

**DINÂMICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS  
EM DOIS FRAGMENTOS DE FLORESTA  
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL NA REGIÃO  
DO ALTO RIO GRANDE, MINAS GERAIS**

**PEDRO HIGUCHI**

**2007**

**PEDRO HIGUCHI**

**DINÂMICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS EM DOIS  
FRAGMENTOS DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL NA  
REGIÃO DO ALTO RIO GRANDE, MINAS GERAIS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Engenharia Florestal, área de concentração Manejo Ambiental, para obtenção do título de “Doutor”.

Orientador

Prof. Ary Teixeira de Oliveira-Filho

LAVRAS  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2007

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

Higuchi, Pedro

Dinâmica de comunidades arbóreas em dois fragmentos de floresta  
estacional semidecidual na região do Alto Rio Grande, Minas Gerais / Pedro  
Higuchi. -- Lavras : UFLA, 2007.

75 p. : il.

Orientador: Ary Teixeira de Oliveira Filho

Tese (Doutorado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Comunidade arbórea. 2. Dinâmica florestal. 3. Efeito borda. 4. Floresta  
estacional semidecidual. 5. Fragmentação florestal. 6. Variações espaciais.  
7. Variações temporais. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-634.9

**PEDRO HIGUCHI**

**DINÂMICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS EM DOIS  
FRAGMENTOS DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL NA  
REGIÃO DO ALTO RIO GRANDE, MINAS GERAIS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Doutorado em Engenharia Florestal, área de concentração Manejo Ambiental, para a obtenção do título de “Doutor”.

APROVADA em 15 de fevereiro de 2007

Prof. Dr. Eduardo van den Berg	UFLA
Prof. Dr. José Aldo Alves Pereira	UFLA
Prof <sup>a</sup> . Dra. Maria das Graças Ferreira Reis	UFV
Prof. Dr. José Roberto Rodrigues Pinto	UnB

Prof. Dr. Ary Teixeira de Oliveira-Filho  
UFLA  
(Orientador)

LAVRAS  
MINAS GERAIS – BRASIL

## **Agradecimentos**

A Deus, por me dado força para enfrentar as dificuldades da vida, sabedoria para escolher o melhor caminho e inteligência para resolver os problemas mais diversos.

Ao meu orientador, prof. Ary Teixeira de Oliveira-Filho, pela confiança, pela amizade, pela orientação neste trabalho, pela convivência e pelo exemplo de sabedoria, inteligência e profissionalismo.

A Carol, minha namorada, que foi uma pessoa muito especial na minha vida nos últimos anos, me apoiando e dando força em todos os momentos.

Aos meus pais, Ciro e Chiquinha, por todos os ensinamentos que me prepararam para vida e por todo o apoio dado durante a minha trajetória acadêmica. Às minhas irmãs, Mônica e Debora, pelos exemplos de vida, e ao João Pedro, pela alegria da convivência.

A Gabi e Bia, filhas da Carol, pela alegre convivência.

À Capes, pela concessão da bolsa de doutorado.

Ao Departamento de Ciências Florestais e à Universidade Federal de Lavras, pela oportunidade de participar do Programa de Pós-graduação.

Aos professores que muito admiro Eduardo van den Berg, Douglas Antônio Carvalho, Dulcinéia de Carvalho, José Aldo Alves Pereira, José Márcio de Mello, Júlio Neil Cassa Louzada, Luis Marcelo Tavares de Carvalho (Passarinho), Natalino Calegario, Marco Aurélio Leite Fontes e Soraya Alvarenga Botelho.

Aos membros da banca de defesa, pelas valiosas sugestões e contribuições para este trabalho: professora Maria das Graças Ferreira Reis e professores José Roberto Rodrigues Pinto, Eduardo van den Berg e José Aldo Alves Pereira.

Aos funcionários do Departamento de Ciências Florestais, em especial Rose, Chica e Terezinha.

A todos os colegas e amigos pela alegre convivência e ajuda nos trabalhos de campo, em especial: Evandro Machado, Daniel Pifano, Fábio de

Almeida Vieira, Gislene Carvalho, Hisaias de Souza Almeida, Israel Pereira Marinho, Ivana Horta, Leonardo Ogusuku, Pablo Hendrigo Alves de Melo, Anne Priscila Gonzaga e Rubens Manoel dos Santos.

## SUMÁRIO

RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
APRESENTAÇÃO.....	iii
ARTIGO 1 – Spatial and temporal patterns of tree community dynamics in a tropical forest fragment in SE Brazil along a 19-year period.....	
Abstract.....	1
Introduction.....	2
Methods.....	3
Results.....	5
Discussion.....	10
Literature cited.....	15
ARTIGO 2 – Influência de diferentes classes de solo na dinâmica da comunidade arbórea em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais.....	
Abstract.....	48
Resumo.....	49
Introdução.....	51
Material e métodos.....	53
Resultado e Discussão.....	58
Referências bibliográficas.....	63
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	75

## RESUMO

HIGUCHI, Pedro. **Dinâmica de comunidades arbóreas em dois fragmentos de floresta estacional semidecidual na região do Alto Rio Grande, Minas Gerais.** 2007. 77 p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.<sup>1</sup>

O objetivo do presente trabalho foi avaliar os padrões de variação espacial e temporal do processo de dinâmica da comunidade arbórea de dois fragmentos de floresta estacional semidecidual situados em Lavras, MG. No primeiro deles, a Reserva Florestal da UFLA, foram conduzidos cinco inventários (1987, 1992, 1996, 2001 e 2006) em uma rede de 126 parcelas permanentes e contíguas de 20×20 m que cobriam toda a área (5,8 ha). No segundo, conhecido como Mata da Subestação (8,7 ha), foram feitos dois inventários (2000 e 2005) em 47 parcelas de 20×20 m dispostas em duas transeções, distantes 80 m entre si, que cruzavam o fragmento no sentido do fundo do vale para o alto da encosta. No primeiro inventário de cada fragmento, foi anotada a espécie e medido o diâmetro à altura do peito (DAP) das árvores com DAP ≥ 5 cm. Os subseqüentes registraram as árvores mortas, mediram e identificaram as recrutas e remediram as sobreviventes. Foram calculadas as taxas de mortalidade, recrutamento, ganho e perda em área basal para a amostra total, parcelas e populações; na Subestação, também para três classes de solo: Nitossolo, Latossolo e Cambissolo. Na Reserva da UFLA, um processo de auto-desbaste se instalou a partir de 1992 e a dinâmica da comunidade variou no espaço e no tempo, predominando padrões agregados. Com exceção das taxas de mortalidade, não houve mudanças nos padrões espaciais de dinâmica da comunidade ao longo do tempo. Não foram encontradas relações entre a proximidade das bordas do fragmento e as variáveis de dinâmica. A maioria das populações com densidade e área basal crescentes foi de espécies tolerantes à sombra, enquanto a maioria daquelas em declínio foi de pioneiras e exigentes de luz. Na Subestação, foi registrada uma redução na densidade de árvores e estabilidade em área basal, mas não houve diferenças nas taxas de dinâmica entre as classes de solo. As populações das espécies de subdossel, que já eram as mais abundantes, expandiram ainda mais no período. Ambos os fragmentos, provavelmente, estão em fase de regeneração pós-distúrbio, embora em fase mais avançada na Subestação. Contudo, não foi detectada interferência da heterogeneidade ambiental.

Palavras-chave: comunidade arbórea, dinâmica florestal, efeito borda, floresta estacional semidecidual, fragmentação florestal, variações espaciais, variações temporais

---

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



## ABSTRACT

HIGUCHI, Pedro. **Tree community dynamics in two fragments of tropical semi-deciduous forest in SE Brazil**. 2007. 77 p. Thesis (Doctorate in Forest Engineering) – Federal University of Lavras, Minas Gerais, Brazil.<sup>1</sup>

The purpose of the present study was to seek for patterns of spatial and temporal variation in the dynamics of the tree community of two fragments of tropical semi-deciduous forests, in Lavras, SE Brazil. In one of them, the UFLA Forest Reserve, five surveys were carried out; in 1987, 1992, 1996, 2001 and 2006; in a grid of 126 contiguous plots with 20×20 m of dimensions, covering the whole area (5.8 ha). In the other fragment, known as Subestação (8.7 ha), two surveys were carried out, in 2000 and 2005, in 47 contiguous plots with 20×20 m of dimensions, located along two transects, spaced 80 m apart, that crossed the fragment edge-to-edge, from the valley bottom to the hilltop. In the first survey of each fragment, the species and diameter at breast height (dbh) were registered for all trees with  $dbh \geq 5$  cm. Subsequent surveys registered dead trees, measured and identified recruits, and re-measured surviving trees. Rates of mortality and recruitment, and of gain and loss of basal area were calculated for the total sample, plots and populations, and also for the three soil classes of the Subestação: Nitosols, Latosols and Cambisols. Results showed that a process of self-thinning has taken place in the Forest Reserve since 1992. Community dynamics varied in space and time, and clustered patterns predominated. With the exception of mortality rates, there were no changes in the spatial patterns of community dynamics along time. No relationships were found between dynamics variables and the proximity of forest edges. The majority of populations with increasing density and basal area were of shade-bearer species, while most declining ones were of pioneer and light-demanders. In the Subestação, tree density was declining while basal area was stable, but there were no differences in dynamics rates among the soil classes. Sub-canopy species, which were already the most abundant, tended to expand even more in the period. Both fragments are probably in a post-disturbance regeneration phase; although more advanced in the Subestação; but no interference of environmental heterogeneity was detected.

Key-words: edge effect, forest dynamics, forest fragmentation, semi-deciduous forest, spatial variations, temporal variations. tree community.

---

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

## APRESENTAÇÃO

A presente tese, intitulada “Dinâmica de comunidades arbóreas em dois fragmentos de floresta estacional semidecidual na região do Alto Rio Grande, Minas Gerais”, foi executada em dois remanescentes florestais, protegidos como unidade de conservação, no interior do campus da Universidade Federal de Lavras. O time de pesquisadores do Departamento de Ciências Florestais tem mantido, nos dois remanescentes, uma rede de parcelas permanentes para fins de inventário florestal contínuo. Na Reserva Florestal da UFLA, o inventário foi iniciado em 1987 e é o mais antigo da região, com cinco aniversários até a presente data: 1987, 1992, 1996, 2001 e 2006. Na Mata da Substação houve dois inventários mais recentes, em 2000 e 2005.

A tese está organizada 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 deles, desenvolvido com os dados dos seis inventários da Reserva Florestal, foi preparado para submissão ao *Journal of Tropical Ecology*. O segundo, que usa os inventários da Substação, está destinado à Revista Brasileira de Botânica. Ambos investigam padrões espaciais e temporais na dinâmica das comunidades e populações arbóreas.

Tal tipo de conhecimento é relevante, devido à realidade atual de muitas das regiões do Brasil, onde pequenos remanescentes de vegetação representam as únicas amostras das comunidades primitivas, embora sejam, provavelmente, apenas semelhantes às originais. Assim, estudos deste gênero permitirão compreender melhor os processos que atravessam estes repositórios da biodiversidade e avaliar a viabilidade de os mesmos conservarem seu valioso recurso no longo prazo.

Lavras, 15 de fevereiro de 2007.

**Pedro Higuchi**

## ARTIGO 1

### **Spatial and temporal patterns of tree community dynamics in a tropical forest fragment in SE Brazil along a 19-year period**

(Preparado de acordo com as normas do *Journal of Tropical Ecology*)

**Running title:** Tree community dynamics in space and time

**Key words:** tree dynamics, tropical forest, temporal and spatial patterns

PEDRO HIGUCHI<sup>1,3</sup>, ARY T. OLIVEIRA-FILHO<sup>1</sup>, DANIEL P. BEBBER<sup>2</sup>,  
NICK D. BROWN<sup>2</sup>, ANA-CAROLINA SILVA<sup>1</sup>, EVANDRO L. M.  
MACHADO<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup>. Universidade Federal de Lavras, Departamento de Ciências Florestais, 37200-000, Lavras, MG, Brasil.

<sup>2</sup>. University of Oxford, Plant Science Department, United Kingdom

<sup>3</sup>. Author for correspondence: phigfloresta@gmail.com

**ABSTRACT** – (Spatial and temporal patterns of tree community dynamics in a tropical forest in SE Brazil along a 19-years period). The tree community (dbh > 5 cm) of a fragment of tropical montane semi-deciduous forest in SE Brazil was repeatedly surveyed along 19 years in order to assess its spatial and temporal patterns of dynamics. The surveys took place in 1987, 1992, 1996, 2001 and 2006 in a grid of 126 20 × 20 m permanent plots covering almost the whole area (5.8 ha). Overall patterns indicated that a self-thinning process has taken place in the fragment since 1992. Community dynamics varied in space and time, with clustered spatial association as the predominant spatial pattern. With exception of mortality rates, there were no changes in community dynamics spatial patterns along time. No relation between edges and dynamics variables was found. Most populations with increasing density and basal area were of shade-bearer species, while most decreasing ones were of canopy light-demander and pioneer species.

**Keywords:** tree dynamics, tropical forest, temporal and spatial patterns

## 1. INTRODUCTION

A narrow strip of rain forests, less than 100 km wide, occurs along the eastern Brazilian coast and grades into semi-deciduous forests toward the hinterland as dry and rainy seasons become increasingly discriminated. Semi-deciduous forests become larger towards the South where their inland extension reaches as far as 900 km from the coast. The two formations make up the South American Atlantic forests, nominated as one of the 34 World Hotspots by Myers et al. (2000), a status of global conservation priority assigned only to areas with highly threatened biodiversity. The authors estimate that Atlantic forests harbour at least 20000 species of vascular plants, 40% of which are endemic. Although the semi-deciduous forests contain fewer species, they share a large proportion of their flora with the coastal rain forests (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Up to now, nearly 93% of their original area has been wiped out and most of the remaining forest is distributed over a large number of small forest fragments (Tabarelli et al., 2005).

A major concern in the conservation of Atlantic forests has been the consequences of forest fragmentation. A number of studies have demonstrated that there are significant changes in both the structure and composition of residual forest fragments after isolation. Tropical moist forests are particularly vulnerable to fragmentation because many species are intolerant of both the biotic and abiotic changes that occur in small and isolated patches, with stronger effects in the newly created edges (Harper, 2005; Murcia, 1995). While direct effects of fragmentation are mainly related with the drastic drop in tree populations sizes, as consequence of habitat loss and edge creation, the indirect effects of fragmentation are represented by the propagation of disruptions through different trophic levels (Terborgh, 1992). Assumptions have been made that fragments will continue to degrade over long time periods in response to

increased magnitude and frequency of disturbance and the increased probability of local species extinctions. However, most studies have only been able to record those changes that have taken place in the first few years or, at best, decades after isolation. The long-term effects of fragmentation are less well documented, and only a small number of studies have been able to examine long-term trends in species composition and forest structure (*e.g.* Turner et al., 1996; Vellend et al., 2006)

A number of studies have reported surprisingly high levels of residual species diversity in small Atlantic forest fragments (*e.g.* Anjos, 2006; Galetti et al., 2006; Paciencia & Prado, 2005; Pereira et al., 2007; Siqueira-Filho & Tabarelli, 2006; Tabarelli et al., 1999). This suggests that the process of degradation in response to fragmentation may be a slow process occurring over very long time periods (Tabanez & Viana, 2000). It may be particularly the case of tree species where generation times may be many decades and individual trees may persist for centuries even though they are no longer capable of maintaining a viable population (Vellend et al., 2006). In addition, there is evidence that fragment size may have an important influence on vegetation dynamics in Atlantic forest ecosystems. Tabarelli et al. (1999) compared five forest patches ranging in size from 5 to 7900 ha and found that the proportion of pioneer species increased as fragment size decreased.

Clearance of Atlantic forests began over 500 years ago with the first Euro-African colonization of Brazil (Morellato & Haddad, 2000) and had already reduced this forest block to a series of small fragments a century ago. In the state of Minas Gerais, extensive mining, agriculture and cattle ranching resulted in rapid deforestation in the second half of the 19<sup>th</sup> Century. As a result, nearly all valleys and lowlands are now croplands and pastures and existing forest fragments are restricted to steep slopes and hilltops (Valverde, 1958). This

landscape offers an interesting opportunity to examine population dynamics in species-rich forest fragments that have been isolated for in excess of 100 years.

One of the main questions regarding the changes in tropical tree communities after fragmentation is the spatial and temporal variability of dynamics rates and the different responses of particular populations and species guilds in both the short and long run, as this may help us foresee the final picture we may eventually face in the future. In this study we analysed a unique 19-year record consisting of five surveys of the tree community of a long-standing fragment of semi-deciduous Atlantic forest that was spared during a clearance that took place sometime before 1900. Our purpose was to assess the speed and direction of changes of tree community and its tree populations along the period and investigate the underlying factors. We then posed five main questions. (a) What are the spatial and temporal patterns of tree community dynamics? (b) Is there any temporal consistency in tree community dynamics? (c) Is community dynamics related to edge effects? (d) Is community dynamics related to local initial forest density and basal area? (e) Are existing temporal trends of population changes related to species regeneration guilds?

## **2. METHODS**

### ***2.1. Study Area***

The study area was the Forest Reserve of the Federal University of Lavras (UFLA), State of Minas Gerais, SE Brazil, situated at 21°13'40'' S, 44°57'50'' W, and 925 m a.s.l. (fig. 1). It consists of a 5.8 ha fragment of tropical montane semi-deciduous forest. The climate is characterized by mild rainy summers and cool dry winters (Köppen's Cwb type). The mean annual rainfall and temperature between 1965 and 1990 were 1530 mm and 19.4° C, respectively, with about 83% of annual rainfall concentrated between November and March (Brasil, 1992). The site is a flat hilltop, far away from any water

body, and the substrate is a homogeneous rhodic ferralsol (Oliveira-Filho et al., 1997).

Although there is no documented history for this area prior to 1908, it is likely that the forest block has been isolated for in excess of 100 years, spared from clearance probably as a local source for occasional selective logging (Oliveira-Filho et al., 1997). Over the last 70 years the forest has been used as a research and teaching facility for the University. However, since 1987, the fragment has been rigorously protected and the boundaries fenced to prevent ad hoc exploitation, encroachment and cattle grazing. The fragment is surrounded by a matrix composed by different elements, such as pasture, agriculture, eucalypt plantation and university buildings. The nearest similar forest patch is about 1.5 km distant (Espírito-Santo et al., 2002).

## ***2.2. Tree Community Surveys***

Forest surveys started in 1987, when all trees with a diameter at breast height (1,30 m) (dbh)  $\geq 5$  cm were measured, identified and tagged within a grid consisting of 126 contiguous plots with  $20 \times 20$  m of dimensions (Oliveira-Filho et al., 1994). The second survey took place in 1992. All tagged surviving trees were re-measured, recruits were tagged and measured, and dead trees were only recorded. An analysis of the patterns arising from this first interval is given in Oliveira-Filho et al. (1997). Three additional surveys were carried out in 1996, 2001 and 2006 following the same procedure.

## ***2.3. Dynamics Variables***

We calculated dynamics variables for tree assemblages (tree totals, individual plots and tree populations) in each of the four time intervals between surveys (1987–92, 1992–96, 1996–2001 and 2001–06). Dynamics variables described two aspects of tree dynamics: demography (tree counts) and basal area represented by the sum of sectional areas of individual trees at breast height.



Based on Sheil & May (1996), we calculated tree mortality and recruitment rates, and loss and gain rates of tree basal area as follows:

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

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

$$L = \{1 - [(AB_0 - (AB_m + AB_d))/AB_0]^{1/t}\} \times 100, \text{ and}$$

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

$M$  = annual mortality rate;

$R$  = annual recruitment rate;

$L$  = annual loss rate;

$G$  = annual gain rate;

$t$  = time interval between surveys;

$N_0$  = initial number of trees;

$N_t$  = final number of trees after time  $t$ ;

$m$  = number of dead trees;

$r$  = number of recruited trees;

$BA_0$  = initial tree basal area;

$BA_t$  = final tree basal area after time  $t$ ;

$BA_m$  = basal area lost by tree death;

$BA_d$  = basal area lost by decrement (tree decay and partial stem loss);

$BA_r$  = basal area gained by recruited trees;

$BA_g$  = basal area gained by increment (tree growth).

Additionally, in order to represent global dynamics, we obtained turnover rates from averaging mortality and recruitment rates as well as gain and loss rates (Oliveira-Filho et al., 1997; Werneck & Franceschinelli, 2004). We also tested the proportions of recruits and dead trees for equality in each time

interval using the exact binomial test, a non-parametric statistic that assumes dichotomous distribution (Sokal & Rohlf, 1995).

#### ***2.4. Spatial and Temporal Analyses***

We used spatial variables, corresponding to  $x$  and  $y$  coordinates of the geometric centre of each plot, to analyse the spatial patterns of community dynamics rates. We then plotted grey-scale gradient maps representing the magnitude of values in each sample plot to visually enhance spatial clusters in the fragment. We also analysed the spatial association of dynamics variables using Moran  $I$  statistics (Moran, 1950). This statistics varies from -1 to 1, with high positive values indicating positive spatial association among locations (similarity) and high negative values indicating negative association (dissimilarity). Values around 0 indicate random distribution with no spatial association. In order to verify the null hypothesis that all dynamics variables values are randomly distributed in the area, we performed a Monte Carlo permutation test for the Moran  $I$  statistic using 999 random permutations of the values for the given spatial weighting scheme. In this test, the observed value of  $Z_i$  at location  $i$  is held fixed and remaining values are randomly permuted over all locations with equal probability (Anselin, 1995). We assumed normal distributions for all dynamics variables supported by the fact that possible violation of normality assumption does not critically affect our results on spatial dependence (Keller & Shiue, 2004). The protocol for Moran  $I$  statistic calculation in R software is given in Anselin (2005).

Seeking for ecological meaningful explanation for the distribution of dynamics variables over the fragment, we used Spearman rank-correlation (Sokal & Rohlf, 1995), to assess the influence of edge effects and initial forest structure, expressed by the number of trees and basal area in 1987. We used the ‘edge factor’ values produced by Oliveira-Filho et al. (1997) for the same plots

to summarize the effects of edge proximity. The edge factor of a plot is determined by the curvilinear length of forest edge-lines captured within the area of a circle centred at the plot centre and with a radius of 70 m.

We calculated the annual net change in number of trees and basal area for each plot in each time interval in order to define the following trends of tree community dynamics: increasing ( $> 5\%$  net change), decreasing ( $< -5\%$  net change) and stable ( $-5\% \geq \text{net change} \leq 5\%$ ). We applied a log-likelihood ratio test (G-test), with William's correction (Sokal & Rohlf, 1994), to a  $3 \times 4$  contingency table to check whether the four dynamic trends were independent of the four time intervals. We also analysed the chances of changing from one dynamic trend to another in a transition matrix prepared for the four time intervals. We tested the null hypothesis that the dynamic trend observed in a specific plot (incrementing, decrementing, stable) is independent of the state observed in a previous or subsequent year applying G-tests to a  $3 \times 3$  contingency table (Wootton, 2001). Additionally, in order to analyze the temporal consistency of dynamics variables, we used Spearman rank-correlations (Sokal & Rohlf, 1994) to assess the influence of previous and subsequent years in the same plot.

We assessed the temporal trends in tree community dynamics through generalized additive models (GAM). In our study, the GAM model fit the mean of each dynamics variable by smoothing the explanatory variable (time). The smoothing is a non-parametric tool summarizing the trend of the response variable across time (Giannitrapani et al., 2005). In order to account for the spatial heterogeneity, we incorporated a spatial trend function using penalized thin plate regression spline smoothers in the GAM (Wood & Augustin, 2002). In this way, estimated parameters over time have their accuracy enhanced by the information provided by spatial heterogeneity (Luo et al., 1998). We performed all statistical analyses using R software version 2.4.1 (R Core Development

Team, 2006), with *spdep* and *geoR* library (Ribeiro & Diggle, 2001) for spatial analyses.

## ***2.2. Tree Population Dynamics***

Since significant changes in population dynamics are difficult to test because most species have few trees per plot, we focused our efforts in analyzing the changes in number of individuals and basal area of the 15 most abundant populations in the first survey (1987). In order to seek for ecological meaningful dynamics patterns, we classified the species into regeneration guilds, according to Lieberman & Lieberman (1987), as: (a) understorey, (b) sub-canopy, (c) canopy shade-bearer, (d) canopy light-demander, and (e) pioneers. We assigned the regeneration guild to each species based on field observation and previous studies in the same area (Nunes et al., 2003). Likewise, we used generalized additive models (GAM) to analyze the temporal trends of tree populations.

# **3. RESULTS**

## ***3.1 Tree Community Dynamics***

Variables of tree community dynamics in the four time intervals are given in table 1. The number of trees increased only in first interval and declined progressively thereafter while tree basal area increased all the way through. Exact binomial tests indicated that the proportions of recruits and dead trees were significantly unbalanced in all time intervals, with dead trees surpassing recruits in all intervals but the first (table 1). An increasing basal area in the face of decreasing tree density necessarily entails an increasing proportion of larger trees in the forest over the last three intervals.

However this overall pattern was not equally distributed in the area both spatially and temporally. As demonstrated in table 2, the relative proportions of

dynamics trends differed significantly among time intervals ( $G = 168.129$ ,  $p = <2.2e-16$ , for tree density, and  $G = 87.065$ ,  $p = 2.22e-16$ , for basal area). The predominance of plots with increasing tree density (frequencies: observed = 59, expected = 28.3) and basal area (obs. = 106, exp. = 67.0), in the first interval, changed to an increasing predominance of plots with decreasing tree density (obs. = 108, exp. = 54.5 in the 4<sup>th</sup> interval) and stable basal area (obs. = 66, exp. = 43.5), in the last interval. While the number of plots with increasing tree density dropped from 59, in 1987, to only two, in 2006, those with decreasing density escalated from 21, in 1987, to 108, in 2006.

The transition from one dynamics trend to another during the study period differed significantly from random for tree density ( $G = 12.36$ ,  $p = 0.015$ ) but not for tree basal area ( $G = 3.71$ ,  $p = 0.4467$ ) (table 3). While plots with an increasing or stable tree density trend had a higher probability to change to a decreasing trend (0.49 and 0.52 respectively), plots with a decreasing trend had a higher probability (0.56) to persist in the same state (fig. 2a). Although transitions of basal area occurred randomly, a decreasing plot had a much higher probability to become stable (0.39) or increasing (0.49) than to continue in the same state (0.14) (fig. 2b).

The results of the spatial and temporal analyses indicated a great deal of variation of dynamics rates both among plots and time intervals (figs. 3–8). While mortality rates showed an increasing trend in the second (1992–96) and last (2001–06) intervals (fig. 3a), recruitment rates presented a drastic drop during 2001–06 (fig. 4a) followed by a stable trend until 1996–2001. Mortality and recruitment rates together reflected the turnover pattern, characterized by a significant increasing trend in the second interval, due mainly to mortality rate increments, and then a decreasing trend in the following interval, due mainly to decreasing recruitment rates (fig. 5a).

As observed for tree density dynamics, there was a temporal consistency in basal area dynamics rates. While basal area loss rates experienced a significant increasing trend during 1992–96, which persisted with little changes until the last interval (fig. 6a), gain rates showed a decreasing trend until 1996–2001 (fig. 7a). As a consequence of this, the positive balance between basal area gain and loss rates has decreased along time (table 1). The balance between gain and loss rates have also defined the basal area turnover pattern, characterized by a significant increase during 1992–96, in conformity with increasing loss rates in the same interval (fig. 8a).

The dynamics variables values were significantly and positively correlated with the next-year's dynamics variables values, showing a temporal consistency (b in figs. 3–5). This is the same of saying that plots with rapid dynamics rates in a previous time interval tended to repeat rapid rates in the following interval; the same taking place for slow rates (fig. 3b). Consequently, the spatial patterns of tree dynamics tended to persist in the same location over time.

Most dynamics variables were unevenly distributed in the area and characterized by a patchy mosaic structure and, therefore, clustered spatial patterns prevailed across the whole 19-year period (c–f in figs. 3–8). The only exceptions were random patterns observed for mortality rates in 2001–06 (fig. 3f) and loss rates across all time intervals (fig. 6c–f). In conclusion, the prevailing spatial pattern for tree dynamics was clustered and clusters tended to persist at the same location across time.

No significant correlations were found between dynamics variables and the edge factor (table 4). On the other hand, all dynamics variables showed significant and positive correlations with the initial number of trees and negative correlations with the initial basal area.

### 3.2 Tree Population Dynamics

Tree population density was near balance for most of the 15 tree populations analysed as they were plotted close to the zero net change line where the number of recruits equals to that of dead trees (fig. 9). The populations with the highest positive net changes were *Siparuna guianensis*, during 1987–92 (+97 trees) and 1992–96 (+96 trees); *Xylopia brasiliensis*, during all time intervals (+95, +138, +123 and +42 trees); and *Casearia arborea*, during 1987–92 (+60 trees). The populations with the highest negative net changes were *Myrcia splendens*, during 1987–92 (-83 trees), 1992–96 (-103 trees) and 1996–2001 (-54 trees); *Miconia pepericarpa*, during all time intervals (-30, -164, -79, -21 trees); *Casearia arborea*, during 1992–96 (-59 trees) and 2001–06 (-110 trees); and *Siparuna guianensis*, with an extremely negative net change during 2001–06 (-369). The species with the highest number of dead trees were *Myrcia splendens* (107), during 1987–92; *Miconia pepericarpa* (178 trees), during 1992–96; and *Siparuna guianensis*, during the last two time intervals (136 and 382 trees). The species with the highest number of recruits were *Casearia arborea* (135), during 1987–92; *Siparuna guianensis* (159 trees), during 1992–96 and 1996–2001; and *Xylopia brasiliensis* (81 trees), during 2001–06. With a small number of recruits and dead trees, the dominant species in the fragment *Copaifera langsdorffii* showed a nearly constant number of individuals over the whole study period.

Tree basal area was also near balance for most populations during most time intervals (fig. 10). Among the few remarkable unbalanced net changes in basal area was that of *Tachigali rugosa*, a short-lived light-demander canopy tree, which showed a negative balance during the first time interval and then gradually approached balance in the following intervals. An outstanding positive balance was shown by *Xylopia brasiliensis* in all intervals although, unlike the former, there was a trend of becoming increasingly positive towards the end of the study period. In the last interval, *Siparuna guianensis*, a typical shade-bearer

understorey tree, common in early successional stages, had the highest negative balance.

Most of the 15 tree populations showed significant changes in their number of trees and/or basal area (figs. 11, 12), with six species (five canopy-light demanders and one pioneer) declining in density, four (three canopy-light demanders and one pioneer) declining in basal area, two increasing in density (one canopy-shade bearer and one sub-canopy), five increasing in basal area (three canopy-light demanders, one canopy-shade bearer and one pioneer) and one (*Siparuna guianensis*) with a strong fluctuation in density and basal area. The species *Myrcia splendens*, *Miconia pepericarpa*, *M. trianae* and *Tachigali rugosa* decreased both in density and basal area, while *Xylopia brasiliensis* and *Trichilia emarginata* increased in both aspects. The former two are both shade bearers, whereas the other three are either pioneer or light demanders. *Casearia arborea* and *Tapirira obtusa* had a significant decline in density, concentrated in the last survey (2006), but no change in basal area, while *Miconia argyrophylla*, *Ocotea corymbosa* and *Maprounea guianensis* showed no significant change in density but increased significantly in basal area.

Some of those changes had an outstandingly high magnitude; for example, the steep decline in density and basal area of *Miconia pepericarpa*, across all time intervals, and *Siparuna guianensis*, in last interval, as well as the abrupt increase of *Xylopia brasiliensis* in both aspects (figs. 11, 12). *Miconia pepericarpa*, a short lived small pioneer and disturbed area specialist, was the species with the steepest negative change in abundance: tree population dropped nearly 90% in the 19-year period (from 329 to 35 trees). On the other hand, *Siparuna guianensis* rose from 217 to 455 trees from 1987 to 2001, although in 2006 only 86 live trees remained, a abrupt fall that was also accompanied by basal area. In contrast, *Xylopia brasiliensis*, a shade tolerant canopy tree, outstood from all 15 as the rocketing species, rising from 148 to 546 trees in the



19-year period, while its basal area rose from 4.10 to 11.15 m<sup>2</sup>. *Copaifera langsdorffii*, with a relative low number of recruits and dead trees, persisted all over the 19-years period as the most abundant population in the area with no significant changes in both number of individuals and basal area.

## DISCUSSION

The general trend of tree community dynamics of the forest fragment strongly suggests an ongoing regeneration phase across the whole 19-year period. The expanding tree density and basal area of the first time interval (1987-92) is typical of earlier building phases triggered immediately after a disturbance event, while the declining density tied in with expanding basal area is characteristic of the self-thinning process typical of later building phases (Lewis et al., 2004b; Phillips et al., 2002; 2004). The self-thinning process involves the expansion of stem biomass mediated mainly by the growth of trees that survive the competition which also brings death to a large proportion of small trees. The process has already been registered in other forest fragments of the region triggered by both natural and man-made disturbance events (Appolinário et al., 2005; Guilherme et al., 2004; Oliveira-Filho et al., 2007, in press; Werneck & Franceschinelli, 2004). The process was probably approaching stability by the end of the 19-year period as the accumulation of tree basal area (biomass) showed a steady deceleration. Another strong evidence of the overall regeneration process is that most declining populations are of either pioneer or light demander tree species, while the expanding ones are of shade bearers, as already registered for regenerating forests (Appolinário et al. 2005; Oliveira-Filho et al., 1997).

Despite the clarity of the prevailing pattern of post-disturbance recovery in the forest fragment, the process was not homogeneous across both space and time. This is no surprise because, apart from plantations, patchy forest dynamics

is probably the prevailing pattern worldwide. Small-scale disturbance caused by the fall of trees and branches resets small patches of vegetation to an earlier successional phase and provides local opportunities for tree recruitment (Aguilera & Lauenroth, 1995; Moloney & Levin, 1996; Wiegand et al., 1998). In the present study, although building up phases prevailed among plots in all time intervals, such push back events were not rare, as suggested by ca. 30% of negative basal area transitions, i.e., local losses of tree biomass in a prevailing picture of either accumulation or stability. Hence, the studied forest fragment can be treated as a mosaic of discrete events representing various stages of recovery from an overall disturbance event, which took place sometime in the past, with localized canopy disturbance events bringing in additional spatial heterogeneity (Pickett & White, 1985; Weishampel & Urban, 1996).

In addition to the spatial mosaic of tree community dynamics there was also an overall temporal heterogeneity since overall trends showed some fluctuation in the period, as shown by mortality and gain rates. A remarkable temporal change in overall community dynamics took place during 2001–06, when mortality and recruitment rates experienced drastic and opposing changes, with increasing mortality and decreasing recruitment rates. Despite the long-term stability expected for mature forests, some studies produced evidence of alternating prevalence of either mortality or recruitment rates (Felfili, 1995; Laurance et al., 2004; Swaine et al., 1987) while long-term expansion of both tree density and basal area was registered in some mature Amazon forests (Lewis et al., 2004a; Phillips et al., 2004). Climatic oscillations, such as those caused by ENSO (El Niño Southern Oscillation) instabilities, probably underlie some tree community unbalanced dynamics (McPhaden, 2002). Phillips & Gentry (1994) suggested that the enhanced atmospheric CO<sub>2</sub> is a candidate for the increasing turnover rates of undisturbed tropical forests registered worldwide in the last decades. This trend, however, was not confirmed in this study, as

turnover rates have actually decreased trend since 1992–96 due mainly to decreasing recruitment and gain rates.

The spatial organization of the forest fragment into patches with particular successional phases is strongly supported by both the temporal consistency and clustered spatial patterns registered for most dynamics rates. This is to say that, for example, forest patches with more accelerated dynamics in a previous time interval tended to repeat the performance in the following years. The spatial pattern of mortality rates, however, changed from clustered to random after 2001. This change coincided with a significant overall increment in mortality rates and with a large number of plots where persistently low mortality rates were followed by higher rates. The last time interval (2001–06) was also marked by a noteworthy drastic drop in recruitment rates and a severe decline in the population of *Siparuna guianensis*, a typical understorey shade-bearer species, which was previously expanding. It seems that an extra factor beyond ordinary successional process have occurred in the area in that time span. One plausible factor was ENSO, particularly a moderate La Niña which brought severe droughts to Southeast Brazil during 1998–2001 (Lewis et al., 2004a; McPhaden, 2002,).

Contrary to what has been registered in other studies (*e.g.* Laurance et al., 1998; Oliveira-Filho et al., 2007, in press) there was no detectable influence of forest edge proximity on tree community dynamics. One possible reason for this is that forest dynamics is highly heterogeneous within both edge and core areas of the fragment, as already detected by Oliveira-Filho et al. (1997) in the first time interval, as a result of different levels of past human impacts. Dynamics rates were instead significantly correlated with tree density and basal area at the beginning of the period, suggesting that spatial patterns across time are driven by some density-dependent mechanism and therefore competition among growing trees. Past disturbance history; including landslide, rainstorms,

natural fire, drastic droughts, flooding and anthropogenic interventions; have been pointed out by many authors as the main driving force underlying forest dynamics in the tropics and its heterogeneity in both space and time (Baker et al., 2005; Condit et al., 1995; Guilherme et al., 2004; Laurance et al., 1998; Whitmore & Burslem, 1998). The study of Oliveira-Filho et al. (1997) in the same forest fragment had already highlighted that the key factor determining the spatial variation of short-term tree community dynamics (four years: 1987–92) was determined by two levels of past-disturbance severity combined with edge effects. The present study, which adds a 15-year time span, not only reinforces the previous findings but brings refinement to patterns of spatial and temporal heterogeneity which are coherent with a picture of patchy forest dynamics caused by local disturbance history.

This study provided meaningful insight on spatial and temporal patterns of the tree community dynamics of a tropical forest fragment. We conclude that:

- a) With the exception of mortality rates in 2001–06 and basal area loss rates, with no spatial association, all other dynamics variables showed a clustered spatial pattern. Regarding the temporal pattern, dynamics variables demonstrated strong fluctuation over time. The most noteworthy changes occurred in the last years, with significant and opposing changes in mortality and recruitment rates;
- b) Variables of tree community dynamics showed consistency over time, indicating that patches with a particular dynamics trend tended to be fixed in space;
- c) No relationship was found between edge proximity and dynamics variables, which demonstrated, instead, strong correlations with initial density and basal area;

- d) Temporal trends of population changes are related with regeneration guilds, with shade-bearer enlarging their ecological dominance at the expenses of pioneers and canopy-light demanders.

## LITERATURE CITED

- AGUILERA, M. O.; LAUENROTH, W. K. Influence of gap disturbances and type microsites on seedling establishment in *Bouteloua gracilis*. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 83, n. 1, p. 87-97, Feb. 1995.
- ANJOS, L. Bird species sensitivity in a fragmented landscape of the Atlantic forest in southern Brazil. **Biotropica**, St. Louis, v. 38, n. 2, p. 229-234, Mar. 2006.
- ANSELIN, L. Local Indicators of Spatial Association – LISA. **Geographic Analysis**, Columbus, v. 27, n. 2, p. 93-115, Apr. 1995.
- ANSELIN, L. Spatial regression analysis In: WORKBOOK, R. A. **Center for Spatially Integrated Social Science**. Urbana: University of Illinois, 2005. 90 p.
- APPOLINÁRIO, V.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; GUILHERME, F. A. G. Tree population and community dynamics in a Brazilian tropical semi-deciduous forest. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 2, p. 347-360, abr./jun. 2005.
- BAKER, P. J.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; OLIVER, C. D.; ASHTON, P. S. Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in western Thailand. **Ecological Monographs**, Washington, v. 75, n. 3, p. 317-343, Aug. 2005.
- BRASIL. Ministério da Agricultura. Departamento Nacional de Meteorologia. **Normais Meteorológicas (1961–1990)**. Brasília, 1992. 84 p.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Mortality rates of 205 Neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, Washington, v. 65, n. 4, p. 419-439, Nov. 1995.
- 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. Variáveis ambientais e a distribuição de espécies arbóreas em um remanescente de floresta estacional semidecídua montana no campus da Universidade Federal de Lavras, MG. **Acta Botanica Brasilica**, São Carlos, v. 16, n. 3, p. 331-356, set./dez. 2002.

FELFILI, J. M. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985–1991). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 11, n. 1, p. 67-83, Feb. 1995.

GIANNITRAPANI, M.; BOWMAN, A.; SCOTT, E. **Additive models with correlated errors**. Glasgow: University of Glasgow. Department of Statistics, 2005. (Technical Report).

GALETTI, M.; DONATTI, C. I.; PIRES, A. S.; GUIMARAES, P. R.; JORDANO, P. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 151, n.1, p. 141-149, May 2006.

GUILHERME, F. A. G.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; APPOLINÁRIO, V.; BEARZOTI, E. Effects of flooding regimes and woody bamboos on tree community dynamics in a section of tropical semideciduous forest in South-Eastern Brazil. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 174, n. 1, p. 19-36, 2004.

HARPER, K. A.; MACDONALD, S. E.; BURTON, P. J.; CHEN, J. Q.; BROSOFSKE, K. D.; SAUNDERS, S. C.; EUSKIRCHEN, E. S.; ROBERTS, D.; JAITEH, M. S.; ESSEEN, P. A. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, Malden, v. 19, n. 3, p. 768-782, June 2005.

KELLER, W.; SHIUE, C. H. The origins of spatial interaction: evidence from Chinese rice markets ,1742-1795. 2004. 50 p. disponível em: <<http://spot.colorado.edu/~shiue/Origins.pdf>>. Acesso em: 16 jan. 2007.

LAURANCE, W. F.; FERREIRA, L. V.; RANKIN-DE-MERONA, J. M.; LAURANCE, S. G. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. **Ecology**, Washington, v. 79, n. 6, p. 2032-2040, Sept. 1998.

LAURANCE, W. F.; OLIVEIRA A. O. , LAURANCE, S. G.; CONDIT, R.; NASCIMENTO, H. E. M.; SANCHES-THORIN, A. C.; LOVEJOY, T. E.; ANDRADE, A.; D'ANGELO, S.; RIBEIRO, J. E.; DICK, C. W. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forest. **Nature**, London, v. 428, n. 6979, p. 171-174, Mar. 2004.

LEWIS, S. L.; MALHI, Y.; PHILLIPS, O. L. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society for London Series B**, London, v. 359, n. 1443, p. 437-462, Mar. 2004a.

LEWIS, S. L.; PHILLIPS, O. L.; BAKER, T. R.; LLOYD, J.; MALHI, Y.; ALMEIDA, S.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W. F.; NEILL, D. A.; SILVA, J. N. M.; TERBORGH, J.; TORRES LEZAMA, A.; VÁZQUEZ MARTINEZ, R.; BROWN, S.; CHAVE, J.; KUEBLER, C.; NÚÑEZ VARGAS, P.; VINCETI, B. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long - term plots. **Philosophical Transactions of the Royal Society for London Series B**, London, v. 359, n. 1443, p. 421-436, Mar. 2004b.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 3, n. 4, p. 347-358, Nov. 1987.

LUO, Z.; WAHBA, G.; JOHNSON, D. R. Spatial-temporal analyses of temperature using smoothing spline ANOVA. **Journal of Climate**, Boston, v. 11, n. 1, p. 18-28, Jan. 1998.

McPHADEN, M. J. El Niño and El Niña: Causes and Global Consequences. In: MUNN, T.; TIMMERMAN, P. (Ed.). **The Earth system: physical and chemical dimensions of global environmental changes**. Chichester, 2002. p. 353-370. (Encyclopedia of Global Environmental Changes, v. 1).

MOLONEY, K. A.; LEVIN, S. A. The effects of disturbance on architecture on landscape-level population dynamics. **Ecology**, Washington, v. 77, n. 2, p. 375-394, Mar. 1996.

MORAN, P. A. P. Notes on continuous stochastic process. **Biometrika**, London, v. 37, n. 1, p. 17-23, 1950.

MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, St. Louis, v. 32, n. 4B, p. 786-792, Dec. 2000.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 10, n. 2, p. 58-62, Feb. 1995.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 855-858, Feb. 2000.

NUNES, Y. R. F.; MENDONÇA, A. V. R.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; BOTEZELLI, L.; MACHADO, E. L. M. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 17, n. 2,



p. 213-229, abr./ago. 2003.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CARVALHO, W. A. C.; MACHADO, E. L. M.; HIGUCHI, P.; APPOLINÁRIO, V.; CARVALHO, G. C.; SILVA, A. C.; SANTOS, R. M.; BORGES, F. L.; CORREA, B. S.; BUENO, J. M. A. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1994 – 2004). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, 2007. (in press).

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; DE MELLO, J. M.; SCOLFORO, J. R. S. Composição florística e estrutura comunitária de um remanescente de floresta semidecídua montana em Lavras (MG). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 17, n. 2, p. 159-174, abr./jun. 1994.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; DE MELLO, J. M.; SCOLFORO, J. R. S. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). **Plant Ecology**, Oxford, v. 131, n. 1, p. 45-66, 1997

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, St. Paul, v. 32, n. 4B, p. 793-810, Dec. 2000.

PACIENCIA, M. L. B.; PRADO, J. Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain forest in Brazil. **Plant Ecology**, Oxford, v. 180, n. 1, p. 87-104, 2005.

PEREIRA, J. A. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; LEMOS-FILHO, J. P. Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of fragments of tropical montane seasonal forests in SE Brazil. **Biodiversity and Conservation**, Oxford, v. 134, n. 3, Jan. 2007.

PICKETT, S. T. A.; WHITE, P. E. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando, Florida: Academic Press, 1985.

PHILLIPS, O. L.; BAKER, T. R.; ARROYO, L.; HIGUCHI, N.; KILLEEN, T. J.; LAURANCE, W. F.; LEWIS, S. L. LLOYD, J.; MALHI, Y.; MONTEAGUDO, A.; NEILL, D. A.; NÚÑES VARGAS, P.; SILVA, J. N. M.; TERBORGH, J.; VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R.; ALEXIADES, M.; ALMEIDA, S.; BROWN, S.; CHAVE, J.; COMISKEY, J. A.; CZIMCZIK, C. I.; DI FIORI, A.; ERWIN, T.; KUEBLER, C.; LAURANCE, S. G.; NASCIMENTO, H. E.

M.; OLIVIER, J.; PALACIOS, W.; PATIÑO, S.; PITMAN, N. C. A.; QUESADA, C. A.; SALDIAS, M.; TORRES LEZAMA, A.; VINCETI, B. Pattern and process in Amazonian tree turnover, 1976 – 2001. **Philofical Transactions of Royal Society for London Serie B**, London, v. 359, n. 1443, p. 381-407, Mar. 2004.

PHILLIPS, O. L.; GENTRY, A. H. Increasing turnover through time in tropical forests. **Science**, Washington, v. 263, n. 5149, p. 954-955, Feb. 1994.

PHILLIPS, O. L.; MALHI, Y.; VINCETI, B.; BAKER, T.; LEWIS, S. L. HIGUCHI, N.; LAURANCE, W. F.; NUNES VARGAS, P.; VÁSQUEZ MARTINEZ, R.; LAURANCE, S.; FERREIRA, L. V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. **Ecological Applications**, Washington, v. 12, n. 2, p. 576-587, Apr. 2002.

R CORE DEVELOPMENT TEAM. R: **A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria, 2006. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 2007.

RIBEIRO Jr.; P. J.; DIGGLE, P. J. geoR: a package for geostatistical analysis. **R-NEWS**, v. 1, n. 2, p. 15–18, 2001.

SHEIL, D.; MAY, R. M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**, New York, v. 84, n. 1, p. 91-100, Feb. 1996.

SIQUEIRA-FILHO, J. A.; TABARELLI, M. Bromeliad species of the Atlantic forest of north-east Brazil: losses of critical populations of endemic species. **Oryx**, New York, v. 40, n. 2, p. 218-224, Apr. 2006.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry**: the Principles and practice of Statistics in Biological Research. 3. ed. New York: WH Freeman ; Company, 1994. 859 p.

SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 3, n. 4, p. 359-366, Nov. 1987.

TABANEZ, A. A. J.; VIANA, V. M. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. **Biotropica**, St. Louis, v. 32, n. 4B, p. 925-933, Dec. 2000.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C. A.. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, Oxford, v. 91, n. 2/3, p. 119-127, Dec. 1999.

TABARELLI, M.; PINTO, L. P.; SILVA, J. M. C.; HIROTA, M.; BEDE, L. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. **Conservation Biology**, Malden, v. 19, n. 3, p. 695-700, June 2005.

TERBORGH, J. Maintenance of Diversity in Tropical Forests. **Biotropica**, St. Louis, v. 24, n. 2, p. 283-292, June 1992.

TURNER, I. M.; CHUA, K. S.; ONG, J. S. Y.; SOONG, B. C.; TAN, H. T. W. A century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rain forest. **Conservation Biology**, Cambridge, v. 10, n. 4, p. 1229-1244, Aug. 1996.

VALVERDE, O. Estudo regional da zona da mata de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Geografia**, Rio de Janeiro, v. 20, p. 3-82, 1958.

VELLEND, M.; VERHEYEN, K.; JACQUEMYN, H.; KOLB, A.; VAN CALSTER, H.; PETERKEN, G.; HERMY, M. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. **Ecology**, Washington, v. 87, n. 3, p. 542-548, Mar. 2006.

WEISHAMPEL, J. F.; URBAN, D. L. Coupling a spatially-explicit forest gap model with a 3-D solar routine to simulate latitudinal effects. **Ecological Modeling**, Amsterdam, v. 86, n. 1, p. 101-111, Apr. 1996.

WERNECK, M. D.; FRANCESCHINELLI, E. V. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 174, n. 2, p. 337-346, 2004.

WHITMORE, T. C.; BURSLEM, D. F. R. P. Major disturbances in tropical rainforests. In: NEWBERY, D. M.; PRINS, H. H. T.; BROWN, N. D. (Ed.). **Dynamics of tropical communities**. Oxford: Blackwell, 1998. p. 549-565

WIEGAND, T.; MOLONEY, K. A.; MILTON, S. J. Population dynamics, disturbance, and pattern evolution: Identifying the fundamental scale of organization in a model ecosystem. **The American Naturalist**, Chicago, v. 152, n. 3, p. 321-337, Sept. 1998.

WOOD, S. N.; AUGUSTIN, N. H. GAM with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modeling. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 157, n. 2/3, p. 157-177, Nov. 2002.

WOOTTON, J. T. Prediction in complex communities: analysis of empirically derived markov models. **Ecology**, Washington, v. 82, n. 2, p. 580-598, Feb. 2001.

## TABLES

**Table 1** – Tree community dynamics of a fragment of tropical semi-deciduous forest surveyed in 1987, 1992, 1996, 2001 and 2006 in Lavras, SE Brazil, expressed as number of trees and tree basal area. Values within brackets are means ( $N = 126$  plots).

	<i>Time intervals</i>							
	<i>87-92</i>		<i>92-96</i>		<i>96-01</i>		<i>01-06</i>	
<i>Number of trees:</i>								
<i>Initial (no.)</i>	6522		6835		6623		6528	
<i>Surviving (no.)</i>	5796		5793		5547		5155	
<i>Recruits (no.)</i>	1039 *		830		981		443	
<i>Dead (no.)</i>	726		1042 *		1076 **		1373 *	
<i>Final (no.)</i>	6835		6623		6528		5598	
<i>Mortality (%.yr<sup>-1</sup>)</i>	2.33	[2.28]	4.05	[3.94]	3.48	[3.46]	4.61	[4.64]
<i>Recruitment (%.yr<sup>-1</sup>)</i>	3.24	[3.23]	3.29	[3.24]	3.20	[3.16]	1.64	[1.59]
<i>Turnover (%.yr<sup>-1</sup>)</i>	2.79	[2.75]	3.67	[3.59]	3.34	[3.31]	3.12	[3.11]
<i>Basal Area:</i>								
<i>Initial (m<sup>2</sup>)</i>	97.28		108.64		112.52		115.49	
<i>Growth (m<sup>2</sup>)</i>	16.31		12.58		12.28		14.47	
<i>Decrement (m<sup>2</sup>)</i>	0.05		0.08		0.09		1.25	
<i>Recruits (m<sup>2</sup>)</i>	2.76		1.97		2.61		1.22	
<i>Dead (m<sup>2</sup>)</i>	7.62		10.72		11.74		11.69	
<i>Final (m<sup>2</sup>)</i>	108.64		112.52		115.49		118.10	
<i>Loss (%.yr<sup>-1</sup>)</i>	1.63	[1.74]	2.07	[2.71]	2.74	[2.34]	2.35	[2.63]
<i>Gain (%.yr<sup>-1</sup>)</i>	3.79	[4.05]	2.73	[3.63]	3.39	[2.90]	2.81	[2.82]
<i>Turnover (%.yr<sup>-1</sup>)</i>	2.71	[2.90]	2.40	[3.17]	3.07	[2.62]	2.58	[2.72]

\*  $p = <0.01$ ; \*\*  $p = 0.05$  (Exact binomial test for goodness of fit); symbols at higher values.

**Table 2** – Contingency table showing the frequency of plot dynamics trends over four time intervals. Values within parentheses are expected values obtained from column and row totals.

	<i>Time intervals</i>							
	<i>87-92</i>		<i>92-96</i>		<i>96-01</i>		<i>01-06</i>	
<b><i>Tree density</i></b>								
<i>Decreasing</i>	21	(54.5)	48	(54.5)	41	(54.5)	108	(54.5)
<i>Stable</i>	46	(43.3)	53	(43.3)	58	(43.3)	16	(43.3)
<i>Increasing</i>	59	(28.3)	25	(28.3)	27	(28.3)	2	(28.3)
<b><i>Tree basal area</i></b>								
<i>Decreasing</i>	9	(15.5)	18	(15.5)	20	(15.5)	15	(15.5)
<i>Stable</i>	11	(43.5)	39	(43.5)	58	(43.5)	66	(43.5)
<i>Increasing</i>	106	(67.0)	69	(67.0)	48	(67.0)	45	(67.0)

**Table 3** – Transition matrix for the chances of a plot changing from one dynamics trend to any another trend in the subsequent interval, considering all four time intervals. Values between parentheses are expected values obtained from column and row totals.

<i>Previous dynamics trends</i>	<i>Subsequent dynamics trends</i>					
	<i>Decreasing</i>		<i>Stable</i>		<i>Increasing</i>	
<b><i>Tree density</i></b>						
<i>Decreasing</i>	62	(57.33)	41	(36.96)	7	(15.71)
<i>Stable</i>	81	(81.22)	54	(52.75)	22	(22.43)
<i>Increasing</i>	54	(57.85)	32	(37.29)	25	(15.86)
<b><i>Tree basal area</i></b>						
<i>Decreasing</i>	5	(6.60)	18	(19.02)	24	(21.40)
<i>Stable</i>	17	(13.74)	44	(39.67)	37	(44.59)
<i>Increasing</i>	31	(32.70)	91	(94.31)	111	(106.02)

**Table 4** – Spearman rank-correlations for dynamics variables vs. edge factor, initial number of trees and initial tree basal area. Values within parentheses are the significance of correlations.

<i>Dynamics rates</i>	<i>Edge factor</i>		<i>Initial no. of trees</i>		<i>Initial basal area</i>	
	$R_s$	$p$	$R_s$	$p$	$R_s$	$p$
<i>Tree mortality</i>	-0.033	(0.458)	0.2771	( $2.4^{-10}$ )	-0.207	( $2.7^{-6}$ )
<i>Tree recruitment</i>	-0.085	(0.057)	0.0899	(0.0438)	-0.254	( $7.7^{-9}$ )
<i>Tree turnover</i>	-0.058	(0.192)	0.2240	( $3.7^{-7}$ )	-0.309	( $1.3^{-12}$ )
<i>Basal area gain</i>	-0.041	(0.361)	0.3616	( $2.2^{-16}$ )	-0.207	( $2.7^{-6}$ )
<i>Basal area loss</i>	0.061	(0.171)	0.2736	( $4.1^{-10}$ )	-0.511	( $2.2^{-16}$ )
<i>Basal area turnover</i>	0.021	(0.635)	0.3664	( $2.2^{-16}$ )	-0.398	( $2.2^{-16}$ )



**Table 5** – Total number of trees and basal area of the 15 most abundant tree populations (in 1987) registered in the five surveys carried out in 1987, 1992, 1996, 2001 and 2006. RG = species regeneration guilds: CanShade = Canopy-shade bearer, CanLight = Canopy-light demander, Pio = Pioneer.

Species	RG	Total number of individuals					Total basal area (m <sup>2</sup> )				
		1987	1992	1996	2001	2006	1987	1992	1996	2001	2006
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	CanShade	555	556	549	547	520	16.30	17.31	17.66	17.99	19.02
<i>Casearia arborea</i> Sw.	CanLight	447	507	448	456	345	2.17	2.68	2.60	2.61	2.32
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	CanLight	417	433	455	450	404	3.22	3.44	3.44	2.97	2.76
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	CanLight	405	322	219	165	174	2.10	2.14	1.75	1.43	1.03
<i>Ocotea ododifera</i> (Vell.) Rohwer	CanShade	374	385	376	362	332	7.42	8.01	8.15	8.20	7.96
<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.	CanLight	334	363	340	313	247	4.51	5.34	5.38	5.31	5.00
<i>Miconia pepericarpa</i> DC;	Pio	329	299	135	56	35	1.10	1.16	0.61	0.27	0.13
<i>Miconia argyrophilla</i> DC.	CanLight	321	294	282	302	301	3.20	4.13	4.92	5.98	6.59
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Understorey	217	314	410	455	86	0.67	1.06	1.41	1.47	0.29
<i>Miconia trianae</i> Cogn.	CanLight	205	203	148	103	56	1.00	1.24	1.14	0.80	0.45
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	CanLight	197	209	214	213	205	5.16	6.14	6.86	7.30	8.17
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	CanLight	194	219	225	213	198	2.07	2.64	3.13	3.41	3.80
<i>Tachigali rugosa</i> (Mart. Ex Benth.) Zarucchi & Pipoly	CanLight	162	140	113	90	82	8.12	6.89	5.79	5.12	5.30
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	CanShade	148	243	381	504	546	4.10	5.61	7.12	8.87	11.15
<i>Trichilia emarginata</i> (Turcz.) C.DC.	Subcanopy	147	179	217	250	265	0.72	0.91	1.09	1.31	1.51

## LEGENDS TO FIGURES

**Fig. 1** – *Quickbird* satellite image (spatial resolution of 0.6 m) of the UFLA Forest Reserve, Lavras, SE Brazil, in May 2003.

**Fig. 2** – Probability diagram showing the chances of a plot changing from one dynamics trend to any another trend in the subsequent interval, considering all four time intervals, and for tree dynamics expressed as tree density (a), and basal area (b).

**Fig. 3** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of mortality rates across  $N = 126$   $20 \times 20$  m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred mortality rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: mortality rate at time  $t$  vs. mortality rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of mortality rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.

**Fig. 4** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of recruitment rates across  $N = 126$   $20 \times 20$  m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred recruitment rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: recruitment rate at time  $t$  vs. recruitment rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of recruitment rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.

**Fig. 5** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of turnover rates in number of trees across  $N = 126$   $20 \times 20$  m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred turnover rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: turnover rate at time  $t$  vs. turnover rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of turnover rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.

**Fig. 6** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of loss rates of tree basal area across  $N = 126$  20×20 m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred loss rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: loss rate at time  $t$  vs. loss rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of loss rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.

**Fig. 7** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of gain rates of tree basal area across  $N = 126$  20×20 m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred gain rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: gain rate at time  $t$  vs. gain rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of gain rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.

**Fig. 8** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of turnover rates in tree basal area across  $N = 126$  20×20 m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred turnover rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: turnover rate at time  $t$  vs. turnover rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of turnover rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.

**Fig. 9** – Number of recruits and dead trees of the 15 most abundant tree populations (in 1987) registered in the five surveys carried out in 1987, 1992, 1996, 2001 and 2006. The continuous lines represent where the number of recruits equals to that of dead trees. The abbreviated species are: casarbo = *Casearia arorea*, myrsple = *Myrcia splendens*, micpepe = *Miconia pepericarpa*, sipguia = *Siparuna guianensis*, xylbras = *Xylopia brasiliensis*, triemar = *Trichilia emarginata*.

**Fig. 10** – Basal area gained (recruits + growth) and lost (dead trees + decrement) by the 15 most abundant tree populations registered in the five surveys carried out in 1987, 1992, 1996, 2001 and 2006. The continuous lines represent where

the gain in basal area equals to that of loss. The abbreviated species are: coplang = *Copaifera langsdorffii*, tapobtu = *Tapirira obtusa*, micargy = *Miconia argyrophilla*, ococory = *Ocotea corymbosa*, tacrugo = *Tachigali rugosa*, xylbras = *Xylopia brasiliensis*.

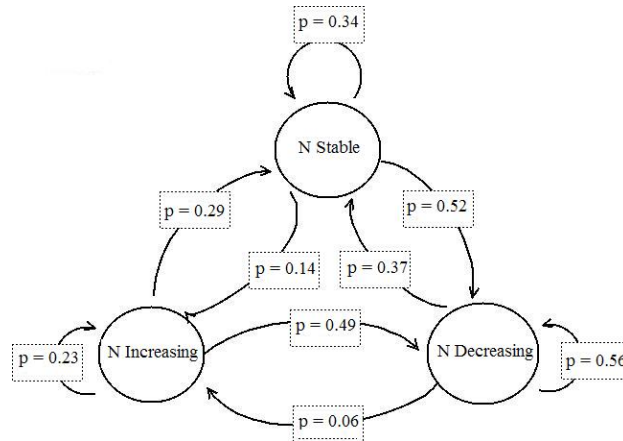
**Fig. 11** – Temporal patterns across the 19-year period of the number of trees of the most abundant populations. The continuous line is the zero centred estimation of the number of trees over time; the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function; the dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model.

**Fig 12.** – Temporal patterns across the 19-year period of the basal area of the most abundant tree populations. The continuous line is the zero centred estimation of the number of trees over time; the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function; the dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model.

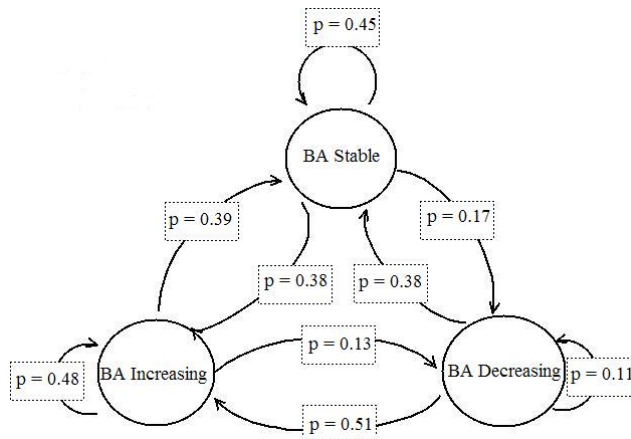


**Figure 1** – *Quickbird* satellite image (spatial resolution of 0.6 m) of the UFLA Forest Reserve, Lavras, SE Brazil, in May 2003.

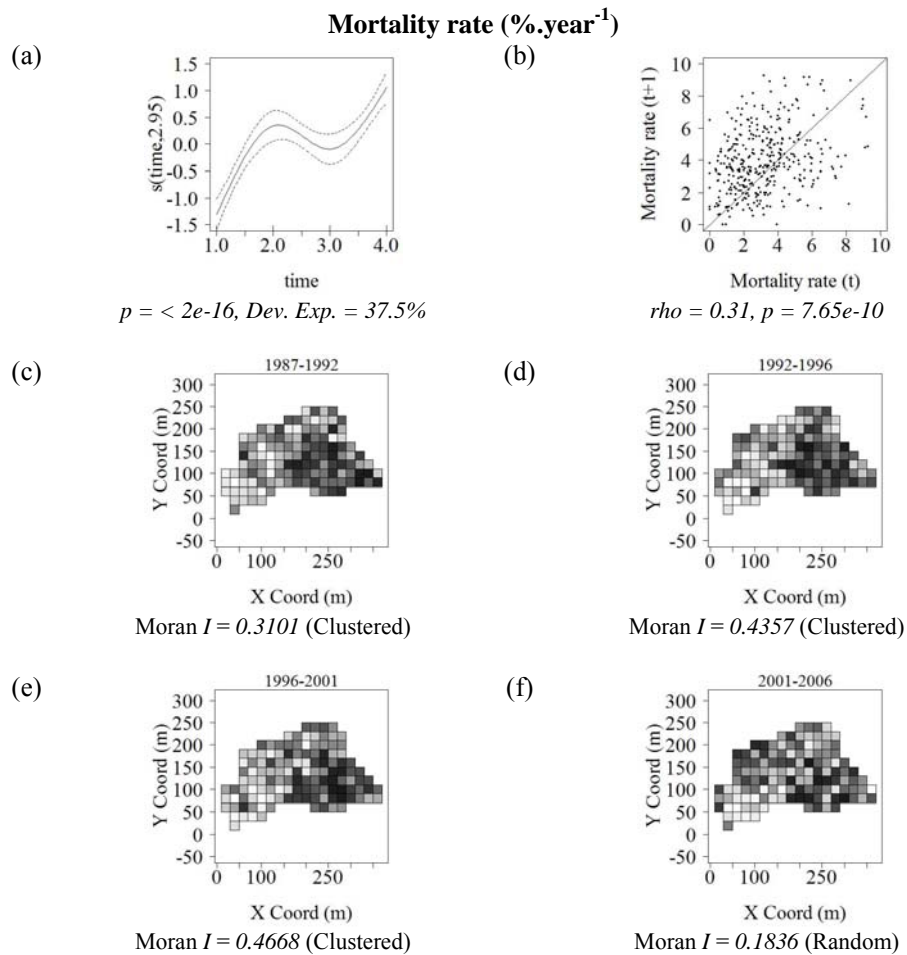
(a)



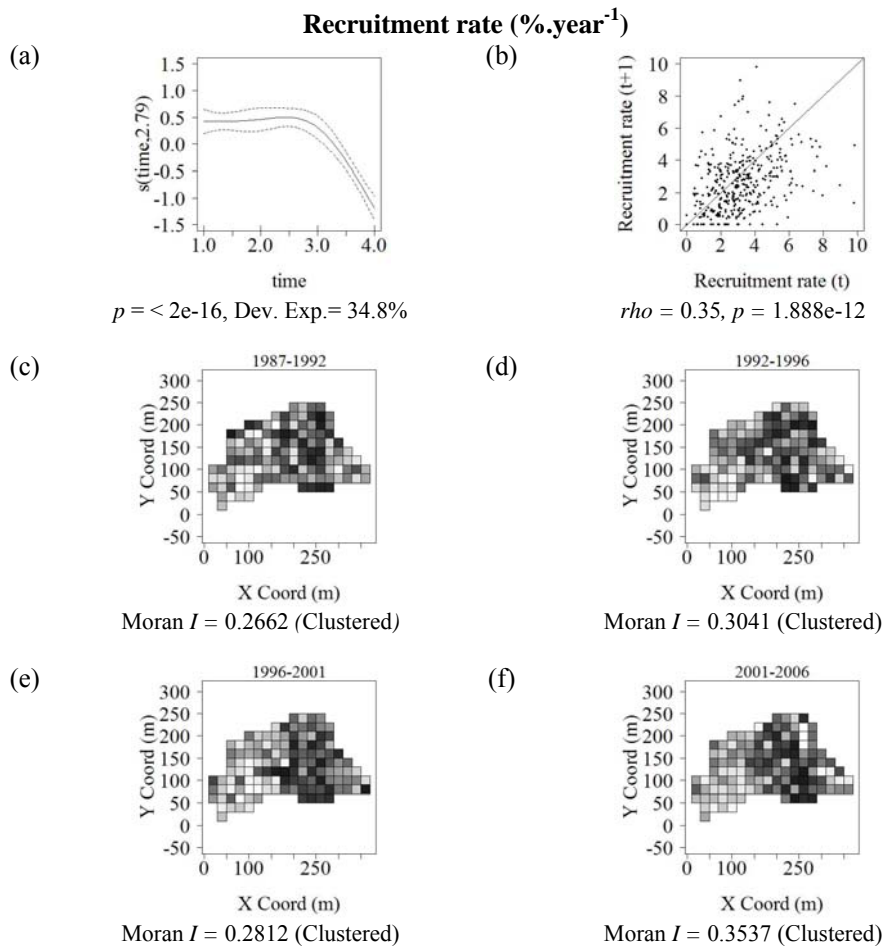
(b)



**Figure 2** – Probability diagram showing the chances of a plot changing from one dynamics trend to any another trend in the subsequent interval, considering all four time intervals, and for tree dynamics expressed as tree density (a), and basal area (b).



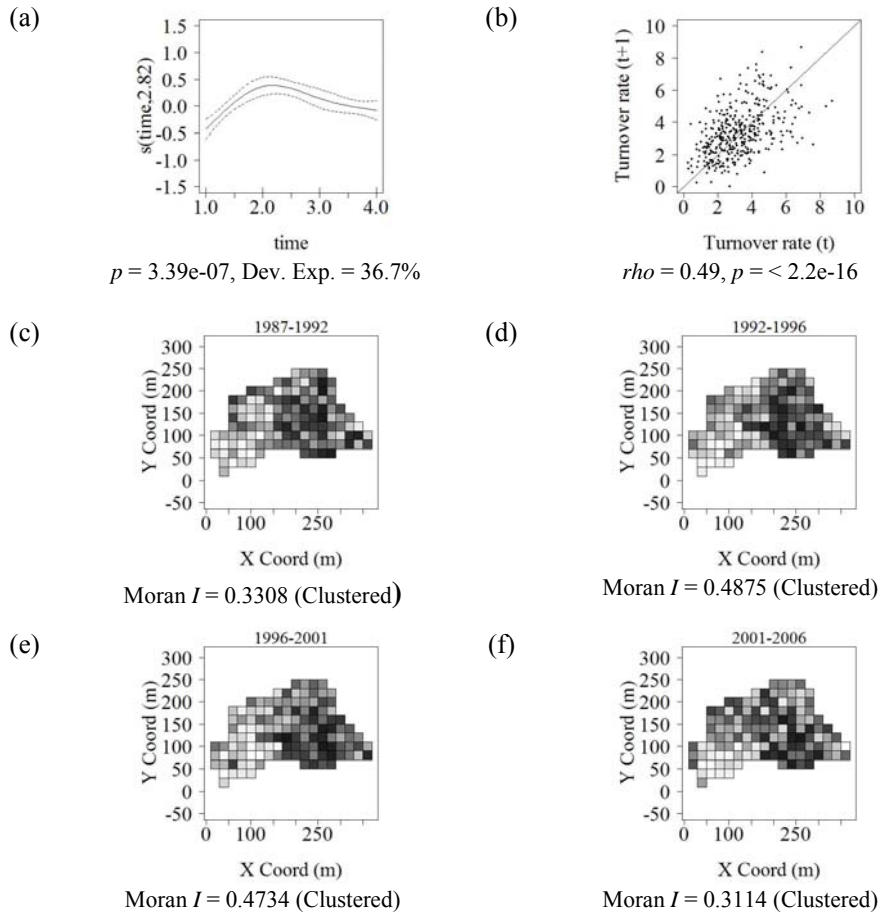
**Figure 3** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of mortality rates across  $N = 126$   $20 \times 20$  m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred mortality rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: mortality rate at time  $t$  vs. mortality rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of mortality rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.



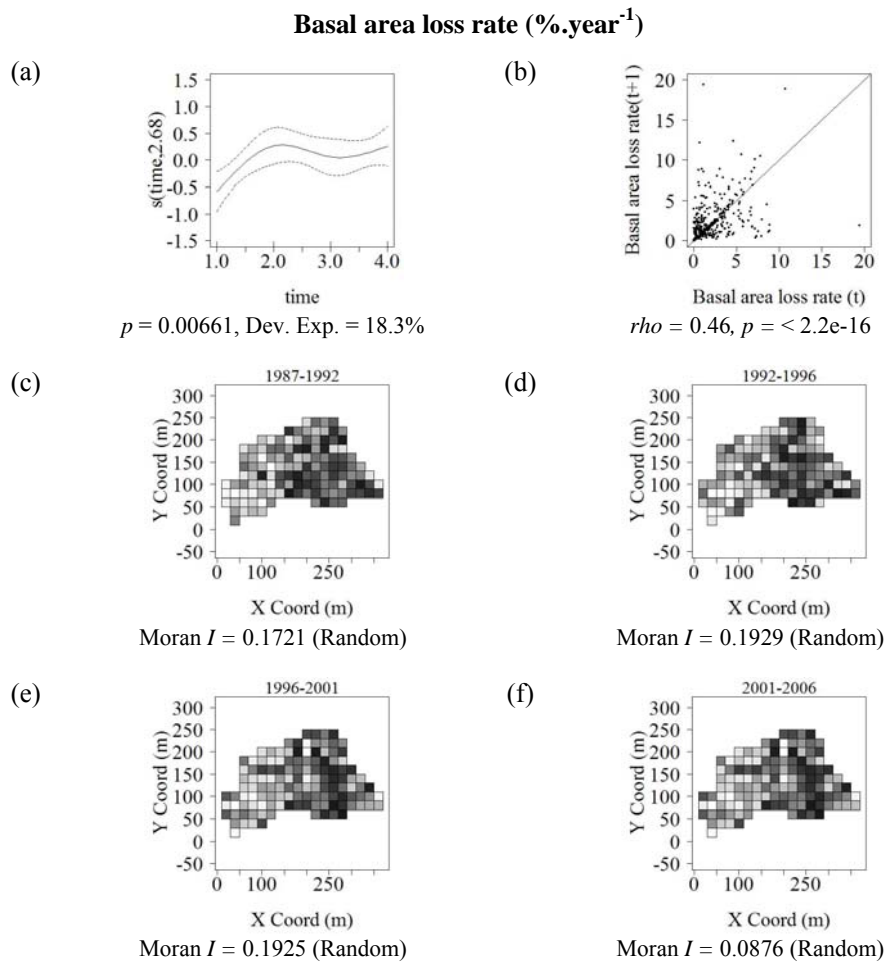
**Figure 4** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of recruitment rates across  $N = 126$  20×20 m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred recruitment rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: recruitment rate at time  $t$  vs. recruitment rate at time  $t + 1$  ( $\rho$  = Spearman rank-correlation,  $p$  = significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of recruitment rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.



### Tree turnover rate (%.year<sup>-1</sup>)

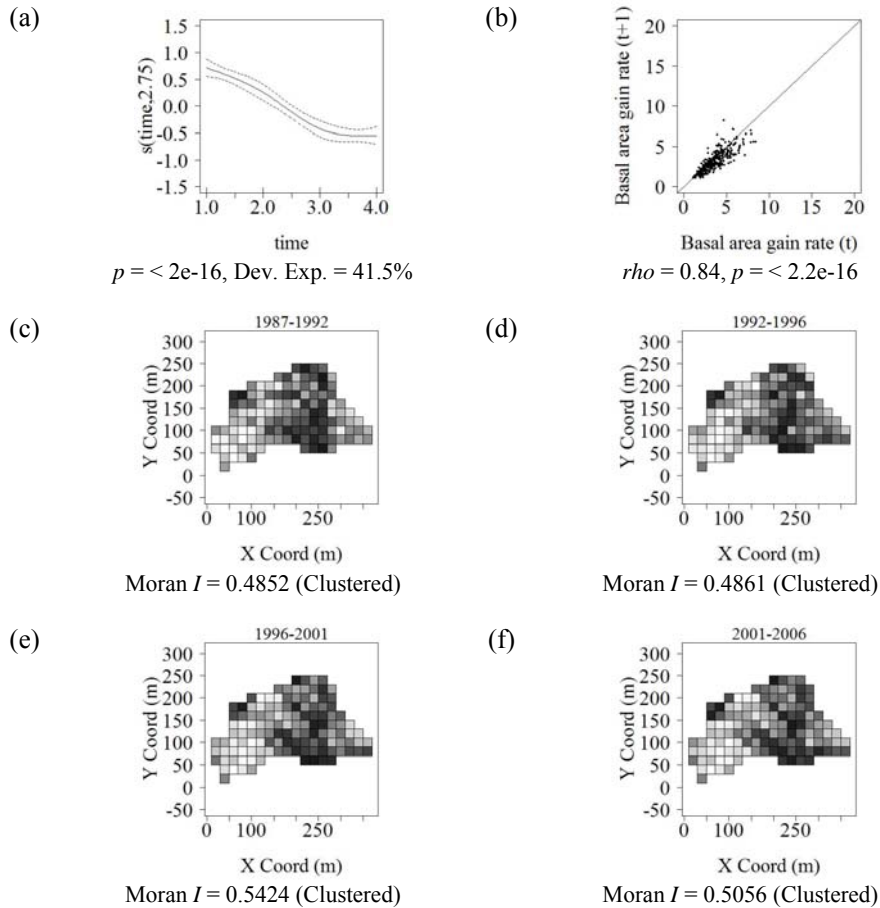


**Figure 5** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of turnover rates in number of trees across  $N = 126$  20×20 m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred turnover rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: turnover rate at time  $t$  vs. turnover rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of turnover rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.



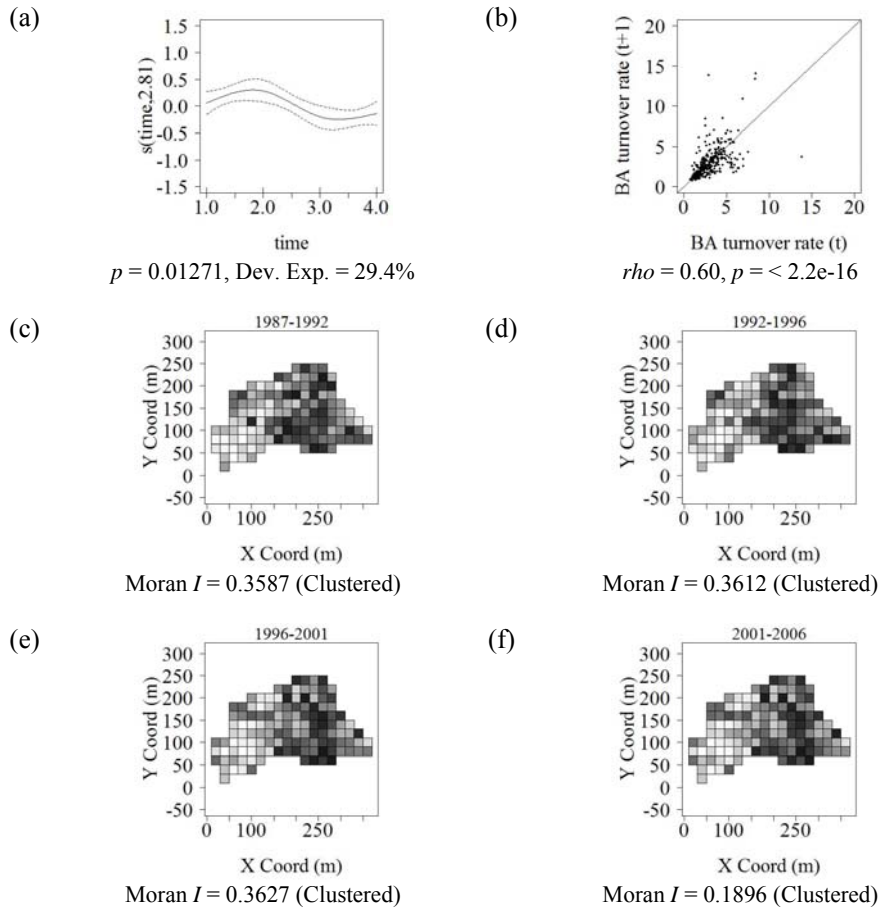
**Figure 6** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of loss rates of tree basal area across  $N = 126$   $20 \times 20$  m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred loss rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: loss rate at time  $t$  vs. loss rate at time  $t + 1$  ( $\rho$  = Spearman rank-correlation,  $p$  = significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of loss rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.

**Basal area gain rate (%.year<sup>-1</sup>)**

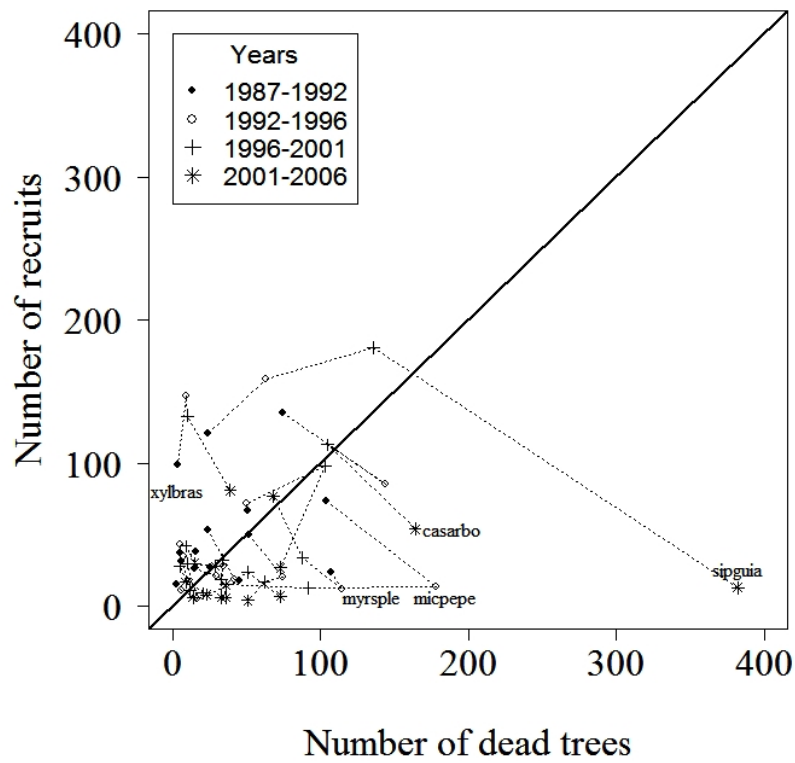


**Figure 7** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of gain rates of tree basal area across  $N = 126$  20×20 m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred gain rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: gain rate at time  $t$  vs. gain rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of gain rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.

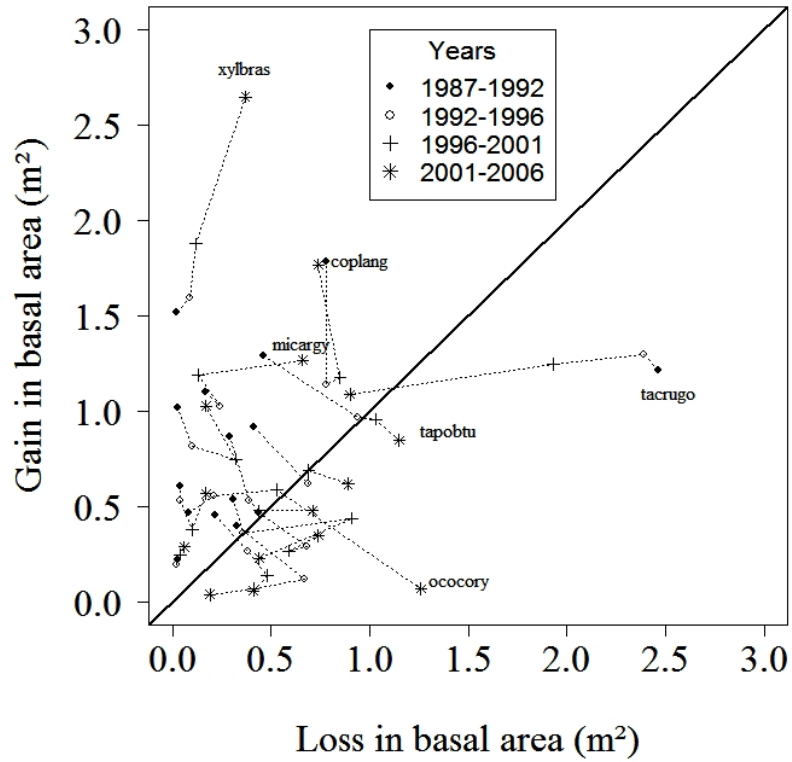
**Basal area turnover rate (%.year<sup>-1</sup>)**



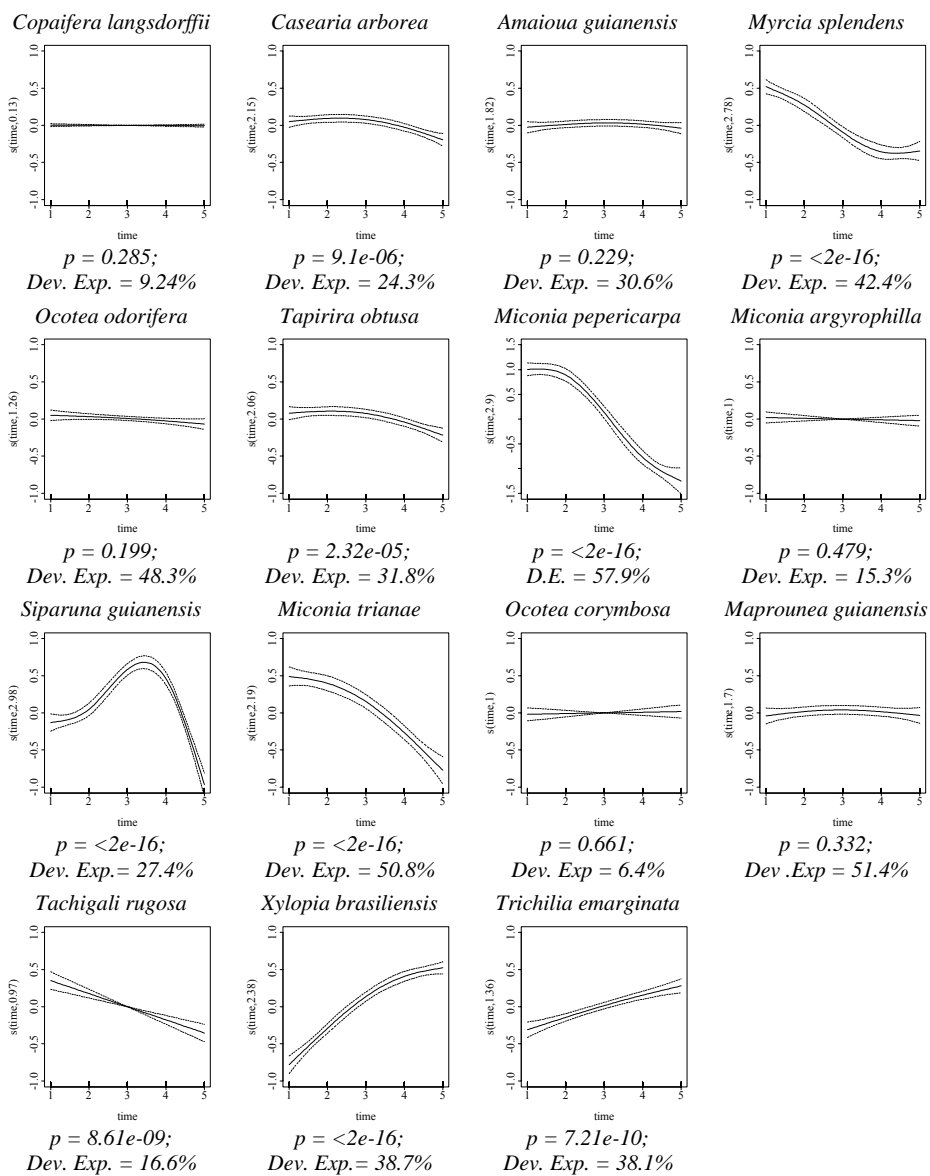
**Figure 8** – Temporal (a, b) and spatial (c, d, e, f) patterns of turnover rates in tree basal area across  $N = 126$  20×20 m plots. (a) Generalized additive models (GAM): continuous line is the zero centred turnover rate estimation over time, the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function, dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and Dev. Exp. is the deviance explained by the model. (b) Temporal consistency: turnover rate at time  $t$  vs. turnover rate at time  $t + 1$  ( $\rho =$  Spearman rank-correlation,  $p =$  significance). (c–f) Grey-scale maps showing the spatial distribution of turnover rate magnitudes across plots in (c) 1987–92, (d) 1992–96, (e) 1996–2001, and (f) 2001–06.



**Figure 9** – Number of recruits and dead trees of the 15 most abundant tree populations (in 1987) registered in the five surveys carried out in 1987, 1992, 1996, 2001 and 2006. The continuous lines represent where the number of recruits equals to that of dead trees. The abbreviated species are: casarbo = *Casearia arborea*, myrsple = *Myrcia splendens*, micpepe = *Miconia pepericarpa*, sipguia = *Siparuna guianensis*, xylbras = *Xylopia brasiliensis*, triemar = *Trichilia emarginata*.



**Figure 10** – Basal area gained (recruits + growth) and lost (dead trees + decrement) by the 15 most abundant tree populations registered in the five surveys carried out in 1987, 1992, 1996, 2001 and 2006. The continuous lines represent where the gain in basal area equals to that of loss. The abbreviated species are: coplang = *Copaifera langsdorffii*, tapobtu = *Tapirira obtusa*, micargy = *Miconia argyrophilla*, ococory = *Ocotea corymbosa*, tacruco = *Tachigali rugosa*, xylbras = *Xylopia brasiliensis*.



**Fig. 11** – Legend on page 47

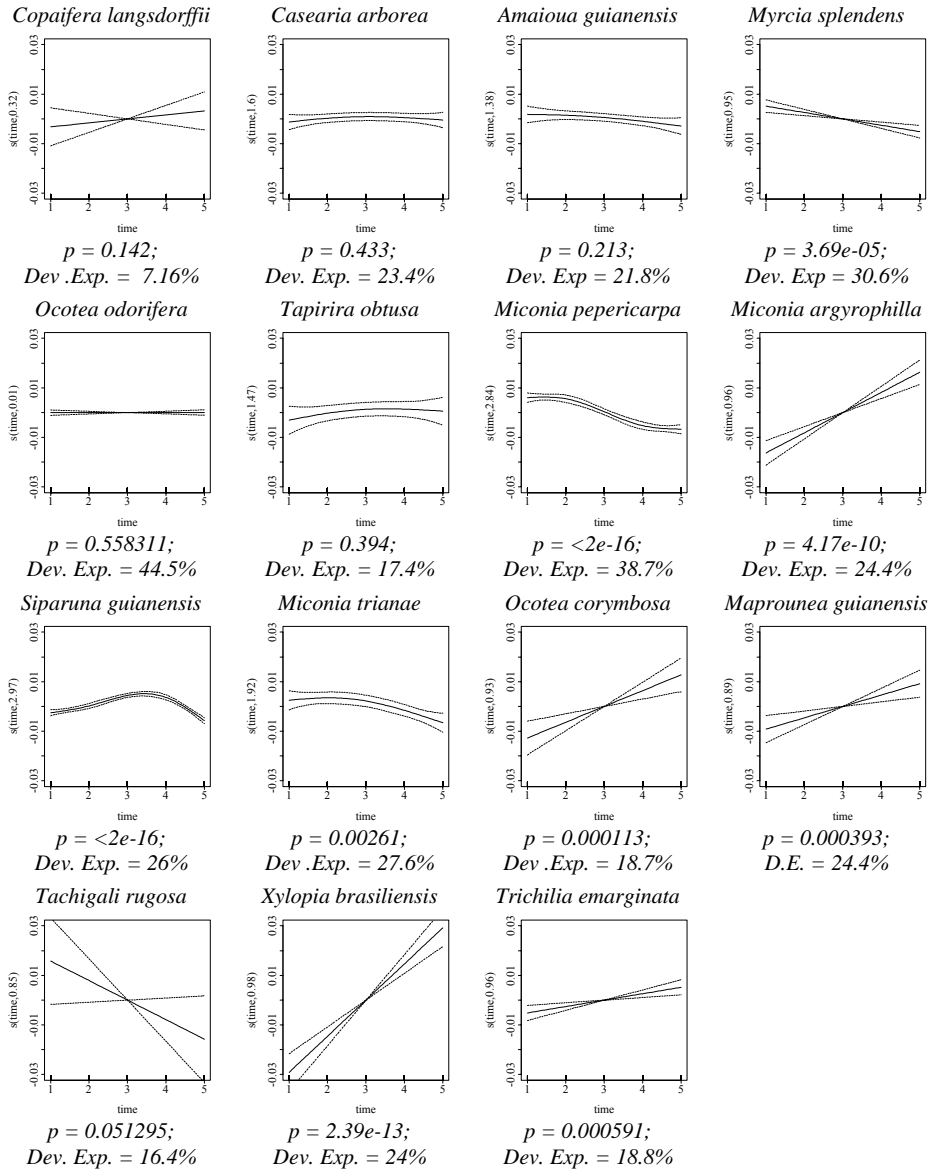


Fig. 12 – Legend on page 47.



**Fig 11.** – Temporal patterns across the 19-year period of the number of trees of the most abundant populations. The continuous line is the zero centred estimation of the number of trees over time; the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function; the dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and *Dev. Exp.* is the deviance explained by the model.

**Fig 12.** – Temporal patterns across the 19-year period of the basal area of the most abundant tree populations. The continuous line is the zero centred estimation of the number of trees over time; the number within parenthesis is the degree of freedom of the smooth function; the dotted line is the 0.95 confidence envelope around the fit,  $p$  is the time significance and *Dev. Exp.* is the deviance explained by the model.

## ARTIGO 2

### **Influência de diferentes classes de solo na dinâmica da comunidade arbórea em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais**

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

PEDRO HIGUCHI<sup>1</sup>, ARY TEIXEIRA OLIVEIRA-FILHO<sup>1</sup>, ANA CAROLINA SILVA<sup>1</sup>, EVANDRO LUIZ MENDONÇA MACHADO<sup>1</sup>, RUBENS MANOEL DOS SANTOS<sup>1</sup>, DANIEL SALGADO PIFFANO<sup>1</sup>

Título resumido: Influência de classes de solo na dinâmica da comunidade arbórea

Autor para correspondência: Pedro Higuchi. E-mail: phigfloresta@gmail.com

---

<sup>1</sup>. Universidade Federal de Lavras, Departamento de Ciências Florestais, 37200-000, Lavras, MG, Brasil.

**ABSTRACT** – (Influence of different soil classes on tree community dynamics in a montane semi-deciduous tropical forest fragment in Lavras, Minas Gerais). In order to analyze the existence of structural changes and the influence of different soil classes on tree community dynamics rates, a fragment of tropical montane seasonal semi-deciduous forest (8,7 ha) in SE Brazil was studied in a 5 years period (2000-2005). The data were collected in 47 20 × 20 m plots arranged in two 80 m distant transect, crossing the study area toward its widest length. In 2000, were surveyed all individuals  $\geq 5$  cm. The information collected for each tree individual was: species botanical identification and diameter at breast height (dbh). In 2005, all dead trees were recorded, the surviving trees were remeasured and the recruits were measured and identified (dbh  $\geq 5$  cm). Mortality, recruitments, basal area loss and gain rates were calculated for each plot, for the total area and for each soil class (Nitosols, Oxysols and Cambsols). The overall pattern in the fragment indicated number of individuals reduction and basal area stability. However, there were no differences among soils classes regarding dynamics rates. The species populations classified as sub-canopy tended to increase its ongoing ecological dominance in the area. The results allowed us to conclude that the studied fragment is in an advanced sucesional phase post-disturbance and that the dynamics rates spatial variations had no relation with soils classes.

Key words: edaphic factors, forest dynamics, forest fragment

**RESUMO** – (Influência de diferentes classes de solo na dinâmica da comunidade arbórea em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais). Com o objetivo de verificar a existência de mudanças estruturais e a influência de diferentes classes de solo sobre as taxas de dinâmica da comunidade arbórea, um fragmento de floresta estacional

semidecidual montana (8,7 ha) em Lavras, MG, foi estudado em um período de 5 anos (2000-2005). Os dados foram coletados em 47 parcelas de 20 × 20 m dispostas em duas transeções, distantes 80 m entre si, cruzando o fragmento no sentido de maior comprimento. No ano de 2000, foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm. As informações coletadas para cada indivíduo foram: identificação botânica da espécie e DAP. Em 2005, foram registrados os indivíduos mortos, remensurados os sobreviventes e mensurados e identificados os indivíduos recrutados (DAP ≥ 5 cm). Foram calculadas as taxas de mortalidade, recrutamento, ganho e perda em área basal para cada parcela, para a área total e para cada classe de solo (Nitossolos, Latossolos e Cambissolos). O padrão observado para o fragmento foi de redução no número de indivíduos e estabilidade em área basal. Entretanto, não foram identificadas diferenças entre as classes de solo, em relação às taxas de dinâmica. As populações das espécies classificadas como de subdossel tenderam a aumentar a dominância ecológica já existente na área. Os resultados permitiram concluir que o fragmento estudado está em uma fase avançada de sucessão pós-distúrbio e que as variações espaciais das taxas de dinâmica não apresentaram relações com as classes de solo identificadas na área.

Palavras chave: dinâmica florestal, fatores edáficos, fragmento florestal

## **Introdução**

A Mata Atlântica, hoje com apenas 7% de sua área original (Tabarelli et al., 2005), é considerada um dos ecossistemas mais ameaçados no mundo, devido ao seu avançado estado de degradação e fragmentação. Mesmo assim, os fragmentos remanescentes são importantes por apresentarem elevada diversidade residual (dos Anjos, 2006; Galetti et al., 2006; Paciencia & Prado, 2005; Siqueira-Filho & Tabarelli, 2006; Tabanez & Viana, 2000; Tabarelli et al., 1999), desempenharem serviços ambientais, como proteção do solo, e atuarem sobre o ciclo hidrológico, alterando os padrões de infiltração do solo e evapotranspiração (Lino & Dias, 2003).

Considerando este cenário de degradação de um importante ecossistema, estudos sobre dinâmica de comunidades arbóreas em fragmentos florestais são fundamentais, pois permitem o monitoramento e a previsão dos processos de transformação das populações e das comunidades vegetais isoladas. Do ponto de vista de aplicações práticas, eles são importantes para fornecer informações que sirvam como subsídio para o manejo, visando à conservação desses remanescentes florestais (Sheil et al., 2000).

Os estudos de dinâmica florestal, geralmente, são realizados por meio de dados provenientes de censos em parcelas permanentes, onde se realizam a contagem, a medição, a posterior recontagem e a remedição de indivíduos sobreviventes (perdas e ganhos), sendo estas informações sumarizadas como taxas de mortalidade, recrutamento e rotatividade da comunidade (Sheil & May, 1996). Vários trabalhos em florestas tropicais mostram que os parâmetros observados, como as taxas de mortalidade e recrutamento, apresentam variações espaciais (Lieberman & Lieberman, 1987) e temporais (Manokoran & Kochummen, 1987). Porém, as causas dessas variações são ainda desconhecidas, não estando claro o quanto é de origem determinística ou estocástica (Rezende, 2002), o que reforça a necessidade de melhor conhecer as relações existentes

entre as taxas de dinâmica de comunidades arbóreas e variáveis ambientais locais.

Entretanto, nem sempre é possível estabelecer, nitidamente, a influência isolada de uma variável ambiental sobre os parâmetros vegetacionais, mesmo porque pode existir alta correlação entre as próprias variáveis ambientais (Pezzopane, 2001). Os fatores fisiográficos, por exemplo, que derivam de condições de relevo, estão relacionados com a disponibilidade de nutrientes, de água e radiação solar (Pezzopane, 2001).

Em se tratando de florestas estacionais semidecíduais, pouco se conhece sobre os impactos causados pela fragmentação sobre o componente arbóreo (*e.g.* Pereira et al., 2007). No estado de Minas Gerais, apesar da crescente consciência sobre a importância dos recursos florestais e sobre a urgência de conservá-los, são raros os trabalhos que investigam a dinâmica em ambientes fragmentados e sua interação com variáveis ambientais (*e.g.* Appolinário et al., 2005; Oliveira-Filho et al., no prelo), o que reforça a necessidade de estudos nestes ambientes.

Dentre os fatores ambientais que influenciam a dinâmica de fragmentos florestais na região Sudeste do Brasil, tem se destacado o histórico de perturbação (Oliveira-Filho et al., 1997), o efeito de borda (Oliveira-Filho et al., no prelo) e a topografia (Apolinário et al., 2005). Características do solo como, por exemplo, fertilidade (Baker et al., 2003) e saturação por água (Joly, 1991) também exercem grande influência sobre os padrões de dinâmica observados em florestas.

Em geral, comunidades arbóreas apresentam maiores taxas de crescimento e rotatividade em solos úmidos, de boa aeração e ricos em nutrientes (Siqueira et al., 1994). Em fragmentos com alta disponibilidade de nutrientes no solo pode haver o favorecimento das espécies que apresentam elevada taxa de crescimento durante os estágios iniciais de sucessão, pois as

espécies com baixas taxas de crescimento tendem a responder menos ao aumento nos níveis de nutrientes (Denslow et al., 1998).

Dessa forma, o presente estudo tem como objetivo avaliar a dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de floresta estacional semidecidual montana secundária em Lavras, Minas Gerais, com a finalidade de fornecer subsídios para ações que visem o manejo e a conservação de remanescentes. As hipóteses testadas foram: (i) em função do histórico de perturbação, a vegetação arbórea que constitui o fragmento se encontra em fase de mudança estrutural e (ii) a dinâmica da comunidade arbórea apresenta variações espaciais, refletindo as diferentes classes de solo identificadas na área.

### **Material e métodos**

**Caracterização da área de estudo** – O estudo foi realizado em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana (Oliveira-Filho & Fontes, 2000) conhecido como “Mata da Subestação”, situado no campus da Universidade Federal de Lavras (UFLA). A “Mata da Subestação” está localizada no município de Lavras, MG, nas coordenadas de 21°13'1729''S e 44°57'47''W, com altitude variando entre 889,77 a 948,23 m. O fragmento cobre uma área de, aproximadamente, 8,75 ha e reveste uma encosta de morro, apresentando, de acordo com Espírito-Santo et al. (2002), pedofoma do tipo convexo-convexa (Figura 1).

O fragmento estudado, que se encontra inserido em uma matriz vegetacional composta predominantemente por áreas agrícolas, tem um histórico comum a muitos outros fragmentos florestais localizados na região. Na década de 1950, motivados pela iminente desapropriação da área, os proprietários realizaram um corte raso na área. Deste então, o fragmento se regenerou de forma muito rápida, devido à brotação de cepas, e foi explorado esporadicamente para a retirada de lenha (Espírito-Santo et al., 2002).

O clima da região é do tipo Cwa de Köppen, com precipitação e temperaturas médias anuais de 1.343,3 mm e 19,3° C, respectivamente, com 76% da precipitação ocorrendo no período de novembro a fevereiro (Brasil, 1992).

**Amostragem da vegetação** – Estudos sobre a florística e a estrutura da vegetação, assim com suas interações com fatores ambientais, foram realizados por Espírito-Santo et al. (2002), sendo a comunidade arbórea amostrada, no ano de 2000, em duas transeções de 40 m de largura, paralelas e distantes de 80 m entre si, totalizando 2,8 ha de área amostrada. As transeções A e B foram subdivididas, respectivamente, em 21 e 31 parcelas contíguas de 20 × 20 m, de forma a representar a maior variação aparente do gradiente fisionômico da vegetação, ou seja, cruzando o fragmento no sentido de maior declividade da encosta e ligando bordas opostas (Figura 1). Em cada parcela foram registradas informações para todos os indivíduos vivos e com diâmetro à altura do peito (1,30 m de altura)  $DAP \geq 5$  cm. As informações registradas foram: identidade botânica das espécies, DAP e altura, estimada com auxílio de uma vara graduada. Os materiais botânicos não reconhecidos no campo foram coletados e identificados no herbário da UFLA. A classificação botânica das espécies baseou-se no Angiosperm Phylogeny Group II (APG II, 2003).

No ano de 2005 foi realizado o segundo inventário da comunidade arbórea, utilizando-se a mesma metodologia do inventário anterior. Entretanto, em função da construção da Estrada do Contorno, que liga o município de Ijaci à BR-265, cinco parcelas localizadas na extremidade superior da transeção B foram perturbadas, sendo, assim, eliminadas do presente estudo. Desse modo, foram incorporados os novos indivíduos que atingiram a classe de diâmetro estipulada ( $DAP \geq 5$  cm), que foram identificados, medidos e plaqueteados. Os indivíduos mortos foram registrados e os sobreviventes mensurados novamente.



**Características do solo** – A base de dados foi composta pela caracterização do ambiente edáfico conduzida por Espírito-Santo et al. (2002) para a área em questão. Os solos foram classificados, segundo o Sistema Brasileiro de Classificação do Solo (EMBRAPA, 1999), como NITOSSOLOS VERMELHOS e CAMBISSOLOS HÁPLICOS, presentes na baixa encosta e LATOSSOLOS VERMELHO-AMARELOS, na alta encosta, sendo denominados, daqui para frente, apenas como Nitossolos (Nito), Cambissolos (Camb) e Latossolos (Lato), respectivamente (Espírito-Santo et al., 2002).

**Dinâmica da comunidade arbórea** – Foram calculadas para a amostra total e para as amostras definidas pelas classes de solo (Nitossolos, Latossolos e Cambissolos), as taxas de mortalidade e recrutamento, as taxas de ganho e perda em área basal, com base no número de indivíduos e área basal, por meio dos modelos algébricos (Lieberman et al., 1985; Primack et al., 1985; Sheil & May, 1996):

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

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

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

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

$M$  = taxa de mortalidade anual;

$R$  = taxa de recrutamento anual;

$P$  = taxa de perda em área basal anual;

$G$  = taxa de ganho em área basal anual;

$t$  = intervalo de tempo entre inventários;

$N_0$  = número inicial de árvores;

$N_t$  = número final de árvores sobreviventes de depois de  $t$ ;

$m$  = número de árvores mortas;

$r$  = número de árvores recrutadas;

$BA_0$  = área basal inicial;

$BA_t$  = área basal final depois de  $t$ ;

$BA_m$  = área basal das árvores mortas;

$BA_d$  = perda em área basal (redução diamétrica e perda parcial de troncos);

$BA_r$  = área basal de árvores recrutadas;

$BA_g$  = ganho em área basal (crescimento das árvores);

A taxa média anual de rotatividade foi calculada pela média entre as taxas de mortalidade e recrutamento, de acordo com Korning & Balslev (1994).

Foram realizados, em caráter exploratório, análises geoestatísticas com o objetivo de verificar a existência de dependência espacial entre as variáveis de dinâmica. Para isso, variáveis espaciais, correspondendo a coordenadas  $x$  e  $y$  do centro de cada parcela, foram utilizadas para definir uma rede de pontos. Esta rede permitiu a análise da covariância espacial a partir de semivariogramas elaborados com base nos seguintes modelos estacionários isotrópicos: esférico, exponencial e gaussiano (Camargo, 1997).

As taxas de dinâmica da comunidade arbórea foram comparadas entre as diferentes classes de solo por análise de variância, ANOVA (Zar, 1996). A independência entre as frequências de indivíduos sobreviventes, mortos e recrutados nos setores amostrados, definidos pelas classes de solo, foi verificada pelo teste  $G$ , com a correção de Williams (Sokal & Rohlf, 1994).

A dinâmica das árvores por classe de diâmetro, nos setores amostrados, foi analisada empregando-se intervalos de classe com amplitudes crescentes (5–10 cm, >10–20 cm, >20–40 cm e >40–80 cm), que têm sido adotados em estudos de dinâmica florestal na região (Appolinário et al., 2005; Oliveira-Filho et al., no prelo) para compensar o acentuado declínio, em densidade, nas classes de tamanhos maiores, típico da distribuição exponencial negativa (J-invertido). Para cada classe de diâmetro foi contabilizado o número de árvores mortas,

ingressantes (indivíduos recrutados e vindos de outras classes de diâmetro) e egressantes (indivíduos que migraram para outras classes de diâmetro), podendo os dois últimos ser progressivos ou regressivos (Lieberman et al., 1985).

Com base na distribuição de diâmetros em 2000, foram utilizados testes G (Sokal & Rohlf, 1994) para verificar se as frequências de árvores vivas em 2005 e de árvores mortas foram independentes das classes de diâmetro. A diferença entre as proporções de árvores ingressantes (recrutadas + imigrantes) e árvores egressas (mortas + emigrantes), em cada classe de diâmetro para os setores e para a amostra total, foi verificada por meio do teste binomial, que é um teste não paramétrico que assume uma distribuição dicotômica (Sokal & Rohlf, 1994).

**Dinâmica das populações arbóreas** – Devido ao fato de a maior parte das espécies possuir poucos indivíduos por parcelas, foram escolhidas, para análise da dinâmica populacional na amostra total, as 12 populações mais abundantes em 2000 ( $N \geq 75$ ). A diferença entre a proporção dos números de recrutadas e mortas, em cada uma das 12 populações, foi verificada por meio do teste binomial (Sokal & Rohlf, 1994). A mudança líquida em número de árvores de cada espécie, representada pelo balanço entre o número de indivíduos recrutados e mortos, foi representada graficamente.

Com o propósito de auxiliar a identificação de padrões ecologicamente significativos, as 12 espécies foram classificadas segundo sua preferência pelas classes de solo e sua guilda de regeneração. Os habitats preferenciais foram definidos com auxílio do teste G (Sokal & Rohlf, 1994) aplicado às abundâncias das espécies, em 2000, nas parcelas presentes nas diferentes classes de solo. As guildas de regeneração, adaptadas de Lieberman & Lieberman (1987), foram: (a) ‘sub-bosque’, (b) ‘subdossel’, (c) ‘dossel-tolerante à sombra’, (d) ‘dossel-exigente de luz’, e (e) ‘pioneira’. A classificação das 12 espécies nestas categorias se apoiou na experiência de campo dos autores e no trabalho de

Espírito-Santo et al. (2002).

### **Resultados e Discussão**

**Dinâmica da comunidade arbórea** – Durante o período de estudo, foi observado, para a área total, uma tendência de declínio no número de árvores e estabilidade em área basal. Esta tendência é reforçada pelo fato de a proporção de indivíduos mortos ter sido maior do que a de indivíduos recrutados para a área total, como demonstrado pelo teste binomial ( $p = 0,0166$ ) (tabela 1). Quando analisadas isoladamente, a proporção de recrutadas e árvores mortas não diferiu significativamente nas classes de solo ( $p = 0,1133$ ,  $p = 0,1950$  e  $p = 0,2267$ , respectivamente para Camb, Lato e Nito) (tabela 1). A estabilidade da área basal, apesar da redução em densidade para a área total, ocorreu, principalmente, devido o crescimento acentuado das árvores sobreviventes (tabela 1).

Este padrão caracterizado por redução de indivíduos e manutenção ou aumento da área basal, devido o crescimento das árvores sobreviventes, é típico de florestas tropicais em recuperação pós-distúrbio e em estágio avançado de sucessão (Phillips et al., 2002). A mortalidade de indivíduos pode ter ocorrido devido ao processo de auto-desbaste, em função da competição interespecífica entre as árvores que estão se desenvolvendo na área. Trabalhos realizados em fragmentos florestais no Sudeste do Brasil (Appolinário et al., 2005; Oliveira-Filho et al., no prelo; Werneck & Franceschinelli, 2004) mostram que este padrão é muito comum em fragmentos protegidos de distúrbios antrópicos. Entretanto, este padrão difere do observado em florestas maduras na Amazônia, definido pelo aumento na densidade de árvores e área basal (Lewis et al., 2004; Phillips et al., 2004). Enquanto a instabilidade no presente estudo está claramente relacionada ao processo sucessional pós-distúrbio, uma vez que o fragmento sofreu um corte raso na década de 1950 (Espírito-Santo et al., 2002), na Amazônia, é sugerida como o resultado do aumento nas concentrações de

CO<sub>2</sub> na atmosfera (Phillips & Gentry, 1994), já que os estudos mencionados se concentraram em áreas prístinas.

Uma vez visto, a partir das análises exploratórias geoestatísticas, que as variáveis de dinâmica não apresentaram auto-correlação espacial, verificou-se por meio de análise de variância (ANOVA), que, apesar de ser um elemento importante sobre os padrões de estrutura do componente arbóreo e distribuição de espécies na área de estudo (Espírito-Santo et al., 2002), as classes de solos não tiveram influência sobre as taxas de dinâmica (tabela 1). A variação espacial das taxas de dinâmica está relacionada a outros fatores ambientais, como, por exemplo, formação de clareiras naturais (Alvarez-Buylla, 1994), efeito de borda (Murcia, 1995; Oliveira-Filho et al., no prelo; van den Berg, 2001) e distúrbios passados (Oliveira-Filho et al., 1997).

Para os dois anos inventariados, a classe de solo definida por Nitossolos apresentou maior densidade de indivíduos, em todas as classes de diâmetro (figura 2). Em fragmentos de florestas tropicais, a maior densidade de indivíduos é comumente relacionada com locais em um estágio inicial de sucessão e com maior intensidade de distúrbios passados (van den Berg, 2001).

Apesar da mortalidade de indivíduos ter sido maior nas menores classes de diâmetro para a área total ( $G = 10,88$ ;  $p = 0,01239$ ) e para o Latossolo ( $G = 9,5191$ ;  $p = 0,02313$ ), o padrão de distribuição diamétrica dos indivíduos arbóreos não diferiu, entre 2000 e 2005, tanto para a área total ( $G = 0,1853$ ;  $p = 0,98$ ), como para as classes de solos analisadas isoladamente (Camb -  $G = 0,048$ ;  $p = 0,1577$ ; Lato -  $G = 0,2818$ ;  $p = 0,9634$ ; Nito -  $G = 0,6339$ ;  $p = 0,2635$ ) (tabela 2).

Estes resultados mostram que a redução em densidade de indivíduos, resultante do processo de auto-desbastes, ocorreu, preferencialmente, nas classes de menor diâmetro, principalmente no Latossolo. Este é mais um indicativo de que o fragmento está em processo de recuperação pós-distúrbio ambiental, uma

vez que o esperado para florestas maduras é mortalidade independente da classe diamétrica (Swaine, 1987).

**Dinâmica das populações arbóreas** – Das 12 populações com maior abundância em 2000, seis espécies foram classificadas como de subdossel (*Galipia jasminifolia* (A.St.-Hil.) Engler, *Sebastiania commersoniana* (Baill.) Smith & Downs, *Calycorectes acutatus* (Miq.) Toledo), *Mollinedia widgrenii* A.DC., *Bauhinia longifolia* (Bongard) D.Dietrich e *Ixora warmingii* Müll.Arg.), cinco como dossel-exigente de luz (*Albizia polycephala* (Benth.) Killip, *Machaerium stipitatum* Tul., *Cupania vernalis* Cambess., *Platycyamus regnellii* Benth. e *Myrcia splendens* (Swartz) DC.) e uma pioneira (*Casearia sylvestris* Swartz).

Em relação à preferência por tipo de solo, cinco (*Calycorectes acutatus*,  $G = 0,88$  e  $p = 0,646$ , *Mollinedia widgrenii*,  $G = 3,30$ ,  $p = 0,192$ , *Bauhinia longifolia*,  $G = 3,47$ ,  $p = 1,77$ , *Ixora warmingii*,  $G = 4,38$ ,  $p = 0,111$ , e *Myrcia splendens*,  $G = 2,98$  e  $p = 0,225$ ) foram indiferentes, quatro foram preferenciais por Cambissolos (*Galipia jasminifolia*,  $G = 149,09$  e  $p < 0,001$ , *Sebastiania commersoniana*,  $G = 49,32$  e  $p < 0,001$ , *Machaerium stipitatum*,  $G = 15,74$  e  $p < 0,001$ , e *Platycyamus regnellii*,  $G = 9,12$ ,  $p = 0,010$ ), duas por Nitossolos (*Casearia sylvestris*,  $G = 37,90$  e  $p = < 0,001$  e *Cupania vernalis*,  $G = 20,73$  e  $p = < 0,001$ ) e uma por Latossolos (*Albizia polycephala*,  $G = 8,20$  e  $p = 0,017$ ). *Galipia jasminifolia* e *Sebastiania commersoniana*, ambas classificadas como subdossel, ocorrendo preferencialmente nos Cambissolos, foram as mais abundantes na área. Dentre as populações estudadas, as que apresentaram a maior dominância nos dois anos foram *Albizia polycephala*, preferencial por Latossolos e *Platycyamus regnellii*, preferencial por Cambissolos, ambas classificadas como dossel-exigente de luz (tabela 3).

Seis populações apresentaram diferenças significativas entre a proporção de indivíduos recrutados e mortos. Três populações apresentaram maior

recrutamento do que mortalidade, sendo todas classificadas como de subdossel: *Galipia jasminifolia*, que ocorreu preferencialmente nos Cambissolos e *Calycorectes acutatus* e *Ixora warmingii* ambas indiferentes em relação ao tipo de solo. As três que apresentaram maior proporção de indivíduos mortos do que recrutados foram classificadas como de dossel-exigente de luz: *Albizia polycephala*, ocorrendo preferencialmente nos Latossolos, *Machaerium stipitatum*, com preferência por Cambissolos e *Myrcia splendens*, indiferente em relação ao tipo de solo. A espécie que apresentou maior ganho em área basal foi *Sebastiania commersoniana*, classificada como de subdossel, que ocorreu, preferencialmente, nos Cambissolos. A espécie que apresentou maior redução em área basal foi *Myrcia splendens*, considerada uma espécie de dossel-exigente de luz e que foi indiferente em relação ao tipo de solo.

As mudanças líquidas de número de indivíduos, representadas pela diferença entre recrutamento e mortalidade, nas três classes de solo, podem ser observadas na figura 3. A maior parte das populações se encontra próximo da linha que representa mudança líquida zero, ou seja, o número de indivíduos recrutados foi igual ao número de indivíduos mortos. *Galipia jasminifolia* apresentou a maior mudança líquida positiva nos Cambissolos (+11 indivíduos) e Nitossolos (+15), e a população de *Calycorectes acutatus* foi a que apresentou a maior mudança positiva nos Latossolos (+8). Dentre as populações que apresentaram redução no número de indivíduos, destacaram-se *Albizia polycephala*, nos Cambissolos (-7) e Nitossolos (-7), *Sebastiania commersoniana* (-7), nos Cambissolos e *Myrcia splendens* (-10) nos Latossolos.

Os resultados mostraram que, entre as populações estudadas, apenas guildas de regeneração obtiveram relação com as mudanças líquidas. Existiu tendência de as populações classificadas como de subdossel aumentarem a dominância ecológica na área, ao contrário dos fragmentos estudados por Oliveira-Filho et al. (1997) e Werneck & Franceschinelli (2004). Estes autores

observaram a tendência de que a dominância ecológica de populações tolerantes à sombra sucedesse a dominância de populações exigentes em luz e pioneiras, ao longo do tempo. Já no presente trabalho, foi observado o aumento da dominância já existente das populações tolerantes à sombra típicas do sub-bosque, como *Galipia jasminifolia*.

Os resultados permitiram concluir que o fragmento estudado se encontra em recuperação pós-distúrbio e em um avançado estágio de sucessão, caracterizado pelos seguintes eventos: redução no número de indivíduos, estabilidade da área basal, devido ao crescimento das árvores sobreviventes, mortalidade proporcionalmente maior nas classes de menores tamanhos e aumento da dominância ecológica já existente de populações tolerantes à sombra, o que confirma a primeira hipótese de que o fragmento se encontra em fase de mudança estrutural.

Apesar da mortalidade de indivíduos ter sido dependente da classe diamétrica no Latossolo, sendo maior nas classes de menor diâmetro, a segunda hipótese testada, a de que as taxas de dinâmica da comunidade arbórea apresenta variações de acordo com a classe de solo, foi refutada.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. **American Naturalist**, Chicago, v. 143, n. 1, p. 155-191, Jan. 1994.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP II. An up date of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of Linnaean Society**, v. 141, p. 399-436, 2003.
- APPOLINÁRIO, V.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; GUILHERME, F. A. G. Tree population and community dynamics in a Brazilian tropical semideciduous forest. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 2, p. 347-360, abr./jun. 2005.
- BAKER, T. R.; BURSLEM, D. F. R. P.; SWAINE, M. D. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scale in Ghanaian tropical rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 19, n. 2, p. 109-125, Mar. 2003.
- BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. **Normais climatológicas 1961-1990**. Brasília: MARA, 1992.
- CAMARGO, E. C. G. **Desenvolvimento, implementação e teste de procedimentos geostatísticos (Krigagem) no sistema de processamento de informações georeferenciadas (SPRING)**. 1997. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisa Espaciais, São José dos Campos.
- DENSLOW, J. S.; ELLISON, A. M.; SANFORD, R. E. Treefall gap size effects on above and below-ground process in a tropical wet forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 86, p. 597-609, 1988.
- dos ANJOS, L. Bird species sensitivity in a fragmented landscape of the Atlantic forest in southern Brazil. **Biotropica**, St. Louis, v. 38, n. 2, p. 229-234, Mar. 2006.
- EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Rio de Janeiro: Empresa brasileira de pesquisa agropecuária, Centro nacional de pesquisa de solo, 1999.

ESPÍRITO-SANTO, F. D. B.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; MACHADO, E. L. M. Variáveis ambientais e a distribuição de espécies arbóreas em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual Montana no campus da Universidade Federal de Lavras, MG. **Acta Botânica Brasileira**, São Carlo, v. 16, n. 3, p. 331-336, set./dez. 2002.

GALETTI, M.; DONATTI, C. I.; PIRES, A. S.; GUIMARAES, P. R.; JORDANO, P. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 151, n. 1, p. 141-149, May 2006.

JOLY, C. A. Flooding tolerance in tropical trees. In: HOLM-NIELSEN, L. B.; NIELSEN, I. C.; BALSLEV, H. (Ed.). **Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity**. London: Academic Press, 1991.

KORNING, J.; BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 4, n. 1, p. 77-86, Feb. 1994.

LEWIS, S. L.; PHILLIPS, O. L.; BAKER, T. R.; LLOYD, J.; MALHI, Y.; ALMEIDA, S.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W. F.; NEILL, D. A.; SILVA, J. N. M.; TERBORGH, J.; TORRES LEZAMA, A.; VÁZQUEZ MARTINEZ, R.; BROWN, S.; CHAVE, J.; KUEBLER, C.; NUÑEZ VARGAS, P.; VINCETI, B. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long - term plots. **Philosophical Transactions of the royal Society for London Serie B**, London, v. 359, n. 1443, p. 421-436, Mar. 2004.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 3, n. 4, p. 347-358, Nov. 1987.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G. S. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 73, n. 3, p. 915-924, 1985.

LINO, C. A.; DIAS, H. **Águas e Floresta da Mata Atlântica: Por uma Gestão Integrada**. Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica e Fundação S. O. S Mata Atlântica. São Paulo, 2003.

MANOKARAN, N.; KOCHUMMEN, K. M. Recruitment, growth and mortality of the species in lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 3, n. 4, p. 315-330, Nov. 1987.

MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 10, n. 1, p. 58-62, Jan. 1995.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CARVALHO, W. A. C.; MACHADO, E. L. M.; HIGUCHI, P.; APPOLINÁRIO, V.; CARVALHO, G. C.; SILVA, A. C.; SANTOS, R. M.; BORGES, F. L.; CORREA, B. S.; BUENO, J. M. A. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1994 – 2004). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, (*no prelo*).

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, St. Louis, v. 32, n. 4B, p. 793-810, Dec. 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; MELLO, J. M.; SCOLFORO, J. R. 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 years period (1987-1992). **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 131, n. 1, p. 45-66, 1997.

PACIENCIA, M. L. B.; PRADO, J. Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain forest in Brazil. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 180, n. 1, p. 87-104, 2005.

PEREIRA, J. A. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; LEMOS-FILHO, J. P. Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of fragments of tropical montane seasonal forests in SE Brazil. **Biodiversity and Conservation**, Oxford, v. 134, n. 3, Jan. 2007. (*in press*).

PEZZOPANE, J. E. M. **Caracterização fitossociológica, microclimática e ecofisiológica em uma floresta estacional semidecidual secundária**. 2001. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

PHILLIPS, O. L.; BAKER, T. R.; ARROYO, L.; HIGUCHI, N.; KILLEEN, T. J.; LAURANCE, W. F.; LEWIS, S. L. LLOYD, J.; MALHI, Y.; MONTEAGUDO, A.; NEILL, D. A.; NÚÑES VARGAS, P.; SILVA, J. N. M.; TERBORGH, J.; VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R.; ALEXIADES, M.; ALMEIDA, S.; BROWN, S.; CHAVE, J.; COMISKEY, J. A.; CZIMCZIK, C. I.; DI FIORI, A.; ERWIN, T.; KUEBLER, C.; LAURANCE, S. G.; NASCIMENTO, H. E.

M.; OLIVIER, J.; PALACIOS, W.; PATIÑO, S.; PITMAN, N. C. A.; QUESADA, C. A.; SALDIAS, M.; TORRES LEZAMA, A.; VINCETI, B. Pattern and process in Amazonian tree turnover, 1976 – 2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society for London Serie B**, London, v. 359, 1443, p. 381-407, Mar. 2004.

PHILLIPS, O. L.; GENTRY, A. H. Increasing turnover through time in tropical forests. **Science**, Washington, v. 263, n. 5149, p. 954-955, Feb. 1994.

PHILLIPS, O. L.; MALHI, Y.; VINCETI, B.; BAKER, T.; LEWIS, S. L. HIGUCHI, N.; LAURANCE, W. F.; NUNES VARGAS, P.; VÁSQUEZ MARTINEZ, R.; LAURANCE, S.; FERREIRA, L. V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. **Ecological Applications**, Washington, v. 12, n. 2, p. 576-587, Apr. 2002.

PRIMACK, R. B.; ASHTON, P. S.; CHAI ; LEE, H. S. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. **Ecology**, Washington, v. 66, n. 2, p. 577-588, 1985.

REZENDE, A. V. **Diversidade, estrutura, dinâmica, prognose do crescimento de um cerrado sensu stricto submetido a diferentes distúrbios por desmatamento**. 2002. Tese de Doutorado: Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Bundongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 16, n. 6, p. 675-800, Nov. 2000.

SHEIL, D.; MAY, R. M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 84, n. 1, p. 91-100, Feb. 1996.

SIQUEIRA, J. O. Micorrizas arbusculares. In: ARAÚJO, R. S.; HUNGRIA, M. (Ed.). **Microorganismos de importância agrícola**. Brasília: EMBRAPA, 1994. p. 151-194.

SIQUEIRA-FILHO, J. A. S.; TABARELLI, M. Bromeliad species of the Atlantic forest of north-east Brazil: losses of critical populations of endemic species. **Oryx**, New York, v. 40, n. 2, p. 218-224, Apr. 2006.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry: the Principles and practice of Statistics in Biological Research**. 3. ed. New York: WH Freeman ; Company,

1994.

SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 3, n. 4, p. 359-366, Nov. 1987.

TABANEZ, A. A. J.; VIANA, V. M. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. **Biotropica**, St. Louis, v. 32, n. 4B, p. 925-933, Dec. 2000.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C. A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, Oxford, v. 91, n. 2/3, p. 119-127, Dec. 1999.

TABARELLI, M.; PINTO, L. P.; SILVA, J. M. C.; HIROTA, M.; BEDE, L. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic forest. **Conservation Biology**, Malden, v. 19, n. 2/3, p. 695-700, Dec. 2005.

Van den BERG, E. **Variáveis ambientais e a dinâmica estrutural e populacional de uma floresta de galeria em Itutinga, MG**. 2001. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 3 ed. New Jersey: Prentice-Hall, 1996.

Tabela 1. Dinâmica da comunidade arbórea, no período de 2000-2005, em um fragmento de floresta semidecidual montana em Lavras, MG, contabilizada para a amostra total e suas classes de solo Nitossolos (Nito), Latossolos (Lato) e Cambissolos (Camb), expressas em número de árvores e área basal. Valores entre parênteses são as frequências esperadas para os indivíduos sobreviventes, mortos e recrutados, baseados nas frequências totais. Valores entre colchetes são as médias das *N* parcelas de cada setor amostrado. *F* e *P* (>*F*) representam o nível de significância da análise de variância (ANOVA), entre os setores amostrados.

Table 1. Tree community dynamics in a fragment of tropical montane seasonal semi-deciduous forest surveyed in 2000-2005 in Lavras, SE Brazil, given for the total sample and its soil classes, Nitosols (Nito), Oxysol (Lato) and Cambisols (Camb), and expressed as number of trees and tree basal area. Values within parentheses are expected frequencies for surviving, dead and recruit trees based on the total frequencies. Values within brackets are means of the *N* plots of each sample sector. *F* and *P* (>*F*) represents the level of significance of the variance analysis (ANOVA) among sample sectors.

	Área Total	Camb	Lato	Nito	<i>F</i>	<i>P</i> (> <i>F</i> )
<b>Amostragem</b>						
Número de parcelas	47	10	23	14		
<b>Número de Árvores</b>						
Inicial 2000(n <sup>o</sup> )	2870	666	1374	830		
Final 2005(n <sup>o</sup> )	2819	650	1355	814		
Mudança líquida (%)	-1,8	-2,4	-1,4	-1,9	0,0660	0,9364
Sobreviventes (n <sup>o</sup> )	2626	613 (558,7)	1268 (1285,1)	745 (782,2)		
Mortas (n <sup>o</sup> )	244	53 (51,9)	106 (119,4)	85 (72,7)		
Recrutas (n <sup>o</sup> )	193	37 (41,1)	87(94,4)	69(57,5)		
Tx. Mort. (% ano <sup>-1</sup> )	1,8	1,6 [1,6]	1,6 [1,6]	2,1 [2,1]	0,7135	0,4955
Tx. Recr. (% ano <sup>-1</sup> )	1,4	1,2 [1,2]	1,3 [1,3]	1,8 [1,7]	1,6155	0,2104
Rotatividade (% ano <sup>-1</sup> )	1,6	1,4 [1,4]	1,5 [1,5]	1,9 [1,9]	2,0691	0,1384
<b>Área Basal</b>						
Inicial, 2000 (m <sup>2</sup> )	53,700	12,197	25,506	15,997		
Final, 2005 (m <sup>2</sup> )	53,569	12,189	25,536	15,844		
Mudança líquida (%)	-0,2	-0,1	0,1	-1,0	0,0096	0,9904
Mortas (m <sup>2</sup> )	3,559	0,926	1,425	1,207		
Recrutas (m <sup>2</sup> )	0,542	0,103	0,241	0,198		
Crescimento Sobrev. (m <sup>2</sup> )	2,886	0,815	1,214	0,857		
Tx. de perdas (% ano <sup>-1</sup> )	2,1	2,1 [2,1]	1,9 [1,9]	2,4 [2,4]	0,4401	0,6468
Tx. de ganho (% ano <sup>-1</sup> )	2,1	2,1 [2,1]	1,9 [1,9]	2,3 [2,3]	2,1189	0,1323
Rotatividade (% ano <sup>-1</sup> )	2,1	2,1	1,9	2,3	1,3487	0,2701

Tx. = Taxa; Sobrev. = sobreviventes

Tabela 2. Dinâmica da comunidade arbórea por classe de diâmetro (DAP), entre 2000 e 2005, em um fragmento de floresta semidecidual montana em Lavras, MG, contabilizada para a amostra total e classes de solos. 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. Os valores seguintes são emigrantes (Emig.), recrutadas (Recr.), imigrantes (Imig.) e comparações por meio do teste binomial das proporções de saídas (mortos + emigrantes) e entradas (recrutadas + imigrantes).

Table 2. Tree community dynamics per diameter (DAP = dbt) classes between 2000 and 2005 in a fragment of tropical montane seasonal semi-deciduous forest in Lavras, SE Brazil, given for the total sample and soils classes. Expected frequencies (esp.) for the number of trees in 2005 and the number of death events per DAP class were based on the distribution of the number of trees per DAP class in 2000. Following values are outgrowth (Emig.), recruits (Recr.), ingrowth (Imig.), and binomial test proportion comparisons between outputs (death + outgrowth) and inputs (recruitment + ingrowth).

DAP (cm)	Número de Árvores			Mortos		Emig.	Recr.	Imig.	Teste Binomial
	2000	2005	esp.	n <sup>o</sup>	esp.	n <sup>o</sup>	n <sup>o</sup>	n <sup>o</sup>	p
<i>Cambissolo</i>									
5 – 10	336	329	(327,9)	33	(26,7)	6	37	17	0,53
> 10 – 20	239	233	(233,3)	15	(19,0)	18	0	9	0,44
> 20 – 40	79	77	(77,1)	3	(6,3)	4	0	3	0,75
> 40 – 80	12	11	(11,7)	2	(0,9)	1	0	0	0,33
<b>Totais</b>	<b>666</b>	<b>650</b>		<b>53</b>		<b>29</b>	<b>37</b>	<b>29</b>	
<i>Latossolo</i>									
5 – 10	706	691	(696,2)	62	(54,5)	9	87	49	0,33
> 10 – 20	472	464	(465,4)	38	(36,4)	54	0	24	0,52
> 20 – 40	168	171	(165,7)	4	(13,0)	16	0	9	0,71
> 40 – 80	28	29	(27,6)	2	(2,16)	3	0	0	1,0
<b>Totais</b>	<b>1374</b>	<b>1355</b>		<b>106</b>		<b>82</b>	<b>87</b>	<b>82</b>	
<i>Nitossolo</i>									
5 – 10	417	402	(409,0)	45	(42,7)	8	69	47	0,28
> 10 – 20	281	286	(275,6)	31	(28,8)	56	0	20	0,70
> 20 – 40	118	112	(115,7)	9	(12,1)	15	0	12	0,41
> 40 – 80	14	14	(13,7)	0	(1,4)	4	0	4	1,0
<b>Totais</b>	<b>830</b>	<b>814</b>		<b>85</b>		<b>83</b>	<b>69</b>	<b>83</b>	
Amostra total:									
5 – 10	1459	1422	(1433,1)	140	(124,0)	23	193	113	0,10
> 10 – 20	992	983	(974,4)	84	(84,3)	128	0	53	0,62
> 20 – 40	365	360	(358,5)	16	(31,03)	35	0	24	0,64
> 40 – 80	54	54	(53,0)	4	(4,6)	8	0	4	1,0
<b>Totais</b>	<b>2870</b>	<b>2819</b>		<b>244</b>		<b>194</b>	<b>193</b>	<b>194</b>	

Tabela 4. Dinâmica das populações, das 12 espécies mais abundantes em 2000, em um fragmento de floresta semidecidual montana em Lavras, MG, expressa em número de árvores e área basal. Guildas regeneração: DosLuz = dossel-exigente de luz, SubDos = subdossel, Pio = pioneira. Número de árvores: N1 = inicial (2000), N2 = final (2005), m = mortos, r = recrutadas. Comparações por meio do teste binomial de m e r: a significância do teste ( $p$ ) é fornecida onde pertinente. Área basal: AB1 = inicial (2000), AB2 = final (2005).

Table 4. Population dynamics of 12 tree species most abundant in 2000 in a fragment of tropical montane seasonal semi-deciduous forest in Lavras, SE Brazil, expressed as number of trees and basal area. Regeneration guilds: Pioneira = pioneer, DosLuz = canopy-light demanding, SubDos = sub-canopy, Pio = pioneer. Number of trees: N1 = initial (1999), N2 = final (2004), m = dead, r = recruits. Binomial test proportion comparisons for m and r: test significances ( $p$ ) are provided where appropriate. Basal area: AB1 = initial (2000), AB2 = final (2005).

<i>Espécies</i>	<i>Família</i>	<i>Habitat preferencial</i>	<i>Guilda de regeneração</i>	<i>Teste</i>						
				<i>Número de árvores</i>				<i>Binomial p</i>	<i>Área basal (m<sup>2</sup>)</i>	
				<i>N1</i>	<i>N2</i>	<i>m</i>	<i>r</i>		<i>AB1</i>	<i>AB2</i>
<i>Galipia jasminiflora</i>	Rutaceae	Camb	SubDos	212	245	8	41	***	1,079	1,256
<i>Sebastiania commersoniana</i>	Euphorbiaceae	Camb	SubDos	157	154	12	9	ns	1,228	1,778
<i>Albizia polycephala</i>	Fabaceae	Lato	DosLuz	136	119	19	2	***	1,998	1,961
<i>Machaerium stipitatum</i>	Fabaceae	Camb	DosLuz	128	117	15	4	**	1,385	1,389
<i>Calycorectes acutatus</i>	Myrtaceae	Indif	SubDos	113	124	1	12	***	1,089	1,264
<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae	Nito	Pio	107	104	4	1	ns	1,022	1,089
<i>Cupania vernalis</i>	Sapindaceae	Nito	DosLuz	87	86	5	4	ns	0,932	1,001
<i>Platycyamus regnellii</i>	Fabaceae	Camb	DosLuz	85	82	4	1	ns	1,602	1,826
<i>Mollinedia widgrenii</i>	Monimiaeceae	Indif	SubDos	84	87	2	5	ns	0,902	0,962
<i>Bauhinia longifolia</i>	Fabaceae	Indif	SubDos	78	75	6	3	ns	0,719	0,622
<i>Ixora warmingii</i>	Rubiaceae	Indif	SubDos	76	82	1	7	*	1,030	1,217
<i>Myrcia splendens</i>	Myrtaceae	Indif	DosLuz	75	62	22	9	**	0,922	0,763

\*  $p < 0,10$ ; \*\*  $p < 0,05$ ; \*\*\*  $p < 0,005$ ; ns, não significativo.



## Legendas das figuras

Figura 1. Fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais: (A) Representação das duas transeções amostradas no interior do fragmento, com as classes de solos amostrada e (B) Diagrama de superfície, mostrando o relevo do fragmento.

Figure 1. Montane seasonal semi-deciduous forest fragment in Lavras, MG, SE Brazil: (A) Representation of the two sampling transects in fragment interior, with soil classes sampled; and (B) Surface diagram representing fragment topography.

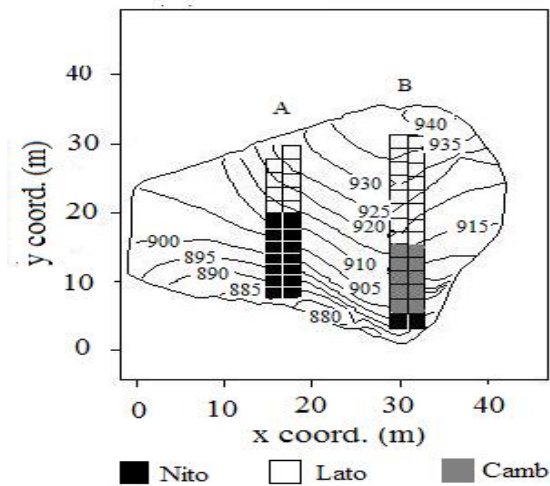
Figura 2. Distribuição por classe de diâmetro da densidade de indivíduos arbóreos (DAP  $\geq 5$  cm) inventariados, em 2000 e 2005, em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, MG, nos estratos amostrais, de acordo com as classes de solos Nitossolos, Latossolos e Cambissolos.

Figure 2. Diameter class distribution of the density of individual trees (DAP = dbh  $\geq 5$  cm) surveyed in 2000 and 2005 in a fragment of tropical montane seasonal semi-deciduous forest in Lavras, SE Brazil, in the three sample strata in relation with the soils classes Nitosol, Oxysol and Cambisol.

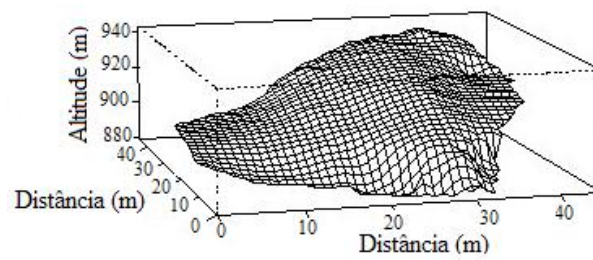
Figura 3. Relação entre o número de recrutas e o de indivíduos mortos para as 12 espécies mais abundantes, em 2000, em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, MG. O nome das espécies está abreviado (nomes completos na tabela 3). Guildas regeneração: DosLuz = dossel-exigente de luz, SubDos = subdossel, Pio = pioneira. Abreviações: gal.jasm = *Galipea jasminifolia*, seb.comm = *Sebastiania commersoniana*, mac.minu = *Machaerium stipitatum*, alb.poly = *Albizia polycephala*, cal.acut = *Calycorectes acutatus*, mol.widg = *Mollinedia widgrenii*, cas.syl = *Casearia sylvestris*.

Figure 3. Relation between number of recruits and dead trees for the 12 most abundant tree species surveyed in 2000 in a fragment of tropical montane seasonal semi-deciduous forest in Lavras, SE Brazil, expressed as number of recruits and dead trees. Species names are abbreviated (full names in table 3). Regeneration guilds: DosLuz = canopy-light demanding, SubDos = sub-canopy, Pio = pioneers. Abbreviation: gal.jasm = *Galipea jasminifolia*, seb.comm = *Sebastiania commersoniana*, mac.minu = *Machaerium stipitatum*, alb.poly = *Albizia polycephala*, cal.acut = *Calycorectes acutatus*, mol.widg = *Mollinedia widgrenii*, cas.syl = *Casearia sylvestris*.

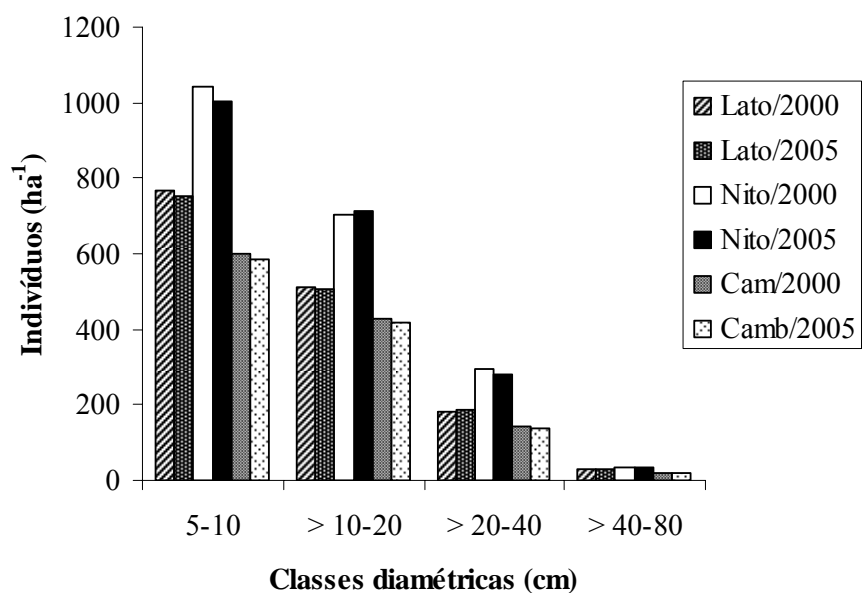
(A)



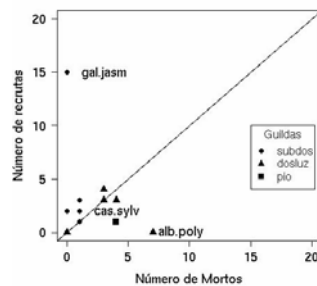
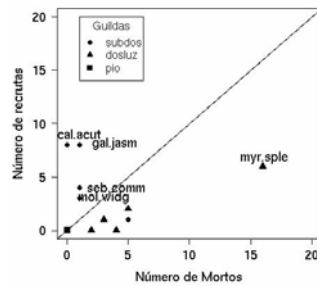
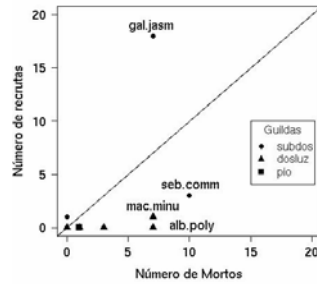
(B)



**Figura 1.** Fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais: (A) Representação das duas transeções amostradas no interior do fragmento, com as classes de solos amostrada e (B) Diagrama de superfície mostrando o relevo do fragmento.



**Figura 2.** Distribuição por classe de diâmetro da densidade de indivíduos arbóreos ( $DAP \geq 5$  cm) inventariados, em 2000 e 2005, em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, MG, nos estratos amostrais, de acordo com as classes de solos Nitossolos, Latossolos e Cambissolos.



**Figura 3.** Relação entre o número de recrutas e o de indivíduos mortos para as 12 espécies mais abundantes, em 2000, em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, MG. O nome das espécies está abreviado (nomes completos na tabela 3). Guildas regeneração: DosLuz = dossel-exigente de luz, SubDos = subdossel, Pio = pioneira. Abreviações: gal.jasm = *Galipea jasminifolia*, seb.comm = *Sebastiania commersoniana*, mac.minu = *Machaerium stipitatum*, alb.poly = *Albizia polycephala*, cal.acut = *Calycorectes acutatus*, mol.widg = *Mollinedia widgrenii*, cas.sylv = *Casearia sylvestris*.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A Reserva Florestal da UFLA e a “Mata da Subestação”, apesar de históricos de perturbação distintos, apresentaram padrões semelhantes de dinâmica do componente arbóreo. Ambos os fragmentos demonstraram redução no número de indivíduos, aumento da área basal das árvores sobreviventes e aumento da importância relativa de populações de espécies tolerantes à sombra. Este quadro caracteriza estádios tardios de sucessão pós-distúrbio. A única exceção foi o primeiro intervalo de estudos na Reserva Florestal da UFLA, quando aumentaram a densidade e a área basal, indicando um estágio inicial. O avanço da regeneração pode ser um indicativo de alta resiliência dos fragmentos do Alto Rio Grande, mesmo apresentando áreas pequenas e isoladas.

A idéia de que a dinâmica em fragmentos florestais ocorre na forma de um mosaico foi confirmada no “Artigo 1”, que demonstrou grandes variações espaciais e temporais nas taxas de dinâmica. As variações espaciais podem estar relacionadas com a heterogeneidade ambiental, causada, provavelmente, pelo histórico de perturbação e por distúrbios estocásticos, como, por exemplo, formação de clareiras naturais. Por outro lado, as variações temporais podem estar relacionadas com eventos climáticos, como é o caso de alterações anuais no regime de chuvas. Esta mesma heterogeneidade ambiental pode explicar o fato de não ter sido observada influência do efeito de borda e de diferentes classes de solo sobre a dinâmica da comunidade arbórea, respectivamente, na Reserva Florestal da UFLA e na “Mata da Subestação”.

Tendo em vista que os padrões encontrados originaram-se da análise de apenas dois fragmentos florestais, para um maior entendimento da dinâmica do componente arbóreo e suas interações com fatores ambientais serão necessárias mais pesquisas, que levem em consideração um universo de amostragem maior.