



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



ÉRICA RIEVRS BORGES

**VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DA COMUNIDADE
ARBÓREA DE UM FRAGMENTO DE FLORESTA
SEMIDECÍDUA E SUAS RELAÇÕES COM VARIÁVEIS
AMBIENTAIS, ESTRUTURAIS E ECOLÓGICAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

**Área de Concentração Fisiologia Vegetal e Ecologia/
Estrutura e Dinâmica de Comunidades Vegetais**

BELO HORIZONTE – MG

2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



ÉRICA RIEVRS BORGES

**VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DA COMUNIDADE
ARBÓREA DE UM FRAGMENTO DE FLORESTA
SEMIDECÍDUA E SUAS RELAÇÕES COM VARIÁVEIS
AMBIENTAIS, ESTRUTURAIS E ECOLÓGICAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de Concentração Fisiologia Vegetal e Ecologia/Estrutura e Dinâmica de Comunidades Vegetais

**Orientador: Prof. Dr. Ary Oliveira Teixeira de Oliveira-Filho
Universidade Federal de Minas Gerais**

**Coorientador: Dr. Marcelo Leandro Bueno
Universidade Federal de Minas Gerais**

BELO HORIZONTE – MG

2015

043

Borges, Érica Rievers.

Variação espaço-temporal da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua e suas relações com variáveis ambientais, estruturais e ecológicas [manuscrito] / Érica Rievers Borges. – 2015.

57 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Ary Oliveira Teixeira de Oliveira-Filho. Co-orientador: Marcelo Leandro Bueno.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Botânica.

1. Fragmentação florestal. 2. Comunidades vegetais – Dinâmica - Teses. 3. Análise de variância – Teses. 4. Heterogeneidade ambiental. 5. Histórico de distúrbios. 6. Biologia vegetal – Teses. I. Oliveira-Filho, Ary Teixeira de. II. Bueno, Marcelo Leandro. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Departamento de Botânica. IV. Título.

CDU: 581

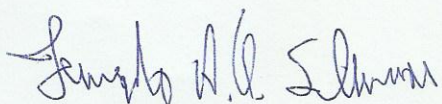
Dissertação defendida e aprovada, em 07 de agosto de 2015, pela
banca examinadora constituída pelos professores:



Dr. Marcelo Leandro Bueno – UFMG



Dr. Yule Roberta Ferreira Nunes - Universidade Estadual de Montes
Claros



Dr. Fernando Augusto de Oliveira e Silveira – UFMG

“Que a importância de uma coisa não se mede com fita métrica nem com balanças nem barômetros etc. Que a importância de uma coisa há que ser medida pelo encantamento que a coisa produza em nós.”

(Manoel de Barros)

Agradecimentos

Aos meus pais, pelo apoio, educação e amor, que me permitiram chegar onde estou.

Ao meu orientador, Ary, pela inspiração pessoal e profissional, por ter me acolhido e me recebido tão bem mesmo aos 45' do segundo tempo, pela confiança, paciência e pelos conhecimentos transmitidos e construídos.

Ao meu coorientador, Marcelo, pela paciência e essencial suporte na parte estatística, pelas sugestões e correções que tanto enriqueceram a dissertação. Agradeço pelas extensas conversas e pela insistência em desvendar os mistérios nos scripts do R.

A todos meus amigos e familiares pela torcida, e por compreenderem minhas ausências. Por me alegrarem e me incentivarem por mais que muitas vezes não me compreendessem.

Às minhas amigas Belle, Bruna, Camila e Bu, pelo companheirismo e pela certeza de que é pra vida toda.

Às minhas amigas Fernanda, Gabi e Heide, pela parceria e bons momentos, que tanto me ajudaram a manter a sanidade em meio à loucura que é essa tal de Pós-graduação.

Aos professores Marco Aurélio Fontes e Rubens Santos, da Universidade Federal de Lavras, que me cederam os dados da Mata da Lagoa, e ao professor Paulo Garcia da IF Sul de Minas por ser sido tão solícito com minhas dúvidas sobre o banco de dados;

À Leila Meyer pela ajuda estatística e à Mariana Piacesi por disponibilizar as ferramentas básicas para a análise dos dados de dinâmica.

Ao professor Warley Carvalho por ter ido a campo comigo e pela ajuda na interpretação dos resultados.

À turma do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPG-BV) e do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre (PG-ECMVS) da UFMG, pelos momentos de alegria e descontração;

Ao Leandro, Pedro e Vanessa por terem me ajudado nos trabalhos de campo do projeto anterior e por outras ajudas no projeto final;

Ao PPG-BV da UFMG, por todas as oportunidades; e aos professores pelas disciplinas ministradas, discussões e aprendizados. Aos coordenadores e secretárias pelo suporte nas questões administrativas;

À UFMG por ter sido minha segunda casa por tantos anos;

À CAPES, pela bolsa concedida;

Aos membros da banca, pelo interesse e disposição em participar da defesa.

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
INTRODUÇÃO GERAL	9
REFERÊNCIAS.....	11
INTRODUÇÃO.....	14
MATERIAL E MÉTODOS.....	16
Área de estudo	16
Histórico de amostragem do componente arbóreo.....	17
Obtenção das variáveis abióticas e bióticas	18
RESULTADOS	23
DISCUSSÃO.....	38
CONSIDERAÇÕES FINAIS	43
REFERÊNCIAS.....	44

RESUMO

O presente estudo analisou a dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de 4,0 ha de floresta estacional semidecídua (conhecida como Mata da Lagoa) em Lavras, MG, Brasil, baseada nos inventários realizados em 2005 e 2011 em 29 parcelas de 20 m x 20 m. Os principais objetivos foram compreender a variação espacial e temporal da estrutura e composição da comunidade e verificar a existência de correlações com variáveis ambientais, estruturais e ecológicas. O fragmento se encontra na fase de degradação do ciclo silvigenético, caracterizada pela redução em densidade e área basal como resultado das taxas de mortalidade ($4,65\% \cdot \text{ano}^{-1}$) superiores às de recrutamento ($3,10\% \cdot \text{ano}^{-1}$) e das taxas de perda ($2,94\% \cdot \text{ano}^{-1}$) em área basal superiores às taxas de ganho ($2,40\% \cdot \text{ano}^{-1}$). Esse processo, entretanto, se mostrou espacialmente heterogêneo entre os solos, com as parcelas no Nitossolo apresentando taxas de ganho ($2,85\% \cdot \text{ano}^{-1}$) superiores às taxas de perda ($2,72\% \cdot \text{ano}^{-1}$). Tal fato se explica provavelmente pelas diferenças de fertilidade do solo e por esse setor da floresta ter sido menos impactado pelo distúrbio mais recente, caracterizado pelo corte raso ocorrido na parte superior do fragmento, onde foram classificados a maioria das parcelas dos Argissolos. As análises de regressão linear e partição de variância indicaram que as taxas de dinâmica foram mais influenciadas pelo histórico de distúrbios, representado por variáveis estruturais e ecológicas, enquanto a variação na composição de espécies foi mais influenciada pela heterogeneidade ambiental. De maneira geral, os padrões de dinâmica repetiram os do último intervalo (2000 – 2005), com um processo degenerativo caracterizado pela redução em densidade das árvores mais finas e manutenção dos indivíduos de maior porte. Entre os fragmentos que foram estudados na bacia do Alto Rio Grande, a Mata da Lagoa é um dos mais instáveis, demandando estratégias conservacionistas para tentar desacelerar sua degradação.

Palavras-chave: Fragmentação florestal, dinâmica de comunidades, partição de variância, heterogeneidade ambiental, histórico de distúrbios.

ABSTRACT

The current study analyzed the tree community dynamics of a 4,0 ha semideciduous forest fragment (known as Mata da Lagoa) in Lavras, MG, Brazil, based on two surveys carried out in the years 2005 and 2011 in 29 20 m x 20 m plots. The main objective was to understand the spatial and temporal variation of the community composition and structure and search for the existence of correlations with ecological, structural and environmental variables. The fragment was at a degrading sylvigenetic phase, indicated by the net decrease in both density and basal area as a result of mortality rates ($4,65\% \cdot \text{year}^{-1}$) higher than the recruitment rates ($3,10\% \cdot \text{year}^{-1}$) and basal area loss rates ($2,94\% \cdot \text{year}^{-1}$) higher than basal area gain rates ($2,40\% \cdot \text{year}^{-1}$). This dynamic process, however, showed spatial heterogeneity, since the plots of the Nitosols experienced basal area gain rates ($2,85\% \cdot \text{year}^{-1}$) higher than the basal area loss rates ($2,72\% \cdot \text{year}^{-1}$). The main causes for this pattern are probably related to soil fertility and past disturbance differences, since the upper parts of the Argisol are closer to the areas more severely impacted by the last disturbance event. The overall linear regression and variation partitioning analyses showed that the dynamic rates were more influenced by past disturbance events, represented by structure and ecological variables, and species composition were more affected by environmental heterogeneity. In general, the dynamic patterns repeated the ones from the last interval (2000 – 2005), showing a degrading process characterized by a density reduction of the smaller trees and maintenance of the largest individuals. In comparison, Mata da Lagoa is one of the most instable fragments among those studied in the Alto Rio Grande basin, demanding conservation strategies in order to slow down the degradation process.

Key words: Forest fragmentation, community dynamics, variation partitioning, environmental heterogeneity, past disturbance

INTRODUÇÃO GERAL

A conservação da biodiversidade representa um grande desafio deste século, em função do elevado nível de perturbações antrópicas nos ecossistemas naturais (Tabarelli & Gascon 2005), relacionados principalmente à fragmentação florestal. A fragmentação florestal pode ser definida como uma modificação da estrutura da paisagem onde há perda de grandes áreas de habitat nativo, formação de manchas florestais isoladas e aumento de regiões de contato entre ambientes nativos e áreas de uso humano, as chamadas bordas (Metzger 2000). Essas bordas sofrem uma maior incidência de luz, exposição aos ventos e ressecamento do solo, alterando a disponibilidade de recursos entre os diferentes setores da floresta (van den Berg 2001; Oliveira-Filho et al. 2007; Guimarães et al. 2008; Murcia 1995).

Estudos de dinâmica florestal são realizados com o objetivo de analisar as variações temporais da comunidade por meio de monitoramentos periódicos da biomassa e densidade das árvores (Condit 1995). Esses dados de biomassa e densidade são tradicionalmente utilizados para calcular taxas de ganho e perda em área basal e taxas de mortalidade e recrutamento dos indivíduos. O balanço entre mortalidade e recrutamento está principalmente relacionado com a frequência e intensidade dos eventos de distúrbio ocorridos, naturais ou antrópicos, e às novas condições ambientais criadas, muitas vezes relacionadas à fragmentação de habitats e o efeito de borda (Swaine; Lieberman; Putz 1987; Clark & Clark 1999). Essas alterações na comunidade, mesmo em pequenas escalas espaciais e temporais, permitem a formação de mosaicos de manchas de diferentes fases do ciclo silvigenético na floresta (Denslow 1987; Whitmore 1990).

Nosso conhecimento atual sobre a estrutura da Mata Atlântica é baseado em apenas 0,01% do total de remanescentes (de Lima et al. 2015). Segundo os mesmos autores, as taxas de desmatamento da Mata Atlântica, que deviam ser próximas de zero, são quatro vezes maiores do que as taxas de amostragem, significando que a maioria de seus remanescentes vai desaparecer antes que sua estrutura e diversidade sejam devidamente descritas. Além da perda de habitats causada pela fragmentação, os remanescentes florestais da Mata Atlântica são afetados continuamente por outros impactos antrópicos, como caça, corte seletivo, exploração de espécies comerciais e pastoreio de gado, que afetam os padrões da vegetação e contribuem para a perda de

mais espécies (Tabarelli et al. 2004; Tabarelli 2010). As florestas semidecíduas do domínio da Mata Atlântica, em particular, foram severamente reduzidas, uma vez que sua ocorrência coincide com os solos mais férteis e úmidos e, portanto, mais visados pela agropecuária (Oliveira-Filho et al. 1994).

Dessa forma, análises das variações temporais são extremamente importantes, pois ajudam a compreender o comportamento das comunidades vegetais diante dos impactos da fragmentação e outras perturbações antrópicas. Esses estudos fornecem subsídios para a criação de técnicas de manejo voltadas à conservação e preservação da diversidade das espécies, e até mesmo para recuperação de fragmentos florestais em processo de degradação (Marangon et al. 2007).

Na bacia do Rio Grande, no sul de Minas Gerais, estudos de longa duração vêm sendo conduzidos em seus fragmentos florestais por meio de inventários contínuos em parcelas permanentes (Oliveira-Filho et al. 1997; Guilherme et al. 2004; Botezelli 2007; Higuchi et al. 2008). Dentre eles, a Mata da Lagoa (Lavras, MG), foi alvo de diversos estudos desde seu primeiro inventário realizado em 2000 (Machado et al. 2004). Machado & Oliveira-Filho (2010), ao estudarem a dinâmica deste fragmento no intervalo de 2000 a 2005, demonstraram um quadro de instabilidade da comunidade arbórea relacionada a uma fase de degradação do ciclo silvigenético, possivelmente desencadeada pelo episódio de distúrbio ocorrido por volta de 15 anos antes da realização do primeiro inventário. Dessa forma, a presente dissertação pretende analisar as mudanças na comunidade arbórea da Mata da Lagoa no período de 2005 a 2011.

REFERÊNCIAS

- Botezelli, L. 2007. Dinâmica estrutural da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecidual às margens do Rio Capivari, Lavras, MG. Tese de Doutorado – Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. **Ecological Applications** 9: 981-997.
- Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. **Trends in Ecology and Evolution** 10: 18-22.
- De Lima, Renato A. F.; Mori, Danilo P.; Pitta, Gregory; Melito, Melina O.; Bello, Carolina; Magnago, Luiz F.; Zwiener, Victor P.; Saraiva, Daniel D; Marques, Márcia C. M.; De Oliveira, Alexandre A.; Prado, Paulo I. 2015. How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. **Biodiversity and Conservation** 01: 01-30.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18: 431-451.
- Guilherme, F.A.G.; Oliveira-Filho, A.T.; Appolinário, V.; Bearzoti, E. 2004. Effects of flooding regime and woody bamboos on tree community dynamics in a section of tropical semideciduous in South-Eastern Brazil. **Plant Ecology** 174(1):19-36.
- Guimarães, J.C.C.; van den Berg, E.; Castro, G.C.; Machado, E.L.M.; Oliveira-Filho, A.T. 2008. Dinâmica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta de galeria aluvial no planalto de Poços de Caldas, MG, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 31(4):621-632.
- Higuchi, P.; Oliveira-Filho, A. T.; Bebbler, D. P.; Brown, N. D.; Silva, A. C.; Machado, E. L. M. 2008. Spatial and temporal patterns of tree community dynamics in a tropical forest fragment along a 19-year period. **Plant Ecology** 199(1):125-135.
- Machado, E.L.M. & Oliveira-Filho, A.T. 2010. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Acta Botanica Brasilica** 24:250-261.
- Machado, E.L.M.; Oliveira-Filho, A.T.; Carvalho, W.A.C.; Souza, J.S.; Borem, R.A.T. & Botezelli, L. 2004. Análise comparativa da estrutura e flora do compartimento

- arboreo-arbustivo de um remanescente florestal na fazenda Beira Lago, Lavras, MG. **Revista Árvore** 28(4): 493-510.
- Marangon, L. C.; Soares, J. J.; Feliciano, A. L. P.; Brandão, C. F. L. S. 2007. Estrutura fitossociológica e classificação sucessional do componente arbóreo de um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, no Município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Cerne** 13(2): 208-221.
- Metzger, J. P. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a brazilian tropical fragmented landscape. **Ecological Applications** 10(4):1147-1161.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution** 10(1): 58-62.
- Oliveira-Filho, A.T.; Carvalho, W.A.C.; Machado, E.L.M.; Higuchi, P., Appolinário, V.; Castro, G.C.; Silva, A.C.; Santos, R.M.; Borges, L.F., Corrêa, B.S. & Alves, J.M. 2007. Dinamica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasileira de Botânica** 30:149-161.
- Oliveira-Filho, A.T., Mello, J.M.; Scolforo, J.R.S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five year period (1987-1992). **Plant Ecology** 131:45-66.
- Swaine, M. D.; Lieberman, D.; Putz, F. E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology** 3(4):359-366.
- Tabarelli, M. 2010. Tropical biodiversity in human-modified landscapes: what is our trump card? **Biotropica** 42(5): 553-554.
- Tabarelli, M; Gascon, C. 2005. Lições da pesquisa sobre fragmentação aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. **Megadiversidade** 1(1):181-188.
- Tabarelli, M.; Silva, J.M.C.; Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation** 13: 1419-1425.

van den Berg, E. 2001. Variáveis ambientais e dinâmica estrutural e populacional de uma floresta de galeria em Itutinga, MG. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Whitmore, T. C. 1990. An introduction to tropical rain forests. London: Blackwell, 305p.

INTRODUÇÃO

O processo de degradação e fragmentação florestal pode levar a diversas alterações no ambiente, como perda de biodiversidade, serviços ecossistêmicos e mudanças climáticas (MEA 2005; Magnago et al. 2014). Neste sentido, a fragmentação tem sido considerada uma das maiores ameaças para as florestas tropicais (Fahrig 2003; Pardini et al. 2010; Pütz et al. 2011; Magnago et al. 2014), pois além da grande perda de hábitat nativo, os remanescentes sofrem com o efeito de borda, cujas consequências são agravadas nos fragmentos menores (Valente 2001).

Nas florestas tropicais do Brasil, são nítidos os efeitos da degradação ambiental devido à exploração inadequada dos recursos naturais (Garcia 2012). Da cobertura florestal original da Mata Atlântica restam hoje apenas 8,5% se considerados todos os remanescentes florestais com mais de 100 hectares, ou 12,5%, se a área mínima dos remanescentes for de três hectares (Fundação SOS Mata Atlântica & Inpe 2014). Essas áreas são consideradas hotspot da biodiversidade mundial, sendo prioritárias para a conservação devido à grande perda de área de cobertura, elevada riqueza de espécies e alto grau de endemismo (Myers et al. 2000). Neste crítico cenário atual da Mata Atlântica, cada fragmento é importante para a conservação biológica (Ribeiro et al. 2009).

A silvigênese pode ser entendida como uma cadeia de mudanças estruturais pela qual uma floresta passa após a ocorrência de eventos naturais ou antrópicos que interrompam a organização e a biomassa da vegetação arbórea (Oldeman 1983; 1989). Perturbações antrópicas, como o avanço das fronteiras agropecuárias e das áreas urbanas sobre os ambientes naturais, podem então alterar a estrutura e a composição das paisagens no mundo todo (Benjamin et al 2005; Coreau & Martin 2007). Essas alterações estão muitas vezes relacionadas ao aumento do efeito de borda, isolamento das formações vegetais, aumento da mortalidade e invasibilidade por espécies exóticas (Primack & Rodrigues 2001; Silva et al. 2007; Lindenmayer et al. 2008). As bordas apresentam condições microclimáticas diferenciadas, levando à existência de distintos padrões estruturais (Laurance et al. 1998; 2002; Harper et al. 2005), como elevada densidade de indivíduos e a redução da altura do estrato de dossel (Oliveira-Filho; Mello; Scolforo 1997; Oliveira-Filho et al. 2007). A perda de hábitats pela fragmentação ainda foi citada por diversos autores como responsável por causar

alterações na comunidade relacionadas à expansão de espécies generalistas adaptadas a ambientes de borda (Tabarelli; Lopes; Peres 2008; Pardini et al. 2010). Além disso, fatores abióticos, relacionados à heterogeneidade ambiental, como temperatura, fertilidade do solo, precipitação e topografia, além de mudanças globais relacionadas a flutuações climáticas e ao acúmulo de CO₂ têm sido relacionadas como responsáveis pela velocidade das modificações nas comunidades arbóreas (Lieberman & Lieberman 1987; Condit; Hubbell; Foster 1996; Laurance et al. 2009; Lewis et al. 2004a; 2004b).

Nesse contexto, o presente estudo visa gerar informações que contribuam para a compreensão dos processos determinantes dos padrões de dinâmica da comunidade arbórea de florestas tropicais, por meio da avaliação das mudanças temporais ocorridas entre os anos de 2005 e 2011 em um fragmento de floresta semidecídua em Lavras, MG. Para isso, além de investigar como variáveis ambientais (fatores abióticos) interagem com as mudanças temporais na comunidade, apresentamos, pela primeira vez, dados bióticos relacionados a características fisionômico-estruturais (referidas no texto dessa dissertação apenas como estruturais) e ecológicas (grupos funcionais) do componente arbóreo da floresta como preditores das variações das taxas de dinâmica da comunidade. Buscou-se verificar a hipótese de que a heterogeneidade ambiental (representada por variáveis abióticas - ambientais) e o histórico de distúrbios (representado por variáveis bióticas - estruturais e ecológicas) exercerão influência na variação das taxas de dinâmica e na composição de espécies. Acredita-se que a floresta apresentará uma dinâmica acelerada devido ao seu histórico de distúrbios e pequenas dimensões (Viana et al. 1992), e que suas taxas serão primariamente influenciadas por fatores estruturais e ecológicos, por serem mais representativos do histórico de distúrbios (Guilherme et al. 2004; Higuchi et al. 2008; Machado & Oliveira-Filho 2010; Silva et al. 2011; Santos 2013; Oliveira-Filho et al. 1997).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido em um fragmento florestal, classificado como Floresta Estacional Semidecidual Inframontana (Oliveira-Filho 2009), conhecido como Mata da Lagoa. O fragmento está localizado na Fazenda Beira Lago, no município de Lavras, Minas Gerais (21°13'11" S e 44°58'15" W), e a uma altitude média de 884 m (Figura 1).



Figura 1. Imagem aérea da Mata da Lagoa, fragmento localizado em Lavras/MG. Data da imagem: 06/07/2014. Fonte: Google Earth (2015).

A área atual do fragmento é de aproximadamente 4,0 ha, mas era de cerca 5,4 ha em 1986, quando ocorreu um corte raso principalmente nas áreas das bordas superiores, acarretando em uma redução de 25,7% da área. O fragmento está isolado de outros mais próximos por distâncias nunca inferiores a 1 km e está circundado por uma matriz de baixa biomassa, como pastagens e cafezais, e com o canal de drenagem de uma represa. São evidentes os sinais de impactos causados pela presença do gado na floresta, sendo observada a formação de trilhas e pisoteio da vegetação do sub-bosque em vários trechos.

O clima da região é do tipo Cwb de Köppen (mesotérmico com verões brandos e suaves e estiagens de inverno). A precipitação e a temperatura médias anuais são de 1.493,2 mm e 19,3° C, respectivamente, com 66% da precipitação ocorrendo no período

de novembro a fevereiro (Vilela & Ramalho 1979). De acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solo (EMBRAPA 2000), foram classificados dois subgrupos de solos, Argissolos Vermelho-Amarelos Distróficos (PVAd) e Nitossolos Vermelhos Eutroféricos (NVef).

Histórico de amostragem do componente arbóreo

Os primeiros estudos foram realizado no ano 2000 por Machado et al. (2004). Na ocasião, foram alocadas 29 parcelas de 20 m × 20 m, totalizando uma área amostral de 1,16 ha e perfazendo 29,07% da área total. As parcelas foram distribuídas, sistematicamente, em oito transeções dispostas de forma a transpor perpendicularmente o fragmento em seu sentido de maior declividade, indo de uma borda à outra (Figura 2). As distâncias foram de 30 m entre transeções e 10 m entre parcelas. Todos os indivíduos arbóreos vivos encontrados nas parcelas com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm foram etiquetados com plaquetas de alumínio numeradas. Para cada indivíduo amostrado, foi mensurada a circunferência à altura do peito (CAP) com fita métrica e estimada a altura por comparação com o podão de 13 m. Um segundo inventário da comunidade arbórea foi realizado em 2005 e um terceiro em 2011, utilizando-se os mesmos critérios do ano de 2000. Desse modo, os novos indivíduos que atingiram o critério de inclusão (recrutas) foram marcados e medidos, os mortos foram registrados e os sobreviventes mensurados novamente.

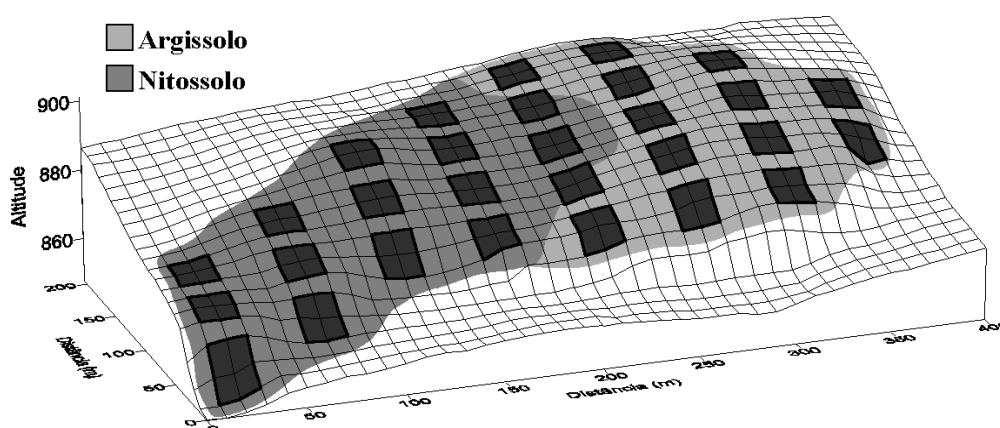


Figura 2. Diagrama de superfície mostrando o relevo, a distribuição das parcelas amostrais de 20 m × 20 m e os dois subgrupos de solos da Mata da Lagoa, Lavras. Retirado de Machado et al. (2008).

Obtenção das variáveis abióticas e bióticas

Paralelamente à realização do primeiro inventário da vegetação, foram obtidas por Machado (2005) variáveis ambientais (abióticas) relacionadas a fatores topográficos e edáficos, e um fator morfométrico (fator de borda). A partir do levantamento topográfico do terreno, foram produzidas as curvas de nível, com diferença de 1 metro, e obtidas as seguintes variáveis por parcela: cota média (média entre as altitudes dos quatro vértices), desnível (diferença entre as cotas máxima e mínima), declividade (maior ângulo de inclinação entre os quatro vértices), distância vertical até o corpo hídrico (diferença entre a cota média dos quatro vértices da parcela e a cota da represa) e distância horizontal até o corpo hídrico (distância de centro da parcela até a represa). Foram coletadas aleatoriamente em cada parcela cinco amostras simples do solo superficial (0-20 cm), as quais foram misturadas e homogeneizadas para formar uma amostra composta, com cerca de 500 g de solo. As variáveis de solo obtidas foram: pH; teores de P, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺ e Al⁺⁺⁺; soma de bases (SB); saturação por bases (V) e por alumínio (m); e proporções de matéria orgânica, areia, silte e argila. Outros detalhes sobre a obtenção dessas variáveis estão disponíveis em Machado et al. (2005). Com o auxílio do GPS, cada parcela foi georreferenciada sendo registradas as coordenadas geográficas (grau decimal) do seu centro geométrico. Para avaliar a influência da borda sobre a distribuição das espécies foi produzido um 'fator de borda' seguindo o método proposto por Oliveira-Filho et al. (1997). De posse de um mapa de distribuição das parcelas no fragmento, o 'fator de borda' de cada parcela foi obtido pela medição do comprimento linear de todo contorno de borda contido no interior de um círculo cujo raio de 100 m que tem origem no centro da parcela em questão. O valor do raio representaria o alcance máximo do efeito borda sobre a comunidade arbórea do interior do fragmento; quanto maior for a extensão de bordas contida no interior do círculo, maior será o efeito borda, sendo este também afetado tanto pela proximidade como pela sinuosidade da borda (Espírito-Santo et al. 2002; Botrel et al. 2002; Souza et al. 2003; Oliveira-Filho et al. 2004; Dalanesi et al. 2004; Carvalho et al. 2005; Rocha et al. 2005).

Para o presente estudo foram determinadas variáveis bióticas, sendo elas estruturais e ecológicas, por parcela, a partir do levantamento fitossociológico. A este conjunto de parâmetros escolhidos para expressar a influência do histórico de distúrbios foi dado o nome de variáveis bióticas. Os parâmetros considerados foram os seguintes: Número de indivíduos (N), Área Basal (AB), terceiro quartil da altura (hQ3) e do DAP

(dapQ3), número de indivíduos acima ($>hQ3$) e abaixo ($\leq hQ3$) do terceiro quartil da altura (representando a densidade dos dois estratos da floresta), “slope” e “intercept”, obtidas através da transformação no logaritmo natural dos dados de altura e DAP. Assim, “slope”, ou inclinação da reta, indica o grau de esbeltez ou “adelgaçamento” (maiores valores mostram que as árvores estão sendo capazes de crescer sem muito investimento em biomassa), e “intercept” representa a altura média dos indivíduos de DAP mínimo (5 cm) (Pereira et al. 2014). Com o objetivo de representar alterações na composição da comunidade relacionada a grupos funcionais (guildas de regeneração), selecionamos ainda a porcentagem de indivíduos de espécies pioneiras e porcentagem de indivíduos de espécies clímax tolerantes à sombra (Swaine & Whitmore 1988). O enquadramento das espécies nas guildas foi feito com base nos trabalhos de Lorenzi (2002a; 2002b; 2009), Nunes et al. (2003), Pereira et al. (2010), Arantes et al. (2012) e Garcia (2012) e pelo conhecimento dos autores.

Análises de dados

Mudanças Temporais na Composição Florística:

Para avaliar a substituição dos indivíduos ao longo do espaço (gradiente ambiental), foram efetuadas ordenações das parcelas por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) para cada um dos levantamentos (2005 e 2011), no programa R (R Development Core Team 2014) com base nas abundâncias (número de indivíduos) das espécies. Os dados de composição florística passaram por exclusão de unicatas (espécies representadas por apenas um indivíduo), visando reduzir a interferência de espécies representadas por pequeno número de indivíduos, que geram muito ruído nos cálculos e pouco contribuem para os padrões encontrados pela ordenação (Scudeller et al. 2001). A significância dos eixos foi testada através de 999 permutações de Monte Carlo. As variáveis ambientais foram ajustadas *a posteriori* e inseridas na forma de vetores no diagrama de ordenação produzido pela NMDS, utilizando 1000 permutações e excluindo as variáveis redundantes ou com baixa significância na análise ($P < 0,001$). Ambas as análises foram realizadas com o pacote ‘vegan’ do ambiente R.

Dinâmica da comunidade, guildas, classes de diâmetro e populações:

A dinâmica foi expressa em termos de número de indivíduos, por meio das taxas anuais de recrutamento (R) e mortalidade (M), e em termos de área basal, através das taxas de ganho (G) e perda (P). As taxas foram calculadas para a amostra geral, classes de solos, parcelas, guildas de regeneração, classes de diâmetro e populações mais abundantes.

De acordo com Sheil & May (1996), foram assumidas mudanças em proporção constante do tamanho inicial da população por intervalo de tempo, o que resulta nas seguintes fórmulas para as taxas: $R = [1 - (1 - r/Nt)^{1/t}] \times 100$; $M = \{1 - [(N0 - m)/N0]^{1/t}\} \times 100$; $G = \{1 - [1 - (ABr + ABg)/ABt]^{1/t}\} \times 100$; $P = \{1 - [(AB0 - (ABm + ABd))/AB0]^{1/t}\} \times 100$, em que: t = tempo entre inventários, em anos; N0 = número inicial de indivíduos; Nt = número de indivíduos após o tempo t; r = número de indivíduos recrutados; m = número de indivíduos mortos; AB0 = área basal inicial; ABt = área basal após o tempo t; ABr = área basal ganha devido aos indivíduos recrutados; ABg = área basal ganha pelo incremento dos sobreviventes; ABm = área basal perdida devido aos indivíduos mortos; ABd = área basal perdida pelos decrementos dos sobreviventes. A mortalidade e o recrutamento da amostra geral passaram pela correção proposta por Lewis et al. (2004b), que valida comparações entre inventários de diferentes amplitudes temporais. A partir dos dados obtidos acima foram calculadas as taxas de meia-vida e duplicação, em número de indivíduos e área basal. Meia-vida é o tempo necessário para a comunidade diminuir seu tamanho pela metade, sob as atuais taxas de mortalidade, e duplicação é o tempo que se levaria para a comunidade dobrar de tamanho de acordo com as atuais taxas de recrutamento. Também foram obtidas as taxas de rotatividade e de mudança líquida, em número de indivíduos e área basal. A rotatividade foi representada pelas médias entre recrutamento e mortalidade e entre perda e ganho (Phillips & Gentry 1994). A mudança líquida (ML) foi calculada segundo Korning & Balslev (1994): $MLN = [(Nt/N0)^{1/t} - 1] \times 100$; $MLAB = [(ABt/AB0)^{1/t} - 1] \times 100$.

Foram estabelecidas classes diamétricas com intervalos crescentes (5-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, 40-80 cm, >80 cm), para compensar o forte decréscimo de abundância nas classes maiores (Botrel et al. 2002; Appolinário et al. 2005). Para buscar padrões ecologicamente significativos nos padrões de dinâmica, as espécies foram classificadas de acordo com suas estratégias de regeneração. Para a guilda de

regeneração cada espécie foi classificada como “clímax exigente em luz”, “pioneira” ou “clímax tolerante à sombra” (Swaine & Whitmore 1988), seguindo o enquadramento já citado anteriormente.

As variações na distribuição diamétrica (amostra geral e classes de solos) foram analisadas por meio de testes G de aderência com a correção de Williams, que verificaram as diferenças entre inventários e a independência da mortalidade em relação às classes de diâmetro; e por contagens de Poisson, que avaliaram, em cada classe, se as saídas (mortos+emigrantes) se igualaram às entradas (recrutas+imigrantes) (Zar 2010). Contagens de Poisson também foram aplicadas para os recrutas e mortos das espécies mais abundantes (definidas, arbitrariamente, como aquelas com 15 ou mais indivíduos na amostra geral). Os testes estatísticos foram feitos no programa BioEstat (Ayres et al. 2007). Os mesmos testes foram realizados para as guildas de regeneração para análise das diferenças na distribuição desses grupos em cada classe de solo e para verificar as diferenças entre mortos e recrutas.

Modelos Explicativos:

Foi verificada a influência das variáveis preditoras ambientais (abióticas) e bióticas (estruturais e ecológicas) para a composição de espécies e para as taxas de dinâmica. No primeiro caso, a variável resposta foi composta por uma matriz com a abundância de cada espécie nas parcelas (com base nos inventários realizados em 2005 e 2011) que passou por exclusão das unicatas (espécies representadas por apenas um indivíduo; Lêps & Smilauer 2003) e transformação de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001). Para os modelos de dinâmica as variáveis resposta foram: taxas de mortalidade, recrutamento, perda e ganho em área basal, rotatividade em densidade (N - número de indivíduos) e rotatividade em área basal (AB – área basal), referentes aos dois intervalos de monitoramento (2000-2005 e 2005-2011). A inclusão do intervalo de 2000 a 2005 se deve ao fato de que a análise do papel das variáveis bióticas e a partição de variância ainda são inéditas para este período de monitoramento. Para a execução dos modelos, as taxas foram transformadas pela função arco-seno da raiz quadrada, como é usualmente obtido para parâmetros que representam razão (Zar, 2010). As demais variáveis (preditoras ambientais e bióticas) passaram por padronização de escala por média zero e desvio-padrão um (função ‘standardize’ do R).

Para a construção dos modelos inicialmente foram removidas aquelas variáveis preditoras candidatas que apresentaram colinearidades através do cálculo do fator de inflação da variância (VIF) no programa SAM 4.0 (Rangel et al. 2010), mantendo assim apenas aquelas variáveis com $VIF < 10$ (Quinn & Keough 2002). Na sequência, obtivemos variáveis espaciais (Moran's Eigenvector Maps, MEMs; Dray et al. 2006) para compor cada um dos modelos, a partir de uma matriz das coordenadas geográficas das parcelas, por meio do pacote 'spacemaker' (Dray et al. 2006) do R. Executamos uma análise de redundância (RDA) entre a variável resposta de cada modelo e os MEMs gerados e selecionamos progressivamente pela função 'forward.sel' do pacote 'packfor' (Dray et al. 2009) do R. Os MEMs são eficientes para lidar com a autocorrelação espacial nas variáveis respostas e nos preditores ambientais e bióticos (Peres-Neto & Legendre 2010) e, portanto, fundamentais para constituir o componente espacial na análise de partição da variância (Legendre et al. 2012). Preparamos então uma RDA entre a variável resposta de cada modelo e as variáveis preditoras ambientais, bióticas e covariáveis espaciais, selecionando-as progressivamente, conforme protocolo de Blanchet et al. (2008) (Figura 3).

Para verificar a proporção da variância explicada por variáveis preditoras relacionadas a fatores ambientais, bióticos e espaciais, particionamos a variância entre estes componentes, por meio da função 'varpart' do pacote 'vegan' (Oksanen et al. 2011) do R, conforme proposto por Dray et al. (2012) e Legendre et al. (2012). As variáveis utilizadas nas partições da variância foram aquelas selecionadas progressivamente, conforme descrito acima. Após a partição da variância, testamos a significância de cada componente pela função 'anova' do R.

Para entender a relação entre as variáveis preditoras ambientais e bióticas e as taxas de dinâmica (variáveis resposta), foram realizados ainda modelos de regressão linear entre as variáveis resposta e as variáveis preditoras selecionadas, considerando o modelo final de melhor performance preditiva. Foram atendidos os pressupostos básicos de normalidade, homoscedasticidade e linearidade (Montgomery et al. 2001). Não construímos o modelo de regressão para as taxas de ganho (2000-2005) e de mortalidade (2005-2011), pois nenhuma das frações (ambiental, biótica ou espacial) foram significativas na partição de variância.

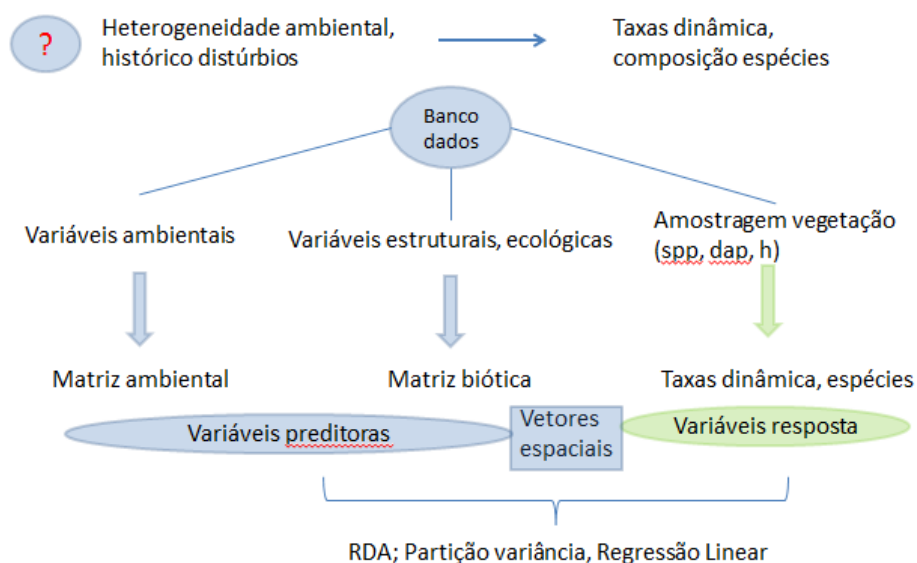


Figura 3. Fluxograma resumindo a hipótese, coleta de dados e procedimentos analíticos utilizados para investigar a influência de variáveis ambientais e bióticas, relacionadas à heterogeneidade ambiental e histórico de distúrbios, nas taxas de dinâmica e composição de espécies na Mata da Lagoa, MG.

RESULTADOS

Mudanças Temporais na Composição Florística

Na representação diagramática da ordenação da NMDS, referentes aos dois últimos anos de inventário, as diferentes classes de solos foram claramente discriminadas no espaço bidimensional. O valor de "stress" da NMDS foi 0,054 para os dados de 2005 e 0,048 para os dados de 2011. O "stressplot" sugere que a configuração geral foi adequada ao representar a estrutura da matriz ($R^2 =$ base do stress 96,7% e base ajustada $R^2 = 82,8%$ para 2005 e $R^2 =$ base do stress 95,9% e base ajustada $R^2 = 78,1%$ para 2011).

As variáveis que foram preponderantes na correlação com o padrão da composição florística mostraram uma forte influência da topografia, distância do corpo d'água e fertilidade. Para o levantamento de 2005, o primeiro eixo do NMDS foi mais fortemente relacionado com a distância vertical e Mg, enquanto o segundo eixo foi relacionado com a declividade (Figura 4). Para 2011, o primeiro eixo se relacionou com os valores de cota, m e Al (Figura 5). Para os dois casos, observa-se uma dicotomia

entre as classes de solos, evidenciando as diferenças na composição florística e de fertilidade, topografia e distância do corpo d'água.

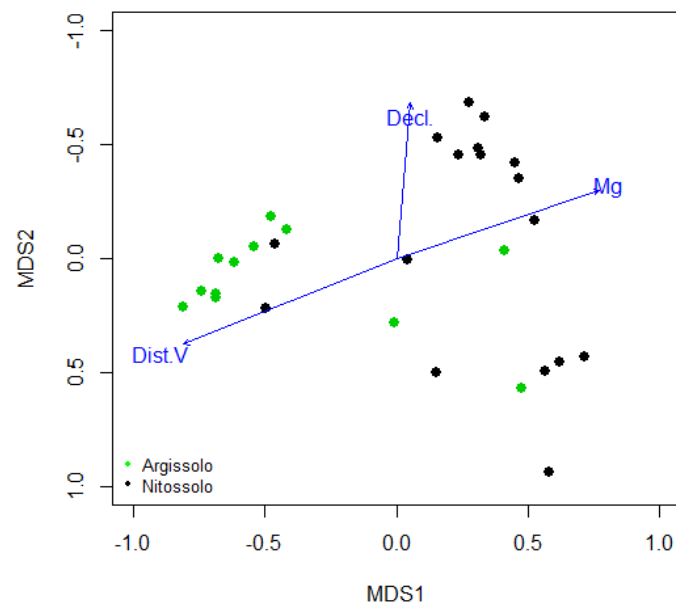


Figura 4. Ordenação das parcelas na NMDS, com base nos dados da composição florística obtida no inventário de 2005.

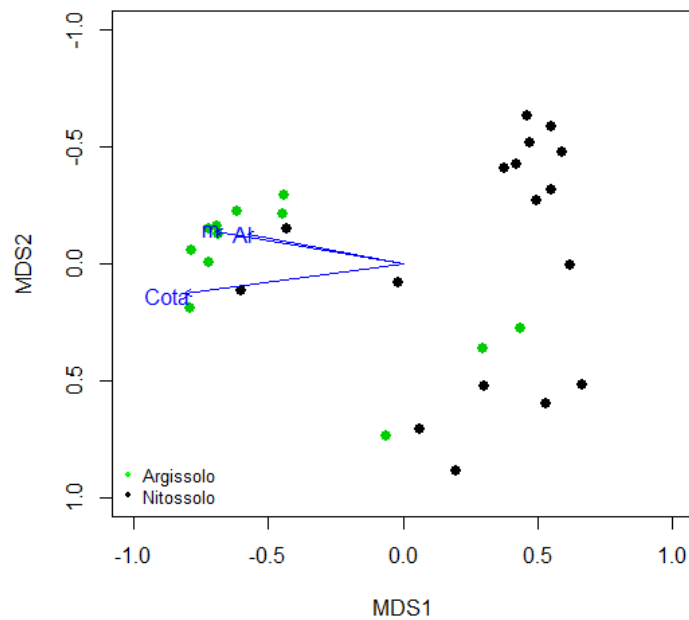


Figura 5. Ordenação das parcelas na NMDS, com base nos dados da composição florística obtida no inventário de 2011.

Entre os dois levantamentos da comunidade arbórea, observou-se uma tendência de declínio tanto da riqueza quanto do número de indivíduos (Tabelas 1 e 2). Para a amostra geral, oito espécies entraram e 11 saíram o que não implicou em uma diferença significativa entre as entradas e saídas ($Z=-0,677$; $p=0,498$). Esse padrão se repetiu para as parcelas do Argissolo, mas com diferenças significativas ($Z=-2,783$; $p=0,005$) devido à entrada de cinco e saída de 18 espécies. Já nas parcelas do Nitossolo, entradas superaram as saídas (10 e oito, respectivamente), mas esta diferença não foi significativa ($Z=0,462$; $p=0,643$).

Tabela 1. Entradas e saídas de espécies na comunidade arbórea da Mata da Lagoa entre os anos de 2005 e 2011, na amostra geral e nas duas classes de solos.

Amostra Geral	
Entradas	Saídas
<i>Coffea arabica</i> L.	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A.Juss. ex Mart.	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul
<i>Ficus enormis</i> Mart. ex Miq.	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacquin) Sargent
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	<i>Eugenia mansoi</i> O.Berg
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel
<i>Persea willdenowii</i> Kosterm.	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez
<i>Styrax pohlilii</i> A.DC.	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp.
	<i>Senna macranthera</i> (Collad.) Irwin & Barneby
	<i>Styrax acuminatus</i> Pohl
	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume
Argissolo	
Entradas	Saídas
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) Steud.	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.
<i>Styrax latifolius</i> Pohl	<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A.Juss. ex Mart.	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze
	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees
	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacquin) Sargent
	<i>Ocotea elegans</i> Mez
	<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.
	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez
	<i>Trichilia pallida</i> Swartz
	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp.
	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.
	<i>Senna macranthera</i> (Collad.) Irwin & Barneby
	<i>Casearia arborea</i> (L.C.Rich.) Urban
	<i>Styrax camporus</i> Pohl
	<i>Eugenia mansoi</i> O.Berg
	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume
Nitossolo	
Entradas	Saídas
<i>Ficus enormis</i> Mart. ex Miq.	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) Howard
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	<i>Mouriri glazioviana</i> Cogn.
<i>Coffea arabica</i> L.	<i>Styrax acuminatus</i> Pohl
<i>Nectandra megapotamica</i> (Sprengel) Mez	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees
<i>Casearia lasiophylla</i> Eichler	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul
<i>Ocotea brachybotrya</i> (Meisn.) Mez	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez
<i>Styrax pohlilii</i> A.DC.	
<i>Persea willdenowii</i> Kosterm.	

Dinâmica da comunidade arbórea

Os dados de dinâmica da comunidade arbórea para amostra geral e para as duas classes de solos, encontram-se na Tabela 2. Os resultados sugerem uma redução líquida da densidade e da área basal na amostra geral em função das taxas de mortalidade superiores ($4,65\%.\text{ano}^{-1}$) às de recrutamento ($3,10\%.\text{ano}^{-1}$) e das taxas de perda ($2,94\%.\text{ano}^{-1}$) superiores às de ganho em área basal ($2,40\%.\text{ano}^{-1}$). Esse padrão se repetiu para as parcelas do Argissolo, mas não para as parcelas do Nitossolo, que apresentou taxas de ganho ($2,85\%.\text{ano}^{-1}$) em área basal superando as taxas de perda ($2,72\%.\text{ano}^{-1}$). Como consequência, na amostra geral as taxas de duplicação (22,67 anos) superaram as de meia vida em número de indivíduos (-15,25 anos) e em área basal (29,21 e -23,96 anos, respectivamente). Como resposta a esse padrão diferenciado entre os solos, as parcelas do Nitossolo apresentaram valores positivos para mudança líquida em área basal (0,14). Além disso, as diferenças entre as taxas de mortalidade e recrutamento foram mais acentuadas nas parcelas do Argissolo. De fato, as contagens de mortos foram significativamente maiores que as de recrutadas na amostra total ($Z = 4,750$; $p < 0,0001$) e nas parcelas do Argissolo ($Z = 5,196$; $p < 0,0001$), mas não nas parcelas do Nitossolo ($Z = 1,771$; $p = 0,076$).

Tabela 2. Dinâmica geral e das duas classes de solos da Mata da Lagoa ($DAP \geq 5$ cm), referente aos inventários realizados em 2005 e 2011, quanto ao número de indivíduos e área basal. Valores entre colchetes são as médias das N parcelas de cada estrato amostral.

	<u>Amostra total</u>	<u>Argissolo</u>	<u>Nitossolo</u>
Amostragem			
Número de parcelas	29	14	15
Número de espécies (2005/2010)	149/146	110/97	120/122
Número de indivíduos			
Inicial	1253	605	648
Mortos	274	135	139
Recrutas	174	63	111
Final	1153	533	620
Mortalidade (%.ano ⁻¹)	4,65	4,12	3,94
Recrutamento (%.ano ⁻¹)	3,10	2,07	3,23
Rotatividade (% ano ⁻¹)	3,88	3,10	3,59
Mudança líquida (%)	-1,38	-2,09	-0,73
Área basal			
Inicial (m ²)	32,74	17,53	15,21
Incremento (m ²)	3,66	1,61	2,05
Morta (m ²)	-4,62	-2,62	-2,00
Recruta (m ²)	0,64	0,24	0,40
Final (m ²)	31,68	16,34	15,33
Perda (%.ano ⁻¹)	2,94	3,13	2,72
Ganho (%.ano ⁻¹)	2,40	1,99	2,85
Rotatividade (% ano ⁻¹)	2,67	2,56	2,79
Mudança líquida (%)	-0,55	-1,16	0,14

Dinâmica das classes de diâmetro

O processo geral de declínio da densidade e da área basal se caracterizou principalmente pela redução da densidade de árvores da menor classe de diâmetro e crescimento das árvores sobreviventes nas maiores classes de diâmetro.

Entre 2005 e 2011 houve uma redução na densidade de árvores de todas as classes, para a amostra geral e para as duas classes de solo, com exceção da classe de $40 \leq DAP < 80$ cm (Figura 6). Entretanto, a distribuição de diâmetros em 2011 não diferiu

significativamente da de 2005 para as parcelas da amostra total ($G = 0,847$; $p = 0,838$) bem como para as parcelas do Argissolo ($G = 1,495$; $p = 0,683$) e do Nitossolo ($G = 1,241$; $P = 0,743$). Somente a análise das classes de DAP em separado indicou que o número de egressos (mortes mais emigrantes) superou significativamente o de ingressantes (recrutadas + imigrantes) na classe de $5 < \text{DAP} < 10$ cm tanto para a amostra total ($Z = -3,129$; $p = 0,002$) quanto para as parcelas do Argissolo ($Z = -3,599$; $p = 0,0003$), que apresentou o mesmo padrão para a classe de $10 < \text{DAP} < 20$ cm ($Z = -2,112$; $p = 0,034$). Já para as parcelas do Nitossolo, o número de ingressos superou significativamente o número de egressos apenas na classe de $20 \leq \text{DAP} < 40$ cm ($Z = 5,198$; $p < 0,0001$). (Tabela 3). De fato, houve diferença significativa na mortalidade entre as classes diamétricas para a amostra total ($G = 17,478$; $p = 0,0006$), bem como para as parcelas do Argissolo ($G = 13,744$; $p = 0,003$), e do Nitossolo ($G = 8,138$; $p = 0,043$). Em todos os casos a mortalidade foi maior que a esperada nas duas menores classes de diâmetro e menor que a esperada nas demais classes.

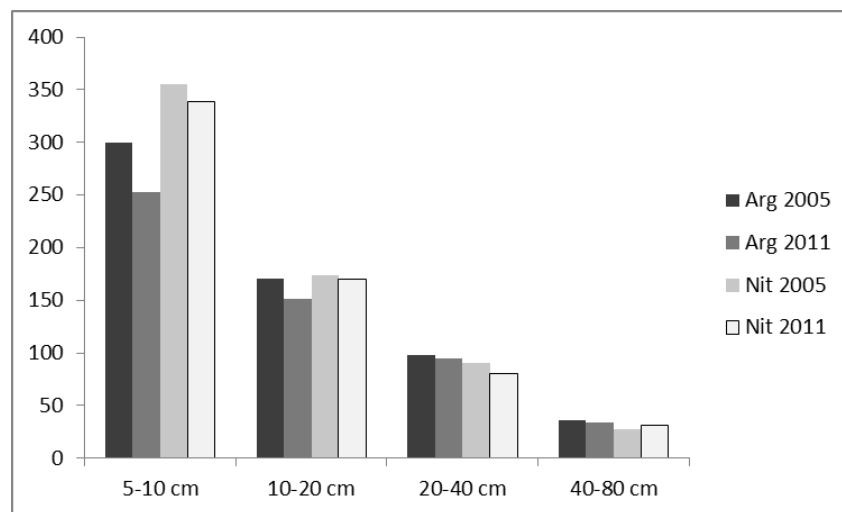


Figura 6. Distribuição por classe de diâmetro (DAP) da densidade de indivíduos arbóreos inventariados em 2005 e 2011 em cada classe de solo, na Mata da Lagoa.

Tabela 3. Dinâmica da comunidade arbórea por classe de diâmetro (DAP) entre 2005 e 2011 na Mata da Lagoa, contabilizada para a amostra geral e classes de solos. M=Mortos; R=Recrutas; I=Imigrantes; E=Emigrantes; Z=Contagens de Poisson entre entradas (recrutas+imigrantes) e saídas (mortos+emigrantes) em cada classe; G=Teste G com correção de Williams. Valores entre parênteses são os esperados com base no inventário anterior.*p < 0,05.

DAP (cm)	2005	2011	M ₀₅₋₁₁	E ₀₅₋₁₁	R ₀₅₋₁₁	I ₀₅₋₁₁	Z ₀₅₋₁₁	P ₀₅₋₁₁
Geral								
5-10	655	592 (603)	161 (143,2)	74	165	7	-3,129	0,001*
>10-20	345	321 (317)	83 (75,3)	27	9	77	-1,714	0,086
>20-40	189	175 (174)	24 (41,3)	12	0	22	-1,839	0,065
>40-80	64	65 (59)	6 (13,9)	0	0	7	0,269	0,078
G	0,847		17,478					
P	0,838		0,006*					
Argissolo								
5-10	300	253 (264)	79 (66,9)	31	60	3	-3,599	0,003*
>10-20	171	151 (151)	42 (38,1)	13	3	32	-2,112	0,034*
>20-40	98	95 (86)	9 (21,8)	5	0	11	-0,592	0,553
>40-80	36	34 (32)	5 (8)	0	0	3	-0,681	0,496
G	1,495		13,744					
P	0,683		0,003*					
Nitossolo								
5-10	355	339 (340)	82 (73,9)	43	105	4	-1,044	0,296
>10-20	174	170 (166)	41 (36,2)	14	6	45	-0,387	0,698
>20-40	91	80 (87)	15 (18,9)	7	0	80	5,989	< 0,001*
>40-80	28	31 (27)	1 (5,8)	0	0	4	1,299	0,193
G	1,241		8,138					
P	0,743		0,043*					

Dinâmica das guildas de regeneração e de populações

Na amostra geral, para a guilda das espécies pioneiras e clímax exigentes de luz, houve a redução do número de indivíduos e da área basal, como resultado das taxas de mortalidade e perda superiores às de recrutamento e ganho de área basal. As climácicas tolerantes à sombra apresentaram também taxas de mortalidade superiores às taxas de recrutamento, mas o ganho em área basal superou a perda (Tabela 4).

A comunidade arbórea no geral se distinguiu quanto às distribuições de indivíduos por guildas de regeneração ($G = 216,163$; $p < 0,0001$). Foram observadas contagens de mortos maiores que as de recrutadas para as guildas de espécies pioneiras ($Z = -2,818$; $p = 0,005$) e clímax exigentes de luz ($Z = -5,092$; $p < 0,0001$). Na separação entre os solos, as parcelas do Argissolo seguiram o mesmo padrão da amostra geral com relação as clímax exigentes de luz ($Z = -6,035$; $p < 0,0001$) e clímax tolerantes à sombra ($Z = -2,421$; $p = 0,015$), enquanto nas parcelas do Nitossolo as contagens de mortos superaram as de recrutadas apenas para as espécies pioneiras ($Z = -2,583$; $p = 0,001$). Os resultados das contagens de mortos e recrutadas e das diferenças da distribuição entre os grupos estão na Tabela 5.

Dentre as 19 espécies mais abundantes em 2005, 10 reduziram em número de indivíduos até 2011. Sete tiveram aumento, sendo seis climácicas tolerantes à sombra (*Galipea jasminiflora*, *Eugenia acutata*, *Allophylus edulis*, *Alseis floribunda*, *Ocotea odorifera* e *Cabrlea canjerana*) e apenas uma pioneira (*Senegalia polyphylla*). Em termos de área basal, 11 espécies tiveram mudanças positivas e sete apresentaram mudanças negativas (Tabela 6).

Entre os anos de 2005 e 2011, oito espécies apresentaram diferenças significativas entre mortos e recrutadas. Para seis espécies o número de mortos superou o de recrutadas (*Gymnanthes klotzschiana*, *Platycyamus regnellii*, *Piptadenia gonoacantha*, *Dendropanax cuneatus*, *Albizia polycephala* e *Coutarea hexandra*, única representante das climácicas tolerantes à sombra). As outras duas espécies, que tiveram mais recrutadas do que mortos, foram *Eugenia acutata* e *Alseis floribunda*, ambas clímax tolerantes à sombra. A espécie que apresentou maior ganho líquido em área basal foi *Mollinedia widgrenii*, classificada como clímax tolerante à sombra, e a de maior redução líquida em área basal foi *Copaifera langsdorffii*, considerada clímax exigente de luz. A análise da dinâmica das populações arbóreas mais abundantes confirma o padrão observado com relação aos grupos ecológicos, com apenas duas espécies pioneiras e uma tendência

geral das populações de espécies clímax tolerante à sombra, como *Eugenia acutata*, aumentarem a dominância ecológica já existente na área. As espécies *Gymnanthes klotzschiana* e *Piptadenia gonoacantha* foram as que apresentaram as maiores diferenças entre mortos e recrutas e as maiores taxas de mortalidade. Ambas são típicas de habitats com abundância de luz.

Tabela 4. Dinâmica das guildas de regeneração na Mata da Lagoa ($DAP \geq 5$ cm), ao longo dos inventários realizados entre 2005 e 2011, quanto ao número de indivíduos e área basal, contabilizada para a amostra geral e as duas classes de solos. Clímax luz = Clímax exigentes de luz; Clímax sombra = Clímax tolerantes à sombra.

Número de indivíduos:	Pioneiras			Clímax luz			Clímax sombra		
	Geral	Argissolo	Nitossolo	Geral	Argissolo	Nitossolo	Geral	Argissolo	Nitossolo
Inicial	140	36	104	416	185	228	696	383	316
Mortos	60	16	44	81	43	38	133	76	57
Recrutas	32	9	23	29	5	24	112	49	63
Final	112	29	83	361	147	214	678	356	322
Mortalidade (%.ano ⁻¹)	8,91	9,33	8,76	3,57	4,31	2,99	3,46	3,61	3,26
Recrutamento (%.ano ⁻¹)	5,45	6,00	5,26	1,39	0,57	1,96	2,96	2,44	3,56
Rotatividade (% ano ⁻¹)	7,18	7,67	7,01	2,48	2,44	2,47	3,21	3,03	3,41
Mudança líquida (%)	-3,65	-3,54	-3,69	-2,22	-3,75	-1,05	-0,51	-1,21	0,31
Área basal:									
Inicial (m ²)	2,09	0,53	1,56	19,86	10,52	9,31	10,78	6,47	4,33
Incremento (m ²)	0,43	0,15	0,28	1,55	0,75	0,79	1,68	0,70	0,98
Morta (m ²)	-0,76	-0,23	-0,53	-2,06	-1,42	-0,63	-1,80	-0,97	-0,83
Recruta (m ²)	0,19	0,06	0,13	0,10	0,02	0,08	0,35	0,16	0,19
Final (m ²)	1,90	0,50	1,40	18,83	9,49	9,33	10,93	6,33	4,60
Perda (%.ano ⁻¹)	7,83	9,53	7,29	2,36	3,08	1,58	3,17	2,76	3,80
Ganho (%.ano ⁻¹)	6,39	8,84	5,58	1,51	1,41	1,62	3,36	2,41	4,75
Rotatividade (% ano ⁻¹)	7,11	9,18	6,43	1,94	2,25	1,60	3,27	2,59	4,28
Mudança líquida (%)	-1,54	-0,75	-1,81	-0,86	-1,70	0,04	0,20	-0,36	1,00

Tabela 5. Dinâmica das guildas de regeneração na Mata da Lagoa ($DAP \geq 5$ cm), ao longo dos inventários realizados entre 2005 e 2011, contabilizada para a amostra geral e classes de solos. M=Mortos; R=Recrutas; Z=Contagens de Poisson entre os mortos e recrutas de cada guilda; G=Teste G com correção de Williams. Valores entre parênteses são os esperados com base no inventário anterior. * $p < 0,05$. C. Luz: Clímax exigente de luz, C. Sombra: Clímax tolerante a sombra.

DAP (cm)	2005	2011	M_{05-11}	R_{05-11}	Z_{05-11}	P_{05-11}
Geral						
Pioneiras	140	112 (129)	60	33	-1,341	0,005*
C. Luz	413	361 (383)	81	29	-5,092	< 0,001*
C. Sombra	699	678 (640)	133	112	-2,812	0,18
G	216,163					
P	< 0,001*					
Argissolo						
Pioneiras	36	29 (32)	16	9	-2,242	0,163
C. Luz	185	147 (163)	43	5	-2,112	< 0,001*
C. Sombra	383	356 (337)	76	49	-0,592	0,015*
G	2,997					
P	0,227					
Nitossolo						
Pioneiras	104	83 (99)	44	23	-2,583	<0,001*
C. Luz	228	214 (218)	38	24	-1,779	0,075
C. Sombra	316	322 (302)	57	63	0,547	0,584
G	1,241					
P	0,743					

Tabela 6. Dinâmica das espécies mais abundantes ($n \geq 15$) na Mata da Lagoa, entre os anos de 2005 e 2011. Cl.Luz = Clímax exigente de luz; Cl.Sombra = Clímax tolerante à sombra; N = N° de indivíduos; AB = Área basal, em m²; M = Mortos; R = Recrutadas; Z = Contagem de Poisson entre mortos e recrutadas; NL = Diferença líquida em densidade; ABL = Diferença líquida em área basal.

Espécie	Regeneração	N05	AB05	N11	AB11	M11	R11	Z11	p11	NL	ABL
<i>Galipea jasminiflora</i> (A.St.-Hil.) Engler	Cl.Sombra	209	1,33	210	1,39	33	34	-1,215	0,903	1	0,06
<i>Mollinedia widgrenii</i> A.DC.	Cl.Sombra	93	1,04	84	1,28	17	8	1,802	0,071	-9	0,24
<i>Gymnanthes klotzschiana</i> (Baillon) Smith & Downs	Cl.Luz	69	0,47	45	0,35	24	0	6,116	<0,001*	-24	-0,12
<i>Platycyamus regnellii</i> Benth.	Cl.Luz	60	6,11	56	6,20	4	0	2,092	0,036*	-4	0,09
<i>Senegalia polyphylla</i> DC.	Pioneira	52	0,37	54	0,54	22	24	-0,292	0,769	2	0,17
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) Macbr.	Pioneira	37	0,77	18	0,71	19	0	5,358	<0,001*	-19	-0,06
<i>Eugenia acutata</i> (Miq.) Toledo	Cl.Sombra	33	0,81	41	0,96	3	11	-2,171	0,029*	8	0,15
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	Cl.Sombra	32	0,78	38	0,22	3	9	-1,732	0,083	6	0,04
<i>Myrciaria floribunda</i> (West) O.Berg	Cl.Sombra	27	0,11	25	0,10	6	4	0,612	0,540	-2	-0,01
<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	Cl.Sombra	21	0,60	19	0,51	2	0	1,313	0,189	-2	-0,09
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne & Planchon	Cl.Luz	20	0,49	15	0,35	5	0	2,412	0,016*	-5	-0,14
<i>Alseis floribunda</i> Schott	Cl.Sombra	19	0,31	23	0,40	0	4	-2,092	0,036*	4	0,08
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacquin) K.Schum.	Cl.Sombra	19	0,11	15	0,30	4	0	-2,092	0,036*	-4	0,19
<i>Inga striata</i> Benth.	Cl.Luz	18	0,24	14	0,25	7	3	1,242	0,214	-4	0,00
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Cl.Luz	17	2,17	17	2,01	0	0	0,000	1,000	0	-0,16
<i>Cupania zanthoxyloides</i> Cambess.	Cl.Luz	17	0,54	17	0,60	2	2	0,000	1,000	0	0,05
<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip	Cl.Luz	15	0,29	11	0,24	4	0	-2,092	0,036*	-4	-0,05
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	Cl.Sombra	15	0,46	18	0,54	0	3	-1,732	0,083	3	0,08
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Cl.Sombra	15	0,62	16	0,73	2	3	-0,418	0,675	1	0,10

Varição na composição de espécies e relação com variáveis preditoras

Para o inventário de 2005, o componente ambiental explicou 4,4% da variação da composição de espécies arbóreas. O componente espacial e o ambiental espacialmente estruturado contribuíram, cada um, com 5,4% e 8,6%, respectivamente, restando 81,6% de resíduo (Figura 7; Material Suplementar 1). As variáveis ambientais selecionadas pelo modelo foram Mg, declividade e distância vertical até o curso d'água (Material Suplementar 2). A variação da composição de espécies no inventário de 2011 foi explicada tanto pelo componente ambiental (5,6%) como pelo espacial (6,9%). O ambiente espacialmente estruturado explicou 6,3% e novamente houve uma alta porção (81,2%) de variação não explicada. As variáveis ambientais foram Cota, m e Al. A fração biótica não foi significativa na partição de variância para nenhum dos dois levantamentos.

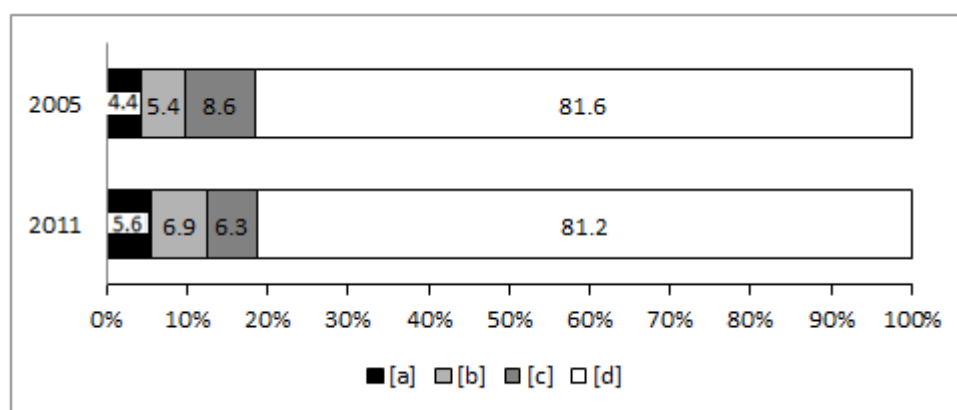


Figura 7. Partição da variância entre os componentes que explicam a variação na composição de espécies (abundância de indivíduos) da vegetação arbórea da Mata da Lagoa, Lavras/MG, para os inventários de 2005 e 2011. [a] representa a fração da variância explicada somente por variáveis ambientais; [b] variação ambiental espacialmente estruturada, ou seja, a sobreposição entre os componentes ambiental e espacial; [c] somente variáveis espaciais; e [d] fração da variância não explicada pelo modelo (resíduo). Todos os valores estão expressos em porcentagem.

Varição nas taxas de dinâmica e relação com variáveis preditoras

De maneira geral, as taxas de dinâmica foram mais influenciadas por variáveis bióticas do que por variáveis ambientais (Figura 8; Material Suplementar 3), pois apenas foram selecionadas variáveis ambientais (m, AI e distância vertical) nos modelos das taxas de recrutamento, nos dois intervalos (Material Suplementar 4). Para os outros modelos foram selecionadas variáveis bióticas, com destaque para AB (mortalidade, rotatividade N e rotatividade AB do primeiro intervalo), hQ3 (perda em área basal do primeiro intervalo e rotatividade AB do segundo intervalo) e porcentagem de espécies pioneiras (perda e ganho em área basal, rotatividade N e rotatividade AB do segundo intervalo). Os modelos de regressão linear indicaram que todas as variáveis selecionadas foram negativamente relacionadas com as variáveis resposta, com exceção da porcentagem de espécies pioneiras (Tabela 7).

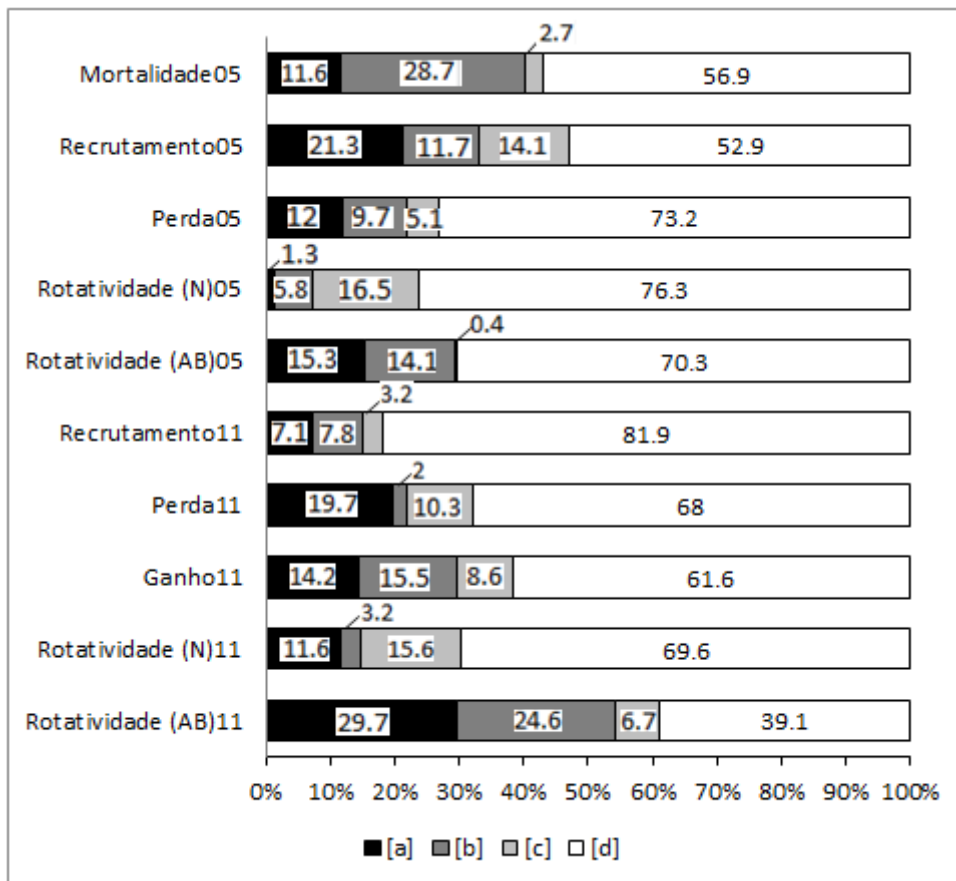


Figura 8. Partição da variância entre os componentes que explicam a variação nas taxas de dinâmica da vegetação arbórea da Mata da Lagoa, Lavras/MG, para os intervalos de 2000 a 2005 (05) e 2005 a 2011 (11). [a] representa a fração da variância explicada somente por variáveis bióticas (ambientais para as taxas de recrutamento); [b]

sobreposição entre os componentes biótico/ambiental e espacial; [c] somente variáveis espaciais; e [d] fração da variância não explicada pelo modelo (resíduo). Todos os valores estão expressos em porcentagem.

Tabela 7. Modelos de regressão linear para as taxas de dinâmica da Mata da Lagoa. β = coeficiente padronizado; EP β = erro padrão. Os intervalos estão abreviados (05 = 2000-2005; 11 = 2005-2011). * $p < 0,05$

Modelos: Variável resposta	Variáveis preditoras selecionadas	β	EP β	t	p
Mortalidade ₀₅	AB	-0,014	0,006	-2,383	0,024*
Recrutamento ₀₅	m	-0,016	0,007	-2,332	0,027*
	AI	-0,011	0,007	-1,463	0,155
Perda ₀₅	hQ3	-0,022	0,008	-2,605	0,014*
Rotatividade (N) ₀₅	AB	-0,015	0,004	-3,444	0,001*
Rotatividade (AB) ₀₅	AB	-0,014	0,005	-2,455	0,020*
Recrutamento ₁₁	Dist. V	-0,070	0,034	-2,051	0,050*
Perda ₁₁	intercept	-0,189	0,076	-2,498	0,019*
	% pion	0,136	0,057	2,383	0,024 *
Ganho ₁₁	% pion	0,016	0,005	3,046	0,005*
Rotatividade (N) ₁₁	% pion	0,012	0,005	2,346	0,026*
Rotatividade (AB) ₁₁	hQ3	-0,394	0,142	-2,768	0,010*
	% pion	0,019	0,006	2,928	0,006*

DISCUSSÃO

Os resultados da dinâmica da Mata da Lagoa entre os anos de 2005 e 2011 sugerem um quadro geral de instabilidade da comunidade arbórea, caracterizada pelo desequilíbrio entre as taxas de mortalidade e recrutamento e entre as taxas de perda e ganho em área basal. Esses resultados não foram iguais para as duas classes de solos, com as parcelas do Nitossolo apresentando um ganho líquido em área basal.

Machado & Oliveira-Filho (2010) propuseram um interessante modelo hipotético de regeneração florestal, baseada na análise de mudanças na demografia e biomassa para o diagnóstico da fase de regeneração da floresta, também chamada etapa silvigenética (Oldeman 1983; 1989). Segundo tal modelo, a condição de ‘estabilidade’ corresponderia à fase clímax ou madura de uma floresta, na qual densidade e área basal flutuariam moderadamente sob um regime de distúrbios leves. Esta fase poderia ser interrompida pela ocorrência de distúrbios moderados a severos que caracterizariam a ‘degradação’ a partir da redução de densidade ou área basal. Dessa forma, a redução em densidade e biomassa observada na comunidade como consequência das taxas de mortalidade superiores às de recrutamento e das taxas de perda em área basal superiores às taxas de ganho sugerem um quadro de degradação na Mata da Lagoa.

Observou-se no fragmento um declínio da densidade das árvores de menor porte e o crescimento das árvores sobreviventes, especialmente nas parcelas do Nitossolo. Gomes et al. (2003) e Werneck & Franceschinelli (2004), estudando fragmentos florestais secundários com intenso histórico de perturbação na Região Sudeste, encontram o mesmo padrão de maior mortalidade nas menores classes diamétricas. Sabe-se que mudas e árvores menores são as mais afetadas após a criação de uma borda (Viana et al. 1997; Laurance et al. 1998; 2002), e diversos estudos mostram que em florestas úmidas tropicais que sofreram cortes rasos, a densidade e a área basal originais foram restauradas em um período que varia de 50 a 150 anos (Uhl et al. 1988; Saldarriaga et al. 1988; Tabarelli & Mantovani 1999; Saldarriaga & Uhl 1991), o que indica a possibilidade de efeitos de muito longo prazo. Assim, é possível que esteja ocorrendo um quadro degenerativo na comunidade, e que este esteja relacionado aos efeitos da fragmentação ainda em curso (Pütz et al. 2011) e do distúrbio mais recente, que foi o corte raso ocorrido nas bordas superiores em 1986. Além disso, a presença do gado pode ter contribuído para a mortalidade dos indivíduos menores. Em

remanescentes de floresta estacional semidecidual no hotspot Mata Atlântica, Pereira et al. (2014) observaram que a estrutura da vegetação seria influenciada pelo pastoreio. A ocorrência intensa do gado também já foi citada por Guimarães (2008) como a principal causa da redução significativa no número de indivíduos menores devido ao pisoteio e por aumentar a compactação do solo, dificultando o estabelecimento e desenvolvimento radicular dos indivíduos jovens.

Entretanto, mudanças estruturais em comunidades arbóreas podem ser guiadas ainda por diferenças intrínsecas das histórias de vida das espécies, processos populacionais dependentes da densidade e de distúrbios adicionais (Chazdon et al. 2007). A diminuição dos indivíduos pertencentes à guilda de regeneração de espécies pioneiras e o ganho em biomassa observado nas parcelas do Nitossolo, pode também nos levar a uma hipótese de estruturação da comunidade, onde as mudanças nas etapas dos ciclos silvigenéticos se devam a variações temporais ligadas a flutuações cíclicas inerentes às populações (Pedroni 2001; Bertani et al. 2001; van den Berg 2001; Oliveira-Filho et al. 2007; Gastauer & Meira Neto 2013). Flutuações cíclicas também são comuns em florestas tropicais não perturbadas, as quais alcançam um balanço por meio de ciclos rítmicos em que períodos de expansão são sucedidos por outros de retração devido às alternâncias no predomínio de recrutamento ou mortalidade, ou de perda ou ganho de área basal (Manokaran & Kochummen 1987; Swaine 1990; Phillips & Gentry 1994; Felfili 1995; Sheil et al. 2000).

Os parâmetros de dinâmica encontrados na Mata da Lagoa mostraram-se espacialmente heterogêneos entre as classes de solos da floresta. Essa variação pode se dever tanto ao histórico de distúrbios quanto a heterogeneidade ambiental, já que além das parcelas dos Argissolos estarem mais próximas de onde houve o corte raso mais recente (Machado & Oliveira-Filho 2010), as duas classes de solos apresentam ainda diferenças de topografia e fertilidade. A topografia pode determinar a distribuição de água e insolação, resultando em alterações nos atributos necessários para a vegetação (Gallardo-Cruz et al. 2009). Além disso, a variação na concentração e disponibilidade de nutrientes pode existir em razão da lixiviação ao longo da encosta, causando o acúmulo desses sedimentos nas menores cotas, representadas em sua maioria pelas parcelas dos Nitossolos (Soethe et al. 2001).

Entretanto, apenas as taxas de recrutamento, nos dois intervalos analisados, apresentaram correlações significativas com variáveis ambientais relacionadas

fertilidade do solo e disponibilidade hídrica, sugerindo que o histórico de distúrbios provavelmente é o principal fator responsável pelos padrões de dinâmica. Tais resultados corroboram com a ideia de que, apesar de sua reconhecida influência, a heterogeneidade ambiental exerce um papel secundário sobre as taxas, que geralmente são determinadas mais fortemente pelo histórico de distúrbios, naturais ou antrópicos, e pela fase silvigenética de cada peça do mosaico florestal (Guilherme et al. 2004; Higuchi et al. 2008; Machado & Oliveira-Filho 2010; Silva et al. 2011; Santos 2013; Oliveira-Filho et al. 1997).

Os modelos realizados para a composição florística apresentaram correlações com variáveis ambientais, indicando uma maior influência de fatores relacionados à fertilidade do solo, disponibilidade de água, topografia e declividade. A diversidade de relevo, frequentemente, pode criar um mosaico de ambientes decorrentes de variações no regime hídrico e na quantidade de radiação que estará disponível para as plantas, que certamente irão influenciar as condições microclimáticas e o seu desenvolvimento (Fernandes 1998; Pezzopane 2001). Apesar disso, uma considerável fração da partição de variância permaneceu sem explicação. O alto resíduo gerado nos modelos se deve provavelmente à estocasticidade de diversos fenômenos relacionados à dispersão, estabelecimento e crescimento das espécies (Hubbell 2001), bem como a outros fatores importantes que são muitas vezes difíceis de serem mensurados, como a luminosidade causada pela formação de clareiras no interior do fragmento (Renó 2015).

Estudos similares (Oliveira-Filho et al. 2004; Appolinario et al. 2005) já trataram da dificuldade em se fazer inferências sobre padrões em comunidades quando estes estão relacionados a eventos de distúrbios passados. No presente estudo, a criação das variáveis bióticas, composta por fatores estruturais e ecológicos da vegetação, mostrou-se uma medida eficaz, capaz de captar as diferentes fases do ciclo silvigenético no interior do fragmento, estando os mesmos possivelmente relacionados aos efeitos do histórico de distúrbios sobre a comunidade. O espaço também mostrou certa influência na variação das taxas, com alguns modelos apresentando o componente espacial com a maior porcentagem de explicação na partição de variância. Em grande parte dos estudos de dinâmica já realizados, as variações espaciais das taxas foram atribuídas a fatores estocásticos, devido à ocorrência aleatória de clareiras geradas pela morte de grandes árvores (Carey et al. 1994; Korning & Balslev 1994; Sheil et al. 2000; Machado & Oliveira-Filho 2010; Abreu 2012; Garcia 2012; Salami 2013).

Os resultados obtidos para os modelos das taxas de dinâmica evidenciaram correlações negativas entre as taxas de recrutamento e os níveis de saturação por AI e a distância vertical ao corpo d'água. Solos mais pobres em nutrientes passam por modificações mais lentas, devido à dificuldade no desenvolvimento das plantas, além dos mesmos estarem normalmente associados a trechos de maior declividade (Phillips et al. 2004; Phillips & Sheil 1997). Esses dados corroboram com diversos trabalhos que citam variáveis ambientais relacionadas a fatores topográficos e fertilidade do solo como os principais descritores dos padrões de dinâmica (Baker et al. 2003; Joly 1991; Oliveira-Filho et al. 2007; Machado & Oliveira-Filho 2010; Salami 2013; Guilherme et al. 2004; Appolinário et al. 2005; Miguel et al. 2011).

O processo degenerativo mais intenso nos menores indivíduos foi reafirmado nos modelos devido à existência de correlações negativas entre as taxas de perda em área basal e a variável “intercept”, e também entre as taxas de mortalidade e a variável AB. Essas correlações sugerem que onde o distúrbio foi mais intenso, ou seja, onde estão os menores indivíduos, houve maiores taxas de mortalidade e perda de AB. A seleção da AB também para as taxas de rotatividade são reflexo da dinâmica acelerada dos indivíduos das menores classes de diâmetro, que são principalmente pertencentes à guilda de espécies pioneiras (Swaine; Lieberman; Putz 1987; Garcia 2012). De fato, também foram observadas correlações positivas entre a porcentagem de indivíduos de espécies pioneiras e as taxas de rotatividade (N) e rotatividade (AB) para o segundo intervalo. Já a relação dessa mesma variável com as taxas de ganho mostrou-se então antagônica, sugerindo correlações espúrias.

A seleção do terceiro quartil da altura como variável preditora nos modelos mostra um claro padrão, já relatado por Oliveira-Filho et al. (1997) com relação às taxas de rotatividade. A influência negativa entre essa variável e as taxas de perda e rotatividade (AB) no presente estudo sugere que nas parcelas que apresentaram os indivíduos de menor altura (ou seja, onde teria havido mais distúrbio), houve maior rotatividade e perdeu-se mais AB. Ainda segundo Oliveira-Filho et al. (1997), a correlação entre a altura da copa e as taxas de dinâmica é indicativo de que o histórico de distúrbios certamente exerce um papel principal na dinâmica da comunidade.

Apesar da descaracterização fisionômica e florística causada pelo histórico de distúrbio, pequenos fragmentos podem oferecer habitats adequados a várias espécies florestais (Chazdon et al. 2009; Dent & Wright 2009) e representam importantes

sumidouros de carbono atmosférico, compensando parcialmente as emissões globais de carbono (Pan et al. 2011). A partir do conhecimento dos processos dinâmicos que atuam na modificação da estrutura e composição dessas comunidades torna-se possível inferir qual a tendência futura de um determinado ecossistema florestal e qual a melhor forma de intervenção para manejo neste fragmento (Hubbell & Foster 1992; Clark & Clark 1999), principalmente considerando a realidade atual dos ambientes perturbados por atividades antrópicas. Comparado com outras florestas também submetidas a distúrbios intensos e recentes, a Mata da Lagoa parece não estar apresentando a mesma capacidade de resiliência (Machado et al. 2004; Pereira et al. 2014). Seria interessante a inclusão do fragmento em futuras pesquisas voltadas à conservação florestal, com a introdução de medidas simples de manejo, como retirada de espécies exóticas e cercamento da floresta para tentar reduzir, ou se possível evitar a entrada do gado, no sentido de tentar promover condições que facilitem uma melhor estruturação da floresta.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados permitiram concluir que o fragmento apresentou uma dinâmica acelerada, com elevadas taxas de mortalidade, recrutamento, ganho e perda em área basal. Esse quadro resultou na instabilidade da comunidade, com perda de indivíduos e em área basal. Acredita-se que a comunidade se encontre em um quadro de desequilíbrio como consequência do distúrbio ambiental causado pelo corte raso na parte superior da mata em 1986, ou ainda que estejam ocorrendo flutuações cíclicas inerentes à comunidade. A correlação entre a composição de espécies e taxas de dinâmica com variáveis ambientais e bióticas resultou em uma maior porção explicada pelo componente ambiental e espacial para os padrões de distribuição de espécies, enquanto que as taxas de dinâmica se mostraram mais influenciadas pelos preditores bióticos e espaciais. Entretanto, ainda foram obtidos valores altos de resíduos, principalmente para os modelos de composição de espécies. Recomendamos que em trabalhos futuros outros preditores, que reflitam melhor a luminosidade do sub-bosque e o tamanho das clareiras formadas, sejam investigados. Este estudo demonstrou, pela primeira vez, que variáveis bióticas, relacionadas à estrutura e à ecologia da comunidade são importantes preditores para as taxas de dinâmica, sugerindo assim o papel do histórico de distúrbios como principal responsável pela variação temporal de comunidades arbóreas em florestas tropicais.

REFERÊNCIAS

- Abreu, T.A.L. 2012. Dinâmica da vegetação arbustivo-arbórea no período de 14 anos em uma floresta de vale, Mato Grosso, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Brasília, Brasília.
- Appolinário, V.; Oliveira-Filho, A. T.; Guilherme, F. A. G. 2005. Tree population and community dynamics in a Brazilian tropical semideciduous forest. **Revista Brasileira de Botânica** 28(2):347-360.
- Arantes, T.B.; Faria, R.A.V.B.; Souza, L.M.; Botelho, S.A.; Guimarães, J.C.C. 2012. Avaliação da regeneração natural como processo de recuperação do entorno de nascente perturbada. **Enciclopédia Biosfera** 8(14): 1020-1041.
- Ayres, M.; Ayres, J.R.; Ayres, D.L. & Santos, A.A.S. 2007. Bioestat: Aplicações Estatísticas nas áreas das Ciências Bio-Médicas. Sociedade Civil Mamirauá, Belém. MCT-CNPq, 324 p.
- Baker, T. R.; Burslem, D. F. R. P.; Swaine, M. D. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scale in Ghanaian tropical rain forest. **Journal of Tropical Ecology** 19(2):109-125.
- Benjamin, K.; Domon, G.; Bouchard, A. 2005. Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. **Landscape Ecology** 20(6):627-647.
- Bertani, D.F.; Rodrigues, R.R.; Batista, J.L.F. & Shepherd, G.J. 2001. Análise temporal da heterogeneidade florística e estrutural em uma floresta ribeirinha. **Revista Brasileira de Botânica** 24(1):11-23.
- Blanchet, F.G.; Legendre, P.; Bocard, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. **Ecology**, 89(9):2623-32.
- Carey, E.V.; Brown, S.; Gillespie, A.J.R.; Lugo, A.E. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forest of Venezuela. **Biotropica** 26(3):255-264.
- Carvalho, D.A.; Oliveira-Filho, A.T.; van den Berg, E.; Fontes, M.A.L.; Vilela, E.A.; Marques, J.J.G.S.M.; Carvalho, W.A.C. 2005. Variações florísticas e estruturais do compartimento arbóreo de uma floresta ombrófila alto-montana às margens do Rio Grande, Bocaina de Minas, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 19:91-109.

- Chazdon, R. L.; Peres, C. A.; Dent, D.; Sheil, D.; Lugo, A. E.; Lamb, D.; Stork, N. E.; Miller, S. E. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology** 23(6):1406-1417.
- Chazdon, R. L.; Letcher, S. G.; Van Breugel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F. & Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions** 362:273-289.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. **Ecological Applications** 9:981-997.
- Condit, R.; Hubbell, S. P.; Foster, R. B. 1996. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: impact of climate change. **Journal of Tropical Ecology** 12(2):231-256.
- Coreau, A.; Martin, J. 2007. Multi-scale study of Bird species distribution and of their response to vegetation change: a Mediterranean example. **Landscape Ecology** 22(5):747-764.
- Dalanesi, P.E; Oliveira-Filho, A.T; Fontes, M.A.L. 2004. Flora e estrutura do componente arbóreo da floresta do Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras, MG, e correlações entre a distribuição das espécies e variáveis ambientais. **Acta Botanica Brasilica** 18:737-757.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18:431-451.
- Dent, D. H. & S. J. Wright. 2009. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. **Biological Conservation** 142:2833-2843.
- Dray, S.; Legendre, P.; Blanchet, F.G. 2009. Packfor: forward selection with permutation. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar> (Acesso maio de 2015).
- Dray, S., Legendre, P.; Peres-Neto, P. R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). **Ecological Modelling** 196(3-4):483-493.
- Dray, S.; Péliissier, R.; Couteron, P.; Fortin, M.J.; Legendre, P.; Peres-Neto, P.R.; Bellier, E.; Bivand, R.; Blanchet, F.G.; Cáceres, M.; Dufour, A.B.; Heegaard, E.; Jombart, T.; Munoz, F.; Oksanen, J.; Thioulouse, J.; Wagner, H.H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. **Ecological Monographs** 82:257-5.

- Embrapa 2000. Sistema brasileiro de classificação de solos. 2.ed. Rio de Janeiro.
- Espírito-Santo, F.D.B.; Oliveira-Filho, A.T.; Machado, E.L.M.; Souza, J.S.; Fontes, M.A.L. & Marques, J.J.G.S.M. 2002. Variáveis ambientais e a distribuição de espécies arbóreas em um remanescente de Floresta Estacional Semidecídua Montana no campus da Universidade Federal de Lavras, MG. **Acta Botanica Brasilica** 16(3):331-356.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** 34:487-515.
- Felfili, J.M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). **Journal of Tropical Ecology** 11:67-83.
- Fernandes, H.A.C. 1998. Dinâmica e distribuição de espécies arbóreas em uma floresta secundária no domínio da Mata Atlântica. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Finegan, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. **Forest Ecology and Management** 47(1-4):295-321.
- Fundação SOS Mata Atlântica e INPE. 2014. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica no período 2005-2008. Relatório técnico. São Paulo, Fundação SOS Mata Atlântica/ INPE.
- Gallardo-Cruz, J. A.; Pérez-García, E. A.; Meave, J.A. 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. **Landscape Ecology** 24(4):473-482.
- Garcia, P.O. 2012. Rotatividade da comunidade arbórea em fragmento de Mata Atlântica e correlações com fatores edáficos, topográficos, bióticos e ecológicos. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Lavras. Lavras.
- Gastauer, M. & Meira Neto, J..A.A. 2013. Community dynamics in a species-rich patch of old-growth forest in a global changing scenario. **Acta Botanica Brasilica** 27(2):270-285.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. & Veblen, T. T. 1992. Plant Succession; theory and prediction. Chapman & Hall.
- Gomes, E. P. C.; Mantovani, W.; Kageyama, P. Y. 2003. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rainforest in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 63(1):47-60.

- Guilherme, F.A.G.; Oliveira-Filho, A.T.; Appolinário, V.; Bearzoti, E. 2004. Effects of flooding regime and woody bamboos on tree community dynamics in a section of tropical semideciduous in South-Eastern Brazil. **Plant Ecology** 174(1):19-36.
- Guimarães, J.C.C., van den Berg, E., Castro, G.C., Machado, E.L.M. & Oliveira-Filho, A.T. 2008. Dinâmica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta de galeria aluvial no planalto de Poços de Caldas, MG, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 31(4):621-632.
- Harper, K.A.; Macdonald, S.E.; Burton, P.J.; et al (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology** 19:768–782.
- Higuchi, P.; Oliveira-Filho, A. T.; Bebber, D. P.; Brown, N. D.; Silva, A. C.; Machado, E. L. M. 2008. Spatial and temporal patterns of tree community dynamics in a tropical forest fragment along a 19-year period. **Plant Ecology** 199(1):125-135.
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. New York, Princeton University Press.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1992. Short-term population dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. **Oikos** 63:48-61.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In **Plant Ecology** (M.J. Crawley, ed.) p.77-96
- Joly, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: Holm-Nielsen, L. B.; Nielsen, I. C.; Balsev, H. (Eds.). Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity. London: Academic Press.
- Korning, J. & Balslev, H. 1994. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science** 4:77-86.
- Laurance, W.F.; Ferreira, L.V.; Rankin-de-Merona, J.M. & Laurance, S.G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. **Ecology** 79:2032-2040.
- Laurance, S. G. W.; Laurance, W. F.; Nascimento, H. E. M.; Andrade, A.; Fearnside, P. M.; Rebello, E. R. G.; Condit, R. 2009. Long-term variation in Amazon forest dynamics. **Journal of Vegetation Science** 20(2):323-333.
- Laurance, W. F.; Lovejoy T.E.; Vasconcelos, H.L.; Bruna, E.M.; Diham, R.K.; Stouffer, P.C.; Gascon, C.; Bierregaard, R.O.; Laurance, G.S.; Sampaio, E. 2002.

- Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology** 16:605-618.
- Legendre, P.; Gallagher, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia** 129:271-280.
- Legendre, P.; Borcard, D.; Roberts, D.W. 2012. Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels. **Ecology** 93(5):1234-1240.
- Lepš, J.; Šmilauer, P. 2003. Multivariate analysis of ecological data using Canoco. Cambridge, Cambridge University Press.
- Lewis, S. L. et al. 2004a. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359(1443): 421-436.
- Lewis, S. L. et al. 2004b. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. **Journal of Ecology** 92(6):929-944.
- Lieberman, D.; Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica, 1969-1982. **Journal of Tropical Ecology** 3(4):347-358.
- Lindenmayer, D. B. et al. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. **Ecology Letters** 11(1):78-91.
- Lorenzi, H. 2002a. Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, vol. 01. Nova Odessa, Instituto Plantarum.
- Lorenzi, H. 2002b. Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, vol. 02. Nova Odessa, Instituto Plantarum.
- Lorenzi, H. 2009. Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, vol. 03. Nova Odessa, Instituto Plantarum.
- Machado, E.L.M. & Oliveira-Filho, A.T. 2010. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Acta Botanica Brasilica** 24:250-261.
- Machado, E.L.M.; Oliveira-Filho, A.T.; Carvalho, W.A.C.; Souza, J.S.; Borem, R.A.T. & Botezelli, L. 2004. Análise comparativa da estrutura e flora do compartimento arboreo-arbustivo de um remanescente florestal na fazenda Beira Lago, Lavras, MG. **Revista Árvore** 28(4):493-510.
- Machado, E.L.M.; Oliveira-Filho, A.T.; van den Berg, E.; Carvalho, W.A.C.; Souza, J.S.; Marques, J.J.G.S.M. & Calegario, N. 2008. Efeitos do substrato, bordas e

- proximidade espacial na estrutura da comunidade arborea de um fragmento florestal em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 32(2):287-302.
- Machado, E.L.M. 2005. Heterogeneidade espacial e temporal em um fragmento de floresta estacional em Lavras, MG. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Magnago, L.F.S.; Edwards, D.P.; Edwards, F.A.; Magrach, A.; Martins, S.V.; Laurance, W.F. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of Ecology** 102: 475-485.
- Manokaran, N. & Kochummen, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of the species in lowland dipterocarp forest in Peninsular Maylasia. **Journal of Tropical Ecology** 3:315-330.
- MEA - Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B.; Kent, J.; 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403:853–858.
- Miguel, A.; Marimon, B.S.; Oliveira, E.A.; Maracahipes, L. & Marimon-Junior, B.H. 2011. Woody community dynamics of a gallery forest in the transition Cerrado-Amazon Forest in Eastern Mato Grosso, over a seven year period (1999 to 2006). **Biota Neotropica** 11(1):53-61.
- Montgomery, D.C.; Peck, E.A.; Vining, G.G. 2001. Introduction to Linear Regression Analysis. John Wiley & Sons: New Jersey.
- Nunes, Y. R. F. N. 2005. Dinâmica da comunidade arbórea e da sua regeneração em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- Nunes, Y.R.F.; Mendonça, A.V.R.; Oliveira-Filho, A.T.; Botezelli, L.; Machado, E.L.M. 2003. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. **Acta Botanica Brasilica** 17(2): 213-229.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Wagner, H. 2011. Vegan: community ecology package. <http://vegan.r-forge.r-project.org> (Acesso maio de 2015).

- Oldeman, R.A.A. 1989. Dynamics in tropical rain forests. In *Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity*. (L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen, H. Balslev, eds.). **Academic Press** 3-21.
- Oldeman, R.A.A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis, and diversity. In: *Tropical rain forest: ecology and management*. (S.L. Sutton, T.C. Whitmore, A.C. Chadwick, eds.). **Blackwell Scientific Publication** 131-50.
- Oliveira-Filho, A.T.; Carvalho, W.A.C.; Machado, E.L.M.; Higuchi, P., Appolinário, V.; Castro, G.C.; Silva, A.C.; Santos, R.M.; Borges, L.F., Corrêa, B.S. & Alves, J.M. 2007. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasileira de Botânica** 30:149-161.
- Oliveira-Filho, A.T., Mello, J.M & Scolforo, J.R.S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five year period (1987-1992). **Plant Ecology** 131:45-66.
- Oliveira-Filho, A. T.; Scolforo, J. R. S.; Mello, J. M. 1994. Composição florística e estrutura de um remanescente de floresta semidecidual montana em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 17(2): 167-182.
- Oliveira-Filho, A.T. 2009. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? **Rodriguésia** 60(2): 237-258.
- Oliveira-Filho, A.T.; Carvalho, D.A.; Fontes, M.A.L.; van den Berg, E.; Curi, N.; Carvalho, W.A.C. 2004. Variações estruturais do compartimento arbóreo de uma floresta semidecídua alto-montana na chapada das Perdizes, Carrancas, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 27:291-309.
- Pan, Y.; Birdsey, R. A.; Fang, J.; Houghton, R.; Kauppi, P. E.; Kurz, W. A.; Phillips, O. L.; Shvidenko, A.; Lewis, S. L.; Canadelli, J. G.; Ciais, P.; Jackson, R. B.; Pacala, S. W.; MCGuire, A. D.; Piao, S.; Rautianien, A.; Sitch, S.; Hayes, D. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science** 333: 988-993.

- Pardini, R.; Bueno, A.D.A.; Gardner, T.A.; Prado, P.I.; Metzger, J.P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PLoS One** 5(10):e13666
- Pedroni, F. 2001. Aspectos da estrutura e dinâmica da comunidade arbórea na Mata Atlântica de planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Pereira, I.M.; Botelho, S.A.; van den Berg, E.; Oliveira-Filho, A.T.; Machado, E.L.M. 2010. Caracterização ecológica de espécies arbóreas ocorrentes em ambientes de mata ciliar, como subsídio à recomposição de áreas alteradas nas cabeceiras do rio Grande, Minas Gerais, Brasil. **Ciência Florestal** 20(2): 235-253.
- Pereira, J.A.A.; Oliveira-Filho, A.T.; Eisenlohr, P.V.; Miranda, P.L.S.; Lemos-Filho, J.P. 2014. Human impacts affect tree community features of 20 forest fragments of a vanishing Neotropical hotspot. **Environmental Management** 55(2):296-307.
- Peres-Neto, P.R.; Legendre, P. 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. **Global Ecology and Biogeography** 19: 174-184.
- Pezzopane, J.E.M. Caracterização fitossociológica, microclimática, e ecofisiológica em uma floresta estacional semidecidual secundária. 2001. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Viçosa.
- Phillips, O. L. et al. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. 359(1443):381-407.
- Phillips, O.L. & Gentry, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. **Science** 263: 954-958.
- Phillips, O. L.; Sheil, D. 1997. Forest turnover, diversity and CO₂. **Trends in Ecology & Evolution** 12(10):404-404.
- Primack, R. B.; Rodrigues, E. Biologia da conservação. Londrina: Viva, 2001. 328 p.
- Pütz, S.; Groeneveld, J.; Alves, L.F.; Metzger, J.P.; Huth, A. 2011. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: a modelling study for Brazilian Atlantic forests. **Ecological Modelling** 222(24):1986–1997.
- Quinn, G.P.; Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge, Cambridge University Press.

- Rangel, T.F.; Diniz-Filho, J.A.F.; Bini, L.M. 2010. SAM: A comprehensive application for spatial analysis in macroecology. **Ecography** 33: 1-5.
- R Development Core Team. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from www.R-project.org. (Acesso maio de 2015).
- Renó, I. P. 2015. Dinâmica temporal e composição florística da comunidade arbórea de floresta ombrófila densa montana, Parque Estadual da Serra do Mar, SP, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista.
- Ribeiro, M. C. et al. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation** 142(6):1141-1153.
- Rocha, C.T.V.; Carvalho, D.A.; Fontes, M.A.L.; Oliveira-Filho, A.T.; van den Berg, E.; Marques, J.J.G.S.M. 2005. Comunidade arbórea de um continuum entre floresta paludosa e de encosta em Coqueiral, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 28:203-218.
- Salami, B. 2013. Dinâmica do componente arbóreo em um fragmento de floresta ombrófila mista montana em Lages, SC. Dissertação de Mestrado. Universidade do Estado de Santa Catarina.
- Saldarriaga, J.G. & UHL, C. 1991. Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro. In **Tropical rain forests: regeneration and management** (A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore & M. Hadley, eds.). Blackwell.303-312.
- Saldarriaga, J.G.; West, D.C.; Tharp, M.L. 1988. Long-term chronosequence in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **Journal of Ecology** 76:938-958.
- Santos, M.C.N. 2013. Padrões espaço-temporais do estrato arbóreo de um remanescente de floresta ombrófila densa na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Lavras.
- Scudeller, V.V.; Martins, F.R. & Shepherd, G.J. 2001. Distribution and abundance of arboreal species in the Atlantic Ombrophilous Dense Forest in Southeastern Brazil. **Plant Ecology** 152(2):185-199.
- Sheil, D. & May, R. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology** 84:91-100.

- Sheil, D.; Jennings, S.; Savill, P. 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology** 16:765-800.
- Silva, A.C.C.; Higuchi, P.; van den Berg, E.; Nunes, M.H. & Santos, M.C.N. 2011. Variação espaço-temporal da dinâmica da comunidade arbórea em fragmentos de floresta aluvial em Minas Gerais. **Cerne** 17(4):465-471.
- Silva, W. G. S. et al. 2007. Relief influence on the spatial distribution of the Atlantic Forest cover at the Ibiúna Plateau, SP. **Brazilian Journal of Biology** 67(3):403-411.
- Soethe, N.; Wilcke, W.; Homeier, J.; Lehmann, J.; Engels, C. 2001. Plant growth along the altitudinal gradient: role of plant nutritional status, fine root activity and soil properties. **Forest Ecology and Management** 151(1-3):139-149.
- Souza, J.S.; Espírito-Santo, F.D.B.; Fontes, M.A.L.; Oliveira-Filho, A.T.; Botezelli, L. 2003. Análise das variações florísticas e estruturais da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua às margens do rio Capivari, Lavras-MG. **Revista Árvore** 27:185-206.
- Swaine, M. D.; Lieberman, D.; Putz, F. E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology** 3(4):359-366.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio** 75: 81-86.
- Swaine, M.D. 1990. Population dynamics of tree species in tropical forests. In **Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity** (L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev, eds.). Academic Press, London, p.101-110.
- Tabarelli, M.; Lopes, A.V.; Peres, C.A. 2008. Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. **Biotropica** 40:547-661
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Biologia** 59:239-250.
- Uhl, C.; Clark, K.; Dezzio, N.; Maguirino, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. **Ecology**, 69 (3): 151-763.
- Valente, R. O. A. 2001. Análise da estrutura da paisagem na bacia do Rio Corumbataí, SP. 2001. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

- van den Berg, E. 2001. Variáveis ambientais e dinâmica estrutural e populacional de uma floresta de galeria em Itutinga, MG. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Viana, V. M.; Tabanez, A. A.; Batista, J. L. F. 1997. Dynamics and restoration of forest in the Brazilian Atlantic moist forest. In: Laurance, W. F.; Bierregaard; Junior, R. O. (Eds.). **Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities**. Chicago: University of Chicago, p. 55-70.
- Viana, V.M.; Tabanez, A.A.J.; Martins, J.L.A. 1992. Restauração e manejo de fragmentos florestais. In: Congresso Nacional Sobre Essências Nativas. Anais. São Paulo: Instituto Florestal de São Paulo, p. 400-407.
- Vilela, E. A. & Ramalho, M. A. P. 1979. Análise das temperaturas e precipitações pluviométricas de Lavras, Minas Gerais. **Ciência e Prática** 3 (1): 71-79.
- Werneck, M. & Franceschinelli, E.V. 2004. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. **Plant Ecology** 174:337-346.
- Whitmore, T. C. 1990. An introduction to tropical rain forests. London: Blackwell, 305p.
- Zar, J.H. 2010. Bioestatistical analisys, 5 ed. New Jersey, Prentice Hall.

Material Suplementar 1. Partição da variância entre os componentes que explicam a variação na composição de espécies (abundância de indivíduos) da vegetação arbórea da Mata da Lagoa, Lavras/MG, e a significância de cada fração explicada. R2 Adj. = coeficiente de determinação ajustado.

Modelos:

Variável resposta	Símbolo	Fração explicada por cada componente	R2 Adj.	F	p
Composição espécies (abundância - 2005)	[a]	Ambiental	0,044	1,467	0,005
	[b]	Espacial	0,054	1,829	0,002
	[c]	Ambiental espacialmente estruturado	0,086	-	-
	[d]	Resíduo	0,816	-	-
Composição espécies (abundância - 2011)	[a]	Ambiental	0,056	1,595	0,002
	[b]	Espacial	0,069	2,066	0,001
	[c]	Ambiental espacialmente estruturado	0,063	-	-
	[d]	Resíduo	0,812	-	-

Material Suplementar 2. Variáveis preditoras selecionadas para compor os modelos de composição de espécies (abundância de indivíduos) da vegetação arbórea da Mata da Lagoa, Lavras/MG. R2 = coeficiente de determinação; R2 Adj. = coeficiente de determinação ajustado.

Modelos:

Variável resposta	Variáveis preditoras selecionadas	R2	R2 Adj.	F	p
Composição espécies (abundância - 2005)	Mg	0,098	0,065	2,940	0,001
	Declividade	0,058	0,091	1,785	0,011
	Dist.V	0,067	0,130	2,171	0,004
	MEM 1	0,124	0,092	3,844	0,001
	MEM 3	0,077	0,140	2,516	0,001
	MEM 3	0,084	0,150	2,778	0,001
Composição espécies (abundância - 2011)	Cota	0,099	0,066	2,999	0,003
	m	0,066	0,102	2,078	0,005
	Al	0,046	0,119	1,481	0,043
	MEM 1	0,117	0,084	3,597	0,002
	MEM 3	0,076	0,132	2,473	0,001

Material Suplementar 3. Partição da variância entre os componentes que explicam a variação nas taxas de dinâmica da vegetação arbórea da Mata da Lagoa, Lavras/MG, e a significância de cada fração explicada. R2 Adj. = coeficiente de determinação ajustado.

Modelos:

Variável resposta	Símbolo	Fração explicada por cada componente	R2 Adj.	F	p
Mortalidade (2000 - 2005)	[a]	Biótico	0,116	6,317	0.014
	[b]	Espacial	0,287	7,814	0.003
	[c]	Biótico espacialmente estruturado	0,027	-	-
	[d]	Resíduo	0,569	-	-
Recrutamento (2000 - 2005)	[a]	Ambiental	0,213	6,230	0.008
	[b]	Espacial	0,117	3,871	0.044
	[c]	Ambiental espacialmente estruturado	0,141	-	-
	[d]	Resíduo	0,529	-	-
Perda (2000 - 2005)	[a]	Biótico	0,120	5,439	0.026
	[b]	Espacial	0,097	4,560	0.039
	[c]	Biótico espacialmente estruturado	0,051	-	-
	[d]	Resíduo	0,732	-	-
Rotatividade (N) (2000 - 2005)	[a]	Biótico	0,013	7,207	0.021
	[b]	Espacial	0,058	4,479	0.009
	[c]	Biótico espacialmente estruturado	0,165	-	-
	[d]	Resíduo	0,763	-	-
Rotatividade (AB) (2000 - 2005)	[a]	Biótico	0,156	6,965	0.018
	[b]	Espacial	0,143	6,475	0.016
	[c]	Biótico espacialmente estruturado	0,004	-	-
	[d]	Resíduo	0,705	-	-
Recrutamento (2005 - 2011)	[a]	Ambiental	0,071	3,330	0.08
	[b]	Biótico	0,078	3,567	0.064
	[c]	Interação ambiental e biótico	0,032	-	-
	[d]	Resíduo	0,819	-	-
Perda (2005 - 2011)	[a]	Biótico	0,197	4,913	0.02
	[b]	Espacial	0,020	1,756	0.205
	[c]	Interação espacial e biótico	0,103	-	-
	[d]	Resíduo	0,680	-	-
Ganho (2005 - 2011)	[a]	Biótico	0,142	7,230	0.017
	[b]	Espacial	0,155	7,811	0.012
	[c]	Biótico espacialmente estruturado	0,086	-	-
	[d]	Resíduo	0,616	-	-
Rotatividade (N) (2005 - 2011)	[a]	Biótico	0,116	5,501	0.027
	[b]	Espacial	0,032	2,240	0.168
	[c]	Interação espacial e biótico	0,156	-	-
	[d]	Resíduo	0,696	-	-
Rotatividade (AB) (2005 - 2011)	[a]	Biótico	0,297	10,490	0.001
	[b]	Espacial	0,246	4,889	0.012
	[c]	Interação espacial e biótico	0,067	-	-
	[d]	Resíduo	0,391	-	-

Material Suplementar 4. Variáveis preditoras selecionadas para compor os modelos de taxas de dinâmica da vegetação arbórea da Mata da Lagoa, Lavras/MG. R2 = coeficiente de determinação; R2 Adj. = coeficiente de determinação ajustado.

Modelos:

Variável resposta	Variáveis preditoras selecionadas	R2	R2 Adj.	F	p
Mortalidade (2000 - 2005)	AB	0,173	0,143	5,676	0,023
	MEM 7	0,194	0,164	6,502	0,014
	MEM 25	0,169	0,314	6,900	0,013
Recrutamento (2000 - 2005)	m	0,167	0,136	5,438	0,027
	A1	0,232	0,354	1,008	0,004
	MEM 1	0,161	0,130	5,191	0,026
	MEM 3	0,149	0,258	5,657	0,032
Perda (2000 - 2005)	hQ3	0,200	0,171	6,786	0,014
	MEM 18	0,178	0,147	5,842	0,03
Rotatividade (N) (2000 - 2005)	AB	0,305	0,279	1,186	0,004
	MEM 3	0,143	0,111	4,502	0,039
	MEM 7	0,136	0,223	4,915	0,044
	MEM 1	0,110	0,316	4,531	0,03
	MEM 28	0,097	0,401	4,552	0,041
Rotatividade (AB) (2000 - 2005)	AB	0,182	0,152	6,027	0,015
	MEM 18	0,170	0,139	5,536	0,032
Recrutamento (2005 - 2011)	Dist. V	0,134	0,102	4,206	0,043
	% pion	0,141	0,109	4,458	0,045
Perda (2005 - 2011)	Intercept	0,187	0,157	6,239	0,021
	% pion	0,162	0,299	6,484	0,017
	MEM 3	0,153	0,122	4,906	0,036
Ganho (2005 - 2011)	% pion	0,255	0,228	9,276	0,01
	MEM 19	0,268	0,241	9,909	0,006
Rotatividade (N) (2005 - 2011)	% pion	0,298	0,272	1,147	0,001
	MEM 3	0,217	0,188	7,491	0,003
Rotatividade (AB) (2005 - 2011)	hQ3	0,278	0,251	1,040	0,005
	% pion	0,130	0,363	5,755	0,022
	MEM 19	0,149	0,117	4,739	0,046
	MEM 9	0,148	0,243	5,494	0,032
	MEM 8	0,126	0,354	0,478	0,032
	MEM 5	0,111	0,457	5,748	0,028