



UNIVERSIDADE FEDERAL DE LAVRAS

**HETEROGENEIDADE ESPACIAL E
TEMPORAL EM UM FRAGMENTO DE
FLORESTA ESTACIONAL EM LAVRAS, MG**

EVANDRO LUIZ MENDONÇA MACHADO

2005

EVANDRO LUIZ MENDONÇA MACHADO

**HETEROGENEIDADE ESPACIAL E TEMPORAL EM UM
FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL EM LAVRAS, MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração Manejo Ambiental, para a obtenção do título de “Mestre”.

Orientador

Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho

**LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL**

2005

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Machado, Evandro Luiz Mendonça

Heterogeneidade espacial e temporal em um fragmento de floresta estacional
em Lavras, MG / Evandro Luiz Mendonça Machado. -- Lavras : UFLA, 2005.

101 p. : il.

Orientador: Ary Teixeira de Oliveira Filho

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Correlações espécie-ambiente. 2. Dinâmica florestal. 3. Efeito borda. 4.
Fragmentação florestal. 5. Floresta tropical semidecídua. 6. Solo. Topografia. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-634.9

EVANDRO LUIZ MENDONÇA MACHADO

**HETEROGENEIDADE ESPACIAL E TEMPORAL EM UM
FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL EM LAVRAS, MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal, área de concentração Manejo Ambiental, para a obtenção do título de “Mestre”.

APROVADA em 9 de dezembro de 2005

Profa. Dra. Jeanine Maria Felfili Fagg - UnB

Prof. Dr. José Aldo Alves Pereira - UFLA

Prof. Dr. Eduardo van den Berg - UFLA


Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira Filho - UFLA

(Orientador)

**LAVRAS
MINAS GERAIS – BRASIL**

Aos meus eternos exemplos de perseverança, dedicação, vida e fé, minha mãe, Maria Aparecida Mendonça Machado; meu pai, José Luiz Machado e minha irmã, Priscila Maria Mendonça Machado.

OFEREÇO

*“Em tudo o que a natureza opera,
ela nada o faz bruscamente.”*

Lamarck

A todos aqueles que não se acomodam
e buscam a realização.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pelas oportunidades oferecidas, pelos amigos, mas sobretudo, pela certeza de que, com trabalho e seriedade, nenhum obstáculo é intransponível.

Aos meus pais, pelo incentivo, amor e confiança; apesar do filho tão ausente, sempre encorajaram e incentivaram a realização de meus sonhos.

Existem pessoas que em pouco tempo são capazes de nos fazer ver que a vida pode ser diferente... Anne Priscila, minha namorada, agradeço-lhe pelo auxílio em todas as etapas deste trabalho, pela compreensão, pelo companheirismo, pela paciência e, principalmente, pelo amor incondicional.

À Universidade Federal de Lavras e ao Departamento de Ciências Florestais, pela oportunidade de realizar o curso de mestrado, bem como à CAPES, pela concessão da bolsa.

Ao professor Ary Teixeira de Oliveira Filho, agradeço pela orientação, mas, sobretudo, pela amizade e confiança depositada ao longo destes anos, tão fundamentais para a minha formação pessoal e profissional. Agradeço e peço desculpas a Márcia, esposa do professor Ary, pelos inúmeros incômodos.

Ao professor Eduardo van den Berg, pela co-orientação e por sempre estar disposto a ensinar; à professora Jeanine Maria Felfili Fagg e ao professor José Aldo Alves Pereira, membros da banca examinadora, pelas críticas construtivas e sugestões essenciais para o enriquecimento do trabalho.

Aos professores Marco Aurélio Leites Fontes, Douglas Antônio de Carvalho, Natalino Calegário, José Marcio de Melo, Rosângela Alves Tristão Borém, Sérgio Gulaberto Martins, Marx Leandro Naves Silva e João José Marques, pela ajuda no sentido de fazer sugestões e críticas vitais para a realização deste trabalho.

Aos amigos, de hoje e sempre, do Laboratório de Dendrologia e Ecologia de Florestas Tropicais, Warley, Josival, Fernando, Luciana, Yule, Rejane, Paulo, Cinthia, Lívia, Gislene, Israel, Pedro, Carol, Rubens, João, Vivete, Rodrigo, Leonardo, Ricardo e outros tantos que por aqui passaram e cujo convívio diário, fortaleceu minha disposição em realizar este trabalho.

Aos demais professores e funcionários do Departamento de Ciências Florestais, pelos agradáveis momentos, em especial às "*meninas do DCF*", Chica, Sheila, Terezinha, Gláucia e Rose.

Desculpe-me pelos que esqueci; é difícil não cometer omissões ou mesmo agradecer nominalmente a todos os que contribuíram, das formas mais diversas, para a realização deste trabalho.

Dinâmica das populações arbóreas	58
Dinâmica por classes diamétrica	59
Análises estatísticas das variáveis fisionômicas e ambientais	60
Resultados	62
Alterações na riqueza e diversidade de espécies	62
Dinâmica comunitária	63
Matriz de correlações	66
Dinâmica das populações	67
Discussão	68
Referências bibliográficas	76
Figuras	91
Tabelas	95

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	i
ABSTRACT	iii
APRESENTAÇÃO	v
ARTIGO 1:	
Efeito da heterogeneidade espacial na distribuição de espécies arbóreas de um fragmento de floresta estacional em Lavras, MG	01
Resumo	02
Abstract	03
Introdução	04
Material e Métodos	06
Área de estudo	06
Levantamento do compartimento arbóreo	06
Obtenção das variáveis ambientais	07
Estrutura fisionômica e diversidade de espécies	09
Análises estatísticas das variáveis fisionômicas e ambientais	10
Correlações entre espécies e variáveis ambientais	11
Resultados	12
Ambiente Físico	12
Diversidade de espécies e estrutura fisionômica do compartimento arbóreo	13
Correlações entre espécies e variáveis ambientais	15
Discussão	17
Agradecimentos	24
Referências bibliográficas	24
Figuras	33
Tabelas	39
ARTIGO 2:	
Variação espacial e temporal da comunidade e populações abóreas de um fragmento de floresta estacional em Lavras, MG	45
Abstract	46
Resumo	46
Introdução	48
Material e Métodos	50
Área de estudo	50
Inventários do compartimento arbóreo	52
Inventário das variáveis ambientais	52
Diversidade e riqueza de espécies	56
Dinâmica da comunidade	57

Dinâmica das populações arbóreas	58
Dinâmica por classes diamétrica	59
Análises estatísticas das variáveis fisionômicas e ambientais	60
Resultados	62
Alterações na riqueza e diversidade de espécies	62
Dinâmica comunitária	63
Matriz de correlações	66
Dinâmica das populações	67
Discussão	68
Referências bibliográficas	76
Figuras	91
Tabelas	95

RESUMO

MACHADO, Evandro Luiz Mendonça. **Heterogeneidade espacial e temporal em um fragmento de floresta estacional em Lavras, MG.** Lavras: UFLA, 2005. 101 p. (Dissertação - Mestrado em Engenharia Florestal).¹

Este trabalho teve como objetivo investigar a possibilidade de detecção de padrões de variação espacial e temporal da comunidade arbórea de um pequeno (4,0 ha) fragmento de floresta estacional semidecídua que pudessem ser relacionados a variáveis ambientais, com ênfase nas variações do substrato e no efeito das bordas. O fragmento situa-se no município de Lavras, MG e é conhecido como Mata da Lagoa. Foram conduzidos dois inventários, em 2000 e 2005, em 29 parcelas permanentes com 20 × 20 m de dimensões distribuídas sistematicamente por todo o fragmento. Todos os indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) \geq 5 cm presentes nas parcelas foram identificados e medidos (DAP e altura). Foi feito um levantamento topográfico da área e deste foram extraídas variáveis topográficas por parcela. Um 'fator borda' foi calculado por parcela a partir da morfometria do fragmento. Medidas de resistência à penetração foram tomadas para avaliar-se a compactação do solo nas parcelas. Foram ainda coletadas amostras do solo superficial (0 a 20 cm) em cada parcela para análises químicas e texturais. Foram encontrados dois subgrupos de solos com distribuição não catenária, os quais foram combinados com três classes de drenagem para definir quatro habitats de solo: Argissolo Superior, Argissolo Inferior, Nitossolo Superior e Nitossolo Inferior. Os Nitossolos foram mais ricos em bases trocáveis e tiveram um pH mais elevado que os Argissolos. A composição e a estrutura da comunidade arbórea diferiram entre os habitats de solo. Uma análise de correspondência canônica indicou correlações significativas entre distribuição espacial da abundância das espécies e quatro variáveis ambientais: classe de drenagem, cota média, saturação por bases e saturação por alumínio dos solos, que explicaram 17% da variância total. Não foram detectadas correlações com as bordas do fragmento nem com a compactação do solo. Portanto, a distribuição das espécies arbóreas no fragmento parece ser primariamente influenciada pelo status nutricional e regime de água dos solos. Foram obtidas taxas de mortalidade e recrutamento de árvores e taxas de ganho e perda de área basal para a amostra total, quatro habitats de solo previamente definidos, classes de diâmetro e populações. A comunidade arbórea mostrou-se instável no período, uma vez que as taxas de mortalidade superaram as de recrutamento e as taxas de perda superaram as de

¹ Comitê Orientador: Ary Teixeira de Oliveira Filho – UFLA (Orientador), Eduardo van den Berg – UFLA (Co-orientador).

ganho em área basal tanto na amostra total como nos habitats de solo. Tais mudanças gerais se relacionam, possivelmente, a uma fase de degradação do ciclo silvigenético provavelmente desencadeada por um severo episódio de distúrbio no passado. A dinâmica da comunidade não foi homogênea em todo o fragmento, diferiu significativamente entre os habitats de solo, mas não mostrou nenhuma auto-correlação espacial. As variáveis ambientais que se correlacionaram mais fortemente com a variação das taxas de dinâmica foram aquelas vinculadas à disponibilidade de água, luz e nutrientes minerais. Em contraste com a tendência global, as espécies de subdossel expandiram em densidade no período, provavelmente em resposta ao mesmo evento de distúrbio.

Palavras-chave: Correlações espécie-ambiente, Dinâmica florestal, Efeito borda, Fragmentação florestal, Floresta tropical semidecídua, Solos, Topografia.

ABSTRACT

MACHADO, Evandro Luiz Mendonça. **Spatial e temporal heterogeneity in a fragment of tropical seasonal forest in SE Brazil**. Lavras: UFLA, 2005. 101 p. (MSc Dissertation in Forest Engineering).¹

The purpose of the present contribution was investigate the possibility of detecting patterns of spatial temporal variation of the tree community of a small (4,0 ha) fragment of tropical semideciduous forest that could be related to environmental variables, particularly those related to the substrate and edge effects. The forest fragment, known as Mata da Lagoa, is situated in the municipality of Lavras, SE Brazil. Two surveys were carried out, in 2000 and 2005, in 29 permanent sample plots with 20 × 20 m of dimensions which were systematically distributed over the fragment area. All individual trees with diameter at breast height (dbh) ≥ 5 cm registered in the plots were identified to the species level and measured (dbh and height). A topographic survey was carried out and produced topographic variables for each plot. An 'edge factor' was calculated per plot from the fragment morphometry. Measures of resistance to penetration were made to assess soil compaction at each plot. Samples of the top 20 cm of soil were collected from each plot for chemical and textural analyses. Two soil categories with a distribution unrelated to topography were found in the fragment and combined with drainage classes to define four soil habitats: Upper Argisols, Lower Argisols, Upper Nitosols and Lower Nitosols. The soil pH and the levels of exchangeable bases were both higher in the Nitosols than in the Argisols. The composition and structure of the tree community differed among the soil habitats. A canonical correspondence analysis indicated that the spatial distribution of the species' abundances was significantly correlated with four environmental variables: drainage classes, mean elevation, saturation of bases and saturation of aluminum, which explained 17% of total variance. No correlations were detected with both forest edges and soil compaction. Therefore, the distribution of tree species in the fragment is apparently influenced primarily by soil nutritional status and ground water regime. Rates of mortality and recruitment of trees and gain and loss of basal area were obtained for the whole sample, four pre-defined soil habitats, diameter classes and tree populations. The tree community was in an unstable phase in the period, once mortality rates surpassed recruitment rates and loss rates of basal area surpassed gain rates. These overall changes were possibly related to a degradation phase of the sylvigenetic cycle, probably triggered by a severe past

¹ Supervising Committee: Ary Teixeira de Oliveira Filho – UFLA (Supervisor), Eduardo van den Berg – UFLA (Co-supervisor).

disturbance event. The tree community dynamics was not homogenous throughout the fragment, differed significantly among habitats defined by different soils and drainage regimes, but showed no spatial autocorrelation. The environmental variables that most strongly correlated with the variations of the dynamics rates were those related with the availability of light, water and mineral nutrients. In contrast with the overall trends, understory species expanded in density in the period, probably also in response to the same disturbance event.

Key-words: Edge effect, Forest dynamics, Forest fragmentation, Tropical semideciduous forest, Soils, Species-environment correlations, Topography.

APRESENTAÇÃO

Nos últimos 20 anos, a Região do Alto Rio Grande, sul de Minas Gerais, tem sido foco de muitas iniciativas de pesquisa que buscam expandir o conhecimento sobre a flora dos remanescentes florestais da região e suas interações com variáveis do ambiente físico, tanto no espaço como no tempo. Tais iniciativas visam, em última instância, subsidiar programas e políticas para conservação e recuperação dos atuais fragmentos florestais. Os estudos pioneiros ocorreram no fim da década de 1980, quando pesquisadores da Universidade Federal de Lavras (UFLA) realizaram os primeiros levantamentos descritivos de três fragmentos florestais da região (Reserva da UFLA, Poço Bonito e Tiradentes), com apoio do CNPq e IBAMA. Na década seguinte, um convênio da UFLA com a Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG) possibilitou a intensificação dos trabalhos apoiando estudos semelhantes em mais três fragmentos da região (Bom Sucesso, Itutinga e Madre de Deus de Minas), além de outros cinco em outras regiões do estado. Além disso, bolsas de iniciação científica e mestrado da CAPES e CNPq apoiaram levantamentos de mais três fragmentos na região (Camargos, Capivari e Ibitipoca).

A partir de 1998, um novo impulso foi dado aos levantamentos na região pelo subprojeto *Estratégias para conservação e manejo da biodiversidade em fragmentos de florestas semidecíduas*, executado pela EMBRAPA Recursos Genéticos, Universidade Federal de Lavras (UFLA) e Universidade de Brasília (UnB), sendo integrante do *Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira* (PROBIO), supervisionado pelo Ministério do Meio Ambiente (MMA), gerido pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e apresentado pelo governo brasileiro ao GEF/BIRD. O subprojeto do PROBIO foi responsável pela realização de mais nove levantamentos (Mata da Lagoa, Subestação, Piedade do Rio Grande,

Carrancas, Ingaí, Luminárias, Ibituruna, Bocaina de Minas e Coqueiral). Com o encerramento do subprojeto PROBIO, em 2002, os estudos passaram a uma nova fase, com apoio da FAPEMIG, compreendendo a condução de inventários contínuos em uma rede de parcelas permanentes que totaliza 25 ha em 19 fragmentos, com o propósito de avaliar a dinâmica das comunidades arbóreas.

O presente estudo, intitulado “*Heterogeneidade espacial e temporal em um fragmento de floresta estacional em Lavras, MG*”, executado na Mata da Lagoa, em Lavras, integrou tanto o subprojeto PROBIO como os projetos de dinâmica apoiados pela FAPEMIG. O primeiro inventário, em 2000, integrou meu projeto de iniciação científica dentro do PROBIO e o segundo, em 2005, meu projeto de dissertação de mestrado no Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal da UFLA. Esta dissertação é, portanto, o resultado de cinco anos de estudos em um pequeno remanescente florestal.

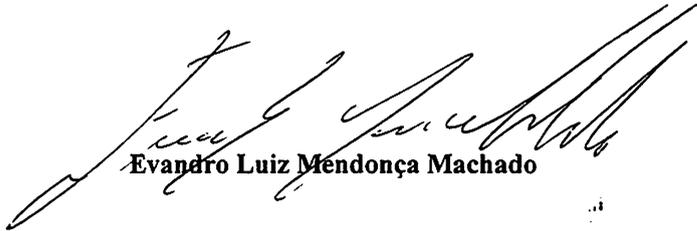
A presente dissertação foi estruturada em dois artigos, de acordo com a nova opção de formatação de dissertações e teses do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal. O primeiro artigo foi preparado para submissão à revista *Acta Botanica Brasilica* e o segundo para a *Revista Brasileira de Botânica*. No primeiro, a hipótese básica é de que, a despeito do tamanho reduzido desse fragmento florestal, as variações espaciais da estrutura fisionômica e da diversidade e composição de espécies de sua comunidade arbórea são correlacionadas com a heterogeneidade do substrato, a influência da borda do fragmento e o histórico de distúrbios. Já no segundo, a hipótese é de que é possível detectar padrões de dinâmica relacionados aos mesmos aspectos da heterogeneidade ambiental do pequeno fragmento florestal. As duas hipóteses foram parcialmente confirmadas, demonstrando que existe heterogeneidade estrutural e de processos mesmo em pequenos fragmentos florestais.

Esta informação é relevante devido à realidade atual de muitas das regiões do Brasil, onde pequenas unidades de habitat representam talvez a única

forma de conservação disponível de amostras algo semelhante ao que foram as comunidades primitivas. Assim, os resultados deste estudo reforçam a convicção de que os pequenos fragmentos florestais dispersos pela paisagem refletem de maneira pálida e imperfeita uma notável heterogeneidade ambiental, tanto no espaço como no tempo.

Esperamos, com os presentes estudos, estar colaborando para o enriquecimento do nosso conhecimento sobre fatores produtores e mantenedores da valiosa diversidade florestal brasileira, em particular na região do Alto Rio Grande, no sul de Minas Gerais.

Lavras, 09 de dezembro de 2005.



Evandro Luiz Mendonça Machado

ARTIGO 1

EFEITO DA HETEROGENEIDADE ESPACIAL NA DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE UM FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL EM LAVRAS, MG

(Preparado de acordo com as normas da revista *Acta Botanica Brasilica*)

Evandro Luiz Mendonça Machado¹
Ary Teixeira de Oliveira-Filho¹
Eduardo van den Berg²
Warley Augusto Caldas Carvalho³
Josival Santos Souza⁴
João José Granate de Sá e Melo Marques⁵
Natalino Calegário¹

TÍTULO RESUMIDO: Padrões espaciais em um fragmento florestal

Autor para correspondência: Evandro L. M. Machado. e-mail: machadoelm@gmail.com

¹ Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG.

² Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG.

³ Departamento de Botânica, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970, Belo Horizonte, MG.

⁴ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, 44031-460, Feira de Santana, BA.

⁵ Departamento de Ciência do Solo, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG.

RESUMO – (Efeito da heterogeneidade espacial na distribuição de espécies arbóreas de um fragmento de floresta estacional em Lavras, MG). Este trabalho teve como objetivo investigar a possibilidade de detecção de padrões de distribuição espacial da comunidade arbórea de um pequeno (4,0 ha) fragmento de floresta estacional semidecídua que pudessem ser relacionados a variáveis ambientais, com ênfase nas variações do substrato e no efeito das bordas. O fragmento situa-se no município de Lavras, MG e é conhecido como Mata da Lagoa. A amostragem foi realizada por meio de 29 parcelas de 20 × 20 m de dimensões distribuídas sistematicamente por todo o fragmento. Todos os indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) \geq 5 cm presentes nas parcelas foram identificados e medidos (DAP e altura). Foi feito um levantamento topográfico da área e deste foram extraídas variáveis topográficas por parcela. Um ‘fator borda’ foi calculado por parcela, a partir da morfometria do fragmento. Medidas de resistência à penetração foram feitas para avaliar a compactação do solo nas parcelas. Foram ainda coletadas amostras do solo superficial (0 a 20 cm) em cada parcela para análises químicas e texturais. Foram encontrados dois subgrupos de solos com distribuição não catenária, os quais foram combinados com três classes de drenagem para definir quatro habitats de solo: Argissolo Superior, Argissolo Inferior, Nitossolo Superior e Nitossolo Inferior. Os Nitossolos foram mais ricos em bases trocáveis e tiveram um pH mais elevado que os Argissolos. A composição e a estrutura da comunidade arbórea diferiram entre os habitats de solo. Uma análise de correspondência canônica indicou correlações significativas entre distribuição espacial da abundância das espécies e quatro variáveis ambientais: classe de drenagem, cota média, saturação por bases e saturação por alumínio dos solos, que explicaram 17% da variância total. Não foram detectadas correlações com as bordas do fragmento nem com a compactação do solo. Portanto, a distribuição das espécies arbóreas no fragmento parece ser primariamente influenciada pelo status nutricional e o regime de água dos solos.

Palavras-chave: Efeito borda, Fragmentação florestal, Floresta tropical semidecídua, Solos, Topografia.

ABSTRACT – (Effect of spatial heterogeneity on tree species distribution in fragment of tropical seasonal forest, SE Brazil). The purpose of the present contribution was investigate the possibility of detecting patterns of spatial distribution of the tree community of a small (4,0 ha) fragment of tropical semideciduous forest that could be related to environmental variables, particularly those related to the substrate and edge effects. The forest fragment, known as Mata da Lagoa, is situated in the municipality of Lavras, SE Brazil. The survey was carried in 29 sample plots with 20 × 20 m that were systematically distributed over the fragment area. All individual trees with diameter at breast height (dbh) ≥ 5 cm registered in the plots were identified to the species level and measured (dbh and height). A topographic survey was carried out and produced topographic variables for each plot. An ‘edge factor’ was calculated per plot from the fragment morphometry. Measures of resistance to penetration were made to assess soil compaction at each plot. Samples of the top 20 cm of soil were collected from each plot for chemical and textural analyses. Two soil categories with a distribution unrelated to topography were found in the fragment and combined with drainage classes to define four soil habitats: Upper Argisols, Lower Argisols, Upper Nitosols and Lower Nitosols. The soil pH and the levels of exchangeable bases were both higher in the Nitosols than in the Argisols. The composition and structure of the tree community differed among the soil habitats. A canonical correspondence analysis indicated that the spatial distribution of the species’ abundances was significantly correlated with four environmental variables: drainage classes, mean elevation, saturation of bases and saturation of aluminum, which explained 17% of total variance. No correlations were detected with both forest edges and soil compaction. Therefore, the distribution of tree species in the fragment is apparently influenced primarily by soil nutritional status and ground water regime.

Key-words: Edge effect, Forest fragmentation, Tropical semideciduous forest, Soils, Topography.

Introdução

Minas Gerais destaca-se como um dos estados com maior variedade de formações vegetais do país, o que é explicado por sua extensão e diversas condições geológicas, topográficas e climáticas. Duas fisionomias dominam suas paisagens: as savanas, concentradas no centro-oeste e norte do estado e as florestas estacionais semidecíduais, no centro-sul e leste (Veloso *et al.* 1991). No entanto, a cobertura florestal foi reduzida a remanescentes esparsos que correspondem, hoje, a apenas cerca de 2% do território mineiro (CETEC 1983). A realidade da região do Alto Rio Grande, no sul do estado, não é diferente, pois o processo de alteração de suas paisagens pelo homem remonta ao início do século XVII, resultando, hoje, na cobertura vegetal original reduzida a fragmentos, em sua maioria bastante perturbada pelo fogo, pecuária extensiva ou retirada seletiva de madeira (Oliveira-Filho & Machado 1993). As florestas semidecíduais, em particular, foram drasticamente reduzidas na região, uma vez que sua ocorrência coincide com solos mais férteis e úmidos e, portanto, mais visados pela agropecuária (Oliveira-Filho *et al.* 1994).

Em florestas tropicais, a qualidade nutricional do solo, a topografia, a umidade e a intensidade de luz são alguns dos fatores que mais influenciam os padrões de distribuição espacial das populações de plantas, tanto em uma escala regional como local (Garwood 1983; Augspurger 1984; Ashton & Hall 1992; Burslem 1996; Clark *et al.* 1998). A diversidade de interações entre fatores ambientais e as respectivas respostas das espécies resultam em uma heterogeneidade ambiental que determina a formação de um mosaico de habitats cujas peças podem se repetir no espaço e no tempo. Um fragmento florestal qualquer, por pequeno que seja, pode conter várias peças do mosaico de habitats relacionadas a diferenças de substrato, à fase sucessional e, ou ao efeito borda, como tem demonstrado uma série de estudos em fragmentos florestais no Brasil

extra-amazônico (e.g. Schiavini 1997; Silva-Júnior 1998; Botrel *et al.* 2002; Marimon *et al.* 2002; Espírito-Santo *et al.* 2002; Nunes *et al.* 2003; Souza *et al.* 2003; Oliveira-Filho *et al.* 2004; Carvalho *et al.* 2005; Rocha *et al.* 2005; Pinto *et al.* 2006).

Por serem, de fato, retalhos de uma floresta primordial que foi contínua em um passado mais ou menos distante, os fragmentos florestais podem conter uma amostra pouco representativa da complexidade de habitats original. Assim, é urgente a necessidade de avaliação da diversidade biológica contida nos atuais fragmentos, não só por meio de sua quantificação, mas também da compreensão da organização espacial da comunidade vegetal em face das variações do ambiente e da direção das mudanças dos processos ecológicos. Isto permitirá avaliar, no longo prazo, os potenciais de perdas e conservação desta incalculável e ameaçada riqueza contida nos atuais remanescentes florestais.

O presente trabalho foi desenvolvido com o compartimento arbóreo de um fragmento de floresta semidecídua no município de Lavras, sul de Minas Gerais, cuja área é relativamente pequena, cerca de 4,0 ha, mas o substrato é particularmente heterogêneo, incluindo aí duas tipologias de solo cuja distribuição não forma uma catena, isto é, não segue o sentido da encosta. O substrato é compreendido aqui como o conjunto de variáveis topográficas e de solos que determinam o status nutricional mineral e o regime de água dos solos. A hipótese básica do presente estudo é de que, a despeito do tamanho reduzido desse fragmento florestal, as variações espaciais da estrutura fisionômica e da diversidade e composição de espécies de sua comunidade arbórea são correlacionadas com a heterogeneidade do substrato, a influência da borda do fragmento e o histórico de distúrbios.

Material e métodos

Área de estudo – O presente estudo foi conduzido em um fragmento florestal conhecido como Mata da Lagoa e localizado na Fazenda Beira Lago, no município de Lavras, Minas Gerais (21°13'11"S e 44°58'15"W), a uma altitude média de 884 m. A área atual é de aproximadamente 4,0 ha, mas era de cerca 5,4 ha em 1986, tendo um corte raso nas áreas de borda acarretado em uma redução de 25,7% da área (Fig. 1).

A Mata da Lagoa é um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual Montana, segundo o sistema de classificação da vegetação brasileira do IBGE (Velooso *et al.* 1991) e também se insere no domínio da Mata Atlântica *sensu lato* (Oliveira-Filho & Fontes 2000). O fragmento está isolado de outros mais próximos por distâncias nunca inferiores a 1 km e está circundado por uma matriz de baixa biomassa, confrontando-se com pastagens e o canal de drenagem de uma represa. São evidentes os sinais de impactos localizados causados pela exploração seletiva de madeira e pela constante penetração do gado na floresta em busca de sombra e abrigo, formando trilhas e prejudicando a vegetação do sub-bosque em vários trechos.

O clima da região é do tipo Cwb de Köppen (mesotérmico com verões brandos e suaves e estiagens de inverno). A precipitação e a temperatura médias anuais são de 1.493,2 mm e 19,3°C, respectivamente, com 66% da precipitação ocorrendo no período de novembro a fevereiro (Vilela & Ramalho 1979). Os solos foram classificados, segundo o novo Sistema Brasileiro de Classificação de Solo (EMBRAPA 2000) em duas classes: ARGISSOLOS VERMELHO-AMARELOS Distróficos (PVAd) e NITOSSOLOS VERMELHOS Eutroféricos (NVef) (Machado *et al.* 2004), os quais serão denominados, a partir daqui, Argissolos e Nitossolos.

Levantamento do compartimento arbóreo – Foram alocadas 29 parcelas de 20 × 20 m, totalizando uma área amostral de 1,16 ha e perfazendo 29,07% da

área total. As parcelas foram distribuídas sistematicamente em oito transeções dispostas de forma a transpor perpendicularmente o fragmento em seu sentido de maior declividade, indo de uma borda à outra. As distâncias foram de 30 m entre transeções e 10 m entre parcelas. No ano de 2000, todos os indivíduos arbóreos vivos encontrados nas parcelas com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm foram etiquetados com plaquetas de alumínio numeradas. Para cada indivíduo amostrado, foi mensurada a circunferência à altura do peito (CAP) com fita métrica e estimada a altura por comparação com o podão de 13 m. A identificação das espécies foi realizada conforme descrito em Machado *et al.* (2004). Um segundo inventário da comunidade arbórea foi realizado em 2005 utilizando-se os mesmos critérios do anterior. Desse modo, os novos indivíduos que atingiram o critério de inclusão (recrutas) foram marcados e medidos, os mortos foram registrados e os sobreviventes mensurados novamente. O presente trabalho utilizou os dados deste segundo inventário.

Obtenção das variáveis ambientais – Foi realizado um levantamento topográfico da Mata da Lagoa, no qual a inclinação do terreno foi medida com auxílio de um hipsômetro de Suunto. Curvas de nível eqüidistantes em 1 m foram traçadas com base nas cotas de pontos referenciais, possibilitando a extração de coordenadas altimétricas do mapa, as quais foram utilizadas para produzir uma representação tridimensional da área (Fig. 1) com auxílio do programa Surfer Versão 5.0, da Golden Software. As coordenadas dos vértices das parcelas permitiram também obter quatro variáveis topográficas por parcela: (a) ‘cota média’, obtida a partir da média das quatro cotas dos vértices; (b) ‘desnível’, obtido pela diferença entre as cotas máxima e mínima; (c) ‘distância vertical’ até o curso d’água, obtida da diferença entre a cota média dos quatro vértices da parcela e a cota da represa e (d) ‘distância horizontal’ até o curso d’água, obtida pela mensuração da distância do centro da parcela até margem do mesmo. Estas foram obtidas como meio de avaliação indireta das condições

hidrológicas dos solos, conforme adotado por Oliveira-Filho *et al.* (1990; 1994b).

Para avaliar esta influência da borda sobre a distribuição das espécies foi produzido um valor de 'fator de borda' para cada parcela, seguindo-se o método proposto por Oliveira-Filho *et al.* (1997). O 'fator de borda' de uma parcela é um comprimento linear medido ao longo do contorno da borda. A extensão deste comprimento é medida entre pontos de intercessão da borda com o perímetro de um círculo com raio de comprimento R e origem no centro da parcela. O valor de R representaria o alcance máximo do efeito borda sobre a comunidade arbórea do interior do fragmento; optou-se por $R = 100$ m, que tem sido adotado para fragmentos da região (Espírito-Santo *et al.* 2002; Botrel *et al.* 2002; Souza *et al.* 2003; Oliveira-Filho *et al.* 2004; Carvalho *et al.* 2005; Rocha *et al.* 2005).

Foram coletadas, aleatoriamente, em cada parcela cinco amostras simples do solo superficial (0–20 cm), as quais foram misturadas e homogeneizadas para formar uma amostra composta, com cerca de 500 g de solo. As amostras foram enviadas para o Laboratório de Análise de Solos do Departamento de Ciências do Solo da UFLA para análises químicas e texturais, realizadas segundo o protocolo da EMBRAPA (1997). As variáveis de solo obtidas foram: pH; teores de P, K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} e Al^{+++} ; soma de bases (SB); saturação por bases (V) e por alumínio (m); e proporções de matéria orgânica, areia, silte e argila.//

Também foram atribuídas classes de drenagem para cada parcela, seguindo as categorias e critérios da EMBRAPA (2000). Combinando as características dos dois subgrupos de solo com a posição topográfica foram encontradas três das oito classes de drenagem da EMBRAPA: 'moderadamente drenado', 'bem drenado' e 'acentuadamente drenado'. As três classes foram convertidas em uma escala ordinal de pontuação. A combinação entre as três classes de drenagem e dois subgrupos de solos foi utilizada para pré-definir

quatro 'hábitats de solo' nos quais foram classificadas as 29 parcelas (Fig. 1): Argissolo Superior (bem drenado), $n = 5$; Argissolo Inferior (moderadamente drenado), $n = 9$; Nitossolo Superior (acentuadamente drenado), $n = 5$; e Nitossolo Inferior (bem drenado), $n = 10$ parcelas. Foi avaliada a consistência dos quatro hábitats com variações de diversos aspectos da comunidade arbórea.

Como foram observadas evidências de impacto do pisoteio do gado sobre o solo e a vegetação, foram obtidas medidas da compactação do solo com meio de avaliar este impacto. Para tanto, foram feitos testes de resistência à penetração vertical com auxílio de um penetrômetro de impacto modelo IAA/PLANALSUCAR-STOLF e seguindo-se a metodologia preconizada por Stolf *et al.* (1983). Os testes foram realizados no campo para a profundidade de 0 a 60 cm com dez repetições distribuídas de maneira sistemática em cada parcela. Com apoio do programa computacional PENETROM (Stolf 1991), foram realizados os cálculos para obtenção dos valores em kgf.cm^{-2} , os quais foram multiplicados pela constante 0,098 para transformação em unidades MPa. Os valores máximos de resistência de penetração foram extraídos para duas classes de profundidade: 0 a 20 cm e 20 a 40 cm.

↳ Estrutura fisionômica e diversidade de espécies – A descrição da estrutura fisionômica baseou-se nas seguintes características: densidade de árvores, área basal e distribuição de diâmetros. Nas distribuições, foram empregados intervalos de classe diamétrica com amplitudes crescentes para compensar o forte decréscimo da densidade nas classes de tamanhos maiores, típico da distribuição em exponencial negativo, conhecido como *J*-invertido (Botrel *et al.* 2002). Esses intervalos permitem uma melhor representação das classes maiores e de baixa densidade, o que é desejável em comparações gráficas (Oliveira-Filho *et al.* 2001).

Índices de diversidade são ferramentas que, de forma simplificada, combinam o número de espécies que ocorrem na amostra, ou riqueza, com a

distribuição de suas respectivas abundâncias, ou equabilidade (Gaston 1996). A diversidade e a riqueza das espécies arbóreas na amostra total e nos habitats foram avaliadas pelos seguintes parâmetros: riqueza de espécies, densidade de espécies por parcela e índices de diversidade de Shannon (H') e de equabilidade de Pielou (J') (Brower & Zar 1984). A riqueza de espécie foi comparada entre os habitats por meio de curvas do esforço coletor traçadas a partir das médias e intervalos de confiança a 95% do número cumulativo de espécies, os quais foram calculados para cada tamanho amostral a partir de todas as combinações possíveis de parcelas (McCune & Mefford 1999). Também foram calculados os estimadores 'jackknife' de primeira e segunda ordem, os quais projetam o número total de espécies a partir da heterogeneidade da amostra (Heltsche & Forrester 1983; Palmer 1991). Os valores de H' dos habitats foram comparados pelo de t de Hutcheson (Zar 1996). As comparações foram feitas aos pares porque este é o único teste disponível para comparações estatísticas entre valores de H' .

Análises estatísticas das variáveis fisionômicas e ambientais – Como os eventos amostrados não são espacialmente aleatorizados nas parcelas, ou seja, estas não foram distribuídas independentemente, foi aplicada uma análise geoestatística para incorporar uma eventual dependência residual entre parcelas. Variáveis espaciais correspondendo às coordenadas x e y do centro de cada parcela foram utilizadas para definir uma rede de pontos. Esta permitiu uma análise exploratória preliminar, realizada com o objetivo de observar o comportamento geral no espaço das variáveis ambientais e fisionômico-estruturais. A dependência espacial foi analisada por meio de ajuste de semivariograma utilizando-se modelos isotrópicos para testar as funções (Burrough & McKonnell 1998). Foram também gerados mapas de distribuição espacial de variáveis ambientais por meio da interpolação dos dados (krigagem

ordinária) e utilizando-se o programa R, por meio do pacote geoR (Ribeiro Júnior & Diglle 2001).

Como, em todos os casos, as análises variográficas indicaram que não houve estrutura espacial, ou seja, não existiu uma função estrutural com semivariância de comportamento modelável, as variáveis puderam ser analisadas por métodos clássicos de mínimos quadrados da estatística paramétrica (Zar 1996). Para a realização destas análises, a normalidade das variáveis foi verificada tanto graficamente como pelo teste de Bartlett. As variáveis que expressam proporções foram transformadas previamente pela função arco-seno \sqrt{x} . Nas comparações entre os dois grupos de solos, foram utilizados testes de *t* de Student e, nas comparações entre os quatro habitats definidos pela combinação entre grupos de solos e classes de drenagem, foram utilizadas análises de variância seguidas de testes de Tukey-Kramer. Para isso, foi adotado um delineamento em blocos inteiramente casualizados, com números de parcelas diferentes e os quatro habitats de solo como tratamentos.

— † Correlações entre espécies e variáveis ambientais – Foi realizada uma análise de correspondência canônica, CCA (ter Braak 1987, 1995), para investigar as correlações entre a distribuição das espécies na amostra e as variáveis ambientais, com uso do programa PC-ORD for Windows versão 4.14 (McCune & Mefford 1999). A CCA exige duas matrizes a serem ordenadas e correlacionadas: a matriz de espécies e a matriz de variáveis ambientais. A matriz de espécies foi composta por valores de abundância das espécies nas parcelas. A abundância de uma espécie pode ser expressa pelo número de indivíduos e pelas suas dimensões (densidade e dominância, respectivamente), as quais determinam sua ocupação do espaço comunitário (Martins 1991). No presente estudo, optou-se pela utilização do valor de cobertura por parcela como medida de abundância, pois este índice sintetiza os dois parâmetros (Felfili & Rezende 2003). Tais valores foram obtidos da soma de suas densidades e áreas

basais na parcela, ambas transformadas em valores relativos ao da amostra total (Oliveira-Filho *et al.* 1998). Esta matriz incluiu apenas as 39 espécies que foram amostradas em mais de cinco parcelas, pois espécies de baixa frequência influenciam muito pouco os padrões emergentes de análises multivariadas e aumentam, sem necessidade, o volume dos cálculos (Causton 1988). Como recomendado por ter Braak (1995), os valores de cobertura sofreram transformação pela expressão $\log_{10}(x + 1)$ antes de se processar a análise porque suas distribuições eram tipicamente distorcidas no sentido de poucos valores muito elevados.

A matriz de variáveis ambientais por parcela incluiu, inicialmente, as 19 variáveis de solo, as quatro variáveis topográficas e o 'fator borda'. Após uma análise preliminar, 19 destas variáveis foram eliminadas devido à alta redundância ou a correlações fracas, sendo processada uma CCA final com as quatro variáveis mais representativas e mais fortemente correlacionadas com os eixos de ordenação, que foram classe de drenagem, cota, saturação por bases (V) e saturação por alumínio (m). O teste de permutação de Monte Carlo (ter Braak 1988) foi aplicado para verificar a significância das correlações globais sumarizadas nos dois primeiros eixos de ordenação. Foram feitas análises de correlação de Spearman (Zar 1996) entre cada uma destas quatro variáveis ambientais e as abundâncias das mesmas 39 espécies ($n = 29$ parcelas).

Resultados

Ambiente Físico – Os valores do fator borda nas 29 parcelas oscilaram entre 194,4 e 401,9 m, com média igual a 291,6 m. O fato do valor mínimo ser muito superior a zero indica que o fragmento não possui área interna livre de influência das bordas, dentro do critério utilizado (100 m de raio). Entre as variáveis topográficas, a cota média variou entre 856,1 e 901,7 m, com média igual a 883,6 m; o desnível, dentro das parcelas, variou entre 2,5 e 16,0 m, com

média igual a 6,6 m; a distância vertical até o curso d'água variou entre 6,1 a 51,7 m, com média igual a 33,6 m; e a distância horizontal variou entre 19 e 91 m, com média igual a 53,4 m. A análise geoestatística indicou dependência espacial para as variáveis cota média, distância vertical e horizontal, mas este efeito já era esperado, uma vez que tais variáveis são de natureza espacial. Não foi encontrada dependência espacial para o fator borda.

No caso das variáveis de solo, a análise geoestatística indicou que todas apresentaram dependência espacial quando tratadas para o fragmento como um todo, mas não quando tratadas para os dois subgrupos de solo em separado, o que reforça o caráter de solos distintos para os Nitossolos e Argissolos. Foram encontradas diferenças significativas entre os dois solos para a maioria das variáveis (Tab. 1); as exceções foram as variáveis teor de argila, níveis de P e K⁺ e resistência à penetração na profundidade de 0 a 20 cm. Os Nitossolos apresentaram maiores valores de pH, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, matéria orgânica, soma de bases (S), saturação por bases (V) e teor de silte. Os Argissolos destacaram-se pelos valores mais elevados de teor de Al⁺⁺⁺, saturação por alumínio (m), percentagem de areia e resistência à penetração na profundidade de 20 a 40 cm. Em síntese, pode-se salientar que o status nutricional global incrementa de forma muito clara do Argissolo para o Nitossolo. Os mapas de distribuição espacial dos valores de quatro variáveis de solo selecionadas (Fig. 2) reforçam tais diferenças.

Diversidade de espécies e estrutura fisionômica do compartimento arbóreo – Foram registradas 141 espécies na amostra total, tendo os valores por habitat de solo variado de 65, no Nitossolo Superior, a 93, no Nitossolo Inferior (Tab. 2). Tanto as curvas do esforço do coletor (Fig. 3) quanto os estimadores 'jackknife' (Tab. 2) indicam uma riqueza potencial de espécies mais elevada para o Nitossolo Inferior, seguido pelo Argissolo Superior, Argissolo Inferior e Nitossolo Superior. O acúmulo progressivo de espécies nas curvas foi mais

pronunciado nos Nitossolos que nos Argissolos, quando comparados os setores Inferiores. Porém, esta tendência muda quando comparam-se os setores Superiores, pois Argissolos assumem um acúmulo de riqueza mais pronunciado. Tais diferenças foram todas significativas pela análise dos intervalos de confiança (95%) das curvas, os quais não são apresentados na Fig. 3 por motivo de clareza. Quando consideradas as parcelas de 400 m² como unidades de amostra da riqueza, tais diferenças desaparecem, porque a densidade de espécies por parcela não apresentou diferenças significativas entre os habitats de solo.

A diferença em riqueza de espécies também foi correspondida pelo índice de diversidade de Shannon, ou H' (Tab. 2), o qual foi significativamente maior no Nitossolo Inferior que em todos os demais (Argissolo Superior: $t = -3,189$, $P < 0,010$; Nitossolo Superior: $t = -3,904$, $P < 0,001$; e Argissolo Inferior: $t = -7,854$, $P < 0,001$). Os valores de H' no Nitossolo Superior foram significativamente maiores que no Argissolo Inferior ($t = -3,396$, $P < 0,001$), mas não diferiram significativamente do Argissolo Superior ($t = 0,389$, $P > 0,05$). Entre os Argissolos, o valor de H' foi significativamente maior no Superior que no Inferior ($t = -3,617$, $P < 0,001$). Os valores da equabilidade de Pielou seguiram o mesmo padrão, decrescendo do Nitossolo Inferior para Argissolo Superior e deste para o Nitossolo Superior e Argissolo Inferior (Tab. 2), sugerindo, nesse sentido, uma dominância ecológica crescente, ou seja, uma crescente concentração de abundâncias em poucas espécies.

Não foi detectada dependência espacial para nenhuma das variáveis fisionômico-estruturais tanto em análises para amostra total como para análises dos solos em separado. As comparações entre os habitats de solo detectaram diferenças significativas para densidade absoluta total e para a densidade das duas menores classes diamétricas (Tab. 2); demais classes não apresentaram diferenças significativas. Para os três casos, a densidade foi significativamente maior no Nitossolo Superior e Argissolo Superior e menor no Nitossolo Inferior

e Argissolo Inferior. Apenas para a segunda classe diamétrica no Argissolo Inferior não foram detectadas diferenças significativas com os demais habitats. Estas diferenças são melhor ilustradas pelas distribuições diamétricas (Fig. 4). Não foram encontradas diferenças significativas entre as áreas basais dos quatro habitats (Tab. 2).

Correlações entre espécies e variáveis ambientais – Os autovalores dos dois primeiros eixos de ordenação produzidos pela análise de correspondência canônica, ou CCA (Tab. 3), foram baixos ($<< 0,5$), indicando que os gradientes são curtos, ou seja, a maioria das espécies está distribuída por todo o gradiente e apenas uma minoria concentra suas abundâncias em setores particulares (ter Braak 1995). No entanto, os testes de permutação de Monte Carlo indicaram que os autovalores dos gradientes sumarizados nestes dois eixos foram significativos ($P < 0,01$). As proporções de variância explicada pela ordenação também foram baixas ($< 10\%$), indicando que muito ‘ruído’ permaneceu sem explicação. Baixos valores de variância percentual para abundâncias de espécies são, contudo, muito comuns em dados de vegetação e não prejudicam a significância das relações espécie-ambiente (ter Braak 1988). Na verdade, a CCA produziu valores consideravelmente altos para as correlações espécie-ambiente nos dois primeiros eixos, tanto para as correlações de Pearson como de Kendall. Além disso, os testes de permutação de Monte Carlo indicaram que as abundâncias das espécies e as variáveis ambientais foram significativamente correlacionadas para os dois eixos (eixo 1: $P = 0,01$; eixo 2: $P = 0,03$).

Apenas a classe de drenagem apresentou uma forte correlação ($> 0,9$) com o primeiro eixo de ordenação; as outras três variáveis apresentaram correlações inferiores a 0,5 (Tab. 4). Estas mesmas três variáveis; cota, saturação por bases (V) e por alumínio (m); foram fortemente correlacionadas com o segundo eixo de ordenação ($> 0,5$), ao passo que a drenagem teve correlação muito baixa ($< 0,3$). As correlações ponderadas mostram que algumas variáveis

apresentam fortes correlações ($> 0,6$): V e m são inversamente correlacionadas e entre si e a drenagem é diretamente correlacionada com V e inversamente com m.

A ordenação separou com clareza as parcelas de acordo com seus habitats de solo, concentrando os Nitossolos na porção superior direita e os Argissolos na inferior esquerda, além de dispor os habitats Superiores no lado direito e os Inferiores no esquerdo (Fig. 5). A separação entre os dois subgrupos de solo também correspondeu ao crescimento da saturação por bases (V) no sentido dos Nitossolos e da saturação por Al (m) no dos Argissolos. Dessa maneira, os padrões indicados pela CCA são muito coerentes com o gradiente de fertilidade crescente dos Argissolos para os Nitossolos que foi evidenciado nas análises das propriedades dos solos. Além disso, as classes de drenagem aumentam coerentemente na direção dos habitats Superiores. Os gradientes de status nutricional e o regime de água nos solos são, em parte, coincidentes, o que torna difícil discriminar a relevância de cada um para a distribuição de espécies.

A ordenação das espécies pela CCA (Fig. 6) sugere que as espécies *Trichilia pallida*, *Strychnos brasiliensis*, *Coutarea hexandra*, *Allophylus semidentatus*, *Machaerium minutiflorum*, *Maytenus aquifolium* e *Dendropanax cuneatus* tenderam a apresentar maior abundância nos solos de status nutricional mais elevado e maior disponibilidade de água. Nos solos de fertilidade elevada e drenagem acentuada abundam *Alseis floribunda*, *Piptadenia gonoacantha*, *Acacia polyphylla*, *Albizia polycephala*, *Machaerium villosum*, *Tapirira obtusa*, *Ocotea laxa*, *Siparuna guianensis* e *Inga striata*. No extremo de solos mais pobres e drenagem acentuada predominam *Metrodorea stipularis*, *Galipea jasminiflora*, *Calycorectes acutatus* e *Rollinia laurifolia*. Nos solos de fertilidade mais baixa e maior disponibilidade de água predominam *Ocotea odorifera*, *Eugenia widgrenii*, *Ixora warmingii*, *Bauhinia longifolia* e *Persea widenovii*.

Das 39 espécies analisadas (Tab. 6), nove (23,1%) apresentaram correlações significativas de suas abundâncias com a saturação por alumínio (m), oito (20,5%) com drenagem, sete (17,9%) com saturação por bases (V) e apenas duas (5,13%) com cota. Apenas uma espécie, *Galipea jasminiflora*, apresentou correlação com todas as variáveis analisadas. As correlações coincidiram, na maior parte das vezes com os padrões indicados pela CCA. No entanto, 24 espécies (61,5%) não apresentaram correlações significativas com nenhuma das variáveis. É importante salientar também que muitas destas estão entre as mais abundantes na Mata da Lagoa e, portanto, distribuem-se aparentemente de forma indiferente, nas quatro variáveis ambientais. Entre elas estão: *Mollinedia widgrenii*, *Platycyamus regnellii*, *Copaifera langsdorffii*, *Cupania vernalis*, *Cryptocarya aschersoniana* e *Myrciaria floribunda*. De forma coerente, todas estas se encontram no setor central do diagrama de ordenação.

Discussão

De maneira geral, a radiação solar e a disponibilidade de água e de nutrientes minerais são, nesta ordem, os fatores preponderantes na determinação dos padrões de distribuição de plantas ao redor do mundo (Hugget 1995). Na Mata da Lagoa, as variações da radiação solar foram avaliadas unicamente pelo efeito borda, ao passo que os outros dois foram avaliados pelas propriedades do substrato. A hipótese nula do presente estudo de que os padrões de distribuição da estrutura fisionômica e da diversidade e composição de espécies não se correlacionam a variáveis do ambiente físico foi rejeitada no caso do substrato, mas não no do efeito borda.

Nenhuma característica da comunidade arbórea pôde ser diretamente associada à influência das bordas como um todo. Em dois fragmentos vizinhos à Mata da Lagoa, foram encontrados resultados discrepantes na associação com o efeito borda. Na Reserva Florestal da UFLA (5,7 ha), o fator borda foi

identificado como um dos mais fortemente correlacionados com a distribuição de espécies (Oliveira-Filho *et al.* 1997), a passo que, na Mata da Subestação, não foi encontrada correlação significativa com o fator borda (Espírito-Santo *et al.* 2002), apesar de ser este o maior fragmento dos três (8,8 ha). Uma das diferenças importantes entre os dois fragmentos é que o substrato do primeiro é muito homogêneo, o que facilita a detecção do efeito borda, ao passo que a heterogeneidade de solos e de topografia no segundo é elevada. Na Mata da Lagoa, a heterogeneidade do substrato também pode ter operado como um complicador para a detecção do efeito borda. Contudo, seu tamanho reduzido e forma alongada são, provavelmente, complicadores adicionais, pois, de acordo com os critérios adotados, o fragmento é inteiramente constituído de áreas de borda, sem nenhuma área interna claramente diferenciada (Pereira 2003). Contudo, mesmo em fragmentos reduzidos, é comum encontrar-se um conjunto diferenciado de espécies típicas de bordas em uma faixa de não mais de 10 m de largura (Oliveira-Filho *et al.* 1997; van den Berg & Oliveira-Filho 1999). Decorre disso que não se pode afirmar com certeza que não haja influência das bordas na distribuição das espécies da Mata da Lagoa, mas apenas que ela é mascarada pela heterogeneidade do substrato, faces de exposição na encosta e histórico de distúrbios passados, pois houve derrubada recente de parte das áreas de bordas.

Um aspecto da estrutura fisionômica da Mata da Lagoa que pôde ser parcialmente relacionado às bordas foi o adensamento de árvores finas e pequenas nos habitats Superiores. Esta diferença pode ser relacionada a algumas particularidades destes habitats. Em primeiro lugar, a disponibilidade de água é menor devido à elevação topográfica e às bordas mais expostas ao ambiente aberto. Estas bordas mais expostas também incrementam a penetração de luz e um ambiente relativamente mais seco e luminoso pode induzir um adensamento de árvores de menor porte (Murcia 1995; Oliveira-Filho *et al.* 1997; van den

Berg & Oliveira-Filho 1999). Já as bordas dos habitats Inferiores, localizadas no fundo do vale, têm maior suprimento de água e menor exposição aos ventos e à luz. Um outro efeito que não pode ser desconsiderado é que as bordas Superiores também são mais recentes que as Inferiores, pois houve aí corte raso para avanço das pastagens cerca de 15 anos antes do primeiro inventário, conforme registra a seqüência de fotos aéreas (Machado *et al.* 2004). Isso pode caracterizar este trecho como estando em processo inicial de regeneração pós-distúrbio, com o típico adensamento de árvores finas (Uhl & Murphy 1981, Parthasarathy 1991).

Ao contrário do efeito borda, foram encontradas correlações claras entre características da comunidade arbórea e as variáveis ambientais relacionadas ao substrato. A preponderância do recurso água sobre os nutrientes minerais também se mostrou nos padrões de distribuição de espécies na Mata da Lagoa, uma vez que a classe de drenagem foi relacionada ao gradiente mais forte e o status nutricional ao gradiente secundário, determinado pela dicotomia Argissolos-Nitossolos. Classes de drenagem e subgrupos de solos definiram juntos os quatro habitats de solo. O regime de disponibilidade de água nos solos é fortemente dependente das características do solo e da topografia, podendo variar em uma escala de poucos metros, com reflexo na distribuição das espécies de plantas (Terborgh 1992). Dessa forma, muitas vezes, é difícil distinguir claramente os efeitos do regime de água no solo sobre a distribuição das plantas devido à sua inter-relação com demais características do substrato. Mesmo o efeito borda promove alterações abióticas, como mudanças na luminosidade, temperatura, umidade e velocidade do vento; que têm conseqüências sobre a disponibilidade de água nos solos expostos a este efeito (Murcia 1995). As florestas semidecíduais ocorrem geralmente associadas a um regime estacional de chuvas com uma estação seca bem definida, donde se pode presumir que a capacidade de armazenamento de água de cada habitat tem um papel mais importante nos padrões de distribuição das espécies do que em florestas mais

úmidas (Rizzini 1979). Na região do Alto e Médio Rio Grande, a relação entre regime de água do solo e distribuição de espécies arbóreas tem sido amplamente documentada nos últimos anos (Oliveira-Filho *et al.* 1997, 2004; Botrel *et al.* 2002; Espírito-Santo *et al.* 2002; Souza *et al.* 2003; Dalanesi *et al.* 2004; Rocha *et al.* 2005). No caso da Mata da Lagoa, o gradiente de regime de água no solo apresenta relações com o efeito borda, a elevação do terreno e o subgrupo de solo, visto que quanto mais alta a cota e maior a exposição ao efeito borda, mais os solos tendem a perder umidade (Kapos *et al.* 1997; Bierregard *et al.* 1992; Camargo & Kapos 1995; Murcia 1995). Além disso, em uma base comparativa geral, o horizonte de acumulação dos Argissolos tende a dificultar mais a drenagem e armazenar mais água, cuja disponibilidade é aumentada (Resende *et al.* 1995).

É comum que a fertilidade química dos solos de uma catena cresça do topo para a base da encosta, o que também coincide com um aumento do conteúdo de água (Resende *et al.* 1988). No entanto, na Mata da Lagoa, a disposição dos Argissolos e Nitossolos não caracterizou uma catena de solos, pois a transição entre eles foi perpendicular à declividade da encosta. Esta particularidade contrasta com padrões catenários encontrados na maioria dos trabalhos feitos na região, onde drenagem e fertilidade dos solos formam gradientes concordantes (Botrel *et al.* 2002; Espírito-Santo *et al.* 2002; Souza *et al.* 2003; Oliveira-Filho *et al.* 2004; Dalanesi *et al.* 2004; Carvalho *et al.* 2005). As diferenças encontradas no status nutricional dos Nitossolos e Argissolos estão dentro do esperado, visto que os primeiros apresentam fertilidade mais elevada e melhor estrutura física, por serem originados de rochas máficas (Resende *et al.* 1995). No presente caso, a excepcional mancha de Nitossolos existente no campus da UFLA e imediações provém de uma intrusão de gabro (Espírito-Santo *et al.* 2002).

Segundo Oliveira & Silva (1999), matrizes compostas por pastos com animais que penetram no fragmento normalmente implicam em prejuízos aos processos sucessionais e de regeneração da floresta devido à quebra de plântulas, pisoteio e pastoreio, bem como ao favorecimento da disseminação de sementes de espécies invasoras. O estudo de Toniato & Oliveira-Filho (2004), em Bauru, SP, foi o único encontrado na literatura procurando avaliar as conseqüências da influência do gado em floresta tropical nativa. Os autores utilizaram uma matriz de impactos (avaliando evidências como pegadas, trilhas e fezes), mas não encontraram diferenças significativas entre trechos com diferentes intensidades de uso pelo gado. No presente estudo, procurou-se uma forma de avaliação mais direta, por meio da compactação. Contudo, também não foi possível verificar, de maneira confiável, se os efeitos da circulação do gado constituem uma das forças reguladoras da estrutura da Mata da Lagoa. No entanto, este efeito certamente existe porque as clareiras abertas no sub-bosque pela circulação do gado são muito evidentes. Um motivo para a não detecção do efeito é que as classes de tamanho de plantas mais sensíveis a este impacto são menores que a amostrada. Outra possibilidade é de que a ferramenta utilizada não tenha sido capaz de captar o efeito de forma eficiente, devido à grande heterogeneidade espacial da circulação do gado. A fusão de metodologias de avaliação e a escolha apropriada do estrato vegetal impactado poderão, provavelmente, produzir resultados mais claros.

As variações espaciais do ambiente na Mata da Lagoa foram claramente correspondidas por distribuições diferenciais da abundância das espécies arbóreas, com conseqüências para os padrões de diversidade. A heterogeneidade ambiental em florestas tropicais limita espacialmente a quantidade de recursos disponíveis, controlando não o número de espécies, mas sim minimizando a exclusão competitiva, o que permite a coexistência de um maior número de espécies por unidade de área (Stevens & Carson 2002). Desta forma, a

quantidade de habitats diferentes tem forte influência nas abundâncias relativas das espécies. Segundo Pulliam (1996), estas variações ambientais também não são estáticas no tempo, redundando em uma heterogeneidade espaço-temporal que varia em função do estágio sucessional, da produtividade do habitat e da estocasticidade ambiental e demográfica.

De acordo com a 'Teoria da Fertilidade Intermediária dos Solos' (Tilman 1982 1986), espera-se que ambientes físicos com disponibilidade nutricional intermediária apresentem maior diversidade que locais cujo status nutricional seja mais ou menos elevado. Já a 'Hipótese de Distúrbios Intermediários' (Connell 1978) preconiza que as florestas tropicais encontram-se submetidas a freqüentes distúrbios a partir dos quais o equilíbrio nunca é alcançado; assim, o máximo de diversidade deve ocorrer em locais submetidos a intensidade, freqüência e duração intermediários, isso acrescido da real possibilidade de que as diferentes fases sucessionais possam ocorrer simultaneamente em uma dada área (Roberts & Gilliam 1995). Pereira (2003), analisando 20 fragmentos de florestas semidecíduas na região do Alto Rio Grande, verificou que os solos da Mata da Lagoa situam-se entre os três mais férteis. Isto poderia explicar a maior concentração de abundâncias em um pequeno número de espécies, as quais dominam a comunidade arbórea. O predomínio em número ou massa de poucas espécies em uma comunidade, também conhecido como dominância ecológica, não é incomum em florestas tropicais (Richards 1952; Whitmore 1990) e é marcante entre as florestas estacionais do Brasil Central sob solos de fertilidade intermediária a alta (Oliveira-Filho e Ratter 2000). Considerando-se as variações internas da Mata da Lagoa, verifica-se que os valores de diversidade podem ser ajustados às duas teorias, pois os Nitossolos Inferiores, que registraram maior diversidade e riqueza de espécies que os demais habitats, também apresentam status nutricional superior e um histórico de distúrbios menos severos. No entanto,

para adequar as duas teorias ao presente caso, há que se considerar que as condições dos Nitossolos Inferiores seriam ‘intermediárias’ em um contexto maior, ou seja, ‘superiores’ aos demais habitats da Mata da Lagoa, mas ‘inferiores’ a condições de maior fertilidade de solos e distúrbios menos intensos que os verificados.

A Mata da Lagoa apresentou clara correlação entre a distribuição de espécies e as características do substrato, com ênfase na disponibilidade de água e nutrientes minerais nos solos. Apesar disso, também foi identificado um razoável montante de variância não explicada pelas variáveis ambientais utilizadas (‘ruído’) e isto se deve, provavelmente, à estocasticidade dos fenômenos de estabelecimento e crescimento, bem como a variáveis importantes, mas nem sempre facilmente perceptíveis ou mensuráveis, como condições de luz atuais e pretéritas e variáveis associadas à dispersão das espécies. Portanto, é preciso cautela na interpretação de certas correlações entre distribuição de espécies e variáveis do ambiente físico, pois, muitas vezes, as correlações são espúrias, levando a interpretações errôneas. Dessa maneira, a interpretação de padrões de distribuição de espécies em consonância com variáveis ambientais exige sempre muita cautela. As espécies são sensíveis às variáveis ambientais de uma forma interativa e não isoladamente, além de responder a elas num ambiente de competição entre espécies, o que pode originar padrões de correlação diferentes, ou até opostos, em diferentes áreas (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Dessa maneira, conclusões sobre os padrões de distribuição de espécies em face das variáveis ambientais só devem se aproximar de uma generalização após muitas repetições do mesmo padrão em diversas áreas.

Os pequenos fragmentos florestais dispersos pela paisagem, em muitas regiões do Brasil, representam talvez a única forma de conservação disponível no momento atual. No entanto, estas pequenas unidades são as mais sensíveis

aos efeitos da fragmentação florestal, estando mais susceptíveis à degradação. Estes pequenos mosaicos de uma unidade maior, hoje irrecuperável, resumem uma notável heterogeneidade ambiental refletida aqui de maneira pálida e imperfeita. O conhecimento dos mecanismos de geração e manutenção da diversidade, bem como dos processos ecológicos aos quais estão sujeitos é primordial para o estabelecimento de ações e políticas pertinentes de conservação e recuperação destas áreas remanescentes.

Agradecimentos

Este trabalho integrou o subprojeto *Estratégias para conservação e manejo da biodiversidade em fragmentos de florestas semidecíduas*, executado pela EMBRAPA Recursos Genéticos, Universidade Federal de Lavras (UFLA) e Universidade de Brasília (UnB), sendo integrante do *Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira (PROBIO)*, supervisionado pelo Ministério do Meio Ambiente (MMA), gerido pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e apresentado pelo governo brasileiro ao GEF/BIRD.

Referências bibliográficas

- Ashton, P. S. & Hall, P. 1992. Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. **Journal of Ecology** **80**: 459–481.
- Augspurger C. 1984a. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology** **65**: 1705–1712
- Bierregaard Jr., R.O., Lovejoy, T., Kapos, V., dos Santos, A., & Hutchings, R. 1992. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. **Bioscience** **42** (4): 859-866.
- Botrel, R. T.; Oliveira-Filho, A. T.; Rodrigues, L. & Curi, N. 2002. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutural

- da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 25 (2): 195-213.
- Brower, J. E. & Zar, J. H. 1984. **Field and laboratory methods for general ecology**. Dubuque: W. M. C. Brow.
- Burrough, P. A.; McKonnell, R. A. 1998. **Principles of geographical information systems: spatial information systems**. New York: Oxford University Press.
- Burslem, D. F. R. P. 1996. Differential responses to nutrients, shade and drought among tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. Pp 211-244 In M. D. Swaine (eds.) **The ecology of tropical forest tree seedlings**. UNESCO, Paris, France.
- Camargos, J. L. C. & Kapos, V. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in Central Amazonian Forest. **Journal of Tropical Ecology** 11 (2): 208-211.
- Carvalho, D. A., Oliveira-Filho, A. T.; Berg, E. V. D.; Fontes, M. A. L.; Vilela, E. A.; Marques, J. J. G. S. M. & Carvalho, W. A. C. 2005. Variações florísticas e estruturais do compartimento arbóreo de uma floresta ombrófila alto-montana às margens do Rio Grande, Bocaina de Minas, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 19 (1): 91-109.
- Causton, D. R. 1988. **An introduction to vegetation analysis, principles and interpretation**. London: Unwin Hyman.
- CETEC – Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais. 1983. **Diagnóstico ambiental do Estado de Minas Gerais**. Belo Horizonte, 158p. (Séries de Publicações Técnicas).
- Clark, D. B., Clark, D. A. & Read, J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. **Journal of Ecology** 86: 101–112.

- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. **Science** **199** (24): 1302-1310.
- Dalanesi, P. E; Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. 2004. Flora e estrutura do componente arbóreo da floresta do Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras, MG, e correlações entre a distribuição das espécies e variáveis ambientais. **Acta Botânica Brasilica** **18** (4): 737-757.
- EMBRAPA 1997. **Manual de métodos de análise de solo**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro.
- EMBRAPA 2000. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2.ed. Rio de Janeiro.
- Espírito-Santo, F. D. B.; Oliveira-Filho, A. T.; Machado, E. L. M.; Souza, J. S.; Fontes, M. A. L. & Marques, J. J. G. S. M. 2002. Variáveis ambientais e a distribuição de espécies arbóreas em um remanescente de floresta estacional semidecidual montana no campus da Universidade Federal de Lavras (UFLA), MG. **Acta Botanica Brasilica** **16** (3): 331-356.
- Felfili, J. M. & Rezende, R. P. 2003. **Conceitos e métodos em fitossociologia**. Brasília: Universidade de Brasília, 68p. (Comunicações técnicas florestais; v.5, n.1).
- Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecological Monographs** **53**: 159-181.
- Gaston, K. J. 1996. What is biodiversity? Pp. 1-9. In: K. J. Gaston (Ed.). **Biodiversity: a biology of numbers and differences**. Blackwell Science, London.
- Heltsche, J. F. & Forrester, N. E. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. **Biometrics** **39**(1): 1-12.
- Hugget, R. J. 1995. **Geocology: an evolutionary approach**. Routledg, Londres.

- Kapos, V.; Camargos, J. L. C. & Dande, G. 1997. Edge related changes in environment and plant response due to forest fragmentation in Central Amazonia. In.: W. F. Laurance & R. O. Bierregaard. **Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities**. Chicago: The University of Chicago Press, 45-54p.
- Machado, E. L. M.; Oliveira-Filho, A. T.; Carvalho, W. A. C.; Souza, J. S.; Borém, R. A. T. & Botezelli, L. 2004. Análise comparativa da estrutura e flora do compartimento arbóreo-arbustivo de um remanescente florestal na fazenda Beira Lago, Lavras, MG. **Revista Árvore** 28 (4): 493-510.
- Marimon, B. S., Felfili, J. M. & Lima, E. S. 2002. Floristics and phytosociology of the gallery forest of the Bacaba stream, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany** 59 (3): 303-318.
- Martins, F. R. 1991. **Estrutura de uma floresta mesófila**. Campinas: UNICAMP.
- McCune, B. & Mefford, M. J. 1999. **Multivariate analysis of ecological data**. Gleneden Beach, MjM Software.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution** 10 (1): 58-62
- Nunes, Y. R. F.; Mendonça, A. V. R.; Botezelli, L.; Machado, E. L. M. & Oliveira-Filho, A. T. 2003. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. **Acta Botânica Brasílica** 17 (2): 213-229.
- Oliveira, L. M. T. & Silva, E. 1999. Fragmentos florestais em área sob influência da Veracruz Florestal S/A, Eunápolis – BA. Forest'99. Curitiba. **Anais...** Curitiba: UFPR. 92-94p.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in south-eastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica** 31 (4): 71-88.

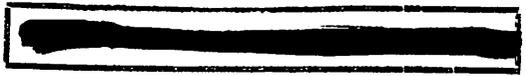
- Oliveira-Filho, A. T. & Machado, J. N. M. 1993. Composição florística de uma floresta semidecídua montana, na Serra de São José, Tiradentes, Minas Gerais. **Acta Botânica Brasilica** 7 (2): 71-88.
- Oliveira-Filho, A. T. & Ratter, J. A. 2000. Padrões florísticos das matas ciliares da região dos cerrados e a evolução das paisagens do Brasil Central durante Quaternário tardio. Pp. 73-89. In: R. R. Rodrigues & H. F. Leitão-Filho. **Matas Ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo: EDUSP.
- Oliveira-Filho, A. T., Ratter, J. A. & Shepherd, G. J. 1990. Floristic composition and community structure of a central Brazilian gallery forest. **Flora** 184:103-117.
- Oliveira-Filho, A. T., Vilela, E. A., Carvalho, D. A. & Gavilanes, M. L. 1994b. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 10:483-508.
- Oliveira-Filho, A. T.; Carvalho, D. A.; Fontes, M. A. L.; van den Berg, E.; Curi, N. & Carvalho, W. A. C. 2004. Variações estruturais do compartimento arbóreo de uma floresta semidecídua alto-montana na chapada das Perdizes, Carrancas, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 27 (2): 291-309.
- Oliveira-Filho, A. T.; Curi, N.; Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 2001. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in southeastern Brazil. **Edinburgh Journal of Botany** 58 (1): 139-158.
- Oliveira-Filho, A. T.; Curi, N.; Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 1998. Effects of canopy gaps, topography and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. **Biotropica** 30 (3): 362-375.
- Oliveira-Filho, A. T.; Mello, J. M & Scolforo, J. R. S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a

- fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five year period (1987-1992). **Plant Ecology** **131**(1): 45-66.
- Oliveira-Filho, A. T.; Scolforo, J. R. S. & Mello, J. M. 1994. Composição florística e estrutura de um remanescente de floresta semidecidual montana em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **17**(2): 167-182.
- Palmer, M. W. 1991. Estimating species richness: the second-order jackknife estimator reconsidered. **Ecology** **72**: 1512-1513.
- Parthasarathy, N. 1991. Tree diversity and distribution in undisturbed and human-impacted sites of tropical wet evergreen Forest in southern Western Ghats, India. **Biodiversity and Conservation** **8**:1365-1381.
- Pereira, J. A. A. **Efeitos dos impactos ambientais e da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade e estrutura da comunidade arbórea de 20 fragmentos de florestas semidecíduas da região do Alto Rio Grande, Minas Gerais**. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. 2003.
- Pinto, J. R. R.; Oliveira-Filho, A. T. & Hay, J. D. V. 2006. Influence of soil and topography variables on the composition of the tree community of a Central Brazilian valley forest. **Edinburgh Journal of Botany** **62** (1/2): 1-22.
- Pulliam, H. R. 1996. Sources and sinks: empirical evidence and population consequences. Pp. 45-70. In: O. E. Rhodes; R. K. Chesser & M. H. Smith (eds.). **Population dynamics in space and time**. The University of Chicago Press, Chicago.
- Resende, M., Curi, N. & Santana, D. P. 1988. **Pedologia e fertilidade do solo: interações e interpretações**. Ministério da Agricultura, Brasília, e Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Resende, M.; Curi, N.; Rezende, S. B. & Corrêa, G. F. 1995. **Pedologia: Base para a distinção de ambiente**. NEPUT: Viçosa.

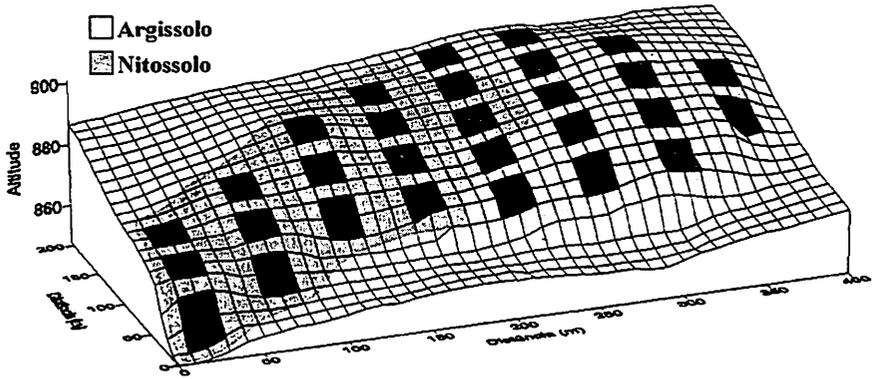
- Ribeiro Júnior, P. J. & Diggle, P. J. 2001. GeoR: a package for geostatistical analysis. **R-NEWS [S.I.]** 1 (2): 15-18.
- Richards, P. W. 1952. **The tropical rain Forest**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rizzini, C. T. 1979. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2º v. Aspectos sociológicos e florísticos. HUCITEC-EDUSP, São Paulo.
- Roberts, M. R. & Gilliam, F. S. 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. **Ecological Applications** 5 (4): 969-977.
- Rocha, C. T. V.; Carvalho, D. A.; Fontes, M. A. L.; Oliveira-Filho, A. T. ; Berg, E. V. D. & Marques, J. J. G. S. M. 2005. Comunidade arbórea de um continuum entre floresta paludosa e de encosta em Coqueiral, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 28 (2): 203-218.
- Schiavini, I. 1997. Environmental characterization and groups of species in gallery forests. In: **Proceedings of the International Symposium on Assessment and Monitoring of Forests in Tropical Dry Regions with Special Reference to Gallery Forests**. Pp. 107-113. Brasília: Universidade de Brasília.
- Silva-Júnior, M. C. 1998. Comunidades de árvores e sua relação com os solos na Mata do Pitoco, Reserva Ecológica do IBGE, Brasília – DF. **Revista Árvore** 22 (1): 29-40.
- Souza, J. S.; Espírito-Santo, F. D. B.; Fontes, M. A. L.; Oliveira-Filho, A. T. & Botezelli, L. 2003. Análise das variações florísticas e estruturais da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua às margens do rio Capivari, Lavras-MG. **Revista Árvore** 27 (2): 185-206.
- Stevens, M. H. H. & Carson, W. P. 2002. Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. **Ecology Letters** 5: 420–426.

- Stolf, R. 1991. Teoria e teste experimental de fórmulas de transformação dos dados de penetrômetro de impacto em resistência do solo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** 15: 229-235.
- Stolf, R.; Fernandes, J. & Furlani Neto, V. L. 1983. **Recomendação para o uso do penetrômetro de impacto - modelo IAA/Planalsucar - Stolf**. São Paulo: MIC/IAA/PNMCA-Planalsucar. 8 p. (Série penetrômetro de impacto – Boletim, 1).
- ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. **Vegetatio** 69 (1): 69-77.
- ter Braak, C. J. F. 1988. **CANOCO - A FORTRAN program for canonical community ordination by (Partial) (Detrended) (Canonical) correspondence analysis and redundancy analysis, version 2.1** Technical report LWA-88-2, TNO, Wageningen, Institute of Applied Computer Science.
- ter Braak, C. J. F. 1995. Ordination. Pp. 91-173. In: R. H. G. Jongman; C. J. F. ter Braak & O. F. R. van Tongeren (eds.). **Data analysis in community and landscape ecology**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Terborgh, J. 1992. **Diversity and the tropical rain Forest**. New York: Scientific American Library.
- Tilman, D. 1982. **Resource competition and community structure**. Princeton University Press, New Jersey.
- Tilman, D. 1986. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource: light gradient. Pp. 359-380. In: J. Diamond & T.J. Case (eds.) **Community ecology**. Harper and Row, New York.
- Toniato, M. T. Z. & Oliveira-Filho, A. T. 2004. Variations in tree community composition and structure in a fragment of tropical semideciduous forest in

- southeastern Brazil related to different human disturbance histories. **Forest Ecology and Management** **198** (3): 319-339.
- Uhl, C. & Murphy, P. G. 1981. Composition, structure, and regeneration of a tierra firme forest in the Amazon Basin of Venezuela. **Tropical Ecology** **22**: 219-237.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A. T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. **Flora** **194** (2/3): 249-266.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R. & Lima, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE).
- Vilela, E. A. & Ramalho, M. A. P. 1979. Análise das temperaturas e precipitações pluviométricas de Lavras, Minas Gerais. **Ciência e Prática** **3** (1): 71-79.
- Whitmore, T. C. 1990. **An introduction to tropical rain forest**. Oxford: Oxford University Press.
- Zar, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall, New Jersey.



(A)



(B)

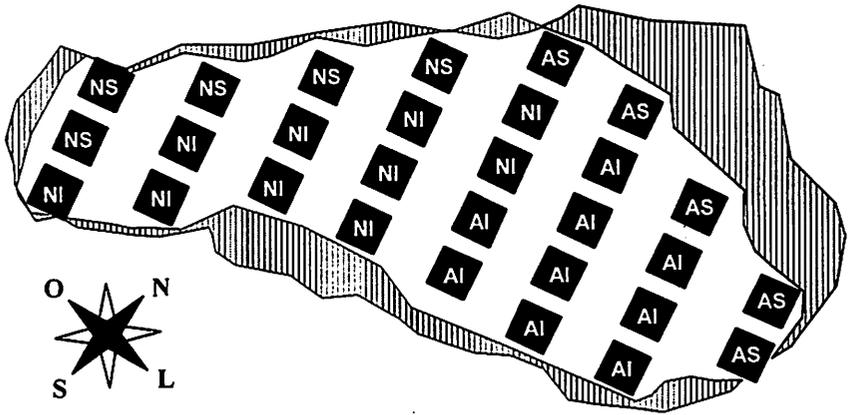


Figura 1. (A) Diagrama de superfície mostrando o relevo, a distribuição das parcelas amostrais de 20 x 20 m e os dois subgrupos de solos da Mata da Lagoa, Lavras, MG. (B) Mapa mostrando a área atual (branco) da Mata da Lagoa, a área desmatada na década de 1980 (hachurado) e a classificação das parcelas nos quatro hábitats de solo: AS = Argissolo Superior; AI = Argissolo Inferior; NS = Nitossolo Superior; NI = Nitossolo Inferior.

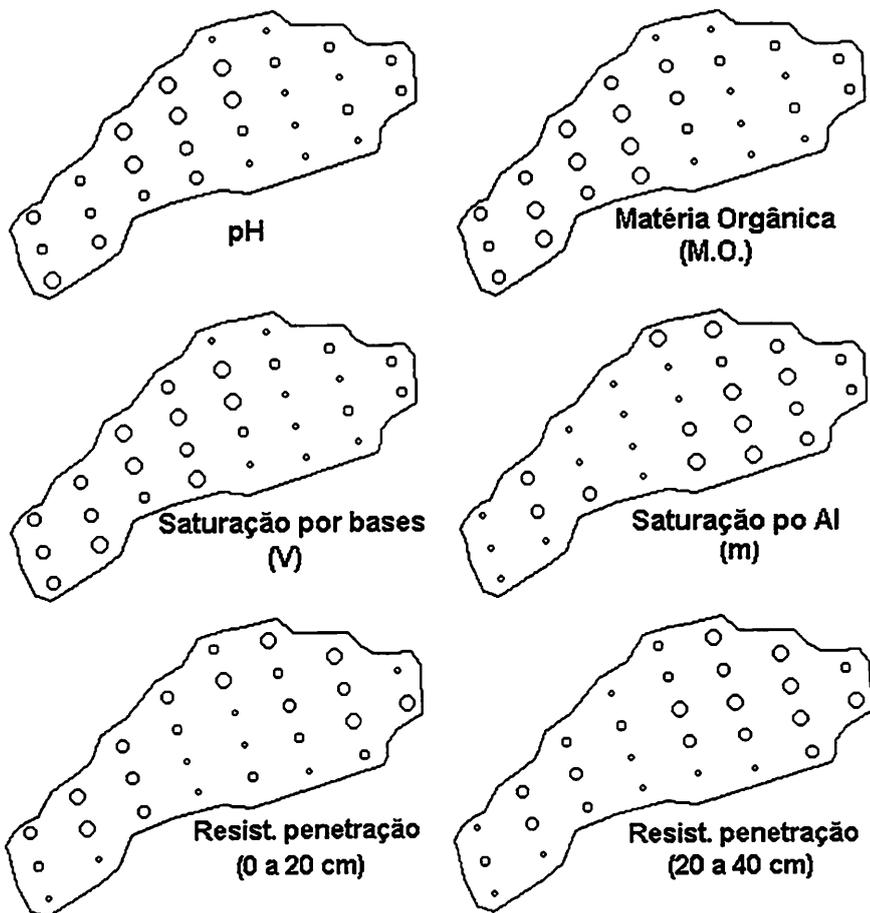


Figura 2. Distribuição de seis variáveis de solo nas parcelas amostrais de 20 × 20 m demarcadas na Mata da Lagoa, Lavras, MG. O tamanho do círculo é proporcional ao quartil a que pertence a variável em cada parcela.

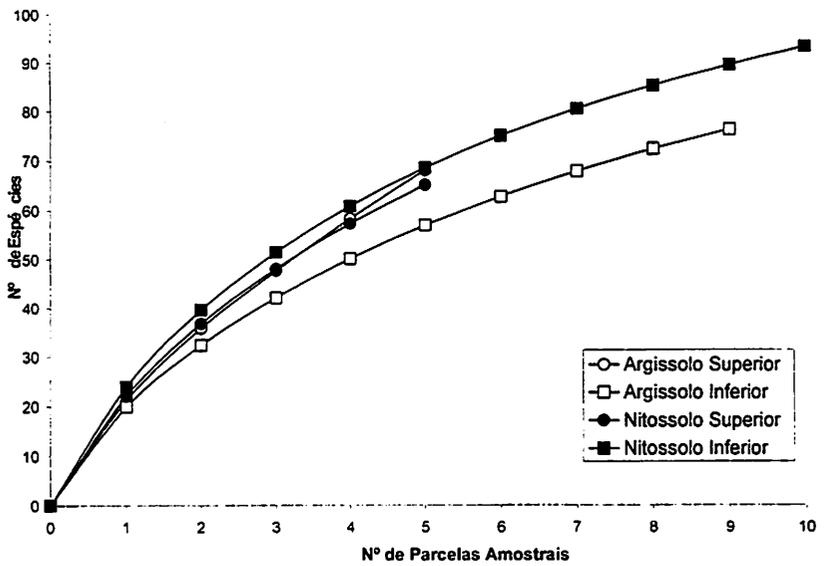


Figura 3. Curva de progressão do número cumulativo médio de espécies nos quatro habitats de solos analisados na Mata da Lagoa, Lavras, MG, com o incremento do número de parcelas amostrais de 20 × 20 m.

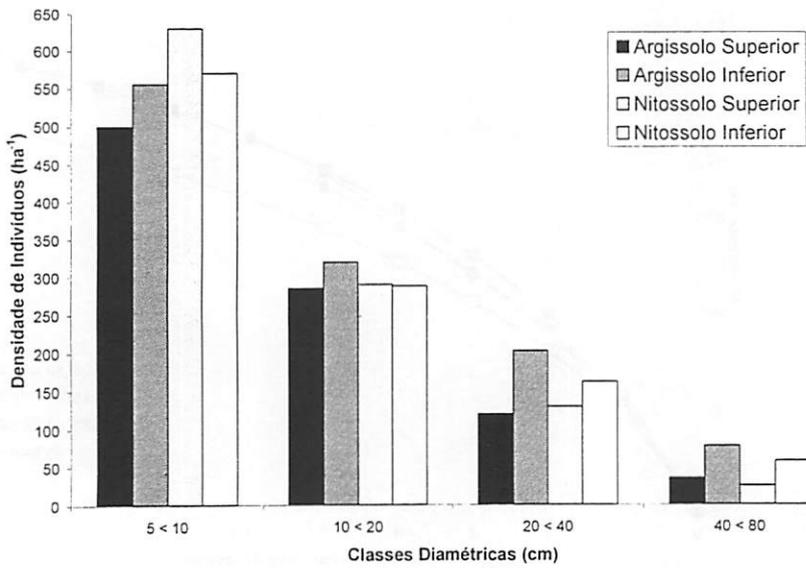


Figura 4. Distribuição da densidade absoluta de indivíduos do compartimento arbóreo nos quatro habitats de solo da Mata da Lagoa, Lavras, MG.

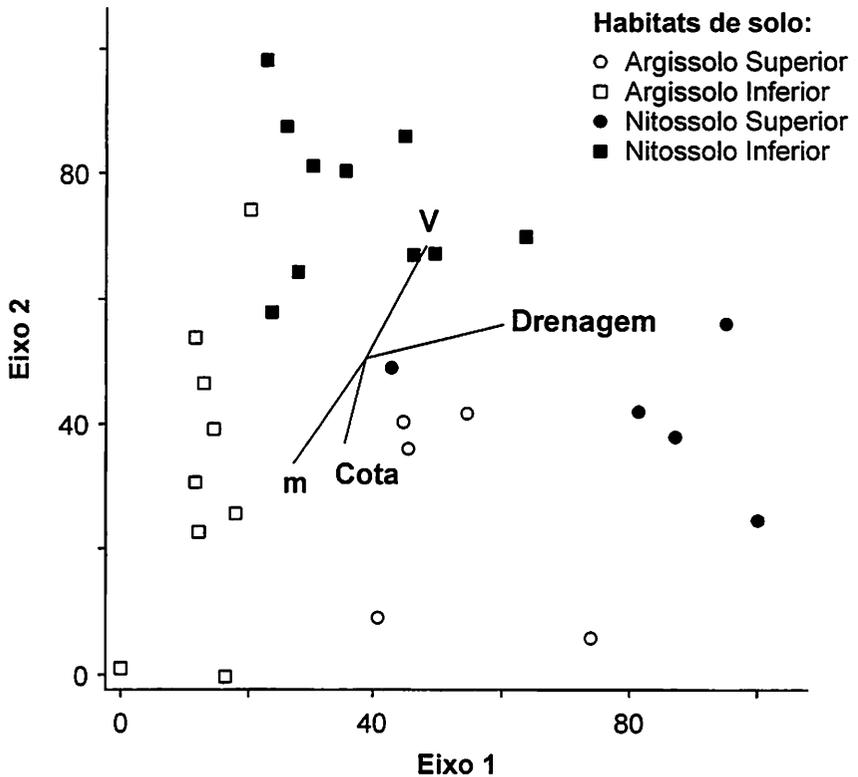


Figura 5. Diagrama de ordenação das amostras e variáveis ambientais nos dois primeiros eixos de ordenação produzidos pela análise de correspondência canônica (CCA) dos valores de cobertura das 39 espécies mais freqüentes (> 5 unidades amostrais) em 29 parcelas amostrais (20 × 20 m) distribuídas na Mata da Lagoa, Lavras, MG. As parcelas encontram-se representadas por símbolos correspondentes aos habitats de solo (vide figura 1). Variáveis ambientais (raios centrados): V = saturação por bases; m = saturação por alumínio; cota = cota média da parcela; Drenagem = classes de drenagem dos solos.

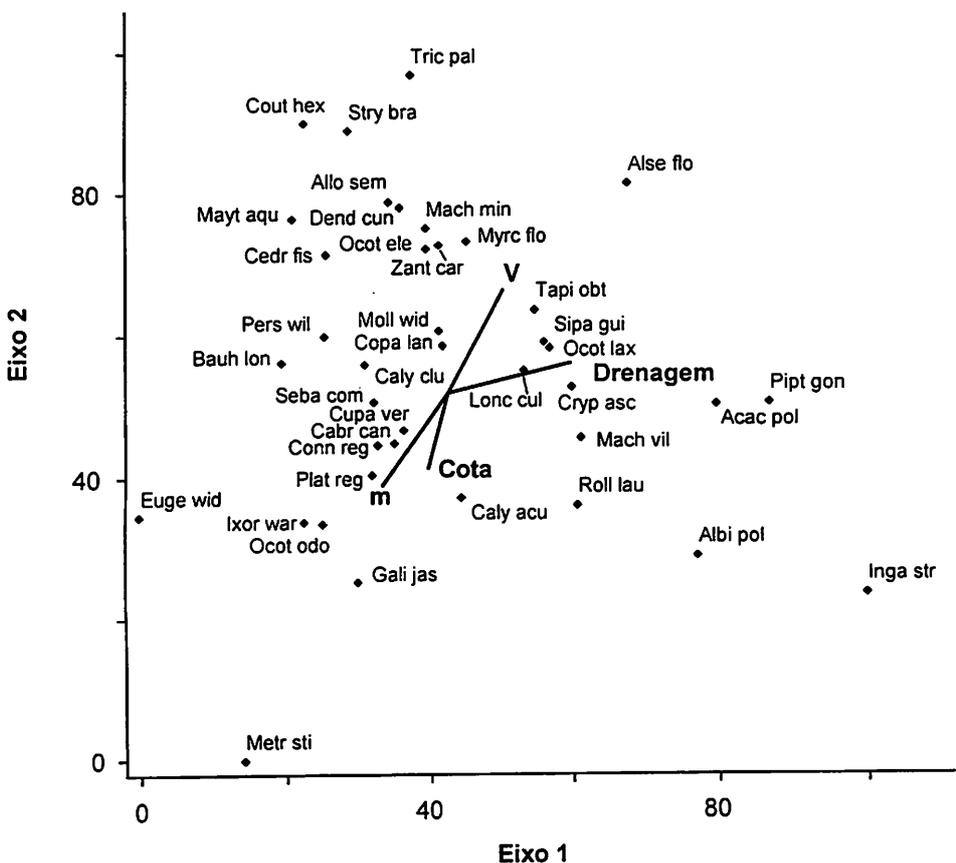


Figura 6. Diagrama de ordenação das espécies e variáveis ambientais nos dois primeiros eixos de ordenação produzidos pela análise de correspondência canônica (CCA) dos valores de cobertura das 39 espécies mais frequentes (> 5 unidades amostrais) em 29 parcelas amostrais (20 × 20 m) distribuídas na Mata da Lagoa, Lavras, MG. As espécies são identificadas por seus nomes científicos abreviados (nomes completos na tabela 5). Variáveis ambientais (raios centrados): V = saturação por bases; m = saturação por alumínio; cota = cota média da parcela; Drenagem = classes de drenagem dos solos.

Tabela 1. Variáveis de amostras do solo superficial (0 a 20 cm) e de resistência à penetração em duas profundidades (0 a 20 cm e 20 a 40 cm) nas 29 parcelas (20 × 20 m) utilizadas para amostrar a Mata da Lagoa, Lavras, MG. Os valores são médias ± desvios padrão das *n* amostras de cada um dos dois subgrupos de solo.

Variáveis de solo	Argissolos	Nitossolos	ANOVA
	<i>n</i> = 14	<i>n</i> = 15	<i>t</i>
Químicas:			
pH em H ₂ O	4,75 ± 0,22	5,41 ± 0,27	-7,161 ***
P – Mehlich (mg.dm ⁻³)	1,14 ± 0,36	1,20 ± 0,41	-0,394 ns
K ⁺ (mg.dm ⁻³)	48,50 ± 28,39	55,80 ± 26,43	-0,717 ns
Ca ⁺⁺ (cmolc.dm ⁻³)	1,35 ± 0,90	4,06 ± 1,24	-6,710 ***
Mg ⁺⁺ (cmolc.dm ⁻³)	0,68 ± 0,54	2,64 ± 0,67	-8,647 ***
Al ⁺⁺⁺ (cmolc.dm ⁻³)	1,01 ± 0,57	0,23 ± 0,21	4,992 ***
SB - soma de bases (cmolc.dm ⁻³)	2,16 ± 1,41	6,83 ± 1,64	-8,175 ***
V – saturação por bases (%)	22,18 ± 14,43	56,15 ± 9,49	-7,540 ***
m – saturação por alumínio (%)	38,26 ± 25,71	3,41 ± 3,42	-5,404 ***
Matéria Orgânica (dag.kg ⁻¹)	3,58 ± 0,58	4,63 ± 0,62	-4,678 ***
Texturais:			
Areia (%)	25,28 ± 10,28	18,27 ± 3,71	2,479 ***
Silte (%)	23,07 ± 3,32	29,93 ± 4,76	-4,474 *
Argila (%)	51,64 ± 9,93	51,80 ± 4,84	-0,055 ns
Físicas:			
Resist. à penetração (0-20 cm) (MPa)	3,01 ± 0,77	2,70 ± 0,46	1,354 ns
Resist. à penetração (20-40 cm) (MPa)	5,14 ± 0,77	4,24 ± 0,88	0,773 **

* *p* < 0,05; ** *p* < 0,01; *** *p* < 0,001; ns = não significativo.

Tabela 2. Variáveis fisionômico-estruturais e de diversidade de espécies do compartimento arbóreo da Mata da Lagoa, Lavras, MG, na amostra total e nos quatro habitats de solo. Em que: ANOVAS indicaram diferenças significativas entre os habitats de solo, médias seguidas da mesma letra minúscula não diferiram significativamente entre si em testes de Tukey-Kramer.

	Amostra Total	Argissolo Superior	Argissolo Inferior	Nitossolo Superior	Nitossolo Inferior	F	p
Amostragem:							
Número de parcelas (N)	29	5	9	5	10		
Número de espécies	141	68	76	65	93		
Diversidade de espécies:							
Densidade de espécies (por parcela)		21,2 + 7,6	19,9 + 7,0	22,0 + 6,3	23,9 + 5,3	0,634	0,600
Índice de diversidade Shannon (H')	3,918	3,554	3,105	3,506	3,892		
Equabilidade de Pielou (J')	0,792	0,842	0,717	0,840	0,859		
Estimador <i>jackknife</i> ; 1ª ordem	186,5	107,2	107,1	96,2	127,2		
Estimador <i>jackknife</i> ; 2ª ordem	205,9	133,0	121,4	113,3	145,5		
Número de árvores:							
Densidade (ind.ha ⁻¹) (DAP 5 > 80 cm)		940,0 ± 150,6 ^a	1155,6 ± 355,3 ^b	1075,0 ± 212,9 ^a	1077,5 ± 172,6 ^b	16,022	< 0,001
Densidade (ind.ha ⁻¹) (DAP 5 > 10 cm)		500,0 ± 66,1 ^a	555,6 ± 248,7 ^b	630,0 ± 131,6 ^a	570,0 ± 129,5 ^b	15,581	< 0,001
Densidade (ind.ha ⁻¹) (DAP 10 > 20 cm)		285,0 ± 60,2 ^a	319,4 ± 112,3 ^{ab}	290,0 ± 123,2 ^a	287,5 ± 86,8 ^b	7,594	< 0,001
Densidade (ind.ha ⁻¹) (DAP 20 > 40 cm)		120,0 ± 51,2	202,8 ± 104,2	130,0 ± 108,1	162,5 ± 110,7	0,775	0,519
Densidade (ind.ha ⁻¹) (DAP 40 > 80 cm)		35,0 ± 37,9	77,8 ± 40,4	25,0 ± 0,0	57,5 ± 33,4	0,980	0,418
Área basal							
Área Basal (m ² ha ⁻¹)		21,331 ± 10,8	36,816 ± 13,1	14,168 ± 9,7	28,161 ± 10,1	1,739	0,185

Tabela 3. Síntese dos resultados da análise de correspondência canônica (CCA) dos valores de cobertura das 39 espécies mais frequentes (> 5 unidades amostrais) em 29 parcelas amostrais (20 × 20 m) distribuídas na Mata da Lagoa, Lavras, MG.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Autovalores	0,174	0,134	0,070
Variância dos dados de espécie (%):			
(%) da variância explicada	9,60	7,40	3,90
(%) cumulativa da variância explicada	9,60	17,00	20,90
Correlações espécie-ambiente			
Pearson	0,920	0,866	0,866
Kendall	0,709	0,709	0,685
Significância dos testes de Monte Carlo:			
para os autovalores ¹	0,010	0,010	0,010
para as correlações espécie-ambiente ²	0,010	0,030	0,010

¹: Proporção de análises aleatórias com autovalores > autovalor observado.

²: Proporção de análises aleatórias com correlações espécie-ambiente > à observada.

Tabela 4. Variáveis ambientais utilizadas na análise de correspondência canônica (CCA) e suas correlações internas com os dois primeiros eixos de ordenação, matriz de correlações ponderadas entre as quatro variáveis (inferior). Variáveis ambientais: V = saturação por bases; m = saturação por alumínio; cota = cota média da parcela e Drenagem = classes de drenagem dos solos. Correlações > 0,5 são indicados em negrito.

Variáveis ambientais	Correlações		Variáveis ambientais			
	Eixo 1	Eixo 2	Drenagem	Cota	V	m
Drenagem	0,911	0,235	-	-	-	-
Cota	0,406	0,797	-0,120	-	-	-
V	-0,496	-0,733	0,691	-0,219	-	-
m	-0,150	-0,596	-0,662	0,171	-0,926	-

Tabela 5. Relação das 39 espécies utilizadas na análise de correspondência canônica (CCA) seguidas de sua abreviação utilizada na figura 6 e dos coeficientes da correlação de Spearman (R_s), com sua significância (p), entre os valores de cobertura e as quatro variáveis ambientais utilizadas na CCA. Variáveis ambientais: V = saturação por bases; m = saturação por alumínio; cota = cota média da parcela e Drenagem = classes de drenagem dos solos.

Espécie	Abreviações	V		m		Drenagem		Cota	
		R_s	p	R_s	p	R_s	p	R_s	p
<i>Acacia polyphylla</i> DC.	Acac pol	0.307	ns	-0.399	*	0.640	***	-0.091	Ns
<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip	Albi pol	-0.007	ns	-0.022	ns	0.402	*	0.182	Ns
<i>Allophylus semidentatus</i> (Miq.) Radlk.	Allo sem	0.349	ns	-0.256	ns	0.004	ns	-0.248	Ns
<i>Alseis floribunda</i> Schott	Else flo	0.479	**	-0.501	**	0.356	ns	-0.322	Ns
<i>Bauhinia longifolia</i> (Bongard) D.Dietrich	Bauh lon	0.077	ns	-0.063	ns	-0.195	ns	0.358	Ns
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Cabr can	0.022	ns	0.054	ns	-0.048	ns	-0.101	Ns
<i>Calycorectes acutatus</i> (Miq.) Toledo	Caly açu	-0.346	ns	0.415	*	-0.177	ns	-0.047	Ns
<i>Calyptranthes clusiiifolia</i> O.Berg	Caly clu	0.119	ns	-0.006	ns	-0.061	ns	0.004	Ns
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedr fis	-0.070	ns	0.179	ns	-0.262	ns	-0.279	Ns
<i>Connarus regnellii</i> G.Schellenb.	Conn reg	-0.170	ns	0.099	ns	-0.173	ns	-0.348	Ns
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Copa lan	0.126	ns	-0.142	ns	0.003	ns	-0.351	Ns
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacquin) K.Schum.	Cout hex	0.355	ns	-0.255	ns	-0.050	ns	-0.018	Ns
<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	Cryp asc	0.068	ns	-0.012	ns	0.155	ns	-0.218	Ns
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Cupa ver	-0.136	ns	0.167	ns	-0.188	ns	-0.241	Ns
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne & Planchon	Dend cun	0.207	ns	-0.129	ns	-0.034	ns	-0.432	*
<i>Eugenia widgrenii</i> O.Berg	Euge wid	-0.482	**	0.533	**	-0.624	***	-0.154	Ns
<i>Galipea jasminiflora</i> (A.St.-Hil.) Engler	Gali jas	-0.530	**	0.431	*	-0.457	*	0.726	***
<i>Inga striata</i> Benth.	Inga str	-0.009	ns	-0.088	ns	0.440	*	-0.073	Ns
<i>Ixora warmingii</i> Müll.Arg.	Ixor war	-0.307	ns	0.379	*	-0.335	ns	-0.057	Ns
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Az.Tozzi & H.C.Lima	Lonc cul	0.040	ns	-0.102	ns	0.130	ns	0.017	Ns
<i>Machaerium minutiflorum</i> Tul.	Mach min	0.461	*	-0.473	*	0.110	ns	-0.083	Ns
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	Mach vil	0.140	ns	-0.167	ns	0.313	ns	-0.020	Ns

Continua...

Tabela 5, Continuação...

Espécie	Abreviações	V		m		Drenagem		Cota	
		R_s	p	R_s	p	R_s	p	R_s	P
<i>Maytenus ilicifolia</i> Mart.	Mayt ili	0.195	ns	-0.065	ns	-0.212	ns	-0.005	Ns
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart.	Metr sti	-0.361	ns	0.360	ns	-0.326	ns	0.307	Ns
<i>Mollinedia widgrenii</i> A.DC.	Moll wid	0.333	ns	-0.304	ns	0.047	ns	-0.079	Ns
<i>Myrciaria floribunda</i> (West) O.Berg	Myrc flo	0.348	ns	-0.292	ns	0.099	ns	-0.301	ns
<i>Ocotea elegans</i> Mez	Ocot ele	0.096	ns	-0.143	ns	-0.081	ns	-0.230	ns
<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	Ocot lax	0.134	ns	-0.011	ns	0.133	ns	0.046	ns
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	Ocot odo	-0.374	*	0.387	*	-0.400	*	0.199	ns
<i>Persea willdenovii</i> Kosterm.	Pers wil	-0.098	ns	0.045	ns	-0.230	ns	-0.208	ns
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) Macbr.	Pipt gon	0.252	ns	-0.302	ns	0.600	***	-0.177	ns
<i>Platycyamus regnellii</i> Benth.	Plat reg	-0.251	ns	0.350	ns	-0.278	ns	0.349	ns
<i>Rollinia laurifolia</i> Schldt.	Roll lau	-0.017	ns	-0.022	ns	0.184	ns	-0.032	ns
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baillon) Smith & Downs	Seba com	-0.194	ns	0.159	ns	-0.533	**	0.234	ns
<i>Siparuna guianensis</i> Aublet	Sipa gui	0.211	ns	-0.323	ns	0.169	ns	0.119	ns
<i>Strychnos brasiliensis</i> (Sprengel) Mart.	Stry bra	0.400	*	-0.277	ns	0.005	ns	-0.222	ns
<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) Mitchell	Tapi obt	0.188	ns	-0.190	ns	0.197	ns	-0.263	ns
<i>Trichilia pallida</i> Swartz	Tric pal	0.500	**	-0.530	**	0.134	ns	-0.098	ns
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	Zant car	0.362	ns	-0.292	ns	0.112	ns	0.023	ns

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns = não significativo.

ARTIGO 2

Varição espacial e temporal da comunidade e populações abóreas de um fragmento de floresta estacional em Lavras, MG

(Preparado de acordo com as normas da *Revista Brasileira de Botânica*)

EVANDRO L. M. MACHADO¹, ARY T. OLIVEIRA-FILHO¹, EDUARDO VAN DEN BERG², PEDRO HIGUCHI¹ e RUBENS MANOEL DOS SANTOS¹

Título resumido: Dinâmica de um fragmento de floresta estacional

Autor para correspondência: Evandro L. M. Machado. e-mail: machadoelm@gmail.com

¹ Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Lavras, 37200-000, Lavras, MG.

² Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, 37200-000 Lavras, MG.

ABSTRACT – (Spatial and temporal variation of the tree community and populations of a fragment of tropical seasonal forest in SE Brazil). The dynamics of the tree community and 12 constituent populations was investigated in a fragment of tropical semideciduous forest in Lavras, SE Brazil, based on surveys carried out in 2000 and 2005 in 29 20 × 20 m plots. The main purpose was to assess the possibility of detecting patterns of dynamics that could be related to the environmental heterogeneity of a forest fragment with a comparatively small area (4.0 ha). Rates of mortality and recruitment of trees and gain and loss of basal area were obtained for the whole sample, four pre-defined soil habitats, diameter classes and tree populations. The tree community was in an unstable phase in the period, once mortality rates surpassed recruitment rates and loss rates of basal area surpassed gain rates. These overall changes were possibly related to a degradation phase of the sylvigenetic cycle, probably triggered by a severe past disturbance event. The tree community dynamics was not homogenous throughout the fragment, differed significantly among habitats defined by different soils and drainage regimes, but showed no spatial autocorrelation. The environmental variables that most strongly correlated with the variations of the dynamics rates were those related with the availability of light, water and mineral nutrients. In contrast with the overall trends, understory species expanded in density in the period, probably also in response to the same disturbance event.

Key words – forest dynamics, tree community dynamics, tree population dynamics, tropical semideciduous forest.

RESUMO – (Variação espacial e temporal da comunidade e populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional em Lavras, MG). A dinâmica da comunidade arbórea e de 12 populações componentes foi investigada em um fragmento de floresta estacional semidecídua em Lavras, Minas Gerais, com

base em inventários conduzidos nos anos de 2000 e de 2005 em 29 parcelas de 20 × 20 m. O objetivo principal foi verificar se seria possível detectar padrões de dinâmica relacionados à heterogeneidade ambiental de um fragmento florestal de área comparativamente pequena (4,0 ha). Foram obtidas taxas de mortalidade e recrutamento de árvores e taxas de ganho e perda de área basal para a amostra total, quatro habitats de solo previamente definidos, classes de diâmetro e populações. A comunidade arbórea mostrou-se instável no período, uma vez que as taxas de mortalidade superaram as de recrutamento e as taxas de perda superaram as de ganho em área basal tanto na amostra total como nos habitats de solo. Tais mudanças gerais se relacionaram, possivelmente, a uma fase de degradação do ciclo silvigenético provavelmente desencadeada por um severo episódio de distúrbio no passado. A dinâmica da comunidade não foi homogênea em todo o fragmento, diferiu significativamente entre os habitats de solo, mas não mostrou nenhuma auto-correlação espacial. As variáveis ambientais que se correlacionaram mais fortemente com a variação das taxas de dinâmica foram aquelas vinculadas à disponibilidade de água, luz e nutrientes minerais. Em contraste com a tendência global, as espécies de subdossel expandiram em densidade no período, provavelmente em resposta ao mesmo evento de distúrbio.

Palavras chave – dinâmica de comunidades arbóreas, dinâmica florestal, dinâmica de populações arbóreas, floresta tropical semidecídua.

Introdução

Estudos de longo prazo sobre as mudanças espaciais e temporais dos remanescentes naturais de florestas tropicais são importantes para permitir a distinção entre processos dinâmicos naturais e mudanças resultantes da ação antrópica (Kornig & Balslev 1994). A interação dos fatores bióticos e abióticos com as flutuações das comunidades e populações de plantas ao longo do tempo determina o processo evolutivo da comunidade florestal (Appolinário *et. al.* 2005).

Nas florestas tropicais, os processos dinâmicos podem atuar sobre os parâmetros fisionômico-estruturais de maneira diferente a curtas distâncias, produzindo grande heterogeneidade espacial (Whitmore 1989, Lieberman & Lieberman 1989, 1994, Felfili 1995a). Esta heterogeneidade resulta da combinação e, ou interação de inúmeros fatores, com especial destaque para as variações do ambiente físico e do regime de distúrbios (Martinez-Ramos 1985, Denslow 1987). Dessa maneira, a composição das espécies e a dinâmica da comunidade podem ser afetadas pelas alterações na intensidade e qualidade da luz, na umidade e temperatura do solo e ar, nas propriedades edáficas, além de variações topográficas. Os distúrbios causam uma heterogeneidade adicional ao modificar localmente vários aspectos do ambiente físico, notadamente as condições de luz, temperatura e umidade (Burslem & Whitmore 1999). Distúrbios naturais ou antrópicos são forças importantes capazes de moldar a

estrutura e a dinâmica de comunidade de plantas (Caswell & Cohen 1991). Do mesmo modo, outros processos, como competição, polinização, dispersão de sementes e, ou predação, são determinantes deste processo de mudança temporal da vegetação (van den Berg 2001, Pinto 2002).

Em ambientes tropicais, o histórico de perturbação tem sido reportado como um dos principais elementos que determinam o processo de dinâmica e a estrutura de comunidades de espécies arbóreas. De acordo com Denslow (1980), distúrbios naturais, notadamente os causados pela queda de árvores, são importantes para a manutenção da elevada diversidade de espécies em florestas tropicais. Por outro lado, distúrbios intensos e em grande escala espacial, muitos deles causados pelo homem, certamente têm um efeito empobrecedor sobre a comunidade de plantas, tanto em sua biomassa como diversidade de espécies (Whitmore & Burslem 1998). Os processos dinâmicos ordinários ocorrentes nas florestas tropicais são geradores de heterogeneidade espacial e temporal, com fortes reflexos na estrutura das comunidades. Assim, a interação complexa dos regimes de distúrbios com as variações do ambiente físico é o principal gerador e mantenedor da elevada heterogeneidade ambiental das florestas tropicais e explica, pelo menos em parte, sua elevada diversidade. Neste sentido, pode-se entender que as florestas tropicais são compostas, de fato, por um mosaico composto por peças de diferentes tamanhos, estádios sucessionais e composição de espécies (Richards 1979, Oldeman 1983, 1989). Esta realidade das florestas

contínuas apresenta um complicador adicional quando se trata de florestas fragmentadas, pois o surgimento das bordas gera mudanças abruptas no espaço e no tempo (Laurance *et al.* 1998).

A complexa realidade biótica e ambiental deve ser levada em consideração quando se buscam meios de conservar a incalculável e ameaçada riqueza que é a diversidade biológica dos remanescentes de floresta tropical. Nesse contexto, o acompanhamento temporal da dinâmica florestal em larga escala, realizado por meio de parcelas permanentes, tem se mostrado muito eficiente e promissor (Whitmore 1988, Condit 1995, 1996, Tomás 1996). Dessa forma, o presente trabalho apresenta uma iniciativa visando enriquecer o conhecimento sobre fatores produtores e mantenedores da valiosa diversidade florestal brasileira, em particular a região do Alto Rio Grande, no sul de Minas Gerais, onde foi estudada a dinâmica da comunidade arbórea de um pequeno (4,0 ha) fragmento de floresta semidecidual. A hipótese básica do presente estudo é de que, a despeito do tamanho reduzido desse fragmento florestal, as variações espaciais dos processos dinâmicos da comunidade arbórea são correlacionadas com a heterogeneidade do substrato, a influência da borda do fragmento e o histórico de distúrbios.

Material e métodos

Área de estudo – O presente estudo foi conduzido em um fragmento florestal conhecido como Mata da Lagoa e localizado na Fazenda Beira Lago, no

município de Lavras, Minas Gerais (21°13'11"S e 44°58'15"W), e a uma altitude média de 884 m. A área atual é de aproximadamente 4,0 ha, mas era de cerca 5,4 ha em 1986, tendo ocorrido um corte raso nas áreas de borda que acarretou uma redução de 25,7% da área (figura 1).

A Mata da Lagoa é um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual Montana segundo o sistema de classificação da vegetação brasileira do IBGE (Veloso *et al.* 1991) e também se insere no domínio da Mata Atlântica *sensu lato* (Oliveira-Filho & Fontes 2000). O fragmento está isolado de outros mais próximos por distâncias nunca inferiores a 1 km e está circundado por uma matriz de baixa biomassa, confrontando-se com pastagens e com o canal de drenagem de uma represa. São evidentes os sinais de impactos localizados causados pela exploração seletiva de madeira e pela constante penetração do gado na floresta em busca de sombra e abrigo, formando trilhas e prejudicando a vegetação do sub-bosque em vários trechos.

O clima da região é do tipo Cwb de Köppen (mesotérmico com verões brandos e suaves e estiagens de inverno). A precipitação e a temperatura médias anuais são de 1.493,2 mm e 19,3°C, respectivamente, com 66% da precipitação ocorrendo no período de novembro a fevereiro (Vilela & Ramalho 1979). Os solos foram classificados segundo o novo Sistema Brasileiro de Classificação de Solo (EMBRAPA 2000) em duas classes: ARGISSOLOS VERMELHO-AMARELOS Distróficos (PVA_d) e NITOSSOLOS VERMELHOS Eutroféricos (NV_{ef}).

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

Inventário das variáveis ambientais – Foi realizado um levantamento topográfico da Mata da Lagoa, no qual a inclinação do terreno foi medida com auxílio de um hipsômetro de Suunto. Curvas de nível equidistantes em 1 m foram traçadas com base nas cotas de pontos referenciais, possibilitando a extração de coordenadas altimétricas do mapa, as quais foram utilizadas para produzir uma representação tridimensional da área com auxílio do programa

Surfer Versão 5.0, da Golden Software. As coordenadas dos vértices das parcelas permitiram também obter quatro variáveis topográficas por parcela: (a) 'cota média', obtida a partir da média das quatro cotas dos vértices; (b) 'desnível', obtido pela diferença entre as cotas máxima e mínima; (c) 'distância vertical' até o curso d'água, obtida da diferença entre a cota média dos quatro vértices da parcela e a cota da represa, e (d) 'distância horizontal' até o curso d'água, obtida da mensuração da distância do centro da parcela até margem do mesmo. Estas foram obtidas como meio de avaliação indireta das condições hidrológicas dos solos, conforme adotado por Oliveira-Filho *et al.* (1990, 1994b).

Para avaliar esta influência da borda sobre a distribuição das espécies, foi produzido um valor de 'fator de borda' para cada parcela, seguindo o método proposto por Oliveira-Filho *et al.* (1997). O 'fator de borda' de uma parcela é um comprimento linear medido ao longo do contorno da borda. A extensão deste comprimento é medida entre pontos de intercessão da borda com o perímetro de um círculo com raio de comprimento R e origem no centro da parcela. O valor de R representaria o alcance máximo do efeito borda sobre a comunidade arbórea do interior do fragmento; optou-se por $R = 100$ m, que tem sido adotado para fragmentos da região (Espírito-Santo *et al.* 2002; Botrel *et al.* 2002; Souza *et al.* 2003; Oliveira-Filho *et al.* 2004; Carvalho *et al.* 2005; Rocha *et al.* 2005).

A determinação de cobertura do dossel foi obtida por meio do índice de área foliar, ou IAF (também referido como LAI, do inglês *leaf area index*), realizado com auxílio de dois sensores LI-2050, conectados a “dataloggers” LI-2000, marca LI-COR, sendo um sensor instalado em área aberta e outro no interior da floresta. Seguindo os procedimentos de Pezzopane *et al.* (2002), as medidas foram realizadas em quatro pontos no interior de cada parcela, a uma altura do solo de 1,30 m, sob condições de luz difusa, preferencialmente ao amanhecer ou no final da tarde, ou em dias nublados. O IAF foi medido no mês de setembro de 2004, que coincidiu com o período de maior deciduidade da vegetação.

Como foram observadas evidências de impacto do pisoteio do gado sobre o solo e a vegetação, foram obtidas medidas da compactação do solo com meio de avaliar este impacto. Para tanto, foram feitos testes de resistência à penetração vertical com auxílio de um penetrômetro de impacto modelo IAA/PLANALSUCAR-STOLF e seguindo-se a metodologia preconizada por Stolf *et al.* (1983). Os testes foram realizados no campo para a profundidade de 0 a 60 cm com dez repetições distribuídas de maneira sistemática em cada parcela. Com apoio do programa computacional PENETROM (Stolf 1991), foram realizados os cálculos para obtenção dos valores em kgf.cm^{-2} , os quais foram multiplicados pela constante 0,098 para transformação em unidades MPa.

Os valores máximos de resistência de penetração foram extraídos para duas classes de profundidade: 0 a 20 cm e 20 a 40 cm.

Foram coletadas aleatoriamente em cada parcela cinco amostras simples do solo superficial (0-20 cm), as quais foram misturadas e homogeneizadas para formar uma amostra composta, com cerca de 500 g de solo. As amostras foram enviadas para o Laboratório de Análise de Solos do Departamento de Ciências do Solo da UFLA para análises químicas e texturais, realizadas segundo o protocolo da EMBRAPA (1997). As variáveis de solo obtidas foram: pH; teores de P, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺ e Al⁺⁺⁺; soma de bases (SB); saturação por bases (V) e por alumínio (m); e proporções de matéria orgânica, areia, silte e argila. Também foram atribuídas classes de drenagem para cada parcela, seguindo as categorias e critérios da EMBRAPA (2000). Combinando-se as características dos dois subgrupos de solo com a posição topográfica foram encontradas três das oito classes de drenagem da EMBRAPA: ‘moderadamente drenado’, ‘bem drenado’ e ‘acentuadamente drenado’. As três classes foram convertidas em uma escala ordinal de pontuação. A combinação entre as três classes de drenagem e dois subgrupos de solos foi utilizada para pré-definir quatro ‘hábitats de solo’ nos quais foram classificadas as 29 parcelas (figura 1): Argissolo Superior (bem drenado), $n = 5$; Argissolo Inferior (moderadamente drenado), $n = 9$; Nitossolo Superior (acentuadamente drenado), $n = 5$; e Nitossolo Inferior (bem drenado), $n = 10$ parcelas. Foi avaliada a consistência dos quatro hábitats com variações de

diversos aspectos da comunidade arbórea. Estes habitats de solo corresponderam a diferenças significativas na composição e estrutura da comunidade arbórea em estudo anterior (dados inédito) e, por este motivo, foram utilizados nas análises dos processos dinâmicos.

Diversidade e riqueza de espécies – Índices de diversidade são ferramentas que, de forma simplificada, combinam o número de espécies que ocorrem na amostra, ou riqueza, com a distribuição de suas respectivas abundâncias, ou equabilidade (Gaston 1996). A diversidade e riqueza das espécies arbóreas na amostra total e nos habitats foram avaliadas pelos seguintes parâmetros: riqueza de espécies, densidade de espécies por parcela e índices de diversidade de Shannon (H') e de equabilidade de Pielou (J') (Brower & Zar 1984). A riqueza de espécie foi comparada entre os habitats por meio de curvas do esforço coletor traçadas a partir das médias e intervalos de confiança a 95% do número cumulativo de espécies, os quais foram calculados para cada tamanho amostral a partir de todas as combinações possíveis de parcelas (McCune & Mefford 1999). Foram também calculados os estimadores '*jackknife*' de primeira e segunda ordem, os quais projetam o número total de espécies a partir da heterogeneidade da amostra (Heltsche & Forrester 1983, Palmer 1991). Os valores de H' dos habitats foram comparados pelo de t de Hutcheson (Zar 1996). As comparações foram feitas aos pares porque este teste é o único disponível para comparações estatísticas entre valores de H' . Com o propósito de se detectarem possíveis

alterações nos padrões de riqueza, ganhos e perdas de espécies foram contrastados, em cada habitat de solo e na amostra total, por meio de comparações entre contagens de Poisson (Zar 1996).

Dinâmica da comunidade – Variáveis de dinâmica foram calculadas para a amostra total da comunidade e para os habitats de solos, classes de diâmetro e populações selecionadas. As variáveis expressam a dinâmica de duas formas: em demografia (contagens) de indivíduos arbóreos e em área basal das árvores, assumida como a soma das áreas seccionais à altura do peito calculada, assumindo uma relação circular com o DAP. Com base em Sheil *et al.* (1995, 2000), foram assumidas mudanças em tamanho populacional por intervalo de tempo em proporção constante do tamanho inicial da população e foram, assim, calculadas as taxas anuais médias de mortalidade (M) e recrutamento (R) de árvores individuais e taxas anuais médias de perda (P) e ganho (G) de área basal das árvores por meio das expressões exponenciais:

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

$$R = [1 - (1 - N_r/N_i)1/t] \times 100,$$

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

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

em que t é o tempo decorrido entre os inventários, N_0 e N_t são, respectivamente, as contagens inicial e final de árvores individuais, N_m e N_r são, respectivamente, o número de árvores mortas e recrutadas, AB_0 e AB_t são,

respectivamente, as áreas basais inicial e final das árvores, AB_m é a área basal das árvores mortas, AB_r é a área basal dos recrutados e AB_d e AB_g são, respectivamente, o decréscimo (por meio de quebra ou perda parcial do tronco) e o incremento em área basal das árvores sobreviventes. Para expressar a dinâmica global, foram obtidas as taxas de rotatividade (*turnover*) em número de árvores (T_N) e área basal (T_{AB}) a partir, respectivamente, das médias das taxas de mortalidade e recrutamento e de perda e ganho (Oliveira-Filho *et al.* 1997, Werneck & Franceschinelli 2004):

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

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

Conforme Korning & Balslev (1994), foram também ainda obtidas as taxas de mudança líquida no período, tanto para número de árvores (Ch_N) como área basal (Ch_{AB}), sendo utilizadas as equações:

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

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

Dinâmica das populações arbóreas – Foram escolhidas para análise da dinâmica populacional na amostra total as 12 espécies que apresentaram 20 ou mais indivíduos nos dois inventários, incluindo mortos e recrutados. A diferença entre os números de recrutados e mortos em cada uma das 12 populações foi verificada por comparações entre contagens de Poisson (Zar 1996). Com o propósito de auxiliar a identificação de padrões ecologicamente significativos, as

12 espécies foram classificadas segundo sua guilda de regeneração e dispersão. Para as guildas de regeneração foram adotados as categorias e os critérios propostos por Lieberman & Lieberman (1987) porque estes têm a vantagem de considerar não só as exigências lumínicas, bem como o porte das espécies na maturidade. As categorias são: (a) 'sub-bosque', (b) 'subdossel', (c) 'dossel-tolerante à sombra', (d) 'dossel-exigente de luz', e (e) 'pioneira'. Já quanto as guildas de dispersão, foram utilizadas as categorias e critérios de van der Pijl (1982) para definir as seguintes síndromes: (a) anemocóricas, espécies cujos diásporos são disseminados pelo vento; (b) autocóricas, as que dispersam suas sementes pela gravidade ou por deiscência explosiva; e (c) zoocóricas, aquelas cujos diásporos são disseminados por animais. Para a classificação das espécies nos dois sistemas de guildas, foram utilizadas informações sobre a biologia das espécies na literatura (Morellato & Leitão-Filho 1992, Lorenzi 1992, 1998, Oliveira-Filho *et al.* 1995, Barroso *et al.* 1999, Nunes *et al.* 2003, Toniato & Oliveira-Filho 2004) acrescidas do conhecimento dos próprios autores.

Dinâmica por classes diamétrica – A dinâmica das árvores por classe de diâmetro nos quatro habitats foi analisada empregando-se os mesmos intervalos de classe com amplitudes crescentes que foram adotados em estudo de dinâmica florestal na região por Appolinário *et al.* (2005) para compensar o forte decréscimo da densidade nas classes de tamanhos maiores, típico da distribuição em exponencial negativo, conhecida como *J*-invertido (Botrel *et al.* 2002). Para

descrever as variações temporais ocorridas em cada classe de diâmetro, foi contabilizado o número de árvores que passou pelos seguintes eventos: permanência na classe, morte, recrutamento, imigração (*ingrowth*) e emigração (*outgrowth*) na classe, podendo os dois últimos ser progressivos ou regressivos (Lieberman *et al.* 1985). Com base na distribuição de diâmetros em 2000, foram utilizados testes de qui-quadrado para verificar se as frequências de árvores vivas em 2005 e de árvores mortas foram independentes das classes de diâmetro. A diferença entre o número de árvores ingressantes (recrutas + imigrantes) e árvores egressas (mortos + emigrantes) em cada classe de diâmetro foi verificada por comparações entre contagens de Poisson para a amostra total e para os quatro habitats de solos.

Análises estatísticas das variáveis fisionômicas e ambientais – Como os eventos amostrados não são espacialmente aleatorizados nas parcelas, ou seja, estas não foram distribuídas independentemente, foi aplicada uma análise geoestatística para incorporar uma eventual dependência residual entre parcelas. Variáveis espaciais correspondendo a coordenadas x e y do centro de cada parcela foram utilizadas para definir uma rede de pontos. Esta permitiu uma análise exploratória preliminar, realizada com o objetivo de observar o comportamento geral no espaço das variáveis ambientais e de dinâmica da comunidade arbórea. A dependência espacial foi analisada por meio de ajuste de

semivariograma utilizando-se modelos isotrópicos para testar as funções (Burrough & McKonnell 1998).

Como, em todos os casos, as análises variográficas indicaram que não houve estrutura espacial, ou seja, não existiu uma função estrutural com semivariância de comportamento modelável, as variáveis puderam ser analisadas por métodos clássicos de mínimos quadrados da estatística paramétrica (Zar 1996). Para a realização destas análises, a normalidade das variáveis foi verificada tanto graficamente como pelo teste de Bartlett. Variáveis que expressam proporções foram transformadas previamente pela função arco-seno \sqrt{x} . Nas comparações entre os quatro habitats de solos, foram utilizadas análises de variância seguidas de testes de Tukey-Kramer. Para isso, considerou-se um delineamento com números de parcelas diferentes e os quatro habitats como tratamentos. Foram também feitas análises de correlação entre duas matrizes de variáveis. A primeira matriz foi composta pelas variáveis de dinâmica comunitária por parcela, expressas em área basal e em número de indivíduos, para duas classes de diâmetro pré-definidas, $5 < 10$ cm e > 10 cm. A segunda matriz foi composta de 26 variáveis ambientais por parcela duas variáveis fisionômico-estruturais: área basal e número de indivíduos. Após uma análise preliminar, 20 variáveis foram eliminadas devido à ausência de correlações significativas com quaisquer das variáveis de dinâmica. As variáveis ambientais remanescentes foram classe de drenagem, pH, saturação por bases

(V) e saturação por alumínio (m) e índice de área foliar (IAF). Foram utilizadas correlações de Pearson para todas as combinações de variáveis, exceto as que envolviam as classes de drenagem, em que foram adotadas correlações de Spearman devido à natureza ordinal (*ranking*) desta variável (Zar 1996). Um outro conjunto de correlações de Pearson foi calculado entre as próprias variáveis de dinâmica.

A independência entre as freqüências de indivíduos sobreviventes, mortos e recrutas nos quatro habitats foi verificada pelo teste de qui-quadrado e a diferença entre os números de recrutas e mortos foi verificada por comparações entre contagens de Poisson (Zar 1996) para os quatro habitats e para a amostra total. A probabilidade de erro tipo I (nível de significância) adotada em todos os testes estatísticos foi de $p > 0,05$.

Resultados

Alterações na riqueza e diversidade de espécies – De modo geral, as mudanças em diversidade de espécies foram pequenas, tanto para a amostra total, como para os habitats de solos, embora estes tenham apresentado padrões diferenciados (tabela 1). Foram encontradas na amostra total 145 espécies no primeiro inventário e 141 no segundo, resultando da saída de seis espécies (*Duguetia lanceolata* A.St.-Hil., *Manihot grahami* Hook., *Peltogyne angustiflora* Ducke, *Salacia arborea* (Leandro) Peyr., *Solanum granuloseprosum* Dunal e *Zanthoxylum fagara* (L.) Sargent) e entrada de

outras duas (*Casearia ulmifolia* Vahl e *Chrysophyllum marginatum* (Hooker & Arnot) Radlk.), o que implicou em uma perda líquida de quatro espécies, não diferindo significativamente. O único contraste significativo nas medidas de diversidade foi registrado para o Argissolo Inferior no qual a perda de espécies foi superior ao ganho. As curvas do esforço do coletor (figura 2), bem como os estimadores 'jackknife' (tabela 1), confirmam a tendência de perda de espécies neste habitat no intervalo entre os dois inventários. O acúmulo progressivo de espécies nas curvas foi significativamente mais pronunciado para o ano de 2000 (primeiro inventário) que para o ano de 2005 (segundo inventário), pela análise dos intervalos de confiança (95%) das curvas.

Dinâmica comunitária – Não foi detectada dependência espacial para nenhuma das variáveis de dinâmica comunitária, tanto em análises para amostra total como para os habitats de solo em separado. As variáveisⁱ de dinâmica comunitária na amostra total e dos quatro habitats de solo (tabela 2) sugerem, de forma geral, uma redução líquida da densidade e da área basal para todos os habitats, como resultado das taxas de mortalidade superiores às de recrutamento e das taxas de perdas superiores às de ganho de área basal. Deve-se salientar que esta redução líquida ocorre com “velocidade” diferenciada em cada habitat de solo. As contagens de mortos foram significativamente maiores que as de recrutadas na amostra total ($Z = 3,14; p < 0,002$) e no Argissolo Inferior ($Z = 2,98; p < 0,005$), mas não no Argissolo Superior ($Z = 1,54; p > 0,1$), Nitossolo

Superior ($Z = 1,18; p > 0,1$) e Nitossolo Inferior ($Z = 0,76; p > 0,1$). Isso salienta que a diferença encontrada para a amostra total deve-se basicamente ao Argissolo Inferior. As freqüências de sobreviventes, mortos e recrutas também diferiram significativamente entre os hábitats ($\chi^2 = 26,807, p < 0,001$). O teste de qui-quadrado mostrou que a significância se concentrou nos Argissolos, nos quais tanto os recrutas como os mortos foram mais freqüentes que o esperado no Superior ($\chi^2 = 8,519, p < 0,010$), e menos freqüentes que o esperado no Inferior ($\chi^2 = 12,893, p < 0,001$). As comparações múltiplas identificaram diferenças significativas para as taxas de recrutamento e rotatividade em número de árvores, mais aceleradas no Argissolo Superior e menos no Argissolo Inferior, com valores intermediários nos Nitossolos (Superiores e Inferiores), os quais não diferiram significativamente dos dois extremos. Não houve contrastes significativos nem para sobreviventes nem para os dois Nitossolos. Os padrões sugerem, portanto, uma dinâmica mais acelerada no Argissolo Superior e menos acelerada no Inferior em relação aos demais hábitats.

Os padrões de dinâmica expressos em área basal foram distintos daqueles verificados para densidade. Diferenças significativas nas comparações múltiplas foram detectadas apenas para as taxas de ganho, as quais foram mais elevadas no Nitossolo Superior que nos dois hábitats Inferiores (Argissolo e Nitossolo), ficando o Argissolo Superior numa posição intermediária, porém, sem diferença significativa com os demais.

As distribuições de densidade de indivíduos por classe diamétrica nos quatro habitats não mostraram variações expressivas entre os dois inventários (figura 3). A dinâmica da comunidade por classe diamétrica na amostra total e em cada habitat de solo é fornecida na tabela 3. A distribuição da frequência de indivíduos por classe diamétrica no segundo inventário não diferiu significativamente das frequências esperadas a partir do primeiro inventário e isto foi observado tanto para a amostra total, ($\chi^2 = 7,190$, $p = 0,061$), como para cada subamostra: Argissolo Superior ($\chi^2 = 4,729$, $p > 0,10$), Argissolo Inferior ($\chi^2 = 2,560$, $p > 0,10$), Nitossolo Superior ($\chi^2 = 0,298$, $p > 0,10$) e Nitossolo Inferior ($\chi^2 = 2,179$, $p > 0,10$).

A análise da primeira classe diamétrica ($5 < \text{DAP} < 10$ cm) em separado indicou que o número de ingressantes (recrutas mais imigrantes) superou o de egressos (mortes mais emigrantes) na amostra total e em todos os habitats exceto o Nitossolo Superior, mas nenhuma destas diferenças foi significativa. Já na segunda classe diamétrica ($10 < \text{DAP} < 20$ cm) o número de egressos superou significativamente o de ingressantes, tanto para a amostra total como para todos os habitats exceto o Nitossolo Superior no qual a diferença não foi significativa. Para as demais classes também não foram encontradas diferenças significativas, mas foi registrada perda líquida de indivíduos na maioria dos casos.

A distribuição de mortos indicou diferenças significativas entre as classes de diâmetro apenas para os habitats Inferiores: Argissolo ($\chi^2 = 6,651$, p

[REDACTED]

< 0,05) e Nitossolo ($\chi^2 = 5,741$, $p < 0,10$). No Argissolo Inferior, o número de mortos foi menor que o esperado na primeira classe diamétrica e maior que o esperado na segunda classe. No Nitossolo Inferior, o número de mortos foi maior que o esperado na primeira classe diamétrica; as diferenças foram inexpressivas para as demais classes. Não houve diferenças significativas na distribuição dos mortos para amostra total ($\chi^2 = 5,178$, $p > 0,10$) e para os habitats Superiores: Argissolo ($\chi^2 = 2,809$, $p > 0,10$) e Nitossolo ($\chi^2 = 0,282$, $p > 0,10$). As freqüências de indivíduos por tipo de mortalidade não se distribuíram de forma independente dos habitats de solo (tabela 4). As diferenças significativas foram verificadas apenas para os indivíduos cortados e mortos quebrados, os quais apresentaram freqüências maiores que as esperadas no Nitossolo Inferior. Já quando se contrastam os tipos de mortalidade com as classes diamétricas não houve diferenças significativas.

Matriz de correlações – A matriz de correlações entre as variáveis de dinâmica, fisionômico-estruturais e ambientais identificou 12 correlações significativas em um total de 57 (tabela 5). A dinâmica da comunidade foi dividida para duas classes diamétricas, devido às diferentes tendências observadas nos dois subconjuntos de árvores. A dinâmica comunitária da primeira classe ($5 < \text{DAP} < 10$ cm) indicou correlações significativas e positivas entre as taxas de mortalidade e as de recrutamento. Nas relações com as variáveis ambientais, tanto as taxas de recrutamento como as de mortalidade foram positivamente

correlacionadas com a classe de drenagem e as taxas de mortalidade, em particular, foram negativamente correlacionadas com o índice de área foliar.

Para a segunda classe diamétrica (DAP > 10 cm), as taxas de mortalidade foram significativa e positivamente correlacionadas com as taxas de perda em área basal. Nas relações com as variáveis fisionômicas, a taxa de mortalidade foi negativamente correlacionada com a área basal. As taxas de recrutamento foram positivamente correlacionadas com pH e saturação por bases (V) e negativamente com saturação por alumínio (m).

A dinâmica comunitária expressa em área basal indicou correlações significativas e negativas das taxas de ganho e de perda com a área basal. Para as variáveis ambientais, foi registrada correlação significativa e positiva entre a taxa de perda e a classe de drenagem.

Dinâmica das populações – A análise da dinâmica das populações não foi repartida nos quatro habitats devido ao número reduzido de indivíduos. Entre as 12 espécies mais abundantes (tabela 6), três apresentaram ganhos de indivíduos significativamente maiores que as perdas, a saber: *Allophylus semidentatus*, *Mollinedia widgrenii* e *Galipea jasminiflora*. As duas primeiras também registraram aumento líquido de área basal. As três espécies apresentam como característica comum o fato de serem espécies de subdossel. Cinco outras espécies; *Piptadenia gonoacantha*, *Sebastiania commersoniana*, *Machaerium minutiflorum*, *Dendropanax cuneatus* e *Platycomus regnellii*; apresentaram

redução significativa em seus números de indivíduos. As três primeiras também apresentaram redução líquida em área basal. Não predominou nenhuma guilda de regeneração entre estas cinco espécies. As quatro restantes; *Acacia polyphylla*, *Cupania vernalis*, *Calycorectes acutatus* e *Myrciaria floribunda*; não apresentaram alterações significativas no número de indivíduos. Quanto à área basal, não houve alteração para *M. floribunda*, *C. vernalis* apresentou decréscimo e as outras duas apresentaram acréscimo.

Discussão

De uma maneira geral, diferentes fases do processo de regeneração florestal podem ser reconhecidas pelas mudanças estruturais que estão sendo registradas, indicando a etapa do processo silvigenético na qual a floresta se encontra (Oldeman 1983, 1989, Engel 1993, Nascimento & Viana 1999). Aspectos diagnósticos importantes neste reconhecimento são as mudanças verificadas tanto na demografia como na biomassa, tradicionalmente expressos como densidade e área basal, no caso de comunidades arbóreas. No presente trabalho, é proposto um modelo hipotético para análise destas mudanças em um contexto silvigenético (figura 4). A condição de 'estabilidade' corresponderia à fase clímax ou madura de uma floresta ou eco-unidade florestal onde a densidade e a área basal flutuariam moderadamente, sob um regime de distúrbios leves, isto é, sem formação de clareiras de dossel ou derrubadas. Na ocorrência de distúrbios mais severos, haveria a 'degradação' caracterizada pela

redução súbita de densidade e área basal. A partir deste ponto, a floresta ou comunidade entra no processo de 'construção inicial' com um aumento tanto em densidade como em área basal, mas podendo passar por uma fase em que a degradação ainda se faz presente na forma de morte de grandes árvores ao mesmo tempo em que aumenta a densidade de árvores pequenas. Segue-se a 'construção tardia', caracterizada pelo 'autodesbaste', no qual a densidade cai e a área basal aumenta devido à morte de árvores pequenas e crescimento das sobreviventes. A dimensão média dos indivíduos tende a aumentar à medida que a densidade diminui. Este processo leva à evolução da estrutura de 'paliteiro' (adensamento de árvores finas), típica dos estágios iniciais de regeneração, para uma estrutura mais complexa e estratificada, característica da fase de 'estabilidade'. Salienta-se que retrocessos por degradação podem intervir em qualquer fase do processo regenerativo. Desta maneira, distúrbios causados fatores naturais ou antrópicos podem afetar a estrutura da comunidade fazendo com que esta não atinja a condição de estabilidade (Swaine & Hall 1988).

A aplicação do modelo acima a pequenos fragmentos florestais, como a Mata da Lagoa, apresenta complicadores adicionais devido ao fato de estes serem mais susceptíveis à descaracterização fisionômica e florística, quer seja pela dramática alteração ambiental imposta pelo efeito borda, quer seja pelo isolamento ecogeográfico, que limita a chegada de dispersores e polinizadores (Leitão Filho & Morellato 1995, Noss & Csuti 1997, Pulliam & Dunning 1997,

Laurance 2000, Laurance *et al.* 2002). Conforme o caso, pode-se somar ainda um grande número de impactos, tais como a retirada seletiva de madeira, deposição de lixo, incêndios florestais, uso pelo gado e invasão de plantas ruderais (Bernacci & Leitão Filho 1996).

A generalizada redução na densidade e na área basal da Mata da Lagoa sugere que a comunidade arbórea estava predominantemente em uma fase de degradação entre 2000 e 2005. Contudo, é difícil determinar se este processo foi desencadeado por um distúrbio generalizado, ocorrido durante ou anterior ao período de estudo, ou então resultado de flutuações cíclicas, nas quais se alternam períodos de acúmulo líquido com outros de perda líquida de densidade e, ou biomassa. Entre os distúrbios candidatos está uma redução de área de cerca de 25% sofrida pela Mata da Lagoa nos quinze anos anteriores ao primeiro inventário, em 2000, conforme atesta uma fotografia aérea de 1985, a qual eliminou áreas de borda ao redor de todo o fragmento, particularmente na porção superior da encosta (Machado *et al.* 2004). Este distúrbio provavelmente acentuou os impactos ambientais do efeito borda em toda a extensão do fragmento uma vez que sua área é muito pequena. A desestabilização da comunidade arbórea por este impacto adicional pode ter se refletido no estágio de degradação captado neste estudo. Outras fontes de distúrbios, porém, continuaram a interferir na Mata da Lagoa no período, podendo haver

contribuído para o processo. Entre elas observou-se a retirada seletiva de madeira e o constante uso pelo gado.

Distúrbios à parte, não pode ser descartada a possibilidade de a fase de degradação registrada na Mata da Lagoa ser também coincidente com um período de retração nas flutuações cíclicas da floresta. São comuns em florestas tropicais períodos de expansão sucedidos por outros de retração devido às alternâncias no predomínio de recrutamento ou mortalidade e, ou então no predomínio de perda ou ganho de biomassa (Manokaran & Kochummen 1987, Felfili 1995a, 1995b, Kellman *et al.* 1998). Após um período em que predominam a mortalidade ou perda, ocorre abertura de espaços para que, em seguida, ocorra um predomínio de recrutamento ou ganho.

Não foram detectadas, na Mata da Lagoa entre 2000 e 2005, grandes mudanças na composição, diversidade e distribuição de abundâncias relativas das espécies arbóreas. Mudanças nos padrões florísticos de florestas tropicais nem sempre são claras e fáceis de se observar. As evidências sugerem que, na ausência de interferências antrópicas e distúrbios de grande intensidade, são baixíssimas as mudanças na composição de espécies de florestas tropicais (Swaine & Lieberman 1987). A maioria das espécies é representada por poucos indivíduos e, por esta razão, as mais raras apresentam maior chance de desaparecerem ou surgirem entre um levantamento e outro (Taylor *et al.* 1996, Kellman *et al.* 1998, Nascimento *et al.* 1999, Werneck *et al.* 2000). O

surgimento de novas espécies observado em inventários contínuos de florestas tropicais varia de 3 a 10% e o desaparecimento de 0 a 8% (Pinto 2002). Segundo Condit *et. al.* (1992), cinco anos de observação é um tempo muito curto para medir a substituição de espécies em comunidades com organismos de vidas tão longas como as árvores.

A única mudança significativa detectada nos padrões de diversidade de espécies foi a redução da riqueza no Argissolo Inferior. Laurance & Bierregaard (1997), verificando o efeito da fragmentação nos padrões de recrutamento, constataram que as alterações abióticas promoveram um incremento nas taxas de recrutamento após o impacto da fragmentação, promovido, em grande parte, pelo surgimento de espécies típicas de estágios iniciais de sucessão e em detrimento da sobrevivência e desenvolvimento das pré-existentes. Como a redução por corte das bordas do fragmento foi mais pronunciada nas adjacências do Argissolo Superior, é possível que o impacto do aporte de espécies colonizadoras tenha desfavorecido espécies pré-existentes no Argissolo Inferior. O efeito seria mais difícil de se detectar no Argissolo Superior, pois este formou uma nova borda onde o maior aporte de novas espécies, típico da formação de comunidades de bordas (Oliveira-Filho *et al.* 1997, van den Berg & Oliveira-Filho 1999), teria compensado a perda das pré-existentes.

Para compreender a dinâmica das florestas tropicais é necessário também avaliá-las sob o prisma das várias condições ambientais, respeitando

particularidades locais e variações internas (Clark 1994, Viana *et al.* 1997, Guilherme *et al.* 2004, Appolinário *et al.* 2005). Na Mata da Lagoa, houve clara heterogeneidade espacial nos padrões de dinâmica, a despeito da tendência geral de perda líquida de densidade e área basal. De forma geral, o processo foi mais acelerado nos habitats Superiores do que nos Inferiores, embora isto tenha sido mais claro nos Argissolos. Deve ser salientado que foi exatamente no Argissolo Superior que a Mata da Lagoa sofreu a maior redução de área por corte raso. Logo, este impacto mais pronunciado teria desestabilizado a comunidade de forma mais intensa neste setor, incrementando sua dinâmica. De certa forma, isto também reforça o argumento de que o impacto do corte das bordas é o principal suspeito entre as possíveis causas da degradação geral do fragmento.

Os tipos de morte também mostraram heterogeneidade espacial, com maiores proporções de árvores cortadas e quebradas no Nitossolo Inferior. A maior proporção de corte provavelmente se deve ao acesso mais fácil deste setor do fragmento para os coletores de madeira e palmito de jerivá (*Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman). Por outro lado, a elevada proporção de mortos quebrados provavelmente se deve ao “efeito dominó” desencadeado pela queda de grandes árvores sobre as menores adjacentes. Metade das mortes de árvores da maior classe de DAP ocorreu no Nitossolo Inferior.

Outra tendência geral detectada foi que a maior perda líquida se verificou entre as árvores da segunda classe diamétrica ($10 < \text{DAP} < 20$ cm).

Este padrão pode ser o reflexo de um impacto severo ocorrido no passado o qual teria atingido com maior rigor o estrato regenerativo do sub-bosque. Provavelmente, os reflexos deste impacto se fizeram sentir no futuro na forma de uma lacuna de ingressos naquela classe de tamanho no período do estudo. Este impacto pode ter sido causado tanto pela redução do fragmento por corte nas bordas, conforme descrito anteriormente, bem como um período de uso mais intenso pelo gado, ou mesmo pela retirada seletiva de árvores pequenas e finas as quais poderiam ter incrementado esta classe. Tal hipótese é reforçada pela maior proporção de árvores cortadas na menor classe de diâmetro.

A heterogeneidade espacial dos padrões de dinâmica da comunidade se refletiram nas correlações internas entre as variáveis de dinâmica. De forma geral, onde houve maior mortalidade também houve maior recrutamento e rotatividade e o mesmo pode ser dito para as perdas e ganhos de área basal. Estes padrões podem ser esperados em um quadro de competição onde as saídas abrem novos espaços que incrementam as entradas (Laurance *et al.* 1998). No entanto, foram as correlações com as variáveis ambientais que mostraram, com maior clareza, algumas das principais forças reguladoras da heterogeneidade espacial da dinâmica da comunidade. A disponibilidade de água e luz foi fundamental para a dinâmica das árvores menores, mas não mostrou efeito significativo sobre a dinâmica das árvores maiores. Como no sub-bosque da floresta a competição por luz é certamente mais acirrada do que no dossel,

depreende-se que a importância relativa deste recurso é maior para as árvores menores (Sterck 1997). Árvores menores podem também ter menor acesso às reservas de água do subsolo que as maiores, o que se torna mais crítico em florestas estacionais, que atravessam uma estação de déficit hídrico (Fortini *et al.* 2003). A maior disponibilidade de água refletiu-se também em maior crescimento expressa pela taxa de ganho em área basal. Quanto à dinâmica das árvores maiores, a maior disponibilidade de nutrientes minerais nos solos implicou em maiores taxas de recrutamento de árvores. O efeito destes recursos para as árvores maiores pode ter se expressado exatamente porque água e luz são menos críticos para esta classe de tamanho.

O processo de sucessão de uma formação vegetal envolve mudanças graduais na estrutura da comunidade e das populações que a compõem. Desta forma, informações sobre as taxas de crescimento, recrutamento e mortalidade dos indivíduos são muito importantes para que se possa verificar se as populações locais estão sendo substituídas por elas próprias ou não. O exame das tendências observadas para as populações em um contexto de guildas de regeneração também pode ajudar na interpretação dos processos de mudança por que passa a comunidade (Gentry & Terborgh, 1990). No entanto, as populações analisadas no presente estudo apresentaram poucas tendências claras com respeito ao grupo ecológico. Merece menção apenas o fato de que, todas as populações que apresentaram expansão em densidade, contrariando a tendência

dominante da comunidade, foram de espécies de subdossel. Esta tendência pode estar relacionada com a significativa redução de densidade de árvores da segunda classe diamétrica ($10 < \text{DAP} < 20$ cm), abrindo espaços para a expansão de pequenas árvores da submata.

A dinâmica da comunidade arbórea na Mata da Lagoa indicou a ocorrência de uma fase de degradação no período de cinco anos deste estudo (2000-05), provavelmente em decorrência de distúrbios severos no passado recente ocasionados, principalmente, por um corte raso que reduziu a área do fragmento, mas também pelo uso da área pelo gado e pela coleta seletiva de árvores. Também foram detectadas variações espaciais nos padrões de dinâmica relacionados ao histórico de perturbações e a variáveis do ambiente físico. Estes achados mostram que os processos dinâmicos em fragmentos florestais podem ser muito heterogêneos, mesmo em pequenas áreas e diferem substancialmente daqueles observados em florestas contínuas, o que exige estratégias diferenciadas para sua conservação e manutenção.

Referências bibliográficas

- APPOLINÁRIO, V., OLIVEIRA-FILHO, A.T. & GUILHERME, F.A.G. 2005. Tree population and community dynamics in a Brazilian tropical semideciduous forest. *Revista Brasileira de Botânica* 28(2):347-360.

- BARROSO, G.M., MORIM, M.P., PEIXOTO, A. L. & ICHASO, C.L.F. 1999. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Editora UFV, Viçosa.
- BERNACCI, L.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1996. Flora fanerogâmica da floresta da fazenda São Vicente, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 19(2):149-164.
- BOTREL, R.T., OLIVEIRA-FILHO, A.T., RODRIGUES, L. & CURI, N. 2002. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutural da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 25(2):195-213.
- BROWER, J.E. & ZAR, J.H. 1984. *Field and laboratory methods for general ecology*. W.M.C. Brow, Dubuque.
- BURSLEM, D.F.R.P. & WHITMORE, T. 1999. Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rain forests. *Journal of Vegetation Science* 10(6):767-776.
- BURROUGH, P.A., MCKONNELL, R.A. 1998. *Principles of geographical information systems: spatial information systems*. Oxford University Press, New York.
- CARVALHO, D.A., OLIVEIRA-FILHO, A.T., VAN DEN BERG, E., FONTES, M.A.L., VILELA, E.A., MARQUES, J.J.G.S.M. & CARVALHO, W.A.C. 2005. Variações florísticas e estruturais do compartimento arbóreo

- de uma floresta ombrófila alto-montana às margens do Rio Grande, Bocaina de Minas, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(1):91-109.
- CASWELL, H., COHEN, J.E. 1991. Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition, and heterogeneity. *In* *Ecological heterogeneity* (J. Kolosa & S.T.A. Pickett, eds.). Springer-Verlag, New York, p.97-122.
- CLARK, D.A. 1994. Plant demography. *In* *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. (L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn, eds.). University of Chicago Press, Chicago, p.90-105.
- CONDIT, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution* 10(1):18-22.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience* 42(4): 822-828.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P., LAFRANKIE, J.V., SUKUMAR, R., MANOKARAN, N., FOSTER, R.B. & ASHTON, P.S. 1996. Species-area and species individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84(3):549-562.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest succession trees. *Biotropica* 12(1): 47-55.

- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18(2): 431-451.
- EMBRAPA 1997. Manual de métodos de análise de solo. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro.
- EMBRAPA 2000. Sistema brasileiro de classificação de solos. 2.ed. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro.
- ENGEL, V.L. 1993. Silvigênese, dinâmica de fragmentos e conservação de florestas tropicais. *Série Técnica IPEF* 1(1):1-19.
- ESPÍRITO-SANTO, F.D.B., OLIVEIRA-FILHO, A.T., MACHADO, E.L.M., SOUZA, J.S., FONTES, M.A.L. & MARQUES, J.J.G.S.M. 2002. Variáveis ambientais e a distribuição de espécies arbóreas em um remanescente de floresta estacional semidecidual montana no campus da Universidade Federal de Lavras (UFLA), MG. *Acta Botanica Brasilica* 16(3):331-356.
- FELFILI, J.M. 1995a. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11(1):67-83.
- FELFILI, J.M. 1995b. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetatio* 117(1):1-15

- FORTINI, L.B., MULKEY, S.S., ZARIN, D.J., VASCONCELOS, S.S. & CARVALHO, C.J.R. 2003. Drought constraints on leaf gas exchange by *Miconia ciliata* (Melastomataceae) in the understory of an eastern Amazonian regrowth forest stand. *American Journal of Botany* 90(6):1064-1070.
- GASTON, K.J. 1996. What is biodiversity? *In* Biodiversity: a biology of numbers and differences (K. J. Gaston, ed.). Blackwell Science, London, p.1-9.
- GENTRY, A.H. & TERBORGH, J. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. *In* Four neotropical rain forests (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, London, p.543-563.
- GUILHERME, F.A.G., OLIVEIRA-FILHO, A.T., APPOLINÁRIO, V. & BEARZOTI, E. 2004. Effects of flooding regimes and woody bamboos on tree community dynamics in a section of tropical semideciduous forest in South-Eastern Brazil. *Plant Ecology* 174(1):19-36.
- HELTSCHKE, J.F. & FORRESTER, N.E. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics* 39(1):1-12.
- KELLMAN, M., TACKABERRY, R. & RIGG, L. 1998. Structure and function in two tropical gallery forest communities: implications for forest conservation in fragmented systems. *Journal of Applied Ecology* 35:195-206.

- KORNING, J. & BALSLEV, H. 1994. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science* 4(1):77-86.
- LAURANCE, W.F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15(1):134-135.
- LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O. (eds.) 1997. Tropical forest remnants: ecology, managements and conservation of fragmented communities. University Chicago, Press, Chicago.
- LAURANCE, W.F., FERREIRA, L.V., RANKIN-DE-MERONA, J.M. & LAURANCE, S.G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79(6):2032-2040.
- LAURANCE, W.F., LOVEJOY, T.E., VASCONCELLOS, H.L., BRUNA, E.M., DIDHAM, R.K., STOUFFER, P.C., GASTON, C., BIERREGAARD, R.O., LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year of investigation. *Conservation Biology* 16(3):605-618.
- LEITÃO FILHO, H.F. & MORELLATO L.P.C. 1995. As perspectivas da mata de Santa Genebra. In *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra* (H.F. Leitão Filho & L.P.C. Morellato, eds.). Editora da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, p.130-134.

- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969–1982). *Journal of Tropical Ecology* 3(3): 347–358.
- LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M., PERALTA, R. & HARTSHORN, G.S. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73 (5):915-924.
- LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. 1989. Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70(3): 550-552.
- LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. *In* La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. (L. McDade, K.S. Bawa, G.S. Hartshorn & H. Hespeneide, eds.). University of Chicago Press, Chicago, p.106-119.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras; Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 1, Ed. Plantarum, Nova Odessa.
- LORENZI, H. 1998. Árvores brasileiras; Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 2, Ed. Plantarum, Nova Odessa.
- MACHADO, E.L.M., OLIVEIRA-FILHO, A.T., CARVALHO, W.A.C., SOUZA, J.S., BORÉM, R.A.T., BOTEZELLI, L. 2004. Análise comparativa da estrutura e flora do compartimento arbóreo-arbustivo de um remanescente florestal na fazenda Beira Lago, Lavras, MG. *Revista Árvore* 28(4):493-510.

- MANOKARAN, N. & KOCHUMMEN, K.M., 1987, Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3(2):315-30.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perenifolias. *In* Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico (A. Gomez-Pómpa & S.R. Amo, eds.). Editorial Alhambra Mexicana, Mexico, p.191-239.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. 1999. Multivariate analysis of ecological data. MjM Software, Gleneden Beach.
- MORELLATO, L.P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. *In* História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área no Sudeste do Brasil. (L.P.C. Morellato, ed.). Editora da UNICAMP/FAPESP, Campinas, p.112-141.
- NASCIMENTO, H.E.M., DIAS, A.S., TABANEZ, A.A.J. & VIANA, V.M. 1999. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 59:(2)329-342.
- NASCIMENTO, H.E.M. & VIANA, V.M. 1999. Estrutura e dinâmica de unidades em um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Scientia Forestalis* 55(1):29-47.

- NOSS, R.F. & CSUTI, B. 1997. Habitat fragmentation. *In* Principles of conservation biology (G.K. Meffe & C.R. Carroll, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, p.269-304.
- NUNES, Y.R. F., MENDONÇA, A.V.R., BOTEZELLI, L., MACHADO, E.L.M. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 2003. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. *Acta Botanica Brasilica* 17(2):213-229.
- OLDEMAN, R.A.A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis, and diversity. *In*: Tropical rain forest: ecology and management. (S.L. Sutton, T.C. Whitmore, A.C. Chadwick, eds.). Blackwell Scientific Publication, Oxford, p.131-50.
- OLDEMAN, R.A.A. 1989. Dynamics in tropical rain forests. *In* Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity. (L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen, H. Balslev, eds.). Academic Press, London, p.3-21.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in south-eastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* 31(4):71-88.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., RATTER, J.A. & SHEPHERD, G.J. 1990. Floristic composition and community structure of a central Brazilian gallery forest. *Flora* 184(2):103-117.

- OLIVEIRA-FILHO, A.T., VILELA, E.A., CARVALHO, D.A. & GAVILANES, M.L. 1994b. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10(3):483-508.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., CARVALHO, D.A., FONTES, M. A. L., VAN DEN BERG, E., CURI, N. & CARVALHO, W.A.C. 2004. Variações estruturais do compartimento arbóreo de uma floresta semidecídua alto-montana na chapada das Perdizes, Carrancas, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 27(2):291-309.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., VILELA, E.A., CARVALHO, D.A. & GAVILANES, M.L. 1995. Estudos florísticos e fitossociológicos em remanescentes de matas ciliares do Alto e Médio Rio Grande. (Boletim técnico 11.106-MA/PA-013) Companhia Energética de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., MELLO, J.M. & SCOLFORO, J.R.S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five year period (1987–1992). *Plant Ecology* 131(1):45-66.
- PALMER, M.W. 1991. Estimating species richness: the second-order jackknife estimator reconsidered. *Ecology* 72(5):1512-1513.

- PEZZOPANE, J.M.P., REIS, G.G., REIS, M.G.F., HIGUCHI, P. & POLLI, H.Q. 2002. Aspectos ecofisiológicos de algumas espécies arbóreas em uma floresta estacional semidecidual secundária. *Revista Brasileira de Agrometeorologia* 10(2):273-281.
- PINTO, J.R.R. 2002. Dinâmica da comunidade arbóreo-arbustiva em uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília, Brasília, 187p.
- PULLIAM, H.R. & DUNNING, J.B. 1997. Demographic processes: Population dynamics on heterogeneous landscapes. *In* Principles of conservation biology (G.K. Meffe & C.R. Carroll, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, p.203-233.
- RICHARDS, P.W. 1979. The tropical rain forest. Cambridge University Press, London.
- ROCHA, C.T.V., CARVALHO, D.A., FONTES, M.A.L., OLIVEIRA-FILHO, A.T., VAN DEN BERG, E & MARQUES, J.J.G.S.M. 2005. Comunidade arbórea de um continuum entre floresta paludosa e de encosta em Coqueiral, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28(2):203-218.
- SHEIL, D., BURSLEM, D.F.R.P. & ALDER, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83(2):331-333.

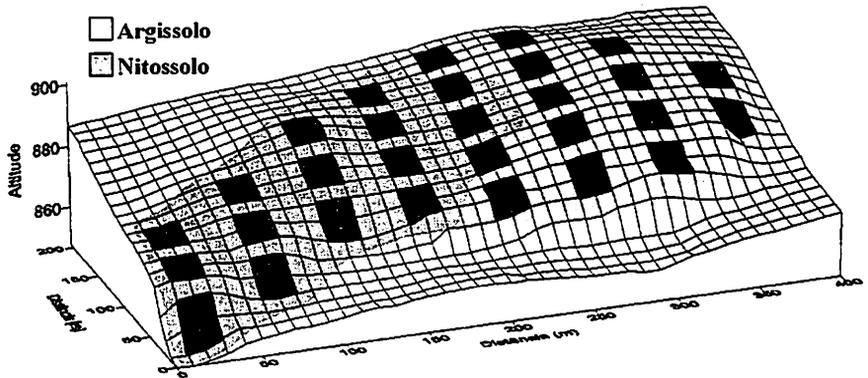
- SHEIL, D., JENNINGS, S. & SAVILL, P. 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 16(1):765-800.
- STERCK, F. 1997. Trees and light: tree development and morphology in relation to light availability in a tropical rain forest in French Guiana. PhD Thesis, Wageningen University.
- SOUZA, J.S., ESPÍRITO-SANTO, F.D.B., FONTES, M.A.L., OLIVEIRA-FILHO, A.T. & BOTEZELLI, L. 2003. Análise das variações florísticas e estruturais da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua às margens do rio Capivari, Lavras-MG. *Revista Árvore* 27(2):185-206.
- STOLF, R. 1991. Teoria e teste experimental de fórmulas de transformação dos dados de penetrômetro de impacto em resistência do solo. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 15(2):229-235.
- STOLF, R., FERNANDES, J. & FURLANI NETO, V.L. 1983. Recomendação para o uso do penetrômetro de impacto - modelo IAA/Planalsucar - Stolf (Série penetrômetro de impacto – Boletim, 1), MIC/IAA/PNMCA-Planalsucar, São Paulo.
- SWAINE, M.D. & HALL, J. B. 1988. The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 4:253-269.

- SWAINE, M.D. & LIEBERMAN, D. (eds.). 1987. The dynamics of tree population in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 3:289-377.
- TAYLOR, D.M., HAMILTON, A.C., WHYATT, J.D., MUCUNGUZI, P. & BUKENYA-ZIRABA, R.B. 1996. Stand dynamics in Mpanga Research Forest Reserve, Uganda, 1968-1993. *Journal of Tropical Ecology* 12(3):583-597.
- TOMÁS, H. 1996. Permanent plots as tools for plant community ecology. *Journal of Science* 7:195-202.
- TONIATO, M.T.Z. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 2004. Variations in tree community composition and structure in a fragment of tropical semideciduous forest in southeastern Brazil related to different human disturbance histories. *Forest Ecology and Management* 198(3): 319-339.
- VAN DEN BERG, E. 2001. Variáveis ambientais e a dinâmica estrutural e populacional de uma floresta de galeria em Itutinga, MG. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- VAN DEN BERG, E. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in southeastern Brazil. *Flora* 194(2/3):249-266.
- VAN DER PIJL, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3rd ed. Springer-Verlag, Berlin.

- VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.
- VIANA, V.M.; TABANEZ, A.J.A. & BATISTA, J.L.F. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. *In* Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities (W.F. Laurance & R.O. Bierregaard Jr., eds.). The University of Chicago Press, London, p.351-365.
- VILELA, E.A. & RAMALHO, M.A.P. 1979. Análise das temperaturas e precipitações pluviométricas de Lavras, Minas Gerais. *Ciência e Prática* 3(1): 71-79.
- WERNECK, M. & FRANCESCHINELLI, E.V. 2004. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. *Plant Ecology* 174(2):337-346.
- WERNECK, M.S.; FRANCESCHINELLI, E.V. & TAMEIRÃO-NETO, E. 2000. Mudança na florística e estrutura de uma floresta decídua durante um período de 4 anos (1994-1998), na região do triângulo Mineiro, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 23:(4)401-413.
- WHITMORE, T.C. 1988. The influence of tree population dynamics on forest species composition. *In* Plant population ecology (A.J. Davy, M.J. Hutchings, A.R. Watkinson, eds.). Blackwell, Oxford, p. 271-291.

- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(4):536-38.
- WHITMORE, T.C. & BURSLEM, D.F.R.P. 1998. Major disturbances in tropical rainforests. *In* Dynamics of tropical communities (D.M. Newbery, H.H.T. Prins & N. Brown, eds.). Blackwell, Oxford, p.549-565.
- ZAR, J.H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

(A)



(B)

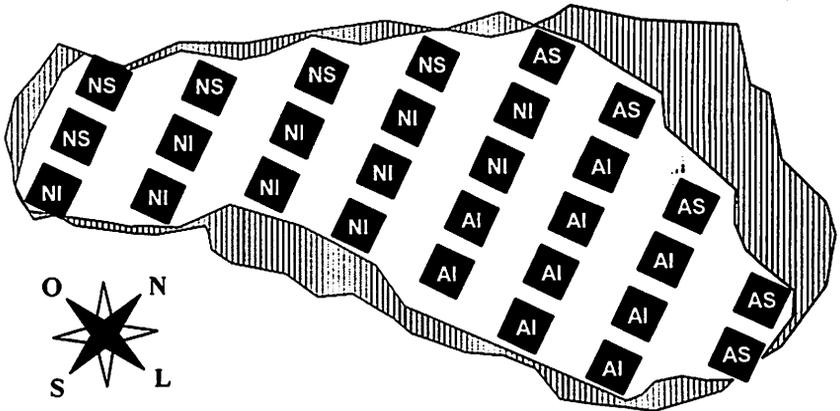


Figura 1. (A) Diagrama de superfície mostrando o relevo, a distribuição das parcelas amostrais de 20×20 m e os dois subgrupos de solos da Mata da Lagoa, Lavras, MG. (B) Mapa mostrando a área atual (branco) da Mata da Lagoa, a área desmatada na década de 1980 (hachurado) e a classificação das parcelas nos quatro hábitats de solo: AS = Argissolo Superior; AI = Argissolo Inferior; NS = Nitossolo Superior; NI = Nitossolo Inferior.

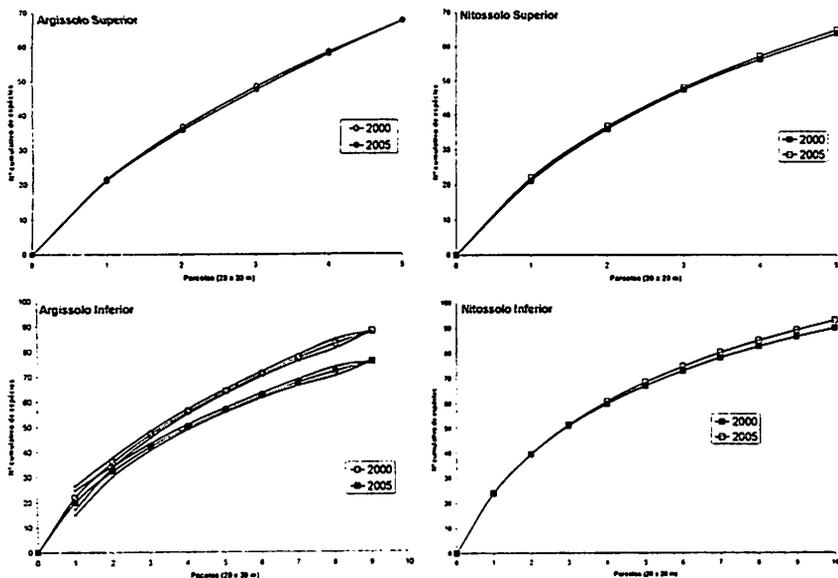


Figura 2. Curvas de progressão do número cumulativo médio de espécies com o incremento do número de parcelas amostrais de 20 × 20 m para os quatro habitats de solos analisados e dois inventários (2000 e 2005) realizados na Mata da Lagoa, Lavras, MG. Por razões de clareza, as curvas representando os intervalos de confiança a 95% são mostradas apenas no diagrama do Argissolo Inferior.

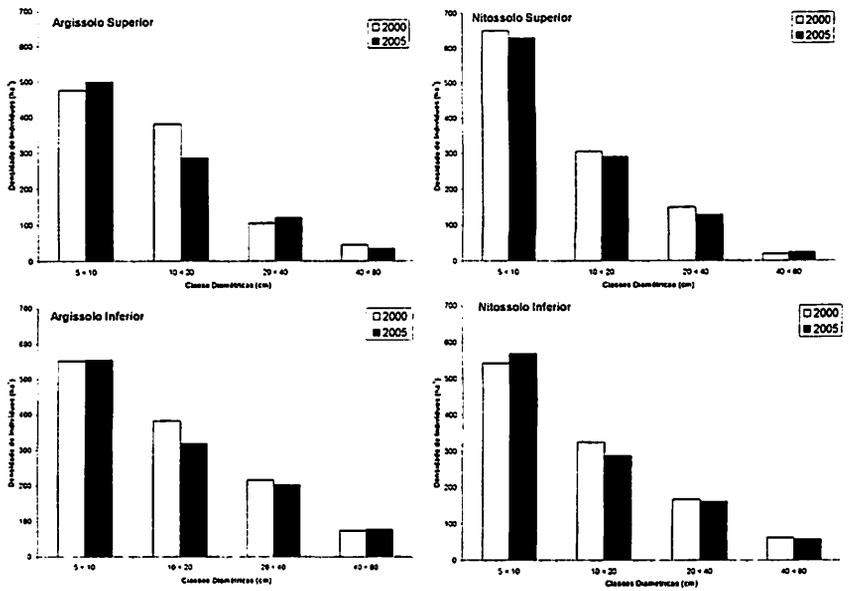


Figura 3. Distribuição da densidade absoluta de indivíduos do compartimento arbóreo nos quatro habitats de solo analisados para os dois inventários realizados (2000 e 2005) na Mata da Lagoa, Lavras, MG.

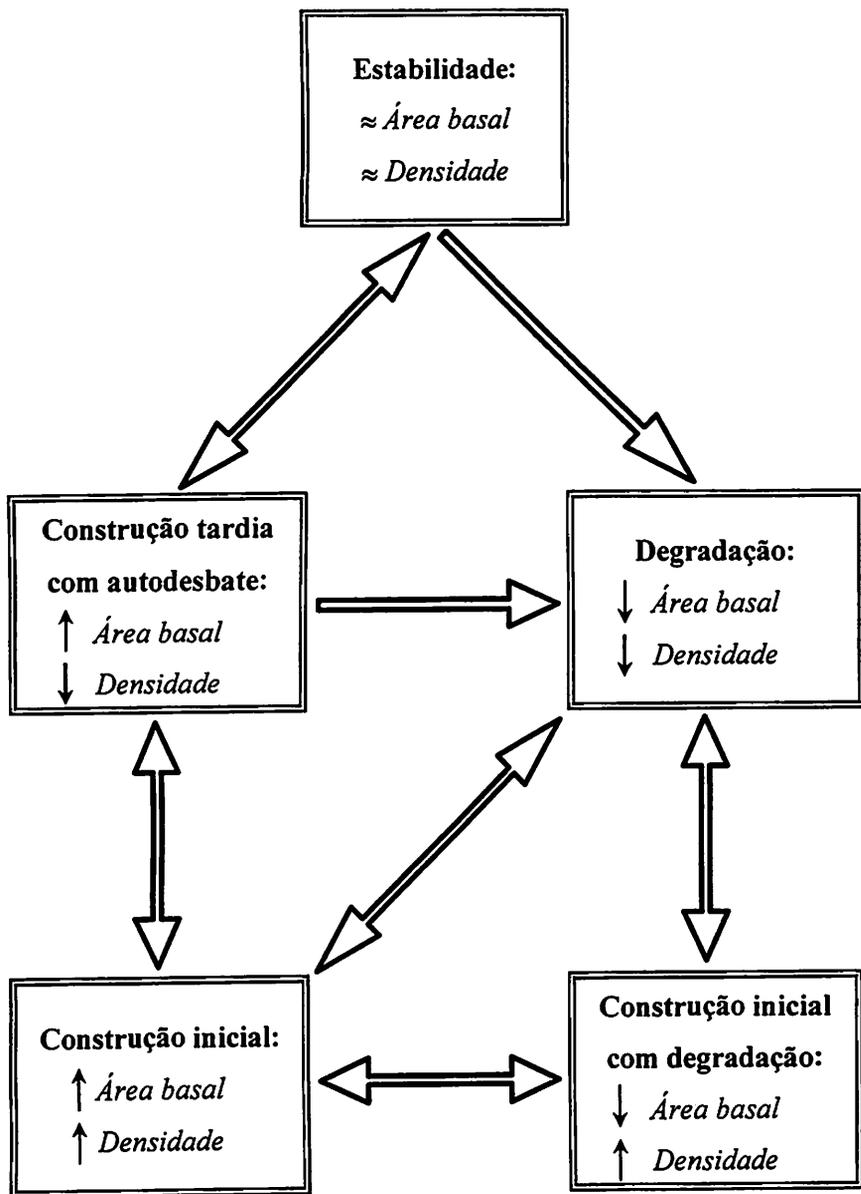


Figura 4. Proposta de representação das interações entre fases hipotéticas do processo de regeneração florestal com os respectivos processos de dinâmica da comunidade arbórea expressos em demografia (densidade) e biomassa (área basal).

Tabela 1. Variáveis de diversidade e riqueza de espécies do compartimento arbóreo da Mata da Lagoa, Lavras, MG, na amostra total e nos quatro hábitats de solo.

	Amostra Total	Argissolo Superior	Argissolo Inferior	Nitossolo Superior	Nitossolo Inferior
Amostragem:					
Número de parcelas de 20 x 20 m (<i>M</i>)	29	5	9	5	10
Riqueza e Diversidade de espécies:					
Número de espécies (2000)	145	68	88	64	90
Número de espécies (2005)	141	68	76	65	93
Perda de espécies	6 (4,14%)	8 (11,76%)	13 (14,77%)	4 (6,25%)	2 (2,22%)
Ganho de espécies	2 (1,42%)	8 (11,76%)	1 (1,32%)	5 (7,69%)	5 (5,38%)
Z (contagem de Poisson)	1,414 ^{ns}	0 ^{ns}	3,207*	0,333 ^{ns}	1,134 ^{ns}
Índice de diversidade Shannon (<i>H'</i>) (2000)	3,961	3,585	3,292	3,472	3,886
Índice de diversidade Shannon (<i>H'</i>) (2005)	3,918	3,554	3,105	3,506	3,892
<i>t</i> de Hutcheson	0,725 ^{ns}	0,245 ^{ns}	1,599 ^{ns}	-0,298 ^{ns}	-0,885 ^{ns}
Equabilidade de Pielou (<i>J</i>) (2000)	0,796	0,850	0,735	0,835	0,864
Equabilidade de Pielou (<i>J</i>) (2005)	0,792	0,842	0,717	0,840	0,859
Estimador <i>jackknife</i> ; 1ª ordem (2000)	187,5	104,8	128,0	94,4	120,6
Estimador <i>jackknife</i> ; 1ª ordem (2005)	186,5	107,2	107,1	96,2	127,2
Estimador <i>jackknife</i> ; 2ª ordem (2000)	206,9	127,4	150,1	110,9	132,9
Estimador <i>jackknife</i> ; 2ª ordem (2005)	205,9	133,0	121,4	113,3	145,5

*, $p = 0,002$; ^{ns}, não significativo

Tabela 2. Dinâmica da comunidade arbórea da Mata da Lagoa, Lavras, MG, entre 2000 e 2005, contabilizada para a amostra total e seus quatro habitats de solo e expressa em número de indivíduos e área basal. Valores entre parênteses são as frequências esperadas e os entre colchetes são as médias das *N* parcelas de cada estrato amostral. Médias seguidas das mesmas letras minúsculas não diferem significativamente entre si em testes de Tukey-Kramer.

	Amostra Total	Argissolo Superior	Argissolo Inferior	Nitossolo Superior	Nitossolo Inferior	<i>F</i>	<i>p</i>
Amostragem:							
Número de parcelas de 20 x 20 m (<i>N</i>)	29	5	9	5	10		
Número de árvores:							
Inicial (2000)	1307	201	442	225	439		
Final (2005)	1250	188	416	215	431		
Sobreviventes	1114	159 (177,6)	391 (360,5)	184 (197,6)	380 (378,3)		
Mortas	193	42 (30,8)	51 (62,5)	41 (34,2)	59 (65,5)		
Recrutas	136	29 (21,7)	25 (44,0)	31 (24,1)	51 (46,2)		
Taxas de mortalidade (% ano ⁻¹)	3,15	4,6 [4,8]	2,4 [2,6]	3,9 [3,9]	2,8 [2,8]	2,79	0,061
Taxas de recrutamento (% ano ⁻¹)	2,28	3,3 [3,4] ^a	1,2 [1,1] ^b	3,1 [3,2] ^{ab}	2,5 [2,4] ^{ab}	4,64	0,010
Taxas de rotatividade (% ano ⁻¹)	2,71	3,9 [4,1] ^a	1,8 [1,8] ^b	3,5 [3,5] ^{ab}	2,7 [2,6] ^{ab}	5,95	0,003
Taxas de mudança (% ano ⁻¹)	-0,89	-1,3 [-1,4]	-1,2 [-1,4]	-0,9 [-0,8]	-0,4 [-0,3]	0,60	0,619

Continua...

Tabela 2. Continuação....

	Amostra Total	Argissolo Superior	Argissolo Inferior	Nitossolo Superior	Nitossolo Inferior	<i>F</i>	<i>p</i>
Área basal:							
Inicial (2000)	34,2416	4,6080	13,9717	4,0369	11,6250		
Final (2005)	32,7031	4,2662	13,2537	3,9186	11,2646		
Mortas (m ²)	3,7269	0,6443	1,4556	0,5818	1,0452		
Decremento dos sobreviventes (m ²)	-0,5522	-0,0686	-0,1634	-0,0762	-0,2440		
Recrutas (m ²)	0,3996	0,0774	0,0732	0,1006	0,1484		
Incremento dos sobreviventes (m ²)	2,3409	0,2937	0,8278	0,4390	0,7804		
Taxas de perdas (% ano ⁻¹)	2,63	3,3 [3,9]	2,4 [3,1]	3,5 [3,5]	2,3 [2,3]	0,55	0,653
Taxas de ganhos (% ano ⁻¹)	1,74	1,8 [2,0] ^{ab}	1,4 [1,4] ^b	2,9 [3,1] ^a	1,7 [1,7] ^b	6,85	0,002
Taxas de rotatividade (% ano ⁻¹)	2,18	2,6 [2,9]	1,9 [2,2]	3,2 [3,3]	2 [2,0]	1,25	0,312
Taxas de mudança (% ano ⁻¹)	-0,92	-1,5 [-2,0]	-1 [-1,7]	-0,6 [-0,4]	-0,6 [-0,6]	0,70	0,563

Tabela 3. Dinâmica por classe de diâmetro (DAP) da comunidade arbórea da Mata da Lagoa, Lavras, MG, entre 2000 e 2005, contabilizada para a amostra total e seus quatro habitats de solo. As frequências esperadas (esp.) para o número de árvores em 2005 e para o número de mortos por classe de DAP basearam-se na distribuição do número de árvores por classe de DAP em 2000. Seguem-se as taxas de mortalidade anual e os números de emigrantes (Emig.), recrutas (Rec.) e imigrantes (Imig.) mais as comparações de Poisson entre contagens de saídas (mortos + emigrantes) e entradas (recrutas + imigrantes).

DAP (cm)	Nº de árvores			Mortos			Emig. N°	Rec. N°	Imig. N°	Cont. Poisson	
	2000	2005	esp.	N°	esp.	%ano ⁻¹				Z	p
Amostra Total											
5 < 10	641	654	613,0	92	94,7	3,1	41	136	10	0,778	ns
10 < 20	405	345	387,3	73	59,8	3,9	32	0	45	4,899	0,001
20 < 40	196	188	187,5	22	28,9	2,4	11	0	25	1,050	ns
40 < 80	65	63	62,2	6	9,6	1,9	2	0	6	0,535	ns
Totais	1307	1250		193		3,1	86	136	86		
Argissolo Superior											
5 < 10	95	100	88,9	20	19,9	4,6	5	29	1	0,674	ns
10 < 20	76	57	71,1	20	15,9	5,9	3	0	4	3,657	0,001
20 < 40	21	24	19,6	1	4,4	1,0	0	0	4	1,342	ns
40 < 80	9	7	8,4	1	1,9	2,3	1	0	0	1,414	ns
Totais	201	188		42		4,6	9	29	9		
Argissolo Inferior											
5 < 10	199	200	187,3	14	23,0	1,4	10	25	0	0,143	ns
10 < 20	138	115	129,9	23	15,9	3,6	11	0	11	3,429	0,001
20 < 40	78	73	73,4	12	9,0	3,3	4	0	11	0,962	ns
40 < 80	27	28	25,4	2	3,1	1,5	0	0	3	0,447	ns
Totais	442	416		51		2,4	25	25	25		
Nitossolo Superior											
5 < 10	130	126	124,2	23	23,7	3,8	13	31	1	0,485	ns
10 < 20	61	58	58,3	11	11,1	3,9	6	0	14	0,539	ns
20 < 40	30	26	28,7	7	5,5	5,2	2	0	5	1,069	ns
40 < 80	4	5	3,8	0	0,7	0,0	0	0	1	1,000	ns
Totais	225	215		41		3,9	21	31	21		
Nitossolo Inferior											
5 < 10	217	228	213,0	35	29,2	3,5	13	51	8	1,063	ns
10 < 20	130	115	127,6	19	17,5	3,1	12	0	16	2,188	0,050
20 < 40	67	65	65,8	2	9,0	0,6	5	0	5	0,577	ns
40 < 80	25	23	24,5	3	3,4	2,5	1	0	2	0,816	ns
Totais	439	431		59		2,8	31	51	31		

Tabela 4. Tabela de contingência com o número de indivíduos mortos em cada tipo de mortalidade nos quatro habitats de solos amostrados na Mata da Lagoa, Lavras, MG e por classes de diâmetro (DAP). Valores entre parênteses são as frequências esperadas.

	Cortadas	Mortos caídos	Mortos em pé	Mortos quebrados	Qui-quadrado	
					χ^2	<i>p</i>
Habitats						
Argissolo Superior	0 (2,0)	16 (15,2)	16 (17,3)	5 (2,4)	2,971	0,179
Argissolo Inferior	2 (6,6)	56 (49,4)	58 (56,1)	4 (7,9)	4,782	0,109
Nitossolo Superior	3 (4,0)	33 (29,7)	36 (33,6)	0 (4,7)	4,206	0,139
Nitossolo Inferior	16 (8,4)	52 (62,6)	68 (71,0)	16 (10)	10,845	0,006
Qui-quadrado χ^2	9,831	2,655	0,265	10,054	22,804	0,013
<i>p</i>	0,006	0,379	0,928	0,005		
Distribuição diamétrica						
5 < 10	17 (11,6)	82 (86,9)	99 (98,6)	13 (13,8)	2,276	0,421
10 < 20	4 (6,8)	53 (51,1)	57 (57,9)	10 (8,1)	1,068	0,640
20 < 40	0 (2,3)	20 (17,3)	20 (19,6)	2 (2,8)	1,725	0,400
40 < 80	0 (0,2)	2 (1,6)	2 (1,9)	0 (0,3)	0,655	0,904
Qui-quadrado χ^2	4,614	0,557	0,077	0,476	5,069	0,134
<i>p</i>	0,103	0,838	0,998	0,814		

Tabela 5. Matriz de correlações entre as variáveis de dinâmica, fisionômico-estruturais e ambientais em 29 parcelas de 20 × 20 m utilizadas para amostrar a Mata da Lagoa, Lavras, MG. Os coeficientes de correlação são de Pearson para todas as combinações de variáveis menos as que incluem a classe de drenagem, para as quais os coeficientes são de Spearman. As variáveis de dinâmica estão expressas em área basal e em contagem de árvores para duas classes diamétricas (5 < DAP < 10 cm e DAP > 10 cm).

	5 < DAP < 10 cm		DAP > 10 cm		DAP > 5 cm	
	mortal.	recrut.	mortal.	recrut.	ganho	perda
Número de árvores (5 < DAP < 10 cm):						
Taxas de mortalidade (% ano ⁻¹)	1					
Taxas de recrutamento (% ano ⁻¹)	0,63 ^{***}	1				
Número de árvores (DAP > 10 cm):						
Taxas de mortalidade (% ano ⁻¹)	-0,02 ^{ns}	-0,12 ^{ns}	1			
Taxas de recrutamento (% ano ⁻¹)	-0,01 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,12 ^{ns}	1		
Área basal (DAP > 5 cm):						
Taxas de perdas (% ano ⁻¹)	-0,17 ^{ns}	-0,17 ^{ns}	0,85 ^{***}	0,14 ^{ns}	1	
Taxas de ganhos (% ano ⁻¹)	0,36 ^{ns}	0,29 ^{ns}	0,34 ^{ns}	0,30 ^{ns}	0,34 ^{ns}	1
Variáveis fisionômico-estruturais:						
Número de indivíduos	-0,25 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-0,24 ^{ns}	0,10 ^{ns}	-0,12 ^{ns}	-0,01 ^{ns}
Área basal	-0,25 ^{ns}	-0,20 ^{ns}	-0,53 ^{**}	-0,27 ^{ns}	-0,53 ^{**}	-0,40 [*]
Variáveis ambientais:						
Classe de drenagem	0,55 ^{**}	0,53 ^{**}	0,09 ^{ns}	0,25 ^{ns}	0,15 ^{ns}	0,50 ^{**}
pH em H ₂ O	0,23 ^{ns}	0,09 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	0,55 ^{**}	0,00 ^{ns}	0,23 ^{ns}
V – saturação por bases (%)	0,31 ^{ns}	0,22 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,44 [*]	0,03 ^{ns}	0,24 ^{ns}
m – saturação por alumínio (%)	-0,26 ^{ns}	-0,28 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	-0,38 [*]	-0,13 ^{ns}	-0,31 ^{ns}
Índice de área Foliar – IAF	-0,60 ^{***}	-0,28 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	-0,11 ^{ns}	0,10 ^{ns}	-0,27 ^{ns}

* , $p = 0,05$; ** , $p = 0,01$; *** , $p = 0,001$; ^{ns} , não significativo

Tabela 6. Dinâmica de populações de 12 espécies arbóreas inventariadas em 2000 e 2005 na Mata da Lagoa, Lavras, MG, expressa em número de indivíduos e área basal. Guildas de regeneração: Pio = pioneiras, SubDos = subdossel, DosLuz = dossel exigente de luz. Guildas de dispersão: Ane = anemocórica, Aut = autocórica, Zoo = zoocórica. Número de árvores: N1 = inicial (2000), N2 = final (2005), Mort = mortos, Rec = recrutadas. Comparações de contagens de Poisson entre Mort e Rec: valores de Z e sua significância (p). Área basal: AB1 = inicial (2000), AB2 = final (2005).

Espécie	Guilda		Nº de árvores				Z		Área basal (m ²)	
	Regeneração	Dispersão	Ni 1	Ni 2	Mort	Rec.	Z	p	AB 1	AB 2
<i>Acacia polyphylla</i> DC.	Pio	Ane	46	48	8	10	0,47	ns	0,0664	0,0791
<i>Allophylus semidentatus</i> (Miq.) Radlk.	SubDos	Zoo	20	27	0	7	2,65	0,010	0,0023	0,0030
<i>Calycorectes acutatus</i> (Miq.) Toledo	SubDos	Zoo	31	30	2	1	0,58	ns	0,1312	0,1482
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	DosLuz	Zoo	24	20	5	1	1,63	ns	0,0060	0,0050
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne & Planchon	SubDos	Zoo	28	24	4	0	2,00	0,050	0,0032	0,0036
<i>Galipea jasminiflora</i> (A.St.-Hil.) Engler	SubDos	Aut	203	215	15	27	1,85	0,100	0,2733	0,2334
<i>Machaerium minutiflorum</i> Tul.	DosLuz	Ane	27	20	7	0	2,65	0,010	0,0168	0,0081
<i>Mollinedia widgrenii</i> A.DC.	SubDos	Zoo	82	91	5	14	2,06	0,050	0,2060	0,2084
<i>Myrciaria floribunda</i> (West) O.Berg	SubDos	Zoo	26	27	2	3	0,45	ns	0,0035	0,0035
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) Macbr.	Pio	Ane	57	44	16	3	2,98	0,005	0,1091	0,0462
<i>Platycyamus regnellii</i> Benth.	DosLuz	Ane	66	61	5	0	2,24	0,050	0,7863	0,8111
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baillon) Smith & Downs	SubDos	Aut	95	74	26	5	3,77	0,001	0,1112	0,0748

