



**MARIA AUXILIADORA PEREIRA FIGUEIREDO**

**INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS EDÁFICAS E TIPOS DE  
BORDA NA DINÂMICA FLORÍSTICO-ESTRUTURAL EM  
UM FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA**

**LAVRAS - MG  
2019**

**MARIA AUXILIADORA PEREIRA FIGUEIREDO**

**INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS EDÁFICAS E TIPOS DE BORDA NA DINÂMICA  
FLORÍSTICO-ESTRUTURAL EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de Concentração em Ciências Florestais, para obtenção do título de Doutora.

Orientador

Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos

**LAVRAS – MG  
2019**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Figueiredo, Maria Auxiliadora Pereira.

Influência de variáveis edáficas e tipos de borda na dinâmica  
florístico-estrutural em um fragmento de floresta Atlântica / Maria  
Auxiliadora Pereira Figueiredo. - 2019.

56 p.

Orientador(a): Rubens Manoel dos Santos.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2019.  
Bibliografia.

1. Fragmentação florestal. 2. Dinâmica florestal. 3. Pequenos  
fragmentos florestais. I. Santos, Rubens Manoel dos. II. Título.

**MARIA AUXILIADORA PEREIRA FIGUEIREDO**

**INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS EDÁFICAS E TIPOS DE BORDA NA DINÂMICA  
FLORÍSTICO-ESTRUTURAL EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA**

**INFLUENCE OF EDHAPIC VARIABLES AND EDGE TYPES ON FLORISTIC-  
STRUCTURAL DYNAMICS IN AN ATLANTIC FOREST FRAGMENT**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de Concentração em Ciências Florestais, para obtenção do título de Doutora.

APROVADA em 27 de maio de 2019

Dr. Marco Aurélio Leite Fontes  
Dra. Marinês Ferreira Pires Lira  
Dr. Felipe de Carvalho Araújo  
Dr. Paulo Oswaldo Garcia

UFLA  
UFLA  
UFLA  
IFSULDEMINAS

Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos  
Orientador

**LAVRAS – MG  
2019**

*Ao Ser humano, obra prima da criação,  
E à natureza, este nosso belo jardim,  
Que um dia, em breve, sejam novamente reconciliados!*

*Dedico!*

*À minha mãe, esposo, irmãos e cunhados,  
filhos (Luiz Felipe e Mateus) e sobrinhos,*

*Ofereço!*

## AGRADECIMENTOS

Meu primeiro agradecimento é a Deus, autor e guia da minha vida, que sustenta meus passos nesta Terra.

À Capes, à FAPEMIG e ao CNPq, pelo financiamento do projeto.

À Universidade Federal de Lavras, pela oportunidade de cursar mais esta etapa de pós-graduação.

À Universidade Federal de Minas Gerais, pela oportunidade oferecida para que eu pudesse me licenciar e realizar meu doutoramento.

Ao Professor Rubens, por aceitar me orientar na construção desta tese e pela disponibilização do banco de dados utilizado.

À minha coorientadora, Livia, com quem aprendi tanto e que me desvendou um pouco dos segredos de tantas novas análises em Ecologia.

Aos membros da banca, por aceitarem a tarefa de avaliar e contribuir com meu trabalho.

Aos professores do Departamento de Engenharia Florestal, em especial, do Laboratório de Ecologia Florestal, pelos ensinamentos compartilhados.

Aos funcionários do Departamento de Engenharia Florestal, em especial, Chica, Juliano, Jorge, e Claret, pelo auxílio em vários momentos do doutorado.

Ao meu esposo, pelo apoio e pela disposição em seguirmos juntos a cada novo dia.

Aos meus filhos, por tornarem mais suaves os meus dias e me ensinarem um novo jeito de amar.

À minha mãe e aos meus irmãos, meus primeiros ídolos! Obrigada por trilharem primeiro, os caminhos da escola. Foi mais fácil caminhar segundo os passos que vocês deram antes de mim.

Ao meu tio Sebastião, aos meus sobrinhos, cunhadas e sogra por compartilhar a vida e por tantas orações.

Aos amigos Tadeu, Marília, Gilce, Lourdes, Daniela e Elisângela, Luciene pelo apoio durante o doutorado.

Aos amigos Nathalle, Alisson, Wilder, Pollianne, Cléber, Vinícius, Mariana, Gabriela, Carolina N'Jaime, Carol, Kaline, Natália, Fernanda, Aurélio, Éder, Aurélio, Flávia, Aloysio, Ravi, Mateus, Felipe e tantos que por aqui passaram nestes anos de doutorado, e à todos que auxiliaram nos trabalhos de campo, nas análises de dados e sugestões.

Aos meus amigos, ex-alunos do ICA, pelos encontros e conversas ao longo destes anos de estudo em Lavras.

Ao Nelinho, por ler minha tese comigo e me fazer enxergar outros pontos de vista. Você é sábio e eu agradeço por você ter compartilhado um pouco de sua sabedoria comigo.

Ao Padre Anderson, por me ouvir e me direcionar quando me sentia sem forças e sem saída. O senhor foi de fato presença de Deus para mim.

À Amanda, por se compadecer de meus momentos de fraquezas e desesperança e me ajudar a buscar soluções para os meus problemas.

A todos os meus parentes e amigos que torceram por mim na busca de realizar mais esta etapa de aprendizagem.

Aos colegas da UFMG pelo apoio e torcida.

Aos colegas da Associação do Jardim Glória que me mostraram uma garra enorme na busca de encontrar soluções para os problemas ambientais encontrados na comunidade.

Aos irmãos de lenço que o Acauã me deu. Vocês me ajudaram a respirar ares diferentes em meio aos afazeres do dia-a-dia.

Ao Ney, Flávia e a tantos que me apoiaram nesta etapa de estudos.

## RESUMO

O presente estudo teve como objetivo avaliar a influência do tipo de solo, do ambiente (borda seca, borda úmida e interior do fragmento) e do tempo para determinar a dinâmica das espécies arbóreas em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual situado no município de Lavras, MG, Brasil. As hipóteses testadas foram: H1) Pequenos fragmentos com heterogeneidade ambiental marcante apresentam composição florística e dinâmica diferenciadas de acordo com as características dos ambientes e tipos de solos que o compõem. H2) Os ambientes mais desfavoráveis à comunidade arbórea (bordas mais secas e solos menos férteis) apresentam taxas de dinâmica maiores, enquanto os mais favoráveis (borda úmida, interior do fragmento e solos mais férteis), apresentam taxas menores. Para o estudo foram utilizados quatro inventários de dinâmica florestal, nos anos de 2000, 2005, 2011 e 2017, quando foram medidos o DAP (diâmetro à altura do peito, medido a 1,3 m do solo) de todos os indivíduos com medida igual ou superior a 5 cm e a altura destes. Os dados foram analisados por meio do programa R, onde foi realizada a dinâmica da comunidade arbórea por ambiente, por solo e para a comunidade total. Também foram construídos modelos mistos generalizados a fim de verificar a influência de cada variável na dinâmica. A composição de espécies do fragmento estudado sofreu mudanças ao longo do tempo, em função dos ambientes existentes no fragmento (bordas e interior) e em função dos tipos de solo (Argissolo e Nitossolo). O padrão observado para a dinâmica da comunidade arbórea apresentou taxas de dinâmica maiores e maior rotatividade de espécies para o ambiente mais restritivo do fragmento (borda seca) e para o solo menos fértil (Argissolo). Os ambientes mais favoráveis (borda úmida e interior) e o solo mais fértil (Nitossolo) apresentaram uma dinâmica menos acelerada, com taxas menores e menor rotatividade de espécies.

Palavras-chave: Fragmentação florestal. Dinâmica florestal. Pequenos fragmentos florestais.

## ABSTRACT

The present study aimed to evaluate the influence of soil type, environment type (dry border, wet border and fragment interior) and time on tree species dynamics in a Semi deciduous Seasonal Forest located in the municipality of Lavras MG, Brazil. The following hypotheses were tested: H1) Small fragments with remarkable environmental heterogeneity present different floristic composition and dynamics according to the characteristics of the environments and types of soils that compose it. H2). The environments most unfavourable to the tree community (drier edges and less fertile soils) have higher rates of dynamics, while those more favourable (moist edge, fragment interior and more fertile soils) have lower rates. Four measurements were carried out in the years 2000, 2005, 2011 and 2017, in which we recorded the DBH and the height of all tree individuals with diameter at breast height (DBH, measured at 1.3m from the ground) equal or superior to 5 cm. Data analysis was performed through the R environment, in which the tree community dynamics was carried out per environment, soil and the total community. Generalised linear mixed models were fitted in order to assess the influence of each variable on community dynamics. The species composition of the observed fragment underwent changes across time, both as a function of the existing habitats and as a function of habitats distinctly in each soil type. The observed pattern for tree community dynamics showed higher dynamics rates for the most restrictive environment of the fragment and for the poorer soil. The most favourable environments (wet and inner edge) and the most fertile soil presented a less accelerated dynamics, with lower rates.

Keywords: Forest fragmentation. Forest dynamics. Small forest fragments.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Localização geográfica da área de estudo, no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Fonte: Do autor (2019).....24
- Figura 2 – Diagrama de superfície apresentando o relevo, a distribuição das parcelas amostrais de 20 m × 20 m e os dois subgrupos de solos no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Fonte: adaptado de MACHADO et al., (2008).....26
- Figura 3 – Evolução dos indivíduos constantes da primeira classe diamétrica (5 a 10 cm) no ano 2000 ao longo de 17 anos, no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil, em cada ano inventariado. Fonte: Do autor (2019).....32
- Figura 4 – Taxas de recrutamento em abundância em função do ambiente (a), período (b), e interação entre ambiente e período (c) e taxas de mortalidade em abundância em função do ambiente (d), período (e), e interação entre ambiente e período (f) no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: Tratamentos acompanhados pelas mesmas letras não se diferenciam de acordo com o teste de F ao nível de 5% de significância. Letras minúsculas se referem à comparação entre tratamentos e maiúsculas à comparação entre a interação nos tratamentos. Fonte: Do autor (2019).....37
- Figura 5 – Taxas de mudança líquida em abundância em função do ambiente (a), período (b), e interação entre ambiente e período (c) e *turnover* em abundância em função do ambiente (d), período (e), e interação entre ambiente e período (f) no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: Tratamentos acompanhados pelas mesmas letras não se diferenciam de acordo com o teste de F ao nível de 5% de significância. Letras minúsculas se referem à comparação entre tratamentos e maiúsculas à comparação entre a interação dos tratamentos. Fonte: Do autor (2019).....39
- Figura 6 – Taxas de ganho em área basal em função do ambiente (a), período (b), e interação entre ambiente e período (c) e taxa de perda em abundância em função do ambiente (d), período (e), e interação entre ambiente e período (f) no fragmento de Floresta

Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: Tratamentos acompanhados pelas mesmas letras não se diferenciam de acordo com o teste de F ao nível de 5% de significância. Letras maiúsculas se referem à comparação entre tratamentos e minúsculas à comparação entre a interação dos tratamentos. Fonte: Do autor (2019).....23

Figura 7 – Taxas de mudança líquida em área basal em função do ambiente (a), período (b), e interação entre ambiente e período (c) e *turnover* em abundância em função do ambiente (d), período (e), e interação entre ambiente e período (f) no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG Brasil. Legenda: Tratamentos acompanhados pelas mesmas letras não se diferenciam de acordo com o teste de F ao nível de 5% de significância. Letras minúsculas se referem à comparação entre tratamentos e maiúsculas à comparação entre a interação dos tratamentos. Fonte: Do autor (2019).....34

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Número de espécies por habitat e por solo, com percentual de riqueza em cada ano inventariado, encontradas no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: BS = borda seca, BU = borda úmida, IN = interior, ARG1 = Argissolo e NITO = Nitossolo. Fonte: Do autor (2019).....18
- Tabela 2 – Número e porcentagem de espécies que entraram e saíram da comunidade arbórea por habitat, por solo, em cada período de inventário no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: EE = espécies que entraram na comunidade e ES = espécies que saíram da comunidade. Fonte: Do autor (2019).....19
- Tabela 3 – Resultado da análise de NMDS para pares de ambientes avaliados (eixo de duas interações) com respectivos valores de p encontrados no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: BS = borda seca, BU = borda úmida, IN = interior, ARG1 = Argissolo e NITO = Nitossolo. Fonte: Do autor (2009).....21
- Tabela 4 – Valores médios de dissimilaridade de *Jaccard* para os ambientes encontrados no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: BS = borda seca, BU = borda úmida, IN = interior, Arg1 = Argissolo, Nito = Nitossolo. Fonte: Do autor (2019).....22
- Tabela 5 – Valores de p para pares de ambientes avaliados (eixo de duas interações) para a dissimilaridade de *Jaccard* no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: BS = borda seca, BU = borda úmida, IN = interior, Arg1 = Argissolo, Nito = Nitossolo. Fonte: Do autor (2019).....22
- Tabela 6 – Valores médios de dissimilaridade temporal de *Jaccard* por período de tempo no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: per = período de tempo entre inventários. Fonte: Do autor (2019).....23

Tabela 7 – Valores de p para pares de períodos avaliados (eixo de duas interações) para dissimilaridade de *Jaccard* no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Legenda: per = período de tempo entre inventários. Fonte: Do autor (2019).....23

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>19</b>
<b>2</b>	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b>	<b>202</b>
2.1	Florestas Tropicais	2
2.2	Estruturação da comunidade de árvores em florestas tropicais	224
2.3	Estudos temporais da vegetação	25
2.4	Correlação entre características ambientais e dinâmica da vegetação	280
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>130</b>
3.1	Caracterização da área de estudo	130
3.2	Levantamento da comunidade arbórea	3113
3.3	Taxas de dinâmica da comunidade arbórea	3214
3.4	Análises estatísticas para a dinâmica da composição florística e estrutural	3416
3.5	Análises estatísticas para as taxas de dinâmica	3517
<b>4</b>	<b>RESULTADOS</b>	<b>3517</b>
4.1	Dinâmica da Composição florística	3517
4.2	Taxas de Dinâmica	223
4.2.1	Mudanças na abundância	224
4.2.1.1	Taxa de recrutamento	24
4.2.1.2	Taxa de mortalidade	24
4.2.1.3	Taxa de mudança líquida em abundância	26
4.2.1.4	Turnover em abundância	27
4.2.2	Mudanças em área basal	29
4.2.2.1	Taxa de ganho	29
4.2.2.2	Taxa de perda	29
4.2.2.3	Taxa de mudança líquida em área basal	32
4.2.2.4	Turnover em área basal	32
<b>5</b>	<b>DISCUSSÃO</b>	<b>35</b>
<b>6</b>	<b>CONCLUSÃO</b>	<b>39</b>
	REFERÊNCIAS	40
	APÊNDICE	53

## 1 INTRODUÇÃO

Esta tese compreende parte dos estudos de longa duração desenvolvidos pela equipe de pesquisadores do Laboratório de Ecologia Florestal da Universidade Federal de Lavras desde a década de 1980, estudos que visam elucidar os padrões ecológicos dos fragmentos florestais de diferentes tamanhos e auxiliar na elaboração de metodologias para a conservação e recuperação destes ambientes. Tais estudos contam com o apoio financeiro de diferentes órgãos e empresas, como CNPq, FAPEMIG, CEMIG e do Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira (Probio).

Dentre estes fragmentos, estão alguns fragmentos de Mata Atlântica. A vegetação remanescente da Mata Atlântica é composta, atualmente, em sua maioria por pequenos fragmentos florestais, resultantes de um processo sucessivo de colonização, exploração, cultivo, abandono e regeneração, determinados por ocupações humanas, fragmentação, transformações culturais, catástrofes naturais e mudanças climáticas que afetaram a composição, a regeneração e a estrutura destas florestas. Desta forma, compreender os processos que ocorrem nestes fragmentos e avaliar a sua sustentabilidade no tempo é importante para a conservação da biodiversidade, notadamente em nível local ou regional. Mais da metade da floresta tropical úmida no mundo já foi convertida em áreas de agricultura e pastagens, da área de vegetação restante, o Brasil é o maior centro de conservação deste ecossistema, possuindo 30% dos remanescentes de florestas tropicais.

O resultado de pesquisas realizadas em áreas de florestas tropicais mostram que fragmentos pequenos tendem a apresentar ambientes mais homogêneos, estando os fragmentos muito pequenos (<10 ha) inteiramente sob efeito de borda e suscetíveis à influência da matriz. No entanto, os fatores que governam a distribuição das espécies arbóreas em fragmentos florestais ainda não são claros, restando muitas dúvidas a respeito das interações que determinam a coexistência das espécies em escala espacial e temporal.

Assim, o presente estudo teve como objetivo avaliar a influência da heterogeneidade ambiental na composição florística e dinâmica do fragmento estudado, bem como avaliar a influência do ambiente (tipos de borda e interior do fragmento) e tipos de solo no comportamento temporal das espécies. Nossas hipóteses são: H1) Pequenos fragmentos com heterogeneidade ambiental marcante apresentam composição florística e dinâmica diferenciadas de acordo com as características dos ambientes e tipos de solos que os compõem. H2) Os ambientes de condições mais desfavoráveis à comunidade arbórea (bordas mais secas e solos menos férteis) apresentam taxas de dinâmica maiores com maior rotatividade de

espécies, enquanto os mais favoráveis (borda úmida, interior do fragmento e solos mais férteis), apresentam taxas menores e este padrão será o mesmo ao longo do tempo.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 Florestas Tropicais**

Os pequenos fragmentos florestais representam a maioria dos fragmentos remanescentes de Mata Atlântica, em torno de 80% e representam uma parcela de aproximadamente 40% da vegetação que resta da Mata Atlântica (RIBEIRO et al., 2009). Apesar dos fragmentos pequenos serem apontados como não sustentáveis no tempo, muitos estudos (MACHADO et al., 2016; MOREL et al., 2015; MAGNAGO et al., 2014; HIGUCHI et al., 2008; SOUZA et al., 2014; BOTREL et al., 2002; LAURANCE, 2000), têm demonstrado que estes fragmentos ainda retêm uma elevada riqueza de espécies presente nos mesmos, e portanto são importantes para a manutenção da biodiversidade. Estudos recentes sobre o valor de conservação destes fragmentos apontaram que mesmo fragmentos pequenos e isolados podem apresentar altos valores de conservação, pois podem garantir a representação de um grande número de espécies com diferentes necessidades de habitat (WINTLE et al., 2019; FAHRIG, 2017). Desse modo, podem apresentar uma biodiversidade mais rara e singular em comparação com áreas de tamanho equivalente em paisagens intactas (WINTLE et al., 2019). Portanto para que se consiga a preservação do domínio Atlântico é necessário encontrar mecanismos capazes de conservar a biodiversidade presente nos pequenos fragmentos, e para isto é necessário o conhecimento da ecologia das comunidades (SIMBERLOFF, 2004), a fim de entender os padrões de estruturação destes fragmentos e o seu comportamento no tempo, e conhecer os mecanismos presentes nestes locais que interferem na coexistência das espécies (BROOKER et al., 2008).

A Mata Atlântica é pertencente ao bioma de Florestas Tropicais, caracterizado por receber uma grande quantidade de chuvas e alta intensidade de radiação solar (IBGE, 1992; VELOSO et al., 1991). As florestas tropicais se dividem em ombrófilas e estacionais, sendo que as ombrófilas recebem mais de 1500 mm de precipitação anualmente, distribuídos em todo o ano, com período seco breve ou inexistente, enquanto que as estacionais semidecíduais ou decíduais recebem menos chuvas e têm estações secas bem definidas (HOLL, 2013). Embora ocupem atualmente menos que 10% da superfície terrestre, estima-se que estas florestas possuam mais da metade de todas as espécies (BRADSHAW et al., 2009; THOMAS & BALTZER, 2002) e contenham cerca de 25% da biomassa vegetal do planeta (JOBÁGY &

JACKSON, 2000).

As florestas tropicais são centros globais de biodiversidade e fornecem serviços ecológicos significativos para a humanidade (DIRZO & RAVEN, 2003; MYERS, 1996). Um desses serviços inclui captura e armazenamento de carbono, sendo responsáveis por armazenar 30% de todo carbono encontrado nos ecossistemas terrestres (SULLIVAN et al., 2017; HEIJDEN et al., 2013). Em adição, proporcionam a conservação do solo e da água, retendo e liberando lentamente a água dos rios e, conseqüentemente, evitando a erosão e a perda da integridade dos solos. Estes fatores conferem às florestas um importante papel na estabilização do clima (FOLEY et al., 2005).

Mais da metade da floresta tropical úmida do mundo já foi convertida em áreas de agricultura e pastagens e pelo menos 20% deste bioma passou por algum nível de colheita seletiva de madeira entre 2000 e 2005 (ASNER et al., 2009). Existe atualmente 1,5 bilhões de hectares de florestas nos trópicos, que continuam sendo suprimidas, a uma taxa anual de desmatamento estimada em 5,93 milhões de hectares (ACHARD et al., 2014). De toda a vegetação preservada no mundo, o Brasil é o maior centro de conservação destes ecossistemas, possuindo 30% dos remanescentes de florestas tropicais (AYRES et al., 2005). No entanto, grande parte da vegetação remanescente de florestas tropicais é o resultado de um processo sucessivo de colonização, exploração, cultivo, abandono e regeneração, determinados por ocupações humanas, fragmentação, transformações culturais, catástrofes naturais e mudanças climáticas que afetaram a composição, a regeneração e a estrutura destas florestas (CHAZDON, 2012). A maioria destes remanescentes também é afetada por corte seletivo e caça predatória de grandes animais. Juntos, esses fatores têm contribuído para a perda extensiva da biodiversidade (BARLOW et al., 2016; GIBSON et al., 2011) e têm resultado em emissões de dióxido de carbono que representam mais de 12% do total global (VAN DER WERF et al., 2009).

A Mata Atlântica é reconhecidamente importante por ser uma área de alta riqueza de espécies e pelos expressivos níveis de endemismo da sua fauna e flora (GRAIPEL et al., 2016; MYERS, 2000), e por já ter perdido uma alta percentagem de sua área original. Em função destas duas características, é considerada como um *hotspot* mundial, que são áreas prioritárias para conservação da biodiversidade no mundo (MYERS et al., 2000; OLSON et al., 2001). No entanto, a despeito de sua importância, no Brasil, restam menos de 7% do total de sua cobertura original (SLOAN et al., 2014; RIBEIRO et al., 2009) que se encontra em uma paisagem altamente fragmentada e com um grande número de pequenos fragmentos, que são aqueles com

área menor que 100,00 ha (GROENEVELD et al., 2009).

No domínio Atlântico encontram-se as florestas ombrófilas e semidecíduas, estando as florestas ombrófilas, situadas mais à leste, seguindo a costa brasileira e as estacionais, com localização mais interiorana (FRANÇA & STEHMAN, 2004; OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2000; OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000). As florestas estacionais presentes em áreas mais interioranas, nas regiões Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, normalmente têm sua ocorrência associada a solos razoavelmente férteis (OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000; LEITÃO FILHO 1995) e clima com estacionalidade marcada por um período quente e úmido (setembro a março) e outro frio e seco (abril a agosto), sendo este relacionado à queda foliar característica de parte das espécies arbóreas (entre 20 e 50%) que compõe esta vegetação (OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000).

A vegetação remanescente no domínio Atlântico está restrita a fragmentos de diversos tamanhos e diferentes níveis de conservação, resultantes do processo de fragmentação da paisagem, que de acordo com MMA (2006), é a divisão em partes de uma dada unidade do ambiente. Atualmente, sua cobertura florestal primitiva está restrita a fragmentos esparsos, geralmente com áreas menores que 100 ha, e sem conexão por corredores (RIBEIRO et al., 2011), além de perturbados pelo fogo, pela pecuária extensiva e pela retirada seletiva de madeira, em sua maioria (DA SILVA et al., 2014; OLIVEIRA-FILHO et al., 1994).

## **2.2 Estruturação da comunidade de árvores em florestas tropicais**

Um dos objetivos fundamentais da ecologia nas últimas décadas é o de elucidar os processos que guiam a distribuição das espécies nos ecossistemas. Esse tipo de informação é fundamental para nos fazer entender quais processos são responsáveis por criar e manter a biodiversidade (MYERS et al., 2013; CONDIT et al., 2002).

De acordo com Whittaker (1960), a distribuição espacial de espécies nas comunidades é frequentemente descrita usando três níveis de diversidade de espécies: alfa, beta e gama. A diversidade alfa está relacionada ao número de espécies encontrado em escala local, a diversidade gama ao número de espécies encontrado em escala regional e a beta descreve como a composição de espécies varia de uma área para outra (THOMAZZI & SILVA, 2014).

Ricklefs (1987) já ressaltava a importância de compreender os papéis relativos dos processos locais e regionais para determinar a diversidade das comunidades. Nesse contexto, a diversidade beta tem sido considerada uma ferramenta importante para entender esses processos, porque descreve os padrões que acontecem em pequenas e grandes escalas. Definida

como a variação na presença ou abundância de espécies entre unidades amostrais, a diversidade beta gera informações de como processos regionais (associado à diversidade gama) estão relacionados a padrões locais de presença e abundância de espécies (diversidade alfa). Quando correlacionada com fatores ambientais, a diversidade beta se torna uma métrica ainda mais poderosa para investigar como processos determinísticos influenciam a estruturação de comunidades (SOCOLAR et al., 2016; CONDIT et al., 2002).

As diferenças na composição de espécies entre um local e outro ou entre dois diferentes tempos podem ser determinadas por dois componentes: aninhamento e *turnover* (BASELGA, 2010). O *turnover* está relacionado com a troca de espécies, enquanto o aninhamento à perda de espécies. O aninhamento ocorre quando a comunidade de áreas com menor número de espécies é um subconjunto da comunidade das áreas mais ricas (BASELGA, 2010). É importante ressaltar que uma comunidade pode ser guiada pelos dois processos. A diferenciação dos componentes da diversidade beta é crucial para aumentar nosso entendimento sobre questões a respeito de ecologia e conservação.

Compreender os fatores que determinam a estruturação de comunidades biológicas vem sendo um dos grandes desafios da ciência nas últimas décadas (WEIHER et al., 2011; CHASE & MYERS, 2011). A estruturação depende dos processos históricos pelos quais passou a comunidade, dos filtros bióticos e abióticos dentro de um ecossistema e de processos aleatórios (BELYEA & LANCASTER, 1999). Para explicar esta estruturação, duas teorias distintas têm sido as referências mais aceitas pelos ecólogos na interpretação dos padrões observados das comunidades biológicas, a teoria de Nicho e a teoria neutra da biodiversidade.

A teoria neutra da biodiversidade descreve um modelo no qual a ideia principal é que a estocasticidade e a dispersão limitada são mais importantes do que diferenças ecológicas na formação dos padrões de estruturação da comunidade (HUBBELL, 2005). Já a teoria de nicho, descreve que as espécies apresentam exigências ecológicas diferenciadas, definidas como tolerâncias a fatores bióticos e abióticos que formam um espaço multidimensional denominado nicho (CHASE & LEIBOLD, 2003). O conceito de nicho é geralmente associado à preservação da diversidade, sugerindo que os nichos se sobrepõem num hiperespaço, limitando a coexistência das espécies em uma comunidade (CHESSON, 2000). Vários estudos têm tentado compreender quais desses mecanismos (neuro ou nicho) determinam o processo de estruturação de árvores em florestas tropicais e temperadas (MYERS et al., 2013; BALDECK et al., 2013; DE CÁCERES et al., 2012; LEGENDRE et al., 2009), e a maioria tem apontado para fatores de nicho atuando nesta estruturação e sendo responsáveis pela grande

heterogeneidade de ambientes encontrado nas florestas tropicais (CONDIT et al., 2002).

A influência dos fatores ambientais nos padrões de estruturação da comunidade de árvores em florestas tropicais tem sido demonstrada em diversos estudos (MYERS et al., 2013; BALDECK et al., 2013; LEGENDRE et al., 2009). As condições abióticas influenciam as comunidades arbóreas de duas maneiras: diretamente por afetar a estrutura da comunidade através da filtragem ambiental, e indiretamente por influenciar fortemente os resultados das interações bióticas (COX & MOORE, 2011; CALLAWAY et al., 2002). Desta forma, estudos que se baseiam na teoria de nichos têm sido realizados extensivamente na busca de encontrar as variáveis ecológicas abióticas que mais influenciam na definição de padrões de estruturação de comunidades tropicais (COSTA et al., 2018; FERREIRA et al., 2013). Dentre estes, podemos citar o microclima, as características químicas e físicas do solo (MARTINS et al., 2015; PAN et al., 2013; NASCIMENTO et al., 2012), a quantidade de luz disponível (POORTER et al., 2008; KING et al., 2005), a disponibilidade de água e a altitude (MOREL et al., 2015; OLIVEIRA-FILHO & FLUMINHAN-FILHO, 2000).

Estudos realizados em florestas estacionais semidecíduais têm mostrado que o componente higrófilo, juntamente com a altitude, podem ser os principais fatores para a explicação dos padrões de (dis)similaridade entre os remanescentes florestais (MEIRELES et al., 2008; URBANETZ et al., 2012; ROCHA & AMORIM, 2012; CARVALHO et al., 1995). A proximidade com cursos d'água foi considerada o principal fator ambiental associado à distribuição das espécies arbóreo-arbustivas no estudo de Botrel et al., (2002). A intensidade de luz atua na estruturação da floresta devido à sua disponibilidade diferencial, desde a montagem inicial da comunidade, passando pelos processos subsequentes de ocupação do espaço vertical da floresta e a dinâmica pós-distúrbios (SCHLEICHER et al., 2011; CORNWELL & ACKERLY, 2009), condicionando os eventos de recrutamento e crescimento dos indivíduos arbóreos e atuando de forma significativa em clareiras e em áreas de borda de floresta (ROZENDAAL et al., 2006). Os solos possuem um papel de destaque na determinação da vegetação em escalas locais e regionais, pois são as principais fontes de água e nutrientes para as plantas (PAN et al., 2013). Alguns estudos têm demonstrado que solos mais férteis suportam maior diversidade de espécies e proporcionam florestas mais produtivas (LAURANCE et al., 2010). No trabalho de Higgins (2015), realizado na Amazônia, foi verificada uma correlação positiva entre a composição de espécies, fertilidade do solo e altura das plantas. A relação solo-vegetação também é importante do ponto de vista da biologia da conservação, uma vez que define preferência de habitat, estrutura e diversidade de plantas suportadas em cada tipo de solo

e formações de ambientes. Solos mais férteis abrigam maior quantidade e diversidade de plantas, podendo suportar uma maior diversidade animal, e por este motivo seriam mais indicados como áreas de conservação (RODRIGUES, 2016).

Além da riqueza e diversidade, a produtividade da floresta também possui uma forte correlação com a fertilidade dos solos, e alguns estudos tem apontado a participação de certos elementos na produtividade da floresta. Em pesquisa realizada na floresta Amazônica, o teor de fósforo total do solo foi o fator que teve maior correlação com a produção de madeira e o potássio apresentou efeito positivo sobre a densidade da madeira (QUESADA et al., 2012). De acordo, com estes autores, a estrutura e a dinâmica da floresta Amazônica pode ser considerada como consequência de fatores edáficos que, por sua vez, são consequência da história geológica diversificada e complexa da região. Já em remanescentes florestais no domínio Atlântico, Oliveira-Filho et al., (1994), avaliando 30 áreas de remanescentes florestais, concluíram que o fósforo foi um importante fator na diferenciação estrutural de florestas estacionais. Fatores específicos do local geralmente têm efeitos de longo prazo na estrutura e composição das comunidades florestais (MESQUITA et al., 2015, NORDEN et al., 2011).

### **2.3 Estudos temporais da vegetação**

Os estudos temporais da vegetação resultam em dados de dinâmica das comunidades. Assim, a dinâmica da comunidade arbórea é o estudo do comportamento das taxas de crescimento, recrutamento e mortalidade de uma comunidade (PICKETT et al., 2008). Nela estão envolvidos os processos que definem a organização da comunidade e que são orientados pelas relações bióticas entre as diferentes populações de plantas e animais, que coexistem em determinado local (OLIVEIRA et al., 2008; PHILLIPS et al., 2008).

Apesar do grande número de estudos disponíveis sobre os fatores que determinam a distribuição das espécies de árvores nas florestas tropicais, ainda são necessárias respostas para auxiliar a tomada de decisões a respeito das estratégias de conservação. A obtenção destas respostas só será possível através da coleta de informações biológicas em escala espacial e temporal (MAGURRAN et al., 2010). No entanto, em muitos estudos em escala espacial ainda persiste uma lacuna de conhecimento a respeito dos padrões temporais dos processos de estruturação de comunidades. Isso acontece porque a realização de estudos temporais envolve uma série de dificuldades logísticas, como, por exemplo, a repetição das amostragens no mesmo local, utilizando a mesma metodologia ao longo de vários anos (MAGURRAN et al., 2010). Contudo, muitos padrões ecológicos, detectados em experimentos convencionais com foco

espacial, podem mudar ao longo do tempo (FUKAMI & WARDLE, 2005). Por este motivo, a compreensão dos processos que governam a estrutura das comunidades em escala temporal é essencial para fazer previsões científicas no planejamento e desenvolvimento de programas de conservação (TURNER et al., 2003).

Estudos de monitoramento da vegetação permitem avaliar a dinâmica dos ambientes ao longo do tempo, e possibilitam a descrição de interações ecossistêmicas complexas e a compreensão dos padrões da biodiversidade frente às perturbações naturais e antrópicas, ou diante das mudanças climáticas (LINDENMAYER et al., 2012 e 2010). Estes estudos monitoram as mudanças que ocorrem nas florestas, permitindo avaliar as transformações que nelas ocorrem, facilitando o entendimento dos processos de regeneração, do crescimento e da sobrevivência das plantas (MEYER, 2015; LINDENMAYER et al., 2012; TERRADAS, 2005; PHILLIPS, 1996; CONDIT, 2009).

Os descritores mais utilizados na literatura para avaliação de dinâmica em florestas são as taxas de mortalidade e recrutamento para avaliação da demografia, e as taxas de perda e ganho para avaliar alterações na biomassa (SHEIL, 1995). Além destas, para verificar a velocidade das alterações na comunidade são calculadas as taxas de mudança líquida e *turnover* em número de indivíduos e área basal (KORNING & BALSLEV, 1994). As alterações na estrutura da floresta, normalmente, ocorrem de forma lenta e, portanto, exigem que dados de longo prazo sejam caracterizados com precisão para a sua correta avaliação (MEYER, 2015). Contudo, em pequenos fragmentos florestais, as alterações podem ocorrer com uma frequência ou magnitude mais elevada, o que Laurance (2009, 2002) chamou de hiperdinamismo em fragmentos florestais. As premissas relativas à dinâmica das florestas são importantes para a definição das condições florestais de referência, não somente em escalas locais, mas também em escala da paisagem. Elas fornecem informações sobre qual o tipo de paisagem, estrutura e composição florística são consideradas como naturais e desejáveis do ponto de vista da gestão, restauração ou conservação da floresta (KUULUVAINEN et al., 2014).

Os estudos temporais da vegetação são ferramentas indispensáveis para o conhecimento ecológico sobre a estruturação das comunidades, para conservação e restauração eficientes de florestas e para o desenvolvimento de novas estratégias de manejo sustentável de ecossistemas florestais (HALME et al., 2013). Tais estudos devem ser capazes de incorporar e visualizar tanto o desenvolvimento florestal direcional de longo prazo quanto as dinâmicas cíclicas mais curtas de diferentes tipos de florestas. (KUULUVAINEN et al., 2016).

Tendo em vista a importância dos estudos temporais em florestas, projetos de estudos

de longa duração (PELD), foram implementados áreas experimentais em diversos países para a realização de pesquisas (MAGNUSSON et al., 2013). A Ilha de Barro Colorado (BCL), no Panamá, é um dos locais mais estudados no mundo para a avaliação de estudos de longa duração, que estão sendo desenvolvidos desde a década de 1980, em uma parcela permanente com área de 50,00 ha (CTFS, 2017). Na Costa Rica os estudos se iniciaram em 1954 na Estação Biológica La Selva, Parque Nacional Braulio Carrillo, com o objetivo de investigar a dinâmica florestal, a biodiversidade, a ciclagem de nutrientes, o sequestro de carbono e a restauração com espécies nativas (THREE PATHS, 2017). No Brasil, tem-se desde 1979 o Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), que visa avaliar as consequências da fragmentação florestal nos trópicos (LAURANCE et al., 2011). Também foi desenvolvida uma rede de PELD que conta com 30 sítios de pesquisas distribuídos em diversos ecossistemas (CNPq, 2017), com o objetivo de comparar sítios de diferentes biomas e produzir dados que possam ser usados para documentar as mudanças climáticas globais (MAGNUSSON et al., 2013).

Estudos de longa duração também têm sido desenvolvidos desde a década de 1980 por pesquisadores da Universidade Federal de Lavras, em todo o estado de Minas Gerais e alguns estados da Região Nordeste, buscando expandir o conhecimento sobre a flora dos remanescentes florestais e suas interações com as variáveis do ambiente físico, tanto no espaço como no tempo. Mais recentemente, os estudos realizados pela equipe da UFLA passaram a compor bancos de dados mundiais, e hoje são integrantes da rede *RAINFOR* e *DRYFLOR*.

Atualmente, estes estudos compreendem a condução de inventários contínuos em uma rede de parcelas permanentes em 72 fragmentos florestais distribuídos nos domínios Atlântico, do Cerrado e da Caatinga, que totalizam uma área de aproximadamente 100,00 ha. Estudos avaliando a fragmentação florestal apontam para a importância dos fragmentos existentes na manutenção da biodiversidade regional, por inferir que os remanescentes florestais, ainda que pequenos, podem ter elevado valor biológico, econômico e social (DA SILVA et al., 2014; LAURANCE et al., 2011).

Redes de colaboração entre pesquisadores de diversas universidades em todo o mundo foram criadas objetivando reunir dados de pesquisas locais sobre dinâmica de florestas tropicais. Com estas redes espera-se encontrar respostas para algumas questões ecológicas em escala global. Dentre as redes, a *RAINFOR* (*Amazon Forest Inventory Network*), da qual a UFLA faz parte, tem como objetivo conhecer os padrões de alterações espaciais e temporais em florestas tropicais maduras (*RAINFOR*, 2017). Já a *African Tropical Rainforest*

*Observation Network* (AfriTRON) busca reunir dados de monitoramento de longo prazo em florestas tropicais africanas de dez países (LEWIS et al., 2009; MALHI et al., 2002), a *Global Ecosystem Monitoring network* (GEM) visa medir e compreender as funções e as características dos ecossistemas florestais e como estes irão responder às mudanças climáticas (MARTHEWS et al., 2014), enquanto a rede do *Center for Tropical Forest Science - Forest Global Earth Observatory* (CTFS-ForestGEO) realiza pesquisas de dinâmica florestal com o objetivo de caracterizar as respostas das florestas às mudanças globais (ANDERSON-TEIXEIRA et al., 2015).

#### **2.4 Correlação entre características ambientais e dinâmica da vegetação**

A dinâmica florestal é o mecanismo que possibilita à floresta se manter em equilíbrio e mantém a sua estrutura e composição ao longo do tempo. A forma com que uma floresta se apresenta na atualidade é resultado da interação de vários processos, em particular o crescimento, a mortalidade e a regeneração (DAJOZ, 2006). A significância dos estudos de dinâmica pode ser substancialmente aumentada quando estão conectados a informações físico-químicas do ambiente para ajudar a interpretar fenômenos ecológicos (HUTLEY et al., 2011). O ambiente afeta a morfologia, o crescimento e a reprodução vegetal através de fatores climáticos como vento, temperatura, luz, CO<sub>2</sub> e precipitação (SANTOS et al., 2019; AUBRY-KIENTZ et al., 2015; LAURANCE et al., 2009; LEWIS, 2004), além de fatores edáficos como topografia e propriedades físicas do solo: textura, estrutura, profundidade e permeabilidade; e propriedades químicas: fertilidade, pH e matéria orgânica (MARTINS et al., 2015; MACHADO et al., 2004; PHILLIPS et al., 2004).

As comunidades são as melhores variáveis respostas disponíveis para estimar o impacto das mudanças nos ecossistemas, pois as espécies vivem em ecossistemas e a variação de suas abundâncias (ou outros parâmetros de dinâmica) em relação à variação das condições ambientais fornecem informações importantes sobre a força da relação espécie-ambiente (SILVA et al., 2015; LEGENDRE & GAUTHIER, 2014; LAURANCE et al., 2011). O processo de seleção de espécies pelas condições ambientais locais é denominado de classificação de espécies. Quando os processos não estão funcionalmente relacionados com alterações nas condições ambientais, a população é denominada de população neutra (VELLEND, 2010).

A variação nas condições climáticas interfere diretamente na dinâmica das comunidades, pois as alterações nos teores destas variáveis podem beneficiar algumas espécies

e restringir a presença de outras (SOUZA et al., 2014). Isto é um dos motivos apontados para a dinâmica diferencial entre ambientes de borda e interior de fragmento, que se diferenciam em função da variação nos níveis destas características, principalmente vento, luz e umidade (HADDAD et al., 2015; OLIVEIRA et al., 2014; RODRIGUES & NASCIMENTO, 2006). A elevação dos níveis de carbono e da temperatura média global tem sido apontada como um fator de aumento das taxas de produtividade e aceleração da dinâmica em florestas, que podem estar associados a uma fertilização pelo carbono atmosférico (LAURANCE et al., 2009; LEWIS et al., 2004; PHILLIPS, 1996). No estudo realizado por Pretzsch et al., (2014), por exemplo, foi constatada uma aceleração do crescimento de árvores em resposta ao aumento da temperatura atmosférica, particularmente em sítios mais férteis.

Os solos também influenciam a dinâmica florestal, sendo o crescimento de árvores tropicais fortemente afetado pela textura, umidade e pelos níveis de concentração de nutrientes nos solos (MARTINS et al., 2015). Clark & Clark, (2000) estudando a variação da estrutura e da biomassa em uma floresta tropical, na Costa Rica, encontraram que a topografia e o tipo de solo tiveram efeitos sobre o tamanho do caule, a densidade do povoamento e a heterogeneidade espacial dos caules, concluindo que a dinâmica dos povoamentos é sensível a estas condições. Outra teoria normalmente aceita é a de que solos que apresentam maiores restrições físicas suportam florestas com maior rotatividade, com baixa densidade da madeira e baixa biomassa (QUESADA et al., 2012; JIRKA et al., 2007). Já em solos com maior teor de umidade, com boa aeração e ricos em nutrientes, em geral, as espécies arbóreas apresentam maiores taxas de crescimento (PEREIRA et al., 1999). No entanto, Higuchi et al., (2008), estudando a influência das classes de solos sobre a dinâmica de um fragmento de floresta estacional semidecidual não encontraram relação entre as taxas de dinâmica e as classes de solos identificadas na área. Neste caso, a explicação para a maior variação espacial das taxas de dinâmica foi relacionada mais fortemente com outros fatores, como formação de clareiras, o efeito de borda e distúrbios passados.

Poucos são os estudos que encontraram correlações entre as taxas de dinâmica e as variáveis edáficas, o que se deve à dificuldade de individualizar os efeitos de cada variável na dinâmica das comunidades, uma vez que é difícil isolar a interferência de variáveis de difícil mensuração, mas que também interferem na dinâmica florestal (BOTREL et al., 2002). Chauvet et al., (2017) estudando os efeitos da filtragem ambiental e biótica sobre a estrutura da comunidade encontraram resultados que confirmaram a redução na riqueza de espécies com a diminuição da fertilidade do local. Nestes casos, tanto a direção quanto a intensidade das

interações variam com os gradientes ambientais (CHAMBERLAIN et al., 2014). Estudos sobre a diversidade e a sobrevivência de plantas em diferentes tipos de solos demonstraram que ocorre maior sobrevivência, ganho de biomassa e diversidade de espécies em solos mais argilosos. O maior teor de argila permite uma percolação mais lenta da água e portanto, mantem a umidade do solo por mais tempo favorecendo as plantas ocorrentes neste tipo de solo (SILVA et. al., 2011). Em contrapartida, alguns estudos demonstraram que a diversidade de plantas promove aumento na produção de biomassa, com divisão de nichos e interações positivas das espécies, permitindo que comunidades diversas explorem os recursos disponíveis de forma mais eficiente (SULLIVAN et al., 2017).

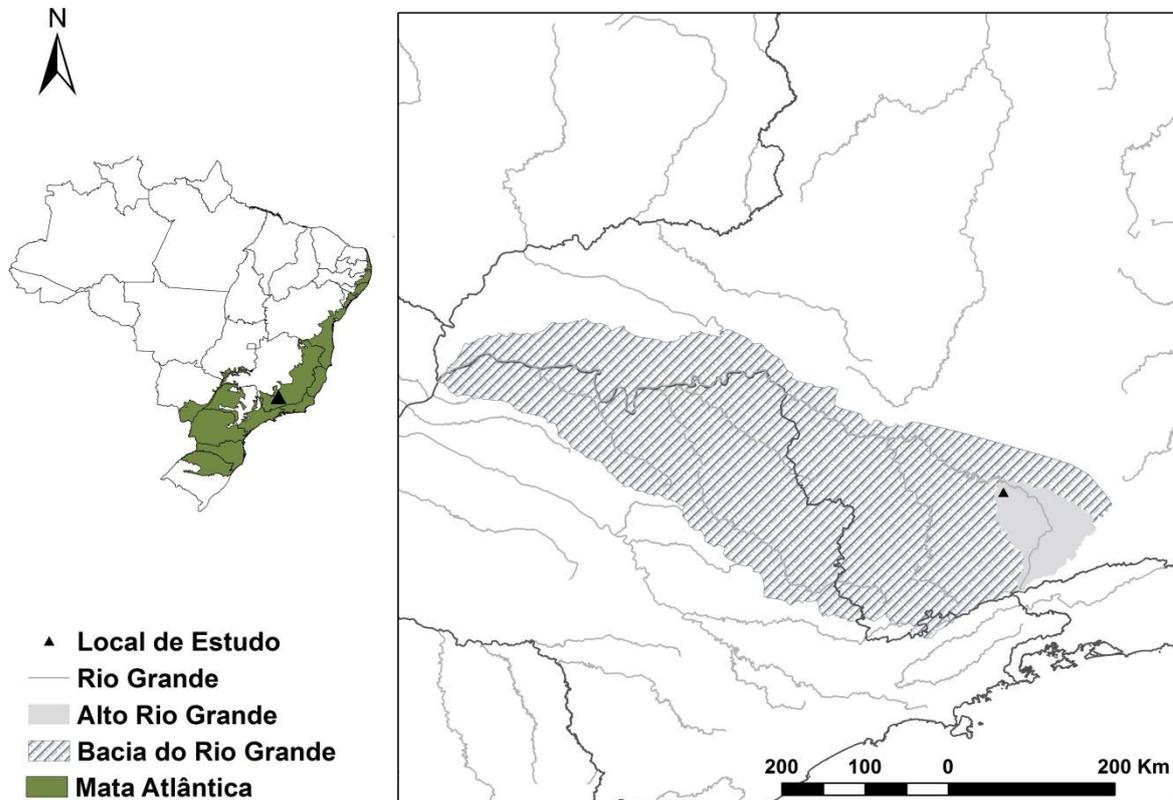
### **3 MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Caracterização da área de estudo**

O presente estudo foi realizado em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual que pertence ao domínio da Mata Atlântica (IBGE, 2012), com área aproximada de 4,00 ha, localizado nas coordenadas: 21°13'11"S e 44°58'15"W, com altitude média de 884 m, conhecido como Mata da Lagoa, situado no município de Lavras, Região do Alto Rio Grande, em Minas Gerais, Brasil (Figura 1).

O clima da região é do tipo Cwa de acordo com a classificação de Köppen (mesotérmico com verão úmido e inverno seco). Os valores médios de temperatura e precipitação anuais são de 19,3°C e 1.517 mm, respectivamente, de acordo com dados da Estação Meteorológica da Universidade Federal de Lavras, com 66% da precipitação ocorrendo no período de novembro a fevereiro (DANTAS et al., 2007; IBGE, 1992). Os solos presentes na área de estudo foram classificados de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solo (EMBRAPA, 2013), sendo identificadas duas classes de solos, Argissolo Vermelho-Amarelo Distróficos (PVAd) e Nitossolo Vermelho Eutroférico (NVef). Na área do fragmento existem três ambientes distintos, dois tipos de borda e o interior. A borda seca é aquela encontrada no topo da topossequência, limitando com pastagens e cafezais; borda úmida é aquela encontrada na cota mais baixa, que se limita com o córrego e o canal de drenagem de uma barragem e o interior é a vegetação encontrada no interior do fragmento. Os dois ambientes de borda foram diferenciados visualmente e em função da proximidade com o curso d'água, e o interior em função de diferenças no sub-bosque (poucas lianas e arbustos). Estes três ambientes se repetem nas duas classes de solos do fragmento.

Figura 1 – Localização geográfica da área de estudo, no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, no domínio Atlântico, município de Lavras, MG, Brasil.



Fonte: Do autor (2009).

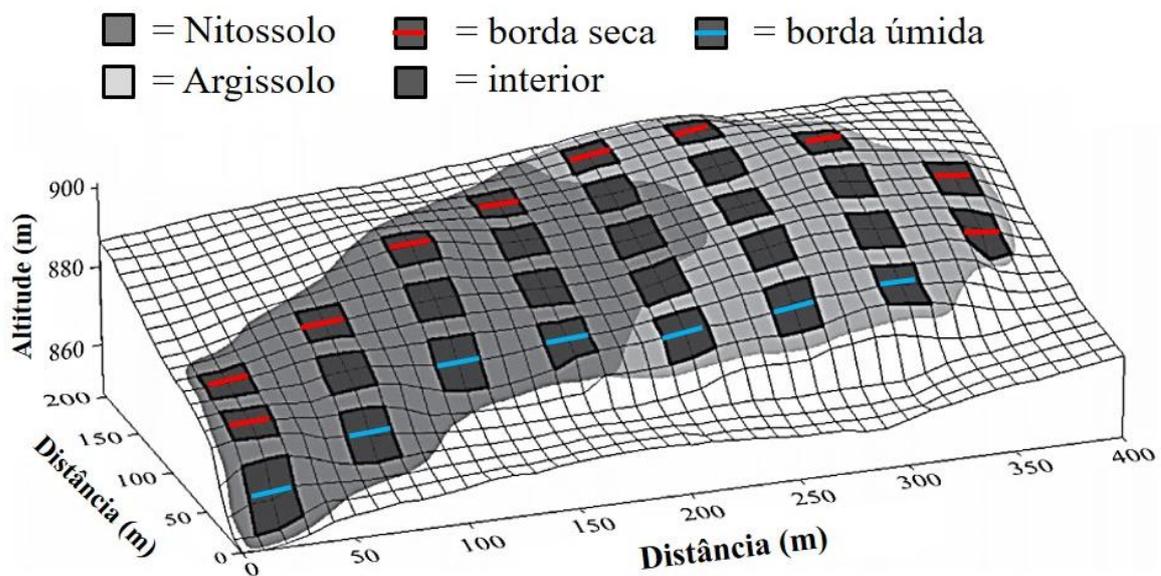
### 3.2 Levantamento da comunidade arbórea

Os dados para o estudo são provenientes de parcelas permanentes instaladas no fragmento no ano 2000, quando foram alocadas 29 parcelas de 20 m × 20 m, totalizando uma área amostral de 1,16 ha e perfazendo 29,07% da área total do fragmento. Deste total, 15 parcelas foram alocadas sobre Nitossolo, sendo nove parcelas na borda (cinco na borda seca e quatro na borda úmida) e seis no interior e 14 parcelas foram alocadas sobre o Argissolo, sendo oito parcelas na borda (cinco parcelas na borda seca e três na borda úmida) e seis no interior. 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)  $\geq 5$  cm foram etiquetados com plaquetas de alumínio numeradas e identificados a

nível de gênero e espécie por comparação com exsicatas e consulta à especialistas. Seus nomes e autoridades botânicas foram conferidos pela Lista de Espécies da Flora do Brasil (REFLORA, 2018). As espécies foram organizadas por família de acordo com APG IV (APG, 2016). 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. Foram realizados mais três inventários nesta área, sendo o segundo inventário da comunidade arbórea realizado em 2005, o terceiro em 2011 e o quarto em 2017, utilizando-se os mesmos critérios do ano 2000. Em cada inventário, os novos indivíduos que atingiram o critério de inclusão (recrutas) foram marcados com etiquetas de alumínio, identificados e medidos, os mortos foram registrados e os sobreviventes mensurados novamente.

Figura 2 – Diagrama de superfície apresentando o relevo, a distribuição das parcelas amostrais de 20 m × 20 m e os dois subgrupos de solos no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.



Fonte: modificado de MACHADO et al., 2008.

### 3.3 Taxas de dinâmica da comunidade arbórea

As variáveis de dinâmica utilizadas no estudo expressam as mudanças em abundância (contagens) e em área basal (soma das áreas seccionais, medidas a 1,3 m) dos indivíduos. Com base em Sheil et al., (2000, 1995) foram assumidas mudanças em tamanho populacional por intervalo de tempo entre os inventários (2000-2005, 2005-2011, 2011-2017) em proporção

constante do tamanho inicial da população. Estas mudanças foram calculadas em função das taxas anuais médias de mortalidade (M) e recrutamento (R) de árvores individuais, para avaliação das alterações na abundância e em função das taxas anuais médias de perda (P) e ganho (G) para avaliação das alterações na área basal das árvores por meio das expressões exponenciais:

$$M = \{1 - [(N_0 - N_m)/N_0]^{1/t}\} \times 100$$

$$R = [1 - (1 - N_r/N_t)^{1/t}] \times 100$$

$$P = \{1 - [(AB_0 - AB_m - AB_d)/AB_0]^{1/t}\} \times 100$$

$$G = \{1 - [1 - (AB_r + AB_g)/AB_t]^{1/t}\} \times 100$$

Onde: t é o intervalo de tempo entre os inventários; N<sub>0</sub> e N<sub>t</sub> são, respectivamente, o número inicial e final de árvores individuais; N<sub>m</sub> e N<sub>r</sub> são, respectivamente, o número de árvores mortas e recrutadas; AB<sub>0</sub> e AB<sub>t</sub> são, respectivamente, as áreas basais inicial e final das árvores; AB<sub>m</sub> é a área basal das árvores mortas; AB<sub>r</sub> é a área basal dos recrutadas; e AB<sub>d</sub> e AB<sub>g</sub> são, respectivamente, o decremento (por meio de quebra ou perda parcial do tronco) e o incremento em área basal das árvores sobreviventes.

Para expressar a dinâmica global da comunidade foram obtidos, o *turnover* e a taxa de mudança líquida. O *turnover* foi calculado em número de árvores (T<sub>N</sub>) e área basal (T<sub>AB</sub>) a partir, respectivamente, das médias das taxas de mortalidade e recrutamento e de perda e ganho (OLIVEIRA-FILHO et al., 1997, WERNECK & FRANCESCHINELLI, 2004). A taxa de mudança líquida também foi calculada para abundância (Ch<sub>N</sub>) e para área basal (Ch<sub>AB</sub>), sendo calculadas conforme Korning & Balslev (1994), sendo utilizadas as equações:

$$T_N = (M + R)/2$$

$$T_{AB} = (P + G)/2$$

$$Ch_N = [(N_t/N_0)^{1/t} - 1] \times 100, e$$

$$Ch_{AB} = [(AB_t/AB_0)^{1/t} - 1] \times 100.$$

Onde: N<sub>0</sub> = contagem inicial de árvores individuais; N<sub>t</sub> = contagem final de árvores individuais; N<sub>m</sub> = número de árvores mortas; N<sub>r</sub> = número de recrutadas; t = tempo decorrido entre os inventários; AB<sub>t</sub> = área basal final; AB<sub>m</sub> = área basal das árvores mortas; AB<sub>r</sub> = área basal dos recrutadas; AB<sub>d</sub> = decremento em área basal; AB<sub>g</sub> = incremento em área basal dos sobreviventes; M = mortalidade; R = recrutadas; P = taxa de perda; G = taxa de ganho; P = perda ou decréscimo em área basal (valor negativo) e G = ganho ou acréscimo em área basal.

Devido às irregularidades de tempo entre os períodos de inventário, as taxas foram

corrigidas, de acordo com Lewis et al., (2004). Esta correção permite comparações entre levantamentos realizados em localidades e períodos de amostragem diferentes. A correção foi feita pela utilização da seguinte fórmula:

$$\lambda' = \lambda x t^{0,8}$$

Onde  $\lambda'$  expressa as taxas de dinâmica corrigida;  $\lambda$  expressa as taxas de dinâmica verificadas e  $t$  expressa o intervalo de tempo entre os inventários.

### 3.4 Análises estatísticas para a dinâmica da composição florística e estrutural

Para avaliar os efeitos dos ambientes (borda seca, borda úmida e interior), tipo de solo (Argissolo e Nitossolo), tempo (anos de medição/intervalo) e suas interações (three-way) na composição-estrutura, mudanças temporais florísticas-estruturais e mudanças temporais florísticas, utilizou-se modelos lineares mistos generalizados (MCCULLOCH & SHAYLE, 2001). Os scores de dois eixos do escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) (matriz de abundância, stress = 0.202) foram modelados em função das variáveis explicativas citadas e suas interações, nesse caso utilizando o ano de medição como variável temporal.

As mudanças florísticas-estruturais (matriz de abundância) foram avaliadas pelos *procrustes* das NMDS de cada ano de medição. Os *procrustes* (diferença da posição de cada parcela em cada NMDS) foram modelados em função do ambiente, tipo de solo, intervalo (1, 2 e 3) e suas interações. As mudanças temporais florísticas (presença e ausência), representadas pela dissimilaridade de *Jaccard* (diversidade beta temporal) (BASELGA & ORME, 2012), foram modeladas em função das mesmas variáveis explanatórias citadas anteriormente e suas interações. Tanto para a composição, quanto para as mudanças temporais a parcela foi utilizada como fator aleatório devido às medições realizadas na mesma parcela ao longo do tempo. A normalidade e homogeneidade das variâncias foram validadas por análise de resíduos, transformação logarítmica foi utilizada se necessário. A comparação par-a-par das médias dos fatores em cada modelo foram obtidas pelo pacote *emmeans* (LENTH et al., 2018)

Os melhores modelos foram obtidos de acordo com o critério de informação de Akaike de segunda ordem (AICc), onde o melhor modelo é o de menor AICc (BURNHAM & ANDERSON, 2002). Os modelos com  $\Delta AICc \leq 2$  foram considerados. Para o ajuste dos modelos utilizou-se o pacote *lme4* (BATES et al., 2015), para a NMDS e *procrustes* utilizou-se o pacote *Vegan* (OKSANEN et al., 2016), para dissimilaridade de *Jaccard* utilizou-se o pacote *betapart* (BASELGA & ORME, 2012) e para seleção de modelos por AICc, utilizou-se

o pacote MuMIn (BARTON, 2009). As análises foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team 2016), adotando o nível de significância de 5%.

### 3.5 Análises estatísticas para as taxas de dinâmica

Para avaliar a influência das características de solo e do tipo de ambiente (borda seca, úmida e interior do fragmento) na dinâmica temporal da comunidade arbórea, foram construídos modelos lineares mistos generalizados (GLMMs), conforme Mcculloch & Shayle (2001). A dinâmica temporal foi avaliada por meio das taxas de mortalidade, recrutamento, mudança líquida e *turnover* em número de árvores e perda, ganho, mudança líquida e *turnover* em área basal das árvores, calculadas por período (2000 – 2005; 2005 – 2011; 2011 – 2017). Nos modelos, as taxas de dinâmica citadas acima foram utilizadas como variáveis respostas, enquanto o tipo de solo, tipo de habitat e a interação destes com o período de inventário foram considerados as variáveis explicativas. As parcelas, unidades amostrais do fragmento, foram incluídas nos modelos como variáveis aleatórias a fim de controlar a dependência espacial e temporal do experimento.

Quando houve influência significativa de variáveis ambientais categóricas (com mais de duas categorias) sobre a variável resposta, foi realizada uma análise de contraste para identificar a existência de diferenças entre as categorias em relação a variável resposta. Os modelos foram submetidos à análise de resíduo para a adequação da distribuição de erros. A análise de GLMM foi realizada utilizando-se o pacote lme4 (Bates et al., 2015). As análises foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team 2016), adotando o nível de significância de 5%.

Antes da construção dos modelos, foi investigada a existência de colinearidade entre as variáveis preditoras por meio da análise de correlação de Pearson, no software R. Esta análise é necessária, pois quando duas ou mais variáveis apresentam correlação  $\geq 80\%$ , apenas uma variável deve ser escolhida para ser incluída no modelo (R Development Core Team, 2016).

## 4 RESULTADOS

### 4.1 Dinâmica da Composição florística

Foram medidas, nos quatro inventários realizados no fragmento, ao longo de 17 anos, 1.712 árvores, pertencentes a 50 famílias, 115 gêneros e 176 espécies. A variação destes números por ano de inventário é apresentada na Tabela 1. Das 153 espécies que compunham a

comunidade no primeiro inventário, 134 espécies (87,5%) se mantiveram na comunidade durante todo o período, 20 espécies (13%) ingressaram na comunidade e 19 espécies (12,5%) foram perdidas ao longo de 17 anos. Três espécies (2%) entraram e saíram da comunidade (*Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg., *Eugenia mansoi* O. Berg e *Rudgea jasminoides* (Cham.) Müll. Arg.).

A riqueza de espécies por ambiente apresentou aumento na borda seca, no primeiro período, com redução no segundo e aumento da riqueza no terceiro período. Na borda úmida também houve aumento no primeiro período, com redução no segundo e no terceiro períodos. Já no interior, houve redução no primeiro e no segundo períodos e aumento da riqueza de espécies no terceiro período.

A riqueza de espécies apresentou comportamento diferenciado também entre os tipos de solos do fragmento. No Argissolo houve redução da riqueza de espécies em todos os períodos, enquanto no Nitossolo houve aumento no primeiro e no segundo períodos, com redução no terceiro período.

Tabela 1 – Número de espécies por habitat e por solo, com percentual de riqueza em cada ano inventariado, encontradas no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.

Ano do inventário	Número e percentagem de espécies (BS)	Número e percentagem de espécies (BU)	Número e percentagem de espécies (IN)	Número e percentagem de espécies (ARGI)	Número e percentagem de espécies (NITO)	Número total de espécies
2000	98 (64%)	94 (61%)	97 (63%)	116 (76%)	118 (78%)	153
2005	102 (65%)	97 (62%)	92 (58%)	115 (73%)	122 (78%)	157
2011	84 (56%)	88 (63%)	88 (57%)	100 (65%)	123 (80%)	154
2017	84 (58%)	91 (62%)	92 (60%)	101 (66%)	122 (79%)	154

Legenda: BS = borda seca, BU = borda úmida, IN = interior, ARG I = Argissolo e NITO = Nitossolo.

Fonte: Do autor (2019)

O número de espécies que entraram e saíram da comunidade também foi avaliado, sendo a entrada maior no terceiro intervalo de medição, não apresentando diferença entre o primeiro e o segundo períodos. O número de espécies que saiu da comunidade aumentou acentuadamente do primeiro para o segundo período e caiu novamente no terceiro período. No primeiro período houve aumento da riqueza de espécies na comunidade, já no segundo período houve queda na

riqueza, que se manteve no terceiro período. Ao final dos três períodos, no entanto, houve aumento de duas espécies na comunidade. O balanço entre entrada e saída de espécies pode ser visto na Tabela 2.

A entrada de espécies foi maior no terceiro período na borda seca e no interior, diferindo da borda úmida que apresentou maior entrada de espécies no primeiro período. A saída de espécies foi maior no segundo período em todos os ambientes. Houve perda de espécies na borda seca no segundo período, na borda úmida, no segundo e no terceiro períodos e no interior, no primeiro e no segundo períodos. Ao final de 17 anos, a borda seca e o interior perderam espécies, enquanto a borda úmida apresentou aumento de uma espécie.

O balanço de entrada e saída de espécies foi avaliado também em função do tipo de solo. A entrada de espécies no Argissolo foi maior no terceiro período. Houve uma queda do primeiro para o segundo período, com aumento significativo no terceiro período. A saída de espécies aumentou do primeiro para o segundo período, com queda acentuada no terceiro período. A perda de espécies oscilou no tempo, aumentando no segundo período e reduzindo no terceiro período. No Nitossolo, a entrada de espécies aumentou no segundo período e reduziu novamente no terceiro período, o mesmo ocorrendo em relação à saída de espécies que aumentou no segundo período, com queda acentuada, no terceiro período. Ao final dos 17 anos houve perda de 15 espécies no Argissolo e ganho de quatro espécies no Nitossolo.

A riqueza de espécies no fragmento oscilou pouco nos períodos de observação. No entanto, ao se avaliar em função do habitat e do solo, percebe-se que a borda seca perdeu 9% das espécies em 17 anos e o interior 5%. A borda úmida foi o habitat principal para a manutenção da riqueza de espécies do fragmento, visto que foi o único a ganhar espécies (0,6%). Em relação aos solos, o Argissolo teve uma redução na riqueza, perdendo 10% das espécies, enquanto o Nitossolo se apresentou como um ambiente importante para a manutenção de espécies, pois ao contrário do que ocorreu no Argissolo, ele ganhou espécies (3%).

Tabela 2 - Número e porcentagem de espécies que entraram e saíram da comunidade arbórea por habitat, por solo, em cada período de inventário no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.

Período	Comunidade Total		Ambiente						Tipo de solo			
			Borda Seca		Borda Úmida		Interior		Argissolo		Nitossolo	
	EE	ES	EE	ES	EE	ES	EE	ES	EE	ES	EE	ES
2000-2005	10 (7%)	4 (3%)	7 (5%)	5 (3%)	8 5%	3 (2%)	3 (2%)	8 (5%)	9 (6%)	9 (6%)	8 (5%)	3 (2%)
2005-2011	9 (6%)	13 (8%)	5 (3%)	14 (9%)	6 (4%)	8 (5%)	9 (6%)	13 (8%)	4 (3%)	19 (12%)	12 (8%)	11 (7%)
2011-2017	16 (11%)	6 (4%)	18 (12%)	9 (6%)	4 (3%)	6 (4%)	11 (7%)	7 (5%)	10 (7%)	6 (4%)	10 (7%)	6 (4%)

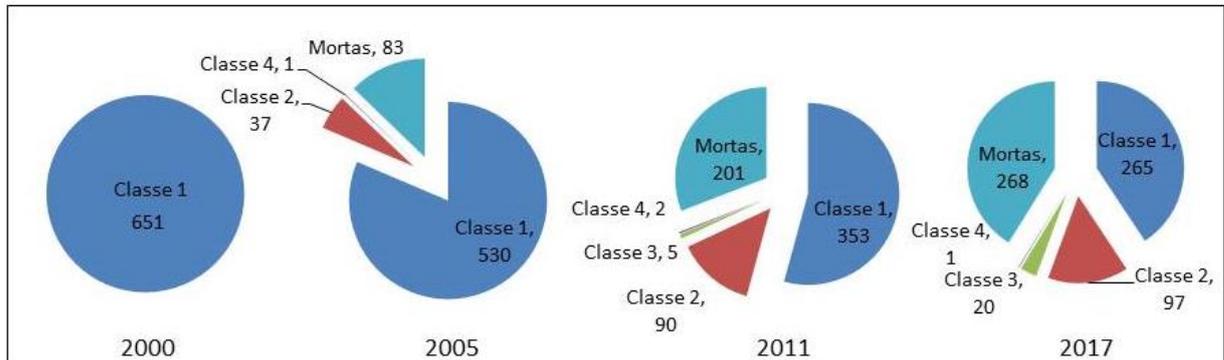
Legenda: EE = espécies que entraram na comunidade e ES = espécies que saíram da comunidade.

Fonte: Do autor (2019)

A riqueza de espécies no fragmento oscilou pouco nos períodos de observação. No entanto, ao se avaliar em função do habitat e do solo, percebe-se que a borda seca perdeu 9% das espécies em 17 anos e o interior 5%. A borda úmida foi o habitat principal para a manutenção da riqueza de espécies do fragmento, visto que foi o único a ganhar espécies (0,6%). Em relação aos solos, o Argissolo teve uma redução na riqueza, perdendo 10% das espécies, enquanto o Nitossolo se apresentou como um ambiente importante para a manutenção de espécies, pois ao contrário do que ocorreu no Argissolo, ele ganhou espécies (3%).

Do total de indivíduos que havia no ano 2000 (651), uma grande quantidade morreu (268) ao final de 17 anos, 97 passaram para a classe subsequente, 20 passaram para a classe 3 e apenas 1 passou para a classe 4. A evolução dos indivíduos da primeira classe de 2000 é apresentada na Figura 3.

Figura 3 – Evolução dos indivíduos constantes da primeira classe diamétrica (5 a 10 cm) no ano 2000 ao longo de 17 anos, no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil, em cada ano inventariado.



Fonte: Do autor (2019).

A avaliação dos indivíduos constantes na primeira classe diamétrica no ano 2000 permitiu uma importante inferência acerca da dinâmica por grupo sucessional das espécies perdidas no fragmento. Das 24 espécies que perderam todos os indivíduos no período de 2000-2017 (100% de mortalidade), oito pertencem ao grupo das pioneiras e 16 ao grupo das não pioneiras.

Em relação às mudanças florístico-estruturais da comunidade, a análise de NMDS por pares de ambientes demonstrou que estas mudanças ocorreram em função do solo e dos ambientes. O eixo 1 da NMDS se diferenciou significativamente em função das classes de solo ( $p = 0,0002$ ), enquanto o eixo 2 se diferenciou em função dos ambientes. A borda seca se diferenciou da borda úmida e do interior ( $p < 0,001$  e  $p = 0,0002$ , respectivamente), enquanto a

borda úmida e o interior não se diferenciaram ( $p = 0,2$ ). Interações significativas foram encontradas para o eixo 2 da NMDS em relação à BS-Argi e BU-Argi ( $p = 0,04$ ), BS-Argi e BU-Nito ( $p = 0,006$ ), BS-Argi e IN-Nito ( $p=0,02$ ), BU-Argi e BS-Nito ( $p = 0,01$ ), IN-Argi e BS-Nito ( $p = 0,02$ ), BS-Nito e BU-Nito ( $p = 0,0001$ ) e BS-Nito e IN-Nito ( $p = 0,0005$ ). O ano de medição não apresentou diferenças e interações significativas. O resultado da análise de NMDS por pares de ambientes é apresentado na Tabela 3.

Tabela 3 – Resultado da análise de NMDS para pares de ambientes avaliados (eixo de duas interações) com respectivos valores de p encontrados no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.

Contraste	Valor de p
BS,Argi / BU,Argi	0,04
BS,Argi / IN,Argi	0,43
BS,Argi / BS,Nito	0,71
BS,Argi / BU,Nito	0,00
BS,Argi / IN,Nito	0,03
BU,Argi / IN,Argi	0,64
BU,Argi / BS,Nito	0,00
BU,Argi / BU,Nito	0,99
BU,Argi / IN,Nito	1,00
IN,Argi / BS,Nito	0,02
IN,Argi / BU,Nito	0,27
IN,Argi / IN,Nito	0,72
BS,Nito / BU,Nito	0,00
BS,Nito / IN,Nito	0,00
BU,Nito / IN,Nito	0,94

Legenda: BS = borda seca, BU = borda úmida, IN = interior, Argi = Argissolo e Nito = Nitossolo.

Fonte: Do autor (2019).

Para os *procrustes* o melhor modelo foi o modelo nulo, e nos modelos subjacentes, não foram encontradas diferenças significativas. Isto demonstrou que não houve diferenciação dos eixos da NMDS em relação aos anos, demonstrando que as modificações florístico-estruturais no tempo foram fracas ou inexistentes em relação a solos, ambiente e períodos.

Foram encontradas diferenças significativas entre os valores médios de dissimilaridade de *Jaccard* para a interação entre ambientes e solos. Os resultados são apresentados na Tabela 4.

Tabela 4 – Valores médios de dissimilaridade de *Jaccard* para os ambientes encontrados no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.

<i>Ambiente/solo</i>	<i>Média Jaccard</i>	<i>Erro padrão</i>
BS,Argi	0,29	0,02
BS,Nito	0,23	0,02
BU,Argi	0,10	0,03
BU,Nito	0,17	0,02
IN,Argi	0,16	0,02
IN,Nito	0,16	0,02

Legenda: BS = borda seca, BU = borda úmida, IN = interior, Argi = Argissolo, Nito = Nitossolo.  
Fonte: Do autor (2019)

A dissimilaridade de *Jaccard* apresentou interação significativa entre solo e ambiente, com diferenças nas interações entre: a BS-Argi e BU-Arg ( $p = 0,001$ ), BS-Argi e BU-Nito ( $p = 0,009$ ), BS-Argi e IN-Argi ( $p=0,002$ ), BS-Argi e IN-Nito ( $p = 0,002$ ), BS-Nito e BU-Argi ( $p = 0,014$ ). A borda seca do Argissolo apresentou maior substituição temporal de espécies (maiores valores médios de *Jaccard*) do que a borda úmida e o interior do Argissolo e do Nitossolo. Já a borda seca do Nitossolo apresentou maior substituição de espécies do que a borda úmida do Argissolo. Os valores de  $p$  para dissimilaridade de *Jaccard* por ambiente são apresentados na Tabela 5.

Tabela 5 – Valores de  $p$  para pares de ambientes avaliados (eixo de duas interações) para a dissimilaridade de *Jaccard* no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.

Contraste	Valor de $p$
BS,Argi / BS,Nito	0,30
BS,Argi / BU,Argi	0,00
BS,Argi / BU,Nito	0,01
BS,Argi / IN,Argi	0,00
BS,Argi / IN,Nito	0,00
BS,Nito / BU,Argi	0,01
BS,Nito / BU,Nito	0,50
BS,Nito / IN,Argi	0,30
BS,Nito / IN,Nito	0,32
BU,Argi / BU,Nito	0,43
BU,Argi / IN,Argi	0,46
BU,Argi / IN,Nito	0,40
BU,Nito / IN,Argi	1,00
BU,Nito / IN,Nito	1,00
IN,Argi / IN,Nito	1,00

BS = borda seca, BU = borda úmida, IN = interior, Argi = Argissolo, Nito = Nitossolo.  
Fonte: Do autor (2019).

A dissimilaridade temporal de *Jaccard* não apresentou interações significativas entre

solos e ambiente. No entanto, houve diferenças significativas entre os períodos de tempo, independentemente da classe de solo ou ambiente. Os valores de dissimilaridade temporal de *Jaccard* por período são apresentados na Tabela 6.

Tabela 6 – Valores médios de dissimilaridade temporal de *Jaccard* por período de tempo no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.

Período	Média	Erro padrão
per 1	0,16	0,02
per 2	0,23	0,02
per 3	0,17	0,02

Legenda: per = período de tempo entre inventários.

Fonte: Do autor (2019).

O segundo período foi o que apresentou maior valor de dissimilaridade, seguido do terceiro e do primeiro períodos (que não diferenciaram entre si). Os valores de p para dissimilaridade de *Jaccard* por ambiente são apresentados na Tabela 7.

Tabela 7 – Valores de p para pares de períodos avaliados (eixo de duas interações) para dissimilaridade de *Jaccard* no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.

Contraste	Valor de p
per1 / per2	0,01
per1 / per3	0,71
per2 / per3	0,05

Legenda: per = período de tempo entre inventários.

Fonte: Do autor (2019)

Para a dissimilaridade temporal de *Jaccard*, nos modelos subjacentes ao melhor modelo, foram encontradas diferenças significativas em relação aos ambientes, independentemente do solo, no entanto, como as interações entre solo x ambiente estão contidas no melhor modelo, somente as interações foram analisadas.

## 4.2 Taxas de Dinâmica

Os modelos lineares mistos generalizados (GLMM) construídos para avaliar as taxas de dinâmica foram adequados e permitiram a obtenção de respostas consistentes, considerando as variáveis utilizadas. As taxas de dinâmica em relação às variáveis explicativas (habitat, solo, período e interações entre habitat x período e solo x período) são apresentadas nas tabelas 8, 9 e 10, em anexo.

## 4.2.1 Mudanças na abundância

As variáveis explicativas que influenciaram as taxas de dinâmica, avaliadas em relação à abundância das espécies, são apresentadas abaixo para cada taxa avaliada.

### 4.2.1.1 Taxa de recrutamento

A taxa de recrutamento apresentou diferenças significativas na comparação entre os ambientes ( $F= 6,69$ ;  $p=0,00$ ) e entre os períodos de inventário ( $F= 3,99$ ;  $p=0,00$ ). Não houve influência significativa da interação entre tipo de habitat e período de inventário ( $F= 0,84$ ;  $p=0,45$ ). O tipo de solo ( $F= 3,423$ ;  $p=0,053$ ) e a interação do tipo de solo com o tempo ( $F= 0,95$ ;  $p=0,34$ ) também não apresentaram influência sobre a taxa de recrutamento. Os valores das taxas de recrutamento por ambiente, por período e para interação entre ambiente e período são apresentados, respectivamente, nas Figuras 4a, 4b e 4c.

Os ambientes que apresentaram diferenças significativas foram somente a borda seca e o interior, sendo a taxa de recrutamento maior na borda seca, seguida do interior e da borda úmida, que não diferiram entre si. Também não houve diferença significativa entre a borda seca e a borda úmida.

Ao longo do tempo, a taxa de recrutamento variou no fragmento, apresentando uma diminuição no último período de inventário (2011-2017). A taxa não diferiu entre o primeiro e segundo período de inventários (2000-2005 e 2005-2011).

### 4.2.1.2 Taxa de mortalidade

A taxa de mortalidade apresentou diferenças significativas entre os ambientes ( $F= 10,34$ ;  $p<0,01$ ), períodos ( $F=7,8491$ ;  $p=2,2e-16$ ) e para a interação entre habitat e período ( $F=3,67$ ;  $p=0,00$ ). O tipo de solo ( $F= 0,40$ ;  $p=0,50$ ) e a interação do tipo de solo com o tempo ( $F= 0,94$ ;  $p=0,34$ ) não apresentaram influência sobre a taxa de mortalidade. Os valores das taxas de mortalidade por ambiente, por período e para interação entre ambiente e período são apresentados, respectivamente, nas Figuras 4d, 4e e 4f.

A borda seca apresentou taxa de mortalidade diferente dos outros tipos de habitat, enquanto a borda úmida e o interior não se diferenciaram. A maior taxa de mortalidade foi encontrada na borda seca, seguida da borda úmida e do interior.

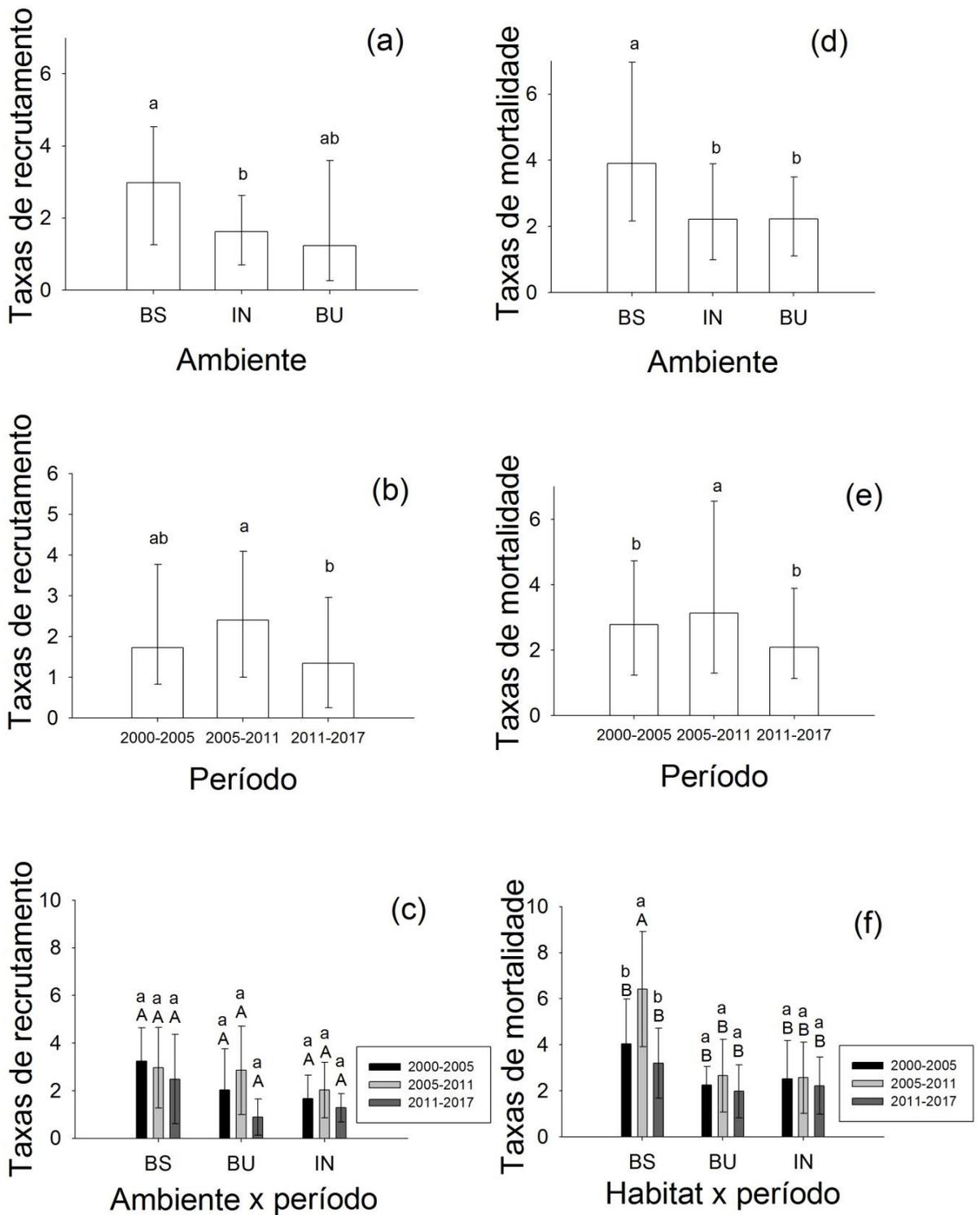
A variação da taxa de mortalidade ao longo do tempo apresentou um aumento do

primeiro para o segundo período de coleta (de 2000-2005 para 2005-2011) e novamente uma diminuição nesse valor no terceiro período de coleta (2011-2017). O primeiro (2000-2005) e último (2011-2017) períodos de coleta não diferiram entre si.

A borda seca apresentou no segundo período (2005-2011) taxa de mortalidade diferente da borda úmida e do interior em todos os períodos avaliados. A taxa de mortalidade da borda seca no segundo período (2005-2011) foi o maior valor apresentado entre os ambientes nos períodos avaliados.

A taxa de mortalidade da borda seca variou ao longo do tempo, apresentando diferença significativa entre os períodos 2005-2011 e 2000-2005 e os períodos 2005-2011 e 2011-2017 sendo a taxa de mortalidade maior no período de 2005-2011. Não houve diferença entre os períodos de 2000-2005 e 2011-2017.

Figura 4 – Taxas de recrutamento em abundância em função do ambiente (a), período (b), e interação entre ambiente e período (c) e taxas de mortalidade em abundância em função do ambiente (d), período (e), e interação entre ambiente e período (f) no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.



Legenda: Tratamentos acompanhados pelas mesmas letras não se diferenciam de acordo com o teste de F ao nível de 5% de significância. Letras minúsculas se referem à comparação entre tratamentos e maiúsculas à comparação entre a interação nos tratamentos.

Fonte: Do autor (2019)

#### 4.2.1.3 Taxa de mudança líquida em abundância

A taxa de mudança líquida apresentou diferença significativa entre os ambientes

( $F=1,91$  e  $p=2,2e-16$ ), entre os períodos ( $F= 1,0307$  e  $p=2,2e-16$ ) e para a interação entre ambientes x períodos ( $F=3,43$  e  $p=0,01$ ). Não houve influência do tipo de solo ( $F=2,55$  e  $p=0,01$ ) e da interação do tipo de solo com o período ( $F=1,30$  e  $p=0,23$ ) sobre a taxa de mudança líquida. Os valores das taxas de mudança líquida por ambiente, por período e para interação entre ambiente e período são apresentados, respectivamente, nas Figuras 5a, 5b e 5c.

O ambiente que apresentou maior taxa de mudança líquida foi a borda seca. A taxa de mudança líquida da borda seca diferiu dos demais ambientes, apresentando maior valor do que a borda úmida e o interior, que não diferiram entre si.

Houve uma variação na taxa de mudança líquida ao longo do tempo, havendo um aumento no segundo período (de 2000-2005 para 2005-2011) e novamente uma diminuição nesse valor no terceiro período de inventário (2011-2017). O primeiro (2000-2005) e último períodos de coleta (2011-2017) não diferiram entre si.

A borda seca no período de 2005-2011 apresentou taxa de mudança líquida maior do que os ambientes de borda úmida no primeiro e segundo períodos (2000-2005 e 2005-2011) e de interior no segundo período de (2005-2011).

A taxa de mudança líquida apresentou diferença na borda seca entre os períodos, tendo aumentado no segundo período de 2005-2011 e reduzido novamente no terceiro período (2011-2017). Houve diferença na taxa de mudança líquida na borda seca entre o primeiro e o segundo períodos (2000-2005 e 2005-2011) e entre o segundo e o terceiro períodos (2005-2011 e 2011-2017).

#### 4.2.1.4 Turnover em abundância

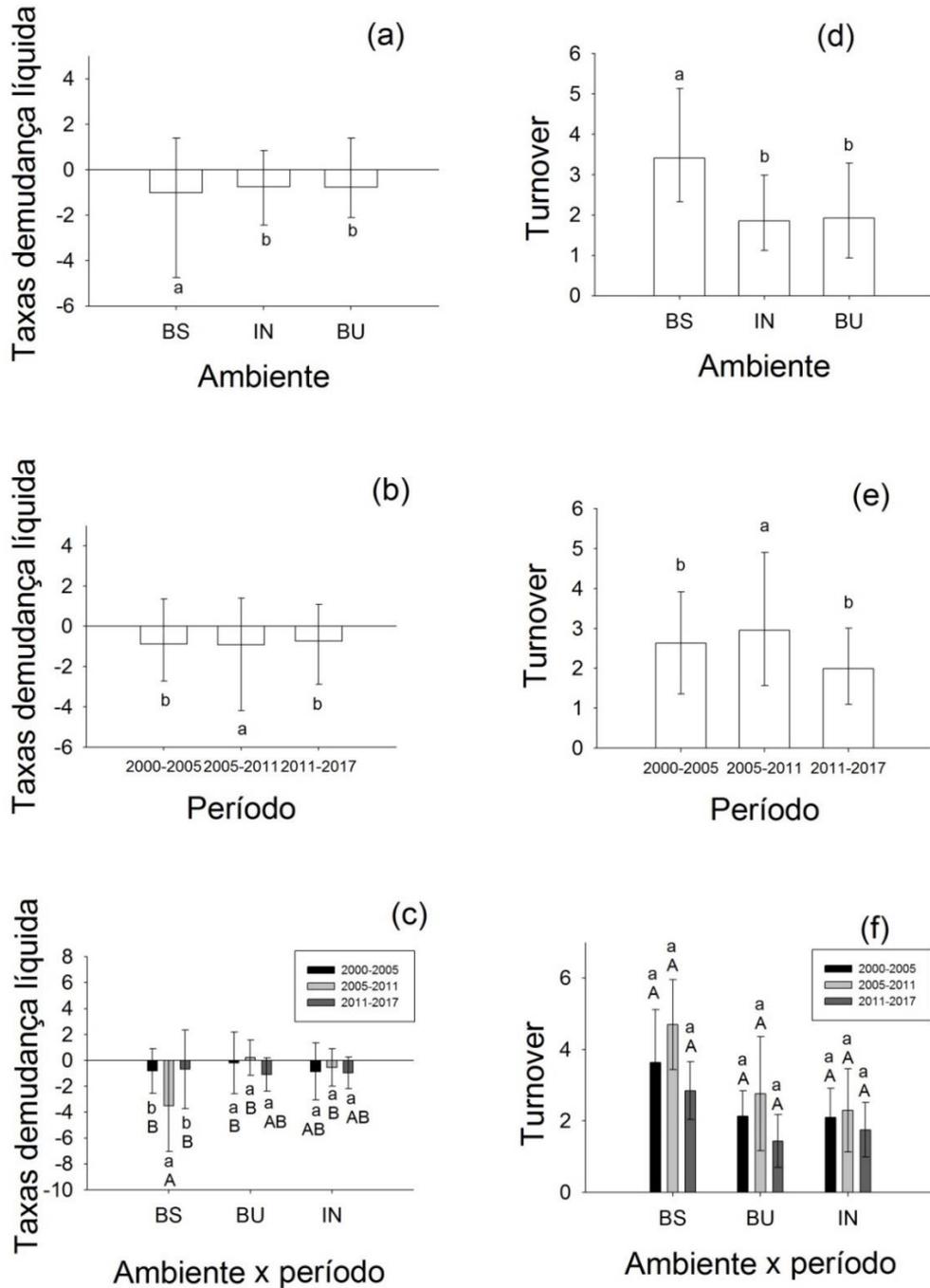
O *turnover* apresentou diferenças significativas entre os ambientes ( $F=15,76$  e  $p=7,86e-06$ ) e os períodos ( $F=10,80$  e  $p=7,14e-05$ ). Não houve influência significativa da interação entre ambiente e período de inventário ( $F=1,30$  e  $p=0,22$ ). O tipo de solo ( $F=0,24$  e  $p=0,60$ ) e a interação do tipo de solo com o período ( $F=0,10$  e  $p=0,89$ ) também não influenciaram o *turnover*. Os valores de *turnover* por ambiente, por período e para interação entre ambiente e período são apresentados, respectivamente, nas Figuras 5d, 5e e 5f.

Entre os ambientes, o valor de *turnover* da borda seca foi diferente dos valores apresentados pela borda úmida e interior. O *turnover* foi maior na borda seca, seguido da borda úmida e do interior, que não diferiram entre si.

O maior valor de *turnover* ocorreu no segundo período de inventário, seguido do primeiro e do terceiro períodos (2000-2005 2011-2017). O *turnover* aumentou no segundo

período (2005-2011), e reduziu no terceiro período (2011-2017).

Figura 5 – Taxas de mudança líquida em abundância em função ambiente (a), período (b), e interação entre ambiente e período (c) e *turnover* em abundância em função do ambiente (d), período (e), e interação entre ambiente e período (f) no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil.



Legenda: Tratamentos acompanhados pelas mesmas letras não se diferenciam de acordo com o teste de F ao nível de 5% de significância. Letras minúsculas se referem à comparação entre tratamentos e maiúsculas à comparação entre a interação dos tratamentos.

Fonte: Do autor (2019)

Para a interação entre ambiente e período, os resultados das análises estatísticas não apresentaram diferença significativa em relação ao *turnover*.

#### **4.2.2 Mudanças em área basal**

As variáveis explicativas que influenciaram as taxas de dinâmica, avaliadas em relação à área basal das espécies são apresentadas na sequência, para cada taxa de dinâmica avaliada.

##### **4.2.2.1 Taxa de ganho**

A taxa de ganho em área basal apresentou diferenças significativas para ambiente ( $F=12,75$  e  $p=2,2e-16$ ), período ( $F=3,49$  e  $p<0,01$ ), e a interação entre ambiente e período ( $F=2,64$  e  $p=0,026$ ). Não houve influência do tipo de solo ( $F=1,86$  e  $p<0,15$ ), nem da interação do tipo de solo com o período ( $F=0,14$  e  $p<0,85$ ) sobre a taxa de ganho. Os valores das taxas de ganho por ambiente, por período e para interação entre ambiente e período são apresentados, respectivamente, nas Figuras 6a, 6b e 6c.

A borda seca diferiu da borda úmida e do interior, apresentando a maior taxa de ganho entre os ambientes, em todos os períodos. A taxa de ganho foi maior na borda seca, seguida da borda úmida e do interior.

Houve uma variação na taxa de ganho em área basal ao longo do tempo no fragmento, havendo um aumento na taxa de ganho no segundo período (2005-2011) e novamente uma diminuição no último período de inventário (2011-2017). A taxa de ganho do segundo período foi maior do que a do primeiro período e não diferenciou da taxa do terceiro período.

A taxa de ganho da borda seca no segundo período de inventário (2005-2011) foi maior do que a taxa apresentada pelos ambientes de borda úmida e interior em todos os períodos avaliados (2000-2005, 2005-2011 e 2011-2017).

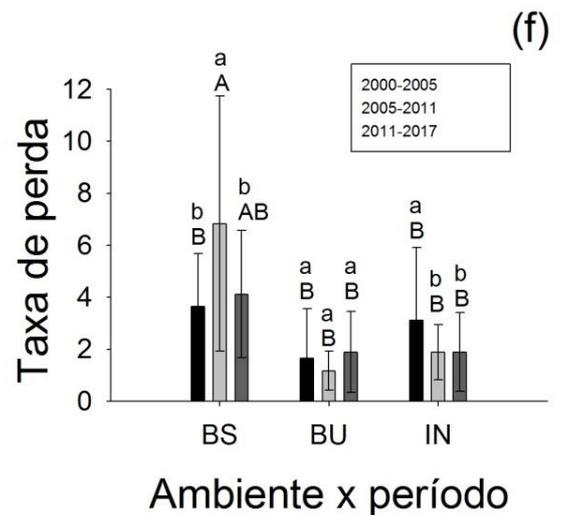
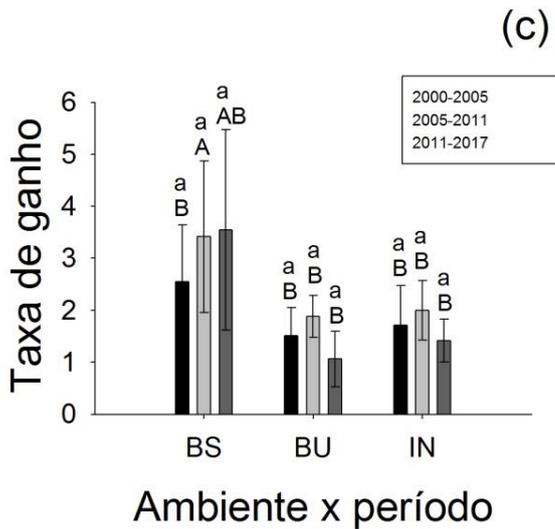
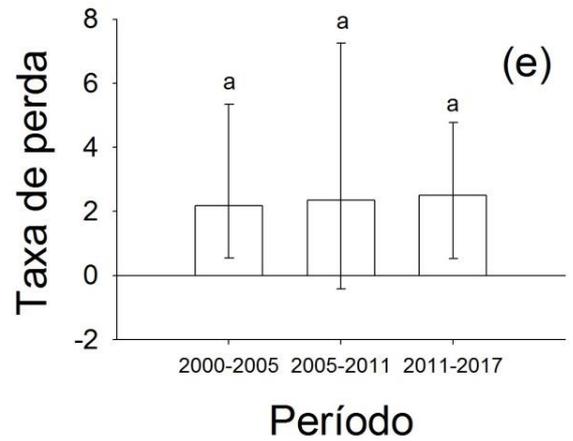
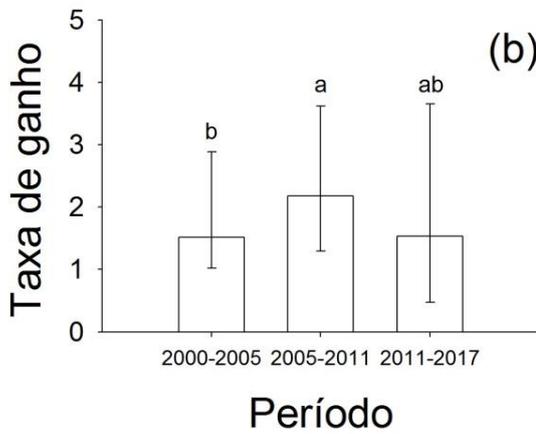
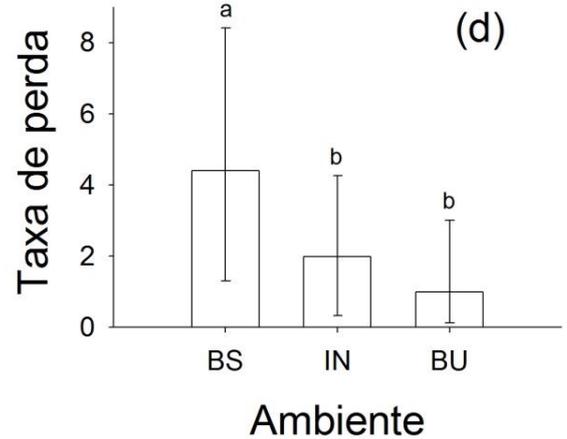
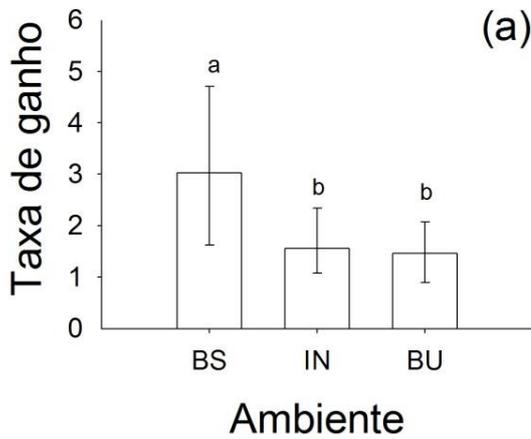
##### **4.2.2.2 Taxa de perda**

A taxa de perda em área basal apresentou diferenças significativas para ambiente ( $F=9,98$  e  $p=2,2e-16$ ) e para a interação entre ambiente e período ( $F=3,17$  e  $p=0,011$ ). Não houve influência do período ( $F=0,8414$  e  $p=$ ), nem do tipo de solo ( $F=1,22$  e  $p=0,24$ ) ou da interação do tipo de solo com o período sobre a taxa de perda ( $F=0,09$  e  $p=0,90$ ). Os valores

das taxas de perda por ambiente, por período e para interação entre ambiente e período são apresentados, respectivamente, nas Figuras 6d, 6e e 6f.

A borda seca apresentou o maior valor para a taxa de perda em relação aos ambientes de borda úmida e interior (sem diferença significativa entre estes). O maior valor para a taxa de perda em área basal ocorreu na borda seca, seguida do interior e da borda úmida.

Figura 6 – Taxas de ganho em área basal para a Mata da Lagoa em função do ambiente (a), período (b), e interação entre ambiente e período (c) e taxas de perda em função do ambiente (d), período (e), e interação entre ambiente e período (f) no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual em Lavras, Minas Gerais, Brasil.



Legenda: Tratamentos acompanhados pelas mesmas letras não se diferenciam de acordo com o teste de F ao nível de 5% de significância. Letras maiúsculas se referem à comparação entre tratamentos e maiúsculas à comparação entre a interação dos tratamentos.

Fonte: Do autor (2019).

A taxa de perda da borda seca no segundo período (2005-2011) foi maior do que a taxa da borda úmida e a do interior em todos os períodos avaliados (2000-2005, 2005-2011 e 2011-2017).

Em todos os períodos avaliados, a borda seca apresentou a maior taxa de perda em área basal em relação aos demais ambientes (borda úmida e interior).

Na borda seca, a taxa de ganho foi maior no segundo período que no primeiro e no terceiro períodos, que não diferiram entre si.

A taxa de perda na borda seca aumentou do primeiro período (2000-2005) para o segundo período de avaliação (2005-2011), reduzindo novamente no terceiro período de avaliação (2011-2017).

#### **4.2.2.3 Taxa de mudança líquida em área basal**

A taxa de mudança líquida diferiu para solo ( $F=3,61$  e  $p=0,05$ ), período ( $F=0,26$  e  $p<0,01$ ), e para a interação entre ambientes e período ( $F=2,85$  e  $p=0,02$ ). Não houve influência do ambiente ( $F=2,65$  e  $p=1,00$ ), nem da interação do tipo de solo com o período ( $F=0,03$  e  $p=0,97$ ) sobre a taxa de ganho. Os valores das taxas de mudança líquida por ambiente, por período e para interação entre ambiente e período são apresentados, respectivamente, nas Figuras 7a, 7b e 7c.

Entre os dois tipos de solo existentes no fragmento, a taxa de mudança líquida em área basal foi maior no Argissolo do que a taxa de mudança do Nitossolo. Esta foi a única taxa de dinâmica que sofreu influência do tipo de solo no fragmento estudado.

A oscilação temporal da taxa de mudança líquida em área basal apresentou aumento do primeiro (2000-2005) para o segundo período (2005-2011), reduzindo novamente no terceiro período de inventário (2011-2017).

A taxa de mudança líquida em área basal da borda seca no segundo período (2005-2011) foi maior do que a taxa da borda úmida no primeiro e no segundo períodos de inventário (2000-2005 e 2005-2011) e foi maior também do que a taxa do interior no segundo período de inventário (2005-2011).

O valor da taxa de mudança líquida em área basal apresentado pela borda seca no segundo período (2005-2011) foi maior do que no primeiro e no terceiro períodos (2000-2005; 2011-2017), não diferindo entre estes. As taxas de mudança líquida da borda úmida e do interior não diferiram entre os períodos.

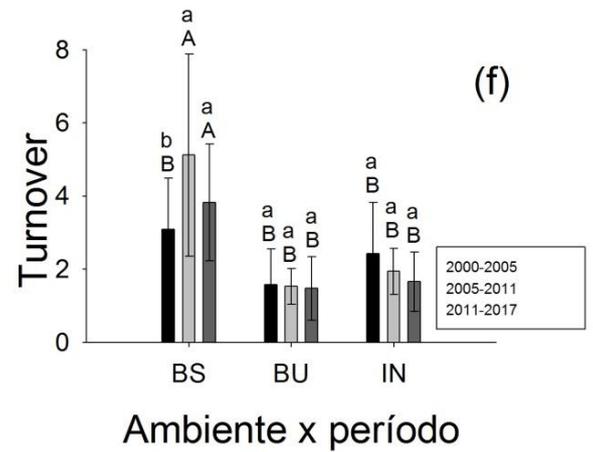
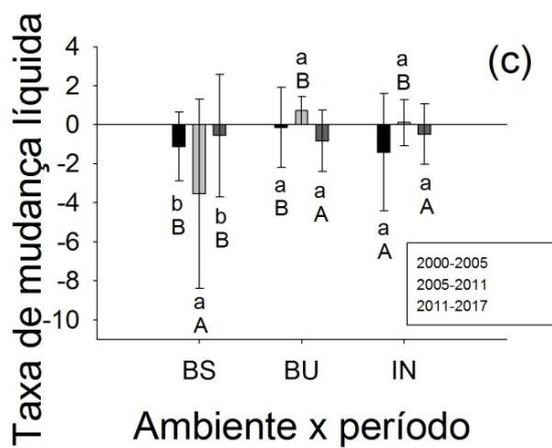
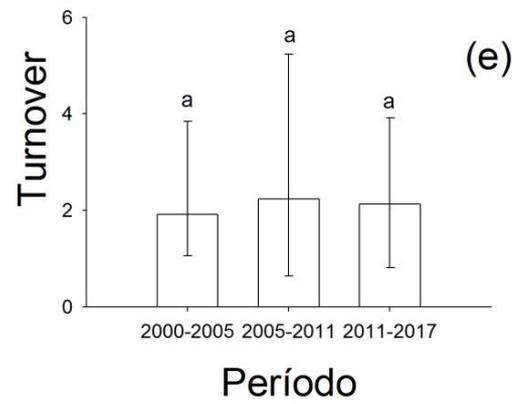
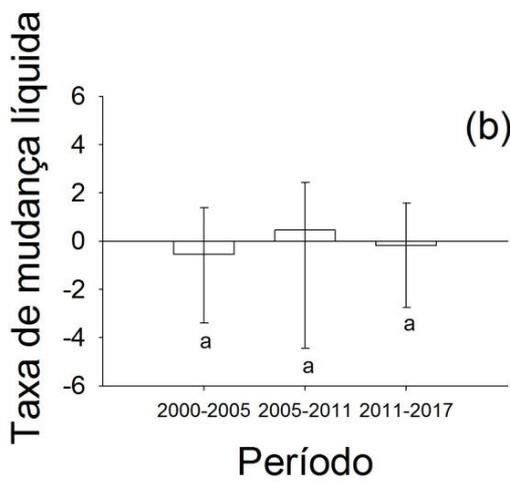
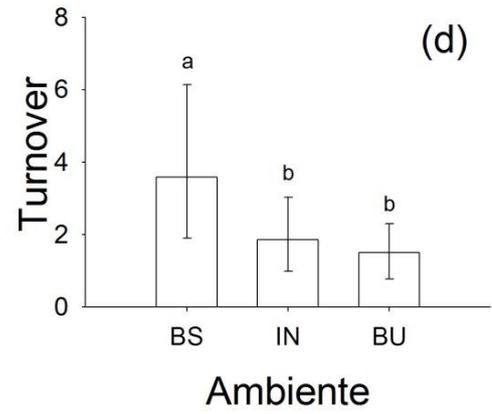
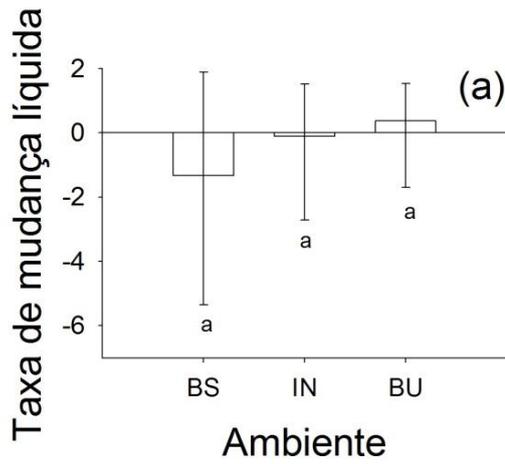
#### **4.2.2.4 Turnover em área basal**

O *turnover* em área basal apresentou diferenças significativas entre ambientes ( $F=14,44$  e  $p<0,01$ ), e para a interação entre ambientes e período ( $F=3,42$  e  $p=0,01$ ), sem influência significativa do período de inventário ( $F=2,02$  e  $p=1,00$ ). O tipo de solo ( $F=0,13$  e  $p=0,70$ ) e a interação do tipo de solo com o período ( $F=0,17$  e  $p=0,82$ ) não apresentaram influência sobre o *turnover*. Os valores de *turnover* por ambiente, por período e para interação entre ambiente e período são apresentados, respectivamente, nas Figuras 7d, 7e e 7f.

O valor de *turnover* em área basal diferiu entre os ambientes de borda seca e borda úmida e entre os ambientes de borda seca e interior, sendo maior na borda seca, seguida do interior e da borda úmida, que não diferiram entre si.

A borda seca no primeiro período (2000-2005) apresentou maior valor de *turnover* do que no segundo e no terceiro períodos de inventário (2005-2011 e 2011-2017) sem diferença entre os dois últimos. Este valor aumentou do primeiro (2000-2005) para o segundo período e reduziu novamente no terceiro período (2011-2017). Avaliando o *turnover* entre os ambientes por período, houve diferença significativa entre o *turnover* da borda seca no segundo e no terceiro períodos (2005-2011; 2011-2017) e o da borda úmida em todos os períodos e entre a borda seca no segundo e no terceiro períodos (2005-2011; 2011-2017) e o interior, também em todos os períodos.

Figura 7 – Taxas de mudança líquida em área basal em função do ambiente (a), período (b), e interação entre ambiente e período (c) e *turnover* em função do ambiente (d), período (e), e interação entre ambiente e período (f), período, solo e interação entre ambiente, período e solo para um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG Brasil.



Legenda: Tratamentos acompanhados pelas mesmas letras não se diferenciam de acordo com o teste de F ao nível de 5% de significância. Letras minúsculas se referem à comparação entre tratamentos e maiúsculas à comparação entre a interação dos tratamentos.

Fonte: Do autor (2019).

## 5 DISCUSSÃO

Pequenos fragmentos têm sido apontados por diversos autores como incipientes para a conservação, devido à baixa riqueza e o predomínio de espécies pioneiras, abundantes nas bordas florestais (NASCIMENTO & LAURANCE, 2006; DA SILVA et al., 2014; OLIVEIRA-FILHO et al., 1997; CAMARGO & KAPOs, 1995; MÚRCIA, 1995). Segundo essa afirmativa, os pequenos fragmentos são homogeneizados floristicamente, empobrecidos e dominados por poucas espécies generalistas (TER STEEGE et al., 2013). No entanto, alguns estudos (MACHADO et al., 2016; MOREL et al., 2015; MAGNAGO et al., 2014; HIGUCHI et al., 2008; SOUZA et al., 2014; BOTREL et al., 2002; LAURANCE, 2000) tem mudado esta visão, demonstrando a alta diversidade presente nos pequenos fragmentos. Assim, Wintle et al., (2019) pontuaram que, a despeito de seu tamanho, eles podem apresentar altos valores de conservação, em função de uma diversidade única. Corroborando a primeira hipótese, o fragmento estudado, embora pequeno, apresentou composição florística e dinâmica setorizados em função principalmente dos tipos de borda, embora também dos tipos de solo, mostrando que o conhecimento acerca da distribuição e da dinâmica das espécies em paisagens fragmentadas ainda é incipiente no que tange às florestas tropicais.

A fertilidade do solo apresenta correlação positiva com o aumento da riqueza de espécies (HIGGINS, 2015) e também define preferência de ambientes, estrutura e proporciona a existência de uma maior diversidade de espécies (RODRIGUES, 2016). Assim, a maior perda de espécies no Argissolo pode ser explicada pela menor fertilidade deste tipo de solo quando comparada ao Nitossolo (RESENDE et al., 2014).

Terra et al., (2017) observaram que os fragmentos remanescentes sob o domínio Atlântico no sul do estado de MG são menores e estão sob pressão antrópica mais intensa do que aqueles presentes no centro e norte de MG, na região do Cerrado e da Caatinga. Os autores discutem que as condições topográficas mais movimentadas na região da Mata Atlântica desempenham um papel importante na criação de ambientes disponíveis e conseqüentemente mais oportunidades para colonização de espécies, o que condicionaria uma maior rotatividade de espécies no espaço. Foi também o que observamos em relação à composição florística no fragmento estudado, que apresentou uma composição florística diferente na borda seca. Estas diferenças ocorreram em função das condições de luminosidade, temperatura e umidade entre os ambientes, sendo que na borda seca as condições de luminosidade e temperatura do ar e do

solo são maiores e a umidade é menor do que no interior do fragmento, selecionando espécies adaptadas a estas condições (SILVA et al., 2015; LAURANCE et al., 2011; PUTZ et al., 2011). Em termos de composição florística, a borda seca reflete o que é geralmente descrito para as bordas de fragmentos com recrutamento maior de espécies heliófitas e perda de espécies de estágios sucessionais mais avançados (LAURANCE et al., 2011; OLIVEIRA-FILHO et al., 2007; BROKAW & BUSING, 2000).

Em fragmentos muito pequenos, a borda tem um papel ainda mais importante sobre a comunidade, pois há um aumento de sua área em proporção à área total do fragmento, ocasionada pelo aumento da relação perímetro/área, diminuindo a área habitável pelas espécies características de interior de fragmento (BIANCHI & KERSTEN, 2014; ZUIDEMA et al., 1996). Desta forma, a perda de diversidade em áreas de borda em fragmentos florestais pequenos é mais preocupante do que em fragmentos maiores, pois nestes, a borda representa um percentual maior do fragmento. Por este motivo, a fragmentação florestal foi apontada como uma das principais causas de perda de biodiversidade, levando inclusive a extinções de espécies locais ou totais (SAMPAIO & SCHMIDT, 2014). Em função disso, os pequenos fragmentos são muitas vezes, considerados com baixa importância para a conservação, uma vez que seriam dominados por poucas espécies previsíveis (PITMAN et al., 2013) em virtude de serem quase inteiramente constituídos por borda (SANTOS et al., 2017; LAURANCE, 2000; VIANA et al., 1992). No entanto, nosso estudo mostra que em ambientes heterogêneos, os pequenos fragmentos podem apresentar composição florística diferenciada e substituição espacial de espécies (diversidade beta) também diferenciadas que fogem ao padrão homogêneo esperado para este tipo de fragmento.

As modificações na composição florístico-estrutural no tempo foram fracas ou inexistentes em relação à solos, ambientes e períodos, quando analisadas por NMDS. Nem sempre as mudanças na composição de espécies das comunidades podem ser detectadas por esta análise, por não ser sensível às mudanças na composição de espécies, quando estas ocorrem em espécies raras que não modificam significativamente a estrutura da comunidade. No fragmento estudado, a maioria das espécies que entraram e saíram do fragmento apresentaram apenas um indivíduo, sendo consideradas raras na comunidade, e por este motivo impactaram pouco na composição florístico-estrutural do fragmento (SILVA et al., 2015; VILLEGGER & BROSE, 2012; VILLEGGER et al., 2010; FERREIRA et al., 2008; PINTO & HAY, 2005).

Já a substituição de espécies, quando analisada pelo índice de dissimilaridade de *Jaccard* apresentou diferenças significativas entre os períodos. Estas diferenças quando ocorrem próximas geograficamente são resultantes de condições edáficas e topográficas (ESTEVAN et al., 2016; KUNZ et al., 2009) e umidade (BIERREGAARD JR. et al., 2001).

Assim como influenciou a distribuição das espécies no espaço e no tempo, a borda seca também teve papel importante na diferenciação da dinâmica das espécies do fragmento amostrado. As taxas de mortalidade, recrutamento, perda e ganho em área basal foram maiores na borda seca, sendo verificada uma taxa de mortalidade anormal (alta) no período de 2005-2011 nesse habitat. A alta taxa de mortalidade na borda seca no período 2005-2011 ocorreu principalmente em função da morte de indivíduos de espécies de rápido crescimento que completaram seu ciclo de vida, e de espécies de interior, remanescentes na área, após a formação da borda. Estes indivíduos não morreram imediatamente após a formação da borda devido a um maior tempo de resposta das espécies arbóreas às alterações ecológicas causadas pela sua formação (CHAZDON et al., 2010; PUTZ & BROKAW, 1989).

A alta taxa de mortalidade observada no período gerou também um aumento na taxa de recrutamento, em função da abertura de espaços na comunidade, com isso influenciando a taxa de mudança líquida e o *turnover* tanto para abundância quanto para área basal. O aumento da taxa de mortalidade é apontado por Nascimento & Laurance (2006) como um facilitador do recrutamento e de novos indivíduos, por proporcionar a entrada de luz na floresta e a redução da competição por água, luz e nutrientes (BOINA, 2008; SANTOS et al., 2019). A taxa de ganho em área basal também foi maior na borda seca no segundo período, acompanhando o aumento na taxa de recrutamento. Já a taxa de perda, embora tenha sido maior na borda seca no segundo período, manteve este comportamento também nos outros dois períodos avaliados, sendo sempre maior na borda seca. Comportamento semelhante também foi descrito por Silva et al., (2015), Phillips et al., (2004) e Lewis et al., (2004).

Embora esses resultados corroborem parcialmente a nossa segunda hipótese, foi postulado que o ganho em área basal seria maior em ambientes mais favoráveis, menos restritivos, o que não ocorreu. Todas as taxas de dinâmica florestal analisadas foram maiores na borda seca, mostrando a grande instabilidade no comportamento das espécies nesse ambiente com relação aos demais. Este comportamento corrobora o que tem sido descrito para áreas de borda, que é apresentar altas taxas de mortalidade e rotatividade e um comportamento inesperado no tempo, em função da variação nos níveis das características ambientais, como

vento, luz e umidade (OLIVEIRA et al., 2014; QUESADA et al., 2012; ALLEN et al., 2010; RODRIGUES & NASCIMENTO, 2006; SHEIL et al., 2000).

Por sua vez, a borda úmida apresentou comportamento semelhante ao interior, com uma dinâmica menos acelerada (menores taxas de dinâmica). A explicação para este fato pode ter sido a maior umidade do solo, que interfere também na disponibilidade de nutrientes às plantas, pois este foi o principal fator que a diferenciou da borda seca (NOVAIS et al., 2016; SILVA & MENDONÇA, 2007; PHILLIPS et al., 2004). Neste ambiente, houve uma maior sobrevivência dos indivíduos existentes e conseqüentemente, uma menor perda em área basal. Como resultado, a taxa de recrutamento foi menor neste ambiente, o que fez com que a taxa de ganho em área basal também fosse menor. Em áreas de borda, o fator responsável pelo aumento na taxa de ganho em área basal é a entrada de novos indivíduos na comunidade, representada pela alta taxa de recrutamento. A umidade é um fator que influencia o crescimento e a sobrevivência de plantas, ao disponibilizar os nutrientes do solo, o que pode explicar a maior sobrevivência e menor perda de espécies na borda úmida e do interior (PAN et al., 2013; PEREIRA et al., 2012). Tanto o interior quanto a borda úmida apresentaram uma dinâmica menos aceleradas (menores taxas de recrutamento e mortalidade) e mais conservadora das espécies (menor perda em riqueza de espécies), semelhante ao encontrado em fragmentos maiores. Embora a borda úmida, apresente características de temperatura e exposição ao vento, semelhantes às da borda seca, ela foi beneficiada pela maior umidade fornecida pelo curso de água, o que levou ainda a uma menor taxa de mortalidade neste ambiente (BLUMENFELD et al., 2016; LAURANCE et al., 2011; REDDING et al., 2003; MÚRCIA, 1995).

Os resultados encontrados neste trabalho demonstraram que o ambiente foi importante na diferenciação da composição florística e da dinâmica, pois apesar de tratar-se de um fragmento pequeno, o mesmo apresenta uma elevada heterogeneidade ambiental. A maioria dos trabalhos aponta que fragmentos pequenos apresentam pouca diferenciação entre os ambientes, em função da propagação dos efeitos de borda para o interior do fragmento, com o passar do tempo (BLUMENFELD et al., 2016; HADDAD et al., 2015; DA COSTA et al., 2012, LAURANCE et al., 2011; PARDINI et al., 2010; TABARELLI et al., 2010; MOUCHET et al., 2010; BORGES ROCHA, 2004, REZENDE et al., 2011; METZGER, 1999). No entanto, como observado através dos resultados obtidos neste trabalho, fragmentos pequenos merecem maior atenção, principalmente em áreas do domínio Atlântico, intensamente antropizadas e fragmentadas, mas onde a grande heterogeneidade ambiental pode favorecer a diversidade de

espécies em áreas muitas vezes negligenciadas pelas políticas públicas devido ao pouco conhecimento de sua importância para a conservação.

O tipo de solo foi importante apenas para a mudança líquida, considerando os parâmetros avaliados neste trabalho, pois mesmo sendo encontradas duas classes diferentes no fragmento, elas apresentam pedogênese parecida, além de estarem em condições topográficas semelhantes na paisagem. Resultados encontrados na literatura também apontam que dinâmica em pequenos fragmentos tem sido pouco afetada pelas condições de solo (SANTOS et al., 2019). Isto ocorre principalmente quando os tipos de solo estão próximos geograficamente, sendo os solos mais importantes na definição das espécies que colonizam a área.

Cabe salientar que a mudança líquida foi negativa principalmente na borda seca, demonstrando que a comunidade está perdendo mais indivíduos do que recrutando, o que tem sido descrito como uma resposta pós-distúrbio (GUILHERME et al., 2004; OLIVEIRA FILHO et al., 1997). Embora a borda úmida tenha apresentado mudança líquida positiva e o interior tenha apresentado estabilidade, seus valores não compensaram a perda de área basal ocorrida na borda seca. Assim, o fragmento apresenta uma diminuição em sua capacidade produtiva, apresentando perda de matéria viva, o que pode estar relacionado com as variações microclimáticas encontradas (GUIMARÃES et al, 2008) na borda seca.

## **6 CONCLUSÃO**

A heterogeneidade ambiental em pequenos fragmentos se mostrou um fator importante proporcionando ambientes diferenciados, apresentando composição florística e dinâmica diferenciadas, com ambientes de bordas mais secas e solos mais pobres apresentando grande instabilidade nas taxas de dinâmica, enquanto o interior do fragmento, a borda úmida e o solo mais fértil apresentaram pouca variação, com dinâmica mais estável. Assim, o fragmento estudado, embora pequeno, teve composição florística e dinâmica heterogêneas, semelhantes ao descrito para os grandes fragmentos, mostrando que tais fragmentos devem ser incluídos como áreas de interesse para pesquisa em ecologia vegetal, bem como para conservação ambiental. O estudo demonstrou que a presença de cursos de água próximas aos pequenos fragmentos são importantes para a manutenção da diversidade de espécies arbóreas, reafirmando a importância da preservação das matas ciliares, visto que demonstrou a influência do curso d'água na manutenção da diversidade em pequenos fragmentos florestais. Desta forma, tais áreas merecem maior atenção dos legisladores no sentido de conservá-las e recuperá-las,

ao contrário do previsto no novo Código Florestal Brasileiro (BRASIL, 2012) que recentemente reduziu o tamanho das áreas sujeitas à restauração obrigatória.

## REFERÊNCIAS

- ACHARD, F. et al. Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. **Global change biology**, v. 20, n. 8, p. 2540-2554, 2014.
- ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest ecology and management**, v. 259, n. 2, p. 660-684, 2010.
- ANDERSON-TEIXEIRA et al. CTFS-ForestGEO: a worldwide network monitoring forests in an era of global change. **Global Change Biology**. v. 21, n. 2, p. 528-549, 2015.
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 2016.
- ASNER, G. P. et al. A contemporary assessment of change in humid tropical forests. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1386-1395, 2009.
- AUBRY-KIENTZ, M., ROSSI, V., WAGNER, F., & HÉRAULT, B. Identifying climatic drivers of tropical forest dynamics. **Biogeosciences**, v. 12, n. 19, p. 5583-5596, 2015.
- AYRES, J. M. et al. **Os corredores ecológicos das florestas tropicais do Brasil. Sociedade Civil Mamirauá**, Belém, PA (Brasil), 2005. 256p.
- BALDECK, C. A. et al. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. In: **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1753, p. 2012-2532, 2013.
- BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144-147, 2016.
- BARTON, K. **MuMIn: multi-model inference. R package version 1.0.0**. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/> 2009.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134-143, 2010.
- BASELGA, A.; ORME, C. D. L. betapart: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 5, p. 808-812, 2012.
- BATES, D.; MAECHLER M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 1-48, 2015. <https://doi:10.18637/jss.v067.i01>.
- BELYEA, L. R.; LANCASTER, J. Assembly rules within a contingent ecology. **Oikos**, v. 86, n. 3, p. 402-416, 1999.
- BIANCHI, J. S.; KERSTEN, R. A. Edge effect on vascular epiphytes in a subtropical Atlantic Forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, n. 1, p. 120-126, 2014.

- BIERREGAARD JR, R. O. et al. Principles of forest fragmentation and conservation in the Amazon. **Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest**. Yale University Press, New Haven. Connecticut, p. 371-385, 2001.
- BILLINGS, S. A.; GAYDESS, E. A. Soil nitrogen and carbon dynamics in a fragmented landscape experiencing forest succession. **Landscape Ecology**, v. 23, n. 5, p. 581-593, 2008.
- BLUMENFELD, E. C. et al. Relationships Between Neighborhoods Matrix And The Edge Effects In A Forest Fragment. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 4, p. 1301-1316, 2016.
- BOINA, A. **Quantificação de estoques de biomassa e de carbono em Floresta Estacional Semidecidual, Vale do Rio Doce, Minas Gerais**. 2008. 89f. Tese de Doutorado. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal)–Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 2008.
- BORGES ROCHA, L. F. et al. Inventário de fragmentos florestais nativos e propostas para seu manejo e o da paisagem. **Cerne**, v. 10, n. 1, p. 22-38, 2004.
- BOTREL, R. T. et al. Composição florística e estrutura da comunidade arbórea de um fragmento de floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG, e a influência de variáveis ambientais na distribuição das espécies. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 2, p. 195-213, 2002.
- BRADSHAW, C. J. A et al. Tropical turmoil: a biodiversity tragedy in progress. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 7, n. 2, p. 79-87, 2009.
- BRASIL, Lei nº 12.651, de 25 de maio de 2012. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa. **Diário Oficial da União**. Brasília, 26 mai. 2012.
- BROKAW, N.; BUSING, R. T. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Trends in ecology & evolution**, v. 15, n. 5, p. 183-188, 2000.
- BROOKER, R. W. et al. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of ecology**, v. 96, n. 1, p. 18-34, 2008.
- BURNHAM K. P.; ANDERSON D. R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. **Springer**, New York. 2002. 488p.
- CALLAWAY, R. et al. Diversity and community structure of epibenthic invertebrates and fish in the North Sea. **ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil**, v. 59, n. 6, p. 1199-1214, 2002.
- CAMARGO, J. L. C.; KAPOV, V. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, n. 2, p. 205-221, 1995.
- CARVALHO, D. A. et al. Estrutura fitossociológica de mata ripária do alto rio Grande (Bom Sucesso/MG). **Revista Brasileira de Botânica**, v.18, p. 39-49, 1995.
- CHAMBERLAIN, S. A.; BRONSTEIN, J. L.; RUDGERS, J. A. How context dependent are species interactions? **Ecology letters**, v. 17, n. 7, p. 881-890, 2014.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological niche**. Chicago: The University of Chicago Press book, 2003. 221p.

CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences*, v. 366, n. 1576, p. 2351-2363, 2011.

CHAUVET, M. et al. Using a forest dynamics model to link community assembly processes and traits structure. *Functional Ecology*, v. 31, n. 7, p. 1452-1461, 2017.

CHAZDON, R. L. et al. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, v. 42, n. 1, p. 31-40, 2010.

CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciências Naturais*, v. 7, p. 195-218, 2012.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest ecology and management*, v. 137, n. 1, p. 185-198, 2000.

CNPQ. **PELD - Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração**. Disponível em: <<http://www.cnpq.br/web/guest/apresentacao7>>. Acessado em: 02/05/2017. 2017.

CONDIT, R. et al. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, v. 295, n. 5555, p. 666-669, 2002.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, v. 79, n. 1, p. 109-126, 2009.

COSTA, M. P.; LONGHI, S. J.; FÁVERO, A. A. ARCHITECTURE AND VERTICAL STRUCTURE OF THE TREE COMMUNITY IN A SUBTROPICAL SEASONAL FOREST. *Ciência Florestal*, v. 28, n. 4, p. 1443-1454, 2018.

COX, C. B.; MOORE, P. D. **Biogeografia: uma abordagem ecológica e evolucionária**. Rio de Janeiro: LTC. 2011. 398p.

CTFS. Center for Tropical Forest Science. Barro Colorado Island. Disponível em: <<http://www.ctfs.si.edu/site/Barro+Colorado+Island>>. Acessado em: 02/05/2017. 2017.

DA COSTA, T. L. et al. Estrutura e dinâmica da vegetação em um remanescente de Floresta Atlântica/Nordeste, Brasil. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, v. 7, n. 3, p. 493-501, 2012.

DA SILVA, L. G.; DOS SANTOS, S.; MORAES, F. Fragmentação da Mata Atlântica de interior: análise de paisagem do corredor verde sul-americano e florestas do alto Paraná. *Boletim de Geografia*, v. 32, n. 3, p. 61-68, 2014.

- DAJOZ, R. **Ecology principles**. Artmed, Porto Alegre. (in Portuguese). 2006. 519p.
- DE CÁCERES, M. et al. The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 12, p. 1191-1202, 2012.
- DIRZO, R.; RAVEN, P. H. Global state of biodiversity and loss. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 28, n. 1, p. 137-167, 2003.
- FAHRIG, L. Ecological responses to habitat fragmentation per se. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, p. 1-23, 2017.
- FERREIRA, L. V. et al. Variação da riqueza e composição de espécies da comunidade de plantas entre as florestas de igapós e várzeas na Estação Científica Ferreira Penna-Caxiuanã na Amazônia Oriental. **Pesquisas, Série: Botânica**, v. 64, p. 175-195, 2013.
- FERREIRA, R. L. C. et al. Comparação de duas metodologias multivariadas no estudo de similaridade entre fragmentos de Floresta Atlântica. **Revista Árvore**, v. 32, n. 3, p. 511-521, 2008.
- FOLEY, J. A. et al. Global consequences of land use. **Science**, v. 309, n. 5734, p. 570-574, 2005.
- FRANÇA, G. S.; STEHMANN, J. R. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de uma floresta altimontana no município de Camanducaia, Minas Gerais, Brasil. **Revista brasileira de Botânica**, v. 27, n. 1, p. 19-30, 2004.
- FUKAMI, T.; WARDLE, D. A. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 272, n. 1577, p. 2105-2115, 2005.
- GIBSON, L. et al. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 378-381, 2011.
- GRAIPEL, M. E. et al. Características associadas ao risco de extinção nos mamíferos terrestres da Mata Atlântica. **Oecologia Australis**, v. 20, n. 1, p. 81-108, 2016.
- GROENEVELD, J. et al. The impact of fragmentation and density regulation on forest succession in the Atlantic rain forest. **Ecological Modelling**, v. 220, n. 19, p. 2450-2459, 2009.
- GUILHERME, F. A. G et al. Effects of flooding regime and woody bamboos on tree community dynamics in a section of tropical semideciduous forest in South-Eastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 174, n. 1, p. 19, 2004.
- GUIMARÃES, J. C. C et al. Dinâmica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta de galeria aluvial no planalto de Poços de Caldas, MG, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 4, p. 621-632, 2008.
- HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems.

**Science advances**, v. 1, n. 2, p. e1500052, 2015.

HALME, P. et al. Challenges of ecological restoration: lessons from forests in northern Europe. **Biological Conservation**, v. 167, p. 248-256, 2013.

HEIJDEN, G. M. et al. Liana impacts on carbon cycling, storage and sequestration in tropical forests. **Biotropica**, v. 45, n. 6, p. 682-692, 2013.

HIGGINS, M. A. et al. Regional-Scale Drivers of Forest Structure and Function in Northwestern Amazonia. **PloS one**, v. 10, n. 3, e.0119887, 2015.

HIGUCHI, P. et al. Dinâmica da comunidade arbórea em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais, em diferentes classes de solos. **Revista Árvore**, v. 32, n. 3, p. 417-426, 2008.

HOLL, K. D. et al. Testing heterogeneity–diversity relationships in tropical forest restoration. **Oecologia**, v. 173, n. 2, p. 569-578, 2013.

HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional ecology**, v. 19, n. 1, p. 166-172, 2005.

HUTLEY, L. B. et al. A sub-continental scale living laboratory: Spatial patterns of savanna vegetation over a rainfall gradient in northern Australia. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 151, n. 11, p. 1417-1428, 2011.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - **Manual técnico da vegetação brasileira**. Séries Manuais técnicos em geociências, n. 1, Rio de Janeiro, 1992. 92p.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira** (Manuais Técnicos em Geociências no 1). Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro, Brasil, n 1, 2. ed. 2012. 92 p.

JIRKA, S. et al. Relationships between soil hydrology and forest structure and composition in the southern Brazilian Amazon. **Journal of Vegetation Science**, v. 18, n. 2, p. 183-194, 2007.

JOBÁGY, E. G.; JACKSON, R. B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. **Ecological applications**, v. 10, n. 2, p. 423-436, 2000.

KING, D. A. et al. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. **Functional Ecology**, v. 19, n. 3, p. 445–453, 2005.

KORNING, J.; BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science**, v. 5, n. 1, p. 77-86, 1994.

KUNZ, S. H. et al. Análise da similaridade florística entre florestas do Alto Rio Xingu, da Bacia Amazônica e do Planalto Central. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 32, n. 4, p. 725-736, 2009.

KUULUVAINEN, T. Conceptual models of forest dynamics in environmental education and management: keep it as simple as possible, but no simpler. **Forest Ecosystems**, v. 3, n. 1, p.

18, 2016.

KUULUVAINEN T. et al. Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe. **Forest Ecology and Management**, v. 320, p. 96-103, 2014.

LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. **Biological conservation**, v. 144, n. 1, p. 56-67, 2011.

LAURANCE, S. G. W. et al. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: A landscape-scale study. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 1, p. 96-106, 2010.

LAURANCE, W. F. et al. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. **Conservation Biology**, v. 16, n. 3, p. 605-618, 2002.

LAURANCE, W. F. Do edge effects occur over large spatial scales?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 4, p. 134-135, 2000.

LAURANCE, W. F.; VASCONCELOS, H. L. Consequências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia. **Oecologia Brasiliensis**, v.13, n. 3, p. 434-451, 2009.

LEGENDRE, P.; GAUTHIER, O. Statistical methods for temporal and space–time analysis of community composition data. **Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences**, v. 281, n. 1778, p. 20132728, 2014.

LEGENDRE, P. et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. **Ecology**, v. 90, n. 3, p. 663-674, 2009.

LEITÃO FILHO, H. F. A vegetação. In: **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana – Reserva de Santa Genebra**. Campinas (H.F. Leitão Filho & L.P. Morellato, eds.). Editora da Unicamp. Campinas. p. 19-29. 1995.

LENTH R, SINGMANN H, LOVE BUERKNER J, HERVE M. Package EMMEANS. **R package version**. v. 1.2.3. Available in: [cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html](http://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html). 2018.

LEWIS, S. L. et al. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. **Nature**, v. 457, n. 7232, p. 1003-1006, 2009.

LEWIS, S. L. et al. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 421-436, 2004.

LINDENMAYER, D. B. et al. Value of long-term ecological studies. **Australian Ecology**, v. 37, n. 7, p. 745-757, 2012.

LINDENMAYER, D. B., LIKENS, G. E. The science and application of ecological monitoring. **Biological conservation**, v. 143, n. 6, p. 1317-1328, 2010.

MACHADO, F. S. et al. Tree diversity of small forest fragments in ecotonal regions: why

must these fragments be preserved? **Biodiversity and conservation**, v. 25, n. 3, p. 525-537, 2016.

MACHADO, E. L. M. et al. Efeitos do substrato, bordas e proximidade espacial na estrutura da comunidade arbórea de um fragmento florestal em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 2, p. 287-302, 2008.

MACHADO, E. L. M. et al., Análise comparativa da estrutura e flora do compartimento arbóreo-arbustivo de um remanescente florestal na fazenda Beira Lago, Lavras, MG. **Revista Árvore**, v. 28, n. 4, p. 499-516, 2004.

MAGNAGO, L. F. S. et al. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 475-485, 2014.

MAGNUSSON, W. et al. **Biodiversidade e monitoramento ambiental integrado**. Áttema Editorial, Santo André, SP, 2013.

MAGURRAN, A. E. et al. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. **Trends in ecology & evolution**, v. 25, n. 10, p. 574-582, 2010.

MALHI, Y. et al. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). **Journal of Vegetation Science**, v. 13, n. 3, p. 439-450, 2002.

MARTHEWS, T. et al. Measuring Tropical Forest Carbon Allocation and Cycling: A RAINFOR-GEM Field **Manual for Intensive Census Plots** (v3.0). Manual, Global Ecosystems Monitoring. (<http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk/page/resources>). 2014.

MARTINS, K. G. et al. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 349, p. 4-11, 2015.

MCCULLOCH, C. E.; SHAYLE, R. S. “Generalized linear mixed models (GLMMs)”. In: **Generalized, Linear, and Mixed Models**, p. 220–246. 2001.

MEIRELES, L. D.; SHEPHERD, G. J.; KINOSHITA, L. S. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, p. 559-574, 2008.

MESQUITA, R. C. G. et al. Amazon rain forest succession: stochasticity or land-use legacy? **Bioscience**, v. 65, p. 849–861, 2015.

METZGER, J. P. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 71, p. 445-463, 1999.

MEYER, P. B. et al. Structural dynamics in a fragment of seasonal semi-deciduous forest in Lavras, MG, Brazil. **Cerne**, v. 21, n. 2, p. 259-265, 2015.

MMA. **Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas**. Brasília: MMA/ SBF. 2006. 510p.

MOREL, J. D. et al. Floristic comparison between two tree communities associated with habitat descriptor variables. **Cerne**, v. 21, n. 4, p. 601-616, 2015.

MOUCHET, M. A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867-876, 2010.

MÚRCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in ecology & evolution**, v. 10, n. 2, p. 58-62, 1995.

MYERS, J. A. et al. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. **Ecology letters**, v. 16, n. 2, p. 151-157, 2013.

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

MYERS, N. Environmental services of biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 93, n. 7, p. 2764-2769, 1996.

NASCIMENTO, A. T. et al. Conservação da biodiversidade e dinâmica ecológica espacial: evolução da teoria. **Oecologia australis**, v. 16, p. 156-164, 2012.

NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F. Efeitos de área e de borda sobre a estrutura florestal em fragmentos de floresta de terra-firme após 13-17 anos de isolamento. **Acta Amazonica**, v. 36, n. 2, p. 183-192, 2006.

NORDEN, N. et al. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. **Oikos**, v. 120, p.143–151, 2011.

NOVAIS, D. B.; FERREIRA, J. S.; BARRETO, P. A. B. Fertilidade do solo como indicador do efeito de borda em fragmento florestal, Vitória da Conquista, Bahia. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 11, n. 4, p.185–189, 2016.

OLSON, David M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on EarthA new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience**, v. 51, n. 11, p. 933-938, 2001.

OKSANEN, J., F. G. et al. **Package “vegan .”** R package ver. 2.4–1: 264. 2016.

OLIVEIRA, A. N. et al. Composição e diversidade florístico-estrutural de um hectare de floresta densa de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 4, p. 627-642, 2008.

OLIVEIRA-FILHO, A. T. de et al. 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**, v. 30, n. 1, p. 149-161, 2007.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. Padrões florísticos das matas ciliares da região do cerrado e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o Quaternário Tardio. **Matas ciliares: conservação e recuperação**, v. 2, p. 73-89, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FLUMINHAN-FILHO, M. Ecologia da vegetação do Parque Florestal Quedas do Rio Bonito. **Cerne**, v. 5, n. 2, p. 50-63, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate 1. **Biotropica**, v. 32. n. 4b, p. 793-810, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; MELLO, J. M. ; SCOLFORO, J. R. S. 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**, v. 131, n. 1, p. 45-66, 1997.

OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Estrutura fitossociológica e variáveis ambientais em um trecho da mata ciliar do córrego dos Vilas Boas, Reserva Biológica do Poço Bonito, Lavras (MG). **Revista Brasileira de Botânica**, v.17, p. 67-85, 1994.

PAN, Y. et al. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 44, n. 1, p. 593–622, 2013.

PARDINI, R. et al. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PloS one**, v. 5, n. 10, p. e13666, 2010.

PEREIRA, J. S.; ABREU, C. F. N. R.; JUNIOR, R. A. P.; RODRIGUES, S. C. Avaliação do índice de sobrevivência e crescimento de espécies arbóreas utilizadas na recuperação de área degradada. **Revista Geonorte**, v.1, n. 4, p. 138-148, 2012.

PEREIRA, J. A. A.; BOTELHO, S. A.; DAVIDE, A. C. Desenvolvimento de espécies florestais de rápido crescimento em diferentes condições de sítio visando a recomposição de matas ciliares. **Cerne**, v. 5, n. 1, p. 36-51, 1999.

PHILLIPS, O. L. et al. The changing Amazon forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1819-1827, 2008.

PHILLIPS, O. L. et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 381-407, 2004.

PHILLIPS, O. L. Long-term environmental change in tropical forests: increasing tree turnover. **Environmental Conservation**, v. 23, n. 3, p. 235-248, 1996.

PICKETT, S. T. A.; CADENASSO, M. L.; MEINERS, S. J. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. **Applied Vegetation Science**, v. 12, n. 1, p. 9-21, 2008.

PINTO, J. R. R.; HAY, J. D. V. Mudanças florísticas e estruturais na comunidade arbórea de

uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 3, p. 523-539, 2005.

PITMAN, N. C. A.; MILES R. S., TERBORGH, J. W. Oligarchies in Amazonian tree communities: a ten year review. **Ecography**, v. 36, n. 2, p. 114-123, 2013.

POORTER, L. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**. v. 89, n. 7, p. 1908–1920, 2008.

PRETZSCH, H. et al. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. **Nature communications**, v. 5, p. 49-67, 2014.

PUTZ, S.; GROENEVELD, J.; ALVES, L.F.; METZGER, J.P.; HUTH, A. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 12, p. 1986-1997. 2011.

PUTZ, F. E.; BROKAW, N. V. L. Sprouting of broken trees on Barro Colorado island, Panama. **Ecology**, v. 70, n. 2, p. 508-512, 1989.

QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v.9, n.6, p. 2203-2246, 2012.

R Development Core Team. **R: A language and environment for statistical computing**. 2016.

RAINFOR. **Amazon Forest Inventory Network**. Disponível em: <<http://www.rainfor.org/en>>. Acesso em: 02/05/2017. 2017

REDDING, T. E.; HOPE, G. D.; FORTIN, M. J.; SCHMIDT, M. G. BAILEY, W. G. Spatial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest-clearcut edges in the southern interior of British Columbia. **Canadian Journal of Soil Science**, v. 83, p.121-130, 2003.

REFLORA, PROGRAMA. **Lista de espécies da flora do Brasil**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:<<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Access in: 20 de setembro de 2018.

RESENDE, M.; CURI, N.; REZENDE, S.B.; CORRÊA, G.F.; KER, J.C. **Pedologia: base para distinção de ambientes**. 6<sup>a</sup> ed. Lavras: Editora UFLA, 2014. 378p.

REZENDE, R. A.; PRADO FILHO, J. F.; SOBREIRA, F. G. Análise temporal da flora nativa no entorno de unidades de conservação-APA Cachoeira das Andorinhas e FLOE Uaimii, Ouro Preto, MG. **Revista Árvore**, v. 35, n. 3, p. 435-443, 2011.

RIBEIRO, M. C et al. The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos FE, Habel JC, editores. Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas. **Heidelberg: Springer**; 2011. [http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5\\_21](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_21).

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic forest: How much is left, and how is the remaining forest disturbed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142,

n.6, p. 1141-1153, 2009.

RICKLEFS, R. E. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, p. 167-171, 1987.

ROCHA, D. S. B.; AMORIM, A. M. A. Heterogeneidade altitudinal na Floresta Atlântica setentrional: um estudo de caso no sul da Bahia, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 2, p. 309-327, 2012.

RODRIGUES, P. J. F. P.; NASCIMENTO, M. T. Fragmentação florestal: breves considerações teóricas sobre efeitos de borda. **Rodriguésia**, v. 57, n. 1, p. 63-74. 2006.

RODRIGUES, P. M. S et al. The influence of soil on vegetation structure and plant diversity in different tropical savannic and forest habitats. **Journal of Plant Ecology**, v. 11, n. 2, p. 226-236, 2016.

ROZENDAAL, D. M. A et al. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v. 20, p. 207-216, 2006.

SAMPAIO, A. B. SCHMIDT, I. B. Espécies Exóticas Invasoras em Unidades de Conservação Federais do Brasil. **Biodiversidade Brasileira**, v. 2, n. 3, p. 32-49, 2014.

SANTOS et al. Temporal Behavior of Tree Communities in Different Soil Classes. **Floresta e Ambiente**. v. 26, n. 4, 2019. Disponível em: <https://www.floram.org/article/10.1590/2179-8087.075417/pdf/floram-26-4-e20170754.pdf>. Acesso em: 28 setembro 2019.

SANTOS, F. G.; DE CAMARGO, P. B.; DE OLIVEIRA, R. C. Estoque e dinâmica de biomassa arbórea em floresta ombrófila densa na flona tapajós: Amazônia oriental. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 3, p. 1049-1059, 2018.

SANTOS, J. F. C. et al. Fragmentação florestal na Mata Atlântica: o caso do município de Paraíba do Sul, RJ, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 15, n. 3, p. 151-158, 2017.

SCHLEICHER, A. et al. Functional traits during succession: is plant community assembly trait-driven? **Preslia**, v. 83, n. 3, p. 347-370, 2011.

SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 6, p. 865-882, 2000.

SHEIL, D.; PHILLIPS, O. Evaluating Turnover in Tropical Forests. **Science**, v. 268, n. 5212, p. 894-895, 1995.

SILVA, I. R.; MENDONÇA, E. S. Matéria orgânica do solo. In: NOVAIS et al., **Fertilidade do Solo**. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. 2007. 101p.

SILVA, M. A. M. et al. Edge effects on the structure and dynamics of an Atlantic Forest fragment in northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 10, n. 4, p. 538-

543, 2015.

SILVA, A. C. et al. Variação espacial e temporal da dinâmica da comunidade arbórea em fragmentos de Floresta Aluvial no sul de Minas Gerais. **Cerne**, Lavras, v. 17, n. 4, p. 465-471, 2011.

SIMBERLOFF, D. Community Ecology: Is It Time to Move On? (An American Society of Naturalists Presidential Address). **The American Naturalist**, v. 163, n. 6, p. 787-799, 2004.

SLOAN, S. et al. Remaining natural vegetation in the global biodiversity hotspots. **Biological Conservation**, v. 177, p. 12-24, 2014.

SOCOLAR, J. B. et al. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? **Trends in ecology & evolution**, v. 31, n. 1, p. 67-80, 2016.

SOUZA, C. G. et al. Análise da fragmentação florestal da Área de Proteção Ambiental Coqueiral, Coqueiral–MG. **Ciência Florestal**, v.24, n. 3, p. 631-644, 2014.

SULLIVAN, M. J. P. et al. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. **Scientific Reports**, v. 7, p. 39102, 2017.

TABARELLI, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2328-2340, 2010.

TER STEEGE, H., et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, v. 342, n. 6156, p. 1243092-1-1243092-9, 2013.

TERRA, M. D. C. N. S. et al. Tree dominance and diversity in Minas Gerais, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 26, n. 9, p.2133-2153, 2017.

TERRADAS, J. Forest dynamics: a broad view of the evolution of the topic, including some recent regional contributions. **Forest Systems**, v. 14, n. 3, p. 525-537, 2005.

THOMAS S. C.; BALTZER J. L.; Tropical forests. In: **Encyclopedia of Life Sciences**. London: Macmillan Reference Ltd; 2002. p.1-8.

THOMAZZI, R. D.; SILVA, A. G. Florística, diversidade e estrutura horizontal e vertical de uma área de vegetação arbustiva aberta numa planície arenosa costeira do Espírito Santo, sudeste do Brasil. **Natureza on line**, v. 12. p. 10-18, 2014.

THREE PATHS. **La Selva Biological Station: General Information**. Disponível em: <[http://www.threepaths.co.cr/laselva\\_general\\_info.shtml](http://www.threepaths.co.cr/laselva_general_info.shtml)> Acesso em 05/05/2017. 2017

TURNER, M. G. et al. Disturbance dynamics and ecological response: the contribution of long-term ecological research. **BioScience**, v. 53, n. 1, p. 46-56, 2003.

URBANETZ, C. et al. Composição e distribuição de espécies arbóreas em gradiente altitudinal, Morraria do Urucum, BRASIL. **Oecologia Australis**, v.16, n.4, p.859-877, 2012.

VAN DER WERF, G. R. et al. CO2 emissions from forest loss. **Nature geoscience**. v. 2, n. 11, p. 737-738, 2009.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**. v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.

VELOSO, H. P. et al. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1991. 124p.

VIANA, V. M.; PINHEIRO, L. A. F. V. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. **SÉRIE TÉCNICA IPEF**, v.12, n.32, p. 25-42, 1992.

VILLEGER, S., MIRANDA, J.R., HERNANDEZ, D.F., MOUILLOT, D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. **Ecological applications**, 20, 1512–1522, 2010.

VILLEGER, S.; BROSSE, S. Measuring changes in taxonomic dissimilarity following species introductions and extirpations. **Ecological Indicators**, v. 18, p. 552-558, 2012.

WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 366, n. 1576, p. 2403-2413, 2011.

WERNECK, M.; FRANCESCHINELLI, E. V. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 174, n.2, p. 339-348, 2004.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological monographs**, v. 30, n. 3, p. 279-338, 1960.

WINTLE, B. A. et al. Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 3, p. 909-914, 2019.

ZUIDEMA, P.A.; SAYER, J. A.; DIJKMAN, W. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. **Environmental Conservation**. v. 23, p. 290-297, 1996.

## APÊNDICE

APENDICE A - Taxas de dinâmica das comunidades arbóreas presentes nas classes Argissolo e Nitossolo encontradas no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Letras maiúsculas representam a diferença estatística significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os ambientes em cada intervalo de monitoramento e as minúsculas em cada classe de solos.

Comunidade total										
	NI	AB	M	R	CH <sub>n</sub>	Tur <sub>n</sub>	P <sub>ab</sub>	G <sub>ab</sub>	Ch <sub>ab</sub>	Tur <sub>ab</sub>
2000	1305	33.53	-	-	-	-	-	-	-	-
2005	1266	33.32	2.87	2.27	0.62	2.57	2.55	1.85	0.72	2.2
2011	1182	32.3	3.68	2.57	1.14	3.13	2.66	2.16	0.51	2.41
2017	1127	31.15	2.37	2.56	0.82	1.96	2.16	1.57	0.6	1.87

Legenda: NI = número de indivíduos, AB = área basal, M = taxa de mortalidade, R = taxa de recrutamento, CH<sub>n</sub> = Taxa de mudança líquida em número de indivíduos, Turn = *turnover* em número de indivíduos, P<sub>ab</sub> = taxa de perda em área basal, G<sub>ab</sub> = taxa de ganho em área basal, CH<sub>ab</sub> = Taxa de mudança líquida em área basal e Tur<sub>ab</sub> = Turnover em área basal.

Fonte: Do autor (2019).

APENDICE B - Taxas de dinâmica da comunidade arbórea presente nos ambientes de borda seca, borda úmida e interior no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Letras maiúsculas representam a diferença estatística significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os ambientes em cada intervalo de monitoramento e as minúsculas em cada ambiente.

Taxas de dinâmica											
Ambiente	Anos	NI	AB	M	R	CH <sub>n</sub>	Tur <sub>n</sub>	P <sub>ab</sub>	G <sub>ab</sub>	Ch <sub>ab</sub>	Tur <sub>ab</sub>
Borda seca	2000	425	8.645	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005	408	8.193	4.038	3.237	-0.826	3.637	3.637	2.545	-1.121	3.091
	2011	341	6.562	6.424	2.963	-3.526	4.696	6.827	2.602	-0.391	2.788
	2017	332	6.359	3.205	2.486	-0.691	2.847	4.111	3.545	-0.553	3.828
Borda úmida	2000	328	11.890	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005	328	11.890	2.247	2.031	-0.189	2.139	1.643	1.507	-0.134	1.575
	2011	329	12.078	2.660	2.856	0.214	2.760	1.171	1.885	0.728	1.528
	2017	310	11.715	1.983	0.894	-1.093	1.439	-	-	-	-
Interior	2000	552	14.173	-	-	-	-	1.884	1.061	-0.830	1.473
	2005	529	13.210	2.527	1.670	-0.859	2.096	3.119	1.715	-1.421	2.417
	2011	511	13.476	2.572	2.024	-0.554	2.300	1.885	1.995	0.115	1.940
	2017	482	13.215	2.228	1.282	-0.958	1.754	1.895	1.414	-0.487	1.654

Legenda: NI = número de indivíduos, AB = área basal, M = taxa de mortalidade, R = taxa de recrutamento, CH<sub>n</sub> = Taxa de mudança líquida em número de indivíduos, Tur<sub>n</sub> = *turnover* em número de indivíduos, P<sub>ab</sub> = taxa de perda em área basal, G<sub>ab</sub> = taxa de ganho em área basal, CH<sub>ab</sub> = Taxa de mudança líquida em área basal e Tur<sub>ab</sub> = Turnover em área basal.

Fonte: Do autor (2019).

APÊNDICE C - Taxas de dinâmica das comunidades arbóreas presentes nas classes Argissolo e Nitossolo encontradas no fragmento de Floresta Estacional Semidecidual na Mata da Lagoa, Fazenda Beira Lago, município de Lavras, MG, Brasil. Letras maiúsculas representam a diferença estatística significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre os ambientes em cada intervalo de monitoramento e as minúsculas em cada classe de solos.

Taxas de dinâmica											
Tipo de Solo	Ano	NI	AB	M	R	CH <sub>N</sub>	Turn <sub>N</sub>	P <sub>AB</sub>	G <sub>AB</sub>	Ch <sub>AB</sub>	Turn <sub>AB</sub>
Argissolo	2000	642	18.409	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005	611	17.559	3.120	1.946	-1.194	2.531	3.308	1.741	-1.587	2.524
	2011	547	16.751	4.302	2.048	-2.292	3.177	3.737	2.230	-1.555	2.984
	2017	523	15.682	2.521	1.616	-0.895	2.067	3.178	1.955	-1.235	2.567
Nitossolo	2000	663	16.126	-	-	-	-	-	-	-	-
	2005	654	15.758	2.850	2.626	-0.212	2.737	2.599	2.147	-0.465	2.373
	2011	634	15.554	3.566	3.016	-0.555	3.293	3.118	2.670	-0.475	2.894
	2017	601	15.473	2.492	1.592	-0.902	2.043333	2.16888	2.16476	0.007747	2.167

Legenda: NI = número de indivíduos, AB = área basal, M = taxa de mortalidade, R = taxa de recrutamento, CH<sub>n</sub> = Taxa de mudança líquida em número de indivíduos, Turn = *turnover* em número de indivíduos, P<sub>ab</sub> = taxa de perda em área basal, G<sub>ab</sub> = taxa de ganho em área basal, CH<sub>ab</sub> = Taxa de mudança líquida em área basal e Tur<sub>ab</sub> = Turnover em área basal.

Fonte: Do autor (2019).