso restrito, com Vegetação Fechada ou de Campo Sujo e distantes da entrada do parque, e cinco amostras sob zoneamento de uso intensivo, com Vegetação Fechada e localizadas próximas à entrada do parque.

Em cada um dos grupos, selecionamos randomicamente duas amostras para realizar as simulações, totalizando seis amostras.

#### 2.5.4. *Input*

Os dados de categoria de vegetação e de zoneamento e traçado das estradas internas foram obtidos através dos mapas reais do Parna Emas (ver em 2.3. *Dados ambientais*). Essas variáveis ambientais são estáticas ao longo do tempo, mas variam no espaço, conforme descrito nos grupos estabelecidos em 2.5.3. *Inicialização*. Apenas a variável ‘quantidade de vizinhos’ é dinâmica ao longo do tempo, e esta é atualizada a cada iteração.

#### 2.5.5. *Cenários e Submodelos*

Para investigar como se dá a contribuição dos processos locais à dinâmica geral de expansão da *Brachiaria* spp. elaboramos diferentes cenários nos quais gradativamente aumentamos a complexidade do sistema, ou seja, a partir de um cenário simples, que leva em conta apenas a dispersão local (Fig. 11 Box A), adicionamos outros processos (Fig. 11 Box B e Box C), tornando a dinâmica cada vez mais complexa e provavelmente mais semelhante ao sistema observado (Fig. 11 Box D). Cada cenário foi composto por Submodelos onde variamos os parâmetros ambientais, como a distância de dispersão e o valor de probabilidade de ocupação da célula (valores sumarizados na Tabela 4). Buscamos assim encontrar o melhor conjunto de variáveis e parâmetros ambientais que permitam gerar o melhor ajuste possível entre os dados simulados e os dados observados. Uma diversidade quase infinita de parâmetros poderia ser testada, porém, por limitação computacional e de tempo, optamos por focar nossos esforços nos parâmetros e combinações que realmente consideramos relevantes dado o modelo teórico e as características ambientais de cada local.

Desta forma, quatro cenários foram propostos:

- *Cenário 1 - Dispersão local*

Partindo do cenário mais simples, consideramos apenas os processos de dispersão local e estabelecimento ocorrendo nas diferentes fitofisionomias de Cerrado e categorias de

zoneamento (Fig. 11 Box A). Assim, a partir de uma célula ocupada simulamos sua dispersão para a vizinhança local, até três células de distância, sendo a chuva de sementes determinada pela exponencial negativa da equação 1:

$$P_{dispLocal} = e^{-(\alpha*d)}, \quad \text{Equação 1}$$

onde  $e$  é uma constante matemática (logaritmo natural),  $\alpha$  é a constante espécie específica, que dá o formato da curva exponencial negativa de dispersão, e  $d$  é a distância a partir da planta mãe. Assim, quanto mais longe da planta mãe, menor a probabilidade de se encontrar sementes. A constante espécie específica ( $\alpha$ ) foi fixada no valor de 0,9, pois simulações prévias com  $d$  igual a 3m, 6m e 9m mostraram que este valor foi o que gerou uma distribuição mais semelhante ao observado; assim assumimos no modelo que a maioria das sementes (40%) se concentra ao redor da planta mãe, em um raio de 3m de largura, e uma minoria (6%) se afasta para mais de 6m de distância da planta mãe. Assim, cada célula ocupada gera um novo *grid*, também espacialmente explícito, que indica a probabilidade que cada célula vizinha tem de receber sementes ( $P_{disp Local}$ ). Os *grids* gerados são então sobrepostos formando um único *grid* resultante; nas células em que ocorreram mais de 1 (um) valor de  $P_{disp Local}$ , foi considerado apenas o maior valor. A partir deste *grid* resultante é feito então um sorteio para cada célula do *grid* para determinar se as sementes irão chegar ( $P_{disp Local}$ ) ou não ( $1 - P_{disp Local}$ ) naquela célula. Ao fim deste passo tem-se um novo *grid* indicando as células em que as sementes efetivamente chegaram. Neste cenário avaliamos como se deu o ajuste dos submodelos com diferentes distâncias de dispersão local: 3m, 6m ou 9m [valores sugeridos através de dados de gramíneas semelhantes à *Brachiaria* spp. (ERNST; VEENENDAAL; KEBAKILE, 1992).

O próximo passo foi determinar se as sementes que chegaram, iriam se estabelecer ou não, e isso depende da adequabilidade ambiental de cada célula. Neste cenário investigamos como a adequabilidade ambiental difere entre as três categorias de vegetação propostas, Campo Limpo, Campo Sujo e Vegetação Fechada, e entre as categorias de zoneamento, uso intensivo ou uso restrito. Como dito, a adequabilidade ambiental foi traduzida ao modelo como valores

de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ). Assim testamos como se deu o ajuste dos submodelos com diferentes valores de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ):

- ‘Uso intensivo em campo sujo’ e ‘Uso intensivo em campo limpo’ testamos os valores de 1%, 5%, 10%, 20% e 30%;
- ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’ testamos os valores de 0,1%, 0,5%, 1%, 5% e 10%.

Este range de valores foi escolhido para que pudéssemos inferir a grandeza da taxa de expansão nas diferentes categorias de vegetação e de zoneamento e também para verificar se essa grandeza difere entre estes ambientes. Os dois primeiros grupos, ‘Uso intensivo em campo sujo’ e ‘Uso intensivo em campo limpo’, são relativamente semelhantes e possuem alta abundância da gramínea (ver em 3.1. *Resultados Das Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados*), por isso testamos o mesmo range de valores; já o terceiro grupo, ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’, é distinto dos anteriores, com abundância nula ou muito baixa, por isso testamos um range de valores menores, pois, como sabemos deste fato, julgamos desnecessário testar valores maiores que 10%.

Para o grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’, o único com relevante declividade, consideramos também a influência deste fator no direcionamento da expansão da *Brachiaria* spp.. Para tanto anulamos o valor de probabilidade de ocupação nas células da lateral de maior elevação, de modo que, nesta lateral a expansão ocorreu apenas adjacente à estrada, em sua margem de até 3m de largura. Comparamos então os submodelos com e sem o fator ‘declividade’. Este mesmo procedimento foi feito também em todos os cenários descritos a seguir.

- *Cenário 2 - Maior Estabelecimento às margens das Estradas*

As estradas têm importante papel na dinâmica de espécies invasoras, sendo amplamente consideradas como uma importante via de dispersão e provimento de habitat perturbado para a expansão das gramíneas (FORMAN; ALEXANDER, 1998; TROMBULAK; FRISSELL, 2000). Assim adicionamos a variável presença da estrada neste cenário. Isso foi feito atribuindo maiores valores de probabilidade de ocupação nas células de estradas e menores

valores de probabilidade de ocupação nas outras células, as células de vegetação. Assim, além do processo de dispersão local, simulamos também o processo de preferência por hábitat perturbado (Fig. 11 Box B). Vale ressaltar que neste cenário nós não levamos em conta a possibilidade de haver maior input de sementes às margens das estradas do que no interior da vegetação; nós assumimos que o número de sementes dispersas é dado tão somente pela chuva de sementes da planta-mãe, que é a mesma, tanto nas margens das estradas como no interior da vegetação. Desta forma, nós buscamos simular simplesmente a ocupação preferencial da gramínea às margens das estradas, ou seja, as sementes chegam de igual forma nos ambientes, mas o que limita ou favorece seu desenvolvimento é o ambiente em que ela se encontra, no caso, melhor desenvolvimento às margens das estradas.

Baseado nos resultados do cenário anterior, os submodelos testados nos diferentes grupos foram:

- ‘Uso intensivo em campo sujo’: 8% para as células de estrada e 3% para as células de vegetação; 8% para as células de estrada e 5% para as de vegetação; 10% para as células de estrada e 3% para as de vegetação; 10% para as células de estrada e 5% para as de vegetação.
- ‘Uso intensivo em campo limpo’: 20% para as células de estrada e 10% para as células de vegetação; 30% para as células de estrada e 20% para as células de vegetação;
- ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’: 0,5% para as células de estrada e 0,1% para as células de vegetação; 1% para as células de estrada e 0,1% para as células de vegetação;

Para cada submodelos variamos também a largura da margem da estrada: 3m, 6m e 9m; e também a distância de dispersão local: 3m e 6m. Totalizamos assim 48 submodelos.

- *Cenário 3 - Influência dos vizinhos ocupados*

Neste cenário incorporamos o processo de retroalimentação positiva dado pelo potencial alelopático da *Brachiaria* spp. (BARBOSA; PIVELLO; MEIRELLES, 2008) (Fig. 11 Box C). Assim, exploramos se a adequabilidade ambiental de uma célula cujos vizinhos já estão ocupados é maior que em uma célula isolada, sem vizinhos ocupados. Simulamos esse

processo através de submodelos que somam ao valor da probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) da célula focal os seguintes valores:

- ‘Uso intensivo em campo sujo’: 0% às células com até quatro vizinhos ocupados e 1% acima de cinco vizinhos ocupados; 0% às células com até quatro vizinhos ocupados e 10% acima de cinco vizinhos ocupados; 1% às células com até quatro vizinhos ocupados e 10%, acima de cinco vizinhos ocupados; 3% às células com até quatro vizinhos ocupados e 6% acima de cinco vizinhos ocupados; 6% às células com até quatro vizinhos ocupados e 10% acima de cinco vizinhos ocupados.
- ‘Uso intensivo em campo limpo’: 0% às células com até quatro vizinhos ocupados e 10% acima de cinco vizinhos ocupados; 0% às células com até quatro vizinhos ocupados e 90% acima de cinco vizinhos ocupados; 10% às células com até quatro vizinhos ocupados e 90%, acima de cinco vizinhos ocupados; 30% às células com até quatro vizinhos ocupados e 60% acima de cinco vizinhos ocupados; 60% às células com até quatro vizinhos ocupados e 90% acima de cinco vizinhos ocupados.
- ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’: 0% às células com até quatro vizinhos ocupados e 0,1% acima de cinco vizinhos ocupados; 0% às células com até quatro vizinhos ocupados e 0,5% acima de cinco vizinhos ocupados; 0,1% às células com até quatro vizinhos ocupados e 0,5% acima de cinco vizinhos ocupados.

Em função dos resultados observados nos cenários anteriores fixamos a distância de dispersão em 6m e a largura da margem da estrada também em 6m, porém testamos ainda como se deu o ajuste dos submodelos com diferentes valores de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) nas células de estrada e de vegetação, sendo:

- ‘Uso intensivo em campo sujo’: 8% para as células de estrada e 5% para as de vegetação; 10% para as células de estrada e 5% para as de vegetação;
- ‘Uso intensivo em campo limpo’: 20% para as células de estrada e 10% para as de vegetação; 30% para as células de estrada e 10% para as de vegetação;
- ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’: 0,5% para as células de estrada e 0,1% para as de vegetação; 1% para as células de estrada e 0,5% para as de vegetação.

- *Cenário 4 - Dispersão a longas distâncias*

Neste cenário (Fig. 11 Box D) simulamos o processo de dispersão a longas distâncias através da adição de mais sementes somente às células de estrada. Utilizando os melhores parâmetros obtidos pelos cenários anteriores, fizemos três submodelos nos quais adicionamos sementes em:

- ‘Uso intensivo em campo sujo’ e ‘Uso intensivo em campo limpo’: 30, 60 e 90 células de estrada por iteração. Estes valores representam 5%, 10% e 15%, respectivamente, do total de células de estrada, ou seja, é como se a cada ano (1 iteração) 5%, 10% ou 15% da estrada recebesse sementes dispersadas a longas distâncias;
- ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’: 10, 20 e 30 células de estrada por iteração, o que representa 1,5%, 3% e 5%, respectivamente, do total de células de estrada. Atribuimos menores valores neste grupo, pois partimos da premissa que na categoria de zoneamento de uso restrito o tráfego de veículos é menor e, conseqüentemente, a quantidade de sementes dispersas é menor; entretanto, no caso da amostra de ‘Vegetação fechada’ na categoria de zoneamento de uso intensivo o tráfego de carros é intenso.

Além destes, testamos também submodelos com valor de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual nas células de estrada e de vegetação. Fizemos isto para verificar como se dá o ajuste se considerarmos que há somente um maior input de sementes às margens das estradas, mas o estabelecimento ocorre da mesma forma, tanto nas margens como no interior da vegetação, ou seja, não há ocupação preferencial às margens. Testamos os valores de:

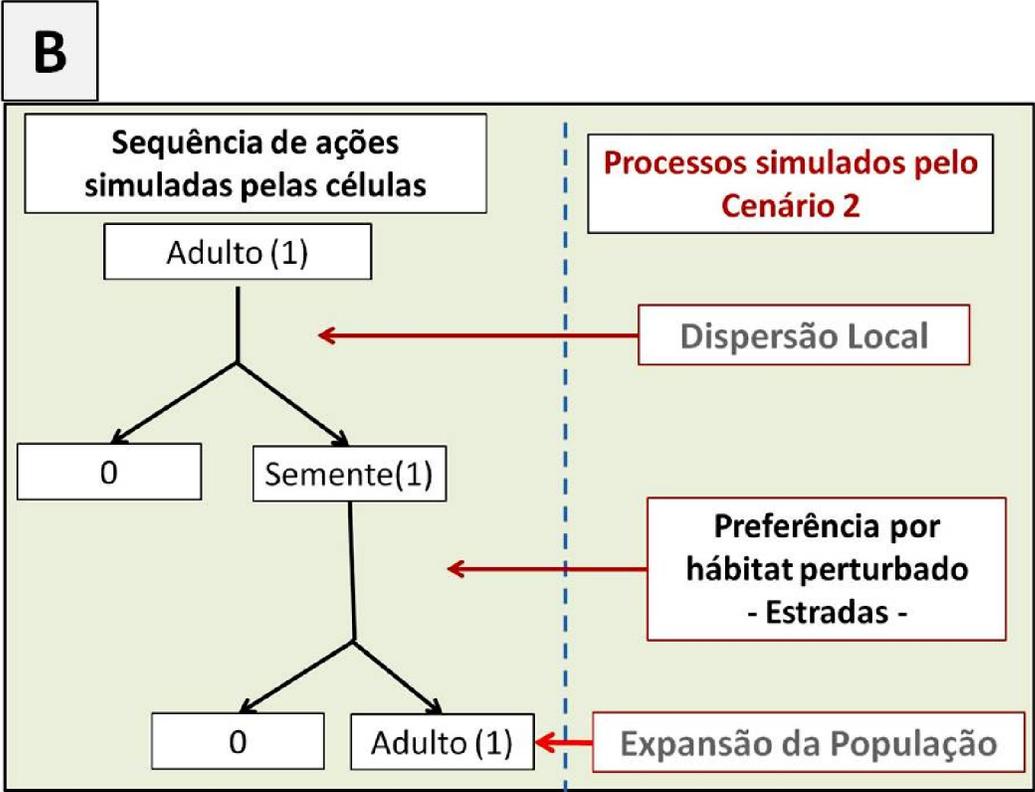
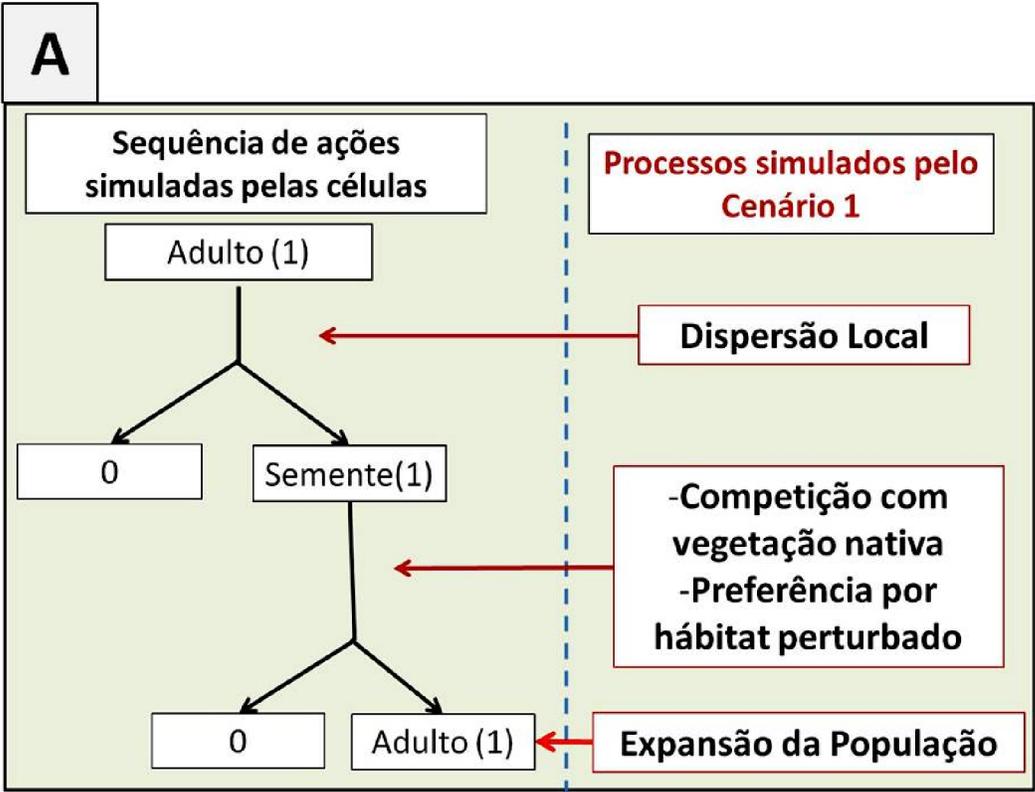
- ‘Uso intensivo em campo sujo’: 5% para todas as células;
- ‘Uso intensivo em campo limpo’: 10% e 20% para todas as células;

Como para o grupo ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’ os valores de abundância são muito baixos, julgamos desnecessário proceder com este último teste neste grupo.

#### 2.5.6. Validação com os dados de distribuição de 2012

Para cada amostra simulada geramos ao longo dos quatro cenários em torno de 50 submodelos diferentes. Para validar estes submodelos com os dados observados em 2012 começamos com uma análise visual comparativa entre os mapas simulados e os dados observados. Apesar de relativamente simples, uma das principais vantagens do autômato celular é justamente ser visualmente explícito. Assim selecionamos os modelos que mais contribuíram para explicar a expansão da *Brachiaria* spp. e excluimos aqueles que são apenas ruído da modelagem.

Avaliamos também como se deu o padrão de distribuição da abundância a partir da margem das estradas. Como observamos que a abundância da *Brachiaria* spp. está mais concentrada nas margens das estradas e diminui conforme seguimos para o interior da vegetação (ver em 3.1. *Resultados Das Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados*), optamos por utilizar este padrão de distribuição de abundância para avaliar o ajuste dos modelos simulados. Para tanto, calculamos, através do *software* R (mesma rotina usada em 2.4. *Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados* e descrita no Apêndice A), para cada modelo simulado e para os dados observados o número de células ocupadas em cada classe de distância [até 30 classes, com 3m de largura cada classe (ver Fig. 9)]. Com estes dados construímos histogramas e analisamos se a distribuição da frequência de células ocupadas por *Brachiaria* spp. nas diferentes classes de distâncias da estrada difere ou não entre o modelo simulado e os dados observados. Usamos o teste de aderência Qui-quadrado; assim quando as frequências de abundância de células ocupadas observadas são muito próximas às simuladas, o valor de Qui-quadrado é pequeno e assume valores altos quando as divergências forem grandes. Comparamos também a abundância total de células ocupadas e o índice de distribuição espacial (ANN) dos dados simulados com os dados observados.



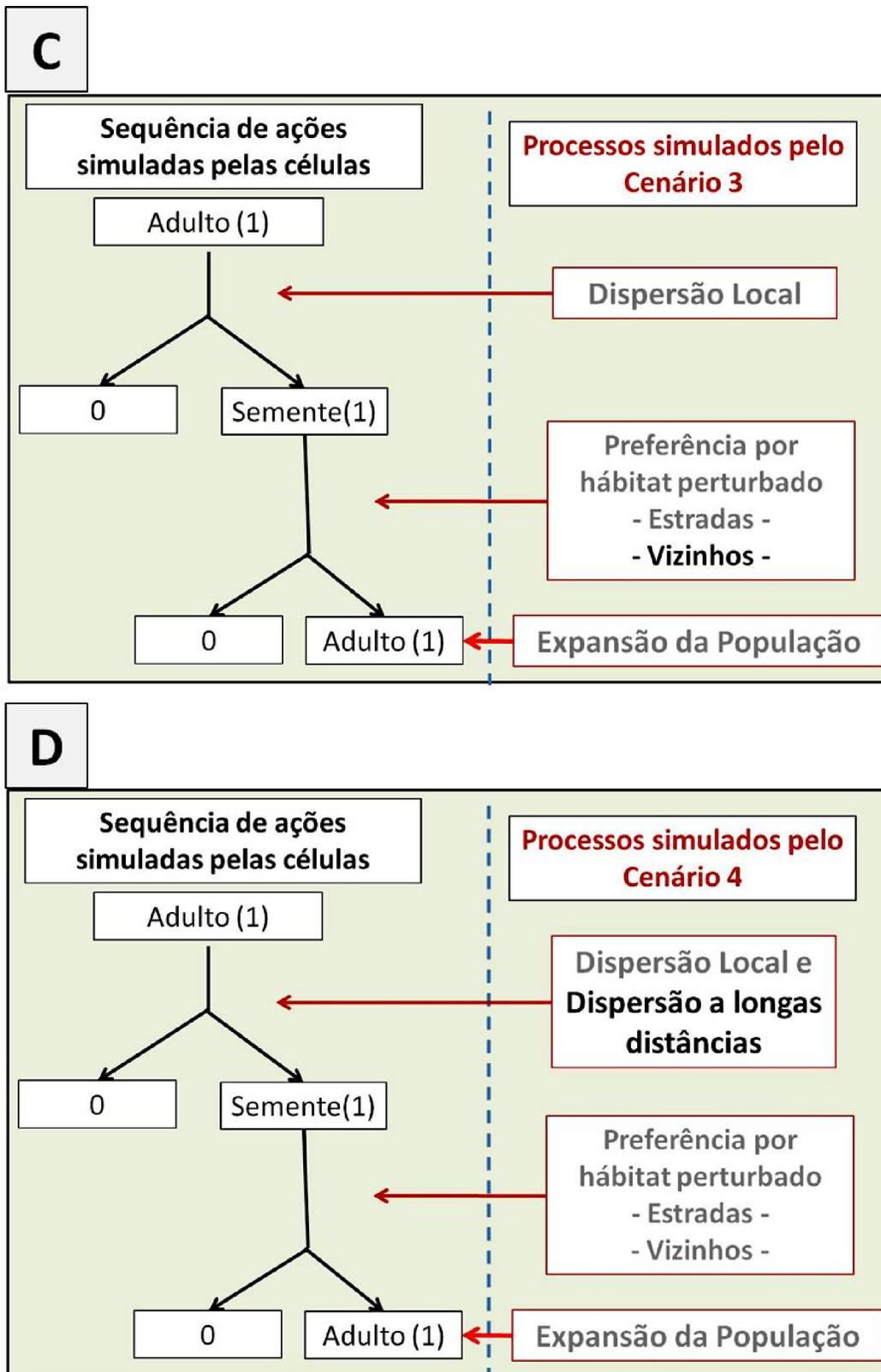


Figura 11: Esquema dos processos simulados nos Cenários de 1 a 4 (Box de A a de D, respectivamente).

Tabela 4: Parâmetros utilizados nos diferentes Cenários e Submodelos.

Submodelos									
Cenários	Distância de dispersão (d)	Probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ )			Tamanho da Margem da estrada	Contribuição dos vizinhos ocupados			% de células de estrada ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias
1. Dispersão local	3m, 6m ou 9m	Grupos A e B: 1%, 5%, 10%, 20% e 30%			Não se aplica	Não se aplica			Não se aplica
		Grupo C: 0,1%, 0,5%, 1%, 5% e 10%							
2. Maior Estabelecimento às margens das Estradas	3m ou 6m	Grupos	Célula de Estrada	Célula de Vegetação	3m, 6m ou 9m	Não se aplica			Não se aplica
		Grupo B	10%	5%					
			Grupo C	20%					
		30%		5%					
		0,5%	10%						
		1%	20%						
0,1%	0,1%								
3. Influência dos vizinhos ocupados	6m	Grupos	Célula de Estrada	Célula de Vegetação	6m	Grupos	Até 4	Acima de 5	Não se aplica
		Grupo B	10%	5%		0%	10%		
						1%	10%		
						3%	6%		
						6%	10%		
		Grupo C	20%	10%		0%	10%		
						0%	90%		
						10%	90%		
						30%	60%		
		Grupo C	30%	20%		60%	90%		
						0%	0,1%		
0%	0,5%								
0,1%	0,5%								
4. Dispersão a longas distâncias	6m	Grupos	Célula de Estrada	Célula de Vegetação	6m	Grupos	Até 4	Acima de 5	Grupos A e B: 5%, 10% ou 15%
		Grupo B	5%	5%		10%	90%		
			Grupo C	20%				10%	
		20%		20%					
		10%	10%						
		1%	0,5%						

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Resultados das Análises Descritivas e Exploratórias dos Dados Observados

Das 63 amostras utilizadas para fazer o teste de dispersão espacial de *Brachiaria* spp., 25 foram descartadas por falta de dados (pertenciam à zona de uso restrito). Das 38 restantes, 28 amostras apresentaram padrão de distribuição agregado, 6 apresentaram padrão disperso e somente 4 tiveram padrão aleatório. Como em 73% das amostras a distribuição da espécie foi considerada agregada, podemos supor que este é o padrão de distribuição espacial da *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas.

Quando comparada a área total de ocupação da *Brachiaria* spp., houve aumento de 168% entre os anos de 2002 e 2012 (0,15km<sup>2</sup> e 0,25km<sup>2</sup>, respectivamente). Cerca de 40% dessa expansão ocorreu apenas nas margens adjacentes às estradas (até 9m para ambos os lados da estrada) (Fig. 12, barras verdes). Nossos resultados mostram ainda uma relação negativa muito clara entre abundância de *Brachiaria* spp. e as classes de distância da estrada (Fig. 12). À medida que nos afastamos da estrada, de forma perpendicular em direção ao interior da vegetação, observamos que a abundância da espécie invasora diminui. Isso pode ser observado tanto nos dados de distribuição observados em 2002 e de 2012, como também nos dados de expansão deste período.

Aparentemente, há diferença na abundância de *Brachiaria* spp. que expandiu no período de 2002 a 2012 entre as diferentes categorias de vegetação: campo limpo > campo sujo > vegetação fechada (Fig. 13).

Nossas análises não mostraram de forma conclusiva a relação entre a presença de aceiros e a proporção de células ocupadas ou não ocupadas por *Brachiaria* spp.. O valor de qui-quadrado foi significativo (Qui-quadrado = 5243, gl = 1,  $p < 2.2e-16$ ), porém, aparentemente, a associação está entre presença de *Brachiaria* spp. e vegetação nativa, e não com a presença de aceiros. Assim, a presença de aceiro não foi levada em consideração nos modelos de simulação por Autômato Celular e também não conseguimos estabelecer qual a contribuição deste fator no processo de expansão.

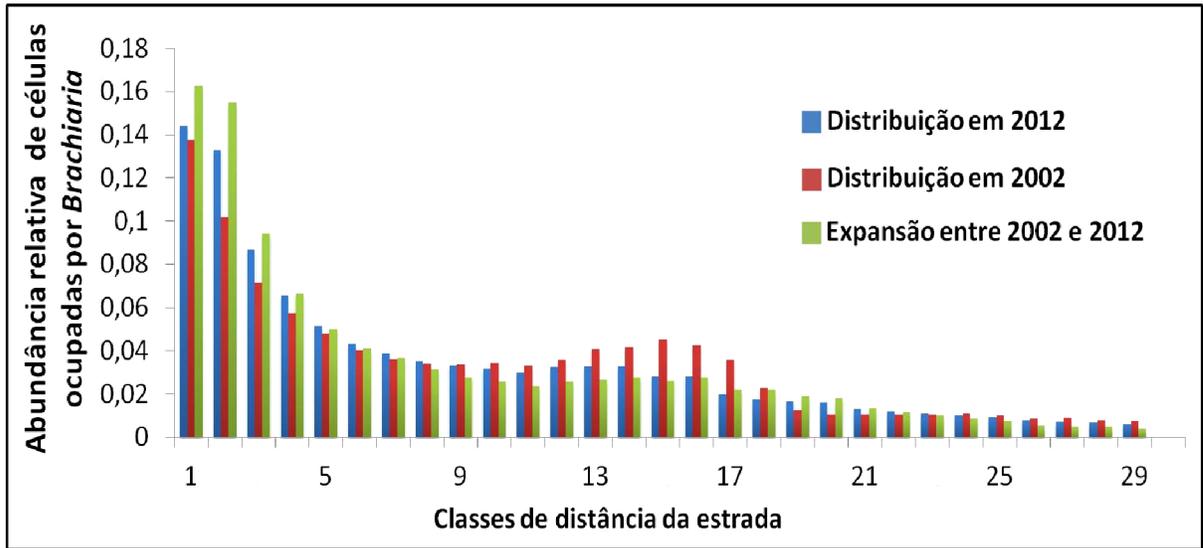


Figura 12: Abundância relativa de células ocupadas por *Brachiaria* spp. em relação às classes de distância, para as distribuições do ano de 2002 (cor azul), de 2012 (cor vermelha) e o que expandiu entre 2002 e 2012 (cor verde).

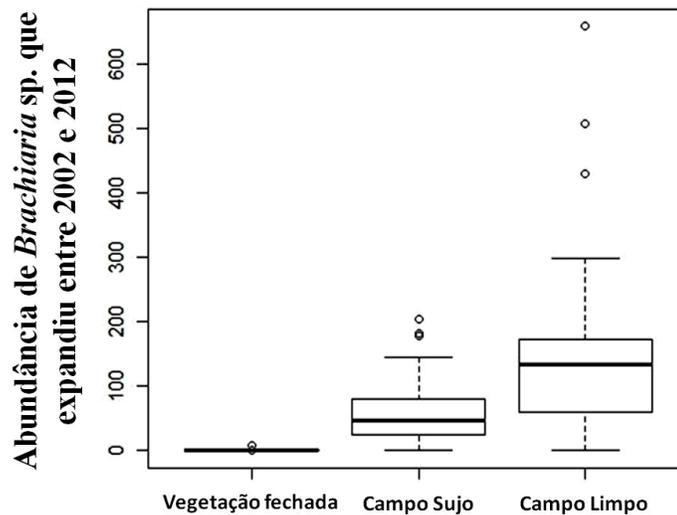


Figura 13: Boxplot comparando a abundância de *Brachiaria* spp. que expandiu no período de 2002 e 2012 entre as diferentes classes de fitofisionomia.

Notamos uma grande diferença na abundância de *Brachiaria* spp. entre as diferentes categorias de zoneamento do Parna Emas (uso intensivo e restrito). Apesar das áreas serem quase do mesmo tamanho (0,4 km<sup>2</sup> de uso intensivo e 0,33 km<sup>2</sup> de uso restrito), a quantidade de presenças na categoria de uso intensivo é dez vezes maior que aquela na categoria de uso restrito (cerca de 6700 células ocupadas em uso intensivo versus 580 células ocupadas em uso restrito); a frequência de células ocupadas por *Brachiaria* spp. entre as diferentes categorias de zoneamento, uso restrito e uso intensivo, são significativamente diferentes ( $p < 0,001$ ).

A comparação da abundância de células ocupadas por *Brachiaria* spp. entre as laterais da estrada em maior ou menor altitude mostrou uma diferença significativa ( $p < 0,001$ ). A lateral da estrada com menor altitude apresentou cerca de dez vezes mais células ocupadas que a lateral com maior altitude (cerca de 1500 células ocupadas na lateral de menor altitude versus 120 células ocupadas na lateral de maior altitude).

Houve retração da gramínea invasora no intervalo de tempo estudado: 23% das células ocupadas em 2002 não o estavam em 2012, e tal retração está associada aos locais em que houve manejo com herbicida ( $p < 0,001$ ). A área em que houve o uso de herbicida é quatro vezes menor que a área sem o uso de herbicida, porém a retração naquele local foi duas vezes maior.

Com o NMDS, o qual ordena as amostras segundo suas características ambientais, obtivemos o valor de *stress* de 0,07; assim consideramos que as variáveis abundância de *Brachiaria* spp., categoria de vegetação, categoria de zoneamento, distância à entrada do parque e taxa de expansão estão relacionadas. Dois grupos opostos foram delimitados em função da variável abundância (Fig. 14, Box A): ‘alta abundância’ próximo à -1 e ‘baixa abundância’ próximo à +1, no eixo NMDS1. Associados a ‘alta abundância’ encontramos o parâmetro ‘uso intensivo’ e à ‘baixa abundância’ encontramos o parâmetro ‘uso restrito’. A análise do dendograma indica a formação destes dois grandes grupos (Fig. 14, Box B e C). A categoria Vegetação Fechada, independente da categoria de zoneamento, aparece associada ao grupo de baixa abundância. No dendograma as amostras pertencentes às categorias Vegetação Fechada e zoneamento de uso intensivo (amostras 46, 47, 48 e 49) estão no grupo de baixa abundância, juntamente com aquelas amostras cujo zoneamento é de uso restrito (Fig. 14, Box C). O pa-

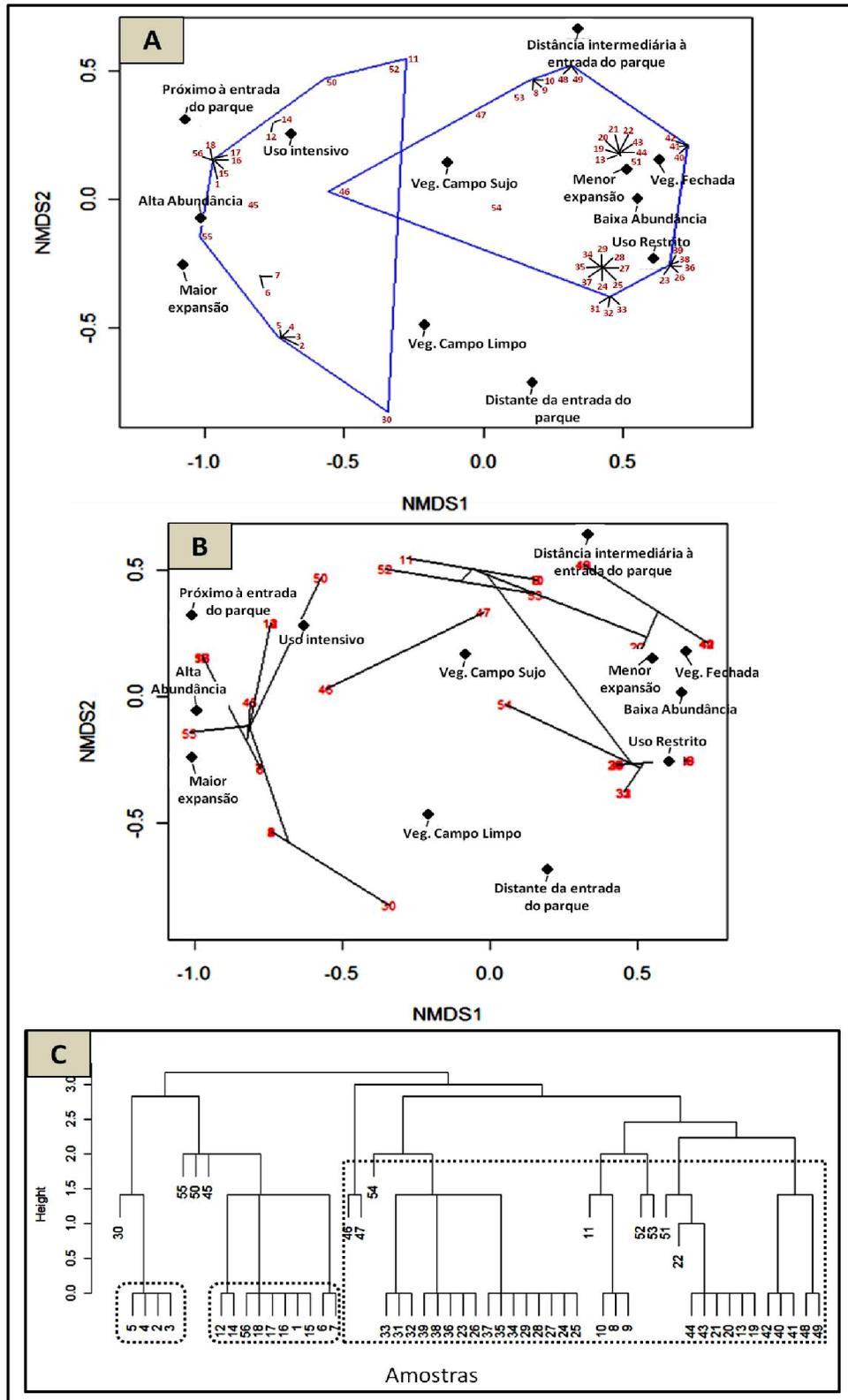


Figura 14: A) Gráfico da Análise de Ordenamento Não Métrica (NMDS). Pontos pretos são as variáveis ambientais e pontos vermelhos são as amostras. Delimitação de grupos em azul

*feita em função da variável 'abundância'. B) Representação gráfica da Análise de Cluster no próprio MNDS. Pontos pretos são as variáveis ambientais e pontos vermelhos são as amostras. Traços pretos indicam a ligação das amostras no dendograma. C) Dendograma indicando os grupos de amostras mais semelhantes. Em preto pontilhado delimitação dos três grupos finais explorados nos modelos de simulação em Autômato Celular.*

râmetro 'proximidade da entrada do parque' parece estar associado à alta abundância de *Brachiaria* spp., e o parâmetro 'distância intermediária' parece estar mais ligado à baixa abundância da gramínea que o 'parâmetro distante da entrada' (14, Box A). Dentro do grupo de alta abundância e uso intensivo, observamos a segregação de dois grupos (Fig. 14, Box C), um com categoria de vegetação de Campo Limpo (amostras 2, 3, 4 e 5) e outro de Campo Sujo (amostras 1, 6, 7, 12, 14, 15, 16, 17, 18 e 56). Aparentemente as áreas de Campo Limpo estão mais associadas à 'alta abundância' e as de Campo Sujo à 'baixa abundância' (Fig. 14, Box A), assim investigamos esses dois grupos separadamente.

### *3.2. Resultados dos Modelos de Simulação por Autômato Celular*

As amostras sorteadas para as simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo sujo' foram as amostra 1 e 16, para o Grupo 'Uso intensivo em campo limpo' foram as amostras 2 e 4 e para o Grupo 'Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo' foram as amostras 19 e amostra 54 (Amostras descritas na Tabela 3). As simulações constituíram uma etapa muito longa, que gerou muitos resultados gráficos, desta forma optamos por apresentar a seguir apenas os resultados mais relevantes dos grupos e resumizamos os melhores parâmetros dos modelos na Tabela 5. Porém, todas as demais tabelas, figuras de simulações e histogramas descritos nos métodos estão apresentados no Apêndice C (Tabelas) e no Apêndice D (Figuras). As tabelas do Apêndice C apresentam a comparação entre os valores de: *Abundância*, dado pelo número total de células ocupadas na amostra real ou simulada; *Qui-quadrado* e *Valor de p*, referente ao teste de aderência feito entre os submodelos e o observado para comparar a frequência de células ocupadas nas diferentes classes de distância de estrada; e *ANN*, o índice de distribuição espacial da amostra real ou simulada; valores em **negrito** indicam os modelos com maior ajuste ao observado em 2012 e em *itálico* quando a frequência de células ocupadas nas classes de distância é estatisticamente semelhante à observada em 2012 ( $p > 0,05$ ).

- *Resultados das simulações para o Grupo ‘Uso intensivo em campo sujo’*

No Cenário 1, *Dispersão local e Estabelecimento*, que considera apenas a dispersão local da planta frente às diferentes categorias de vegetação e de zoneamento, os mapas de distribuição da gramínea que visualmente mais se assemelharam ao observado foram aqueles gerados pelos submodelos com os parâmetros: valores de probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) de 5% ou 10% e distâncias de dispersão local (d) igual a 6m; nos modelos com dispersão igual a 9m a distribuição gerada apresenta muitos pontos dispersos e distantes entre si, padrão diferente do observado em 2012, e os submodelos com valores de probabilidade de ocupação de 20% e 30% apresentam muito mais pontos ocupados que o observado (Fig. 2D, amostra 1, e Fig. 12D, amostra 16). Na amostra 1 (Fig. 15) o submodelo com melhor ajuste (menor valor de qui-quadrado, apesar de não significativo, e índice de distribuição espacial mais semelhante ao observado) é aquele com valor de probabilidade de ocupação de 5% e distância de dispersão igual a 6m, porém este submodelo subestima a abundância observada na segunda e nas duas últimas classes de distância (Fig. 3D e Tabela 1C). Para a amostra 16 (Fig. 12D) os resultados foram semelhantes aos da amostra 1: o modelo com valor de probabilidade de ocupação igual a 5% e distância de dispersão igual a 6m apresentou o melhor ajuste quanto à distribuição de abundância pelas classes de distância ( $p > 0,05$ ), porém o submodelo com probabilidade de ocupação igual a 10% e distância de dispersão igual a 6m apresentou o índice de distribuição espacial mais semelhante ao observado (Fig. 13D, Fig. 14D e Tabela 2C). Os submodelos com valor de 1% também apresentaram distribuição de abundância pelas classes de distância semelhante à observada ( $p > 0,05$ ), porém essa semelhança é somente em relação à distribuição proporcional da abundância entre as classes de distância, os valores de abundância absoluta em cada classe são menores que o observado. O modelo de 10% de probabilidade de ocupação e distância de dispersão igual a 3m também apresenta um ajuste significativo, porém este submodelo subestima a abundância das duas primeiras classes de distância.

No Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*, as simulações da amostra 1 geraram distribuições da *Brachiaria* spp. mais semelhantes ao observado em 2012 que o Cenário *Dispersão local e Estabelecimento*, (Fig. 16 Box 1, Fig. 4D, Fig. 5D e Fig. 6D). Visualmente, notamos em todos os submodelos que a distribuição da *Brachiaria* spp. se mantém concentrada nas estradas. A análise mais detalhada dos dados mostrou, entretanto que, quanto à distribuição de abundância ao longo das classes de distância da estrada, a

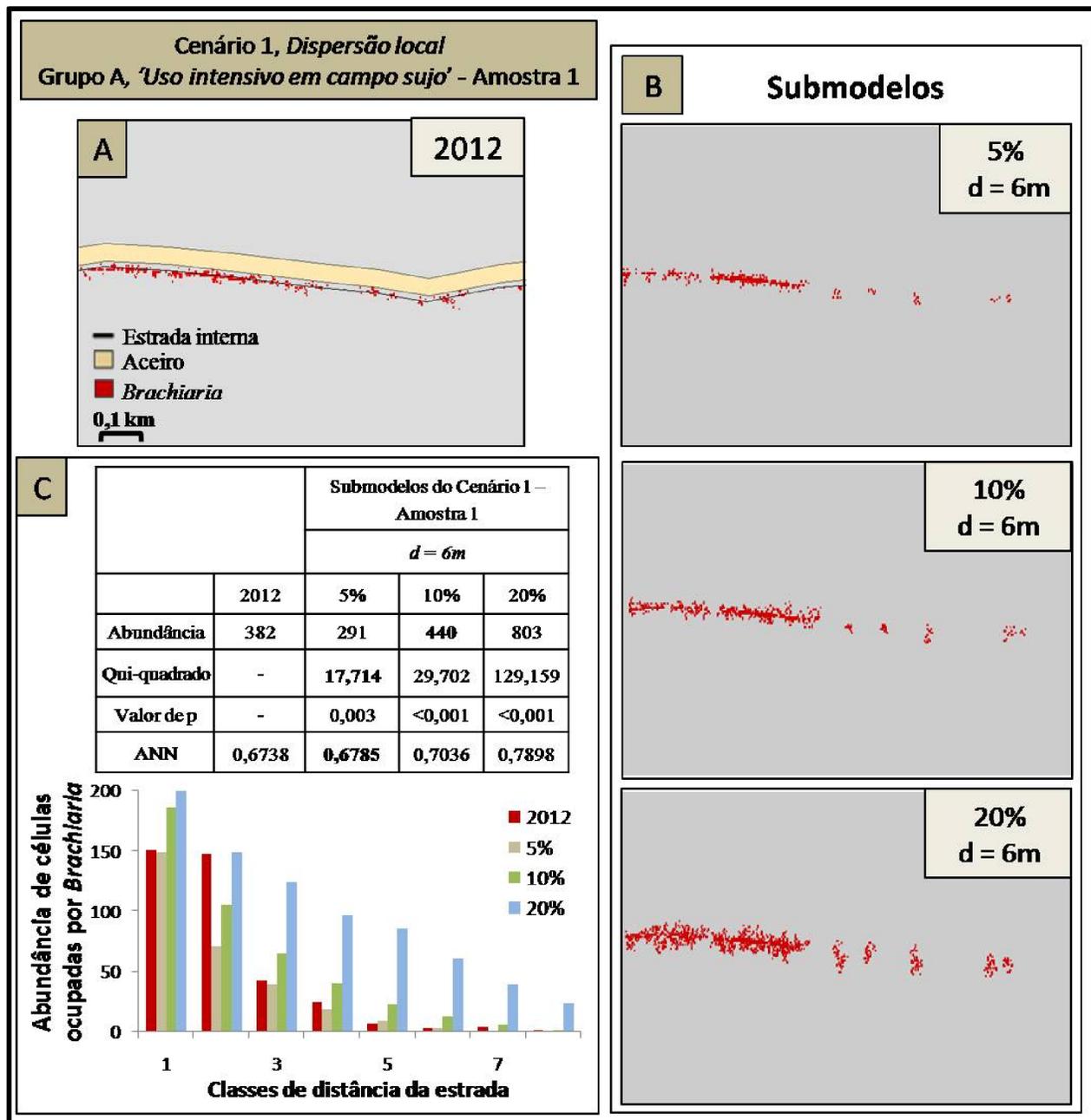


Figura 15: Simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo sujo' (amostra 1), Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas com probabilidade de ocupação igual a 5%, 10% ou 20%, para qualquer célula, e distância de dispersão ( $d$ ) igual a 6m. (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (8 classes de 3m cada). Traçado da estrada omitido dos mapas simulados para permitir melhor visualização dos focos de *Brachiaria* spp..

maioria dos submodelos difere dos dados observados em 2012 ( $p < 0,05$ ) (Tabelas 3C e 4C). Apesar dos modelos concentrarem a abundância de células ocupadas nas primeiras classes, eles falham em simular a ocupação nas classes seguintes, apresentando assim uma baixa abundância nessas classes. Um bom ajuste foi obtido pelos submodelos que atribuíram valor de probabilidade de ocupação igual a 8% ou 10% às células de estrada e 5% às células de vegetação ( $p > 0,05$ , abundância total e índice de distribuição espacial semelhantes). A largura das margens de estrada parece variar entre 6m e 9m, pois ambos os valores geraram distribuições que se ajustaram bem aos dados observados, porém os submodelos com margem de 9m superestimam os valores de abundância na terceira classe (de 6m a 9m). A distância de dispersão que gerou melhor ajuste tanto visual como quantitativamente foi a de 6m. Resultados semelhantes foram obtidos na outra amostra do grupo, amostra 16 (Figs. 15D, 16D e 17D): a expansão ficou mais concentrada às margens das estradas. Porém, diferente da amostra anterior, observamos que todos os submodelos apresentaram um bom ajuste quanto à distribuição de abundância pelas classes de distância ( $p > 0,05$ ), porém geraram um padrão de distribuição espacial mais agregado que o observado (os índices de distribuição espacial simulados foram menores que índice de distribuição espacial observado) e também abundância total diferente do observado (Tabelas 5C e 6C); os submodelos mais semelhantes foram aqueles que atribuíram valor de probabilidade de ocupação igual a 10% às células de estrada e 3% às células de vegetação, distância de dispersão igual a 6m e margem da estrada com largura de 6m (menor valor de qui-quadrado) ou margem da estrada com largura de 9m (índice de distribuição espacial mais semelhante).

Para as simulações do Cenário 3, *Influência dos vizinhos ocupados*, em função dos resultados obtidos pelo Cenário anterior, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*, fixamos a distância de dispersão em 6m e a margem da estrada também de 6m de largura. Observamos que para a amostra 1 os diferentes submodelos geraram mapas de distribuição da *Brachiaria* spp. visualmente semelhantes entre si, à distribuição observada e também aos submodelos do Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas* (Fig. 16; Figs. 7D e 8D). O submodelo com melhor ajuste quanto à distribuição de abundância nas classes de distância ( $p > 0,05$  e menor valor de qui-quadrado) e com índice de distribuição espacial semelhante ao observado foi aquele que atribuiu valor de probabilidade de ocupação igual a 10% às células de estrada e 5% às células de vegetação, e vizinhos influenciando pouco (0%, para até quatro vizinhos ocupados, e 1%, acima de cinco vizinhos ocupados) (Tabela 8C). Este, porém

subestima o valor de abundância total da gramínea (Fig. 16 Box 2). Já o submodelo que atribui maior contribuição aos vizinhos (somando ao valor de probabilidade de ocupação da célula focal 3%, para até quatro vizinhos ocupados, e 6%, acima de cinco vizinhos ocupados), e também com valor de probabilidade de ocupação igual a 10% às células de estrada e 5% às células de vegetação, apesar de superestimar a abundância de *Brachiaria* spp. na primeira classe de distância, reproduz o valor de abundância observado nas classes seguintes ( $p > 0,05$ ) e também possui índice de distribuição espacial próximo ao observado (Fig. 16 Box 3; Fig. 9D e Tabela 8C). Este modelo apresenta maior abundância da *Brachiaria* spp. a partir da quarta classe de distância (a partir de 12m) e conseguem simular o aumento de abundância nas classes mais distantes da estrada (classes 7 e 8), tornando assim a distribuição de abundância ao longo das classes de distância mais semelhante ao observado que o Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*. Para a segunda amostra do grupo, a amostra 16 (Figs. 18B, 19B e 20B), todos os submodelos do Cenário 3 apresentaram bom ajuste quanto à distribuição de abundância nas classes de distância ( $p > 0,05$ ) (Tabelas 9C e 10C), porém, assim como no cenário anterior, geraram um padrão de distribuição espacial mais agregado que o observado.

No cenário 4, *Dispersão a longas distâncias*, em ambas as amostras observamos o surgimento de novos focos de *Brachiaria* spp. ao longo da estrada (Fig. 17), fato que não ocorre nos cenários anteriores e que torna a distribuição simulada da gramínea visualmente mais semelhante a observada no Parna Emas. O submodelo com melhor ajuste foi aquele que simulou a dispersão de 30 sementes por iteração, ou seja, 5% das células de estrada sendo ocupadas em cada iteração, com probabilidade de ocupação igual a 8% para as células de estrada e 5% para as de vegetação (Tabela 6C). Os submodelos que atribuíram mesma probabilidade de ocupação tanto para as células de estrada como para as células de vegetação (5% para qualquer célula) não apresentaram melhor ajuste quanto a distribuição de abundância nas classes de distância da estrada (Fig. 11D e Tabela 11C). Já para a amostra 16 tanto os submodelos que atribuíram maior probabilidade de ocupação às margens da estrada, como aquele que atribuíram mesma probabilidade de ocupação para as margens e para a vegetação, geraram a distribuição de abundância significativamente semelhante ao observado e índices de distribuição espacial mais semelhante que nos cenários anteriores (Tabela 12C); porém, quanto aos valores absolutos de abundância de células ocupadas, os segundos submodelos citados subestimam a abundância de células ocupadas nas duas primeiras classes

de distância (0-6m), classes essas que representam a margem da estrada, já os primeiros submodelos conseguem reproduzir valores mais semelhantes ao observado (Fig. 22D e Tabela 12C).

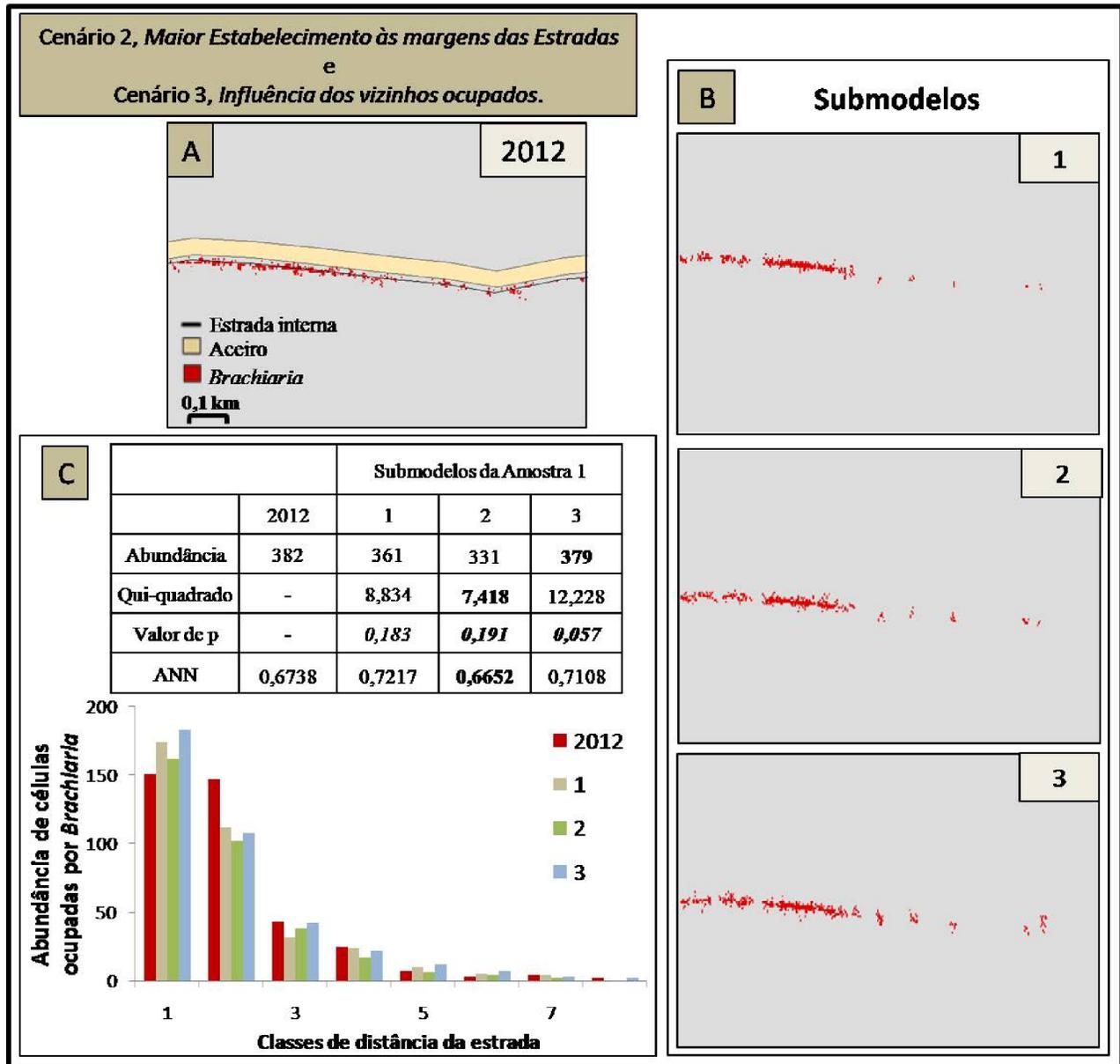


Figura 16: Simulações do Grupo ‘Uso intensivo em campo sujo’ (amostra 1), Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas, e Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas: 1 – submodelo do Cenário 2 com probabilidade de ocupação igual a 10% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, margem da estrada com 6m de largura e distância de

*dispersão igual a 6m; 2 – submodelo do Cenário 3 com probabilidade de ocupação igual a 8% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, vizinhos ocupados contribuindo com 6%, até quatro vizinhos, e 10%, acima de 5 vizinhos; 3 – submodelo do Cenário 3 com probabilidade de ocupação igual a 10% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, vizinhos ocupados contribuindo com 0%, até quatro vizinhos, e 1%, acima de 5 vizinhos; (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos 1, 2 e 3, e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (8 classes de 3m cada). Traçado da estrada omitido dos mapas simulados para permitir melhor visualização dos focos de Brachiaria spp.*

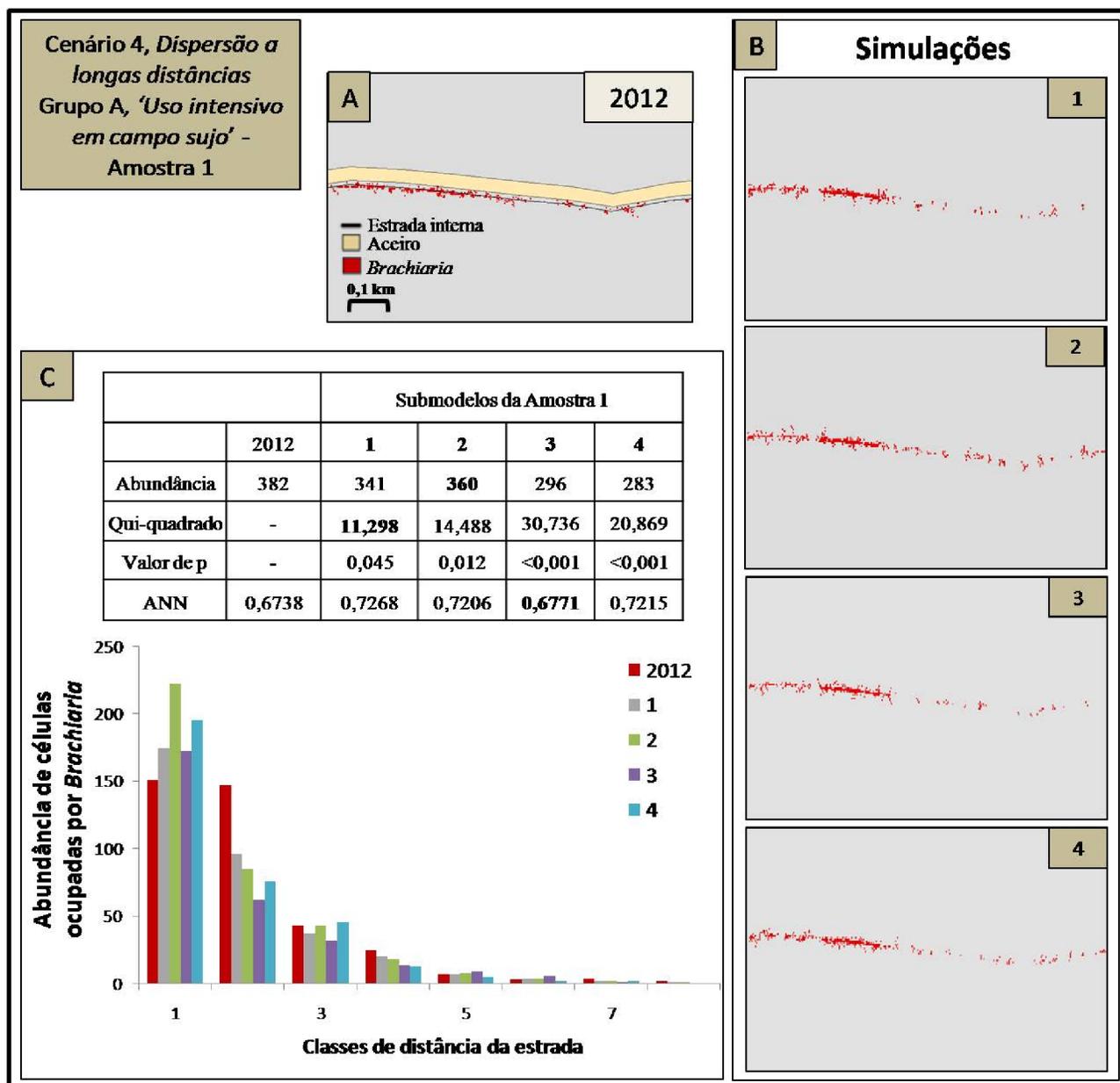


Figura 17: Simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo sujo' (amostra 1), Cenário 4, Dispersão a longas distâncias; (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas pelos submodelos: (1 e 2) probabilidade de ocupação igual a 8% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, com 5% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias (modelo 1) e 10% das células de estrada sendo ocupadas (modelo 2), e (3 e 4) probabilidade de ocupação igual a 5% para todas as células, com 5% das células de estrada sendo ocupadas (modelo 3) e 10% das células de estrada sendo ocupadas (modelo 4); (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos 1, 2, 3 e 4, e histograma da abundância de células

*ocupadas nas classes de distância (8 classes de 3m cada). Traçado da estrada omitido dos mapas simulados para permitir melhor visualização dos focos de Brachiaria spp.*

- *Resultados das simulações para o Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’*

Nas simulações do Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’ observamos a importância da declividade determinando a distribuição espacialmente explícita dos indivíduos de *Brachiaria spp.* Os mapas de distribuição da gramínea se tornam visualmente mais semelhante ao observado quando consideramos a influência da declividade (Fig. 18; Figs. 24D e 26D). Os submodelos do Cenário 1, *Dispersão local e Estabelecimento*, mesmo considerando a influência da declividade não apresentaram bom ajuste aos dados observados; comparando a distribuição de abundância nas classes de distância, os valores de qui-quadrado foram muito altos, indicando grande diferença entre as distribuições simuladas e a observada (Tabelas 13C e 14C); apesar disso, os submodelos com melhor ajuste foram aqueles com distância de dispersão igual a 6m e valores de probabilidade de ocupação de 10% (menor qui-quadrado e índice de distribuição espacial semelhante ao observado) e 20% (abundância total semelhante) (Fig. 18; Figs. 26D, 27D e Tabela 13C). Para o modelo que atribuiu o valor de 10% de probabilidade de ocupação o melhor ajuste ocorreu nas classes de distância mais afastadas da estrada, a partir da 5ª classe (15m da estrada), mas subestimou a abundância nas classes mais próximas à estrada, enquanto que no modelo que atribuiu o valor de 20% de probabilidade de ocupação o ajuste ocorreu nas duas classes mais próximas à estrada (até 6m da estrada) e superestimou as classes seguintes. Para a segunda amostra do grupo, a amostra 4 (Figs. 38D, 39D, 40D e Tabela 14C), os resultados seguiram o mesmo padrão: mapas de distribuições simuladas visualmente mais semelhantes ao observado quando consideramos a declividade, mas nenhum submodelo com ajuste significativo aos dados observados. Os submodelos com valor de 1%, para a amostra 4, e 5%, para a amostra 2, também apresentaram distribuição de abundância pelas classes de distância semelhante à observada ( $p > 0,05$ ), porém essa semelhança é somente em relação à distribuição proporcional da abundância entre as classes de distância, os valores de abundância absoluta em cada classe são menores que o observado.

No Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*, observamos mais uma vez a declividade direcionando a expansão da gramínea (Fig. 19 Box 1 e 2; Figs. 28D a 31D para a amostra 2 e 41D a 45D para a amostra 4). O melhor ajuste, apesar de não significativo (Tabela

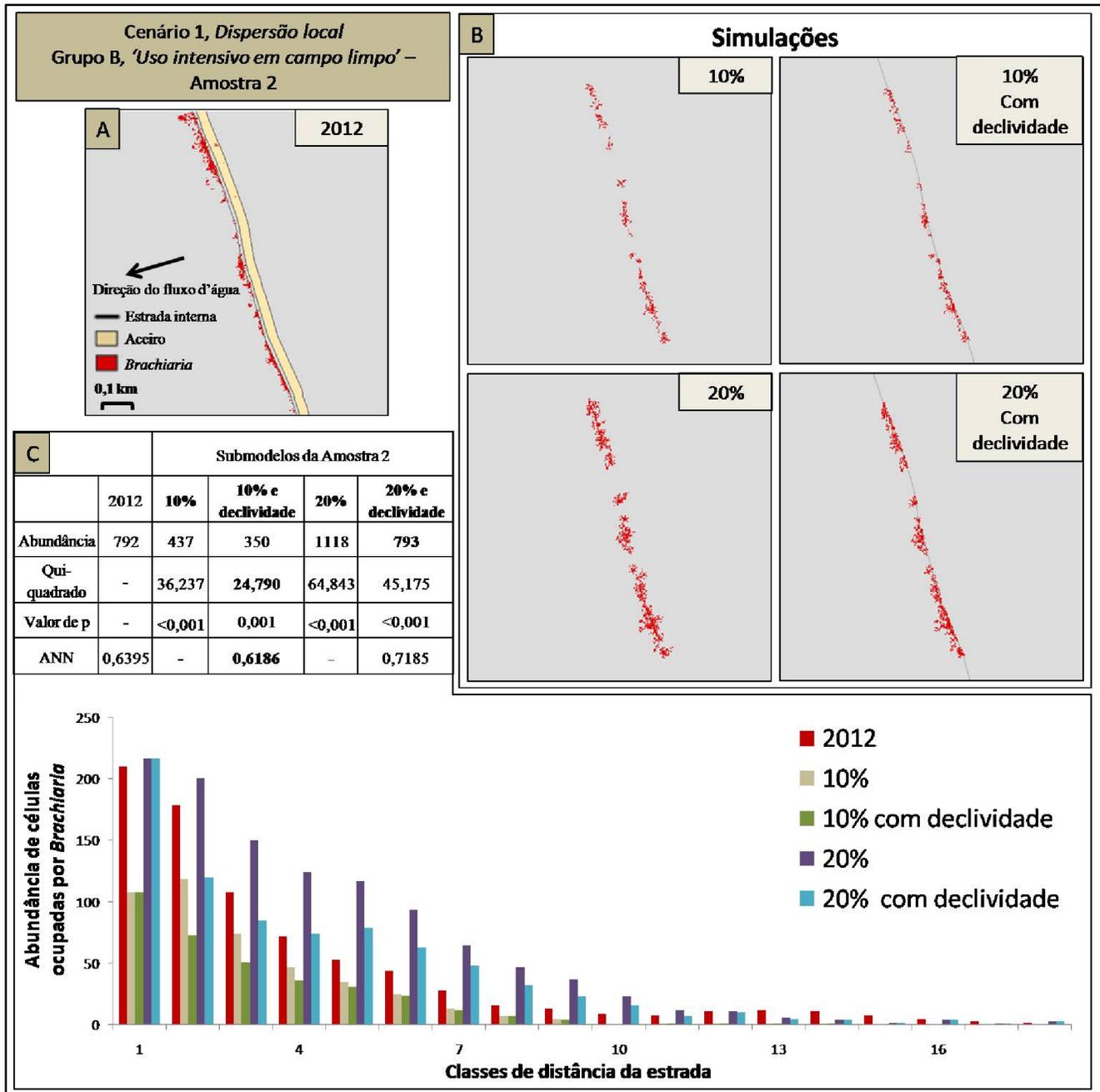


Figura 18: Simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo limpo' (amostra 2), Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012, seta indica direção do fluxo d'água, da lateral da estrada com maior altitude para a lateral com menor altitude; (B) Distribuições simuladas com distância de dispersão igual a 6m e probabilidade de ocupação igual a 10% ou 20% para qualquer célula, sem e com influência da declividade; (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos apresentados e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (18 classes de 3m cada).

15C e 16C) ocorreu no modelo que atribui o valor de 30% às células de estrada e 20% às células de vegetação, com tamanho de margem igual a 6m de largura (para cada lado da estrada) e distância de dispersão igual 6m. Entretanto, este modelo não simulou a expansão da gramínea para o interior da vegetação, de forma que a partir da 12ª classe de distância (acima de 36m) a abundância simulada é nula ou muito baixa, diferente do observado. Este Cenário, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*, não apresentou melhor ajuste que o Cenário anterior, *Dispersão local e Estabelecimento*.

Os modelos do Cenário 3, *Influência dos vizinhos ocupados*, não apresentaram uma melhora de ajuste em comparação com aqueles do Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas* (Tabelas 17C e 18C). O submodelo que mais se aproximou do observado quanto a distribuição de abundância nas classes de distância e índice de distribuição espacial foi aquele que atribuiu o valor de 20% às células de estrada e 10% às de vegetação e vizinhos contribuindo com 10% ao valor de probabilidade de ocupação da célula focal para até quatro vizinhos ocupados, e 90% acima de cinco vizinhos ocupados (Fig. 19 Box 4), porém este subestima a abundância total. Neste submodelo a maior abundância de células ocupadas se concentrou nas primeiras classes, porém ele não simula a expansão nas classes mais distantes da estrada (além de 36m de distância da estrada). O submodelo com mesma probabilidade de ocupação que o anterior, mas com vizinhos contribuindo com 30% e 60%, apresenta abundância total e mapa de distribuição semelhantes à distribuição observada, porém nada significativo (Fig. 33D, amostra 2, e Fig. 46D e 47D para amostra 4).

Em função dos resultados observados no cenário anterior, *Influência dos vizinhos ocupados*, para as simulações do Cenário 4, *Dispersão a longas distâncias*, fixamos a contribuição dos vizinhos ocupados em 30%, para até quatro vizinhos ocupados, e 60%, acima de cinco vizinhos ocupados. Observamos novamente o surgimento de novos focos de *Brachiaria* spp. ao longo da estrada (Fig. 20), o que torna o padrão de distribuição simulada visualmente mais semelhante ao observado (Fig. 36D, amostra 2, e Fig. 50D, amostra 4). Entretanto, este modelo, assim como os anteriores, não consegue reproduzir a expansão da gramínea nas classes de distância mais afastadas da estrada. Os modelos que atribuíram o mesmo valor de ocupação tanto às células de estrada como as de vegetação (10% a todas as células) não

tiveram melhor ajuste que os modelos que atribuíram maior probabilidade de ocupação às margens da estrada (20% às margens e 10% no interior da vegetação) (Tabelas 19C e 20C).

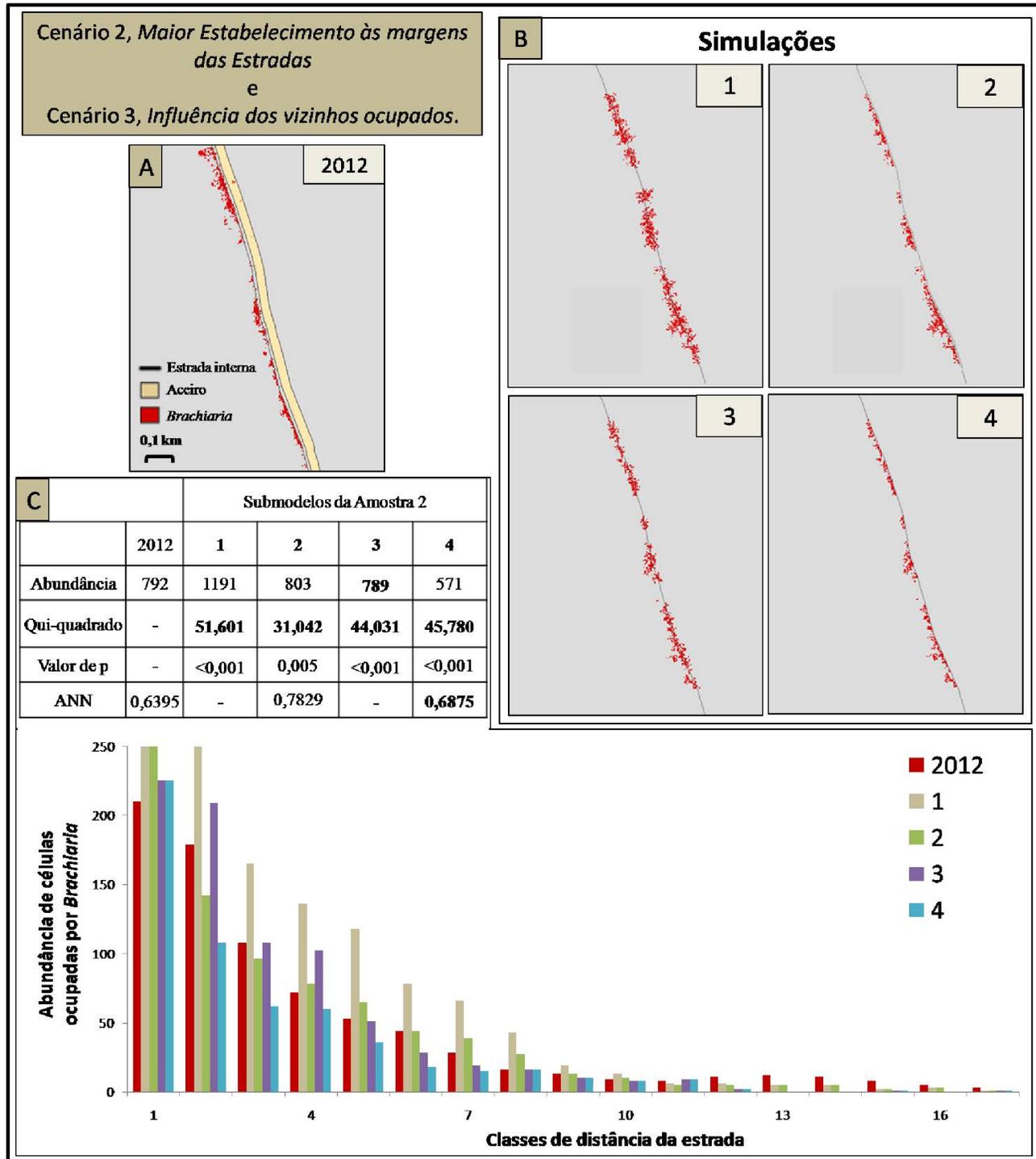


Figura 19: Simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo limpo' (amostra 2), Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas, e Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas: 1 –

*submodelo do Cenário 2 com probabilidade de ocupação igual a 30% nas células de estrada e 20% nas células de vegetação, margem da estrada com 6m de largura e distância de dispersão igual a 6m; 2 – mesmos parâmetros do submodelo 1, porém com influência da declividade; 3 – submodelo do Cenário 3 com probabilidade de ocupação igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação, vizinhos ocupados contribuindo com 10%, até quatro vizinhos, e 90%, acima de 5 vizinhos; 4 – mesmos parâmetros do submodelo 3, porém com influência da declividade (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos 1, 2, 3 e 4, e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (18 classes de 3m cada).*

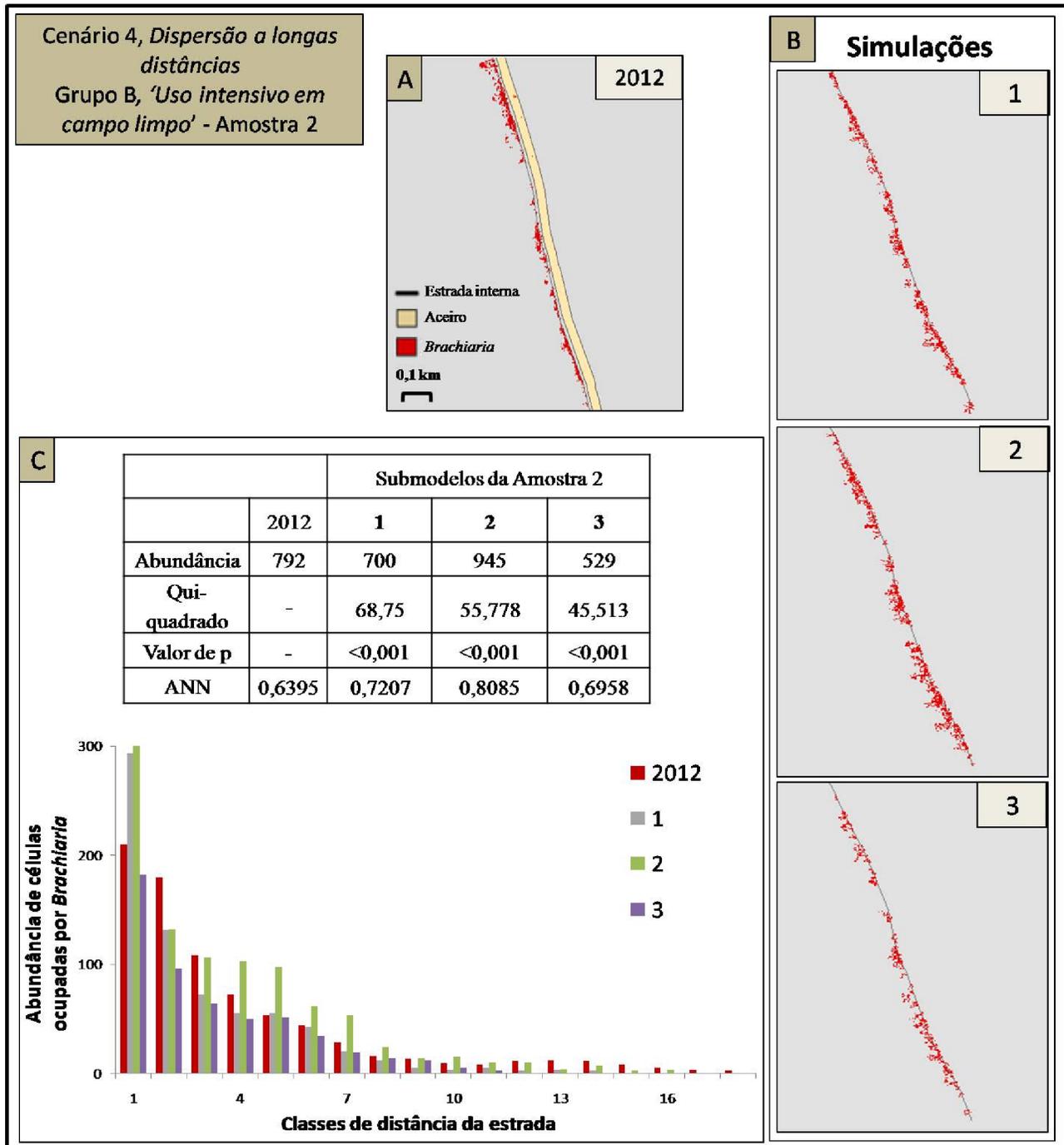


Figura 20: Simulações do Grupo 'Uso intensivo em campo limpo' (amostra 2), Cenário 4 *Dispersão a longas distâncias*. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas e (C) Histograma da abundância de células ocupadas por *Brachiaria* spp. pelas classes de distância (18 classes de 3m cada), sendo os modelos: (1) probabilidade de ocupação igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação e com 5% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas

*distâncias, (2) probabilidade de ocupação igual a 20% para todas as células e com 5% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias, (3) probabilidade de ocupação igual a 10% para todas as células e com 5% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias.*

- *Resultados das simulações para o Grupo ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’*

Os resultados das simulações do Grupo ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’, indicam a baixa taxa de expansão nas áreas de uso restrito e nas áreas de Vegetação Fechada, mesmo quando em zona de uso intensivo. No Cenário 1, *Dispersão local e Estabelecimento*, o melhor ajuste ocorreu nos submodelos com probabilidade de ocupação igual a 1% e 5% (Fig. 21; Figs. 53D e 54D para amostra 19, 62D e 63D para amostra 54); os submodelos com valores maiores geram abundâncias muito maior que a observada.

No Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*, o submodelo com melhor ajuste foi aquele que atribui o valor de probabilidade de ocupação de 5% às células de estrada e de 1% às células de vegetação (Fig. 22 e Figs. 55D, 56D, 64D e 65D). Nos submodelos com valores menores a expansão simulada foi tão baixa que não foi possível realizar comparações. No Cenário 3, *Influência dos vizinhos ocupados*, não houve diferença significativa entre os modelos e o observado (Tabelas 29C). Todos os modelos atuaram com probabilidades de ocupação muito baixos, de 0,1% a 1%, gerando assim distribuições simuladas com abundâncias muito baixas, semelhante aos valores de abundância encontrados nas amostras deste grupo (apenas 5 em uma amostra e 13 na outra, ocupando apenas as primeiras classes de distância).

No Cenário 4, *Dispersão a longas distâncias*, observamos mais uma vez o surgimento de novos focos da gramínea ao longo da estrada, e como a probabilidade de ocupação foi muito baixa, esses focos são poucos, assim como o observado em 2012 (Fig. 24). Os melhores submodelos foram aqueles que simularam a ocupação de 3% a 5% das células de estrada por iteração.

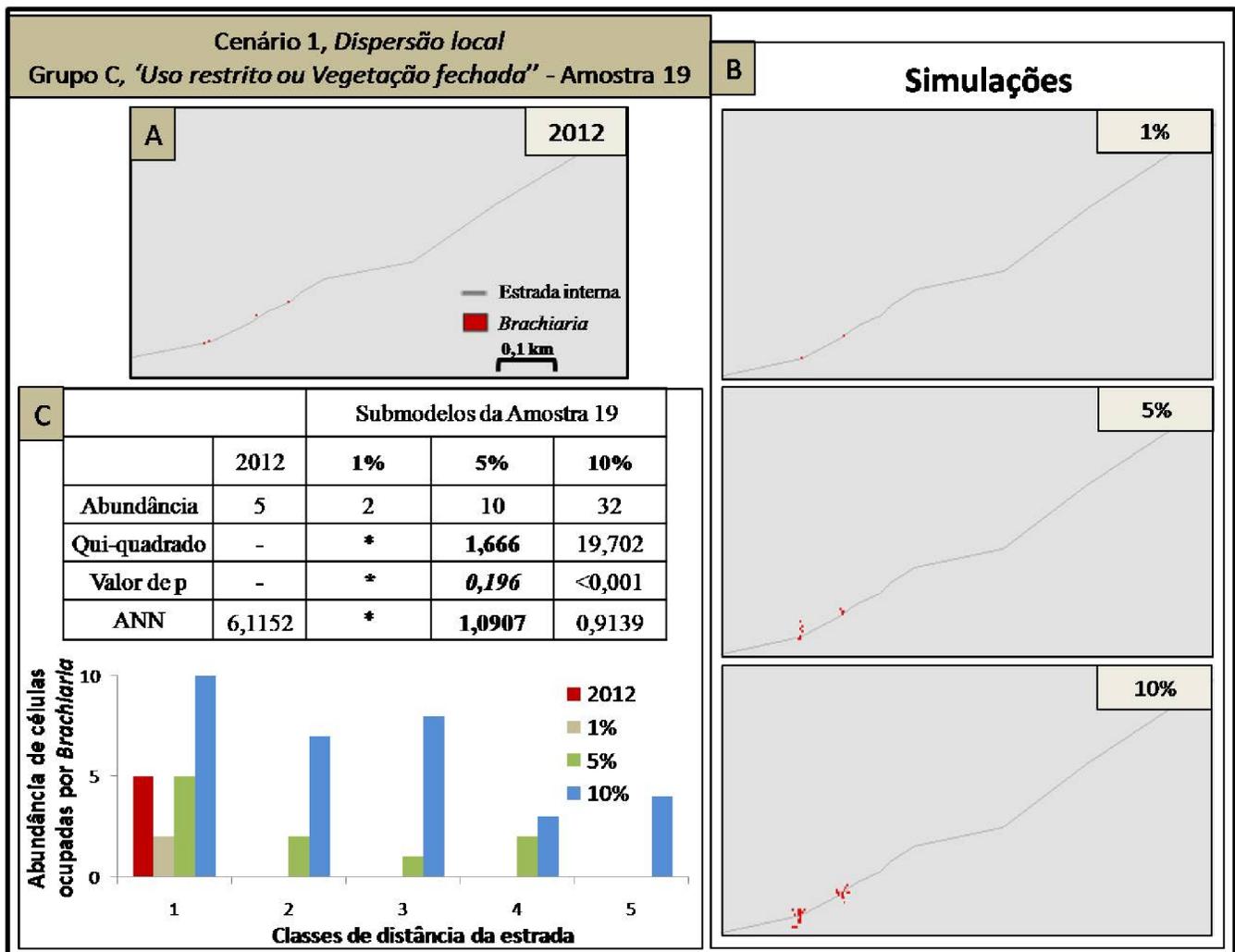


Figura 21: Simulações do Grupo 'Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo' (amostra 19), Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas com distância de dispersão igual a 6m e probabilidade de ocupação igual a 1%, 5% e 10% para qualquer célula; (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos apresentados e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (5 classes de 3m cada).

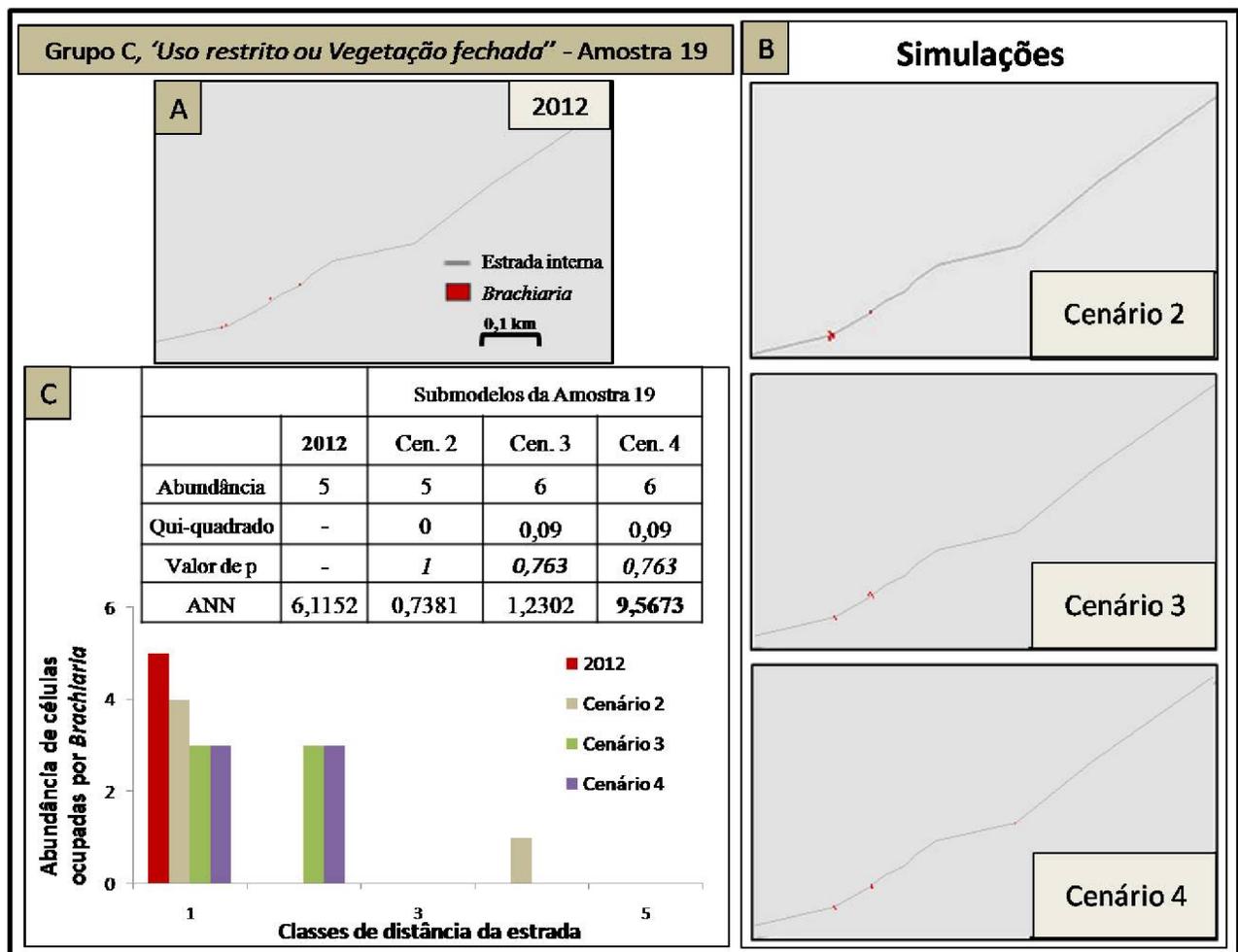


Figura 22: Simulações do Grupo 'Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo' (amostra 19). (A) Distribuição de *Brachiaria* spp. em 2012; (B) Distribuições simuladas no: Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas, com probabilidade de ocupação igual a 5% nas células de estrada e 1% nas células de vegetação, margem da estrada com 3m de largura e distância de dispersão igual a 6m; Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados com probabilidade de ocupação igual a 1% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação e vizinhos ocupados contribuindo com 0,5%, até quatro vizinhos, e 1%, acima de 5 vizinhos; Cenário 4, Dispersão a longas distâncias: mesmos parâmetros que Cenário 3 com 3% das células de estrada sendo ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias.; (C) Tabela comparando a distribuição de 2012 com as distribuições dos submodelos apresentados e histograma da abundância de células ocupadas nas classes de distância (5 classes de 3m cada).

Tabela 5: Principais resultados das simulações apresentando as taxas de expansão que mais se aproximaram ao observado, frente às diferentes categorias de Zoneamento e Vegetação.

Categorias de Zoneamento	Categorias de Vegetação	Taxa de expansão		Contribuição de vizinhos ocupados		Porcentagem de células de estrada ocupadas por sementes dispersas a longas distâncias
		Margem da estrada	Interior da vegetação	Até 4	Acima de 5	
Uso Intensivo	Campo Limpo	30%	20%	30%	60%	10%
	Campo Sujo	8% a 10%	5%	6%	10%	5%
	Vegetação Fechada	5%	1%	0,5%	1%	1,5%
Uso Restrito	-	5%	1%	0,5%	1%	1,5%

#### *Parâmetros do modelo*

De modo geral, modelamos a expansão da espécie invasora através de um conjunto de parâmetros que resultaram em distribuições simuladas com maior ajuste aos dados observados (Tabela 5). Estes parâmetros representam como as variáveis ambientais do sistema (tipos de vegetação e de zoneamento, distância relativa à margem da estrada e declividade) atuam no processo de expansão. Com esse conjunto de parâmetros selecionados foi possível realizar simulações para o futuro (Fig. 23).

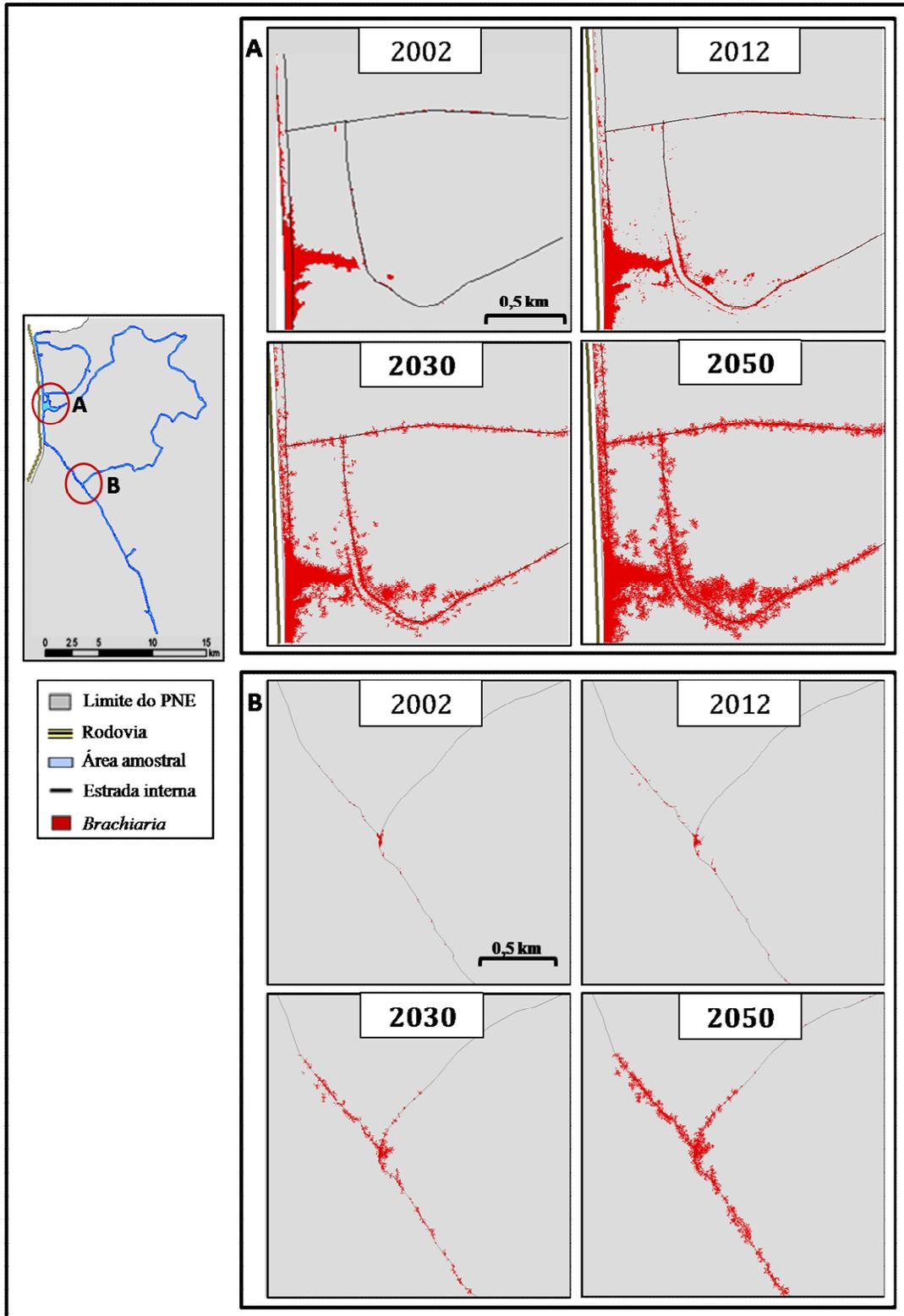


Figura 23: Simulações de dois trechos (A e B) do Parque Nacional das Emas (PNE), para os anos de 2030 e 2050. Os mapas de 2002 e 2012 são as distribuições observadas, amostradas nos respectivos anos.



#### 4. DISCUSSÃO

O presente trabalho apresenta uma visão geral do processo de invasão e expansão da *Brachiaria* spp., indicando como a interação entre características específicas da espécie invasora e diferentes características ambientais pode influenciar na invasão e expansão da mesma. Muitos trabalhos, porém em outros sistemas (CANNAS; MARCO; PÁEZ, 2003; COLE; ALBRECHT, 1997; CUMMING, 2002; HUANG et al., 2008; MARCO; SERGIO; CANNAS, 2002), ressaltam a importância de se considerar tal interação de forma espacialmente explícita, abordando as diferentes respostas das plantas de acordo com a heterogeneidade ambiental, usando, assim como este trabalho, modelos de simulação com Autômatos Celulares.

Os resultados das análises descritivas indicam que as estradas desempenham papel importante no processo estudado e esta idéia é reforçada pelos modelos de simulação. A distribuição espacialmente explícita da *Brachiaria* spp. ao longo das estradas internas do Parna Emas, de forma concentrada às suas margens próximas e com menor abundância no interior da vegetação nativa, é um padrão também relatado em outras Unidades de Conservação de Cerrado no país, como o Parque Nacional da Serra da Canastra, em Minas Gerais. Nesta unidade de conservação (UC), a presença da *Brachiaria* spp. é observada principalmente ao longo da estrada principal e próximo ao centro de visitantes e pontos turísticos bastante visitados, com predominância nas margens das estradas (HÓRUS, 2013). Em outra UC, o Parque Estadual Vassununga, em São Paulo, essas espécies invasoras ocupam, principalmente, a margem das estradas, em faixas de até 10m de largura (HÓRUS, 2013). Na Reserva Biológica Cerrado de Emas, também no Estado de São Paulo, *Brachiaria* spp. têm ampla distribuição na reserva, mas ocorre principalmente às margens das estradas e ambientes degradados (HÓRUS, 2013). O mesmo ocorre no Parque Nacional da Serra do Cipó, em Minas Gerais, cujo padrão de expansão da gramínea ao longo de três anos também foi mais crítico ao longo das margens das estradas internas do parque, partindo da entrada do parque em direção ao interior do mesmo (RIBEIRO et al., 2005).

Os grupos de amostras estudados ('Uso intensivo em campo sujo', 'Uso intensivo em campo limpo' e 'Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo') apresentaram diferentes

respostas ao processo de modelagem. No primeiro grupo, ‘Uso intensivo em campo sujo’, à medida que aumentamos a complexidade do modelo, através dos diferentes cenários, observamos a gradativa melhora de ajuste entre os dados simulados e observados. Já para o segundo grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’, alguns modelos reproduzem bem o padrão visualmente observado e o índice de distribuição espacial da *Brachiaria* spp. do ano de 2012, principalmente quando levamos em conta a influência da declividade; entretanto a validação mais detalhada dos dados simulados mostra que nenhum modelo conseguiu reproduzir significativamente como ocorre, em termos quantitativos, a expansão da gramínea em direção ao interior da vegetação a partir da margem da estrada, que pode chegar a até 60m de distância da estrada (no grupo anterior, ‘Uso intensivo em campo sujo’, essa distância é de 25m). No último grupo ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’, observamos que como as amostras reais possuem abundância de gramínea muito baixa ou mesmo nula, de modo geral ocupando apenas a margem próxima à estrada, até 10m, qualquer modelo com valor de probabilidade de ocupação bastante baixo foi capaz de reproduzir este padrão de baixa abundância, independente do cenário e processo envolvido.

No primeiro grupo, ‘Uso intensivo em campo sujo’, no Cenário *Maior Estabelecimento às margens das Estradas* a positiva validação dos modelos sugere o impacto que as estradas promovem na vegetação nativa, criando ambientes perturbados e propícios ao estabelecimento de espécies invasoras; este resultado reforça a idéia sobre a preferência da *Brachiaria* spp. por ocupar locais perturbados. Ao incorporar no modelo a influência positiva dos vizinhos ocupados na ocupação de uma nova célula, simulando o processo de alelopatia, houve sutil melhora de ajuste. O modelo conseguiu reproduzir um pouco melhor o padrão de expansão observado nas regiões mais distantes da estrada, a até 25m de distância da estrada em direção ao interior da vegetação. Esta sutil melhora de ajuste indica o possível papel da retroalimentação positiva na expansão da gramínea: à medida que novos indivíduos se estabelecem e impactam negativamente a flora nativa adjacente com suas substâncias alelopáticas, a adequabilidade ambiental do local à ocupação da gramínea invasora aumenta, pois o solo se torna mais exposto e com alta incidência luminosa. Observamos porém que a diferença e melhora de ajuste entre os modelos com e sem o processo de alelopatia é muito pequena, assim se torna difícil afirmar exatamente o grau de importância que este processo possui na expansão geral da gramínea.

Nos cenários até então citados para o primeiro grupo, ‘Uso intensivo em campo sujo’, observamos que a expansão só ocorreu a partir de focos que já existiam em 2002; entretanto no Cenário *Dispersão a longas distâncias* os modelos conseguem gerar novos focos de ocupação da gramínea ao longo da estrada, tornando o padrão de distribuição simulada mais semelhante ao observado; este resultado indica a importância que o processo de dispersão a longas distâncias possui na expansão da gramínea invasora ao longo das estradas e para o interior da Unidade. Este tipo de dispersão é causado, sobretudo, pelo trânsito de veículos nas estradas internas do parque. Veldman e Putz (2010) em estudo sobre a dispersão de *Brachiaria brizantha* em uma floresta tropical seca na Bolívia estimam que cada veículo automotivo é capaz de transportar mais de 150 sementes viáveis para mais de 4km de distância da planta mãe. A posição exata ao longo da estrada onde as sementes dispersas a longas distâncias se estabelecem é dada ao acaso nos modelos; porém como o estabelecimento da gramínea é facilitado nos locais mais perturbados, é possível que regiões intensamente perturbadas, como valas de drenagem, lombadas e possíveis construções, possam determinar o posicionamento destes novos focos da gramínea na paisagem real. Sendo assim, incorporar ao modelo as informações destes elementos de forma espacialmente explícita pode contribuir na geração de melhores ajustes.

Como dito a validação do Grupo ‘Uso restrito ou Vegetação fechada em Uso intensivo’ indicou melhor ajuste dos modelos que atribuíram valores de probabilidade de ocupação bastante baixos: cerca de duas vezes menores que no Grupo ‘Uso intensivo em campo sujo’ e de seis a dez vezes menores que no Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’. Fazem parte deste grupo dois conjuntos de amostras diferentes: (i) amostras sob zoneamento de uso restrito, com Vegetação Fechada ou de Campo Sujo e distantes da borda do parque; e (ii) amostras sob zoneamento de uso intensivo, com Vegetação Fechada e localizadas próximas à borda do parque. Nas áreas sob zoneamento de uso restrito a atividade antrópica, principalmente o trânsito de veículos automotores, é bastante reduzida, o que leva a uma menor perturbação na vegetação nativa. A vegetação nativa saudável, sofrendo este baixo impacto antrópico, parece apresentar maior resistência à invasão, fato que explica a baixa adequabilidade ambiental ao estabelecimento da *Brachiaria* spp. nestes locais. Outra consequência do menor trânsito de veículos automotores na zona de uso restrito é que a chegada de sementes de *Brachiaria* spp. trazidas pelos veículos é proporcionalmente menor que em áreas de uso intenso. Já nas áreas de Vegetação Fechada em zona de uso intensivo, o

trânsito de veículos é bastante alto e, conseqüentemente, a chegada de sementes na região e a perturbação causada na vegetação nativa também são maiores. De acordo com estas características, poderíamos esperar que o estabelecimento e expansão da gramínea nesta região fossem tão altos quanto às outras regiões da zona de uso intensivo, porém a taxa de expansão observada é tão baixa quanto nas áreas de uso restrito. Este padrão pode estar relacionado à baixa tolerância da *Brachiaria* spp. ao sombreamento causado pela vegetação mais densa e será discutido mais adiante.

Mesmo em outros sistemas ecológicos, como florestas tropicais da Bolívia (VELDMAN; PUTZ, 2010), Andes chilenos, com clima temperado e vegetação predominantemente florestal (PAUCHARD; SHEA, 2006), cânions nos Estados Unidos, com diversificada vegetação (GELBARD; BELNAP, 2003) ou pradarias e floresta de coníferas no extremo norte dos Estados Unidos (TYSER; WORLEY, 1992), as estradas influenciam positivamente a expansão das espécies exóticas, pois facilitam a dispersão das sementes, levando-as ao interior das Unidades de Conservação, convertem ambientes naturais em perturbados e contribuem assim para o sucesso da invasão. Trombulak e colaboradores (2000), em revisão sobre os efeitos ecológicos das estradas nas comunidades naturais, resumiram três mecanismos pelos quais estas atuam favorecendo a expansão das espécies exóticas: (1) as estradas facilitam o movimento de vetores naturais ou antrópicos dispersando as sementes das espécies exóticas a longas distâncias (VELDMAN; PUTZ, 2010); (2) as estradas proporcionam habitat favorável ao estabelecimento da exótica, pois alteram as condições naturais do ambiente, criando áreas de solo exposto e mais profundo (PARENDES; JONES, 2000); e (3) a abertura e constante manutenção das estradas remove e estressa as espécies nativas, tornando a comunidade natural mais susceptível a invasão (FORMAN; ALEXANDER, 1998).

A validação dos nossos modelos com os dados observados sugere a ação destes mecanismos na expansão da *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas. As estradas e o trânsito de veículos funcionam como vias de dispersão das sementes, levando e dispersando a gramínea no interior do Parna Emas, e quanto mais freqüente é o uso das estradas, maior é a quantidade de sementes trazidas e maior é o impacto às margens das estradas, concentrando assim a abundância da invasora nestes locais. Assim, nossa primeira proposta de manejo é certamente

quanto ao uso das estradas internas do Parna Emas, de forma que restringir ao máximo o uso das mesmas é de extrema importância. Indicamos ainda que o problema das gramíneas invasoras não possa ser tratado somente de forma pontual, focando somente em pequenos trechos da borda do parque ou edificações, mas sim como um problema sistêmico que afeta todo o sistema de estradas internas do parque.

Obviamente eliminar o uso das estradas, fechando os parques à visitação turística, por exemplo, não é uma opção, visto que o turismo é uma das mais importantes fontes de renda e manutenção dos parques (MEDEIROS et al., 2011; TERBORGH; DAVENPORT, 2002), porém o que pode ser feito é reduzir o número diário de veículos que entram no parque e limitar os pontos de visitação, permitindo a visitação somente aos pontos mais próximos à entrada do parque. Reduzir o trânsito de veículos dos próprios funcionários do parque e pesquisadores ao mínimo necessário para a adequada fiscalização e manejo do parque também é uma alternativa viável, além de medidas fitossanitárias nos veículos (rodas e pára-lamas), botas e vestimentas, de forma a retirar ou mesmo inviabilizar as sementes transportadas por estes vetores.

As estradas e a atividade antrópica que nelas ocorrem configuram um importante meio de dispersão da gramínea, atuando principalmente na escala de paisagem, porém na escala local outros mecanismos podem influenciar a dispersão (PAUCHARD; SHEA, 2006). A melhora de ajuste obtida pelos modelos do segundo grupo, ‘Uso intensivo em campo limpo’, ao incluir o fator declividade demonstra que este elemento, mesmo quando presente de forma sutil (cerca de 1 grau de declividade), determina, em escalas mais estreitas, o direcionamento da expansão da gramínea. Como a declividade direciona o fluxo d’água, as sementes também acabam sendo levadas para locais de menor altitude. Porém em escala ainda mais fina a influência desta variável não foi capturada e, em termos quantitativos, o ajuste dos modelos foi baixo para o Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’. Isto provavelmente ocorreu porque nosso modelo de simulação assume apenas que uma lateral da estrada possui maior elevação que a outra lateral, o que determina a dispersão de sementes e estabelecimento da gramínea somente na lateral de menor elevação. Porém o modelo não consegue capturar a declividade intrínseca desta lateral da estrada, de forma que a expansão pode então ocorrer igualmente em qualquer direção, desde que esteja na lateral de menor altitude. Assim, nos modelos simulados

a expansão ocorre de forma radial e homogênea a partir de uma célula já ocupada (abundância simulada maior que abundância observada nas classes de distância intermediárias, de 10m a 30m), mas não acompanhando a declividade do terreno como é observado, onde quanto mais distante da estrada no sentido leste-oeste, menor é a altitude (abundância simulada nula ou menor que abundância observada nas classes mais distantes da estrada, acima de 30m).

Outro fator que pode ter colaborado com o baixo ajuste dos modelos feitos para o Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’ é a presença dos drenos de escoamento, elementos que não foram incorporados ao modelo de simulação. No mapa real de distribuição espacial da gramínea é possível notar a existência de focos concentrados de *Brachiaria* spp. espaçados de forma homogênea ao longo da estrada, formando “braços de expansão” em direção ao interior da vegetação, podendo chegar a 60m de distância da estrada (comprimento) e 20m de largura (formações bem claras na figura 38B). Estas formações estão localizadas justamente sobre os drenos de escoamento, que são valas abertas no solo a partir da estrada em direção ao interior da vegetação, com tamanho variando de 15m a 30m de comprimento, 1m a 2m de largura e cerca de 1m de profundidade, feitos para o escoamento da água pluvial, e posicionados em intervalos de 100m a 150m ao longo da estrada. Estes locais oferecem hábitat bastante propício ao estabelecimento inicial da gramínea, pois com a retirada da vegetação nativa e do solo o ambiente se torna exposto e fragilizado, e recebe ainda grande aporte de água trazendo consigo muitos nutrientes e sementes, inclusive da *Brachiaria* spp.. E são nestes ambientes perturbados que observamos o maior estabelecimento da gramínea invasora. Dessa forma, estes drenos parecem determinar o padrão de distribuição da gramínea, formando os tais “braços de expansão” para o interior da vegetação a partir da estrada, padrão que o modelo não reproduziu. Assim sugerimos que este fator seja mais estudado e que as informações espacialmente explícitas destes elementos sejam incorporadas ao modelo, podendo assim contribuir na geração de melhores ajustes e melhorar a compreensão da dinâmica de expansão da espécie invasora. Quanto ao manejo do Parna Emas, atenção especial deve ser dada aos drenos, principalmente quando associados às regiões de relevante declividade, aplicando-se medidas efetivas de controle e erradicação da gramínea invasora, evitando assim sua expansão para o interior da vegetação.

Apesar destas limitações, os resultados evidenciam que a declividade está atuando na dispersão da gramínea, direcionando a expansão aos locais de menor altitude. Apesar do fator declividade não ter sido abordado em outros estudos sobre a dispersão e expansão da *Brachiaria* spp. (HÓRUS, 2013; IBAMA; CEBRAC, 2004; PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999; PIVELLO, 2011; RIBEIRO et al., 2005), consideramos que este seja um fator de grande relevância, pois a dispersão e, conseqüentemente, os mecanismos de dispersão da espécie são determinantes no processo de invasão (D'ANTONIO; MEYERSON; DENSLOW, 2001). Sendo assim sugerimos que a declividade não deva ser ignorada, de forma que manchas de *Brachiaria* spp. em áreas com relevante declividade devam ser monitoradas atentamente de forma a ser possível prever o sentido da expansão da gramínea e assim priorizar o manejo. Deve-se pensar também como o traçado da estrada irá interagir com o relevo, pois se uma estrada é colocada em um plano superior da paisagem, para, por exemplo, evitar possíveis alagamentos, seu uso pode promover a invasão nas margens da estrada e, por conta da declividade, direcioná-la para a paisagem localizada em plano inferior.

Como esperado, habitats sombreados, como Cerrado *stricto sensu*, mostraram ser limitantes à expansão da *Brachiaria* spp., indicando que este recurso, a luz, funciona como importante filtro ambiental. Mesmo com alto aporte de sementes e intensa perturbação antrópica causada pelo freqüente uso e manutenção das estradas, os resultados dos nossos modelos indicaram a baixa adequabilidade ambiental destes locais ao estabelecimento da *Brachiaria* spp.. A baixa tolerância dessa gramínea ao sombreamento (FISHER; KERRIDGE, 1996), principalmente por serem heliófilas e por seu metabolismo C<sub>4</sub> (KLINK; JOLY, 1989), já foi bastante avaliada em estudos sobre sistemas de produção pecuária em consórcio com agricultura ou silvicultura (CASTRO et al., 1999; SOARES et al., 2009), indicando que o estabelecimento e expansão desta gramínea diminui com o aumento do estrato arbóreo e do sombreamento. Esta resposta também tem sido observada em ambientes naturais, indicando que ambientes florestais não perturbados são mais resistentes à invasão, principalmente pelo fato das gramíneas exóticas apresentarem baixa tolerância ao sombreamento (FINE, 2002; VELDMAN; PUTZ, 2010). Devido a esse tipo de resposta apresentada pelas invasoras, o manejo da *Brachiaria* spp. em paisagens naturais com o método de sombreamento artificial tem sido sugerido (PIVELLO, 2011), porém o grau de sombreamento deve ser calibrado afim de não afetar severamente as espécies nativas.

Apontamos também a necessidade de tratamento diferenciado entre as diferentes fitofisionomias de Cerrado, pois áreas de Campo Limpo mostraram ser as mais vulneráveis à expansão da *Brachiaria* spp.. Assim indicamos pontualmente como prioritária ao manejo uma região específica no centro do Parna Emas, composta pelas amostras do Grupo ‘Uso intensivo em campo limpo’ [região do marco P2 no Plano de Manejo (IBAMA; CEBRAC, 2004)], pois nesta região, que apresenta a maior abundância e maior taxa de expansão da gramínea, é por onde passa a principal estrada do Parna Emas e liga seus limites norte e sul. Como dito tal região apresenta alta taxa de expansão da gramínea e possui a maior abundância de *Brachiaria* spp. e por isso pode estar funcionando como importante fonte interna de sementes e ponto central de dispersão da gramínea para outras regiões do parque. Recomendamos para esta região o controle da produção de frutos, que é fundamental para controlar e diminuir a expansão da gramínea (ANTONELLI-FILHO, 2011). As populações de *Brachiaria* spp. são mantidas em alta densidade pelo contínuo e crescente banco de sementes existente no solo, com sementes viáveis por até cinco anos; assim controlar a produção de sementes pode ser uma eficaz medida de manejo. O manejo das hastas reprodutivas deve ser feito no período de floração, com roçadeiras costais e corte na altura entre 30 e 40 cm; a produtividade aproximada é de 0,5 hectares, por dia, por pessoa (ANTONELLI-FILHO, 2011). Este trecho problemático específico abrange uma área de 4,5 hectares, assim duas pessoas poderiam realizar este manejo em apenas uma semana.

Outra opção de manejo que tem sido proposta é o controle químico pela aplicação direta de herbicida de baixo efeito residual nas áreas invadidas (PIVELLO; KORMAN, 2005). Este tipo de manejo vem sendo realizado na Parna Emas, principalmente nas bordas limítrofes do parque e nas edificações, como centro de visitantes e alojamento de pesquisadores e nossos resultados indicam uma possível associação entre o uso do herbicida e a retração da gramínea invasora. Porém esta associação deve ser analisada com cuidado, visto que nossa análise foi tão somente uma exploração superficial dos dados, de modo que não é possível tirar fortes conclusões sobre este aspecto. Indicamos então que devem ser conduzidos estudos específicos que realmente avaliem a eficácia deste método de controle e que também avaliem o impacto deste tipo de manejo no ecossistema natural.

Apesar da alta incidência de *Brachiaria* spp. nos aceiros ser relatada no Plano de Manejo do Parna Emas (IBAMA; CEBRAC, 2004), nossas análises não mostraram de forma conclusiva a relação entre a presença de aceiros e a abundância de *Brachiaria* spp.. Segundo o Plano de Manejo, o estabelecimento desta espécie está associado às práticas inadequadas de manutenção dos aceiros, dada a alta capacidade da gramínea exótica de colonizar locais perturbados e incapacidade de deslocar a vegetação nativa em áreas não perturbadas (IBAMA; CEBRAC, 2004). Entretanto, nossos dados indicaram que não há diferença significativa de abundância encontrada nas faixas de aceiro ou fora delas, na vegetação natural. Porém, observando a distribuição espacialmente explícita das manchas de *Brachiaria* spp. no interior do Parna Emas, notamos que aparentemente as faixas de aceiro em que mais ocorre a gramínea invasora são aquelas localizadas na região próxima à borda limítrofe do parque, até 5km de distância do limite do parque, adjacente a rodovia municipal. Nossos modelos não abordaram profundamente esta questão, pois este não pareceu ser um padrão geral que determine a distribuição ou expansão espacialmente explícita da *Brachiaria* spp.. Entretanto, vale ressaltar que este mecanismo deve ser mais bem estudado, de forma a se entender qual é realmente o papel que os aceiros e sua adequada ou inadequada manutenção desempenham no processo de invasão. França e colaboradores (2007) (FRANÇA; RAMOS-NETO; SETZER, 2007) sugeriram, ainda, que os aceiros abrem frente para a entrada de espécies invasoras, principalmente na região próxima aos limites da reserva, indicando assim a necessidade de uma zona de amortecimento no entorno do Parna Emas (SILVEIRA et al., 1999).

Outra limitação do nosso estudo diz respeito à determinação do papel das queimadas na dinâmica de invasão, pois o desenho amostral falhou em delimitar áreas com diferentes frequências de eventos de queimada. Apesar de alguns estudos indicarem o papel de retroalimentação positiva do fogo na expansão da *Brachiaria* spp. e outras gramíneas invasoras de origem africana [e.g. (D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992; HOLL, 1999; PIVELLO; SHIDA; MEIRELLES, 1999; WILLIAMS; BARUCH, 2000)], o Plano de Manejo do Parna Emas afirma que a distribuição destas invasoras no interior do parque está diretamente relacionada às áreas dos aceiros, e não às áreas com altas frequências de queimada (IBAMA; CEBRAC, 2004). Portanto, este é outro ponto que deve ser mais bem estudado. Entretanto, essas limitações não ofuscam os principais pontos encontrados pelo presente trabalho.



## 5. CONCLUSÃO

Através dos resultados obtidos pudemos aumentar o entendimento de como se dá a dinâmica de expansão de uma espécie invasora no interior de uma Unidade de Conservação. O estudo demonstrou que considerar a atuação de diferentes elementos e processos pode contribuir na melhor compreensão da dinâmica de expansão de espécies invasoras.

Assim, diante do conjunto de resultados e observações feitas, fica claro que a expansão da *Brachiaria* spp. está diretamente relacionada à atividade antrópica, principalmente ao uso das estradas. Seja pela dispersão das sementes promovida pelos veículos automotores que trafegam pelo interior do Parna Emas, seja pelo impacto que a presença da estrada causa na vegetação local, favorecendo o estabelecimento da invasora, as estradas e sua frequência de uso podem ser consideradas fatores de maior influência na expansão da gramínea invasora. O trânsito de veículos, além de carregar as sementes para o interior do parque, compacta o solo e impõe a necessidade de constante manejo das estradas, causando estresse e supressão da vegetação nativa que está na margem da estrada, o que libera e propicia um hábitat favorável ao estabelecimento da gramínea invasora. Desta forma, limitar o uso das estradas, realizar controle fitossanitário dos carros e pessoas que transitam pelo interior do parque e fazer o manejo adequado das estradas e outras intervenções antrópicas como os drenos são medidas essenciais para o controle da invasão.

Observamos que quanto mais "saudável" o ambiente natural está, menor a chance de ocorrer a invasão e expansão da *Brachiaria* spp.. Como habitats com alto nível de stress hídrico e nutricional e com solos tóxicos são menos susceptíveis a este processo (ALPERT; BONE; HOLZAPFEL, 2000), é possível que sistemas de Cerrado não perturbados tenham alta resistência à invasão. Porém, quando há perturbação, tal resistência é rompida. De maneira geral, este padrão de invasão da *Brachiaria* spp. pode ser explicado, ao menos em parte, pela teoria da flutuação de recursos de Davis e colaboradores (2000) : os locais mais susceptíveis à invasão são aqueles em que há o aumento de recurso disponível, ocasionado pelo input extra de recursos ou pela exclusão de consumidores. Nas margens das estradas o estabelecimento da vegetação nativa é prejudicado em função do constante impacto e manejo, de forma que este distúrbio danifica ou mesmo retira estas plantas, diminuindo assim o consumo de recurso

como água e nutrientes, ficando estes disponíveis à espécie invasora. Por outro lado, a grande disponibilidade dos recursos luz e espaço em cerrado Campo Limpo tornam este ambiente susceptível à expansão da gramínea invasora. No caso dos drenos os dois fatores são combinados, pois há a supressão da vegetação nativa e há o input extra de água e nutrientes trazidos pelas chuvas, tornando estes locais altamente adequados ao estabelecimento da gramínea.

Dessa forma concluímos que a expansão da *Brachiaria* spp apresenta diferentes respostas à variedade de ambientes encontrados no interior de uma Unidade de Conservação. Entender essas diferenças de expansão é fundamental para apontar medidas eficientes de manejo em cada ambiente específico, medidas essas que em conjunto terão maior chance de sucesso em controlar e até mesmo erradicar o problema da invasão biológica.

Esperamos ainda que nosso estudo contribua para o desenvolvimento de melhores políticas e ações de monitoramento, manejo e controle de *Brachiaria* spp. em Unidades de Conservação, em geral, e no Parque Nacional das Emas, em particular. O modelo de expansão confeccionado neste estudo poderá ainda ser utilizado para simular a expansão da gramínea em todo o parque, bem como simular esta expansão frente a diferentes cenários ou possibilidades de manejo. Desta forma será possível prever, por exemplo, como a abertura de novas estradas ou pontos de visitação poderia influenciar a expansão da gramínea, ou ainda avaliar dentre diferentes possibilidades de traçados de uma estrada qual seria aquele que traria menores problemas, dado o tipo de vegetação ou a inclinação do relevo, por exemplo; e estas possibilidades podem também ser extrapoladas para outras Unidades de Conservação.

## REFERÊNCIAS\*

- ALMEIDA-NETO, M. et al. Invasive grasses and native Asteraceae in the Brazilian Cerrado. **Plant Ecology**, v. 209, n. 1, p. 109-122, 10 fev. 2010.
- ALPERT, P.; BONE, E.; HOLZAPFEL, C. Invasiveness , invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, v. 3, n. 1996, p. 52-66, 2000.
- ANTONELLI-FILHO, R. Subprograma de manejo de espécies invasoras para a RNST. In: **Plano de Manejo da Reserva Natural Serra do Tombador, Cavalcante – GO**. Curitiba: Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza, 2011. p. 361-377.
- BARBOSA, E. G.; PIVELLO, V. R.; MEIRELLES, S. T. Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the Brazilian Cerrados. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 51, n. 4, p. 625-631, ago. 2008.
- BARNEY, J. N.; WHITLOW, T. H. A unifying framework for biological invasions: the state factor model. **Biological Invasions**, v. 10, n. 3, p. 259-272, 26 jun. 2008.
- BITHELL, M.; MACMILLAN, W. D. Escape from the cell: Spatially explicit modelling with and without grids. **Ecological Modelling**, v. 200, p. 59-78, jan. 2007.
- BÖRJESON, L. et al. Scenario types and techniques: Towards a user's guide. **Futures**, v. 38, n. 7, p. 723-739, set. 2006.
- BROOKS, M. L. et al. Effects of Invasive Alien Plants on Fire Regimes. **BioScience**, v. 54, n. 7, p. 677-688, 2004.
- BUTCHART, S. H. M. et al. Protecting important sites for biodiversity contributes to meeting global conservation targets. **PloS one**, v. 7, n. 3, p. e32529, jan. 2012.
- CALLAWAY, R. M. et al. Soil biota and exotic plant invasion. **Nature**, v. 427, p. 731-733, 19 fev. 2004.
- CANNAS, S. A.; MARCO, D. E.; PÁEZ, S. A. Modelling biological invasions: species traits, species interactions, and habitat heterogeneity. **Mathematical Biosciences**, v. 183, n. 1, p. 93-110, maio 2003.
- CASTRO, C. R. T. et al. Produção Forrageira de Gramíneas Cultivadas sob Luminosidade reduzida. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 28, n. 5, p. 919-927, 1999.
- CATFORD, J. A.; JANSSON, R.; NILSSON, C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. **Diversity and Distributions**, v. 15, n. 1, p. 22-40, jan. 2009.

---

\*Baseadas na norma NBR 6023, de 2002, da Associação Brasileira de Normas Técnicas (ABNT)

COLE, V.; ALBRECHT, J. **Modelling the spread of invasive species - Parameter estimation using Cellular Automata in GIS.** Disponível em: <<http://www.geo.hunter.cuny.edu/people/fac/albrecht/DMGIS99.pdf>>.

COUTINHO, L. M. O conceito de cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 1, p. 17-23, 1978.

CUMMING, G. S. Habitat shape, species invasions, and reserve design: insights from simple models. **Conservation Ecology**, v. 6, n. 1, p. 3, 2002.

CZÁRÁN, T.; BARTHA, S. Spatiotemporal Dynamic Models of Plant Populations and Communities. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 2, p. 38 - 42, 1992.

D'ANTONIO, C. M.; VITOUSEK, P. M. Biological invasion by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 23, p. 63-87, 1992.

D'ANTONIO, C.; MEYERSON, L. A.; DENSLOW, J. Exotic species and conservation: research needs. In: SOULÉ, M. E.; ORIAN, G. H. (Eds.). **Conservation Biology: Research Priorities for the Next Decade.** Washington, DC: Island Press, 2001. p. 59-80.

DAVIES, K. F. et al. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. **Ecology**, v. 86, n. 6, p. 1602-1610, 2005.

DAVIS, M. A.; GRIME, J. P.; THOMPSON, K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 3, p. 528-534, jun. 2000.

DINIZ-FILHO, J. A. F. et al. **Fatores determinantes da diversidade, concordância e persistência interanual de comunidades animais e vegetais no Cerrado** Projeto aprovado no Edital CNPq PELD 2009-2012, , 2009.

DUNNING, J. B.; DANIELSON, B. J.; PULLIAM, H. R. Ecological processes that affect populations in Complex landscapes. **Oikos**, v. 65, n. 1, p. 169-175, 1992.

ERMENTROUT, G. B.; EDELSTEIN-KESHET, L. Cellular Automata Approaches to Biological Modeling. **Journal of theoretical Biology**, v. 160, p. 97-133, 1993.

ERNST, W. H. O.; VEENENDAAL, E. M.; KEBAKILE, M. M. Possibilities for dispersal in annual and perennial grasses in a savanna in Botswana. **Plant Ecology**, v. 102, n. 1, p. 1-11, 1992.

FINE, P. V. A. The invasibility of tropical forests by exotic plants. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, n. 05, p. 687-705, 21 ago. 2002.

FISHER, M. J.; KERRIDGE, P. C. The Agronomy and Physiology of *Brachiaria* spp. species. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. (Eds.). **Brachiaria spp.: Biology, Agronomy and Improvement.** Cali, Colômbia & Campo Grande, Brasil: CIAT & EMBRAPA, 1996. p. 40-52.

FORMAN, R. T. T.; ALEXANDER, L. E. Roads and their major ecological effects. **Annual Review of ecology and systematics**, v. 29, p. 207-231, 1998.

FOXCROFT, L. C.; PICKETT, S. T. A.; CADENASSO, M. L. Expanding the conceptual frameworks of plant invasion ecology. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 13, n. 2, p. 89-100, maio 2011.

FRANÇA, H.; RAMOS-NETO, M. B.; SETZER, A. **O Fogo no Parque Nacional das Emas**. [s.l: s.n.]. p. 140

FREEMAN, E. Package “PresenceAbsence”. In: R DEVELOPMENT CORE TEAM (Ed.). **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2012.

FURLEY, P. A. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. **Global Ecology and Biogeography**, v. 8, p. 223-241, 1999.

GELBARD, J. L.; BELNAP, J. Roads as Conduits for Exotic Plant Invasions in a Semiarid Landscape. **Conservation Biology**, v. 17, n. 2, p. 420-432, abr. 2003.

GINZBURG, L. R.; JENSEN, C. X. J. Rules of thumb for judging ecological theories. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 3, p. 121-6, mar. 2004.

GRIMM, V. et al. Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. **Science**, v. 310, p. 987-991, 2005.

HIGGINS, S. I.; RICHARDSON, D. M. A review of models of alien plant spread. **Ecological Modelling**, v. 87, p. 249-265, 1996.

HIGGINS, S. I.; RICHARDSON, D. M.; COWLING, R. M. Modeling Invasive Plant Spread : The Role of Plant-Environment Interactions and Model Structure. **Ecology**, v. 77, n. 7, p. 2043-2054, 1996.

HOBBS, R. J.; HUENNEKE, L. F. Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. **Conservation Biology**, v. 6, n. 3, p. 324-337, set. 1992.

HOLL, K. D. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 229-242, 1999.

HOPKINSON, K. M. et al. Reproductive Physiology, Seed Production, and Seed Quality of *Brachiaria* spp. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. (Eds.). **Brachiaria spp.: Biology, Agronomy and Improvement**. Cali, Colômbia & Campo Grande, Brasil: CIAT & EMBRAPA, 1996. p. 124 – 140.

HÓRUS, I. **Base de dados nacional de espécies exóticas invasoras, I3N Brasil**. Disponível em: <<http://i3n.institutohorus.org.br>>. Acesso em: 26 mar. 2013.

HUANG, H. et al. A cellular automata model for population expansion of *Spartina alterniflora* at Jiuduansha Shoals, Shanghai, China. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 77, n. 1, p. 47-55, mar. 2008.

IBAMA; CEBRAC. **Plano de manejo do Parque Nacional das Emas**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2004.

IUCN. **Impact of nature's invading aliens measured for first time**. Disponível em: <<http://www.iucn.org/>>. Acesso em: 17 fev. 2011.

JAKELAITIS, A. et al. Efeitos de densidade e época de emergência de *Brachiaria brizantha* em competição com plantas de milho. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 28, n. 3, p. 373-378, 2006.

JONGEJANS, E.; SKARPAAS, O.; SHEA, K. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, n. 3-4, p. 153-170, mar. 2008.

JØRGENSEN, S. E. Overview of the model types available for development of ecological models. **Ecological Modelling**, v. 215, p. 3-9, 2008.

KARIA, C. T.; DUARTE, J. B.; ARAÚJO, A. C. G. **Desenvolvimento de Cultivares do Gênero *Brachiaria* spp. (Trin.) Griseb. no Brasil**. Planaltina - DF: Embrapa Cerrados, 2006.

KLINK, C. A.; JOLY, C. A. Identification and Distribution of C3 and C4 Grasses in Open and Shaded Habitats in Sao Paulo State, Brazil. **Biotropica**, v. 21, n. 1, p. 30-34, 1989.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. **MEGADIVERSIDADE**, v. 1, n. 1, p. 147-155, 2005.

KLINK, C. A.; MOREIRA, A. G. Past and current human occupation and land-use. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Eds.). **The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 69-88.

KRUSKAL, J. B. MULTIDIMENSIONAL SCALING BY OPTIMIZING GOODNESS. **Psychometrika**, v. 29, n. 1, p. 1-27, 1964.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. Second ed. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier, 2003. p. 444-450

MACK, R. N. et al. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. **Issues in Ecology**, n. 5, p. 1-20, 2000.

MARCO, D. E.; SERGIO, A. P.; CANNAS, S. A. Species invasiveness in biological invasions: a modelling approach. **Biological Invasions**, v. 4, p. 193-205, 2002.

MEDEIROS, R. et al. **Contribuição das unidades de conservação brasileiras para a economia nacional: Sumário Executivo**. Brasília, DF: UNEP-WCMC, 2011. p. 1-44

MITCHELL, C. E. et al. Biotic interactions and plant invasions. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 726-740, jun. 2006.

MMA. **Ações prioritárias para a conservação da biodiversidade do Cerrado e Pantanal**. Brasília & Belo Horizonte: Ministério do Meio Ambiente, Funatura, Conservation International & Fundação Biodiversitas, 1999.

MMA. **Espécies exóticas invasoras**. Disponível em: <www.mma.gov.br>. Acesso em: 16 fev. 2011.

MOLOFSKY, J.; BEVER, J. D. A New Kind of Ecology? **BioScience**, v. 54, n. 5, p. 440-446, 2004.

MOONEY, H. A.; CLELAND, E. E. The evolutionary impact of invasive species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 10, p. 5446-5451, 8 maio 2001.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-8, 24 fev. 2000.

NASSAUER, J. I.; CORRY, R. C. Using normative scenarios in landscape ecology. **Landscape Ecology**, v. 19, n. 4, p. 343-356, 2004.

NICOLAI, M. et al. **Fluxos de emergência de capim-marmelada (*Brachiaria plantaginea*) e picão-preto (*Bidens pilosa*) em duas regiões canavieiras do Estado de São Paulo**XXVII Congresso Brasileiro da Ciência das Plantas Daninhas. **Anais...Ribeirão Preto - SP: 2010**

OKSANEN, J. et al. vegan: Community Ecology Package. **R package version 2.0-0**, 2011.

PARENDES, L. A.; JONES, J. A. Role of Light Availability and Dispersal in Exotic Plant Invasion along Roads and Streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. **Conservation Biology**, v. 14, n. 1, p. 64-75, fev. 2000.

PAUCHARD, A.; SHEA, K. Integrating the Study of Non-native Plant Invasions across Spatial Scales. **Biological Invasions**, v. 8, n. 3, p. 399-413, abr. 2006.

PECK, S. L. Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. **TRENDS in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 10, p. 530-534, 2004.

PETERSON, G. D.; CUMMING, G. S.; CARPENTER, S. R. Scenario Planning: a Tool for Conservation in an Uncertain World. **Conservation Biology**, v. 17, n. 2, p. 358-366, abr. 2003.

PIVELLO, V. R. et al. Abundance and Distribution of Native and Alien Grasses in a "Cerrado" (Brazilian Savanna) Biological Reserve. **Biotropica**, v. 31, n. 1, p. 71-82, 1999.

PIVELLO, V. R. Invasões biológicas no cerrado brasileiro: efeitos da introdução de espécies exóticas sobre a biodiversidade. **Ecologia. info**, v. 33, 2011.

PIVELLO, V. R.; KORMAN, V. Conservação e Manejo da Biodiversidade. In: PIVELLO, V. R.; VARANDA, E. M. (Eds.). **O cerrado Pé-de-Gigante: Ecologia & Conservação - Parque Estadual de Vassununga**. São Paulo: Governo do Estado de São Paulo e Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 298-309.

PIVELLO, V. R.; SHIDA, C. N.; MEIRELLES, S. T. Alien grasses in Brazilian savannas : a threat to the biodiversity. **Biodiversity & Conservation**, v. 8, p. 1281-1294, 1999.

PYŠEK, P.; RICHARDSON, D. M. The biogeography of naturalization in alien plants. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 12, p. 2040-2050, dez. 2006.

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

RAO, I. M.; KERRIDGE, P. C.; MACEDO, M. C. M. Nutritional Requirements of *Brachiaria* spp. and Adaptation to Acid Soils. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. (Eds.). **Brachiaria spp.: Biology, Agronomy and Improvement**. Cali, Colômbia & Campo Grande, Brasil: [s.n.]. p. 53 – 71.

REJMANEK, M.; RICHARDSON, D. M. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? **Ecology**, v. 77, p. 1655 - 1661, 1996.

RIBEIRO, K. T. et al. Ocupação por *Brachiaria* spp. (Poaceae) no Parque Nacional da Serra do Cipó e infestação decorrente da obra de pavimentação da Rodovia MG-010, na APA Morro da Pedreira, Minas Gerais. [http://www.mma.gov.br/estruturas/174/\\_arquivos/174\\_05122008113143.pdf](http://www.mma.gov.br/estruturas/174/_arquivos/174_05122008113143.pdf), 2005.

RICHARDSON, D. M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and Distributions**, v. 6, p. 93-107, 2000.

RICHARDSON, D. M.; PYSEK, P. Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. **Diversity and Distributions**, v. 14, p. 161-168, 2008.

RICHARDSON, D. M.; PYŠEK, P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. **Progress in Physical Geography**, v. 30, n. 3, p. 409-431, 1 abr. 2006.

ROHDE, K. Cellular automata and ecology. **Oikos**, v. 110, n. 1, p. 203-207, 2005.

RYLANDS, A. B.; BRANDON, K. Unidades de conservação brasileiras. **MEGADIVERSIDADE**, v. 1, n. 1, p. 27-35, 2005.

SANTÉ, I. et al. Cellular automata models for the simulation of real-world urban processes: A review and analysis. **Landscape and Urban Planning**, v. 96, n. 2, p. 108-122, maio 2010.

SCHULZE, E. D.; BECK, E.; MULLER-HOHENSTEIN, K. **Plant Ecology**. Heidelberg, Berlin: [s.n.]. p. 692

- SHER, A. A.; HYATT, L. A. The Disturbed Resource-Flux Invasion Matrix: a new framework for patterns of plant invasion. **Biological Invasions**, v. 1, p. 107-114, 1999.
- SILVEIRA, L. et al. Impact of wildfires on the megafauna of Emas National Park, central Brazil. **Oryx**, v. 33, n. 2, p. 108-114, abr. 1999.
- SILVERTOWN, J. et al. Cellular Automaton Models of Interspecific Competition for Space - The Effect of Pattern on Process. **Journal of Ecology**, v. 80, n. 3, p. 527-533, 1992.
- SKERMAN, P. J.; RIVEROS, F. Tropical Grasses. In: **Plant Production and Protection Series**. Roma, Itália: [s.n.]. p. 234-262.
- SOARES, A. B. et al. Influência da luminosidade no comportamento de onze espécies forrageiras perenes de verão. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 38, n. 3, p. 443-451, 2009.
- SOARES-FILHO, B. S. et al. Modelagem de dinâmica de paisagem: concepção e potencial de aplicação de modelos de simulação baseados em autômato celular. **MEGADIVERSIDADE**, v. 3, n. 1-2, p. 74-86, 2007.
- SOETAERT, K.; HERMAN, P. M. J. **A Practical Guide to Ecological Modelling, Using R as a Simulation Platform**. Yerseke, The Netherlands: Springer, 2009.
- TERBORGH, J.; DAVENPORT, L. Monitorando as áreas protegidas. In: TERBORGH, J. et al. (Eds.). **Tornando os Parques eficientes: estratégias para a conservação da natureza nos trópicos**. Curitiba: Editora da UFPR, 2002. p. 426-439.
- TONG, S. T. Y. On non-metric multidimensional scaling ordination and interpretation of the matorral vegetation in lowland Murcia. **Vegetatio**, v. 79, p. 65-74, 1989.
- TROMBULAK, S. C.; FRISSELL, C. A. Review of Ecological Effects of Roads on Terrestrial and Aquatic Communities. **Conservation Biology**, v. 14, n. 1, p. 18-30, fev. 2000.
- TURNER, M. G. LANDSCAPE ECOLOGY: What Is the State of the Science? **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 36, p. 319-344, 2005.
- TYSER, R. W.; WORLEY, C. A. Alien Flora in Grasslands Adjacent to Road and Trail Corridors in Glacier National Park, Montana (U.S.A.). **Conservation Biology**, v. 6, n. 2, p. 253-262, 1992.
- VELDMAN, J. W.; PUTZ, F. E. Long-distance Dispersal of Invasive Grasses by Logging Vehicles in a Tropical Dry Forest. **Biotropica**, v. 42, n. 6, p. 697-703, 11 nov. 2010.
- WIEGAND, T.; REVILLA, E.; KNAUER, F. Dealing with uncertainty in spatially explicit. **Biodiversity & Conservation**, v. 13, p. 53-78, 2004.
- WILLIAMS, D. G.; BARUCH, Z. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. **Biological Invasions**, v. 2, p. 123-140, 2000.
- WILLIAMSON, M. H.; FITTER, A. The characters of successful invaders. **Biological Conservation**, v. 78, p. 163-170, out. 1996.

WILSON, W. G. Resolving discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations. **The American naturalist**, v. 151, n. 2, p. 116-134, fev. 1998.

WITH, K. A. The Landscape Ecology of Invasive Spread. **Conservation Biology**, v. 16, n. 5, p. 1192-1203, 2002.

WOLFRAM, S. Cellular automata as models of complexity. **Nature**, v. 311, n. 4, p. 419 - 424, 1984.

WOLFRAM, S. **A New Kind of Science**. [s.l: s.n.]. p. 1-113

ZILLER, S. R. Espécies exóticas da flora invasoras em Unidades de Conservação. In: CAMPOS, J. B.; TOSSULINO, M. DEG. P.; MULLER, C. R. C. (Eds.). **Unidades de Conservação, Ações para valorização da Biodiversidade**. [s.l.] Instituto Ambiental do Paraná, 2005.

Tabela 1: Abundância de células ocupadas por *Brachiaria* nas diferentes classes de distância da estrada.

Classe	Abundância de células ocupadas por <i>Brachiaria</i> spp. em		Abundância de células ocupadas por <i>Brachiaria</i> spp. em 2002	Abundância de células ocupadas por <i>Brachiaria</i> spp. que expandiram entre 2002 e 2012
	2012			
1	3243		1945	2263
2	2121		1437	2153
3	1600		1013	1307
4	1254		812	922
5	1055		677	693
6	947		570	570
7	854		511	509
8	807		482	438
9	778		473	386
10	726		486	358
11	790		472	329
12	803		506	358
13	798		577	366
14	681		590	383
15	679		640	365
16	480		600	384
17	433		505	307
18	401		323	304
19	393		177	267
20	319		150	251
21	290		147	187
22	266		151	159
23	249		147	143
24	228		153	118
25	189		142	106
26	179		124	76
27	168		129	68
28	145		111	71
29	0		106	52
30	0		0	0

Tabela 2: Abundância de células ocupadas por *Brachiaria* que expandiu no período de 2002 a 2012, nas amostras com diferentes categorias de vegetação.

<b>Amostra</b>	<b>Categoria de Vegetação</b>	<b>Abundância em <i>Brachiaria</i> que expandiu</b>
1	Campo Limpo	72
2	Campo Limpo	104
3	Campo Limpo	146
4	Campo Limpo	55
5	Campo Limpo	296
6	Campo Limpo	430
7	Campo Limpo	507
8	Campo Limpo	299
9	Campo Limpo	489
10	Campo Limpo	196
11	Campo Limpo	135
12	Campo Limpo	173
13	Campo Limpo	156
14	Campo Limpo	84
15	Campo Limpo	134
16	Campo Limpo	160
17	Campo Limpo	155
18	Campo Limpo	149
19	Campo Limpo	106
20	Campo Limpo	73
21	Campo Limpo	42
23	Campo Limpo	95
24	Campo Limpo	60
25	Campo Limpo	51
26	Campo Limpo	99
27	Campo Limpo	33
28	Campo Limpo	30
29	Campo Limpo	88
30	Campo Limpo	72
31	Campo Limpo	119
32	Campo Limpo	658
33	Campo Limpo	149
34	Campo Limpo	34
35	Campo Limpo	3

Continuação Tabela 2		
<b>Amostra</b>	<b>Categoria de Vegetação</b>	<b>Abundância em <i>Brachiaria</i> que expandiu</b>
36	Campo Limpo	0
37	Campo Limpo	4
38	Campo Limpo	0
39	Campo Limpo	18
40	Campo Limpo	0
41	Campo Limpo	0
42	Campo Limpo	0
43	Campo Limpo	0
44	Campo sujo	28
45	Campo sujo	47
46	Campo sujo	14
47	Campo sujo	10
48	Campo sujo	1
49	Campo sujo	3
50	Campo sujo	0
51	Campo sujo	2
52	Campo sujo	1
53	Campo sujo	9
54	Campo sujo	30
55	Campo sujo	35
56	Campo sujo	70
57	Campo sujo	0
58	Campo sujo	12
59	Campo sujo	1
60	Campo sujo	0
61	Campo sujo	0
62	Campo sujo	7
63	Campo sujo	17
64	Campo sujo	6
65	Campo sujo	9
66	Campo sujo	1
67	Campo sujo	4
68	Campo sujo	19

Continuação Tabela 2		
Amostra	Categoria de Vegetação	Abundância em <i>Brachiaria</i> que expandiu
69	Campo sujo	5
70	Campo sujo	19
71	Campo sujo	51
72	Campo sujo	180
73	Campo sujo	30
74	Campo sujo	0
75	Campo sujo	28
76	Campo sujo	33
77	Campo sujo	41
78	Campo sujo	3
79	Campo sujo	75
80	Campo sujo	34
81	Campo sujo	45
82	Campo sujo	81
83	Campo sujo	46
84	Campo sujo	55
85	Campo sujo	95
86	Campo sujo	22
87	Campo sujo	148
88	Campo sujo	144
89	Campo sujo	112
90	Campo sujo	33
91	Campo sujo	80
92	Campo sujo	79
93	Campo sujo	58
94	Campo sujo	181
95	Campo sujo	192
96	Campo sujo	70
97	Campo sujo	178
98	Campo sujo	221
99	Campo sujo	162
100	Campo sujo	179
101	Campo sujo	204
102	Campo sujo	614
103	Campo sujo	184
104	Campo sujo	180

Continuação Tabela 2		
Amostra	Categoria de Vegetação	Abundância em <i>Brachiaria</i> que expandiu
105	Campo sujo	342
106	Campo sujo	595
107	Campo sujo	44
108	Campo sujo	25
109	Campo sujo	49
110	Campo sujo	205
111	Campo sujo	4
112	Campo sujo	73
113	Campo sujo	33
114	Campo sujo	39
115	Campo sujo	31
116	Campo sujo	24
117	Campo sujo	53
118	Campo sujo	72
119	Campo sujo	89
120	Campo sujo	44
121	Campo sujo	41
122	Campo sujo	35
123	Campo sujo	79
124	Campo sujo	32
125	Campo sujo	9
126	Campo sujo	7
127	Campo sujo	0
128	Campo sujo	0
129	Campo sujo	2
130	Vegetação fechada	0
131	Vegetação fechada	0
132	Vegetação fechada	0
133	Vegetação fechada	0
134	Vegetação fechada	0
135	Vegetação	0

fechada  
Continuação Tabela 2

<b>Amostra</b>	<b>Categoria de Vegetação</b>	<b>Abundância em <i>Brachiaria</i> que expandiu</b>
136	Vegetação fechada	0
137	Vegetação fechada	0
138	Vegetação fechada	0
139	Vegetação fechada	0
140	Vegetação fechada	0
141	Vegetação fechada	0
142	Vegetação fechada	0
143	Vegetação fechada	0
144	Vegetação fechada	0
145	Vegetação fechada	1
146	Vegetação fechada	0
147	Vegetação fechada	0
148	Vegetação fechada	8
149	Vegetação fechada	0
150	Vegetação fechada	0

Tabela 3: Dados ambientais e de abundância categorizados em presença (1) e ausência (0).

Valor absoluto da taxa de expansão ( $r'$ ) entre parênteses em sua respectiva coluna.

Amostra	Categoria de vegetação			Categoria de Zoneamento		Abundância de <i>Brachiaria</i> spp.		Taxa de expansão ( $r'$ )	
	Vegetação Fechada	Campo Sujo	Campo Limpo	Intenso	Restrito	Baixa	Alta	Menor $r'$	Maior $r'$
1	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (2,46)
2	0	0	1	1	0	0	1	0	1 (7,55)
3	0	0	1	1	0	0	1	0	1 (3,30)
4	0	0	1	1	0	0	1	0	1 (7,75)
5	0	0	1	1	0	0	1	0	1 (7,48)
6	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (5,08)
7	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (4,00)
8	0	1	0	1	0	1	0	0	1 (7,83)
9	0	1	0	1	0	1	0	1 (1,86)	0
10	0	1	0	1	0	1	0	1 (1,33)	0
11	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (2,61)
12	0	1	0	1	0	0	1	1 (1,85)	0
13	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
14	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (3,74)
15	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (2,69)
16	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (3,04)
17	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (9,89)
18	0	1	0	1	0	0	1	1 (1,36)	0
19	0	1	0	0	1	1	0	0	1 (2,00)
20	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
21	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
22	0	1	1	0	1	1	0	1 (0,00)	0
23	1	0	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
24	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0

Continuação Tabela 3

Amostra	Categoria de vegetação			Categoria de Zoneamento		Abundância de <i>Brachiaria</i> spp.		Taxa de expansão (r')	
	Vegetação Fechada	Campo Sujo	Campo Limpo	Intenso	Restrito	Baixa	Alta	Menor r'	Maior r'
25	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,67)	0
26	1	0	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
27	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
28	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
29	0	1	0	0	1	1	0	0	1 (6,00)
30	0	0	1	0	1	0	1	0	1 (2,42)
31	0	0	1	0	1	1	0	1 (0,00)	0
32	0	0	1	0	1	1	0	1 (0,00)	0
33	0	0	1	0	1	1	0	1 (0,00)	0
34	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
35	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
36	1	0	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
37	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
38	1	0	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
39	1	0	0	0	1	1	0	1 (1,00)	0
40	1	0	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
41	1	0	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
42	1	0	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
43	0	1	0	0	1	1	0	1 (0,00)	0
44	0	1	0	0	1	1	0	0	1 (12,00)
45	0	1	0	0	1	0	1	1 (0,00)	0
46	1	0	0	1	0	1	0	0	1 (24,50)
47	1	0	0	1	0	1	0	0	1 (3,00)
48	1	0	0	1	0	1	0	1 (0,00)	0
49	1	0	0	1	0	1	0	1 (0,00)	0

Continuação Tabela 3

Amostra	Categoria de vegetação			Categoria de Zoneamento		Abundância de <i>Brachiaria</i> spp.		Taxa de expansão (r')	
	Vegetação Fechada	Campo Sujo	Campo Limpo	Intenso	Restrito	Baixa	Alta	Menor r'	Maior r'
50	0	1	0	1	0	0	1	1 (0,00)	0
51	0	0	1	0	1	1	0	0	1 (2,44)
52	0	0	1	1	0	0	1	1 (0,00)	0
53	0	0	1	1	0	1	0	0	1 (2,42)
54	0	1	0	1	0	1	0	0	1 (3,00)
55	0	0	1	1	0	0	1	0	1 (2,97)
56	0	1	0	1	0	0	1	0	1 (53,06)



## APÊNDICE A

### Processos técnicos

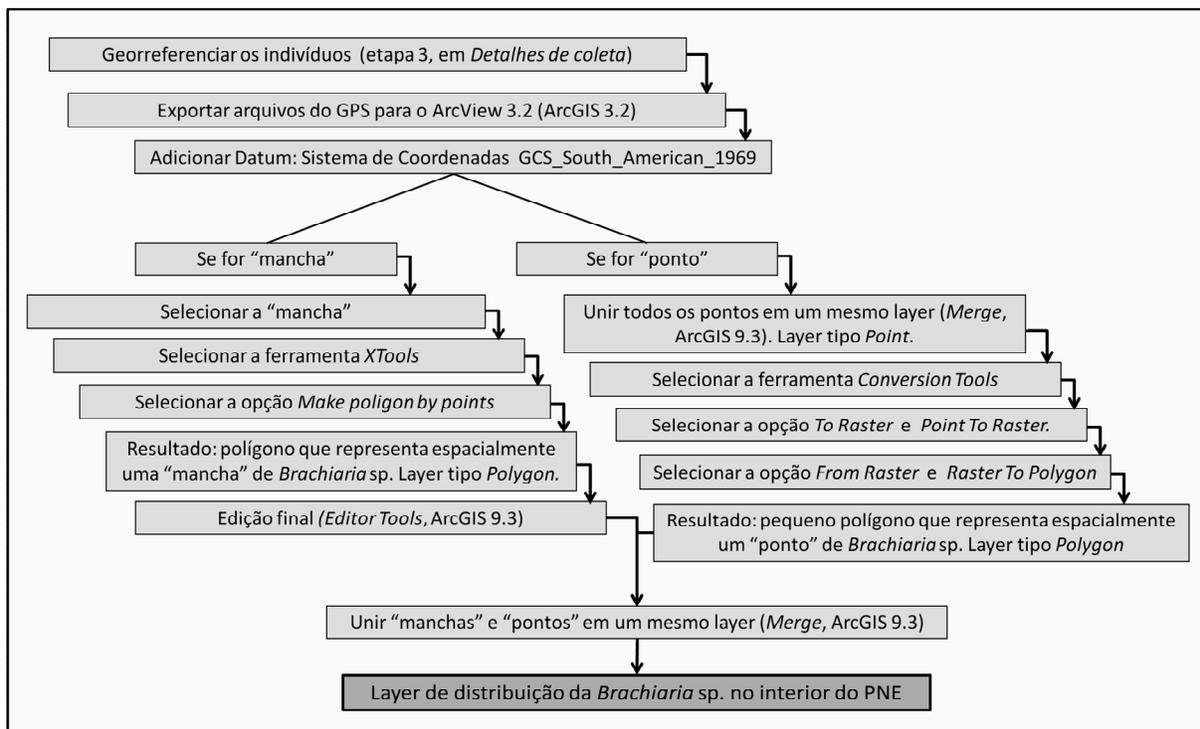


Figura 1A: Fluxograma, mostrando conversão dos dados colhidos em campo em layer de distribuição de *Brachiaria* spp.

### Processo de digitalização dos mapas

Os mapas de distribuição da *Brachiaria* spp. observados em 2002 e 2012, bem como todos os mapas contendo as características ambientais, como vegetação, estradas ou classe de zoneamento, são arquivos no formato shape (.shp). Estes shapes foram convertidos ao formato raster (.img) e então ao formato ASCII (.txt) (Fig. 2A).

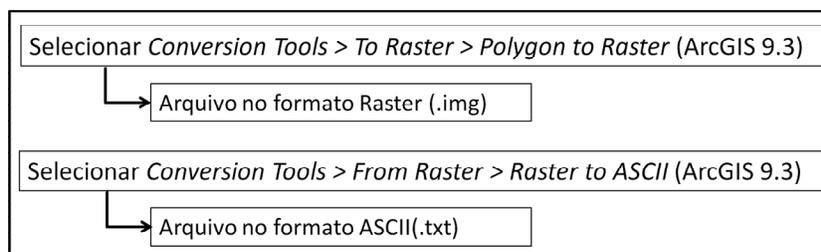


Figura 2A: Esquema mostrando processo de conversão de arquivo shape (.shp) para arquivo ASCII (.txt).

Arquivo raster é uma representação da paisagem real dividida por um grid regular, formando células quadradas; neste caso dividimos a paisagem em células de 3mx3m. Já ASCII, é um arquivo de texto simples (.txt) que representa a paisagem real através de caracteres como letras ou números, ou seja, para cada célula do raster é atribuído um valor que representa um elemento real do sistema.

No arquivo ASCII (Fig. 3A) há um cabeçalho contendo as informações referentes ao local espacialmente explícito (número de linhas e colunas, coordenadas geográficas das extremidades e o tamanho da célula) e dois tipos de células:

- células tipo 1 - representam espacialmente um local real, seus valores representam as características do local (por exemplo, 0 = ausência de *Brachiaria* spp.; 1 = presença de *Brachiaria* spp.);
- células tipo 2 - representam locais onde não há informação, apresentam o valor de “-9999”. Estas células são geradas pelo ArcGIS somente para completar o formato ‘retangular’ do arquivo;

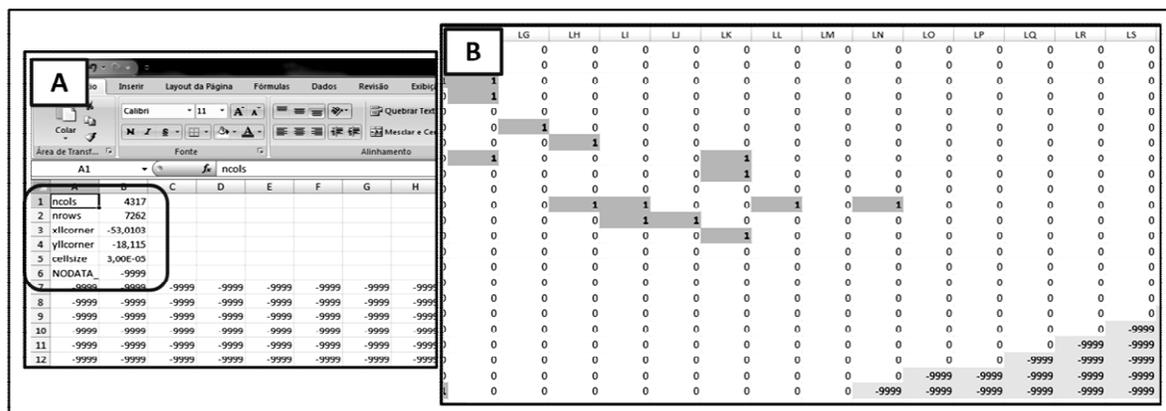


Figura 3A: Imagens do arquivo ASCII (.txt). A) mostrando detalhe do cabeçalho. B) exemplo de trecho convertido em ASCII. 1: presença de *Brachiaria* spp.; 0: ausência de *Brachiaria* spp.; -9999: ausência de dados.

Este arquivo ASCII (.txt) foi então aberto no software Excel e seu cabeçalho foi excluído, formando assim uma Matriz retangular Espacialmente Explícita de Distribuição da *Brachiaria* spp. (“MEED”). Isso foi feito para permitir a importação desta matriz para o *software* R (*R Project*). Esta “MEED” será o arquivo utilizado nas simulações do Autômato Celular realizadas no *software* R.

Este procedimento de conversão da informação real coletada em campo para uma matriz espacialmente explícita também foi realizado para as informações das características ambientais de categoria de vegetação (“MEEV”) e de zoneamento (“MEEZ”) e de classes de distância da estrada (“MEEDist”).

No *software* R, foram selecionadas de MEED somente as células em que há informação (células diferentes de -9999) e compiladas em uma nova tabela de informações (TI, Figura 4A), na qual cada linha representa uma célula (para toda a área amostral foram 807699 células/linhas) e as colunas representam as informações contidas em cada célula. Este novo arquivo, TI, foi usado para realizar as análises estatísticas exploratórias.

### **Cálculo da abundância de células ocupadas por *Brachiaria* spp. em cada classe de distância da estrada**

No *software* R procedemos da seguinte maneira:

- Nomeamos de ‘brach’ o arquivo MEED (descrito acima) com a informação de presença/ausência de *Brachiaria* spp. para cada célula espacialmente explícita;
- Nomeamos de ‘est’ o arquivo MEEDist (descrito acima), que apresenta em cada célula seu respectivo valor de classe de distância em relação à estrada (ver detalhes das classes de distância em 3.3.1. *Estradas*).

Desta forma temos duas matrizes, uma com a informação da distribuição da gramínea e outra com a informação da classe de distância perpendicular à estrada. Então associamos estas duas informações:

- `class1<-which(brach==1 & est==1,arr.ind = TRUE) # seleciona todas as células ocupadas pela gramínea na primeira classe de distância (de 0m a 3m);`
- `abund.class1<-nrow(class1) # dá a quantidade de células selecionadas pelo comando anterior;`
- `tabela[1,2]<-abund.class1 # aloca o valor obtido pelo comando anterior em uma tabela previamente feita, com 30 linhas, referentes à cada classe de distância, e duas colunas, sendo a coluna 1 o número da classe e a coluna 2 a abundância de células ocupadas pela Brachiaria spp. na respectiva classe;`
- `class2<-which(brach==1 & est==2,arr.ind = TRUE) # seleciona todas as células ocupadas pela gramínea na segunda classe de distância (de 3,1m a 6m);`
- `abund.class2<-nrow(class2);`
- `tabela[2,2]<-abund.class2;`
- .... e assim por diante até a classe de número 30.

	A	B	C	D	E	F
1	Célula X	Y	2002	2012	Zoneamento	
43794	43794	663	193	0	0	0
43795	43795	664	193	0	0	0
43796	43796	665	193	0	0	0
43797	43797	666	193	0	0	0
43798	43798	667	193	0	0	0
43799	43799	668	193	0	0	0
43800	43800	669	193	0	0	0
43801	43801	670	193	0	0	0
43802	43802	671	193	0	0	0
43803	43803	672	193	0	1	0
43804	43804	673	193	1	1	0
43805	43805	674	193	1	1	0
43806	43806	675	193	0	0	0
43807	43807	676	193	0	0	0
43808	43808	677	193	1	0	1
43809	43809	678	193	1	0	1
43810	43810	679	193	1	0	1
43811	43811	680	193	1	1	0
43812	43812	681	193	1	1	0
43813	43813	682	193	0	1	0
43814	43814	683	193	0	1	0
43815	43815	684	193	0	1	0
43816	43816	685	193	0	1	0
43817	43817	686	193	1	1	0

Figura 4A: Imagem de trecho da Tabela de Informação (TI). Linhas representam cada célula da Matriz Espacialmente Explícita de Distribuição (MEED). Valores nas colunas X e Y são as coordenadas de cada célula em MEED. Valores nas colunas 2002 e 2012 representam informações do local real em 2002 e 2012, respectivamente, sendo: 0 – ausência de *Brachiaria spp.*; 1 – presença de *Brachiaria spp.*; Valores na coluna **Zoneamento** representam informações do local real: 0 – zoneamento de uso restrito; 1 – zoneamento de uso intensivo.



## APÊNDICE B

### Algoritmo das funções de expansão para cada Cenário

*Cenário 1: Dispersão local em diferentes fitofisionomias e classes de zoneamento*

```
exp.cen1<-function(dtt,prob,ger,a,d){
```

```
#dtt: matriz de distribuição espacialmente explícita da gramínea (células ocupadas = 1; células não ocupadas = 0)
```

```
#prob: matriz espacialmente explícita com os valores de probabilidade de ocupação (adequabilidade ambiental) para cada célula (valores variam de 0,1% a 99%)
```

```
#ger: número de gerações (iterações) para o qual a função irá simular
```

```
#a: é a constante espécie específica, que dá o formato da curva de dispersão
```

```
#d: é a distância, em número de células, a partir da planta mãe, uma célula ocupada
```

```
dt<-as.matrix(dtt)
```

```
fimdt<-array(0,dim=c(nrow(dt),ncol(dt),ger)) # Cria uma array com 'ger' matrizes, na qual serão alocadas cada geração simulada
```

```
fimdt[,,1]<-dt # A matriz inicial de distribuição ocupa a primeira matriz da array 'fimdt'
```

```
mprob<-as.matrix(prob)
```

```
ep<-expand.grid(1:nrow(dt),1:ncol(dt)) # Cria uma matriz de 2 colunas e (nrow(dt)*ncol(dt)) linhas, onde cada linha representa uma célula da matriz 'dt', dando suas coordenadas. Exemplo: célula 1 = linha 1 e coluna 1; célula 2 = linha 2 e coluna 1...). Será usado adiante para encontrar os vizinhos de uma célula ocupada.
```

pa<-c(1,0) # Cria vetor com dois elementos, 1 (um) e 0 (zero). Será usado adiante no sorteio da ocupação

for(i in 2:ger){ # Repete para o número de gerações simuladas ('ger').

  anterior<-i-1 # seleciona a geração anterior. As etapas do algoritmo de expansão são realizadas partir da geração anterior. Exemplo: para a segunda geração realiza as operações sobre a geração 1 (um); para a terceira geração realiza as operações sobre a geração 2 (dois);...

  dtbt<-as.matrix(fimdt[,anterior]) # transforma os dados da geração anterior em matriz numérica para poder realizar as operação do algoritmo.

  gt<-which(dtbt==1,arr.ind = TRUE) # Seleciona na matriz da geração anterior as células ocupadas pela gramínea ('1')

  pbtpt<-*dpmchx*(gt,dtbt,d,ep,a) # Função que calcula a probabilidade de dispersão de cada célula ocupada, gerando uma array com 'gt' matrizes, onde cada matriz representa a dispersão de cada uma das células ocupadas. Se forem dez células ocupadas (gt = 10), serão dez matrizes de probabilidade de dispersão na array 'pbtpt'

  pdt<-*comb*(pbtpt,ep,gt) # Função que combina as probabilidades de dispersão das células ocupadas dadas na array 'pbtpt', gera uma única matriz com a dispersão resultante

  dste<-*sor*(pdt,pa,ep) # Função que sorteia, a partir da matriz de dispersão resultante, se as sementes chegam ou não a uma determinada célula não ocupada anteriormente

  ocup<-*sorest*(dtbt,dste,mprob) # Função que sorteia, a partir da matriz de dispersão de sementes 'dste', se ocorre ou não a germinação e o estabelecimento das sementes

  ocupfim<-ocup+dtbt # Soma as novas células ocupadas, ou seja, a expansão em si, com as células que já estavam ocupadas. O modelo assume que não há mortalidade.

  fimdt[,i]<-ocupfim # Guarda a matriz final da geração i na posição i da array 'fimdt'

} # Fecha for i

```

write.table(fimdt[,ger], file = "cenario1.csv", sep = ",", col.names = NA) # Exporta matriz
que representa a última geração da simulação para um arquivo que pode ser aberto no Excel

return(fimdt[,ger])

} #Fecha função de expansão

```

### *Cenário 2: Ocupação restrita às Estradas*

É utilizada a mesma função do Cenário 1. O que muda é a matriz espacialmente explícita com os valores de probabilidade de ocupação (*prob*). Nas células que correspondem às margens das estradas são atribuídos diferentes valores de probabilidade de ocupação. Para tanto utilizamos os mapas contendo o traçado das estradas confeccionados no ArcGIS, os importamos para o *software* R e trocamos os valores que representam o traçado da estrada pelos valores de probabilidade desejados.

### *Cenário 3: Influência dos vizinhos ocupados*

Basicamente é a mesma função dos Cenários 1 e 2, porém adicionamos 1 (uma) função auxiliar a mais, que considera a quantidade de vizinhos já ocupados para determinar a probabilidade de ocupação final de uma célula não ocupada.

```

exp.cen3<-function(dtt,prob,ger,a,d,probviz1,probviz2){

# probviz1: valor de probabilidade a ser somado à ‘prob’ caso a célula não ocupada tenha
quatro ou menos vizinhos ocupados

# probviz2: valor de probabilidade a ser somado à ‘prob’ caso a célula não ocupada tenha
cinco ou mais vizinhos ocupados

# mesma rotina dos Cenário 1 e 2

dt<-as.matrix(dtt) ##soma ptos e manchas

fimdt<-array(0,dim=c(nrow(dt),ncol(dt),ger))

```

```

fimdt[,1]<-dt

mprob<-as.matrix(prob)

ep<-expand.grid(1:nrow(dt),1:ncol(dt))
pa<-c(1,0)

for(i in 2:ger){
  anterior<-i-1
  dtbt<-as.matrix(fimdt[,anterior])
  gt<-which(dtbt ==1,arr.ind = TRUE)
  pbtpt<-dpmch(gt,dtbt,d,ep,a)
  pdt<-comb(pbtpt,ep,gt)
  dste<-sor(pdt,pa,ep)

  # Etapa adicionada para o Cenário 3
  viz.prob<-propor(pbtpt,a,probviz1,probviz2) # Função que calcula a quantidade de
  vizinhos ocupados ao redor de uma célula não ocupada e gera uma matriz com os valores de
  probabilidade de ocupação a serem somados à matriz de probabilidade de ocupação inicial
  ('prob')
  pest<-viz.prob+mprob # Soma as probabilidades dadas pelos vizinhos ocupados com a
  probabilidade de ocupação inicial
  pest<-as.matrix(pest)
  pest<-ifelse(pest[,,]>=1,0.99,pest[,,]) # Se a soma das probabilidades for maior que 100%,
  transforma em 99%

  # mesma rotina dos Cenário 1 e 2
  ocup<-sorest(dtbt,dste,pest)
  ocupfim<-ocup+dtbt
  fimdt[,i]<-ocupfim

```

```

}
write.table(fimdt[,ger], file = "cenario3.csv", sep = ",", col.names = NA)
return(fimdt[,ger])
}#Fecha função de expansão

```

#### *Cenário 4: Dispersão a longas distâncias*

Basicamente é a mesma função do Cenário 3, porém adicionamos 1 (uma) função auxiliar a mais que simula a dispersão a longas distâncias.

```

exp.cen4 <-function(dtt,prob,ger,a,d,estrada,cels,probviz1,probviz2){
# estrada: uma matriz espacialmente explícita cujo traçado da estrada é representado pelo
número '3'

#cels: número natural inteiro que representa a quantidade de células que irão receber sementes
a cada iteração. Estas células estão no traçado da estrada.

# mesma rotina dos Cenário 1, 2 e 3
dt<-as.matrix(dtt)

fimdt<-array(0,dim=c(nrow(dt),ncol(dt),ger))

fimdt[,1]<-dt

mprob<-as.matrix(prob)

ep<-expand.grid(1:nrow(dt),1:ncol(dt))

pa<-c(1,0)

for(i in 2:ger){

  anterior<-i-1

  dtbt<-as.matrix(fimdt[,anterior])

  gt<-which(dtbt ==1,arr.ind = TRUE)

  pbtpt<-dpmchx(gt,dtbt,d,ep,a)

```

```

pdt<-comb(pbtpt,ep,gt)

dste<-sor(pdt,pa,ep)

# Etapa adicionada para o Cenário 4:

extra<-disp.longx(estrada,cels) # Função que simula a chegada de sementes trazidas por
veículos automotores e depositadas ao longo da estrada, a dispersão a longas distâncias

dstefim<-dste+extra # Soma as sementes da dispersão local com as sementes da dispersão a
longas distância, gerando uma matriz resultante de sementes dispersas

dstefim<-as.matrix(dstefim)

dstefim<-ifelse(dstefim[,]>=1,1,dstefim[,])

# mesma rotina dos Cenário 1, 2 e 3

viz.prob<-propor(pbtpt,a,probviz1,probviz2)

pest<-viz.prob+mprob

pest<-as.matrix(pest)

pest<-ifelse(pest[,]>=1,0.99,pest[,])

ocup<-sorest(dtbt,dstefim,pest)

ocupfim<-ocup+dtbt

fimdt[,i]<-ocupfim

}

write.table(fimdt[,ger], file = "cenario4.csv", sep = ",", col.names = NA)

return(fimdt[,ger])

} #Fecha função de expansão

```

### ***Funções auxiliares***

- ***dpmchx***: Função que calcula a probabilidade de dispersão pra cada célula ocupada

```

dpmchx<-function(gt, dtbt,d,ep,a){

pbtpt<-array(0,dim=c(nrow(dtbt),ncol(dtbt),nrow(gt))) # Cria uma array na qual cada matriz
irá representar a probabilidade de dispersão de cada célula ocupada (se 10 células ocupadas,
10 matrizes na array)

ps<-numeric(d) # Criar um vetor temporário para alocar os valores de probabilidade de
dispersão gerados no 'for b'

for(b in 1:d){ # Para calcular a probabilidade de dispersão em função da distância d

    ps[b]<-exp(-(a*b)) # Função exponencial negativa que dará a probabilidade de
dispersão em função da distância d (Equação 1)

} # Fecha for b

for(k in 1: nrow(gt)){ # Analisa cada célula ocupada e aloca os valores de probabilidade de
dispersão nos vizinhos adequados

    x<- gt [k,1]

    y<- gt [k,2] # x,y é a coordenada da célula ocupada analisada, a célula focal

    for(p in 1:d){ # Para fazer a matriz de probabilidade de dispersão para a célula focal

        s<-which(ep[,1]>(x-(p+0.1)) & ep[,1]<(x+(p+0.1)) & ep[,2]>(y-(p+0.1)) &
ep[,2]<(y+(p+0.1))) # Encontra os vizinhos da célula focal (d=1, vizinhos primários, d=2,
vizinhos primários e vizinhos secundários...). Cria um vetor cujos valores representam a
posição da célula de acordo com a matriz 'ep'

        if(p!=1){ # Quando p for maior que 1

            sn<-which(ep[,1]>(x-((p-1)+0.1)) & ep[,1]<(x+((p-1)+0.1)) & ep[,2]>(y-((p-1)+0.1))
& ep[,2]<(y+((p-1)+0.1))) # Encontra os vizinhos da célula focal (p=2, encontra vizinhos
primários; p=3, encontra os vizinhos primários e vizinhos secundários...). Cria um vetor cujos
valores representam a posição da célula de acordo com a matriz 'ep'

```

`s<-setdiff(s, sn) # Retira os valores que estão no vetor 's', mas não no vetor 'sn', de forma que quando  $d=2$ , 's' será somente os vizinhos secundários, quando  $d=3$ , 's' será somente os vizinhos terciários....`

`} # Fecha if`

`for (n in 1:length(s)){ # Para alocar na array 'pbtpt' os valores de probabilidade de dispersão dos vizinhos encontrados no vetor 's'`

`v<-ep[s[n],] # "Olha" no vetor 's', posição n, qual o número indicado. Este número indica a posição da célula de acordo com a matriz 'ep'.`

`pbtpt[v[1,1],v[1,2],k]<-ps[p] # De acordo com a posição encontrada em 'ep', aloca o valor correto de probabilidade de dispersão no vizinho adequado, na matriz correspondente a célula ocupada que gerou esta dispersão`

`} # Fecha 'for n'`

`} # Fecha 'for p'. Agora temos uma matriz com as probabilidades de dispersão para uma célula ocupada`

`} # Fecha 'for k'. k é o número de células ocupadas`

`return(pbtpt) # Retorna a array com os valores de probabilidade de dispersão`

`} # Fecha função dpmchx`

- **comb:** Função que combina as probabilidades de dispersão das células ocupadas dadas na array '*pbtpt*'

`comb<-function(pbtpt,ep, gt){`

`pdt <-matrix(0,nrow(pbtpt),ncol(pbtpt)) # Cria uma matriz onde será alocado o valor de probabilidades de dispersão resultante de cada célula`

`for(k in 1:nrow(ep)){ # Analisa cada célula da matriz`

```

x<-ep[k,1]

y<-ep[k,2] # x e y são as coordenadas da célula analisada

vet<-c(pbtpt [x,y,]) # Cria um vetor com todos os valores que estão na coordenada x,y de
todas as matrizes da array 'pbtpt'

temp<-sort(vet) # Ordena os valores do vetor 'vet' do menor para o maior

pdt [x,y]<-temp[nrow(gt)] # Retira o último valor do vetor 'temp', ou seja, o maior valor de
probabilidade de dispersão gerado para aquela determinada célula e o aloca no local correto
na matriz final 'pdt'

} # Fecha for k

return(pdt)

} # Fecha função comb

```

- **sor**: Função que sorteia, a partir da matriz de dispersão resultante, se as sementes chegam ou não a uma determinada célula não ocupada anteriormente

```

sor<-function(pdt,pa,ep){

dste<-matrix(0,nrow(pdt),ncol(pdt)) # Cria a matriz na qual serão guardados os resultados do
sorteio de chegar ou não sementes

for(m in 1:nrow(ep)){ # Analisa todas as células da matriz para realizar o sorteio se chega (1)
ou não chega (0) sementes

z<-ep[m,1]

w<-ep[m,2] # z e w são as coordenadas da célula analisada

if(pdt[z,w]!=0){ # Se a célula analisada possui probabilidade de dispersão não nula, ocorre
o sorteio

ump<-pdt[z,w] # "Olha" na matriz de probabilidade de dispersão resultante, qual é o valor
da probabilidade na célula analisada de chegar sementes, ou seja, de ser '1'

```

```

zp<-1-ump # Probabilidade de não chegar sementes, ou seja, de ser '0'

dste [z,w]<-sample(pa,1,prob=(c(ump,zp))) # Sorteio dos elementos do vetor 'pa' (1 e 0),
sendo a que a probabilidade de ser '1' é 'ump' e de ser '0' é 'zp'. E alocação do resultado do
sorteio no local correto da matriz 'dste'

} # Fecha if

} # Fecha for m

return(dste)

} # Fecha função sor

```

- **sorest:** Função que sorteia, a partir da matriz de dispersão de sementes 'dste', se ocorre ou não a germinação e o estabelecimento das sementes

```

sorest<-function(dtbt,dste,pest){

smte<-which(dste==1,arr.ind = TRUE) # Seleciona as células ocupadas por sementes, ou seja,
células em que chegaram as sementes

pa<-c(1,0) # Vetor com dois elementos, 1 (um) e 0 (zero).

ocup<-matrix(0,nrow(dste),ncol(dste)) # Cria matriz para alocar o resultado do sorteio da
germinação e conseqüente estabelecimento das sementes

for (q in 1:nrow(smte)){ # Analisa todas as células nas quais as sementes chegaram

r<-smte[q,1]

s<-smte[q,2] # r e s são as coordenadas da célula analisada

if(dtbt [r,s]==0){ # Se a célula analisada não está já ocupada por um indivíduo adulto, o
sorteio é então realizado

up<- mprob [r,s] # "Olha" na matriz de probabilidade de ocupação inicial 'prob', qual a
probabilidade da semente de se estabelecer na célula analisada

```

```
up<-ifelse(up>=1,0.999,up) # Caso o valor de probabilidade for maior que '100%',  
transforma em '99%'
```

```
z<-1-up # Probabilidade da semente não de estabelecer na célula analisada
```

```
ocup [r,s]<-sample(pa,1,prob=(c(up,z)))# ))) # Sorteio dos elementos do vetor 'pa' (1 e 0),  
sendo a que a probabilidade de ser '1' é 'up' e de ser '0' é 'z'. E alocação do resultado do  
sorteio no local correto da matriz 'ocup'
```

```
} # Fecha if
```

```
} # Fecha for q
```

```
return(ocup) # Retorna a matriz que representa as células onde as sementes dispersadas se  
estabeleceram, ou seja, aquilo que expandiu
```

```
} # Fecha função sorest
```

- **propor**: Função que calcula a quantidade de vizinhos ocupados ao redor de uma célula não ocupada

```
viz.prob<-propor(pbtpt,a,probviz1,probviz2
```

```
propor<-function(pbtpt,a,probviz1,probviz2){
```

```
ps<-exp(-(a)) # É o valor da probabilidade de dispersão para os vizinhos primários
```

```
pviz<-ifelse(pbtpt [,,]==ps,1,0) # Seleciona na array de probabilidade de dispersão 'pbtpt' as  
células com valor igual a 'ps', os transforma em '1' e todo o restante em '0'
```

```
pvs<-apply(pviz,1:2,sum) # Sobre põe todas as matrizes da nova array 'pviz' e soma as células  
sobrepostas, gerando uma matriz resultante cujos valores de cada célula representam a  
quantidade de vizinhos daquela célula que estão ocupados
```

```
po1<-ifelse(pvs[,]>=1,probviz1,pvs[,]) # Se o valor da célula de 'pvs' for igual ou maior que  
'1', transforma no valor de 'probviz1' desejado
```

```

po2<-ifelse(pvs[,]>=5,probviz2,po1[,]) # Se o valor da célula de 'pvs' for igual ou maior que
'5', transforma no valor de 'probviz2' desejado, senão mantém o valor de 'probviz1'

return(po2) # Retorna uma matriz com os valores de probabilidade a serem somados à matriz
de probabilidade inicial 'prob'

} # Fecha função propor

```

- ***disp.longx***: Função que simula a dispersão a longas distâncias

```

disp.longx<-function(estrada,cels){

estx<-which(estrada==3,arr.ind = TRUE) # Seleciona as células que representam o traçado da
estrada

disp.carx<-sample(1:nrow(estx),cels,T) # Sorteia de 'estx', ou seja, das células que
representam o traçado da estrada, o valor 'cels' de células que serão ocupadas por sementes

extra<-matrix(0,nrow(estrada),ncol(estrada)) # Matriz espacialmente explícita indicando as
células onde as sementes da dispersão a longa distância chegaram

for(d in 1:length(disp.carx)){ # Para todas as células sorteadas em 'disp.carx'

h<-estx[disp.carx[d],1]

c<-estx[disp.carx[d],2] # h e c são as coordenadas da célula sorteada

extra[h,c]<-1 # Aloca na matriz 'extra' o valor '1', representando assim a chegada de
sementes

} # Fecha for d

return(extra) # Retorna a matriz espacialmente explícita indicando as células onde as
sementes da dispersão a longa distância chegaram

} # Fecha função disp.longx

```

## APÊNDICE C

### **Tabelas comparando a distribuição observada com as distribuições simuladas pelos diferentes cenários e submodelos**

As tabelas a seguir apresentam a comparação entre os submodelos dos diferentes cenários e o observado em 2012, com os valores de:

- *Abundância* - dado pelo número total de células ocupadas na amostra real ou simulada;
- *Qui-quadrado* e *Valor de p* - referente ao teste de aderência feito entre os modelos e o observado para comparar a frequência de células ocupadas nas diferentes classes de distância de estrada;
- *ANN* - índice de distribuição espacial.

Valores em negrito indicam os modelos com maior ajuste ao observado em 2012 e em itálico quando a frequência de células ocupadas nas classes de distância é estatisticamente semelhante à observada em 2012 ( $p > 0,05$ ).

Tabela 1C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 1 no Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 1%, 5%, 10%, 20% e 30%, e distância de dispersão de 3m, 6m e 9m.

		Submodelos do Cenário 1 – Amostra 1														
		Distância de dispersão = 3m					Distância de dispersão = 6m					Distância de dispersão = 9m				
	2012	1%	5%	10%	20%	30%	1%	5%	10%	20%	30%	1%	5%	10%	20%	30%
Abundância	382	173	215	308	501	785	175	291	<b>440</b>	803	1324	168	297	466	1047	1603
Qui-quadrado	-	66,175	36,343	19,501	31,515	61,672	58,663	<b>17,714</b>	29,702	129,159	230,30	63,611	26,949	66,808	187,765	274,164
Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,003	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
ANN	0,6738	0,9051	0,8466	0,7909	0,7706	0,8653	0,7148	<b>0,6785</b>	0,7036	0,7898	0,8945	0,8559	0,5511	0,7143	0,8794	0,9236

Tabela 2C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 16 no Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 1%, 5%, 10%, 20% e 30%, e distância de dispersão de 3m, 6m e 9m.

		Submodelos do Cenário 1 – Amostra 16														
		Distância de dispersão = 3m					Distância de dispersão = 6m					Distância de dispersão = 9m				
	2012	1%	5%	10%	20%	30%	1%	5%	10%	20%	30%	1%	5%	10%	20%	30%
Abundância	189	77	117	162	398	627	85	171	316	748	10233	84	<b>181</b>	383	920	1358
Qui-quadrado	-	3,721	11,648	3,798	22,451	29,933	4,715	<b>2,871</b>	22,148	63,16	67,664	6,047	41,076	80,369	91,875	6,047
Valor de p	-	<b>0,59</b>	0,03	<b>0,578</b>	<0,001	<0,001	<b>0,451</b>	<b>0,824</b>	<0,001	<0,001	<0,001	<b>0,238</b>	<b>0,41</b>	<0,001	<0,001	<0,001
ANN	0,5690	0,5357	0,4975	0,4031	0,5380	0,6464	0,4643	0,4790	0,5315	0,7335	0,6798	0,4505	0,4736	<b>0,5736</b>	0,7977	0,6999

Tabela 3C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 1 no Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 8% nas células de estrada e 3% ou 5% nas células de vegetação, margem da estrada com 3m, 6m e 9m de largura, e distância de dispersão de 3m e 6m

		Submodelos do Cenário 2 – Amostra 1											
		$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 3%						$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%					
		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m	
	2012	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m		
Abundância	382	195	250	256	276	239	288	230	286	252	287	253	<b>334</b>
Qui-quadrado	-	68,619	41,373	44,867	37,241	43,238	33,374	46,577	25,977	28,095	23,87	31,704	<b>12,304</b>
Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<b>0,05</b>
ANN	0,6738	0,7236	0,7492	0,7674	0,6636	0,7171	0,7307	0,7164	0,6775	<b>0,6577</b>	0,6276	0,7504	<b>0,6731</b>

Tabela 4C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 1 no Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 10% nas células de estrada e 3% ou 5% nas células de vegetação, margem da estrada com 3m, 6m e 9m de largura, e distância de dispersão ( $d$ ) de 3m e 6m

		Submodelos do Cenário 2 – Amostra 1											
		$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 3%						$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%					
		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m	
	2012	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m		
Abundância	382	208	234	265	288	299	326	236	281	274	361	260	<b>386</b>
Qui-quadrado	-	68,4301	63,048	39,989	20,313	29,615	40,311	50,72	33,807	34,9416	<b>8,834</b>	35,655	20,555
Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<b>0,183</b>	<0,001	<0,001
ANN	0,6738	0,8351	0,6592	0,7442	0,6921	0,7492	0,7298	<b>0,6604</b>	0,6588	0,7529	0,7217	0,7489	0,7295

Tabela 5C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 16 no Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 8% nas células de estrada e 3% ou 5% nas células de vegetação, margem da estrada com 3m, 6m e 9m de largura, e distância de dispersão de 3m e 6m

		Submodelos do Cenário 2 – Amostra 16											
		$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 3%						$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%					
		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m	
	2012	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m
Abundância	189	126	125	136	147	156	225	120	<b>191</b>	151	180	137	206
Qui-quadrado	-	9,599	7,042	7,023	3,384	7,784	6,826	4,992	11,274	2,713	6,053	<b>1,168</b>	9,593
Valor de p	-	0,047	<b>0,217</b>	<b>0,218</b>	<b>0,64</b>	<b>0,168</b>	<b>0,337</b>	<b>0,28</b>	<b>0,08</b>	<b>0,6</b>	<b>0,41</b>	<b>0,88</b>	<b>0,08</b>
ANN	0,5690	0,3784	0,4871	0,3818	0,4703	0,4019	0,4819	0,3949	0,4797	0,4183	0,4844	0,3551	<b>0,4881</b>

Tabela 6C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 16 no Cenário 2, *Maior Estabelecimento às margens das Estradas*. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 10% nas células de estrada e 3% ou 5% nas células de vegetação, margem da estrada com 3m, 6m e 9m de largura, e distância de dispersão de 3m e 6m.

		Submodelos do Cenário 2 – Amostra 16											
		$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 3%						$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%					
		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m	
	2012	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m
Abundância	189	142	146	140	203	179	254	139	210	157	209	<b>181</b>	237
Qui-quadrado	-	15,168	5,814	6,536	<b>1,527</b>	8,824	2,444	3,557	7,975	1,629	3,704	4,921	1,682
Valor de p	-	0,004	<b>0,32</b>	<b>0,25</b>	<b>0,909</b>	<b>0,11</b>	<b>0,78</b>	<b>0,469</b>	<b>0,239</b>	<b>0,897</b>	<b>0,716</b>	<b>0,425</b>	<b>0,891</b>
ANN	0,5690	0,3812	0,4253	0,3918	0,4972	0,4341	<b>0,5148</b>	0,3815	0,4683	0,4163	0,4847	0,4149	0,4966

Tabela 7C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 1 no Cenário 3, *Influência dos vizinhos ocupados*. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 8% nas células de estrada e 3% ou 5% nas células de vegetação, vizinhos contribuindo com 0% e 1%, 0% e 10%, 1% e 10%, 3% e 6%, 6% e 10%, para células com até quatro vizinhos e acima de 5 vizinhos ocupados, respectivamente.

		Submodelos do Cenário 3 – Amostra 1									
		$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 3%					$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%				
	2012	0% e 1%	0% e 10%	1% e 10%	3% e 6%	6% e 10%	0% e 1%	0% e 10%	1% e 10%	3% e 6%	6% e 10%
Abundância	382	276	251	258	275	342	294	310	311	<b>346</b>	321
Qui-quadrado	-	23,237	35,542	34,596	32,777	15,800	17,137	<b>12,524</b>	14,775	25,958	13,401
Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,007	0,004	0,02	0,01	<0,001	0,03
ANN	0,6738	<b>0,6652</b>	0,7098	0,7933	0,7451	0,7505	0,6263	0,6447	<b>0,6638</b>	0,6515	0,6084

Tabela 8C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 1 no Cenário 3, *Influência dos vizinhos ocupados*. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 10% nas células de estrada e 3% ou 5% nas células de vegetação, vizinhos contribuindo com 0% e 1%, 0% e 10%, 1% e 10%, 3% e 6%, 6% e 10%, para células com até quatro vizinhos e acima de 5 vizinhos ocupados, respectivamente.

		Submodelos do Cenário 3 – Amostra 1									
		$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 3%					$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%				
	2012	0% e 1%	0% e 10%	1% e 10%	3% e 6%	6% e 10%	0% e 1%	0% e 10%	1% e 10%	3% e 6%	6% e 10%
Abundância	382	313	309	291	332	372	331	339	391	<b>379</b>	405
Qui-quadrado	-	17,526	13,938	34,292	27,785	11,219	<b>7,418</b>	14,37	16,403	12,228	13,742
Valor de p	-	0,001	0,016	<0,001	<0,001	0,04	<b>0,191</b>	0,013	0,011	<b>0,057</b>	0,032
ANN	0,6738	0,7046	<b>0,6718</b>	0,7016	0,7389	0,7269	<b>0,6652</b>	0,6359	0,6991	0,7108	0,7191

Tabela 9C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 16 no Cenário 3, *Influência dos vizinhos ocupados*. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 8% nas células de estrada e 3% ou 5% nas células de vegetação, vizinhos contribuindo com 0% e 1%, 0% e 10%, 1% e 10%, 3% e 6%, 6% e 10%, para células com até quatro vizinhos e acima de 5 vizinhos ocupados, respectivamente.

		Submodelos do Cenário 3 – Amostra 16									
		$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 3%					$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%				
	2012	0% e 1%	0% e 10%	1% e 10%	3% e 6%	6% e 10%	0% e 1%	0% e 10%	1% e 10%	3% e 6%	6% e 10%
Abundância	189	154	175	188	227	203	<b>196</b>	199	205	226	239
Qui-quadrado	-	10,418	<b>2,557</b>	4,064	5,366	3,253	2,863	2,789	4,927	5,687	3,075
Valor de p	-	<b>0,064</b>	<b>0,767</b>	<b>0,54</b>	<b>0,372</b>	<b>0,661</b>	<b>0,72</b>	<b>0,834</b>	<b>0,424</b>	<b>0,459</b>	<b>0,799</b>
ANN	0,5690	0,4638	0,4451	0,4509	0,4903	0,4694	<b>0,5191</b>	0,4912	0,4602	0,4685	0,4657

Tabela 10C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 16 no Cenário 3, *Influência dos vizinhos ocupados*. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 10% nas células de estrada e 3% ou 5% nas células de vegetação, vizinhos contribuindo com 0% e 1%, 0% e 10%, 1% e 10%, 3% e 6%, 6% e 10%, para células com até quatro vizinhos e acima de 5 vizinhos ocupados, respectivamente.

		Submodelos do Cenário 3 – Amostra 16									
		$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 3%					$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%				
	2012	0% e 1%	0% e 10%	1% e 10%	3% e 6%	6% e 10%	0% e 1%	0% e 10%	1% e 10%	3% e 6%	6% e 10%
Abundância	189	194	196	<b>193</b>	178	207	204	210	228	261	254
Qui-quadrado	-	5,075	3,898	3,084	8,486	<b>1,389</b>	2,605	2,332	3,797	3,427	4,967
Valor de p	-	<b>0,279</b>	<b>0,564</b>	<b>0,686</b>	<b>0,131</b>	<b>0,966</b>	<b>0,76</b>	<b>0,801</b>	<b>0,704</b>	<b>0,753</b>	<b>0,548</b>
ANN	0,5690	0,4978	0,4717	0,4702	0,4751	0,4896	0,4886	0,5194	0,4609	0,5131	<b>0,5314</b>

Tabela 11C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 1 no Cenário 4, Dispersão a longas distâncias. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 8% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, ou 5% em todas as células, com 5%, 10% ou 15% das células de estrada recebendo sementes dispersadas a longas distâncias.

		Submodelos do Cenário 4 – Amostra 1					
		$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%			$P_{ocup}$ estrada = 5%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%		
	2012	5%	10%	15%	5%	10%	15%
Abundância	382	341	360	<b>383</b>	296	283	339
Qui-quadrado	-	<b>11,298</b>	14,488	31,538	30,736	20,869	31,896
Valor de p	-	0,045	0,012	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
ANN	0,6738	0,7268	0,7206	0,6068	<b>0,6771</b>	0,7215	0,6905

Tabela 12C: Resultados das simulações do Grupo A. Amostra 16 no Cenário 4, Dispersão a longas distâncias. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 8% nas células de estrada e 5% nas células de vegetação, ou 5% em todas as células, com 5%, 10% ou 15% das células de estrada recebendo sementes dispersadas a longas distâncias.

		Submodelos do Cenário 4 – Amostra 16					
		$P_{ocup}$ estrada = 8%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%			$P_{ocup}$ estrada = 5%; $P_{ocup}$ vegetação = 5%		
	2012	5%	10%	15%	5%	10%	15%
Abundância	189	195	269	301	156	<b>189</b>	243
Qui-quadrado	-	3,851	4,078	13,081	7,424	<b>2,531</b>	20,73
Valor de p	-	<b>0,696</b>	<b>0,666</b>	0,04	<b>0,426</b>	<b>0,426</b>	0,002
ANN	0,5690	<b>0,5721</b>	0,5878	0,5939	0,4852	0,5461	0,5963

Tabela 13C: Resultados das simulações do Grupo B, Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento, Amostra 2. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 1%, 5%, 10%, 20% e 30%, distância de dispersão de 3m, 6m e 9m, sem e com influência da declividade.

		Submodelos do Cenário 1 – Amostra 2																
		Distância de dispersão = 3m						Distância de dispersão = 6m					Distância de dispersão = 9m					
		2012	1%	5%	10%	20%	30%	1%	5%	10%	20%	30%	1%	5%	10%	20%	30%	
SEM Declividade	Abundância	792	120	191	322	576	<b>826</b>	126	247	437	1118	1801	127	287	569	1354	2332	
	Qui-quadrado	-	42,898	49,69	60,807	48,50	69,154	42,619	29,65	36,237	64,843	145,99	34,92	<b>21,979</b>	44,856	117,03	224,743	
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,002	<0,001	<0,001	<0,001
COM Declividade	Abundância	792	116	179	277	489	674	119	209	350	<b>793</b>	1226	122	237	440	932	1503	
	Qui-quadrado	-	42,55	50,99	73,98	44,58	57,57	44,73	34,08	24,79	<b>45,17</b>	115,55	35,98	<b>17,98</b>	36,86	91,47	176,46	
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<b>0,012</b>	<0,001	<0,001	<0,001
	ANN	0,6395	0,601	0,506	0,523	<b>0,651</b>	0,762	0,572	0,525	<b>0,619</b>	<b>0,718</b>	0,9236	0,565	0,568	0,678	0,855	0,955	

Tabela 14C: Resultados das simulações do Grupo B, Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento, Amostra 4. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 1%, 5%, 10%, 20% e 30%, distância de dispersão de 3m, 6m e 9m, sem e com influência da declividade.

		Submodelos do Cenário 1 – Amostra 4																
		Distância de dispersão = 3m						Distância de dispersão = 6m					Distância de dispersão = 9m					
		2012	1%	5%	10%	20%	30%	1%	5%	10%	20%	30%	1%	5%	10%	20%	30%	
SEM Declividade	Abundância	831	111	159	256	459	664	115	208	320	<b>862</b>	1347	124	234	414	1131	1800	
	Qui-quadrado	-	<b>24,659</b>	40,724	50,561	73,271	95,323	27,995	48,654	57,215	72,032	171,43	28,156	39,385	58,268	61,831	83,345	
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
COM Declividade	Abundância	831	107	150	232	407	319	112	186	279	635	394	118	203	346	<b>826</b>	1314	
	Qui-quadrado	-	<b>24,577</b>	41,033	47,001	66,873	106,11	28,538	44,98	53,026	42,305	135,944	28,199	30,427	51,926	49,326	61,099	
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
	ANN	0,7062	0,6199	0,5656	0,5724	0,6727	0,7369	0,6078	0,5822	0,6050	0,7484	0,9587	0,5859	0,5130	<b>0,7161</b>	0,8093	0,9158	

Tabela 15C: Resultados das simulações do Grupo B, Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas, Amostra 2. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação ou a 30% nas células de estrada e 20% nas células de vegetação; margem da estrada com 3m, 6m e 9m de largura, e distância de dispersão de 3m e 6m, sem e com influência da declividade.

			Submodelos do Cenário 2 – Amostra 2											
			$P_{ocup}$ estrada = 20%; $P_{ocup}$ vegetação = 10%						$P_{ocup}$ estrada = 30%; $P_{ocup}$ vegetação = 20%					
			Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m	
			d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m
	2012													
SEM Declividade	Abundância	792	369	501	429	630	477	<b>742</b>	603	1116	668	1191	725	1146
	Qui- quadrado	-	94,625	54,266	77,613	54,155	87,739	69,284	55,673	74,708	56,091	<b>51,601</b>	82,192	82,339
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
COM Declividade	Abundância	792	328	397	366	471	407	523	485	<b>801</b>	542	<b>803</b>	592	763
	Qui- quadrado	-	104,42	78,015	76,227	65,138	72,86	53,173	66,12	71,224	50,755	<b>31,042</b>	67,096	60,481
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<b>0,005</b>	<0,001	<0,001
	ANN	0,6395	0,6003	0,6842	<b>0,6560</b>	0,6921	0,6879	0,7394	0,6730	0,8478	0,7416	<b>0,7829</b>	0,7952	0,8385

Tabela 16C: Resultados das simulações do Grupo B, Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas, Amostra 4. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação ou a 30% nas células de estrada e 20% nas células de vegetação; margem da estrada com 3m, 6m e 9m de largura, e distância de dispersão de 3m e 6m, sem e com influência da declividade.

			Submodelos do Cenário 2 – Amostra 4											
			$P_{ocup}$ estrada = 20%; $P_{ocup}$ vegetação = 10%						$P_{ocup}$ estrada = 30%; $P_{ocup}$ vegetação = 20%					
			Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 9m	
		2012	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m		
SEM Declividade	Abundância	831	300	463	356	489	350	513	450	<b>888</b>	505	901	529	1000
	Qui-quadrado	-	82,629	80,756	85,279	70,69	92,666	82,217	90,098	62,755	<b>59,24</b>	106,138	113,391	114,607
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
COM Declividade	Abundância	831	279	370	306	387	304	414	391	666	432	678	417	<b>713</b>
	Qui-quadrado	-	85,401	79,458	76,047	56,952	76,311	53,338	86,354	56,431	<b>52,768</b>	69,138	79,263	70,619
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
	ANN	0,7062	0,5948	0,6853	0,6401	0,7336	0,6452	0,6731	<b>0,7075</b>	0,7748	0,6578	0,7968	0,6814	0,8174

Tabela 17C: Resultados das simulações do Grupo B, Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados, Amostra 2. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação ou a 30% nas células de estrada e 20% nas células de vegetação, vizinhos contribuindo com 0% e 10%, 0% e 90%, 10% e 90%, 30% e 60%, 60% e 90%, para células com até quatro vizinhos e acima de 5 vizinhos ocupados, respectivamente, sem e com influência da declividade.

		Submodelos do Cenário 3 – Amostra 2										
		$P_{ocup}$ estrada = 20%; $P_{ocup}$ vegetação = 10%					$P_{ocup}$ estrada = 30%; $P_{ocup}$ vegetação = 20%					
		2012	0% e 10%	0% e 90%	10% e 90%	30% e 60%	60% e 90%	0% e 10%	0% e 90%	10% e 90%	30% e 60%	60% e 90%
SEM Declividade	Abundância	792	629	582	789	1142	2347	1173	1295	1428	2097	3165
	Qui- quadrado	-	50,457	57,647	<b>44,031</b>	74,745	248,78	73,334	79,034	92,358	131,509	248,64
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
COM Declividade	Abundância	792	477	460	571	<b>793</b>	1546	809	899	972	1409	2047
	Qui- quadrado	-	55,988	60,664	<b>45,780</b>	67,446	165,462	64,03	67,776	70,229	99,321	184,098
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
	ANN	0,6395	0,6883	0,7168	<b>0,6875</b>	0,8293	1,0554	0,8066	0,8674	0,9537	0,9703	1,1418

Tabela 18C: Resultados das simulações do Grupo B, Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados, Amostra 4. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação ou a 30% nas células de estrada e 20% nas células de vegetação, vizinhos contribuindo com 0% e 10%, 0% e 90%, 10% e 90%, 30% e 60%, 60% e 90%, para células com até quatro vizinhos e acima de 5 vizinhos ocupados, respectivamente, sem e com influência da declividade.

		Submodelos do Cenário 3 – Amostra 4										
		$P_{ocup}$ estrada = 20%; $P_{ocup}$ vegetação = 10%					$P_{ocup}$ estrada = 30%; $P_{ocup}$ vegetação = 20%					
		2012	0% e 10%	0% e 90%	10% e 90%	30% e 60%	60% e 90%	0% e 10%	0% e 90%	10% e 90%	30% e 60%	60% e 90%
SEM Declividade	Abundância	831	515	450	631	1009	1777	<b>945</b>	994	1080	1644	1777
	Qui-quadrado	-	102,187	95,414	111,849	92,568	113,759	75,62	<b>44,87</b>	67,969	67,964	113,75
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
COM Declividade	Abundância	831	394	351	471	757	1338	695	740	<b>807</b>	1181	1338
	Qui-quadrado	-	80,87	76,375	84,63	61,22	80,777	52,135	<b>32,9</b>	38,122	43,576	80,777
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,002	<0,001	<0,001	<0,001
	ANN	0,7062	<b>0,7132</b>	0,6746	<b>0,7139</b>	0,8107	1,0139	0,7647	0,8085	0,8461	0,9669	1,1003

Tabela 19C: Resultados das simulações do Grupo B. Amostra 2 no Cenário 4, Dispersão a longas distâncias. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação, ou 20% em todas as células, ou 10% em todas as células, com 5%, 10% ou 15% das células de estrada recebendo sementes dispersadas a longas distâncias, sem e com influência da declividade.

			Submodelos do Cenário 4 – Amostra 2								
			$P_{ocup}$ estrada = 20%; $P_{ocup}$ vegetação = 10%			$P_{ocup}$ estrada = 20%; $P_{ocup}$ vegetação = 20%			$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 10%		
		2012	5%	10%	15%	5%	10%	15%	5%	10%	15%
SEM Declividade	Abundância	792	945	988	1090	1318	1669	1495	661	679	<b>726</b>
	Qui- quadrado	-	56,88	91,646	106,49	62,599	85,844	97,699	47,301	<b>37,591</b>	59,249
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
COM Declividade	Abundância	792	700	720	<b>808</b>	945	1123	1072	529	546	553
	Qui- quadrado	-	68,75	114,719	107,4	<b>55,778</b>	65,418	89,615	45,513	<b>44,207</b>	75,11
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
	ANN	0,6395	0,7207	0,7650	0,8246	0,8085	0,8639	0,9141	0,6958	<b>0,6808</b>	0,7899

Tabela 20C: Resultados das simulações do Grupo B. Amostra 4 no Cenário 4, Dispersão a longas distâncias. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 20% nas células de estrada e 10% nas células de vegetação, ou 20% em todas as células, ou 10% em todas as células, com 5%, 10% ou 15% das células de estrada recebendo sementes dispersadas a longas distâncias, sem e com influência da declividade.

			Submodelos do Cenário 4 – Amostra 4								
			$P_{ocup}$ estrada = 20%; $P_{ocup}$ vegetação = 10%			$P_{ocup}$ estrada = 20%; $P_{ocup}$ vegetação = 20%			$P_{ocup}$ estrada = 10%; $P_{ocup}$ vegetação = 10%		
		2012	5%	10%	15%	5%	10%	15%	5%	10%	15%
SEM Declividade	Abundância	831	850	892	1041	1143	1362	1659	577	651	665
	Qui- quadrado	-	161,515	133,743	146,523	<b>61,311</b>	107,231	76,857	94,838	103,244	78,292
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
COM Declividade	Abundância	831	630	674	782	<b>869</b>	1033	1203	464	507	523
	Qui- quadrado	-	136,37	130,818	135,9	<b>37,301</b>	75,346	51,962	79,966	93,434	76,612
	Valor de p	-	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
	ANN	0,7062	0,8005	0,6895	0,8076	0,8693	0,8987	0,9012	<b>0,7021</b>	0,7314	0,7643

Tabela 21C: Resultados das simulações do Grupo C. Amostra 19 no Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 0,1%, 0,5%, 1%, 5% e 10%, distância de dispersão de 3m, 6m e 9m. Asterisco indica submodelo sem dados suficientes para realizar a análise.

		Submodelos do Cenário 1 – Amostra 19														
		Distância de dispersão = 3m					Distância de dispersão = 6m					Distância de dispersão = 9m				
	2012	0,1%	0,5%	1%	5%	10%	0,1%	0,5%	1%	5%	10%	0,1%	0,5%	1%	5%	10%
Abundância	5	2	3	2	4	<b>8</b>	2	2	2	10	32	2	3	2	12	23
Qui-quadrado	-	*	*	*	*	<b>0,692</b>	*	*	*	1,666	19,702	*	*	*	2,882	11,571
Valor de p	-	*	*	*	*	<b>0,405</b>	*	*	*	<b>0,196</b>	<0,001	*	*	*	<b>0,089</b>	<0,001
ANN	6,1152	*	*	*	*	0,6232	*	*	*	<b>1,0907</b>	0,9139	*	*	*	1,0651	0,6474

Tabela 22C: Resultados das simulações do Grupo C. Amostra 54 no Cenário 1, Dispersão local e Estabelecimento. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 0,1%, 0,5%, 1%, 5% e 10%, distância de dispersão de 3m, 6m e 9m. Asterisco indica submodelo sem dados suficientes para realizar a análise.

		Submodelos do Cenário 1 – Amostra 54														
		Distância de dispersão = 3m					Distância de dispersão = 6m					Distância de dispersão = 9m				
	2012	0,1%	0,5%	1%	5%	10%	0,1%	0,5%	1%	5%	10%	0,1%	0,5%	1%	5%	10%
Abundância	13	3	3	4	7	16	3	3	5	<b>14</b>	24	3	4	6	10	33
Qui-quadrado	-	6,25	6,25	4,764	1,8	0,31	6,25	6,25	3,555	<b>0,037</b>	3,27	6,25	4,764	2,578	0,391	8,695
Valor de p	-	0,012	0,012	0,029	<b>0,179</b>	0,577	0,012	0,012	<b>0,059</b>	<b>0,847</b>	0,07	0,012	0,029	<b>0,108</b>	<b>0,531</b>	0,003
ANN	1,2972	*	*	*	<b>1,2504</b>	1,2372	*	*	2,0358	<b>1,2571</b>	1,2202	*	2,7917	2,0344	1,1674	1,2331

Tabela 23C: Resultados das simulações do Grupo C. Amostra 19 no Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 0,5% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação, ou 1% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação ou 5% nas células de estrada e 1% nas células de vegetação; margem da estrada com 3m e 6m de largura, e distância de dispersão de 3m e 6m. Asterisco indica submodelo sem dados suficientes para realizar a análise.

		Submodelos do Cenário 2 – Amostra 19											
		$P_{ocup}$ estrada = 0,5%; $P_{ocup}$ vegetação = 0,1%				$P_{ocup}$ estrada = 1%; $P_{ocup}$ vegetação = 0,1%				$P_{ocup}$ estrada = 5%; $P_{ocup}$ vegetação = 1%			
		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 3m		Margem = 6m	
		d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m
	2012												
Abundância	5	2	3	2	2	2	2	4	4	2	5	7	10
Qui-quadrado	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0	0,333	1,666
Valor de p	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	1	<b>0,563</b>	<b>0,196</b>
ANN	6,1152	*	*	*	*	*	*	<b>1,3389</b>	*	*	0,7381	*	1,0384

Tabela 24C: Resultados das simulações do Grupo C. Amostra 54 no Cenário 2, Maior Estabelecimento às margens das Estradas. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 0,5% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação, ou 1% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação ou 5% nas células de estrada e 1% nas células de vegetação; margem da estrada com 3m e 6m de largura, e distância de dispersão de 3m e 6m.. Asterisco indica submodelo sem dados suficientes para realizar a análise.

		Submodelos do Cenário 2 – Amostra 54											
		$P_{ocup}$ estrada = 0,5%; $P_{ocup}$ vegetação = 0,1%				$P_{ocup}$ estrada = 1%; $P_{ocup}$ vegetação = 0,1%				$P_{ocup}$ estrada = 5%; $P_{ocup}$ vegetação = 1%			
		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 3m		Margem = 6m		Margem = 3m		Margem = 6m	
		d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m	d=3m	d=6m
	2012												
Abundância	13	3	3	4	3	3	3	10	8	4	6	<b>14</b>	8
Qui-quadrado	-	6,25	6,25	4,764	6,25	6,25	6,25	0,391	1,19	4,76	2,57	<b>0,037</b>	1,19
Valor de p	-	0,012	0,012	0,029	0,012	0,012	0,012	<b>0,531</b>	<b>0,275</b>	0,029	<b>0,108</b>	<b>0,847</b>	<b>0,275</b>
ANN	1,2972	*	*	4,3801	*	*	*	<b>1,2263</b>	1,5775	3,4595	1,6601	1,2087	1,1656

Tabela 25C: Resultados das simulações do Grupo C. Amostra 19 no Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 1% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação, vizinhos contribuindo com 0% e 0,1%, 0% e 1%, 0,1% e 0,5%, 0,5% e 1%, para células com até quatro vizinhos e acima de 5 vizinhos ocupados, respectivamente.

		Submodelos do Cenário 3 – Amostra 19			
		$P_{ocup}$ estrada = 1%; $P_{ocup}$ vegetação = 0,1%			
	2012	0% e 0,1%	0% e 1%	0,1% e 0,5%	0,5% e 1%
Abundância	5	7	11	9	<b>6</b>
Qui-quadrado	-	0,333	2,25	1,142	<b>0,09</b>
Valor de p	-	<b>0,563</b>	<b>0,133</b>	<b>0,285</b>	<b>0,763</b>
ANN	6,1152	1,1139	1,1152	0,9691	<b>1,2302</b>

Tabela 26C: Resultados das simulações do Grupo C. Amostra 54 no Cenário 3, Influência dos vizinhos ocupados. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 1% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação, vizinhos contribuindo com 0% e 0,1%, 0% e 1%, 0,1% e 0,5%, 0,5% e 1%, para células com até quatro vizinhos e acima de 5 vizinhos ocupados, respectivamente.

		Submodelos do Cenário 3 – Amostra 54			
		$P_{ocup}$ estrada = 1%; $P_{ocup}$ vegetação = 0,1%			
	2012	0% e 0,1%	0% e 1%	0,1% e 0,5%	0,5% e 1%
Abundância	13	7	10	10	<b>11</b>
Qui-quadrado	-	2,578	0,391	0,391	<b>0,166</b>
Valor de p	-	<b>0,108</b>	<b>0,531</b>	<b>0,531</b>	<b>0,683</b>
ANN	1,2972	1,4236	1,7813	1,4875	<b>1,2579</b>

Tabela 27C: Resultados das simulações do Grupo C. Amostra 19 no Cenário 4, Dispersão a longas distâncias. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 1% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação, com 1,5%, 3% ou 5% das células de estrada recebendo sementes dispersadas a longas distâncias. Asterisco indica submodelo sem dados suficientes para realizar a análise.

		Submodelos do Cenário 4 – Amostra 19		
		$P_{ocup}$ estrada = 1%; $P_{ocup}$ vegetação = 0,1%		
	2012	1,5%	3%	5%
Abundância	5	3	6	<b>5</b>
Qui-quadrado	-	*	0,09	<b>0</b>
Valor de p	-	*	<b>0,763</b>	<b>1</b>
ANN	6,1152	*	<b>9,5673</b>	*

Tabela 28C: Resultados das simulações do Grupo C. Amostra 54 no Cenário 4, Dispersão a longas distâncias. Submodelos com probabilidade de ocupação ( $P_{ocup}$ ) igual a 1% nas células de estrada e 0,1% nas células de vegetação, com 1,5%, 3% ou 5% das células de estrada recebendo sementes dispersadas a longas distâncias.

		Submodelos do Cenário 4 – Amostra 54		
		$P_{ocup}$ estrada = 1%; $P_{ocup}$ vegetação = 0,1%		
	2012	1,5%	3%	5%
Abundância	13	10	<b>13</b>	15
Qui-quadrado	-	0,3913	<b>0</b>	0,1429
Valor de p	-	<b>0,531</b>	<b>1</b>	<b>0,705</b>
ANN	1,2972	<b>1,6373</b>	0,3547	0,1977



## APÊNDICE D

Mapas com as distribuições simuladas pelos diferentes Cenários e submodelos, e seus histogramas com a abundância de células ocupadas por *Brachiaria* spp. pelas diferentes classes de distância da estrada (cada classe com 3m de largura).

Arquivo para download em:

<https://dl.dropboxusercontent.com/u/46142102/Ap%C3%AAndice%20D%20-%20Mapas%20simulados.pdf>