
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**PADRÃO ESPACIAL DA CHUVA DE SEMENTES GERADA POR AVES
DISPERSORAS DE UMA PALMEIRA TROPICAL**

MARIANA GIULIATTI WINTER

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**PADRÃO ESPACIAL DA CHUVA DE SEMENTES GERADA POR AVES
DISPERSORAS DE UMA PALMEIRA TROPICAL**

MARIANA GIULIATTI WINTER

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestra em Ecologia e Biodiversidade.

W786p Winter, Mariana Giuliatti
Padrão espacial da chuva de sementes gerada por aves dispersoras de uma palmeira tropical / Mariana Giuliatti Winter. -- Rio Claro, 2021
60 f. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Marina Corrêa Côrtes

1. Análise espacial (Estatística). 2. Dispersão de sementes. 3. *Euterpe edulis*. 4. Mata Atlântica. 5. Tropical. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Padrão espacial da chuva de sementes gerada por aves dispersoras de uma palmeira tropical

AUTORA: MARIANA GIULIATTI WINTER

ORIENTADORA: MARINA CORREA CORTES

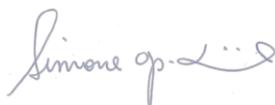
Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:



Profa. Dra. MARINA CORREA CORTES (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro – SP



Profa. Dra. VALÉRIA FORNI MARTINS (Participação Virtual)
Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e Educação / UFSCar - Universidade Federal de São Carlos - Campus de Araras / SP



Profa. Dra. SIMONE APARECIDA VIEIRA (Participação Virtual)
Departamento de Ecologia - Núcleo de Estudos e Pesquisas Ambientais - NEPAM / Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP - SP

Rio Claro, 04 de agosto de 2021

À minha avó Toninha, dona do maior coração que existe.

Aos meus pais e meu irmão.

Loki e Fidel.

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente aos meus pais, por me propiciarem tudo que foi necessário para realizar e finalizar este trabalho. Agradecer por sempre estarem ao meu lado, me apoiando e me dando forças e incentivos nessa jornada. Demonstro aqui, por meio desta dissertação, minha retribuição aos anos de esforços para a realização dessa etapa. A todos os meus familiares, em especial minha vó Toninha, minha tia Silvana e meu tio Milton, os quais me ajudaram muito nesse trabalho e na vida.

À Professora Doutora Marina Corrêa Côrtes, minha orientadora. Agradeço por todo o suporte nos momentos mais difíceis, de dúvidas e também- principalmente- pela enorme compreensão. Não posso deixar de agradecer também aos Mestrxs, Antonio Fontanella e Michele Molina, e ao técnico do Departamento de Biodiversidade da UNESP – Rio Claro, Carlos Fernandes Sanches (Carlinhos), os quais contribuíram imensamente para a coleta e obtenção dos dados. À Professora Doutora Simone Vieira do Projeto Biota Gradiente e ao seu aluno Rafael F. Ramos, por toda a disponibilidade e atenção para com os dados. Bem como à Daniella Vinha, pela disponibilidade e atenção com dados aqui utilizados (Processo Fapesp 2011/023905). Agradeço ao financiamento do CNPq # 434115/2018-5 e ao Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, por me ter proporcionado a oportunidade e os meios para a coleta dos dados. Agradeço ao Departamento de Ecologia da UNESP – Rio Claro, e à Capes pelo fomento que possibilitou esta dissertação.

Por último, mas definitivamente não menos importante, agradeço à todxs meus amigxs, que me ajudaram muito, cada um à sua maneira. São elxs: May, Fica, Vácuo e Antônio. À Letícia Ferraz (Sis), minha amizade mais antiga. Não posso deixar de agradecer uma pessoa incrível que ressurgiu em minha vida e tanto me deu suporte: Júlia. Por fim, reitero o agradecimento a todxs que mencionei acima e aos que eu possa ter me esquecido de mencionar. E aos meus gatos, Loki e Fidel, que me fizeram companhia em todos os momentos de escrita da mesma.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Resumo

A diversidade de espécies em florestas tropicais é fortemente moldada por interações mutualistas entre as plantas e os animais que se alimentam de frutos e que dispersam sementes. Compreender os processos subjacentes à dispersão de sementes é importante para entender como e onde se inicia o ciclo de vida das plantas, influenciando a manutenção populacional e moldando as respostas às mudanças globais. Este trabalho teve como objetivo investigar o padrão espacial da chuva de sementes de uma palmeira considerada uma espécie chave, *Euterpe edulis*. Nossas três hipóteses são: (1) a chuva de sementes é agregada e espacialmente associada a plantas coespecíficas frutificando; (2) a chuva de sementes é agregada e espacialmente associada a plantas heteroespecíficas zoocóricas; e (3) terrenos com desnível mais baixo acumulam maior chuva de sementes. Usamos a localização geográfica das palmeiras reprodutivas e coletamos e georreferenciamos 455 sementes recém-dispersas em uma parcela de 1 ha no Parque Estadual da Serra do Mar (núcleo Santa Virgínia) em São Paulo. Utilizamos as análises de padrões de pontos uni- e bivariados para caracterizar a distribuição espacial da chuva de sementes. Os resultados foram baseados em 455 sementes, 186 palmeiras adultas e 911 indivíduos arbóreos de espécies zoocóricas que se reproduzem no mesmo período da espécie modelo. As análises de padrão de pontos indicaram que as sementes estão espacialmente agregadas e espacialmente associadas às palmeiras reprodutivas. Porém, não corroboramos a hipótese sobre as heteroespecíficas, já que as sementes apresentaram independência espacial em relação às árvores zoocóricas heteroespecíficas. A hipótese três foi corroborada, já que observamos uma maior intensidade de padrão de pontos (sementes) em terrenos mais baixos. Este estudo foi realizado em uma das reservas mais preservadas da Mata Atlântica. Portanto, o padrão de dispersão que observamos representa o resultado de interações biodiversas, em seu melhor cenário. Sabemos que a defaunação, por ocasionar a extirpação de grandes animais e frugívoros, pode afetar a quantidade e padrão de dispersão de sementes. Então é importante conhecer o sistema em um local preservado para entendermos o que estamos perdendo em ambientes fragmentados, que é o

que mais sobrou da Mata Atlântica.

Palavras - chave: *Euterpe edulis*, Tropical, Mata Atlântica, análise espacial em padrão de pontos, dispersão de sementes.

Abstract

Species diversity in tropical forests is strongly shaped by mutualistic interactions between fruit-eating and seed-dispersing plants and animals. Understanding the processes underlying seed dispersal is important to understand how and where the plant life cycle begins, influencing population maintenance and shaping responses to global change. This work aimed to investigate the spatial pattern of seed rain of a palm tree considered a key species, *Euterpe edulis*. Our three hypotheses are: (1) the seed rain is aggregated and spatially associated with conspecific plants bearing fruits; (2) the seed rain is aggregated and spatially associated with heterospecific zoochoric plants; and (3) terrain with lower slopes accumulate more seed rain. We used the geographic location of the reproductive palms and collected and georeferenced 455 newly dispersed seeds in a 1 ha plot in Serra do Mar State Park in São Paulo. We used univariate and bivariate point pattern analyses to characterize the spatial distribution of the seed rain. The results were based on 455 seeds, 186 adult palms and 911 arboreal species of zoochoric species that reproduce in the same period as the model species. Point pattern analysis indicated that seeds are spatially aggregated and spatially associated with reproductive palms. However, the hypothesis about heterospecific trees was not supported, as seeds were spatially independent in relation to heterospecific zoochoric trees. The third hypothesis was corroborated, as we observed a higher point pattern intensity in lower terrain. This study was carried out in one of the most preserved reserves in the Atlantic Forest. Therefore, the dispersal pattern we observe represents the result of biodiverse interactions, in their best case. We know that defaunation, by causing the extirpation of large animals and frugivores, can affect the quantity and pattern of seed dispersal. So, it is important to know the system in a preserved area to understand what we are missing in fragmented environments, which is what's most left of the Atlantic Forest.

Key words: *Euterpe edulis*, tropical, Atlantic Forest, point pattern analysis, seed dispersal.

Sumário

I. Introdução	8
II. Objetivo e hipóteses.....	11
III. Material e métodos	12
1. Espécie modelo: <i>Euterpe edulis</i>	12
2. Área de estudo: Parque Estadual Serra do Mar – Núcleo Santa Virgínia	14
3. Coleta de dados	17
4. Análise de dados.....	19
IV. Resultados	23
1. Hipótese 1: A chuva de sementes é agregada e espacialmente associada a plantas coespecíficas frutificando.....	23
2. Hipótese 2: A chuva de sementes é agregada e espacialmente associada a plantas heteroespecíficas zoocóricas	28
3. Hipótese 3: Terrenos com altitude mais baixa acumulam a chuva de sementes.....	30
V. Discussão.....	31
VI. Considerações finais	35
VII. Referências bibliográficas.....	37
VIII. Material suplementar	44

I. Introdução

A diversidade em florestas tropicais é fortemente moldada por interações mutualistas entre as plantas e os animais que se alimentam de frutos e dispersam sementes (Terborgh *et al.*, 2002; Bascompte & Jordano, 2007; Chazdon, 2014). Vertebrados frugívoros ingerem frutos carnosos e regurgitam ou defecam suas sementes em condições possivelmente adequadas para germinação e estabelecimento de plântulas (Jordano, 2014). Este tipo de interação mutualística proporciona a regeneração florestal, colonização de novos habitats após perturbação, bem como a conectividade interpopulacional mediada pela dispersão de sementes a longa distância (García *et al.*, 2010; Carlo & Yang, 2011; Nathan, 2007). Além disso, acredita-se que os frugívoros sejam importantes agentes influenciando a capacidade das espécies de plantas de coexistirem no espaço (Rohr *et al.*, 2014). Porém, ainda permanecem desconhecidos os mecanismos específicos envolvidos na manutenção da diversidade das plantas pelos frugívoros (Carlo & Morales, 2016).

A contribuição direta dos frugívoros sobre o estabelecimento de espécies de plantas pode ser estudada por meio da efetividade da dispersão de sementes, que expressa o produto do componente quantitativo (número de sementes dispersas) e o componente qualitativo (qualidade da deposição das sementes) (Schupp, 1993). A qualidade da deposição pode ser afetada pelo tratamento que as sementes sofrem no trato digestivo dos frugívoros (Traveset, 1998) e pelo microsítio onde as sementes são depositadas pelo frugívoro (Godínez-Alvarez *et al.*, 2002; Côrtes *et al.*, 2009). A posição espacial da semente dispersa, portanto, pode ser determinante para o sucesso de germinação e estabelecimento das plântulas. Onde as sementes são depositadas depende de como o frugívoro interage com a paisagem onde se encontra.

As taxas de remoção de frutos e a dispersão específica de sementes na vizinhança são resultantes dos comportamentos de forrageamento das aves dispersoras (Côrtes & Uriarte, 2013), os quais podem ser influenciados pelo padrão espacial das árvores (Carlo & Morales, 2008) e outras características do habitat (García *et al.*, 2009). Por exemplo, a remoção dos frutos pode estar

relacionada à agregação de plantas frutíferas, o que influencia na disposição da chuva de sementes ao redor de espécies zoocóricas vizinhas (Carlo & Morales, 2008). A frugivoria também pode ser influenciada pela altura de cada indivíduo (árvore), tamanho dos frutos, quantidade de sacarose presente, abundância de frutos e até mesmo o risco de predação que a ave está sujeita a correr em cada árvore (Foster, 1990; Guerra *et al.*, 2017; Crestani *et al.*, 2019). Um fator que influencia a distância de dispersão das sementes é a agregação de plantas frutíferas heterospecíficas que, quanto mais agregadas, resultam em maior remoção de frutose e menores distâncias de dispersão das sementes (Carlo & Morales, 2008). Assim, temos que as plantas que possuem uma vizinhança menos densamente ocupada por outras plantas frutíferas possuem uma maior dispersão à longa distância e uma maior variação na chuva de sementes (Carlo & Morales, 2008).

O comportamento reprodutivo também pode ser decisivo para determinar o local onde sementes são depositadas. Por exemplo, alguns mamíferos e aves possuem comportamentos reprodutivos que os levam a passar boa parte do tempo em sítios de reprodução, onde eles acabam por defecar as sementes. Conseqüentemente, estes comportamentos podem contribuir para uma deposição agregada de sementes (Wenny & Levey, 1998; Schupp *et al.*, 2002). É comum também que vertebrados frugívoros utilizem árvores secas, poleiros, latrinas ou outros locais, assim como árvores que são usadas repetidamente. Esses locais podem ser utilizados em conjunto com outros indivíduos (da mesma espécie ou de outras distintas) que acabam defecando nestes locais (Wenny & Levey, 1998; Schupp *et al.*, 2002). No entanto, existem espécies vegetais, como *Prunus mahaleb*, em que as sementes são dispersas por aves próximas à árvore-mãe, ou a coespecíficas (García, Jordano, Arroyo, & Godoy, 2009).

Por fim, a estrutura microambiental também é um fator de grande importância influenciando a chuva de sementes. A topografia, mais especificamente o relevo do terreno, pode influenciar os padrões espaciais de deposição de sementes. Espera-se encontrar uma maior agregação das sementes dispersas nas partes mais baixas do terreno. Isso pode ocorrer, dentre outros fatores, pois as sementes podem ser reposicionadas (i.e.

dispersão secundária, Vander Wall *et al.*, 2005) por outros elementos bióticos e abióticos como chuva, pisoteio de animais, gravidade para terrenos mais baixos (menor altitude no terreno) (e.g., Redbo- Torstensson & Telenius, 1995; Rouw *et al.*, 2018) ou pelo fato do movimento animal e seleção de habitat ser influenciado pela topografia e configuração do terreno (Alderman & Hinsley, 2007; Potts *et al.*, 2014).

As análises de padrões de pontos têm se tornado cada vez mais importantes para caracterizar os padrões espaciais de plantas e inferir sobre os processos geradores desses padrões (Murrell *et al.*, 2001; Amarasekare, 2003; Weigand *et al.*, 2009). Essas abordagens são uteis para desvendar os mecanismos espaciais mantenedores da coexistência de espécies (Hurtt & Pacala, 1995; Schupp *et al.*, 2002; Weigand *et al.*, 2009). Por exemplo, a agregação espacial de plantas pode intensificar a mortalidade dependente de densidade e, portanto, modular a co-ocorrência de espécies distintas e co-específicas (Hurtt & Pacala, 1995; Schupp *et al.*, 2002; Weigand *et al.*, 2009). Assim, como podemos citar o trabalho de Choo *et al.* (2012), onde os autores estudaram as ligações entre a dispersão de sementes e as estruturas espaciais e genéticas da palmeira neotropical *Attalea phalerata*, a partir da utilização de análises como a de padrão de pontos uni e bivariadas. As características da distribuição espacial de plantas que são dispersas por animais são influenciadas pelas características do comportamento dos dispersores, podendo estas características perdurarem por um longo tempo (Rodríguez-Pérez *et al.*, 2012).

Nesse estudo, recorreremos às análises de padrões de pontos para caracterizar e modelar a distribuição espacial das sementes do palmito juçara (*Euterpe edulis* Mart.). Essa palmeira, da família Arecaceae, é uma espécie de hábito arbóreo que é predominante em florestas ombrófilas da Mata Atlântica e que possui grande importância como fonte de frutos para a comunidade frugívora local (Henderson *et al.*, 1995). Os frutos desta palmeira servem de alimento para mais de 50 espécies de aves, desde grandes frugívoros como tucanos, arapongas e jacus, até aves de pequeno porte como sabiás (e.g., *Turdus* spp.), e também para mais de 20 espécies de mamíferos (Galetti *et al.*, 2013). Assim sendo, espera-se que aves com morfologia e comportamentos

de forrageio específicos gerem distribuições espaciais de sementes complementares que favoreçam o recrutamento da espécie de planta (Howe, 1989; Jordano *et al.*, 2007). Sabemos que os pequenos e médios frugívoros (*e.g.*, *Turdus* spp.) são capazes de dispersar apenas sementes menores (até aproximadamente 12mm de diâmetro, Galetti *et al.* 2013; Carvalho *et al.*, 2021(B)), mas que dispersam sementes de múltiplas plantas (Friedemann *et al.*, accepted) e, portanto, garantem altos níveis de diversidade genética nas populações remanescentes (Carvalho *et al.* 2021; Carvalho *et al.*, 2021(B)). Já as aves dispersoras de grande porte, as quais consomem mais frutos por visita e têm capacidade de dispersar sementes a distâncias maiores, têm se tornado cada vez mais escassas em fragmentos florestais da Mata Atlântica (Galetti *et al.*, 2013; Carvalho *et al.*, 2021). No entanto, ainda não sabemos o efeito da perda dessas grandes aves frugívoras sobre o padrão espacial da chuva de sementes de *E. edulis* em áreas defaunadas, sendo o primeiro passo caracterizar o padrão em uma área preservada, com rica comunidade de aves frugívoras, para definirmos qual é a linha de base em uma população preservada.

II. Objetivos

Geral

O objetivo geral deste trabalho é analisar o padrão espacial da chuva de sementes da palmeira tropical palmito juçara (*Euterpe edulis*) e avaliar sua relação com árvores frutíferas e características microambientais. Em específico, avaliamos se a chuva de sementes é espacialmente relacionada ao padrão espacial dos adultos da mesma espécie e das demais espécies zoocóricas, também levando em consideração a possível influência da topografia em um remanescente preservado de Mata Atlântica.

Em específico, testamos as seguintes hipóteses:

- 1. A chuva de sementes é agregada e espacialmente associada a plantas coespecíficas frutificando:** Se levarmos em consideração que normalmente os animais dispersam sementes de forma não aleatória e que geralmente dispersam próximo à árvore-mãe, nossa primeira hipótese é de que as sementes estão espacialmente agregadas

e associadas às palmeiras que estão frutificando (García, Jordano, Arroyo, & Godoy, 2009).

2 A chuva de sementes é agregada e espacialmente associada a plantas heteroespecíficas zoocóricas: A presença de outras espécies frutificando podem influenciar tanto na frugivoria quanto na deposição das sementes (Blendinger, Loiselle, & Blake., 2008; Carlo & Morales, 2008; García *et al.*, 2009). Com isso, esperamos que as árvores zoocóricas gerem zonas de atração para as aves e que, portanto, as sementes estejam espacialmente próximas a outras espécies zoocóricas (Trolliet *et al.*, 2017).

3 Terrenos com altitude mais baixa acumulam a chuva de sementes: Esperamos que a partir de alguns fatores como o reposicionamento das sementes (i.e. dispersão secundária, Vander Wall *et al.*, 2005) por outros elementos bióticos e abióticos como chuva, pisoteio de animais, gravidade (e.g., Redbo-Torstensson & Telenius, 1995; Rouw *et al.*, 2018), ou pelo fato do movimento animal e seleção de habitat serem influenciados pela topografia e configuração do terreno (Alderman & Hinsley, 2007; Potts *et al.*, 2014), encontremos uma maior agregação e associação espacial das sementes dispersas nas áreas de menor altitude no terreno.

III. Material e Métodos

1. *Espécie modelo: Euterpe edulis*

O presente estudo usou como espécie modelo a palmeira *Euterpe edulis*, conhecida também como palmito juçara. Essa espécie é predominantemente distribuída ao longo da costa brasileira e de rios. Apesar de ser uma das plantas dominantes em áreas preservadas da Mata Atlântica (Henderson *et al.*, 1995), essa espécie encontra-se ameaçada de extinção devido principalmente ao corte ilegal descontrolado e em larga escala por possuir um meristema comestível (palmito juçara), que é muito apreciado e comercializado por seu valor naculinária brasileira (Galetti & Fernandez, 1998). Em 2013, segundo o Centro Nacional de Conservação da Flora, do

Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, essa espécie se encontrava como “vulnerável” (<http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Euterpe%20edulis>). Tal exploração descontrolada da palmeira comprometeu sua regeneração natural a ponto de eliminar a espécie localmente em várias áreas do Domínio da Mata Atlântica (Klein, 1974; Nodari & Guerra, 1986; Batista *et al.*, 2000). Nos anos 2000, a disponibilidade do palmito em florestas Ombrófilas Densas no Brasil estava restrita principalmente às encostas da Serra do Mar, em reservas (áreas privadas ou Unidades de Conservação públicas ou privadas) localizadas nas regiões de mais difícil acesso, como as encontradas no Parque Estadual da Serra do Mar (Reis *et al.*, 2000).

Euterpe edulis possui alta produção de frutos, frutificação longa e anual, longa permanência da infrutescência com o fruto maduro e ampla variação no tamanho dos frutos chegando a possuir em média 12 mm (Castro *et al.*, 2007; Carvalho *et al.*, 2020). Esta palmeira produz em média três cachos (infrutescências) de frutos com média de 3.300 frutos em cada cacho (Reis, 1995). O amplo período de frutificação e a permanência da infrutescência com fruto maduro por cerca de 45 dias aumentam as chances dos frutos serem detectados por seus consumidores (Reis *et al.*, 2000). No entanto, a fenologia da *Euterpe edulis* varia conforme a latitude e a altitude em que se encontram os indivíduos, bem como o comprimento do dia, a precipitação e a temperatura (Castro *et al.*, 2007). As sementes desta espécie assemelham-se a pequenos cocos, possuem endosperma muito abundante, firmemente aderido à semente e não ruminado (Reitz, 1974; Henderson, 2000; Queiroz, 2000), e polpa com alto teor de reservas, constituídas de carboidratos, proteínas e lipídeos (Reis, 1995; Galetti *et al.*, 2011). Como em muitas outras palmeiras, a semente e o endocarpo são considerados uma unidade dedispersão, sendo essa unidade denominada genericamente de semente (Queiroz, 2000). Tais características tornam os frutos dessa palmeira uma importante fonte alimentar para animais frugívoros.

Grandes frugívoros são importantes dispersores de sementes por serem capazes de engolir grandes sementes e dispersá-las a grandes distâncias, movendo sementes para novos sítios e interligando geneticamente

populações distintas (Galetti *et al.*, 2013). Contudo, as aves menores, como *Turdus* spp., são os principais dispersores, estando presentes também em áreas degradadas e sendo capazes de manter a diversidade genética local (Carvalho *et al.*, 2021). Por esta palmeira servir de alimento para uma grande quantidade de espécies dentre mamíferos e aves, os resultados encontrados para *E. edulis* permitem que sejam representativos para outras espécies de plantas também dispersas por animais (Almeida-Neto *et al.*, 2008). Sua germinação pode ser altamente dependente dos animais, uma vez que suas sementes germinam melhor após a remoção da polpa e a passagem pelo trato digestório das aves (Leite *et al.*, 2012).

2. Área de estudo: Parque Estadual Serra do Mar – Núcleo Santa Virgínia

Criado em 1977 e ampliado em 2010, o Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) é a maior Unidade de Conservação de toda a Mata Atlântica. Seus 332 mil hectares protegem áreas em 25 municípios paulistas, conectando as florestas da Serra do Mar desde o Rio de Janeiro e Vale do Ribeira até o Paraná por meio da conexão com a Serra de Paranapiacaba. É o maior corredor biológico da Mata Atlântica no Brasil e suas florestas abrigam e protegem milhares de espécies, entre elas 1.361 espécies de animais e 20 mil de plantas, segundo o Ibama.

A administração do Parque Estadual da Serra do Mar é feita pela Secretaria Estadual do Meio Ambiente de São Paulo, por meio da Fundação Florestal. Devido à sua grande extensão territorial, o PESM possui dez núcleos administrativos – Bertioga, Caraguatatuba, Cunha, Curucutu, Itariru, Itutinga, Pilões, Padre Dória, Picinguaba, Santa Virgínia e São Sebastião. As características de cada um dos núcleos formam um mosaico de paisagens, biodiversidade, preservação ambiental, pesquisa e interação social.

Este estudo foi desenvolvido no Núcleo Santa Virgínia/Natividade da Serra (NSV/NS) - (23°17' a 23°24'S e 45°03' a 40°11'W), inaugurado em 1989 com as desapropriações das antigas fazendas Ponte Alta e Santa Virgínia, a qual deu origem ao nome do Núcleo (Figura 1). Com extensão de 17.500 hectares, sua área pertence à região conhecida como Vale do Paraíba, a qual compreende as cidades de São Luiz do Paraitinga, Natividade da Serra, Cunha, Ubatuba e Caraguatatuba. O Núcleo Santa Virgínia apresenta grande

parte de sua área de cobertura de Floresta Ombrófila Densa. Devido a queimadas e ao corte dessas áreas, atualmente apresenta-se em mosaico intercalando sua cobertura natural com áreas de vegetação em diferentes fases de regeneração, áreas antropizadas e reflorestamentos de eucalipto (Tabarelli & Mantovani, 1999). A região possui clima do tipo tropical, sem estação seca definida, e relevo com altitudes variando de 860 a 1200 metros. A precipitação média mensal é de 1.850mm, sendo frequentes as chuvas orográficas e a formação de nevoeiros.



Figura 1: Imagem de satélite de uma região do Estado de São Paulo, destacando a localização do Núcleo Santa Virgínia. Foto retirada do Google Earth.

Mais especificamente, as coletas dos dados foram realizadas na parcela N ($23^{\circ}20'36''$ S e $45^{\circ}04'22''$ O) do Núcleo Santa Virgínia, instalada pelo projeto temático Gradiente Funcional (Biota FAPESP 03/12595-7), o qual realiza censos das espécies arbóreas bem como a coleta dos dados topográficos, dentre outros dados (<http://peld-biotagradiente.net>). A topografia da parcela é altamente inclinada, podendo variar suas altitudes entre 1010 e 1040 m. Possui um solo com pH ácido de aproximadamente 4, devido à alta saturação de alumínio e alta diluição de nutrientes (Martins, 2010; Joly *et al.*, 2012).

Segundo Padgurschi *et al.* (2011), foram amostradas à época 1560 indivíduos, sendo eles pertencentes a 149 espécies, de 40 famílias diferentes. Dentre as famílias mais ricas estão: Myrtaceae (27 espécies), Lauraceae (15 espécies) e Fabaceae (8 espécies). As famílias mais abundantes em número de indivíduos foram respectivamente: Arecaceae (298), Myrtaceae (266), Monimiaceae (114), Lauraceae (113), Cyatheaceae (70). As famílias que

foram representadas por apenas um indivíduo cada foram: Chloranthaceae, Opiliaceae, Proteaceae, Quiinaceae e Sabiaceae. Dentre as 5 espécies com maior número de indivíduos estão: *Euterpe edulis* (298), *Licania hoehnei* (42), *Calyptranthes lucida* (40), *Ocotea catharinensis* (37) e *Mollinedia argyrogyna* (35) (Joly *et al.*, 2012).

A partir dos dados obtidos pelo projeto Gradiente Funcional (<http://peld-biotagradiente.net>), em 2018, foram catalogados 1718 indivíduos de árvores presentes na parcela N que possuíam o diâmetro igual ou maior do que 5 cm. Destes indivíduos, existem 80 gêneros distintos, sendo eles: *Agonandra*, *Alchornea*, *Alsophila*, *Aniba*, *Aureliana*, *Bathysa*, *Cabralea*, *Calyptranthes*, *Campomanesia*, *Capsicodendron*, *Cyathea*, *Casearia*, *Cecropia*, *Cedrela*, *Chomelia*, *Chrysophyllum*, *Citronella*, *Cinnamomum*, *Cordia*, *Coussapoa*, *Cryptocarya*, *Croton*, *Cupania*, *Cyathea*, *Daphnopsis*, *Ecclinusa*, *Eugenia*, *Euplassa*, *Euterpe*, *Ficus*, *Guapira*, *Guarea*, *Guatteria*, *Hedyosmum*, *Heisteria*, *Hieronyma*, *Hirtella*, *Jacaranda*, *Inga*, *Lauraceae*, *Licania*, *Licaria*, *Machaerium*, *Marlierea*, *Matayba*, *Maytenus*, *Melastomataceae*, *Meliosma*, *Miconia*, *Micropholis*, *Mollinedia*, *Mouriri*, *Myrceugenia*, *Myrcia*, *Myrciaria*, *Myrsine*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Piper*, *Piptocarpha*, *Posoqueria*, *Pouteria*, *Psychotria*, *Pterocarpus*, *Quiina*, *Rapanea*, *Rollinia*, *Rudgea*, *Rutaceae*, *Senna*, *Schefflera*, *Sloanea*, *Solanum*, *Stephanopodium*, *Swartzia*, *Tibouchina*, *Trichilia*, *Vantanea*, *Vernonanthura* e *Zanthoxylum*.

Com base no material disponibilizado pela Gestão do Núcleo Santa Virgínia, no Plano de Gestão Ambiental de 1998, obtivemos a lista de espécies da avifauna presente no local da nossa coleta de dados e, a partir da mesma, identificamos as espécies de aves que se alimentam do palmito juçara (Tabela 1).

Tabela 1: Lista de espécies de aves, separadas por família, que são encontradas no Núcleo Santa Virgínia, que se alimentam dos frutos e são consideradas legítimas dispersoras do palmito juçara (*Euterpe edulis*).

Família	Espécie	Nome popular
Cotingidae	<i>Carpornis cucullata</i>	corocoxó
	<i>Pyroderus scutatus</i>	pavó
	<i>Lipaugus lanioides</i>	tropeiro-da-serra
	<i>Procnias nudicollis</i>	araponga

Cracidae	<i>Penelope superciliaris</i>	jacupemba
	<i>Penelope obscura</i>	jacuaçu
	<i>Aburria jacutinga</i>	jacutinga
Momotidae	<i>Baryphthengus ruficapillus</i>	juruva
Ramphastidae	<i>Ramphastos toco</i>	tucanuçu
	<i>Ramphastos vitellinus</i>	tucano-de-bico-preto
	<i>Ramphastos dicolorus</i>	tucano-de-bico-verde
	<i>Selenidera maculirostris</i>	araçari poca
	<i>Pteroglossus bailloni</i>	araçari-banana
	<i>Pteroglossus aracari</i>	araçari-de-bico-branco
Trogonidae	<i>Trogon viridis</i>	surucuá -grande -de-barriga-amarela
	<i>Trogon surrucura</i>	surucuá variado
	<i>Trogon rufus</i>	surucuá-de-barriga-amarela
Turdidae	<i>Turdus flavipes</i>	sabiá una
	<i>Turdus leucomelas</i>	sabiá-barranco
	<i>Turdus rufiventris</i>	sabiá-laranjeira
	<i>Turdus amaurochalinus</i>	sabiá poca
	<i>Turdus subalaris</i>	sabiá-ferreiro
	<i>Turdus albicollis</i>	sabiá-coleira
Tyrannidae	<i>Myiodynastes maculatus</i>	bem-te-vi-rajado

3. Coleta de dados

A amostragem de sementes dispersas pelas aves no campo foi feita na parcela N de 1 ha com dimensões de 100 x 100 metros, subdividida em 100 subparcelas de 10 x 10 m. Para isso, foram realizadas expedições à parcela nos meses de dezembro de 2016 (pela Mestre Michelle Molina), outubro e novembro de 2019, e janeiro de 2020, os quais compreendem os meses de frutificação da espécie *Euterpe edulis* na área. Nestas expedições, foram feitas buscas ativas por sementes nitidamente dispersadas recentemente por aves, podendo ser sementes defecadas ou regurgitadas contendo muco e coloração específicos (Figura 2). As sementes que foram coletadas, eram as que aparentavam ter sido mais recentemente dispersadas (sementes frescas), pois assim teríamos uma certeza maior de que não foi dispersada secundariamente, pois teria sido recentemente defecada ou regurgitada. As buscas foram feitas de maneira sistematizada, percorrendo lentamente

transectos paralelos de maneira a cobrir toda a parcela diariamente e por pelo menos duas pessoas. Cada semente foi identificada (em um tubo Falcon 20 ml) e posicionada geograficamente em relação a três indivíduos arbóreos marcados na parcela para posterior extração da coordenada geográfica XY. Além das sementes, determinamos se os indivíduos adultos reprodutivos de *Euterpe edulis* dentro da parcela a partir da visualização do estágio de frutificação (infrutescências já vazias, infrutescências com frutos maduros ou infrutescências com frutos verdes).

A extração da localização XY das sementes foi realizada a partir da medição das distâncias, em centímetros, entre a semente amostrada em campo e os três indivíduos arbóreos marcados (identificadas pelo censo conduzido no âmbito do Projeto Gradiente Funcional) mais próximos. A partir destas medidas, identificamos a intersecção das três medidas de distância e extraímos a localização XY de cada semente.



Figura 2: A e B) Sementes regurgitadas por aves com coloração rosa/roxa característica. C) Sementes defecadas por *Jacus Penelope* sp. Fotos de Marina Côrtes.

Para relacionar as sementes dispersas com os palmitos reprodutivos, outras espécies arbóreas frutificando e topografia, utilizamos os dados de censo de 2018 das espécies arbóreas e caracterização da parcela gerados pelo projeto Biota Gradiente Funcional. Bem como os dados da topografia, que foi medida como a altura do terreno em cada estaca que demarca o gride das subparcelas (Figura 3). Esses dados foram gentilmente disponibilizados pela Profa. Dra. Simone Vieira e pelo Doutorando Rafael F. Ramos.

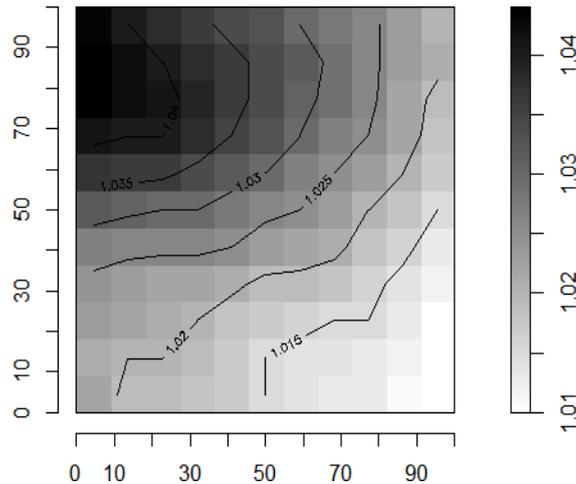


Figura 3: Topografia (inclinação do terreno) da parcela N de Iha do Núcleo Santa Virgínia -PESM. Mapa da topografia (altura em metros) da parcela, a partir de dados disponibilizados pelo Projeto Biota Gradiente.

Para determinar quais indivíduos heterospecíficos de espécies zoocóricas estariam frutificando durante os mesmos meses que o palmito juçara, nos baseamos nos dados de chuva de sementes da comunidade arbórea disponibilizados por Daniella Vinha em sua tese de doutorado (Processo Fapesp 2011/023905). Para inferirmos o período de frutificação dessas espécies, usamos os dados de presença de frutos e sementes em coletores de sementes dispostos na mesma parcela durante os meses de novembro a janeiro entre os anos de 2011 e 2013. A partir dos dados disponibilizados pela autora, bem como a tese de doutorado, assumimos neste trabalho que as espécies arbóreas zoocóricas que não foram encontradas nos coletores de sementes durante os meses de janeiro, novembro e dezembro, não estariam frutificando nestes meses.

4. Análises de dados

Primeiramente, plotamos todas as localizações das sementes coletadas e dos indivíduos de *E. edulis* frutificando para representarmos o padrão de chuva de sementes em um mapa 2D dentro da parcela de 100x100 metros. Consideramos a posição espacial das sementes dispersadas e dos indivíduos arbóreos como sendo a realização de um processo de ponto (Murrell *et al.*, 2001; Amarasekare, 2003; Weigand *et al.*, 2009).

Utilizamos análises de padrões de pontos uni e bivariados para caracterizar a distribuição espacial da chuva de sementes de *Euterpe edulis* e

a disposição espacial das palmeiras adultas. A partir da análise de pontos univariado, caracterizamos o padrão da deposição das sementes na parcela como um todo. Utilizando a mesma análise, obtivemos também o padrão de disposição dos indivíduos adultos de *Euterpe edulis*. Para caracterizarmos a distribuição das sementes em relação às palmeiras adultas, utilizamos a análise padrão de pontos bivariados. Sendo assim, avaliamos como a dispersão é influenciada pela proximidade com *E. edulis* frutificando.

Para a análise de padrão de pontos univariado e bivariado, utilizamos a função K de Ripley, que é um método estatístico de segunda ordem, o qual avalia a relação entre pares de eventos independentes (*i* e *j*) a uma distância *r*, até a distância máxima (que é definida como a metade do maior eixo da área de estudo) (Wiegand & Moloney, 2004). Geralmente, a distância *r* é definida como sendo igual a 5 metros, sendo assim, este método permite a detecção do padrão espacial nas diferentes escalas de distância, de forma acumulativa, até a distância máxima (Figura 4). Para o cálculo da função usamos o método isotrópico de Ripley de correção de borda. Com base em n=199 simulações de um modelo nulo, geramos os envelopes de Monte Carlo, o modelo nulo mais utilizado é o de completa aleatoriedade espacial (CAE) a partir de uma distribuição de Poisson, gerando um envelope de confiança de $\alpha = 95\%$ (Wiegand & Moloney, 2004). Sendo assim, o padrão de pontos observado pode estar dentro desse envelope de CAE, indicando que as posições dos pontos são aleatórias; a função observada pode estar acima deste envelope, indicando um padrão espacial agregado, e se abaixo indicando um padrão

$$\hat{K}(t) = \lambda^{-1} \sum_{i \neq j} \frac{I(d_{ij} < r)}{n}$$

espacial uniforme. A função K de Ripley é dada por:

onde, d_{ij} é a distância entre os pontos *i* e *j* do conjunto de dados, *r* é o raio, λ é a densidade média de pontos (calculada geralmente pelo número de pontos dividido pela área total de estudo) e *I* é a função indicadora (1 se o operando for verdadeiro, 0 caso contrário). Sendo assim, a função K de Ripley é dependente das distâncias utilizadas (Wiegand & Moloney, 2004).

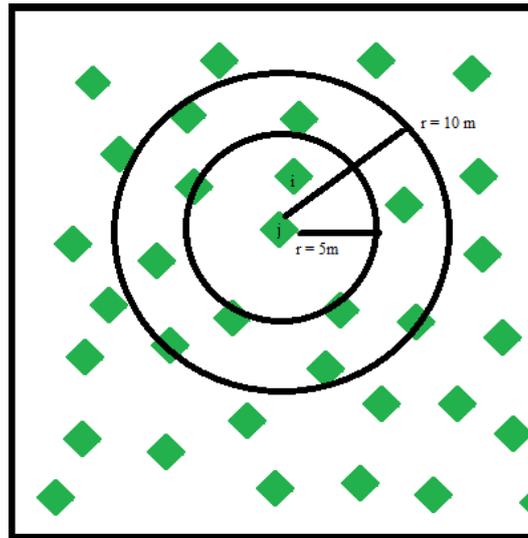


Figura 4: Esquema de como é feita a análise pela função K de Ripley, onde cada losango verde, bem como i e j são eventos independentes a serem estudados, onde r é a distância é definido como 5 metros, até a distância máxima.

Quando queremos realizar a análise de dados com a variância estabilizada, para qualquer ponto que esteja na completa aleatoriedade espacial (CAE), utilizamos a função K de Ripley adaptada, denominada função L. A função L é definida como:

$$\hat{L}(t) = \left(\frac{\hat{K}(t)}{\pi} \right)^{\frac{1}{2}}$$

Assim como na função K de Ripley, a função L calcula seu envelope confiança a partir dos valores mais altos e mais baixos das $n=199$ simulações do modelo nulo de completa aleatoriedade espacial (Wiegand & Moloney, 2004). Caso a função L tenha alguma parte que esteja fora deste envelope é considerado que há um distanciamento significativo do modelo nulo; podendo indicar um padrão espacial agregado, se a linha observada estiver acima do envelope, e se estiver abaixo indicará um padrão espacial uniforme (Wiegand & Moloney, 2004).

Adicionalmente, usamos a função de correlação de pares, em que analogamente à função K de Ripley, os círculos com raio r agora passam a ser anéis de raio r com largura pré- definida (5 metros). Essa abordagem permite a detecção do padrão espacial nos diferentes intervalos de distância, de forma não acumulativa, diferente do que ocorre na função K de Ripley e na função L. Desta forma, a função de correlação de pares fornece a densidade de

pontos esperada no anel desejado (com raio r) (Wiegand & Moloney, 2004). Da mesma forma que nas funções descritas anteriormente, utilizamos os envelopes de confiança de Monte Carlo (análise de múltiplas simulações de um modelo nulo) a fim de determinar o padrão espacial dos pontos como sendo aleatório, agregado ou regular (Wiegand & Moloney, 2004).

Com isso temos que a função de correlação de pares é definida por: $g(r) = O(r)/\lambda$ (Wiegand & Moloney, 2004). Em que $O(r)$ é determinado pelo número esperado de pontos na distância r de um ponto arbitrário, e λ é definido como sendo a intensidade do padrão de pontos na distância r . Se tivermos $g(r) < 1$, temos que a frequência de pontos na distância r é menor do que a distribuição aleatória esperada; se $g(r) > 1$, a frequência de pontos nessa distância é maior que a distribuição aleatória esperada; e se $g(r) = 1$, a frequência de pontos na distância r é igual à distribuição espacial aleatória esperada (e.g., (Wiegand & Moloney, 2004; Valverde *et al.*, 2020).

Para avaliarmos se a distribuição das sementes poderia ser explicada por um padrão de limitação de dispersão de sementes, contrastamos as curvas observadas das funções de correlação de pares com um modelo nulo homogêneo baseado em agregação de Thomas (Baddeley, 2010). Utilizamos o método de Thomas do modelo de *clustering* homogêneo, no qual cada cluster ('mãe') consiste na realização de um processo de distribuição de Poisson (u) de números aleatórios, homogeneamente distribuídos com intensidade κ . Cada 'descendente' é gerado a partir de um kernel Gaussiano centrado na 'mãe', tendo desvio-padrão σ e número médio de pontos μ (Baddeley, 2010). Os parâmetros do processo Thomas são estimados por contraste mínimo.

Para a análise das sementes em relação à topografia foi utilizado o modelo não homogêneo de distribuição de intensidade de pontos. A distribuição não homogênea é gerada a partir de um processo de Poisson não homogêneo junto com a função de intensidade. Comparamos, então, o modelo não homogêneo que é uma função loglinear da covariável de inclinação (topografia) com o modelo nulo de padrão de pontos (Poisson homogêneo - CAE). Os modelos foram comparados com o teste de razão de verossimilhança (TRV).

Análogo às análises univariadas, também utilizamos as funções K de

Ripley, L, e correlação de pares para conduzir as análises bivariadas a partir de um padrão de pontos marcado, considerando os padrões espaciais de j (sementes) em relação aos de i (coespecíficos ou heterospecíficos reprodutivos). Contrastamos as funções observadas com o modelo nulo homogêneo de completa aleatoriedade espacial, onde os adultos permanecem fixos, e as sementes são aleatorizadas.

Além de comparar a função observada com as expectativas teóricas a partir de modelo de CAE, aplicamos também o teste de independência entre os componentes para avaliar se o padrão das sementes é espacialmente dependente ao padrão dos indivíduos arbóreos. Essa análise complementar é útil pois o padrão espacial das plantas adultas é mantido estático e o padrão das sementes é movido a partir de um deslocamento toroidal (199 simulações baseadas no deslocamento). Sendo assim, as sementes não perdem sua estrutura espacial. Os padrões observados e esperados ao acaso são então representados por meio da função de correlação por pares. A escolha deste teste foi devido ao fato de que nele se mantém o padrão da natureza das sementes.

Realizamos também o padrão de distribuição das sementes coletadas em 2016, separadamente das coletadas em 2019/2020 em relação às palmeiras reprodutivas, bem como a análise de pontos univariado separadamente para as sementes coletadas no ano de 2016 e as coletadas nos anos 2019/2020, a fim de tentarmos identificar se haveria alguma diferença entre estas duas coletas. Análises bivariadas das sementes de 2016 e das sementes de 2019/2020 também foram realizadas separadamente. Os resultados dessas análises estão no material suplementar.

As análises foram realizadas no programa R, na sua versão 3.6.0 (TEAM, 2011). As análises de padrão de pontos foram feitas utilizando o pacote Spatstat (Baddeley, 2010). Todos os scripts utilizados no programa R para realizarmos as análises estão no material suplementar (Script 1).

IV. Resultados

Padrão espacial das sementes e palmeiras reprodutivas de *Euterpe edulis*

Ao todo, foram amostradas 637 sementes que aparentavam terem sido

regurgitadas ou defecadas por aves, das quais 209 foram amostradas em 2016 e 428 no final de 2019 e início de 2020. Do total de sementes, conseguimos extrair a localização XY de 455 delas, utilizadas para representar o padrão espacial da chuva de sementes de *Euterpe edulis* na parcela de 100 x 100 metros (Figura 5A).

A análise univariada de padrão de pontos a partir da função L, indicou que a deposição das sementes totais na parcela (Figura 5B) seguiu um padrão espacial agregado devido ao fato da curva da função observada se encontrar acima do envelope de confiança dos padrões gerados ao acaso. A função de correlação de pares univariada mostra um valor alto de agregação seguido de um decaimento brusco da curva em distâncias curtas ($r < \text{ou igual a } 5$ metros), sendo que $g(r) > 1$, indicando uma distribuição agregada em relação ao esperado (Figura 5C). Destaca-se que a função observada nunca adentra o envelope de confiança, indicando que mesmo em distâncias maiores a distribuição das sementes continua sendo agregada. Isso pode ser resultado de uma possível heterogeneidade na disposição das sementes em escala maiores. Também fizemos os padrões de pontos e a análise de pontos univariado (da função L) separadamente para as coletas de 2016 e 2019/2020 (Material suplementar Figuras S2 e S3). Assim como esperávamos, ambos os padrões espaciais das chuvas de sementes de 2016 e 2019/2020 são agregados (Material suplementar Figura S1), o que indica que os padrões são consistentes entre os anos.

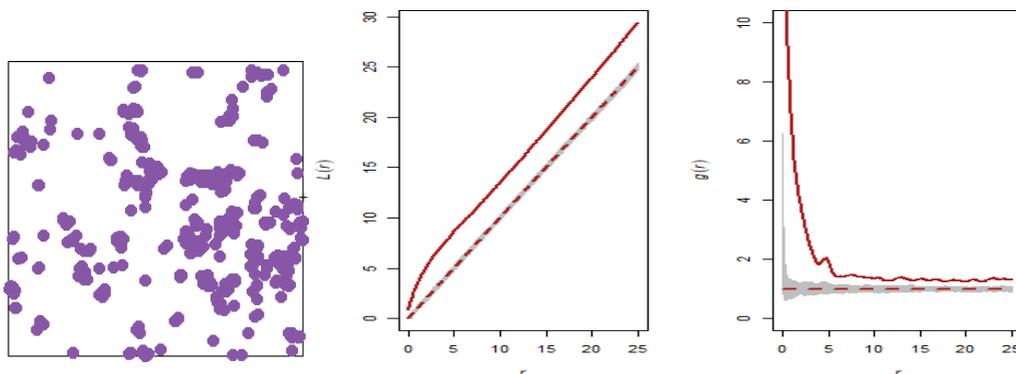


Figura 5: Padrão espacial da dispersão de sementes de *Euterpe edulis*, na parcela de 100 x 100m no Parque Estadual da Serra do Mar - núcleo Santa Virgínia. **A:** Padrão de pontos das sementes dispersadas. Cada ponto representa uma semente dispersa de acordo com sua coordenada XY. **B:** Função L do padrão de pontos de sementes dispersadas. A linha contínua representa a função L observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 199 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função L teórica. O padrão espacial é considerado agregado uma vez que a linha observada está acima da expectativa aleatória. **C:**

Função de correlação de pares do padrão de pontos de sementes dispersadas. A linha contínua vermelha representa a função de correlação de pares observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 199 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função de correlação de pares teórica. O padrão espacial até $r < \text{ou igual } 5$ metros, é considerado agregado uma vez que $g(r) > 1$.

Para avaliarmos se a distribuição das sementes poderia ser explicada por um padrão de limitação de dispersão de sementes, ajustamos modelos homogêneos de processos de agregação baseado no *clustering* de Thomas. Os parâmetros estimados foram κ (intensidade média dos *clusters*), $= 0.007$, σ (desvio padrão do kernel) $= 1.052$, e μ (número médio de pontos por *cluster*) $= 6.11$. Os padrões simulados a partir do modelo explicaram bem o padrão observado de distribuição de sementes, já que o envelope sobrepôs, de maneira geral, à curva empírica (Figura 6). Isso indica que a distribuição espacial de sementes pode ser, pelo menos parcialmente, explicada pela dispersão agregada ou a curtas distâncias. Neste cenário realizamos somente a função de correlação de pares, pois queríamos ver o efeito isolado dos intervalos de distâncias, mais especificamente, as menores classes de distância.

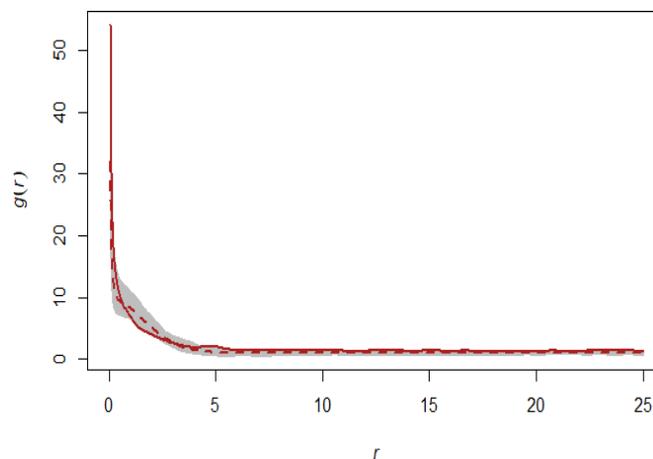


Figura 6: Análise de correlação de pares do padrão espacial das sementes de *Euterpe edulis* utilizando o modelo nulo de *clustering* homogêneo, com a utilização do método de Thomas. A linha contínua vermelha é a correlação de pares dos dados observados, e o envelope cinza é o intervalo de confiança de 95%, com base em 199 simulações. A linha tracejada vermelha indica $g(r)=1$. Temos que, no geral, o modelo de *clustering* explica bem o padrão espacial das sementes.

Em relação aos adultos da espécie estudada (*Euterpe edulis*), foram listados 370 indivíduos dentro da parcela N, sendo que, destes, 186 indivíduos estavam reprodutivos nos períodos de coleta das sementes em 2019/2020. Com isso, representamos o padrão de distribuição espacial das

palmeiras reprodutivas dentro da parcela de estudo de 100x100 metros (Figura 7A).

O padrão de distribuição dos indivíduos adultos de *Euterpe edulis* é agregado quando observado no geral (Figura 7B). Porém, em escalas maiores, acima de 10 a 20 metros podemos observar que a distribuição passa a se aproximar da aleatória (Figura 7B e C). A função de correlação de pares univariada mostra que até uma distância de 10 metros, temos $g(r) > 1$, indicando uma distribuição agregada em relação ao esperado (Figura 7C). A partir de $r > 10$ metros, $g(r) = 1$, a distribuição das palmeiras adultas reprodutivas da *Euterpe edulis* tendem a ter um caráter aleatório (Figura 7C).

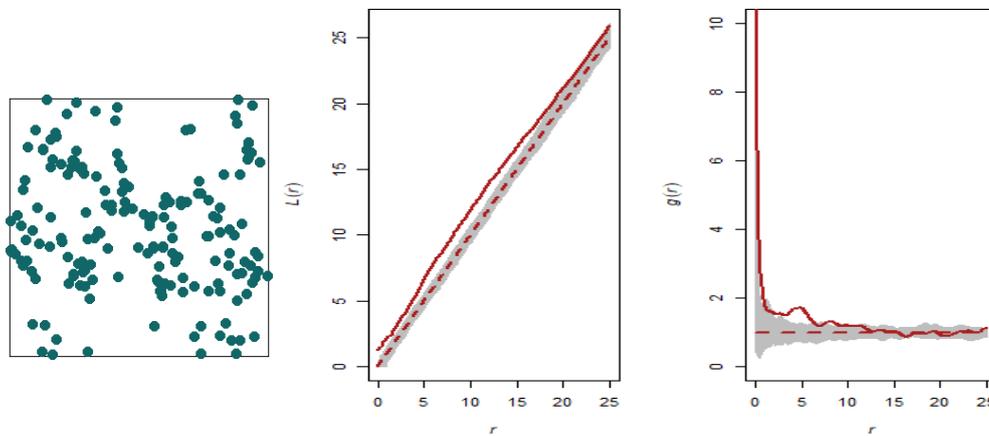
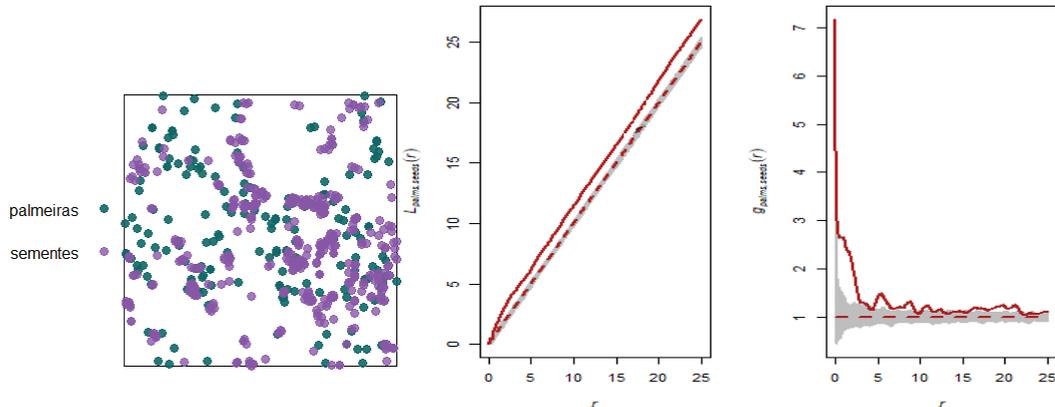


Figura 7: Padrão espacial das palmeiras reprodutivas de *Euterpe edulis* em uma parcela de 100 x 100m no Parque Estadual da Serra do Mar - núcleo Santa Virgínia. **A:** Padrão de pontos das palmeiras reprodutivas. Cada ponto representa uma palmeira adulta dispersa de acordo com sua coordenada XY. **B:** Função L do padrão de pontos das palmeiras reprodutivas de *Euterpe edulis*. A linha contínua preta representa a função L observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 199 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função L teórica. O padrão espacial é considerado agregado, mas beirando o aleatório em algumas escalas. **C:** Função de correlação de pares do padrão de pontos das palmeiras reprodutivas de *Euterpe edulis*. A linha contínua vermelha representa a função de correlação de pares observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 199 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função de correlação de pares teórica. O padrão espacial até $r <$ ou igual 10 metros, é considerado agregado uma vez que $g(r) > 1$.

Para caracterizar a relação entre a distribuição das sementes e as palmeiras adultas que estavam frutificando (Figura 8A) utilizamos a análise padrão de pontos bivariada (Figura 8B e C). A partir da análise bivariada da função L, percebe-se que a relação espacial observada é de associação, devido ao fato da curva observada estar acima do envelope de confiança. A função de correlação de pares bivariada mostra que o padrão espacial das sementes é mais fortemente agregado às palmeiras adultas até aproximadamente 3m, mas

o padrão permanece agregado em praticamente todos os valores de r , isso ocorre pois temos que $g(r) > 1$ (Figura 8C).

Figura 8: Padrão espacial das sementes em relação às palmeiras reprodutivas de *Euterpe edulis* na parcela de 100 x 100m no PESH-Núcleo Santa Virgínia. **A:** Padrão de pontos das 455 sementes coletadas (sementes), e das 186 palmeiras reprodutivas (palmeiras). Cada ponto



vermelho representa uma semente dispersa, e cada triângulo azul representa uma palmeira, cada um de acordo com sua coordenada XY. **B:** Função L bivariada das sementes em relação às palmeiras reprodutivas. A linha contínua representa a função L observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 199 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função L teórica. O padrão espacial é considerado agregado, uma vez que a linha observada está acima da expectativa aleatória. **C:** Função de correlação de pares do padrão de pontos das sementes dispersadas de *Euterpe edulis* em relação às palmeiras reprodutivas. A linha contínua vermelha representa a função de correlação de pares observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 199 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função de correlação de pares teórica. O padrão espacial é considerado agregado em praticamente todas as distâncias de r , pois $g(r) > 1$.

Para comprovarmos a relação significativa entre a distribuição das sementes em relação aos adultos realizamos o teste de independência dos componentes, em que as palmeiras reprodutivas são mantidas paradas e o padrão das sementes é movido a partir de um deslocamento toroidal (199 simulações baseadas em deslocamento). Observamos uma relação positiva e significativa em raios pequenos de até aproximadamente 3 m (Figura 9), o que é condizente com a análise anterior que contrasta o padrão observado com modelo nulo de CAE (Figura 8C).

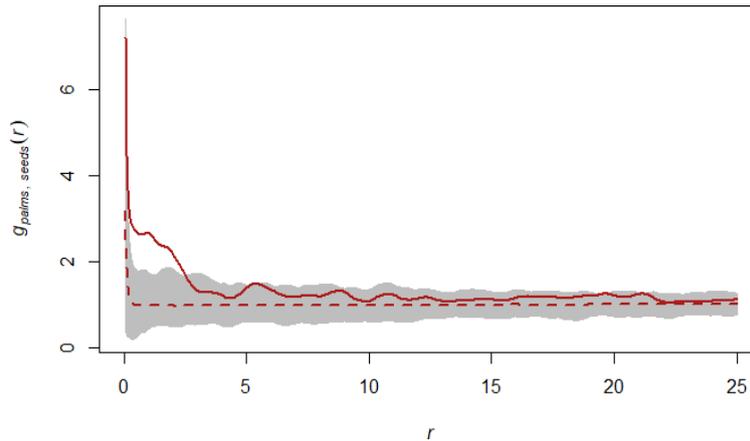


Figura 9: Análise de correlação de pares entre sementes e palmitos reprodutivos utilizando o modelo nulo baseado em deslocamentos toroidais para efetuar o teste de independência dos componentes. A linha contínua vermelha é a correlação de pares dos dados observados, bem como o envelope cinza é o intervalo de confiança de 95%, com base em 199 simulações. A linha tracejada vermelha indica $g(r)=1$. Consideramos que existe dependência entre os componentes, pois temos $g(r)>1$ para todos os valores de r . Porém, há uma correlação mais forte para $r \leq 3$ metros.

Uma vez que realizada a função L bivariada para todas as sementes, foram realizadas também uma análise bivariada das sementes coletadas em 2016 e das coletadas em 2019/2020 separadamente. Com estas análises separadas por ano de coleta obtivemos o mesmo padrão espacial de distribuição agregado tanto para o ano de 2016 quanto para 2019/2020, que foi observado quando realizada a função L bivariada para todas as sementes juntas (Material suplementar Figuras S4 e S5).

Padrão espacial em relação às árvores zoocóricas heterospecíficas

Quanto à riqueza observada destas árvores, encontramos 142 espécies distintas (Material suplementar Tabela S1), sendo que dentre elas são encontradas 115 espécies cujos frutos servem de alimento para aves (dentre outros animais), incluindo *Euterpe edulis* (Zipparro *et al.*, 2005). Os gêneros das árvores zoocóricas heterospecíficas mais abundantes (número de indivíduos) são: *Mollinedia* (N=113), *Calyptranthes* (66) *Ocotea* (66), *Myrcia* (59), *Marlierea* (54), *Alchornea* (53), *Eugenia* (45) e *Licania* (43). Dentre as espécies zoocóricas heterospecíficas, as espécies com maior abundância (número de indivíduos), além da *Euterpe edulis*, foram: *Myrcia spectabilis* (N=44), *Licania hoehnei* (43), *Calyptranthes lucida* (40), *Ocotea catharinensis* (39), *Bathysa australis* (35), *Mollinedia argyrogyna* (35) e *Alchornea triplinervia* (32).

Com isso, representamos o padrão de distribuição espacial das espécies zoocóricas cuja frutificação potencialmente se sobreporia ao de *Euterpe edulis* dentro da parcela de estudo (Figura 10A). A partir da análise de padrão de pontos bivariada da função L, das sementes coletadas em relação aos indivíduos zoocóricos heterospecíficos (Figura 10B), encontramos que o padrão espacial das sementes é aleatório em relação aos indivíduos zoocóricos heterospecíficos. Isso porque a curva da função observada se encontra dentro do envelope de confiança. A função de correlação de pares bivariada das sementes em relação às árvores zoocóricas heterospecíficas indica que o padrão espacial das sementes é próximo ao aleatório em todas as classes de distância, com exceção em distâncias muito curtas (aproximadamente 1m) e acima de 20m (Figura 10C).

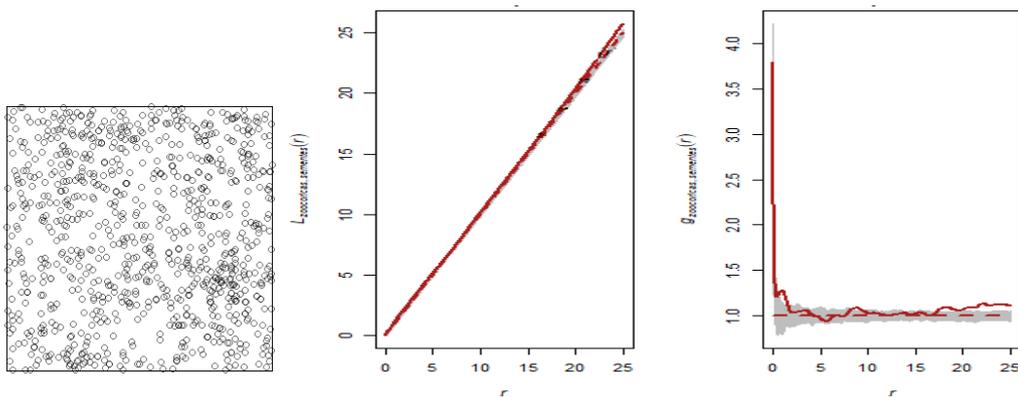


Figura 10: **A:** Padrão de pontos das árvores zoocóricas heterospecíficas presentes no lote de 100 x 100m no Parque Estadual da Serra do Mar - núcleo Santa Virgínia. Cada ponto representa um indivíduo de árvore com síndrome de dispersão zoocórica. **B:** Função L bivariada das sementes coletadas em relação às árvores zoocóricas heterospecíficas. A linha contínua preta representa a função L observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 199 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função L teórica. O padrão espacial é considerado aleatório, uma vez que a linha observada se encontra sempre dentro do intervalo de confiança, e por vezes, sobrepondo a linha de expectativa aleatória. **C:** Função de correlação de pares do padrão de pontos das sementes dispersadas de *Euterpe edulis* em relação às árvores zoocóricas heterospecíficas. A linha contínua vermelha representa a função de correlação de pares observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 199 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função de correlação de pares teórica. O padrão espacial observado é próximo ao aleatório em todas as classes de distância, com exceção em distâncias muito curtas (aproximadamente 1m) e acima de 20m.

Também foi realizado o teste de independência dos componentes (Figura 11), em que mantivemos as árvores zoocóricas heterospecíficas paradas, e utilizamos o modelo de deslocamento toroidal para deslocar as

sementes. Assim como na abordagem anterior, não encontramos relação significativa de associação espacial entre as sementes e árvores heterospecíficas.

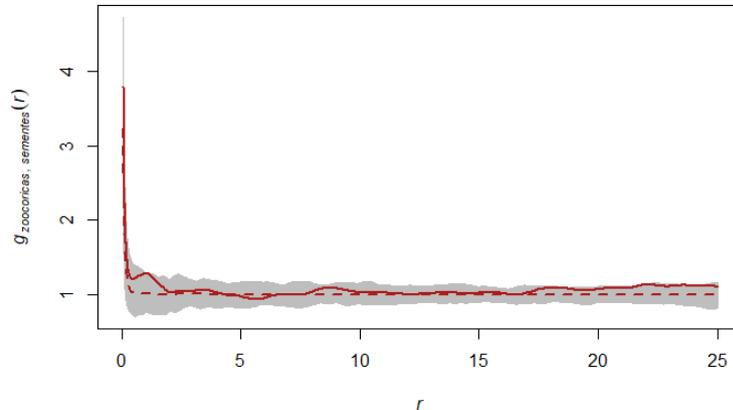


Figura 11: Análise de correlação de pares utilizando o modelo nulo de processo de pontos onde foi realizado o teste de independência dos componentes (sementes e árvores heterospecíficas zoocóricas). A linha contínua vermelha é a correlação de pares dos dados observados e o envelope cinza é o intervalo de confiança de 95%, com base em 199 simulações de um deslocamento toroidal. A linha tracejada vermelha indica $g(r)=1$. Consideramos, portanto, que não existe dependência entre as sementes e as árvores zoocóricas heterospecíficas.

Padrão espacial das sementes em relação à topografia:

Para caracterizar a distribuição das sementes totais em relação a topografia, plotamos as localizações das sementes sobre o mapa topográfico da parcela de 100m X 100m (Figura 12). Verificamos se a distribuição das sementes poderia estar distribuída de maneira não homogênea em função da covariável ambiental topografia. O modelo que considera heterogeneidade na intensidade de sementes ao longo da parcela foi mais explicativo do que o modelo homogêneo de distribuição de Poisson de pontos (TRV, $GL=1$, $Chi-sq= 24.49$, $p\text{-valor}<0.0001$), indicando que a inclinação do terreno tem um efeito significativo sobre a distribuição de sementes. Desta forma obtivemos que quanto mais baixo for a topografia do terreno, maior a intensidade do padrão de pontos (Figura 13B). Ainda assim, a função observada de correlação de pares não foi satisfatoriamente explicada pela topografia apenas, já que a curva observada não se sobrepôs ao envelope de processos não-homogêneos (Figura 13A).

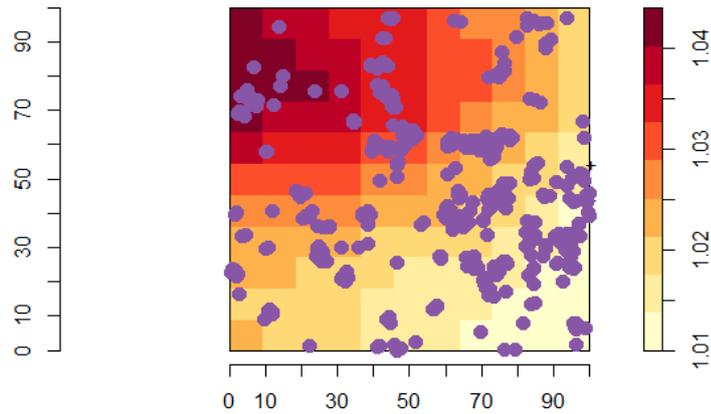


Figura 12: Padrão de pontos das 455 sementes coletadas, e a topografia no lote de 100 x 100m no Parque Estadual da Serra do Mar - núcleo Santa Virgínia. Cada ponto verde representa uma semente dispersa, e os níveis da topografia estão indicados desde o amarelo claro (parte mais baixa na parcela), até o vermelho escuro (região mais alta do lote).

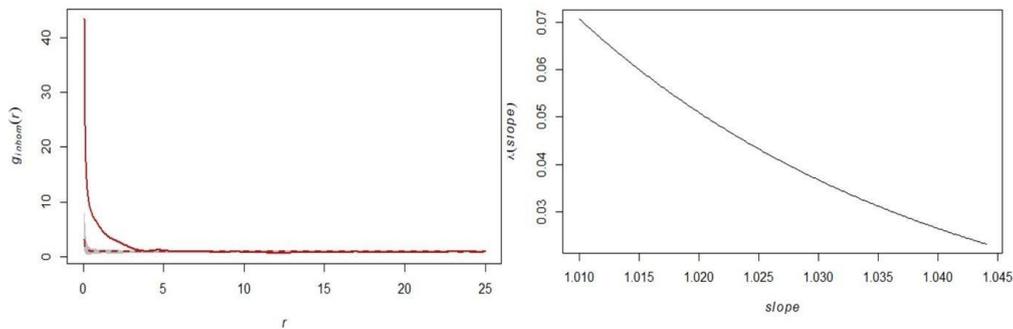


Figura 13: **A:** Gráfico da função de correlação de pares das sementes em relação à covariável topografia, com envelope gerado em função do modelo de Poisson não homogêneo. A linha contínua vermelha é a correlação de pares dos dados observados, bem como o envelope cinza é o intervalo de confiança de 95%, com base em 199 simulações. A linha tracejada vermelha indica $g(r)=1$. Consideramos que existe dependência entre os componentes, pois temos $g(r)>1$ para $r \leq 5$ metros. Porém, para $r > 5$, temos $g(r)=1$, indicando que não há dependência em relação à topografia. **B:** A função mostra o efeito da covariável (topografia) sobre a intensidade de pontos na parcela. Com isso podemos ver que para valores baixos de topografia obtemos uma maior intensidade de padrão de pontos (sementes), à medida que os valores da topografia vão aumentando, a intensidade de padrão de pontos diminui.

V. Discussão

Neste estudo usamos dados refinados de distribuição espacial de sementes recém- dispersas, indivíduos arbóreos e inclinação do terreno para inferir sobre os principais processos ecológicos geradores da configuração espacial da chuva de sementes de uma das espécies arbóreas mais abundantes da Mata Atlântica. A partir dos nossos resultados, corroboramos a primeira hipótese de que a chuva de sementes é agregada em torno de plantas coespecíficas frutificando e a nossa terceira hipótese de que terrenos com

altitude mais baixa influenciam positivamente a chuva de sementes. Já a segunda hipótese, em que a chuva de sementes seria associada espacialmente a plantas heteroespecíficas zoocóricas que frutificam no mesmo período que a espécie modelo, não foi corroborada, pois nossos resultados mostraram que o padrão espacial da chuva de sementes foi aleatório em relação às plantas heteroespecíficas zoocóricas.

A chuva de sementes é agregada em torno de plantas coespecíficas frutificando:

Corroboramos as duas expectativas contidas nessa hipótese. Primeiramente, a distribuição das sementes dispersas foi mais espacialmente agregada do que o esperado ao acaso. Tal cenário pode ocorrer pois a dispersão de sementes por animais tende a ser não aleatória, de forma que as sementes agreguem próximo a seus parentais (Vekemans & Hardy, 2004; Deckers *et al.*, 2007). A melhor representação da distribuição das sementes foi o modelo de agregação usando o método de Thomas, o qual mostrou que a dispersão se dá a partir de focos. Esses focos podem ser árvores adultas coespecíficas, como mostramos nos resultados (Figura 8) em que mostra a agregação das sementes em torno das palmeiras adultas reprodutivas, ou demais possíveis pontos de dispersão (poleiros, demais árvores, troncos ociosos) (Juenger & Simpson, 2012).

Segundo, embora as palmeiras reprodutivas tenham apresentado um padrão espacial mais próximo ao aleatório, as sementes estiveram espacialmente agregadas às coespecíficas frutificando. Isso pode ser devido ao fato das sementes serem dispersas próximas às coespecíficas pois estas agem como foco de dispersão, pois atraem muitos frugívoros. Tal situação corrobora alguns dos resultados obtidos por Carvalho *et al.*, 2021, no qual um dos resultados se dá pela ausência de sementes regurgitadas/defecadas em coletores que se encontravam a um raio de mais de 8 metros de distância de coespecíficas frutificando. No entanto, é importante ressaltar, que possivelmente a maioria das sementes dos sítios de deposição não são originárias das palmeiras vizinhas (até 8m), idicando que possivelmente há atração de frugívoros para locais com palmito, mas que não necessariamente as sementes próximas aos palmitos provenham destes mesmos (SOUZA M., 2020).

Este padrão de dispersão também foi observado para demais espécies vegetais, como em Deckers *et al.* (2007), onde os autores também observaram um padrão de dispersão de sementes não aleatório, bem como a proximidade das sementes com as adultas coespecíficas, da espécie *Prunus serotina*. Assim como também foi observado em Choo *et al.*, (2012), onde os autores estudaram a palmeira neotropical *Attalea phalerata*, e observaram que as sementes foram dispersas em distâncias próximas à planta mãe.

Com isso, podemos inferir que em áreas preservadas, como no PESM, o padrão espacial da espécie tende a ser mantido desde as sementes até os adultos. Como mostrado nos resultados, ambos possuem um padrão espacialmente agregado tanto entre si (sementes e adultos separadamente), como um em relação ao outro (sementes em relação aos adultos). Há uma pequena mudança no padrão espacial dos adultos quando aumentamos a distância para acima de 10 metros, momento em que passa a ser levemente aleatório, algo que não se vê na dispersão das sementes que permanece agregado. É natural haver um escasseamento demográfico com a progressão etária das plantas devido a processos como mortalidade, densidade ou distância dependente, e isso acaba diluindo a agregação inicial de sementes para adultos (Augsburger, 1983; Choo *et al.*, 2012). Assim como foi observado em Jacquemyn *et al.*, 2009, onde a partir da análise de padrão de pontos os autores também observaram que plântulas e adultos possuem um padrão agregado para a orquídea *Orchis masscula*.

A chuva de sementes é aleatória em torno de plantas heteroespecíficas zoocóricas:

Ao contrário do que havíamos corroborado na hipótese 2, o padrão espacial da chuva de sementes foi aleatório em torno das plantas heteroespecíficas zoocóricas. Uma possível razão é que a espécie mais abundante da parcela é *Euterpe edulis*, que possui uma alta produção de frutos e um longo período de frutificação, fazendo com que seus frutos sejam amplamente consumidos (Henderson *et al.*, 1995; Almeida-Neto *et al.*, 2008; Galetti *et al.*, 2013). Essa espécie deve, portanto, exercer uma influência mais forte sobre os frugívoros (Reis *et al.*, 2000; Carvalho *et al.*, 2020) do que outras espécies da comunidade arbórea. Podemos inferir que estas características

sejam os principais fatores determinando o forrageamento e a dispersão de sementes. Aliado a isso, as heterospecíficas compreendem 911 indivíduos na parcela, cada uma com suas propriedades intrínsecas que podem ou não atrair os frugívoros. Portanto, possivelmente o conjunto total de espécies pode não determinar o padrão das sementes de *E. edulis*. Porém, não podemos descartar que embora o conjunto total (das espécies zoocóricas heterospecíficas) não seja explicativo, pode haver alguma outra espécie (ou espécies), além do palmito juçara, que pode(m) ser importante(s) no padrão de dispersão das sementes do palmito, e isso poderia ser avaliado no futuro.

Outro fator que também pode ter contribuído para tal cenário de independência espacial pode ser devido ao fato da abundância e diversidade de espécies zoocóricas heterospecíficas serem bem grandes na parcela e com uma distribuição bastante homogênea (Figura 10A). Além disso, vale ressaltar que inferimos os dados de frutificação com base em dados secundários. Esperamos que, na realidade, menos indivíduos estivessem frutificando na época, até porque alguns indivíduos possivelmente são imaturos.

Terrenos com altitude mais baixa influenciam positivamente a chuva de sementes:

Corroboramos esta hipótese, já que encontramos uma maior quantidade de sementes recém-dispersas nas porções mais baixas do terreno (Figura 12) e com isso, podemos inferir que a topografia tenha influenciado a heterogeneidade espacial da chuva de sementes da *Euterpe edulis*, assim como já demonstrado para a vegetação em trabalhos como Svenning, 1999 e Shen Zehao *et al.* em 2014. Isso pode ocorrer, dentre outros fatores, pois as sementes podem ser carregadas pela chuva, pisoteio de animais, gravidade, movimento animal para terrenos mais baixos (menor altitude no terreno) (Redbo-Torstensson & Telenius, 1995; Rouw *et al.*, 2018), assim como a seleção de habitat que é influenciado pela configuração do terreno (Alderman & Hinsley, 2007; Potts *et al.*, 2014).

Este cenário de padrão de distribuição das sementes também foi observado por Shen Zehao *et al.* (2004) onde a densidade e a riqueza de espécies da chuva de sementes foram bastante variadas, mostrando uma tendência decrescente ao longo do gradiente vertical. Que pode ser justificada

pelas diferentes formas de inclinação do terreno, bem como a direção e a força do vento, que podem mover as sementes a favor da gravidade (Shen Zehao *et al.*, 2004). Podemos também inferir que existe um padrão de limitação de dispersão que, ao que os resultados indicam, é levemente alterado pela dispersão secundária, dependente da topografia (Hampe *et al.*, 2008).

A dispersão tendenciosa para terrenos mais baixos pode ser importante para o recrutamento da espécie dentro da floresta. Esta forma de dispersão pode favorecer o recrutamento da espécie de palmito, gerando um padrão mais heterogêneo da distribuição em estágios mais avançados (Svenning, 1999; Vormisto *et al.*, 2004). Como observado por Castilho *et al.* (2006), onde mostra o aumento de biomassa da palmeira em solos arenosos que se encontram principalmente em encostas baixas e terras baixas, na Floresta Amazônica. Acreditamos que a dispersão favorece o recrutamento de sementes; pois terrenos mais baixos tendem a concentrar uma maior fertilidade do solo e umidade/retenção de água no solo (Castilho *et al.*, 2006), o que pode ser importante para a *Euterpe edulis*.

VI. Considerações finais

Neste presente trabalho, analisamos e concluímos que as sementes dispersas são espacialmente agregadas e associadas às palmeiras adultas reprodutivas coespecíficas. Por outro lado, as sementes são espacialmente independentes das árvores heterospecíficas zoocóricas, indo ao contrário do que havíamos considerado na hipótese 2. Quando analisamos as sementes em relação à topografia do terreno, observamos que há sim uma correlação entre eles, indicando que há um acúmulo maior de sementes nas partes mais baixas do terreno. Embora a topografia tenha sido um fator significativo, ele não foi capaz de explicar totalmente a distribuição das sementes. Parece que a limitação da dispersão representada pelo *clustering* de Thomas foi mais explicativa, então concluímos que o padrão é resultando principalmente da dispersão limitada, mas também da dispersão heterogênea em função do relevo da parcela.

Concluímos que o padrão de dispersão que observamos representa o resultado de interações biodiversas, em seu melhor cenário. Sabemos que a

defaunação, por ocasionar a extinção de grandes animais e frugívoros, pode afetar a quantidade e padrão de dispersão de sementes (Bagchi et al., 2018). Assim como já foram diagnosticados casos de diminuição significativa nas distâncias de dispersão ao longo de um gradiente de defaunação bem como a perda qualitativa na dispersão de sementes (Pérez-Méndez *et al.*, 2015; Pérez-Méndez *et al.*, 2016). Sendo assim, é importante conhecer o sistema em um local preservado para entendermos o que estamos perdendo em ambientes fragmentados, que é o que mais sobrou da Mata Atlântica.

VII. Referências

ALDERMAN J., HINSLEY S.A. **Modelling the third dimension: Incorporating topography into the movement rules of an individual-based spatially explicit population model.** Journal Elsevier. *Ecological Complexity*, 4, 169-181. 2007.

ALMEIDA-NETO M., CAMPASSI F., GALETTI M., JORDANO P., OLIVEIRA-FILHO A. **Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic Forest: broad-scale patterns and macroecological correlates.** *Global Ecology and Biogeography*, 17, 503- 513. 2008.

AMARASEKARE P. **Diversity–stability relationships in multitrophic systems: an empirical exploration.** *Journal of Animal Ecology*, 72, 713-724. 2003.

AUGSPURGER C.K. **Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time.** *Oikos*, 189-196. 1983.

BADDELEY A. **Analysing spatial point patterns in R. CSIRO and University of Western Australia.** Version 4.1. 2010.

BAGCHI R., SWAMY V., LATORRE FARFAN J.P., TERBORGH J., VELA C.I.A., PITMAN N.C.A., SANCHEZ W.G. **Defaunation increases the spatial clustering of lowland Western Amazonian tree communities.** *Journal of Ecology*, 106(4), 1470– 1482. 2018.

BASCOMPTE J., JORDANO P. **Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567-593. 2007.

BATISTA J.L.F., VETORAZZI C., COUTO H.T.Z., VANINI A., SOUZA F.M., CAMPOS M., MARQUESINI M., GORESTEIN M., ROLIM S.G. **Levantamento do Estoque De Palmiteiro (*Euterpe edulis*) na Região do Vale do Ribeira.** Projeto Fundação Florestal/Ipef, Piracicaba, Esalq/Usp. 2000.

BECKSCHÄFER P., DOMINIK SEIDEL D., KLEINN C., JIANCHU XU. **On the exposure of hemispherical photographs in forests. iForest–Biogeosciences and Forestry.** 2013.

BLENDINGER P.G., LOISELLE B.A., BLAKE J.G. **Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon.** *Oecologia*, 158, 273–83. 2008.

CARLO T.A., MORALES J.M. **Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation.** 2008.

CARLO T.A., MORALES J.M. **Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased**

- seed dispersal.** *Ecology*, 97(7), 1819–1831. 2016.
- CARVALHO C.S., SOUZA M., CÔRTEZ M.C. **Rescuing intraspecific variation in human-impacted environments.** *J. Appl. Ecol.* 58, 350–359. 2020.
- CARVALHO, CS, GARCÍA, C, LUCAS, MS, JORDANO, P, CÔRTEZ, MC. **Extant fruiteating birds promote genetically diverse seed rain but disperse to fewer sites in defaunated tropical forests.** *J Ecol.* 109, 1055–1067. 2021.
- CARVALHO C.S., FORESTER B.R., MITRE S.K., ALVES R., IMPERATRIZ FONSECA V.L., RAMOS S.J., RESENDE-MOREIRA L.C, SIQUEIRA J.O., TREVELIN L.C., CALDEIRA C.F., GASTAUER M., JAFFÉ R. **Combining genotype, phenotype, and environmental data to delineate site-adjusted provenance strategies for ecological restoration.** *Molecular Ecology Resources.* 2021(B).
- CASTILHO C.V., MAGNUSSON W.E., ARAÚJO R.N.O., LUIZÃO R.C.C., LUIZÃO F.J., LIMA A.P., HIGUCHI N. **Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography.** *Elsevier. Forest Ecology and Management*, 234, 85–96. 2006.
- CASTRO E.R., GALETTI M., MORELLATO L.P.C. **Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil.** *Aust J Bot* 55, 725. 2007.
- Centro Nacional de Conservação da Flora, do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (<http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Euterpe%20edulis>)
- CHAZDON R.L. **Second Growth The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation.** 2014.
- CHOO J., JUENGER T.E., SIMPSON B.B. **Consequences of frugivore-mediated seed dispersal for the spatial and genetic structures of a neotropical palm.** *Molecular Ecology*, 21(4), 1019–1031. 2012.
- CÔRTEZ M.C., URIARTE M. **Integrating frugivory and animal movement: a review of the evidence and implications for scaling seed dispersal.** *Biol Rev Camb Philos Soc*, 88, 255-72. 2013.
- CRESTANI, A.C., MELLO M.A.R., CAZETTA E. **Interindividual variations in plant and fruit traits affect the structure of a plant-frugivore network.** *Acta Oecologia*, 95, 120-127. 2019.
- DECKERS, B. VERHEYEN, K., VANHELLEMONT, M., MADDENS E., MUYS B., HERMY M. **Impact of avian frugivores on dispersal and recruitment of the invasive *Prunus serotina* in an agricultural landscape.** *Biol Invasions*, 10, 717–727. 2007.

ERIKSSON O., & EHRLÉN J. **Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations.** *Oecologia*, 91(3), 360–364. 1992.

FAPESP Projeto Biota Gradiente (<http://peld-biotagradiente.net>)

FRASER S. **Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs.** Users Manual and Program Documentation, Version 2.0. 1999.

FRIEDEMANN P., CÔRTEZ M.C., CASTRO E.R., GALETTI M., JORDANO P., GUIMARÃES J.R.P. **The individual-based network structure of palm-seed dispersers is explained by rainforest gradient.** *Oikos*. (accepted).

FOSTER M.S. **Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit-trees.** *The Condor*, 92, 844–854. 1990.

GALETTI M., FERNANDEZ J.F. **Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic Forest: changes in industry structure and the illegal trade.** *Journal of Applied Ecology* 35, 294-301. 1998.

GALETTI M., PIZO M.A., MORELLATO L.P.C. **Diversity of functional traits of fleshy fruits in a species-rich Atlantic rain forest.** *Biota Neotropica* 11, 181-193. 2011.

GALETTI M., GUEVARA R., CÔRTEZ M.C., FADINI R., VON MATTER S., LEITE A.B., LABECCA F., RIBEIRO T., CARVALHO C.S., COLLEVATTI R.G., PIRES M.M., GUIMARÃES P.R., BRANCALION P.H., RIBEIRO M.C., JORDANO P. **Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size.** *Science* 340, 1086–1090. 2013.

GARCÍA C., JORDANO P., ARROYO J.M., GODOY J.A. **Maternal genetic correlations in the seed rain: effects of frugivore activity in heterogeneous landscapes.** *J Ecol* 97, 1424–35. 2009.

GARCÍA-CERVIGÓN A.I., ŻYWIEC M., DELIBES M., SUÁREZ-ESTEBAN A., PEREA R., FEDRIANI J.M. **Microsites of seed arrival: spatio-temporal variations in complex seed-disperser networks.** *Oikos*, 127(7), 1001–1013. 2018.

GONZALEZ-VARO J.P., LOPEZ-BAO J.V., GUITIAN J. **Functional diversity among seed dispersal kernels generated by carnivorous mammals.** *Journal of Animal Ecology* 82, 562–571. 2013.

GONZÁLEZ-VARO, J.P., ARROYO, J.M., JORDANO, P. **Who dispersed the seeds? The use of DNA barcoding in frugivory and seed dispersal studies.** *Methods Ecol Evol* 5, 806–814. 2014.

GUERRA T.J., DAYRELL R.L.C., ARRUDA A.J, DÁTILLO W., TEIXIDO A.L, MESSEDER J.V.S., SILVEIRA F.A.O. **Intraspecific**

variation in fruit-frugivore interactions: effects of fruiting neighborhood and consequences for seed dispersal. *Oecologia*, 185, 233-243. 2017.

HAMPE A., GARCÍA-CASTAÑO J.L., SCHUPP E.W., JORDANO P. **Spatio-temporal dynamics and local hotspots of initial recruitment in vertebrate-dispersed trees.** *Journal of Ecology*, 96, 668–678. 2008.

HENDERSON A., GALEANO G., BERNAL R. **Field Guide to the Palms of the Americas.** Princeton, Princeton University Press. 1995.

HENDERSON A. **The Genus *Euterpe* em Brazil.** *Sellowia*, 49-52, 1-22. 2000.

HOWE H.F. **Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications.** *Oecologia* (Berlin) 79, 417–426. 1989.

HURTT G.C., PACALA S.W. **The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants.** *Journal of Theoretical Biology* 176, 1–12. 1995.

JACQUEMYN H., WIEGAND T., VANDEPITTE K., BRYN R., ROLDÁN-RUIZ I., HONNAY O. **Multigenerational analysis of spatial structure in the terrestrial, food-deceptive orchid *Orchis mascula*.** *Journal of Ecology*, 97(2), 206–216. 2009.

JOLY C.A., ASSIS M.A., BERNACCI L.C., TAMASHIRO J.Y, CAMPOS M.C.R., GOMES J.A.M.A., LACERDA M.S., SANTOS F.A.M., PEDRONI F., PEREIRA L.S., PADGURSCHI M.C.G., PRATA E.M.B., RAMOS E., TORRES R.B., ROCHELLE A., MARTINS F.R, ALVES L.F., VIEIRA S.A., ARTINELLI L.A., CAMARGO P.B., AIDAR M.P.M., EISENLOHR P.V., SIMÕES E., VILLANI J.P., BELINELLO R. **Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil.** *Biota Neotrop.*, 12(1). 2012.

JORDANO P., GARCIA C., GODOY J., GARCIA-CASTANO J. **Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 3278-3282. 2007.

JORDANO P. **Fruits and frugivory.** 18-61. *Seeds, 3rd Edition: The Ecology of Regeneration in Plant Communities.* Editado por Robert S Gallagher. CAB International, Wallingford. 2014.

JORDANO P., & HERRERA C.M. **Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal.** 2(3), 230– 237. 2016.

KLEIN R.M. ***Euterpe edulis* Martius - observações ecológicas.** In: REITZ, R. (Ed.). *Palmeiras.Itajaí: Flora Ilustrada Catarinense*, 102-105. 1974.

LEITE A.B., BRANCALION P.H.S., GUEVARA R., GALETTI M. **Differential seed germination of a keystone palm (*Euterpe edulis*) dispersed by avian frugivores.** *Journal of Tropical Ecology* 28, 615-618. 2012.

MURRELL D.J., PURVES D.W., LAW R. **Uniting pattern and process in plant ecology.** *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16, 10. 2001.

NOBIS M., HUNZIKER U. **Automatic thresholding for hemispherical canopy- photographs based on edge detection.** 2005.

NODARI R.O., GUERRA M.P. **O palmito no sul do Brasil: Situação e perspectivas.** *Newsletters: Useful palms of Tropical America* 2, 9-10. 1986.

PADGURSCHI M.C.G., PEREIRA L.S., TAMASHIRO J.Y., JOLY C.A.. **Floristic composition and similarity between areas of Montane Atlantic Rainforest, São Paulo, Brazil.** *Biota Neotrop.*, 11, 2. 2011

PÉREZ-MÉNDEZ N., JORDANO P., GARCÍA C., VALIDO A. **The signatures of Anthropocene defaunation: cascading effects of the seed dispersal collapse.** *Scientific Reports*, 6(1), 24820. 2016.

PÉREZ-MÉNDEZ N., JORDANO P., VALIDO A. **Downsized mutualisms: Consequences of seed dispersers' body-size reduction for early plant recruitment.** *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(2), 151–159. 2015.

Plano de Gestão Ambiental do Núcleo Santa Virgínia/Natividade da Serra. Planos de Manejo das Unidades de Conservação, Fase 1. Secretaria do Meio Ambiente, Governo do Estado de São Paulo. 1998.

PLOTKIN, J. B., POTTS M. D., LESLIE N., MANOKARAN N., LAFRANKIE J.V., ASHTON P.S. **Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests.** *Journal of Theoretical Biology*, 207, 81–99. 2000.

POTTS J.R., MOKROSS K., STOUFFER P.C., LEWIS M.A. **Step selection techniques uncover the environmental predictors of space use patterns in flocks of Amazonian birds.** *Ecology and Evolution*, 4(24), 4578-4588. 2014.

QUEIROZ M.H. **Biologia do fruto, da semente e da germinação do palmito (*Euterpe Edulis* Mart.).** In: REIS MS; REIS A (eds). *Euterpe edulis* (Martius) (Palmito) Biologia: Conservação e Manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 39-59. 2000.

REDBO-TORSTENSSON P., TELENIUS A. **Primary and secondary seed dispersal by wind and water in *Spergularia salina*.** 18, 230-237. 1995.

REIS A. **Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius (Palmae) em uma floresta ombrófila densa montana da encosta atlântica em**

- Blumenau, SC.** Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 1995.
- REIS A., KAGEYAMA P.Y. Dispersão de sementes do palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius – Palmae).** Sellowin, 49-52, 60-92. 2000.
- REITZ R. Palmeiras. In: Flora ilustrada catarinense (R. Reitz, ed.).** Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. 1974.
- RODRÍGUEZ-PÉREZ J., WIEGAND T., SANTAMARIA L. Frugivore behaviour determines plant distribution: a spatially explicit analysis of a plant- disperser interaction.** *Ecography*, 35, 113–123. 2012.
- ROUWA A., RIBOLZI O., DOUILLET M., TJANTAHOSONG H. Weed seed dispersal via runoff water and eroded soil.** *Journal Elsevier. Agriculture, Ecosystems and Environment*, 256, 488-502. 2018.
- SOUZA M. Limitação da dispersão de sementes e suas consequências genéticas em remanescentes da Mata Atlântica.** Dissertação de Mestrado em Ecologia e Biodiversidade – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (Unesp). Rio Claro. 2020.
- SCHUPP EW. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals.** *Vegetation* 107/108, 15-29. 1993.
- SCHUPP EW., MILLERON T., RUSSO S.E. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests.** 19–33 in D. J. Levey, W.R. Silva, M. Galetti, eds. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford. 2002.
- SHEN ZEHAO, LU NAN, ZHAO JUN. The topographic pattern of seed rain of a mountain mixed evergreen and deciduous forest community.** *Acta Ecologica Sinica*. 24(9),1981-1987. 2004.
- SVENNING J.C. Microhabitat specialization in a species rich palm community in Amazonian Ecuador.** *Journal Ecology*, 87, 55-65. 1999.
- TABARELLI M., MANTOVANI W.A. Regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil).** *Revista Brasileira de Biologia*, 59, 2, 239-250. 1999.
- TEAM R.D.C. R: a language and environment for statistical computing.** *Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. 2011.
- TERBORGH J., PITMAN N., SILMAN M., SCHICHTER H., NÚÑEZ P. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation.** Maintenance of Tree Diversity in Tropical Forests. 2002.
- TRAVESET A. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review.** *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1/2, 151-190. 1998.

TROLLIET F., FORGET P.M., DOUCET J.L., GILLET J.F., HAMBUECKERS A. **Frugivorous birds influence the spatial organization of tropical forests through the generation of seedling recruitment foci under zoochoric trees.** *Acta Oecologica*, 85, 69-76. 2017.

VALVERDE J., CARVALHO C.S., JORDANO P., GALETTI M. **Large herbivores regulate the spatial recruitment of a hyperdominant Neotropical palm.** *Biotropica*. 2020.

VANDER WALL S.B., KUHN K.M., BECK M.J. **Seed removal, seed predation, and secondary dispersal.** *Ecology. Ecological Society of America*, 86, 801- 806. 2005.

VEKEMANS X., HARDY O.J. **New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations.** *Molecular Ecology*. 2004.

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

WENNY D.G. & LEVEY D.J. **Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(11), 6204–6207. 1998.

WIEGAND T., MOLONEY K.A. **Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology.** 2004.

WIEGAND T., MARTÍNEZ I., HUTH A. **Recruitment in Tropical Tree Species: Revealing Complex Spatial Patterns.** *The american naturalist*, 174, 4. 2009.

ZIPPARRO V.B., GUILHERME F.A.G., ALMEIDA-SCABBIA R.J., MORELLATO L.P.C. **Levantamento florístico de floresta atlântica no sul do estado de São Paulo, Parque Estadual Intervales, Base Saibadela.** *Biota Neotropica*, 5, 1. 2005.

VIII. Material suplementar

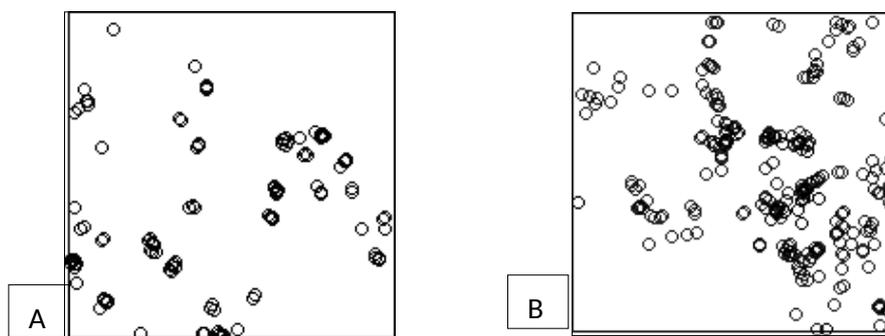


Figura S1: A: Padrão de pontos das 209 sementes coletadas em 2016, no lote de 100 x 100m no Núcleo Santa Virgínia -PESM. Cada ponto representa uma semente dispersa de acordo com sua coordenada XY. B: Padrão de pontos das 428 sementes coletadas em 2019/2020, no lote de 100 x 100m no Núcleo Santa Virgínia -PESM. Cada ponto representa uma semente dispersa de acordo com sua coordenada XY.

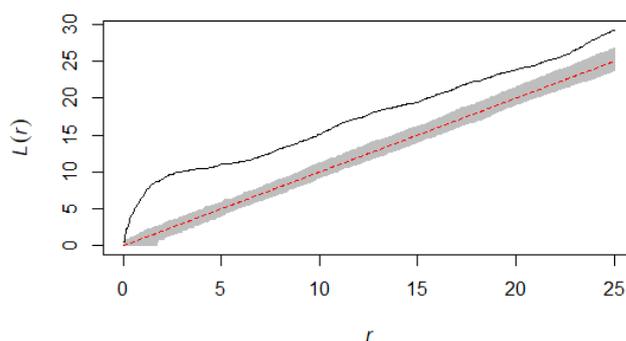


Figura S2: Função L do padrão de pontos das sementes de *Euterpe edulis*, coletadas em 2016, em uma parcela de 100 x 100 m no Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Santa Virgínia, Brasil. A linha contínua preta representa a função L observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 999 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função L teórica. O padrão espacial é considerado agregado uma vez que a linha observada está acima da expectativa aleatória.

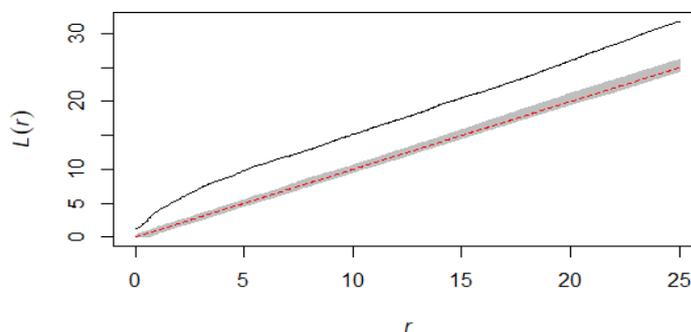


Figura S3: Função L do padrão de pontos das sementes de *Euterpe edulis*, coletadas em 2019/2020, em uma parcela de 100 x 100 m no Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Santa Virgínia, Brasil. A linha contínua preta representa a função L observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 999 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função L teórica. O padrão espacial é considerado agregado uma

vez que a linha observada está acima da expectativa aleatória.

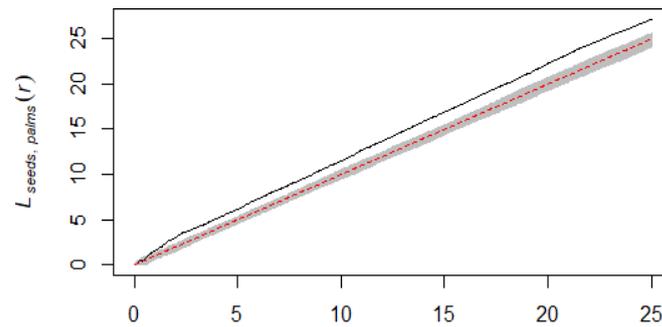


Figura S4: Função L bivariada das sementes coletadas em 2016, em relação às palmeiras reprodutivas. A linha contínua preta representa a função L observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 999 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função K-Ripley teórica. O padrão espacial das sementes em relação às palmeiras é considerado agregado, uma vez que a linha observada está acima da expectativa aleatória.

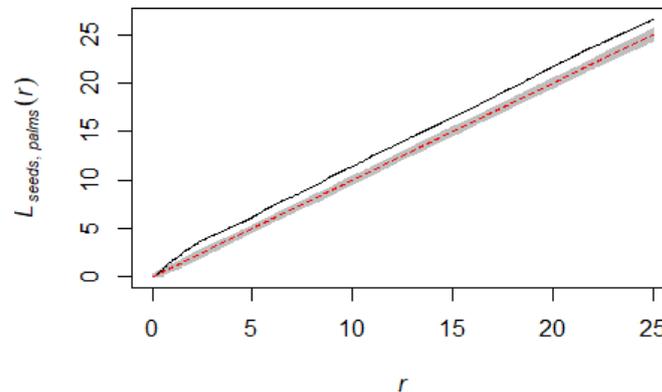


Figura S5: Função L bivariada das sementes coletadas em 2019 e 2020, em relação às palmeiras reprodutivas. A linha contínua preta representa a função L observada. A linha tracejada vermelha mostra a realização média de um padrão de ponto aleatório com base em 999 simulações de localizações espaciais de pontos. O envelope cinza é o intervalo de confiança de 95% para a função K-Ripley teórica. O padrão espacial das sementes em relação às palmeiras é considerado agregado, uma vez que a linha observada está acima da expectativa aleatória.

Tabela S1: Lista das espécies arbóreas que são encontradas no Núcleo Santa Virgínia, na parcela N (Plano de Gestão Ambiental do Núcleo Santa Virgínia/Natividade da Serra, 1998; Zipparro *et al.*, 2005).

Família	Gênero	Espécie
Annonaceae	<i>Annona</i>	<i>dolabripetala</i> Raddi
Annonaceae	<i>Guatteria</i>	<i>australis</i> A.St.-Hil.
Araliaceae	<i>Schefflera</i>	<i>calva</i> (Cham.) Frodin & Fiaschi
Araliaceae	<i>Schefflera</i>	<i>angustissima</i> (Marchal) Frodin

Asteraceae	<i>Piptocarpha</i>	<i>macropoda</i> (DC.) Baker subsp. <i>macropoda</i>
Asteraceae	<i>Vernonanthura</i>	<i>discolor</i> (Spreng.) H.Rob.
Asteraceae	<i>Vernonanthura</i>	<i>petiolaris</i> (DC.) H.Rob.
Asteraceae	<i>Vernonanthura</i>	<i>puberula</i> (Less.) H.Rob.
Bignoniaceae	<i>Jacaranda</i>	<i>montana</i> Morawetz
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>sellowiana</i> Cham.
Canellaceae	<i>Cinnamodendron</i>	<i>dinisii</i> Schwacke
Cardiopteridaceae	<i>Citronella</i>	<i>paniculata</i> (Mart.) R.A.Howard
Celastraceae	<i>Maytenus</i>	<i>gonoclada</i> Mart.
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum</i>	<i>brasiliense</i> Mart. ex Miq.
Chrysobalanaceae	<i>Licania</i>	<i>hoehnei</i> Pilg.
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i>	<i>hebeclada</i> Moric. ex DC.
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i>	<i>atrovirens</i> (Langsd. & Fisch.) Domin
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i>	<i>delgadii</i> Sternb.
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i>	<i>dichromatolepis</i> (Fée) Domin
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i>	<i>phalerata</i> Mart.
Cyatheaceae	<i>Alsophila</i>	<i>setosa</i> Kaulf.
Cyatheaceae	<i>Alsophila</i>	<i>sternbergii</i> (Sternb.) D.S.Conant
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i>	<i>atrovirens</i> (Langsd. & Fisch.) Domin
Dichapetalaceae	<i>Stephanopodium</i>	<i>estrellense</i> Baill.
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea</i>	<i>hirsuta</i> (Schott) Planch. ex Benth.
Euphorbiaceae	<i>Alchornea</i>	<i>triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.

Euphorbiaceae	<i>Alchornea</i>	<i>glandulosa</i> Poepp. & Endl.
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>echioides</i> Baill.
Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>lanceifolia</i> Benth.
Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>sessilis</i> (Vell.) Mart.
Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>marginata</i> Willd.
Fabaceae	<i>Machaerium</i>	<i>brasiliense</i> Vogel
Fabaceae	<i>Machaerium</i>	<i>scleroxylon</i> Tul.
Fabaceae	<i>Senna</i>	<i>macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby
Fabaceae	<i>Swartzia</i>	<i>sp.</i>
Fabaceae	<i>Pterocarpus</i>	<i>rohrii</i> Vahl
Humiriaceae	<i>Vantanea</i>	<i>compacta</i> (Schnizl.) Cuatrec.
Lauraceae	<i>Aniba</i>	<i>Viridis</i> Mez
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>	<i>glaziovii</i> (Mez) Kosterm.
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>	<i>triplinerve</i> (Ruiz & Pav.) Kosterm.
Lauraceae	<i>Cryptocarya</i>	<i>saligna</i> Mez
Lauraceae	<i>Cryptocarya</i>	<i>mandioccana</i> Meisn.
Lauraceae	<i>Licaria</i>	<i>armeniaca</i> (Nees) Kosterm.
Lauraceae	<i>Nectandra</i>	<i>membranacea</i> (Sw.) Griseb.
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>brachybotrya</i> (Meisn.) Mez
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>catharinensis</i> Mez
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>daphnifolia</i> (Meisn.) Mez
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>dispersa</i> (Nees & Mart.) Mez
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>glaziovii</i> Mez

Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>puberula</i> (Rich.) Nees
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>silvestris</i> Vattimo-Gil
Lauraceae		<i>sp. 1_N</i>
Lauraceae		<i>sp. 2_N</i>
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>atlantica</i> Caddah & R.Goldenb.
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>cabucu</i> Hoehne
Melastomataceae	<i>Miconia</i>	<i>valtheri</i> Naudin
Melastomataceae	<i>Mouriri</i>	<i>chamissoana</i> Cogn.
Melastomataceae	<i>Tibouchina</i>	<i>pulchra</i> Cogn.
Melastomataceae		<i>sp.</i>
Meliaceae	<i>Cedrela</i>	<i>odorata</i> L.
Meliaceae	<i>Cabrlea</i>	<i>canjerana</i> (Vell.) Mart.
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>macrophylla</i> Vahl
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>kuthiana</i> A.Juss.
Meliaceae	<i>Trichilia</i>	<i>silvatica</i> C.DC.
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>argyrogyna</i> Perkins
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>elegans</i> Tul.
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>engleriana</i> Perkins
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>glabra</i> (Spreng.) Perkins
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>ovata</i> Ruiz & Pav.
Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	<i>schottiana</i> (Spreng.) Perkins
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>sp.</i>
Myrtaceae	<i>Calyptanthes</i>	<i>lucida</i> Mart. ex DC.

Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>strigipes</i> O.Berg
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>rufa</i> O.Berg
Myrtaceae	<i>Calyptranthes</i>	<i>pileata</i> D.Legrand
Myrtaceae	<i>Campomanesia</i>	<i>guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>cerasiflora</i> Miq.
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>expansa</i> Spring ex Mart.
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>multicostata</i> D.Legrand
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>pisiformis</i> Cambess.
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>prasina</i> O.Berg
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>pruinosa</i> D.Legrand
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>subavenia</i> O.Berg
Myrtaceae	<i>Marlierea</i>	<i>obscura</i> O.Berg
Myrtaceae	<i>Marlierea</i>	<i>racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.
Myrtaceae	<i>Marlierea</i>	<i>suaveolens</i> Cambess.
Myrtaceae	<i>Marlierea</i>	<i>sylvatica</i> (O.Berg) Kiaersk.
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>strigipes</i> Mart.
Myrtaceae	<i>Myrceugenia</i>	<i>myrcioides</i> (Cambess.) O.Berg
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>amazonica</i> DC.
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>spectabilis</i> DC.
Myrtaceae	<i>Myrcia</i>	<i>splendens</i> (Sw.) DC.
Myrtaceae	<i>Myrciaria</i>	<i>floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg
Nyctaginaceae	<i>Guapira</i>	<i>nitida</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell
Nyctaginaceae	<i>Guapira</i>	<i>opposita</i> (Vell.) Reitz var. <i>opposita</i>

Olacaceae	<i>Heisteria</i>	<i>silvianii</i> Schwacke
Opiliaceae	<i>Agonandra</i>	<i>excelsa</i> Griseb.
Piperaceae	<i>Piper</i>	<i>cernuum</i> Vell.
Phyllanthaceae	<i>Hieronyma</i>	<i>alchorneoides</i> Allemão
Primulaceae	<i>Rapanea</i>	<i>hermogenesii</i> Jung-Mend. & Bernacci
Primulaceae	<i>Myrsine</i>	<i>gardneriana</i> A.DC.
Primulaceae	<i>Myrsine</i>	<i>hermogenesii</i> (Jung-Mend. & Bernacci) M.F.Freitas & Kin.-Gouv.
Proteaceae	<i>Euplassa</i>	<i>hoehnei</i> Sleumer
Quiinaceae	<i>Quiina</i>	<i>glaziovii</i> Engl.
Rubiaceae	<i>Bathysa</i>	<i>australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.
Rubiaceae	<i>Chomelia</i>	<i>pedunculosa</i> Benth.
Rubiaceae	<i>Rudgea</i>	<i>jasminoides</i>
Rubiaceae	<i>Posoqueria</i>	<i>latifolia</i> (Rudge) Schult.
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>brachypoda</i> (Müll.Arg.) Britton
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>longipes</i> Müll.Arg.
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>nemorosa</i> Gardner
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>suterella</i> Müll.Arg.
Rubiaceae	<i>Psychotria</i>	<i>vellosiana</i> Benth.
Rutaceae		<i>sp.</i>
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>sp.</i>
Sabiaceae	<i>Meliosma</i>	<i>sellowii</i> Urb.
Salicaceae	<i>Casearia</i>	<i>paranaensis</i> Sleumer
Salicaceae	<i>Casearia</i>	<i>sylvestris</i> Sw.

Salicaceae	<i>Casearia</i>	<i>obliqua</i> Spreng.
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>furfuracea</i> Radlk.
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>vernalis</i> Cambess.
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>Oblongifolia</i> Mart.
Sapindaceae	<i>Matayba</i>	<i>guianensis</i> Aubl.
Sapotaceae	<i>Ecclinusa</i>	<i>ramiflora</i> Mart.
Sapotaceae	<i>Micropholis</i>	<i>gardneriana</i> (A.DC.) Pierre
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>tomentosum</i> Allemão
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>inornatum</i> Mart.
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>viride</i> Mart. & Eichler
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>cinnamomeum</i> Sendtn.
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>pseudoquina</i> A.St.-Hil.
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>swartzianum</i> Roem. & Schult.
Solanaceae	<i>Aureliana</i>	<i>fasciculata</i> (Vell.) Sendtn.
Solanaceae	<i>Solanum</i>	<i>vellozianum</i> Dunal
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis</i>	<i>racemosa</i> Griseb.
Urticaceae	<i>Cecropia</i>	<i>glaziovii</i> Snethl.
Urticaceae	<i>Coussapoa</i>	<i>microcarpa</i> (Schott) Rizzini

Script 1:

```
require(spatstat)
```

Upload seeds

```
coordinates<-read.table("coord.txt",head=T,sep="\t")
head(coordinates)

class(coordinates)

plot(coordinates)
```

Create ppp object (point pattern)

```
pppseeds<-ppp(coordinates$x,coordinates$y,window=owin(c(0,100),c(0,100))) #
tem algumas sementes com localização fora da parcela de 100 x 100 e
sementes com coordenadas duplicadas (essas são eliminadas da análise)
plot(pppseeds)
```

Upload adult palms

```
palm<-read.table("trees.txt",head=T,sep="\t")
head(palm)

class(palm)

plot(palm)
```

Create ppp

```
ppppalm<-ppp(palm$X,palm$Y,window=owin(c(0,100),c(0,100)))

plot(ppppalm)
```

Upload and process covariates:

Covariate 1: topography

```
topo<-read.table("topografia.txt",sep="\t",head=T,dec=",")
head(topo)

mtopo<-as.matrix(topo[,-1])
topografia<-as.im(mtopo,W=owin(c(0,100),c(0,100)))
```

Plot topography

```
require(RColorBrewer)
```

```
plot(topografia,col=brewer.pal(100,name="YlOrRd"),main="Topography")# pode
escolher a paleta
```

```
axis(1,at=seq(0,100,by=10),labels=seq(0,100,by=10))
axis(2,at=seq(0,100,by=10),labels=seq(0,100,by=10))
```

```
plot(pppseeds,add=T,cols="#116767",chars=16,cex=1.5, main="") # add seeds
SEEDS
```

Evaluate aggregation levels using different statistics Null model 1 = Complete Spatial Randomness (CSR)

```
par(mfrow=c(1,3)) # to plot all tree graphs in a single figure
plot(envelope(pppseeds,Kest, nsim=99),main="K function for
seeds",lwd=2,col="#AC1D1D",legendargs=c(bty="n"))
```

```
plot(envelope(pppseeds,Lest, nsim=99),main="L function for
seeds",lwd=2,col="#AC1D1D",legendargs=c(bty="n"))
```

```
plot(envelope(pppseeds,pcf, nsim=99),main="PCF for
seeds",lwd=2,col="#AC1D1D",legendargs=c(bty="n"))
```

Null model 2 = Inhomogeneous point process model

Check if there is an Inhomogeneous pattern:

```
plot(envelope(pppseeds,pcfinhom, nsim=39),main="PCF for
seeds",lwd=2,col="#AC1D1D",legendargs=c(bty="n")) # observed pattern still
more aggregated than simulations based on inhomogeneity
```

Fitting inhomogeneous model based on covariates

```
mtopo<-ppm(pppseeds, ~slope, covariates = list(slope = topografia))
mtopo
```

Plot PCF with envelope based on fit

```
plot(envelope(mtopo,pcfinhom,nsim=39),main="PCF for
seeds",lwd=2,col="#AC1D1D",legendargs=c(bty="n"))
```

Plot fitted

```
plot(effectfun(mtopo, "slope")) # negative effect between slope and point
intensity
```

```
fitnull <- update(mtopo, ~1)
anova(fitnull, mtopo, test = "Chi")
```

```
## Analysis of Deviance Table
##
## Model 1: ~1 Poisson
```

```
## Model 2: ~slope Poisson
## Npar Df Deviance Pr(>Chi)
## 1 1
## 2 2 1 24.493 7.46e-07 ***
## ---
## Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

Null model 3 = Homogeneous clustering model (with Thomas method)

```
fit<-kppm(pppseeds,~1,"Thomas",statistic="pcf") # 1 indicates homogeneous
```

```
## Warning: Some values of the empirical function 'pcf' were infinite, NA
or NaN.
## Range of r values was reset to [0.048828125, 25]
```

```
fit
```

```
## Stationary cluster point process model
## Fitted to point pattern dataset 'pppseeds'
## Fitted by minimum contrast
## Summary statistic: pair correlation function
##
## Uniform intensity: 0.0429
##
## Cluster model: Thomas process
## Fitted cluster parameters:
## kappa scale
## 0.007015426 1.051962652
## Mean cluster size: 6.115096 points
```

```
plot(fit)
```

Plot fit with envelope

```
plot(envelope(fitIC,"pcf",nsim=39),main="PCF for
seeds",lwd=2,col="#AC1D1D",legendargs=c(bty="n"))
```

Marked point pattern

Marks are i=palms, j= seeds.

First we superimpose the separate patterns to create a single, marked point pattern

```
pppbiv<-superimpose(seeds=pppseeds,palms=ppppalm)
```

```
plot(pppbiv,cols=c(rgb(17,103,103,max=255,alpha=230),rgb(118,38,100,max=255
,alpha=200)),chars=c(19,19),cex=1.2,main="")
```

```
plot(envelope(pppbiv,Lcross,nsim=999,i="seeds",j="palms"))
```

pair correlation function seeds x palms

```
p <- pfcross(pppbiv, stoyan = 0.1) # coloquei o stoyan = 0.1 para visualizar melhor as nuances das curvas plot(p)
```

```
plot(Lcross ( pppbiv, from="palms" , to="seeds" ))
```

Evaluate aggregation levels using different statistics

Null model 1 = Complete Spatial Randomness (CSR)

```
par(mfrow=c(1,3)) # to plot all tree graphs in a single figure
plot(envelope(pppbiv, Kcross, from="palms" , to="seeds", nsim=99), main="K
function from palm to seeds", lwd=2, col="#AC1D1D", legendargs=c(bty="n"))

plot(envelope(pppbiv, Lcross, from="palms" , to="seeds", nsim=99), main="L
function from palm to seeds", lwd=2, col="#AC1D1D", legendargs=c(bty="n"))

plot(envelope(pppbiv, pfcross, i="palms" , j="seeds", nsim=99), main="PCF
from palm to seeds", lwd=2, col="#AC1D1D", legendargs=c(bty="n"))
```

To remove mfrow plot setting

```
dev.off() #para desabilitar painel de mfrow
```

Mark correlation function

```
plot(markcorr(pppbiv)) # shows a positive correlation between palms and
seeds (stronger up to 5m)
```

Null model 2 = Test of independence of components. Palms are kept still and seeds are shifted using a toroidal-shift model

```
E <- envelope(pppbiv, pfcross, nsim = 39, i = "palms" , j = "seeds",
simulate = expression(rshift(pppbiv, which="seeds", edge="torus")))

plot(E, main = "Test of independent
components", lwd=2, col="#AC1D1D", legendargs=c(bty="n"))
```

Null model 3 = Inhomogeneous mark pattern

```
plot(pfcross.inhom(pppbiv, "palms", "seeds"))

plot(envelope(pppbiv, pfcross.inhom, nsim = 99, i = "palms", j
="seeds"), lwd=2, col="#AC1D1D", legendargs=c(bty="n"))
```

Null model 4 = Inhomogeneous Poisson marked pattern with covariates Significance meaning that marks have different intensities that also vary differently with slope

```
ppm(pppbiv, ~marks*slope, covariates=list(slope=topografia))

## Nonstationary multitype Poisson process
##
```

```
## Possible marks: 'seeds' and 'palms'  
##  
## Log intensity: ~marks * slope  
##  
## Fitted trend coefficients:  
## (Intercept) markspalms slope markspalms:slope  
## 26.23480 -39.94105 -28.70019 38.67372  
##  
## Estimate S.E. CI95.lo CI95.hi Ztest Zval  
## (Intercept) 26.23480 5.906544 14.65818 37.81141 *** 4.441649  
## markspalms -39.94105 8.747265 -57.08537 -22.79672 *** -4.566118  
## slope -28.70019 5.774897 -40.01877 -17.38160 *** -4.969818  
## markspalms:slope 38.67372 8.538866 21.93785 55.40959 *** 4.529139
```