

Eduardo van den Berg

VARIÁVEIS AMBIENTAIS E A DINÂMICA ESTRUTURAL E  
POPULACIONAL DE UMA FLORESTA DE GALERIA EM ITUTINGA,  
MG

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Eduardo van den Berg	e aprovada pela Comissão Julgadora.
--	-------------------------------------

*Flavio Antonio Maes dos Santos*

Tese apresentada ao Instituto de  
Biologia para obtenção do título de  
Doutor em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos

2001

UNIDADE	CR 2
Nº CHAMADA	UNICAMP
V	EX
TOMBO	48251
DATA	16.837102
Nº CPD	RS 1100
	16104102

CM00166072-1

BIB ID 236397

## FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

**B452v**

**Berg, Eduardo van den**

Variáveis ambientais e a dinâmica estrutural e populacional de uma floresta de galeria em Itutinga./Eduardo van den Berg. -- Campinas, S.P:[s.n.], 2001.

Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.

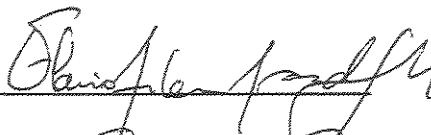
Instituto de Biologia.

1. Floresta de galeria. 2. Ecologia vegetal. 3. Variáveis Ambientais. I. Santos, Flavio Antonio Maës dos. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

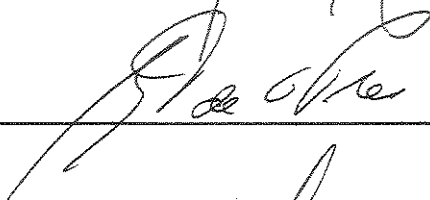
**Data da Defesa de Tese: 28 de Novembro de 2001**

**Banca Examinadora**

**Flávio Antonio Maës dos Santos**



**Ary Teixeira de Oliveira Filho**



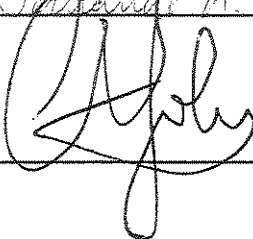
**Douglas Antônio de Carvalho**



**Fernando Roberto Martins**



**Carlos Alfredo Joly**



**Kikyo Yamamoto**

**Luiza Sumiko Kinoshita**

## Índice

RESUMO GERAL .....	1
Introdução Geral.....	5
 <b>CAPÍTULO I – Estudo da variação ambiental em uma floresta de galeria em Itutinga, MG, Brasil .....</b>	<b>7</b>
RESUMO .....	7
Título.....	9
INTRODUÇÃO .....	11
ÁREA DE ESTUDO .....	13
MÉTODOS .....	15
RESULTADOS .....	20
DISCUSSÃO .....	23
AGRADECIMENTOS .....	26
LITERATURA CITADA .....	26
 <b>CAPÍTULO II – Structural dynamics of a gallery forest in Itutinga, Minas Gerais State, Brazil (Dinâmica estrutural de uma floresta de galeria em Itutinga, MG, Brasil)...</b>	<b>40</b>
RESUMO .....	40
Título.....	42
Introduction.....	44
Study area.....	45
Methods.....	46
Results .....	48
Discussion .....	51
Conclusion .....	56
Acknowledgments .....	57
References .....	58

<b>CAPÍTULO III – Population dynamics of tree species of a gallery forest in southeastern Brazil (Dinâmica populacional de espécies arbóreas de uma floresta de galeria no Sudeste do Brasil)</b> .....	73
<b>RESUMO</b> .....	73
<b>Título</b> .....	76
<b>Introduction</b> .....	78
<b>Study area</b> .....	79
<b>Methods</b> .....	80
<b>Results</b> .....	83
<b>Discussion</b> .....	87
<b>Acknowledgements</b> .....	97
<b>References</b> .....	98
 <b>Conclusão</b> .....	 114

## RESUMO GERAL

Foi estudada a dinâmica da comunidade arbórea (1993 a 1998) de uma floresta de galeria não inundável situada no município de Itutinga, Minas Gerais. A área, com cerca de 7,55 ha, possui limites bem definidos com um campo limpo de altitude. Um total de 28 parcelas de 30 x 10 m foram distribuídas em quatro áreas da floresta (repetições) (blocos A, B, C e D) de forma a amostrar em cada uma destas áreas a vegetação arbórea localizada próxima ao córrego (setor Margem), próxima aos limites da floresta com o campo de altitude circundante (setor Borda) e a situação intermediária (setor Meio). Foram feitos dois levantamentos na área, um em 1993-1994 e o outro em 1998. O primeiro levantamento foi realizado durante o Mestrado do autor da tese e o segundo durante o Doutorado. Em cada levantamento, identificaram-se e mediram-se o diâmetro de todos os indivíduos nas parcelas com DNS (diâmetro ao nível do solo)  $\geq 5$  cm.

Também foram estudadas variáveis ambientais de solo (propriedades físico-químicas, variação da umidade superficial durante um ano), topográficas, bem como a variação da penetração da luz (através de fotos hemisféricas) na área (Capítulo 1), de forma a subsidiar as interpretações relativas a dinâmica da comunidade. A partir dos dados dos dois levantamentos da vegetação arbórea, foram estudadas mudanças na estrutura vertical e horizontal da comunidade como um todo (não discriminada por espécies) (Capítulo 2) e das espécies (Capítulo 3), utilizando-se para isto as taxas de recrutamento, mortalidade, mudança em número de indivíduos, acréscimo, decréscimo e mudança em área basal.

A maior variação ambiental na área ocorreu no sentido do distanciamento das margens do ribeirão até os limites da floresta com o campo de altitude circundante. A umidade e acidez do solo aumentaram com a proximidade do córrego e distanciamento da

borda da floresta. Os valores de abertura do dossel (luz) diminuíram com o distanciamento da borda e aproximação das margem do córrego ( $R^2=0,340$ ;  $P<0,001$ ), sendo isto associado à penetração de luz pela área onde a floresta se limita com o campo de altitude.

Os valores da densidade da comunidade como todo (não discriminada por espécies) nos dois levantamentos foram estatisticamente iguais, mas houve um aumento significativo líquido em área basal ( $P<0,05$ ). As maiores variações das taxas da comunidade, assim como as variáveis ambientais, ocorreram entre os setores, ou seja, em relação ao distanciamento do córrego e proximidade dos limites da floresta com o campo de altitude. A Borda apresentou uma dinâmica da comunidade mais rápida, com maior mortalidade ( $-0,028$ ), mas também maior recrutamento ( $0,035$ ). Isto foi correlacionado principalmente às maiores intensidades luminosas deste setor, favorecendo possivelmente aquelas espécies mais exigentes de luz e provavelmente menos longevas. Foram identificados indícios de competição limitando o aumento da biomassa e levando ao decréscimo do recrutamento (relação negativa significativa entre área basal inicial e acréscimo em área basal ( $R^2=0,369$ ;  $P<0,001$ ) e entre área basal inicial e recrutamento ( $R^2=0,177$ ;  $P=0,026$ )). A área (repetição) correspondente ao Bloco C foi, entre as demais, a que apresentou maiores variações das taxas populacionais, sendo isto ligado a um distúrbio de data, origem e natureza pouco conhecidos que atingiu esta área no passado (há sinais deste distúrbio como, por exemplo, vestígios de carvão no solo).

A mortalidade e o recrutamento foram significativamente maiores entre as plantas de menor porte (Teste  $\chi^2$ ;  $P<0,01$ ). No entanto, as estruturas de tamanho, embora tenham diferido entre os blocos (repetições) e entre os setores (Borda, Meio e Margem), parecem não estar mudando significativamente dentro de cada bloco ou setor.

A variabilidade ambiental da área parece estar contribuindo para a manutenção de espécies com diferentes requisitos ecológicos. A Borda, em particular, parece estar proporcionando um ambiente adequado à manutenção de espécies mais exigentes de luz que, de outra forma, dependeriam exclusivamente do aparecimento de clareiras para a sua permanência na área. Em termos de densidade, apenas duas das 41 espécies analisadas (com 10 indivíduos ou mais) (4,9%) apresentaram taxas de mudança superior a 0,05, sendo esta proporção inferior aos resultados encontrados em outras áreas comparadas, que sofreram perturbações intensas no passado. Dentre estas 41 espécies analisadas, 48,8% aumentou em número de indivíduos na área, 14,6% não mudou e 36,6% decresceu em número de indivíduos. Por outro lado, 78,0% das espécies apresentou mudança positiva em área basal. Assim, a análise das espécies individuais seguiu a tendência também encontrada para a comunidade como um todo (não discriminada por espécies), ou seja, pequena mudança em densidade, mas aumento em área basal. Tais mudanças ocorridas concentraram-se no Bloco C, sendo possivelmente ligadas ao já referido distúrbio.

O estudo das mudanças na estrutura horizontal e vertical das populações se concentrou nas três espécies dominantes na área: *Protium spruceanum*, *Copaifera langsdorffii* e *Pera glabrata*. Dentre estas espécies, *Protium spruceanum* foi, provavelmente, a mais sensível a variações ambientais, já que foi a única espécie cuja dinâmica foi diferenciada entre os diferentes blocos de parcelas da floresta (repetições), apresentando maiores taxas de mudança em número de indivíduos (0,032) e área basal (0,059) e maior recrutamento (0,040) no bloco C. Isto pode estar relacionado, pelo menos em parte, aos efeitos do antigo distúrbio que ocorreu neste bloco, que, de uma forma desconhecida, podem estar favorecendo esta espécie. *Protium spruceanum* também apresentou uma variabilidade das taxas populacionais significativamente maior na área de



borda da floresta, sendo isto relacionado à alta heterogeneidade ambiental deste trecho da floresta (em termos de luz por exemplo). *Copaifera langsdorffii* e *Pera glabrata* praticamente não diferiram em termos de dinâmica entre os diferentes blocos (repetições) ou em relação ao distanciamento do córrego e proximidade da borda da floresta, indicando que provavelmente estas espécies apresentam taxas populacionais menos sensíveis às variações ambientais existentes na área. *Copaifera langsdorffii* apresentou baixo recrutamento (0,001), mas também baixa mortalidade (-0,006). A taxa de mudança de *Pera glabrata* em termos de indivíduos foi negativamente relacionada com a densidade da comunidade ( $R^2=0,248$ ;  $P=0,050$ ), indicando haver possivelmente um efeito da competição interespecífica difusa na densidade desta espécie.

As taxas médias de crescimento entre as espécies analisadas (50 indivíduos ou mais) variaram de 0,007 a 0,018. As taxas de crescimento dos indivíduos dentro de cada espécie foram muito variáveis, no entanto, de uma forma geral, as espécies estudadas (com mais de 50 indivíduos) possuíram trajetórias de crescimento que se adequaram aos modelos propostos na literatura: linear, exponencial e sigmoidal.

A grande variabilidade espacial do ambiente, das taxas das comunidades e das taxas das populações aponta para a necessidade de que, quando se objetiva compreender a dinâmica de sistemas como o da presente área de estudos, a avaliação deve ir além de valores médios supostamente representativos do sistema como um todo. Tal avaliação deve também considerar as particularidades das diferentes sub-áreas para que a dinâmica do todo faça sentido. Entre as poucas generalizações possíveis para a presente área está a relativa estabilidade da densidade da comunidade como um todo e das populações em particular, assim como a tendência destas a aumentar em área basal. Além disto, as variações espaciais

das taxas da comunidade e das populações em particular foram correlacionadas, de uma forma geral, à variação ambiental existente entre o córrego e a borda da floresta.

## **Introdução Geral**

As florestas tropicais estão entre os ecossistemas mundialmente mais ameaçados (Whitmore 1990), resultando na necessidade premente de melhor compreender estes sistemas para melhor conservá-los ou manejá-los. Diante deste contexto, quando se depara com uma floresta tropical, é freqüente vir à mente de um ecólogo especializado em vegetação a seguinte pergunta: Como esta floresta era no passado e como ela será no futuro? Por trás desta questão estão subentendidos diversos aspectos (Silvertown 1987), entre os quais: Como é a dinâmica da comunidade/populações vegetais na área (mortalidade, recrutamento, crescimento em tamanho)? Que variáveis ambientais estão ligadas à dinâmica da comunidade/populações? As populações de espécies vegetais desta floresta estão mudando em termos de distribuição espacial, abundância relativa e estrutura vertical? Se estas mudanças estão ocorrendo, quais populações estão aumentando, diminuindo ou alterando sua distribuição espacial ou estrutura vertical e de que forma? Qual a razão destas mudanças (distúrbio antrópico, mudança climática, modificação natural do meio, etc.)? Como isto está afetando a diversidade de espécies vegetais da área?

A região de Minas Gerais que engloba os municípios de Lavras, Itumirim, Itutinga, Carrancas, Luminárias, Ingaí e Nazareno, em parte constitui-se, fisionalmente falando, uma disjunção das Savanas (cerrados) (IBGE 1993), onde encontram-se desde cerrados mais densos até campos limpos. Esta disjunção das Savanas é permeada por florestas de galeria. Constituindo-se estas florestas faixas estreitas de vegetação ripária ao longo de pequenos cursos d'água, como as questões anteriormente citadas se aplicariam a esta vegetação? As extensas áreas de contato com as savanas (bordas) e o fato de serem faixas relativamente estreitas afetariam a dinâmica interna destas florestas? Qual o papel da água do solo na dinâmica destas florestas?

Visando investigar as questões acima, selecionou-se no município de Itutinga, MG, uma área de 7,55 ha de floresta de galeria não inundável (Ribeiro & Walter 1998) bastante isolada e sem sinais de perturbações antrópicas que afetassem extensivamente toda a área.

Nesta floresta, foi feito entre 1993 e 1994 o levantamento em 28 parcelas de 10 x 30 m de todas as árvores com DNS (diâmetro ao nível do solo)  $\geq 5$  cm, sendo tal levantamento refeito em 1998, visando o estudo da dinâmica da floresta. Também investigaram-se as variáveis ambientais (solo, topografia, luz) que porventura estivessem ligadas à distribuição e à dinâmica das espécies na área.

A análise dos dados resultou na presente tese de doutorado. Optou-se pela apresentação da tese na forma de três capítulos complementares, cobrindo cada um deles diferentes aspectos relativos à dinâmica da floresta, mas intimamente interligados. O primeiro capítulo analisa algumas variáveis ambientais da área (solo, luz e topografia) lançando as bases para a discussão das questões relativas à dinâmica da floresta. O segundo capítulo enfoca a dinâmica da floresta quanto ao seu aspecto estrutural, sem discriminá-la por espécies, discutindo as variações de densidade e biomassa, assim como mortalidade, recrutamento e crescimento das árvores. O terceiro capítulo aborda estes mesmos aspectos enfocando as populações de árvores, investigando as espécies de acordo com sua abundância, distribuição espacial na área e estratégia de crescimento. Cada capítulo é precedido por um resumo dos principais aspectos abordados e, ao final da tese, encontra-se uma conclusão sucinta do assunto.

## Referências

- IBGE. 1993. Mapa da vegetação de Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Cerrado: ambiente e flora. (Eds: Sano, S.M. & Almeida, S.P.) EMBRAPA, Planaltina, p. 89-166.
- Silvertown, J.W. 1987. Introduction to plant population ecology. 2<sup>nd</sup> ed. Longman Scientific & Technical, New York.
- Whitmore, T. C. 1990. An introduction to tropical rain forests. Clarendon Press, Oxford.

## CAPÍTULO I

### **Estudo de aspectos da variação ambiental em uma floresta de galeria em Itutinga, MG, Brasil**

#### RESUMO

As variações estruturais, a composição e distribuição de espécies vegetais e as dinâmicas populacionais que ocorrem em uma floresta qualquer estão intimamente ligadas às variáveis ambientais na área. Este capítulo teve como objetivo investigar como as variáveis de solo, topografia e abertura de dossel (luz) variam em uma floresta de galeria, no município de Itutinga, Minas Gerais (21°21' S e 44°36'W), a fim de subsidiar a discussão da dinâmica da comunidade e de populações dos capítulos posteriores.

As variáveis de solo foram investigadas a partir de coletas nas 28 parcelas (10 x 30 m) utilizadas para levantamento da vegetação, entre 1993 e 1994 (período de Mestrado do autor). Estas parcelas foram distribuídas em 4 blocos ou repetições (A, B, C e D), cada bloco procurando amostrar os principais setores da floresta, Borda (área onde esta se limita com o campo de altitude), Meio (área intermediária) e Margem (área junto ao córrego). No centro de cada parcela foram coletadas amostras de solo (0-10 e 10-30 cm de profundidade) para análise de suas características estruturais e químicas. Paralelamente, nestas parcelas, foram coletadas mensalmente durante um ano amostras de solo nas profundidades acima descritas para análise do conteúdo de água superficial do solo e sua variação. Também foi realizado um levantamento topográfico da área. A abertura do dossel foi avaliada em dois transectos de 50 m de largura cruzando a floresta de borda a borda de forma perpendicular

ao córrego, cortando os blocos do levantamento da vegetação. Estes transectos foram estabelecidos em 1997 (durante o Doutorado do autor). Foram tomadas fotografias hemisféricas ao longo destes transectos para avaliação da abertura do dossel. Os dados foram analisados através de PCA (Análise dos Componentes Principais), gráficos de tendência e regressões lineares.

A maior variação ambiental na área se deu entre os setores (Borda, Meio e Margem), ou seja, no sentido do distanciamento dos limites da floresta com o campo e aproximação do córrego, e não entre os diferentes trechos amostrados na floresta, que corresponderam às repetições ou blocos (A, B, C e D). De uma forma geral, a umidade e acidez do solo aumentaram com a proximidade do córrego e distanciamento da borda da floresta. Houve algumas diferenças menos marcantes entre os blocos e duas parcelas isoladas apresentaram características diferentes das demais. Também os valores de abertura do dossel da floresta diminuíram da Borda para a Margem, sendo isto ligado à penetração lateral de luz pela área onde a floresta se limita com o campo de altitude. Este efeito atingiu de 30 a 50 m do limite da floresta para o seu interior. A grande variação ambiental ligada ao gradiente topográfico (Borda → Meio → Margem) certamente está influenciando a estrutura da floresta e a distribuição das espécies.

**Estudo de aspectos da variação ambiental em uma floresta de galeria em Itutinga,  
MG, Brasil<sup>1</sup>**

Variação ambiental em floresta de galeria

**EDUARDO VAN DEN BERG<sup>2</sup> & FLAVIO A. M. SANTOS<sup>3</sup>**

Palavras-chave: floresta de galeria, gradiente ambiental, heterogeneidade ambiental, luz, umidade do solo

**[Formato: Journal of Tropical Ecology – será traduzido posteriormente]**

---

<sup>1</sup> Este artigo é parte da tese de doutorado do primeiro autor, junto ao programa de pós-graduação em Biologia Vegetal, IB, UNICAMP (Universidade Estadual de Campinas)

<sup>2</sup> Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, UNICAMP, CP 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil  
Endereço para correspondência: Depto. de Biologia, UFLA, CP 37, 37200-000, Lavras, MG, Brasil  
E-mail: evandenb@ufla.br

<sup>3</sup> Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, UNICAMP, CP 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil  
E-mail: fsantos@unicamp.br

Resumo – Foi caracterizada a heterogeneidade ambiental em uma área de floresta de galeria (7,55 ha), em Itutinga, MG, Brasil, através das variações das propriedades químicas e físicas do solo, da topografia e da abertura de dossel. As propriedades do solo e a topografia foram estudadas em 28 parcelas de 10 x 30 m utilizadas em um levantamento da comunidade arbóreo-arbustiva da área. Para a abertura do dossel utilizaram-se dois transectos de 50 m de largura, compostos por parcelas contíguas de 10 x 10 m, cruzando a floresta de lado a lado, perpendicularmente ao curso d'água. Fotos hemisféricas foram tomadas sobre estacas alternadas das extremidades das parcelas. Os dados de solo e topografia foram analisados através de uma PCA (Análise dos Componentes Principais) e a abertura do dossel através de gráficos de tendência e regressão linear. A variação mais importante em termos de solos e abertura do dossel se deu no sentido do distanciamento da borda da floresta e aproximação do curso d'água. Neste sentido, a abertura do dossel diminuiu ( $b=-0,096$ ;  $R^2=0,34$ ) e a umidade e acidez do solo aumentaram (Eixo 1 do PCA, autovalor=9,713). Os maiores valores da abertura do dossel próximo à borda foram explicados pela entrada de luz lateral através da borda da floresta com o campo limpo circundante.

## INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são comunidades altamente diversas em relação a seus vários grupos taxonômicos e guildas. Um dos principais objetivos dos estudos de ecologia vegetal em florestas tropicais (e em outros tipos de vegetação) tem sido investigar as relações existentes entre a distribuição das populações de espécies arbóreas e as variáveis ambientais que possam afetar tal distribuição (Austin & Gaywood 1994). Entre as questões levantadas a respeito deste assunto pode-se destacar: Quanto da diversidade de espécies arbóreas está associada à heterogeneidade ambiental? Como as variáveis ambientais influenciam na distribuição das populações das espécies arbóreas? Vários trabalhos têm sido produzidos neste sentido, abordando aspectos relacionados a gradientes altitudinais/topográficos e/ou heterogeneidade ambiental relacionada a tipos de solo e a propriedades destes, tais como drenagem, capacidade de armazenamento de água, fertilidade, textura, dinâmica de inundações (ex. Johnston 1992, Medley 1992, Oliveira-Filho et al. 1994a, b, c, Oliveira-Filho et al. 1997 b, Pendry & Proctor 1997, Rodrigues et al. 1989, Sabatier et al. 1997), e também relacionada à presença, tamanho e origem de clareiras (Barik et al. 1992, Denslow 1980, 1987, 1995, Hartshorn 1980, Oliveira-Filho et al. 1998, Uhl et al. 1988).

Sabe-se que mudanças no clima e/ou microclima, tais como a redução da pluviosidade em uma determinada área, e catástrofes recorrentes, tais como furacões e secas intensas, podem levar a mudanças generalizadas em toda a comunidade (Allen et al. 1997, Condit et al. 1992, 1996, Frangi & Lugo 1998).

Já em uma escala mais detalhada, a nível interno das comunidades, o processo de formação de clareiras e suas conseqüências ocupa um lugar de destaque entre os fatores relacionados à dinâmica das florestas tropicais. Este processo pode ser essencialmente aleatório, mas também pode estar ligado a aspectos do ambiente, tais como declividade da área e propriedades de solo (Arriaga



1988, Denslow 1980, 1987) ou ação antrópica. A abertura do dossel de uma floresta leva a modificações nas condições ambientais fortemente relacionadas à dinâmica da comunidade (ver Laurence et al. 1998, Oliveira-Filho et al. 1997a, Oliveira-Filho et al. 1998). No processo de formação de uma clareira, a variável ambiental mais afetada é a luz. Tanto a intensidade quanto a qualidade da luz são modificadas com maior ou menor intensidade (Whitmore 1990) dependendo das características da clareira formada, basicamente seu tamanho e sua forma (Barik et al. 1992, Denslow 1980, Trichon et al. 1998). Outras variáveis ambientais também podem se modificar com a formação de uma clareira, podendo estas estarem associadas ou não às mudanças na luz. Entre estas variáveis podem-se citar a temperatura do solo e do ar, a umidade relativa do ar e a umidade do solo (Barik et al. 1992, Denslow 1980, Veenendaal et al. 1995). A luz e as variáveis associadas a ela possuem um comportamento altamente dinâmico na floresta, sendo isto ligado à abertura e reconstrução do dossel.

Variáveis topográficas e de solo, tais como propriedades químicas e físicas, são temporalmente mais constantes que a luz, embora possam apresentar uma variação espacial bastante pronunciada (Denslow 1980). No caso de nutrientes do solo, a variação espacial/temporal pode se tornar menos previsível devido à relação entre o nível destes nutrientes e as taxas de ciclagem ligadas à deposição/decomposição de serrapilheira (Burghouts et al. 1998). Níveis de umidade do solo não são constantes ao longo do ano, mas apresentam um comportamento previsível ligado às propriedades físicas do solo, topografia da área e distribuição das chuvas (van den Berg & Oliveira-Filho 1999). Em florestas ripárias, as propriedades do solo (físicas, químicas e umidade do solo) normalmente variam de acordo com o distanciamento do curso d'água, seja devido ao gradiente topográfico (Oliveira-Filho 1989, Oliveira-Filho et al. 1990, Oliveira-Filho et al. 1994c, Oliveira-Filho et al. 1994b, Oliveira-Filho, et al. 1998, van den Berg & Oliveira-Filho 1999) e/ou à dinâmica das enchentes (Oliveira-Filho et al. 1994b).

A dinâmica de uma comunidade florestal depende ultimamente da dinâmica das populações das espécies que a compõem. Se as diferentes espécies de uma comunidade possuem distribuição espacial diferenciada ligada aos fatores ambientais citados acima e estão sujeitas a dinâmicas diferenciadas ligadas à sua biologia particular, é esperado que a dinâmica da comunidade também esteja altamente relacionada à distribuição destes fatores ambientais (ver Arriaga 1988, Basnet 1992, Condit et al. 1996). No caso de florestas ripárias, onde as variáveis seguem um gradiente topográfico, a dinâmica da floresta também deve estar relacionada a este gradiente (ver Frangi & Lugo 1998).

Em um estudo prévio (van den Berg & Oliveira-Filho 1999), entre outras coisas, investigou-se a variação ambiental da floresta estudada, principalmente em termos de solo. O presente trabalho teve como objetivo aprofundar e ampliar o conhecimento da distribuição e diversidade das variáveis ambientais nesta floresta de galeria (ripária), enfocando inclusive aspectos novos, como a distribuição da luz na floresta. Os resultados aqui descritos fornecerão importantes subsídios para a investigação da dinâmica da comunidade e de populações de espécies arbóreas da área.

## ÁREA DE ESTUDO

A área estudada (Figura 1) apresenta-se como uma floresta alojada no fundo de um vale, acompanhando um pequeno córrego tributário do Reservatório de Camargos, no município de Itutinga, MG, próxima das coordenadas 21°21' S e 44°36' W, a cerca de 920 m de altitude. Este reservatório, formado pelo represamento do Rio Grande, pertence à Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG). A floresta possui uma área de 7,55 ha e sua vegetação pode ser classificada, segundo o sistema do IBGE (IBGE 1993, Veloso et al. 1991), como uma Floresta de Galeria, uma vez que se encontra em uma região que constitui uma disjunção das Savanas (cerrados), acompanha

um curso d'água e possui limites bem definidos com uma formação não florestal (Mantovani 1989), no caso, um campo limpo de altitude. Devido ao córrego que corta a área ser bastante encaixado e a floresta ocupar áreas com uma certa declividade, nenhuma parte da floresta está sujeita a inundações ou saturação do solo por água. O córrego em si é bastante estreito, sendo totalmente recoberto pelo dossel da floresta. Embora seja uma Floresta de Galeria, a área em estudo possui deciduidade e composição florística semelhante às Florestas Estacionais Semidecíduais Montanas da região (van den Berg & Oliveira-Filho 1999).

O clima da região é do tipo Cwb de Köppen, com verões úmidos e invernos secos (Eidt 1968). Dados provenientes da Estação Meteorológica de Lavras (21°14'S, 45°00'W, 918 m de altitude), no período 1960–1992 revelam uma temperatura média anual de  $19,6 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ , com as médias mensais variando de  $16,0^{\circ}\text{C}$ , em julho, a  $21,8^{\circ}\text{C}$ , em fevereiro; precipitação anual média de  $1517,0 \pm 168$  mm concentrados (93% do total) na primavera/verão (outubro-março); e precipitações médias mensais variando de 19,2 mm (julho) a 293,3 mm (janeiro).

Os solos da área foram classificados pelo sistema brasileiro de taxonomia de solos (EMBRAPA 1999) como Cambissolos Háplicos Tb Distróficos, nas áreas mais declivosas (ex.: próximo aos blocos A, B e D na Figura 1) e Latossolo Vermelho Amarelo Ácrico, na área mais plana (área do bloco C). O material de origem predominante é a mica-xisto pertencente ao Grupo Andrelândia, formado no Proterozóico Superior (1,1 – 0,57 bilhões de anos) (Pedrosa-Soares et al. 1994).

## MÉTODOS

### *Desenho amostral*

Visando o levantamento fitossociológico e estudo da dinâmica da floresta, foram marcadas, em 1993, 28 parcelas de 30 x 10 m (300 m<sup>2</sup> cada), com o lado maior sempre paralelo ao curso do ribeirão, distribuídas em quatro blocos ou repetições. Em cada bloco as parcelas foram dispostas da borda da mata à margem do ribeirão. Assim, os blocos A e B possuíram, cada um, duas parcelas de Borda, duas de Meio (área intermediária) e duas de Margem. Já os blocos C e D possuíram duas de Borda, quatro de Meio e duas de Margem (Figura 1). Os blocos A+B e C+D foram alocados a aproximadamente 200 m um do outro, de forma a amostrar duas áreas diferentes da mata, uma mais estreita (cerca de 90 m) e outra mais larga (cerca de 140 m), respectivamente.

### *Levantamento das feições topográficas e propriedades de solo*

Foi realizado, em 1993, um levantamento topográfico da área amostrada com o auxílio de um clinômetro e uma bússola. Nas duas seções da mata, blocos A e B e blocos C e D, foram traçadas curvas de nível a intervalos de 2 m a partir do córrego (Figura 1). Três variáveis topográficas foram definidas: cota, desnível máximo e declividade média. A cota foi considerada como a distância vertical do centro da parcela à superfície do córrego. O desnível máximo correspondeu à maior distância vertical entre os vértices das parcelas (Oliveira-Filho et al. 1994a, b). A declividade média foi calculada através da média simples das declividades das duas diagonais cruzando a parcela retangular.

As propriedades físicas e químicas e teores de matéria orgânica dos solos foram obtidos da análise de amostras de 0,5 L coletadas, em 1993, no centro de cada parcela nas profundidades de 0 a 10 e 10 a 30 cm. Estas profundidades foram escolhidas para a verificação de possíveis diferenças entre a camada mais superficial do solo, em contato maior com a serrapilheira da mata, e a camada mais profunda. As análises foram feitas no Laboratório de Fertilidade e Laboratório de Física de Solos da UFLA de acordo com os procedimentos recomendados pela EMBRAPA (1979). O pH foi mensurado por meio de potenciômetro em uma suspensão de solo em água, 1:2,5. O fósforo e o potássio foram extraídos pela solução de Melish ( $H_2SO_4$  0,025 N + HCl 0,05 N) e medidos por meio de fotômetro. O cálcio, magnésio e alumínio trocáveis foram extraídos com uma solução de KCl 1 N; o alumínio foi titulado por meio de uma solução de NaOH 1 N, ao passo que o cálcio mais o magnésio e o cálcio, em separado, foram titulados com EDTA 0,025 N. Calcularam-se os índices: H+Al, t (CTC efetiva), T (CTC a pH 7,0), m (saturação de Al na CTC efetiva), S (soma de bases trocáveis) e V (saturação de bases da CTC a pH 7,0). O carbono orgânico foi determinado pelo método de Tiurim e a percentagem de matéria orgânica foi obtida através da constante de Bremelen (1,724). A textura foi obtida pelo método densímetro de Bouyoucos, sendo que a fração areia foi separada em areia fina e areia grossa.

A umidade atual do solo foi medida para cada parcela durante 12 meses, de março de 1993 a fevereiro de 1994. Próximo ao dia 15 de cada mês ( $\pm 3$  dias), em um ponto no centro de cada parcela, foram coletadas e seladas em recipientes apropriados, amostras de aproximadamente 50 g de terra em duas profundidades de solo, 0 a 10 e 10 a 30 cm. A umidade atual do solo foi determinada por diferença de peso após secagem em estufa a 105-110 °C até peso constante. Os valores obtidos foram relativos ao peso úmido inicial.

As profundidades de solo escolhidas tanto para a amostragem para análise de fertilidade e granulometria, como para a de umidade, limitaram-se aos 30 cm superficiais devido ao fato de a

maior parte das raízes estar concentrada nesta camada, bem como a maior variação da umidade (ver Lima 1983, Zahner 1967). Bazzaz (1979) e Causton (1988) salientam que é na fase de germinação e plântula que as espécies vegetais são mais sensíveis ao estresse hídrico, sendo portanto a variação da umidade na superfície do solo nesta fase um fator crítico para o estabelecimento das plantas.

#### *Levantamento do grau de abertura do dossel da floresta*

A variação da abertura do dossel da floresta foi avaliada a partir de uma malha de pontos (estacas) delimitantes de parcelas contíguas de 10 x 10 m utilizadas para o estudo de populações de algumas espécies florestais da área (dados não publicados). Esta malha constituiu-se de dois transectos de 50 m de largura (6 colunas de estacas), cortando respectivamente os blocos A-B e C-D, da borda da floresta com o campo à borda oposta, atravessando perpendicularmente o córrego (Figura 1).

As fotografias hemisféricas foram tomadas sistematicamente a 1,5 m do solo acima de algumas das estacas delimitantes das parcelas, alternando-se as estacas, tanto nas colunas como nas linhas de estacas (ver esquema na Figura 2). Na área do bloco A foram tomadas fotos sobre todas as estacas.

Utilizou-se como equipamento uma máquina fotográfica Nikon F-401S acoplada a uma lente olho de peixe Nikkor 8 mm e filme preto e branco Kodak ISO 400 para papel. As fotos foram tomadas nos dias 30/09 e 01/10 de 1997, aproveitando-se dias com céu homogeneamente nublado. Em todas as fotos, a câmara foi nivelada com um nível de bolha e alinhada com o seu lado superior voltado para o norte magnético.

Os filmes foram revelados procurando maximizar o contraste entre os diferentes tons de cinza. As fotos foram escaneadas utilizando-se um HP Scan Jet 5100C e os diferentes tons de cinza das imagens foram transformados para branco e preto, correspondendo o branco à abertura do dossel e o preto à cobertura do dossel. Após isto as fotos editadas foram analisadas por meio do programa para Windows Winphot versão 2.1 (ter Steege 1994), calculando-se a porcentagem de abertura do dossel em cada ponto. A abertura do dossel foi escolhida como parâmetro para a avaliação da heterogeneidade espacial da luz na área (Trichon et al. 1998).

#### *Análise dos dados*

##### *Solos e topografia*

Realizou-se uma análise dos componentes principais (PCA) (Causton 1988), baseada na matriz de correlação, pois havia grande variação das medidas das variáveis. Este método foi escolhido por sua robustez e facilidade de interpretação. Além do mais, os dados se adequam ao pressuposto de distribuição linear das variáveis em relação ao gradiente. Análises prévias (van den Berg & Oliveira-Filho 1999), mostraram que o principal gradiente em termos de vegetação e ambiente está ligado ao distanciamento do córrego e aproximação dos limites da floresta com o campo limpo circundante. Em relação a este gradiente as variáveis ambientais tendiam a ter distribuição linear.

Todas as variáveis de solo e topográficas, bem como medidas de umidade de solo foram incluídas nas análises. Visando definir a melhor forma de estudar estes parâmetros, foi feita uma análise preliminar onde incluiu-se, além das medidas brutas das duas profundidades amostradas, as médias aritméticas e ponderadas destas profundidades de acordo com a amplitude de solo amostrada

(0-10 e 10-30 cm). No caso da umidade do solo, calculou-se para cada mês a média dos valores relativos às duas profundidades amostradas. A adoção desta média ao invés dos valores absolutos objetivou uma redução preliminar do número de variáveis. Ainda em termos de umidade, além das médias ponderadas de cada mês, incluíram-se medidas de variação deste fator ao longo do ano, ou seja, valores mínimos e máximos para cada profundidade, os intervalos de variação e a variância para cada profundidade, as médias aritmética e ponderada dos valores mensais de umidade nas duas profundidades, os valores mínimo e máximo e a variância para as médias ponderadas de cada mês. Isto tudo resultou em 120 variáveis. Após análises preliminares reduziu-se este número para 33 variáveis, eliminando-se aquelas altamente redundantes. Foram mantidas a cota topográfica das parcelas (valor médio dos vértices), as medidas brutas das variáveis químicas e físicas do solo de 0-10 cm e de 10-30 cm, as médias, os valores mínimos e máximos, os intervalos absolutos de variação e a variância dos teores de umidade do solo nas duas profundidades.

#### *Abertura do dossel*

A abertura do dossel foi analisada através dos gráficos de tendência (de superfície). Paralelamente, os valores da abertura do dossel foram analisados em relação à distância da borda mais próxima da floresta, utilizando-se para isto análise de variância e regressões lineares. Como os dados de abertura são expressos em porcentagens, eles foram previamente transformados pela função arcosseno (Sokal & Rohlf 1995), para que se adequassem aos pressupostos das análises paramétricas a que foram submetidos:

$$X = \text{ARCSEN}\left(\sqrt{\text{ABERTURA}/100}\right)$$



A partir dos dados transformados também realizou-se uma análise de variância para comparar os valores médios de abertura dos blocos, sendo posteriormente aplicado um teste de Tukey não balanceado para a comparação das médias (Sokal & Rohlf 1995).

## RESULTADOS

A Tabela 1 sumariza as médias e desvios padrões das variáveis analisadas pelo PCA. Os quatro primeiros eixos do PCA explicaram 68,7 % da variância relacionada às variáveis estudadas (Tabela 2). Os três primeiros eixos são mostrados na Figura 3. O primeiro eixo foi altamente correlacionado com as variáveis ligadas à umidade do solo e H+Al, em ambas as profundidades, 0-10 cm e 10-30 cm. Em uma análise superficial do gráfico percebe-se apenas que este primeiro eixo diferenciou o bloco A (mais seco e com menores teores de H+Al) do bloco D (mais úmido e mais ácido), ocupando os outros blocos posições intermediárias. No entanto, quando se analisa cada bloco separadamente percebe-se que em cada um deles (principalmente A, B e D) há uma separação entre os setores da floresta (Borda, Meio e Margem) com relação ao primeiro eixo. De uma forma geral, há um aumento da umidade e da acidez do solo no sentido Borda → Meio → Margem. Dentre estes setores o mais diferenciado foi a Margem, pelo menos para os blocos C e D. O segundo eixo do PCA foi mais correlacionado com propriedades de solo da camada mais profunda estudada, 10-30 cm, separando basicamente o bloco B do bloco C. As parcelas do bloco B apresentaram, para esta profundidade, uma maior porcentagem de areia fina, um maior intervalo de variação da umidade do solo, menores teores de Ca, K (e consequentemente S, soma de bases) e matéria orgânica que o bloco C.

O terceiro eixo foi basicamente correlacionado com os níveis de Mg nos 10 primeiros centímetros de solo. Este eixo separou dois grupos de parcelas, o primeiro a jusante do córrego,

correspondendo aos blocos A e B, o segundo grupo a montante, composto pelos blocos C e D. De uma forma geral, as parcelas dos blocos A e B possuíram teores mais altos de Mg que as do bloco C e, particularmente, do bloco D.

Algumas parcelas apresentaram comportamentos extremos em relação aos eixos analisados. A parcela DG foi a parcela mais úmida e mais ácida dentre todas analisadas. Esta parcela também apresentou níveis de Mg de 0-10 cm muito mais altos que as demais parcelas, mostrando inclusive um comportamento oposto às demais parcelas do bloco D, que, como um todo, obtiveram valores baixos para esta variável.

A parcela CE também apresentou-se à parte das demais, com teores elevados de matéria orgânica, K, Ca (e consequentemente soma de bases), reduzida quantidade de areia fina e menor variação da umidade do solo de 10 a 30 cm de profundidade. CE foi a parcela mais seca dentre as do bloco C, e uma das mais secas dentre todas as demais, embora estivesse relativamente próxima ao córrego. Esta parcela também apresentou um dos mais altos teores de Mg 0-10 cm, só sendo inferior a DG.

Desconsiderando as parcelas DG e CE, os blocos apresentaram variações internas (intervalo de distribuição das parcelas em relação aos eixos) mais ou menos similares, exceto talvez o bloco B que apresentou uma menor variação em relação ao eixo 2.

Assim, os blocos (repetições) podem ser sinteticamente caracterizados da seguinte forma: o bloco A foi o mais seco e menos ácido possuindo altos teores de Mg superficial, ao passo que o bloco D foi o mais úmido, ácido e com menores teores de Mg superficial. O bloco B apresentou altos teores de Mg 0-10 cm e de areia fina de 10 a 30 cm, e baixos teores de K, Ca e matéria orgânica de 10 a 30 cm, com um maior intervalo de variação da umidade do solo a esta última profundidade. O bloco C mostrou características opostas ao B.

O valor médio de abertura do dossel na área como um todo foi de 9,91%. Houve diferenças estatísticas entre os blocos em termos das médias da abertura do dossel ( $F=7,11$ ;  $P<0,01$ ), sendo que os blocos A e B (área mais estreita a jusante do córrego) apresentaram maiores valores, 11,75% e 11,71%, respectivamente, e os blocos C (8,08%) e D (8,72%) (área mais larga a montante do córrego) apresentaram menores valores (Tabela 3). A diminuição da abertura com o distanciamento da borda da floresta foi estatisticamente significativa (Figura 4, Tabela 3). No entanto, analisando-se os blocos separadamente verificou-se que os mais largos B, C e D também apresentaram reduções significativas da abertura do dossel com a penetração na floresta (Tabela 3). Embora os valores de abertura do dossel do bloco A tenham se mostrado estatisticamente independentes do distanciamento da borda (Tabela 3), tais valores agruparam-se com os pontos mais próximos da borda dos outros blocos (Figura 4). A Figura 5 mostra a distribuição da abertura do dossel ao longo dos dois transectos que cortam os blocos A-B e C-D. Os valores de abertura variaram de 3,3% a 18,5% com um valor médio de 9,9% (-3,4 e +4,0%) (média e desvios calculados a partir dos dados transformados). Esta variabilidade apresentou um padrão bem definido, sendo os maiores valores de abertura encontrados próximo a borda da floresta. Comparando-se os blocos A-B e C-D verificou-se que há uma “região” interna no transecto C-D (área mais larga da floresta) onde os valores de abertura foram mais ou menos constantes, sem grandes variações ligadas ao gradiente topográfico. Já nos blocos A-B (área mais estreita da floresta), isto não ocorreu, sendo que os valores de abertura decresceram, partindo-se de ambas as bordas até se encontrar no interior da floresta. A análise visual da Figura 5 indica que a luz penetra 30 a 50 m através das bordas para o interior da floresta. Os altos valores encontrados no bloco A como no bloco C corresponderam justamente aos pontos onde as fotos hemisféricas foram tomadas junto aos limites entre a floresta e o campo limpo circundante. Mesmo não considerando estes pontos extremos o padrão do aumento da abertura do dossel com a proximidade da borda é mantido. Em ambos os transectos, os menores valores de abertura do dossel

foram encontrados próximo ao córrego. Além da variação da abertura ligada ao gradiente topográfico, houve também, em alguns pontos dos transectos, medidas elevadas das porcentagens de abertura do dossel ligadas a formação de clareiras. No entanto, o efeito destas clareiras nos valores de abertura foi bastante localizado ou muito menos abrangente do que aquele ligado ao gradiente topográfico.

## DISCUSSÃO

A progressiva diminuição da umidade do solo com o distanciamento do córrego provavelmente está correlacionada com a distribuição diferenciada das espécies dentro da floresta acompanhando este gradiente e com a determinação dos limites entre a floresta e o campo limpo de altitude circundante (van den Berg & Oliveira-Filho 1999). Outras florestas ripárias têm mostrado mudanças na vegetação com o distanciamento do curso d'água, normalmente sendo isto associado a mudanças no regime de água no solo (Oliveira-Filho 1989, Oliveira-Filho et al. 1990, Oliveira-Filho et al. 1994a, Oliveira-Filho, et al. 1998) ou à dinâmica das inundações (Oliveira-Filho et al. 1994b). As propriedades físicas e químicas do solo, muitas vezes de forma associada ao gradiente topográfico e de umidade de solo, têm sido também consideradas importantes para a distribuição das espécies vegetais em florestas ripárias (Oliveira-Filho et al. 1994c, Rodrigues & Shepherd 2000, van den Berg & Oliveira-Filho 1999).

Com relação à avaliação da abertura do dossel da floresta, o aumento progressivo desta com a proximidade da borda da floresta pode ser explicado de duas formas não excludentes. Em primeiro lugar, a luz penetra no interior da floresta não só por aberturas no dossel em si, mas lateralmente através da borda da floresta. Assim, parte da “abertura de dossel” captada pelas fotos hemisféricas

poderia ser simplesmente o resultado destas aberturas laterais. Aparentemente, estas “aberturas laterais” permitiriam a entrada de luz adicional na floresta até um limite de 30 a 50 m a partir da borda. Em áreas mais estreitas isto poderia significar uma influência sobre toda a largura da floresta, assim, nas áreas mais estreitas da floresta (blocos A e B) foram obtidos valores médios de abertura mais elevados do que nas áreas mais largas (blocos C e D).

Uma segunda explicação para os menores valores de abertura presentes nas partes mais internas da floresta poderia ser uma menor decíduidade nestas áreas, visto as fotografias terem sido tomadas no final de setembro e início do outubro, quando a decíduidade é bastante acentuada (Morellato, et al. 1989). As regiões mais internas da floresta também são as mais úmidas podendo influenciar a decíduidade através da diferenciação de espécies arbóreas ao longo do gradiente topográfico (van den Berg & Oliveira-Filho 1999), ou simplesmente através do efeito direto da variação da disponibilidade de água ao longo do gradiente topográfico.

As áreas de borda em florestas tropicais, sejam elas de origem natural ou causadas pelo homem modificam não só a quantidade/qualidade da luz que penetra na floresta, mas também outras variáveis associadas, tais como a umidade e temperatura do ar e do solo, implicando em mudanças na distribuição das espécies e na dinâmica da comunidade (ver Laurence et al. 1998, Oliveira-Filho et al. 1994b). No entanto, a real influência das aberturas laterais existentes na floresta em estudo na dinâmica das plantas dependeria não apenas da distância da borda, mas também da topografia da área e ângulo de incidência do sol, ambos influenciando na penetração da luz na floresta.

Além do efeito de borda, houve picos de abertura do dossel na parte interna da floresta, podendo tais aberturas serem caracterizadas genericamente como clareiras. Apesar destas clareiras terem um efeito muito mais localizado que a borda, elas devem influenciar na dinâmica da floresta, visto algumas vezes terem sido encontradas no interior da florestas espécies consideradas exigentes de luz, tais como *Cecropia pachystachya* Trécul. e *Vochysia tucanorum* Mart., indicando a presença

de clareiras antigas. A primeira espécie, assim como outras do gênero *Cecropia*, tem sido considerada característica de áreas que sofreram distúrbio e onde a luminosidade é mais intensa (Oliveira-Filho et al. 1994a, Santos 2000). Também *Vochysia tucanorum* é bastante exigente de luz, ocorrendo principalmente nas bordas mais iluminadas da floresta estudada (Schiavini 1997, van den Berg & Oliveira-Filho 1999).

Os valores de abertura observados na área em estudos (média 9,91%) foram de uma forma geral muito mais altos do que os observados por Trichon et al. (1998) em estudo semelhante nas florestas tropicais de Sumatra (médias variando entre 2,8 a 4,3% dependendo da área estudada). Isto deve estar ligado às já citadas aberturas laterais da área em estudos, à deciduidade presente na época das tomadas das fotos e a diferenças estruturais existentes entre as florestas comparadas. Se o critério sugerido por Trichon et al. (1998) para fases silvigênicas fosse adotado, a floresta em estudo seria considerada completamente tomada por clareiras (abertura maior que 7%), o que não é verdade. Isto salienta a dificuldade em se estabelecer padrões gerais para interpretação de valores de abertura de dossel aplicáveis aos diferentes tipos de fisionomias florestais. Áreas diferentes com características distintas devem possuir relações diferenciadas entre os valores de abertura e as diversas fases silvigênicas, dificultando generalizações a este respeito.

Considerando que, embora luz e umidade de solo tenham sido as variáveis que mostraram padrões mais claros de variação na área e aparentemente estejam mais fortemente ligadas ao gradiente principal de variação da vegetação (Borda → Meio → Margem), outras variáveis também foram importantes, principalmente em relação à situação específica de algumas parcelas. Considerando também que eventos históricos, como catástrofes naturais ou antrópicas, localizadas ou abrangentes, embora não tenham sido estudados no presente trabalho, também possam ser

importantes, é provável que as relações entre a estrutura e a dinâmica da comunidade em estudo e as variáveis ambientais (individualmente e interagindo entre si) sejam bastante complexas, implicando em uma razoável quantidade de variação “não explicada” da vegetação. Apesar disto, a maior heterogeneidade ambiental da área em estudo foi, sem dúvida, ligada ao gradiente topográfico presente entre a margem do curso d’água e a borda da mata, estando relacionada basicamente com a umidade do solo e luminosidade. Assim, é provável que não só a distribuição das espécies, mas também a dinâmica ao nível de comunidade e populações variem principalmente ao longo deste gradiente.

### AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) (Processo 141322/95-0) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Processo 96/07602-9), pelo suporte financeiro. Também aos colegas José Caixeta, Prof. Marco Aurélio Fontes, Luís Marcelo Carvalho (Passarinho), Prof. Santos D’Ângelo, Charles Silva, e, em particular, Adelson Oliveira, pela valiosa ajuda durante os trabalhos de campo. Agradecemos ao Departamento de Ciências Florestais (Universidade Federal de Lavras), em especial ao Prof. Ary Teixeira Oliveira Filho pelo suporte oferecido, ao Prof. Nilton Curi, pela classificação e descrição dos solos da área de estudos e ao Departamento de Biologia Vegetal do IB (UNICAMP).

### LITERATURA CITADA

Allen, B. P., Pauley, E. F. & Sharitz, R. R. 1997. Hurricane impacts on liana populations in an old-growth southeastern bottomland forest. *Journal of the Torrey Botanical Society* 124:34-42.

- Arriaga, L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern Mexico. *Biotropica* 20:178-184.
- Austin, M. P. & Gaywood, M. J. 1994. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *Journal of Vegetation Science* 5:473-482.
- Barik, S. K., Pandey, H. N., Tripathi, R. S. & Rao, P. 1992. Microenvironmental variability and species diversity in treefall gaps in a sub-tropical broadleaved forest. *Vegetatio* 103:31-41.
- Basnet, K. 1992. Effect of topography on the pattern of trees in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24:31-42.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- Burghouts, T. B. A., van Straalen, N. M. & Bruijnzeel, L. A. 1998. Spatial heterogeneity of element and litter turnover in a Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:477-506.
- Camargo, M. N., Klant, E. & Kauffman, J. H. 1987. Soil classification as used in Brazilian soils surveys. International Soil Reference and Information Centre, Wageningen.
- Causton, D. R. 1988. An introduction to vegetation analysis, principles, practice and interpretation. Unwin Hyman, London.
- Condit, R., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1992. Short-term dynamics of a Neotropical forest: change within limits. *BioScience* 42:822-828.
- Condit, R., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1996. Changes in tree species abundance in a Neotropical forest: impact of climate change. *Journal of Tropical Ecology* 12:231-256.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.



- Denslow, J. S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological Applications* 5:962-968.
- Eidt, R. C. 1968. The climatology of South America. Pp. 54-81 in Fittkau, E. J., Illies, J., Klinge, H., Schwabe, G. H. & Sioli, H. (eds.). *Biogeography and ecology in South America (Volume 1)*. W. Junk Pub., The Hague.
- EMBRAPA. 1979. Manual de métodos de análises de solos. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Rio de Janeiro.
- EMBRAPA. CENTRO NACIONAL DE PESQUISA DE SOLOS. 1999. Sistema brasileiro de Classificação de Solos. EMBRAPA Produção de Informação, Brasília.
- Frangi, J. L. & Lugo, A. E. 1998. A flood plain palm forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico five years after hurricane Hugo. *Biotropica* 30:339-348.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12:23-30.
- IBGE. 1993. Mapa da vegetação do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Johnston, M. H. 1992. Soil-vegetation relationships in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 8:253-263.
- Laurence, W. F., Ferreira, L. V., Rankin-de-Merona, J. & Laurence, S. G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032-2040.
- Lima, W. P. 1983. Soil moisture regime in tropical pine plantation and in "cerrado" vegetation in the state of São Paulo, Brazil. *IPEF* 23:5-10.
- Mantovani, W. 1989. Conceituação e fatores condicionantes. Pp. 11-19 in Barbosa, L. M. (ed.) *Anais do Simpósio sobre Matas Ciliares*. Fundação Cargill, Campinas.
- Medley, K. E. 1992. Patterns of forest diversity along the Tana river, Kenya. *Journal of Tropical Ecology* 8:353-371.

- Morellato, L. P. C., Rodrigues, R. R., Leitão-Filho, H. F. & Joly, C. A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12:85-98.
- Oliveira Filho, A. T. de. 1989. Composição florística e estrutura comunitária da floresta de galeria do córrego da Paciência, Cuiabá (MT). *Acta Botânica Brasilica* 3:91-112.
- Oliveira Filho, A. T., Ratter, J. A. & Shepherd, G. J. 1990. Floristic composition and community structure of a Central Brazilian gallery forest. *Flora* 184:103-117.
- Oliveira-Filho, A. T., Vilela, E. A., Carvalho, D. A. & Gavilanes, M. L. 1994a. Differentiation of streamside and upland vegetation in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 189:1-19.
- Oliveira-Filho, A. T., Vilela, E. A., Gavilanes, M. L. & Carvalho, D. A. 1994b. Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113:99-124.
- Oliveira Filho, A. T., Almeida, R. J., Mello, J. M. & Gavilanes, M. L. 1994c. Estrutura fitossociológica e variáveis ambientais em um trecho da mata ciliar do córrego dos Vilas Boas, Reserva Biológica do Poço Bonito, Lavras (MG). *Revista Brasileira de Botânica* 17:67-85.
- Oliveira-Filho, A. T., Mello, J. M. M. & Scolforo, J. R. S. 1997a. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology* 131:45-66.
- Oliveira-Filho, A. T., Curi, N., Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 1997b. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 192:47-64.
- Oliveira-Filho, A. T., Curi, N., Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a Central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30:362-375.

- Pedrosa-Soares, A. C., Dardenne, M. A., Hasui, Y., Castro, F. D. C. & Carvalho, M. V. A. 1994. Nota explicativa dos mapas geológicos, metalogenéticos e de ocorrências minerais do Estado de Minas Gerais. Companhia Mineradora de Minas Gerais, Belo Horizonte. 97 pp.
- Pendry, C. A. & Proctor, J. 1997. Altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei: soils, forest structure and floristics. *Journal of Tropical Ecology* 13:221-241.
- Rodrigues, R. R., Morellato, L. P. C., Joly, C. A. & Leitão Filho, H. F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 12:71-84.
- Rodrigues, R. R. Fatores condicionantes da vegetação ciliar. Pp. 101-108 in Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. F. (eds.). *Matas ciliares – conservação e recuperação*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Sabatier, D., Grimaldi, M., Provost, M. F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M. & Curmi, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 131:81-108.
- Santos, F. A. M. 2000. Growth and leaf demography of two *Cecropia* species. *Revista Brasileira de Botânica* 23:133-141.
- Schiavini, I. 1997. Environmental characterization and groups of species in gallery forests. Pp. 107-113 in *Proceedings of International Symposium on assessment and monitoring of forests in tropical dry regions with special reference to gallery forests*. Editora da Universidade de Brasília, Brasília.
- Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*, 3rd Edition. Freeman & Co., New York.
- ter Steege, H. 1994. Winphot version 2.1. Foundation Tropenbos, Wageningen.

- Trichon, V., Walter, J. M. N. & Laumonier, Y. 1998. Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137:227-244.
- Uhl, C., Clark, K., Dezzee, N. & Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A. T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. *Flora* 194:249-266.
- Veenendaal, E. M., Swaine, M. D., Agyeman, V. K., Blay, D., Abebrese, I. K. & Mullins, C. E. 1995. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology* 83:83-90.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R. & Lima, J. C. A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Whitmore, T. C. 1990. An introduction to tropical rain forests. Clarendon Press, Oxford.
- Zahner, R. 1967. Refinement of empirical functions for realistic soil moisture regimes under forest cover. in Sopper, W. E. (ed.) *Forest hydrology*. Pergamon Press, Oxford.

**Tabela 1** – Médias (Méd.) e desvios padrões (S) das variáveis ambientais analisadas pelo PCA por blocos e setores, na floresta de galeria estudada (21°21' S e 44°36' W). HAl : H+Al (meq.100cc<sup>-1</sup>), P: fósforo (ppm), K: potássio (meq.100cc<sup>-1</sup>), Ca: cálcio (meq.100cc<sup>-1</sup>), Mg: magnésio (meq.100cc<sup>-1</sup>), S: soma de bases (meq.100cc<sup>-1</sup>), MO: matéria orgânica (%), Afin: areia fina (%), Agr: areia grossa (%), Sil (%): silte (%), Arg: argila (%), Cota: cota topográfica (m), ME: umidade média (%), MIN: umidade mínima (%), MAX: umidade máxima (%), INT: intervalo de variação (%), VAR: variância da umidade, 10: profundidade de solo 0-10 cm, 30: profundidade de solo 10-30 cm.

	Bloco A		Bloco B		Bloco C		Bloco D		Setor Borda		Setor Meio		Set. Margem	
	Méd.	S	Méd.	S	Méd.	S	Méd.	S	Méd.	S	Méd.	S	Méd.	S
HAl10	8,23	2,06	10,85	2,50	7,75	2,55	14,51	2,02	7,86	2,57	10,86	3,83	12,43	2,74
HAl30	7,18	1,51	7,93	1,98	8,74	2,03	12,74	2,82	7,24	1,88	10,17	2,84	10,33	3,51
P10	1,50	0,55	2,83	1,47	1,38	0,52	2,88	0,99	1,50	0,76	2,25	1,29	2,63	1,06
P30	1,50	0,55	2,17	0,98	1,63	0,74	2,00	0,53	1,38	0,52	1,75	0,62	2,38	0,74
K10	58,67	18,58	60,33	11,41	37,75	10,62	63,38	13,68	50,63	21,04	54,17	12,78	58,50	18,95
K30	43,67	16,33	34,00	6,90	62,38	21,15	35,75	7,74	40,38	21,73	47,92	20,32	44,13	10,92
Ca10	0,28	0,08	0,35	0,12	0,21	0,10	0,44	0,28	0,28	0,14	0,28	0,10	0,44	0,28
Ca30	0,20	0,09	0,28	0,12	0,44	0,16	0,26	0,13	0,25	0,12	0,31	0,19	0,35	0,12
Mg10	0,12	0,04	0,15	0,05	0,10	0,00	0,15	0,14	0,11	0,04	0,12	0,04	0,16	0,14
Mg30	0,10	0,00	0,12	0,04	0,13	0,05	0,11	0,04	0,10	0,00	0,11	0,03	0,14	0,05
S10	0,55	0,15	0,65	0,22	0,41	0,10	0,75	0,43	0,51	0,20	0,53	0,16	0,75	0,44
S30	0,43	0,12	0,50	0,14	0,71	0,22	0,48	0,16	0,46	0,14	0,55	0,24	0,60	0,15
MO10	4,10	0,70	4,65	0,55	3,21	0,38	4,65	1,23	3,76	0,55	4,01	0,97	4,65	1,21
MO30	3,32	0,46	2,93	0,76	4,28	0,70	3,08	0,76	3,35	1,01	3,55	0,88	3,36	0,74
AFIN10	24,33	2,25	24,67	3,01	18,75	3,28	19,25	1,67	22,50	4,60	20,83	2,33	21,00	4,66
AFIN30	23,00	4,56	28,50	2,74	18,75	3,06	16,88	4,91	23,38	5,88	19,17	6,10	22,13	4,88
AGR10	9,00	3,16	10,17	2,14	9,13	5,22	9,63	2,97	8,88	2,64	10,75	3,93	8,13	3,27
AGR30	6,17	1,47	8,17	2,04	12,38	2,92	6,25	3,58	9,38	2,50	9,00	3,86	6,50	4,24
SIL10	21,00	7,92	27,33	5,16	21,00	4,21	21,75	3,96	25,50	3,12	19,92	4,17	23,63	7,89
SIL30	22,17	3,19	23,17	2,99	22,88	3,36	21,88	4,97	22,88	1,36	20,58	4,21	25,00	2,73
ARG10	45,67	6,86	37,83	3,49	48,63	5,01	49,38	4,24	43,13	5,94	46,83	5,10	47,25	8,66
ARG30	48,67	5,16	40,17	5,08	46,00	2,93	55,00	5,01	44,38	3,66	51,25	7,16	46,38	7,39
COTA	4,95	2,70	8,32	5,39	11,33	5,54	9,79	6,40	14,44	4,45	9,38	3,23	2,55	1,14
ME10	22,38	1,01	25,27	1,82	24,31	1,56	27,23	2,30	24,15	2,04	24,27	2,05	26,72	2,66
ME30	22,60	1,55	23,45	2,24	23,90	2,21	26,30	2,72	22,32	1,34	23,74	2,03	26,80	2,24
MIN10	18,58	1,70	21,44	2,03	20,69	1,03	22,65	2,38	19,95	2,46	21,09	1,96	21,77	2,47
MAX10	27,94	1,91	32,27	2,19	30,17	1,89	32,86	2,53	29,99	2,38	30,20	2,74	32,90	2,50
INT10	9,37	1,67	10,82	1,76	9,48	1,44	10,21	2,64	10,04	0,71	9,11	2,00	11,13	2,22
VAR10	9,90	4,04	12,09	3,71	10,05	2,45	12,20	4,26	11,94	3,48	9,70	3,61	12,26	3,48
MIN30	19,13	1,81	19,54	2,26	20,64	1,84	22,96	2,84	18,64	1,82	20,65	2,01	22,99	2,46
MAX30	27,23	1,82	29,16	2,65	28,48	2,89	30,94	2,28	27,04	1,56	28,49	2,16	31,94	1,96
INT30	8,10	1,43	9,62	1,34	7,84	1,54	7,98	1,18	8,40	1,66	7,84	1,27	8,95	1,49
VAR30	7,99	2,77	10,17	1,40	7,87	2,70	8,74	2,81	8,80	3,20	7,96	2,12	9,49	2,49

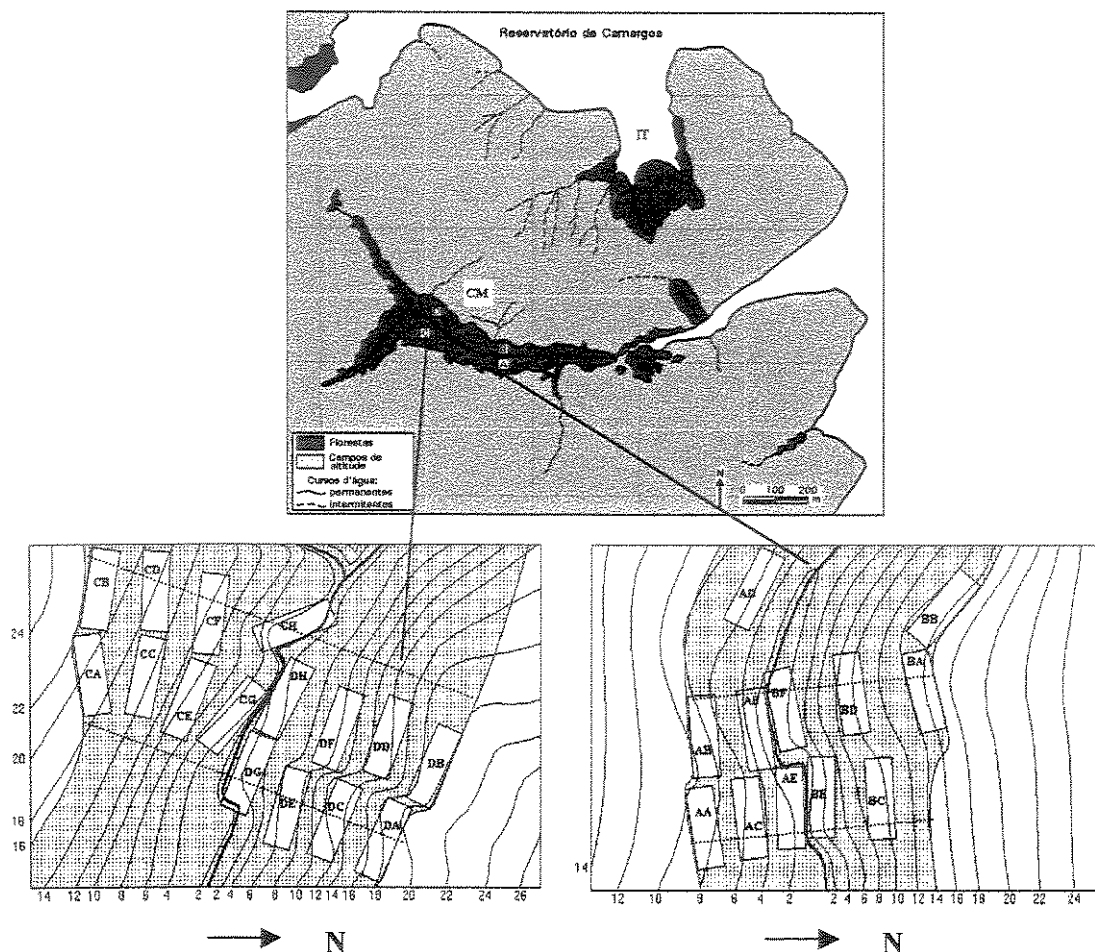
**Tabela 2** – Autovalores para os 10 primeiros eixos do PCA em relação aos valores das variáveis ambientais analisadas nas 28 parcelas da floresta de galeria estudada (21°21' S e 44°36' W). É mostrada a variância explicada por cada eixo bem como a percentagem esperada de variância esperada em um modelo aleatório (linha quebrada).

Eixo	Autovalor	Variância	Variância cumulativa	Linha quebrada
1	9,713	29,433	29,43	4,089
2	5,610	17,001	46,44	3,089
3	3,960	12,001	58,44	2,589
4	3,375	10,227	66,66	2,255
5	2,096	6,351	75,01	2,005
6	1,825	5,529	80,54	1,805
7	1,351	4,093	84,64	1,639
8	0,976	2,957	87,59	1,496
9	0,932	2,823	90,42	1,371
10	0,704	2,134	92,55	1,260

**Tabela 3** – Análise de variância e regressões lineares para a abertura de dossel na floresta de galeria estudada (21°21' S e 44°36' W) como um todo e nos blocos individualizados. Análise de variância para as médias dos blocos: F=teste F, P=nível de significância. Médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey para  $P < 0,05$ . Os valores percentuais de abertura foram transformados pelo método do arcosseno (ver Material e Métodos). Os valores percentuais entre parênteses correspondem às médias de abertura depois das transformações serem revertidas. Equações de regressão linear da abertura do dossel em relação à distância da borda da floresta para cada Bloco: abertura (transformada) =  $a + b \cdot \text{distância (m)}$ . P=nível de significância da inclinação (b) da regressão linear,  $R^2$ =coeficiente de determinação da equação.

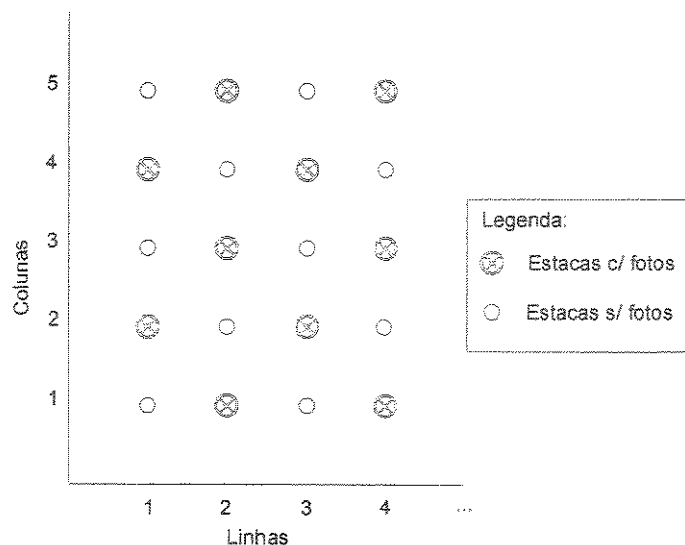
Bloco	N	Médias*	a	b	P	$R^2$
A	24	20,055 (11,76%) a	21,045	-0,059	0,2878	0,0512
B	16	20,016 (11,72%) ab	21,541	-0,054	0,0406	0,2676
C	24	16,518 (8,08%) c	20,088	-0,087	0,0018	0,3636
D	20	17,179 (8,72%) bc	20,831	-0,091	0,0188	0,2703
Geral	84	18,352 (9,91%)	21,356	-0,096	0,0000	0,3396

\* ANOVA:  $F=7,11$ ;  $P < 0,0003$

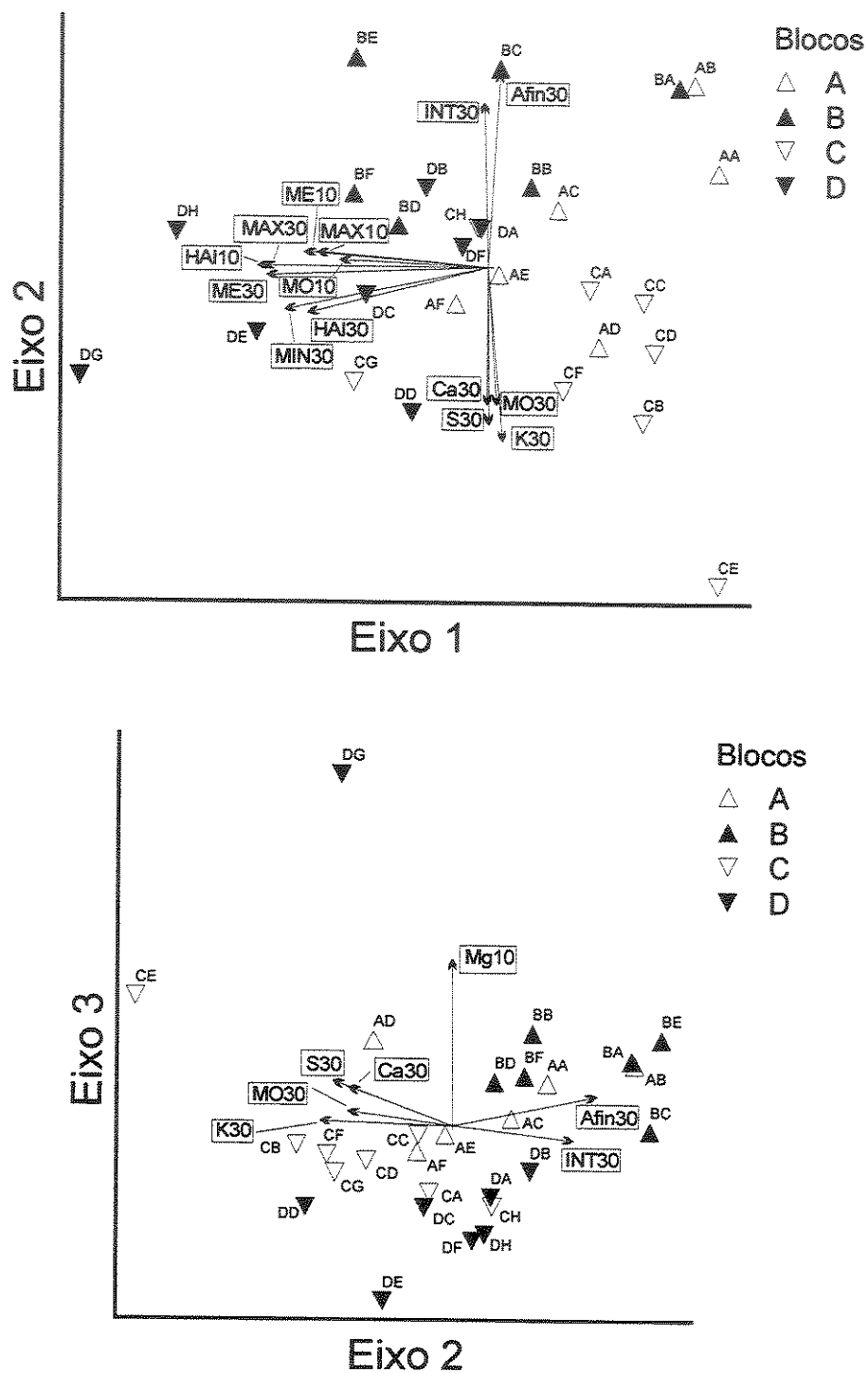


**Figura 1** – Mapa da área de estudos indicando a localização dos blocos de parcela (A, B, C e D) na floresta de galeria (CM) estudada na região do Reservatório de Camargos, Itutinga, MG (21°21' S e 44°36' W). IT = fragmento florestal estudado por Oliveira-Filho et al. (1994c) e referido no presente trabalho. Cada parcela está identificada por um código de duas letras, onde a primeira representa o bloco. Os números junto aos mapas inferiores referem-se as cotas (m) a partir do nível do curso d'água. As linhas tracejadas correspondem aproximadamente aos limites dos transectos onde foi estudada a abertura do dossel.

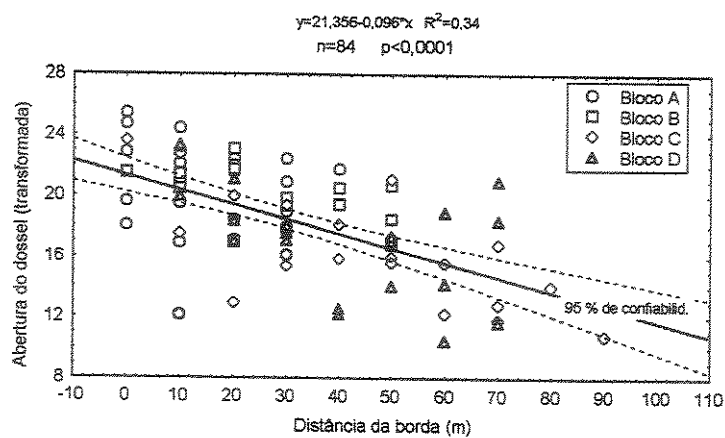




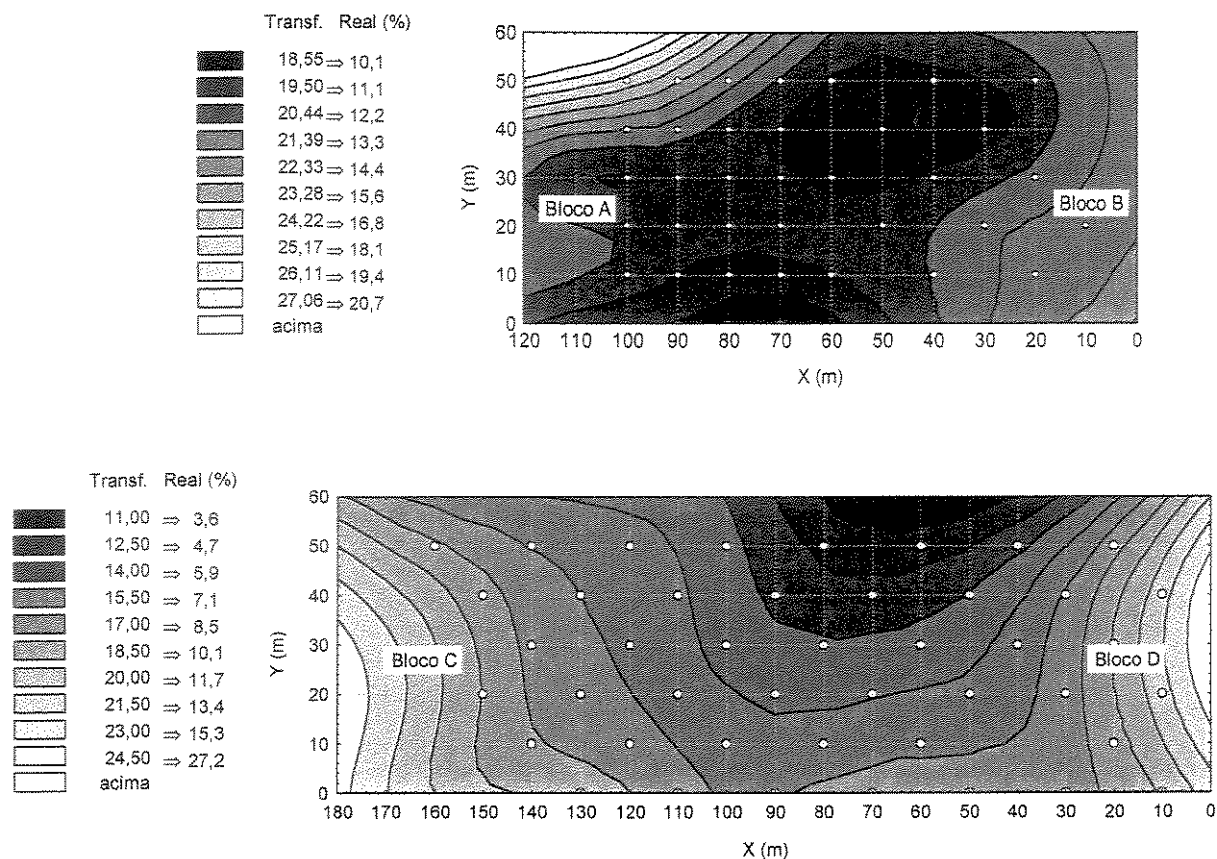
**Figura 2** – Esquema da distribuição das fotos hemisféricas, na floresta de galeria estudada ( $21^{\circ}21'$  S e  $44^{\circ}36'$  W). Os pontos representam as estacas de um dos trechos dos transectos de parcelas alocados na área. As colunas de estacas são perpendiculares e as linhas são paralelas ao curso d'água.



**Figura 3** – Eixos de ordenação (1, 2 e 3) do PCA para as parcelas na floresta de galeria estudada (21°21' S e 44°36' W). O códigos das variáveis correspondem aos da Tabela 1.



**Figura 4** – Relação entre abertura do dossel e distância (m) da borda da floresta de galeria estudada (21°21' S e 44°36' W). Os dados percentuais de abertura do dossel foram transformados pelo método do arcosseno (ver Material e Métodos).



**Figura 5** - Abertura do dossel da floresta ao longo de dois transectos cortando a floresta de galeria estudada (21°21' S e 44°36' W). Os limites aproximados dos transectos em relação ao mapa da área são apresentados na Figura 1. A superfície foi plotada baseando-se nos quadrados mínimos balanceados dos dados percentuais de abertura transformados (arcosseno). A legenda é apresentada para os dados transformados e seus valores reais correspondentes. Os círculos abertos correspondem aos locais onde as medidas foram tomadas (N=85).

## CAPÍTULO II

### **Structural dynamics of a gallery forest in Itutinga, MG, Brazil**

(Dinâmica estrutural de uma floresta de galeria em Itutinga, MG, Brasil)

#### RESUMO

O objetivo foi analisar a dinâmica estrutural de uma floresta de galeria (7,55 ha), no município de Itutinga, Minas Gerais (21°21' S e 44°36'W), no intervalo de 4,42 anos. A dinâmica foi avaliada em termos espaciais e em termos de estrutura vertical da floresta. Utilizaram-se parcelas distribuídas em 4 blocos (A, B, C e D), cada bloco com parcelas amostrando três setores da floresta, Borda (área onde a floresta faz limite com o campo de altitude), Meio (área intermediária) e Margem (área junto ao córrego). Entre 1993 e 1994 (durante o mestrado do autor), mediram-se, identificaram-se e etiquetaram-se todos os indivíduos encontrados nas parcelas com diâmetro ao nível do solo (DNS)  $\geq 5$  cm, repetindo-se este levantamento em 1998. Calcularam-se as taxas de mudança em termos de número de indivíduos e área basal, recrutamento, mortalidade, acréscimo (aumento da área basal devido a recrutamento e crescimento) e decréscimo de área basal (devido à mortalidade).

Para a comunidade como um todo, a taxa de mortalidade foi balanceada pela taxa de recrutamento, mas, em termos de área basal houve um ganho para a comunidade como um todo. As taxas foram bastante variáveis dentro da floresta. As diferenças mais marcantes em termos de dinâmica ocorreram com o distanciamento do curso d'água e aproximação da borda da floresta, ou seja, diminuição da umidade superficial do solo e aumento da

intensidade luminosa. A Borda teve taxas de mortalidade e recrutamento muito mais altas que os demais setores, indicando possuir dinâmica mais rápida. Isto foi ligado principalmente à composição de espécies, predominando nesta área aquelas mais exigentes de luz e provavelmente menos longevas. Áreas com maior biomassa (estimada pela área basal) tiveram menor recrutamento e menor ganho de biomassa, indicando a existência de possível competição entre as árvores nestes locais. Por outro lado, aparentemente, a mortalidade não é dependente da densidade ou da biomassa na área.

As dinâmicas também variaram de acordo com as classes de tamanho, ocorrendo mortalidade e recrutamento mais intensos entre as plantas de menor porte. De uma forma geral, embora a estrutura de tamanho da comunidade difira entre os blocos e, principalmente, entre os setores (árvores da Borda tendendo a ser menores que as da Margem), estas estruturas parecem não estar mudando ou, pelo menos, mudando muito pouco no tempo.

Eventos históricos, tais como o distúrbio que ocorreu no passado no bloco C, parecem ser também importantes para o entendimento da dinâmica da comunidade desde que o bloco C diferenciou-se dos demais devido ao aumento significativo no número de indivíduos e maior ganho em área basal.

# Structural dynamics of a riparian forest in Itutinga, Minas Gerais State, Brazil<sup>1</sup>

VAN DEN BERG<sup>2</sup>, E. & SANTOS, F. A. M.<sup>3</sup>

[Formato: Journal of Tropical Forest Science]

- 
1. Part of the first author's Doctoral Thesis in Plant Biology, PPG-Biologia Vegetal, IB, Universidade Estadual de Campinas (University of Campinas)
  2. Address: Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, IB, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brazil,  
Address for correspondence: Dpto. de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Caixa Postal 37, CEP 37200-000, Lavras, MG, Brazil  
E-mail: evandenb@ufla.br
  3. Dpto. de Botânica, IB, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brazil

**Abstract** – (Structural dynamics of a riparian forest in Itutinga, Minas Gerais State, Brazil). All trees with DGL (diameter at ground level)  $\geq 5$  cm were recorded in 1993 and 1998, in 28 permanent plots of 10 x 30 m distributed in four blocks (A, B, C and D), each one covering a topographic gradient (from the streamside to the limit with the surrounding grassland). The whole community was stable in terms of number of individuals (net change rate = 0.001; n.s.) but increased in basal area (net change rate = 0.019;  $p < 0.01$ ). Most differences, in terms of dynamics, occurred following the topographic gradient. The area close to the surrounding grassland had higher rates of recruitment (0.035) and mortality (-0.027). Block C, probably due to a past disturbance, is increasing in density (net change rate = 0.013;  $p < 0.01$ ) and basal area (net change rate = 0.032;  $p < 0.01$ ). The initial diameter distribution varied according to topography, with smaller trees close to the limit with the grassland. This diameter distribution did not change between the two surveys, pointing to a stable vertical structure. Mortality and recruitment were higher in the smallest class (5-9 cm) and lower in the 9-17 cm class. These results show that, at least for the present study, an analysis of the dynamics that does not consider the spatial variation linked to topographic gradient and disturbance history is a too simplified approach, overlooking several important traits of the community.

Key words: riparian forest – community structure – dynamics – topographic gradient – disturbance



## Introduction

Riparian forests are among the most threatened vegetation formations around the world, despite their importance to soil, water and biological diversity conservation (Gibbs *et al.* 1980, Rodrigues & Gandolfi 2000). In the last decades, the Brazilian scientific community has focused its attention on these communities, studying them and increasing knowledge on their biological diversity, ecological relationships and determinants (Rodrigues & Leitão-Filho 2000). The distribution and abundance of plants in these communities and their limits with other communities have been mainly linked to soil water table or water content. Other factors like soil fertility and fire are also considered important, depending on the situation (Furley & Ratter 1990, Oliveira-Filho *et al.* 1994a, Felfili 1995a)

Most vegetation studies conducted with riparian forests in Brazil are surveys of the structure of tree communities at a determined moment (Durigan *et al.* 2000). From these data, several authors have outlined the history or predicted the direction of changes in the studied areas (e.g. Oliveira-Filho *et al.* 1994b, c). Despite this, only a few published studies (Bertani *et al.* 2001, Felfili 1994, 1995b) have really investigated the dynamics in riparian forests over several years. Recently, however, several theses and dissertations studying the dynamics of this type of vegetation have been done. Among them, the studies of Appolinário (1999) and Guilherme (1999) stand out, because they were carried out in the same region of the present study. Such studies are essential to establish conservation and management strategies (see Primack & Hall 1992).

Abiotic and biotic factors can affect plant dynamics in a forest, although any separation between abiotic and biotic factors is very arbitrary since they are strongly interrelated. Among the abiotic factors are: soil proprieties; topographic aspects; like declivity and vertical distance from water courses; micro and macroclimate; natural catastrophes and human impact (see Crow 1980, Swaine *et al.* 1990, Basnet 1992, Condit *et al.* 1992, Primack & Hall 1992, Lugo & Scatena 1996, Frangi & Lugo 1998, Pélissier 1998). Among biotic factors, competition for space, light, nutrients,

water, herbivore-free space, assumes a significant role (see Condit *et al.* 1992, Felfili 1995b), although other processes, linked or not to competition, like pollination, seed dispersal or predation can also be very important.

Gap formation is related to both groups of factors, influencing and being influenced by both and the occurrence of canopy gaps is the principal phenomenon in tropical forest dynamics (Whitmore 1990). It affects the light intensity and quality, as well as other factors like soil and air temperature and humidity (Hartshorn 1980, Lang & Knight 1983, Denslow 1980, 1987, Arriaga 1988, Whitmore 1990, Condit *et al.* 1992, van der Meer & Bongers 1996).

Our objective was to investigate the changes in the tree community, in terms of horizontal and vertical structure, that occurred between 1993 and 1998, relating these changes to abiotic factors (soil, topography and light), and, verifying if they were density and/or size (basal area) dependent. Since the community composition and structure varies along the topographic gradient existent from the streamside area to the area close to the limits with the surrounding grassland (van den Berg & Oliveira-Filho 1999), we expected that the dynamics would vary following this same gradient. We also investigated evidences of competition, looking for relationships between the dynamics (mortality and recruitment) and the spatial variation of density and basal area.

## Study area

The area is a riparian forest that can be characterized as a gallery forest (following the system of IBGE 1993), since it follows a small water course and has sharp boundaries with savanna vegetation. It has an area of 7.55 ha and is located in the municipality of Itutinga, Minas Gerais state, Brazil, at an altitude of 920 m and coordinates of 21°21' S and 44°36' W. It follows the course of a narrow stream tributary to the Camargos Reservoir, built by the Electric Company of Minas Gerais (CEMIG) on the Rio Grande (Figure 1). During the wet season (summer), no parts of the forest suffer floods or have their soil saturated by water table elevation. The forest has sharply defined boundaries with the adjacent montane grasslands which cover most of the

Reservoir's region. These grasslands are periodically burned to improve their quality as pasture, but fires normally cease at the abrupt limit with the gallery forests. The studied forest has apparently not suffered extensive disturbance over the years, showing no signs of selective logging; probably, because humans only sparsely inhabit the surroundings. The worst damage refers to the usage of the forest by cattle which seek for shade and water, forming paths along which the lower vegetation has been damaged (this damage ceased 1 year after the first survey), and a past disturbance in the area of one of the sampled blocks (Block C), decades ago.

The climate was classified as Cwb of Köppen, with wet summers and dry winters. Data from the Meteorological Station of Lavras (21°13'40''S, 44°57'50''W, 918 m of altitude) obtained between 1960 and 1992 show an annual mean temperature of 19.6°C, with monthly means varying between 16.0°C, in June, and 21.8°C, in February; an annual mean rainfall of 1517.0 mm concentrated (93% of total) from October to March; the monthly mean rainfalls vary from 19.2 mm (July) to 293.3 mm (January)(van den Berg & Oliveira-Filho 1999).

The soils of the area were classified as Dystric Cambisol, on steeper slopes (Blocks A, B and C in Figure 1) and Plinthic Ferralsol, in flatter areas (Block C) (FAO-UNESCO 1994). The predominant parent material is the mica-slate.

## Methods

*Survey of plant community* – Between February 1993 and May 1994, we inventoried the tree community by laying out 28 plots of 10 x 30 m displayed along the topographic gradient from the area close to the water course to the area close to the boundaries of the forest. Following this gradient, we defined three sectors: Streamside (close to the stream), Middle (intermediate area) and Border (area close to the limits with the grassland), hereafter referred to as SMB gradient. We arranged the plots into four blocks, A, B, C and D (Figure 1), in order to evaluate inter-site variations. The rectangular plots were laid out within blocks with their longer side perpendicular to the SMB gradient in order to reduce intra-plot heterogeneity in relation to the main gradient as well as to reduce the internal noise caused by uncontrolled variables (Causton 1988).

Every individual with DGL (diameter at ground level)  $\geq 5$  cm was recorded, following the same criteria of other forest surveys carried out in the Upper Rio Grande Region (Oliveira-Filho et al. 1994 a, b, c,

1997a), the same as the present study, making further comparisons possible. The identification of individuals was based on a former floristic survey (van den Berg & Oliveira-Filho 2000). Their circumference at ground level was measured and their total height estimated.

*Study of dynamics* – The inventory was repeated between February 1998 and April 1998. We calculated net change rates of the community ( $r$ ) in terms of number of trees and basal area, mortality and recruitment (number of trees), and accretion and decay of basal area. To calculate these rates we used the exponential model:

$$r = \lambda - 1 \quad \text{and} \quad \lambda = (N_t / N_0)^{1/t}$$

where  $N$  is the number of trees or basal area at the first ( $N_0$ ) and the second survey ( $N_t$ ) and  $t$  is the time in years between both (4.42 yr for the present study).  $\lambda$  is the usual way to represent population dynamic rates for the exponential model and varies around the unit (1) (Watkinson 1997). In terms of net change rate,  $\lambda = 1$  corresponds to no change at all. On the other hand, in studies of forest dynamics (Korning & Balslev 1994, Sheil *et al.* 1995) the authors have frequently preferred adopting the value 0 to the situation of no change, that is to say,  $r = \lambda - 1$ .

We also calculated the half-life ( $t_{1/2}$ ) and doubling time ( $t_2$ ) (Korning and Balslev 1994) using the expressions:

$$t_{1/2} = \ln(0.5) / \ln(1+r)$$

$$t_2 = \ln(2) / \ln(1+r)$$

Half-life and doubling time are equal in a stable population, which is not changing in terms of number of individuals (Korning & Balslev 1994).

We calculated the rates for the whole community, for blocks and for sectors. After calculating the rates for each individual plot, we carried out statistical comparisons among blocks and among sectors through non-parametric analysis of variance (Kruskal-Wallis test).

We tested the relationships between the rates and the parameters of the community which could imply in competition (like initial number of trees or initial basal area inhibiting recruitment or basal area accretion or increasing the mortality or basal area decay) using linear regression, after arcsine transformation of the data (Sokal & Rohlf 1995).

We classified the trees into size classes using the diameter data. We adopted the same class distribution used by Oliveira-Filho et al. (2001) in the same region of the present study: 5 to <9cm, 9 to <17cm, 17 to <33cm, 33 to <65cm, 65 to <129 cm, allowing further comparisons. For these classes, we analyzed ingrowth and outgrowth in terms of number of individuals for the whole community, sectors and blocks. We compared observed and expected frequencies through  $\chi^2$  test (Zar 1984). The expected values for the blocks and sectors were calculated from the values of the community.

To avoid confusion, we restricted the use of the terms ingrowth and outgrowth to the rates of inter-class import and export of trees. For the increase rate of basal area due to recruitment + growth, we adopted the term accretion of basal area; for reduction of basal area due to mortality, we adopted the term decay of basal area.

## Results

### Dynamics in terms of number of trees and basal area

The number of trees did not change significantly for the whole community (Table 1, net change rate = 0.005) nor for most blocks (repetitions) and sectors (Border, Middle and Streamside), with the exception of block C, which increased in number of trees (net change rate per plot = 0.013). Therefore, this community showed mean mortality (-0.021) and recruitment (0.022) rates that were statistically equal, resulting in a half-life (32.22 yr) very close to the doubling time (29.07 yr). This apparently stable situation, in terms of number of trees, however, hides different dynamics for each sector (Border, Middle and Streamside). The Border presented the highest mean mortality (-0.023) and recruitment (0.035) rates per plot. The Kruskal-Wallis test showed no differences among blocks (A, B, C and D) in terms of mortality and recruitment rates.

The basal area of the whole community tended to increase (net change rate per plot = 0.019; Table 1). This increase was mostly concentrated in block C (net change per plot = 0.032) (and secondarily in D) and the Border (net change rate per plot = 0.030). Most of the positive net change for basal area that we found for block D is probably related to the plot DF, that stands out due to its

high net change rate (0.063 see Figure 2D) linked with low decay (almost 0, Figure 5B) and high accretion of basal area (0.063, Figure 5A). Despite these values, the Kruskal-Wallis test did not show significant differences among blocks or sectors in terms of basal area net change rates. The basal area decay and accretion rates were similar among blocks (A, B, C and D). Among the sectors, the accretion of basal area in the Border (0.049) was higher than in the Middle (0.028), with the Streamside (0.030) occupying an intermediate position. The rates of basal area decay were similar for all sectors.

### **Dynamics versus initial number of trees and initial basal area**

When we related initial number of trees and initial basal area to the net change rate of number of trees and basal area (Figure 2) we obtained low coefficients of determination (the highest was 0.136). The initial number of individuals and initial basal area did not affect the change in the number of individuals (net change rate of number of trees ). The change in terms of basal area was not affected by initial number of trees, but had an almost significant and negative relationship to initial basal area ( $b = -5.547$ ;  $p = 0.054$ ).

Recruitment increased with the initial number of trees ( $b = 0.084$ ) and decreased ( $b = -2.614$ ) with the initial basal area (Figure 3). As for the net change rates, the coefficients of determination were low, indicating a high variability that was not explained by the regression equations. Although the recruitment was significantly affected by the initial number of trees as well by the initial basal area, these two parameters were not related to each other (Figure 4). The mortality rate was not affected by the initial number of trees nor basal area. Just as the recruitment rate, the basal area accretion rate was also negatively affected by the initial basal area ( $b = -3.842$ ; Figure 5A). This regression was the highest  $r^2$  (0.369) among all comparisons (recruitment, mortality, basal area accretion rate and basal area decay rate in relation to the initial number of trees and the initial basal area).

The relation between basal area accretion rate and the initial number of trees was not significant (Figure 5C). For mortality, in terms of number of trees, we also did not find a significant relationship between basal area decay rate and the initial basal area or the initial number of trees (Figures 5B and 5D).

### **Dynamics throughout diameter classes**

Among the blocks, only B had a tree diameter distribution statistically different from the expected values based on the whole community distribution (Table 2). Block B had a lower concentration of small individuals (5-9 cm) and a higher concentration of individuals of medium size (17-33 cm) than the present in the whole community. Among the sectors, only the Middle had a frequency distribution statistically similar to the whole community (Table 2). Border had more small trees (5-9 cm) and fewer trees of medium and large sizes (17-33 and 33-65 cm) than the whole community. The Streamside had the opposite figure, with less small trees (0-9 cm) and more trees of intermediate sizes (9-17, 17-33 and 33-65 cm) than the whole community.

Over the years covered by our study, none of the blocks (A, B, C or D) or sectors (Border, Middle or Streamside), or even the community as a whole, showed any significant change in their frequency distributions (Table 2). Despite the fact that the diameter distribution for the community, blocks or sectors did not change during the study period, different diameter classes presented different dynamics (Table 3). For the community as a whole (General), small trees (5-9 cm) had higher ingrowth+recruitment, outgrowth and mortality than expected from mean community rates (not discriminated by classes). The 9-17 and 17-33 classes had lower ingrowth+recruitment than expected. The 17-33 class also presented lower outgrowth and mortality than expected from mean community rates. All blocks and sectors were similar to the community in terms of distribution of ingrowth+recruitment, outgrowth and dead trees (Table 3).

Despite the comparison between initial and final distribution not showing any significant difference, we decided to investigate tendencies of change that could have been overlooked.

Therefore, we compared the observed number of ingrowth+recruitment trees with figures estimated from mortality+outgrowth rates (Table 4). For the whole community, we found that the actual number of ingrowth+recruitment trees at the 17-33 and 33-65 cm classes is higher than expected from the actual outgrowth+mortality rates. These higher than expected numbers of ingrowth+recruitment trees were not equally distributed through out the community, but were concentrated in some blocks and sectors. Block A had higher values for the 17-33 cm diameter class, Blocks B and C had higher values for the 33-65 cm diameter class and the Border had higher ingrowth+recruitment for trees of 17-33 cm.

## **Discussion**

### **Dynamics in terms of number of trees and basal area**

Two other riparian forests studied in the region, that used a minimum diameter equal to ours (Appolinário 1999, half-life = 19.1 yr and doubling time = 34.6 yr; Guilherme 1999, half-time = 22.8 yr and doubling time = 68.0 yr), showed to be less stable and more dynamic than the present area. Those authors considered the studied forests to be in recovery from past disturbances. The present half-life was longer than that obtained by Felfili (1995b) for an “undisturbed” gallery forest in Central Brazil (20 yr), indicating a less dynamic community with values similar to La Selva (34 yr, Lieberman & Lieberman 1987). The differences from Felfili’s results are more striking because of the higher diameter limit that she adopted (diameter at breast height  $\geq 10$  cm). She found higher mortality rates in smaller classes. We suppose that if she had lowered the diameter limit to DGL  $\geq 5$  cm, as in the present survey, she would have even found a smaller half-life, since mortality tended to be higher in the smaller classes (Felfili 1995b). We were not able to explain why Felfili’s community had a half-life shorter than ours or why the half-life that we obtained was similar to Liberman & Liberman’s. These explanations are probably linked to factors beyond the available information.



The higher mortality, recruitment and lower turnover in the Border sector, can be related to the higher number of individuals of light demanding species with shorter life spans in this sector (see van den Berg & Oliveira-Filho 1999). Floristic composition can affect dynamic rates (Carey *et al.* 1994, Felfili 1995b). Supporting this idea, the light demanding species in the area really tended to show higher mortality and shorter life spans (van den Berg & Santos – unpublished data). Although more dynamic, the Border seems stable (stability of 5.32 yr), indicating an old-established condition, where a balance between recruitment and mortality has been achieved long ago. Recent borders, on the other hand, tend to increase in number of trees (Oliveira-Filho *et al.* 1997b, Murcia 1995) and therefore are considered unstable.

The positive net change in terms of basal area for the Border and Block C was linked to a higher increase and not to a lower decrease of basal area than in the other sectors and blocks. In the case of the Border, the higher increase of basal area can possibly be related to an improvement of soil fertility. Over the last years, the grassland that surrounds the forest (where Blocks A and C are situated) was partially converted into rice and cornfields. We observed that some soil was transported from these fields to the Border; therefore, it is possible that nutrients present in this soil have been contributing to boost tree growth. Supporting this idea, we verified that the Border plots that had higher increase of basal area were concentrated precisely in Blocks A and C (Figure 4; AA, CA and CB). On the other hand, the higher increase of basal area in block C may be related to a past disturbance, of unknown origin or age, which is still evident in the area (van den Berg & Oliveira-Filho 1999: e.g. higher density, larger proportion of light-demanding species, remains of charcoal in the soil). Following a disturbance that disrupts the communities original structure, not only the basal area, but the number of trees as well, frequently tend to increase before a possible thinning period (see Crow 1980, Lang & Knight 1983, Brown & Lugo 1990, Swaine *et al.* 1990, Primack & Hall 1992, Werneck *et al.* 2000). Oliveira-Filho *et al.* (1997b) also found greater density and basal area in a fragment of secondary forest; mostly concentrated in more disturbed patches. In the less disturbed parts these authors found that only the basal area was increasing.

The fact that plot DF had fewer individuals which, apparently, contributed to the positive net change for basal area that we found in block D is an indication that this plot is probably an old gap in process of closure. In this kind of situation, the trees have “space” to grow up quickly.

The most significant differences in terms of dynamics occurred among sectors and not among blocks (with exception to C, due to its particular history). A previous study (van den Berg & Oliveira-Filho 1999) showed that the variation of tree species distribution was more strongly related to sectors than to blocks. This variation and the forest-grassland boundary were both associated mainly to the decrease of soil humidity with distancing from the watercourse. Other authors studying similar gradients have arrived at the same conclusion (Askew *et al.* 1990, Furley & Ratter 1990, Oliveira-Filho *et al.* 1990, Oliveira-Filho *et al.* 1994a, b, c, Oliveira-Filho *et al.* 1997a). However, for this study area, a large part of the non-explained data variance was attributed to the stronger effect of light on the Border (van den Berg & Oliveira-Filho 1999). A later study (van den Berg & Santos - unpublished data) confirmed this supposition, demonstrating that the penetration of light, through the forest edge at the boundary between forest and grassland, can contribute to the radiation intensity in the understory up to 30-50 m from the green-wall, decreasing with increasing soil humidity. The higher light intensity close to the green-wall has also been associated to a specific species composition (MacDougall & Kellman 1992, Oliveira-Filho *et al.* 1994c). The present study demonstrated that areas close to the forest-grassland boundary are more dynamic than internal forest areas. Boundaries of this nature are considered “zones of ecological tension” (Daubenmire 1968) and can change in both space and time (see Furley & Ratter 1990). At the study area, the grasslands close to the Border are burned periodically and fire can eventually reach the very beginning of the forest edge, sometimes killing or damaging some mature and juvenile trees. Guilherme (1999) also found that the dynamics (mortality and recruitment) in the forest sector close to a forest edge were faster, associating them to the higher level of disturbance (floods in this case) and higher light intensities. Therefore, we suppose for the study area that the higher light intensity in this area and its relatively high rate of disturbance (due the periodic effect of the fire) led to a

particular group of light-demanding tree species (see van den Berg & Oliveira-Filho 1999) with shorter life-spans, resulting in a very dynamic area.

### **Dynamics versus initial number of trees and initial basal area**

It is possible that the negative relationship between changes in basal area and initial basal areas was related to the increase of competition among the plants. Several authors working with different kinds of plants and situations have arrived at the conclusion that competition limits the biomass increment in an area (see Condit *et al.* 1992, Niklas 1994).

Felfili (1995b) also found positive correlation between recruitment and density, but, differently from the present study, mortality was also positively correlated with density. In terms of either density or biomass, mortality of trees with DGL  $\geq 5$ cm seems to be independent from competition. However, recruitment was affected by both factors, density and biomass, but in an independent way, since we found no relationship between initial number of trees and initial basal area. The positive effect of the initial number on recruitment was linked to the Block C plots, that suffered a disturbance in the past and are still increasing in number of trees, and to the Border plots (AA, BB, DA, CA and CB), that were very dynamic (Table 1) and presented high recruitment rates (see Figure 3A). The reduction of recruitment in the plots with larger initial basal area is probably related to a more intense competition (see above), reducing the growth or increasing the mortality of trees with DGL  $< 5$ cm. Anyway, if there are density/biomass dependent factors acting in this community, their action seems to be affecting recruitment and not mortality. These factors also seem to have been acting in the suppression of the basal area accretion.

### **Dynamics through out diameter classes**

The greatest variation of diameter distribution occurred among sectors and not among blocks. We attributed the fact of Block B having a different diameter distribution from the community to the absence of gaps in this block (we could not identify a single conspicuous gap in

this block during the whole fieldwork), therefore the paucity of light could lead to a lower number of small trees. The mapping of light intensity (van den Berg & Santos – unpublished data) supports this idea. In terms of sectors, the reduction in the abundance of small trees with distance from the green-wall could be associated with the decrease of light intensities under the canopy (van den Berg & Santos – unpublished data) or with the change of species composition following this gradient. Light-demanding species that reproduce earlier and, characteristically, do not reach large sizes (Denslow 1980) are concentrated in the Border (van den Berg & Oliveira-Filho 1999).

The comparison between initial and final vertical distribution showed that although there were differences among blocks and, mainly, among sectors in terms of initial diameter distribution, these differences had the tendency to be maintained. Another possibility is that the interval between the surveys was too short to detect changes in these distributions. If the different diameter distributions among blocks and sectors are being maintained, it means that they are possibly linked to environmental differences existent among sectors and blocks. This effect would be stronger following the gradient between the Streamside and the Border. The light and soil water contents (van den Berg & Oliveira-Filho 1999) would be the main variables linked to these differences. On the other hand, if the matter were a question of too short of an interval between the surveys, we could suppose that changes (if they exist) are occurring at a slower pace. These two hypotheses are not self-excluding, since we can have real differences linked to the gradient and the interval could have been too short to grasp small and slow changes in terms of vertical structure.

Our results showed that ingrowth+recruitment, outgrowth and mortality are not constant through out the diameter classes. It was a very pervasive aspect in the community, since it occurred for all blocks and sectors. The smallest and the middle size classes have quicker and slower dynamics, respectively, than the whole community. These results were similar to Oliveira-Filho *et al.* (1997b), Felfilli (1995b) and Appolinário (1999) that found higher mortality for small trees. Although other studies in tropical forests (e.g. Carey *et al.* 1994, Lieberman *et al.* 1985) presented mortality independent from size classes, we attributed it to the higher minimum diameter that they

adopted ( $\text{DBH} \geq 10$  cm for both). Mortality tends to be constant for  $\text{DBH} \geq 10$  cm, but higher in the lower size classes (Condit et al. 1995, Lang & Knight 1983, Lieberman & Lieberman 1987, Lugo & Scatena 1996, Swaine et al. 1987). Supporting this idea, we observed constant mortality (as well ingrowth+recruitment and outgrowth) when we eliminated our lower diameter class (5-9 cm) from the analysis.

In terms of ingrowth+recruitment, we also found lower values for the 9-17 class sizes than expected for the community as a whole. These numbers apparently are not being compensated by lower outgrowth or mortality in the respective classes. This could be leading to a change in the diameter distribution of the community not shown by the comparison between initial and final distribution (see above). Also, the differences for the classes that we found between ingrowth+recruitment and outgrowth+mortality could indicate changes in the vertical structure of the community that did not show up in the actual comparison between initial and final diameter distribution. If these tendencies persist, this future community will have larger number of middle and large sized trees than the present one. These changes in diameter distribution could be possibly related to unknown historical events, specific to each block or sector. Another possibility is that these tendencies are transitory, particularly related specifically to the moments when the measurements were taken and will not affect the diameter distribution at all. Some authors have found fluctuations in dynamic rates in communities linked to historical events such as strong drought, hurricanes or climate change (Lugo & Scatena 1996, see also Swaine *et al.* 1990, Condit *et al.* 1992, Frangi & Lugo 1998).

## Conclusion

The dynamic rates varied substantially in space, among plots, blocks and, mainly, among sectors. There was also a large amount of the variation that was not explained, but the simple fact of its existence is very important, since it shows that the attempt to characterize a forest by mean rates

(i.e. mortality, recruitment, and ingrowth), like a unit, without considering its internal variation is meaningless. High variation among plots is common in studies of dynamics in tropical forests (e.g. Carey *et al.* 1994, Felfili 1995b) being attributed to stochastic factors, historical events and specific environment conditions that affected the area and/or plots. Dealing with the dynamics of such complex communities using mean rates, without considering their internal heterogeneity, overlooks the most important aspects related to the comprehension of their actual spatial and vertical structure, as well as prevents serious predictions about their future, impairing studies directed toward sustainable management of these tropical forests.

On the other hand, the comprehension of the mechanisms behind this variation is essential in understanding the history and dynamics of these forests. The highly conspicuous differences among the dynamic rates found following the Streamside-Middle-Border gradient show that water soil content and light, affecting the tree species distribution, were probably the most important abiotic factors acting in the forest structural dynamics. Among the biotic factors, competition (mainly in terms of biomass) seems to be influencing the dynamics in a subdued level, affecting recruitment and growth more than mortality.

These biotic and abiotic factors are affecting the community not only in its spatial distribution, but also in its vertical structure, since there are obvious differences among blocks and, mainly, sectors, in terms of size distribution and inter and intra-class rates of dynamics. Moreover, historical events, like the disturbance that affected Block C, are also important (see Denslow 1987), but, unfortunately, they are almost unknown due to their complexity in terms of space and time, contributing to much of the non-explained variation of the data.

### **Acknowledgements**

We thank all those who helped with recording field data, especially José Caixeta, Adelson de Oliveira, Luis Marcelo Carvalho, Santos D'Angelo, Marco Aurélio Fontes and Charles Aparecido

Ferreira. We also thank Ary Teixeira de Oliveira Filho for the suggestions and valuable contributions. The first author initially received support in Brazil from CNPq (Process 141322/95-0) and later from FAPESP (Process 96/07602-9). The facilities offered by the Universidade Estadual de Campinas and the Universidade Federal de Lavras were precious.

## References

- Appolinário, V. R. C. 1999. Dinâmica de um fragmento de mata ciliar do Rio Grande em Bom Sucesso - Minas Gerais. MSc Thesis. UFLA.
- Arriaga, L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern Mexico. *Biotropica* 20:178-184.
- Askew, G. P., D. J. Moffatt, R. F. Montgomery, and P. L. Searl. 1990. Soils and moisture as factors influencing the distribution of the vegetation formations of the Serra do Roncador, Mato Grosso. Pp. 150-160 in *Anais do Congresso Florestal 1989-1990*. Campinas.
- Basnet, K. 1992. Effect of topography on the pattern of trees in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24:31-42.
- Bertani, D. F., R. R. Rodrigues, J. L. F. Batista & G. J. Shepherd. 2001. Análise temporal da heterogeneidade florística e estrutural em uma floresta ribeirinha. *Revista Brasileira de Botânica* 24:11-23.
- Brown, S., and A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *J.Trop.Ecol.* 6:1-32.
- Camargo, M. N., E. Klant, and J. H. Kauffman. 1987. Soil classification as used in Brazilian soils surveys. International Soil Reference and Information Centre, Wageningen.
- Carey, E. V., S. Brown, A. J. R. Gillespie, and A. E. Lugo. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 26:255-265.
- Causton, D. R. 1988. An introduction to vegetation analysis, principles, practice and interpretation. Unwin Hyman, London.
- Condit, R., S. P. Hubbell, and R. B. Foster. 1992. Short-term dynamics of a Neotropical forest: change within limits. *BioScience* 42:822-828.

- Condit, R., Hubbel, S. P., Foster, R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecol. Monog.* 65:419-439.
- Crow, T. R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12:42-55.
- Daubenmire, R. 1968. Plant communities. A textbook of plant synecology. Harper & Row, New York.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 18:431-451.
- Duringan, G., Rodrigues, R. R. & Gandolfi, S. 2000. A heterogeneidade ambiental definindo a metodologia de amostragem da floresta ciliar. Pp. 159-167 in Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. F. (Eds.) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Editora da Universidade de São Paulo, FAPESP, São Paulo.
- FAO-UNESCO. 1994. Soil map of the world. Revised legend with corrections. World resources report 60. FAO, Rome.
- Felfili, J. M. 1994. Floristic composition and phytosociology of the gallery forest alongside the Gama stream in Brasília, DF, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 17:1-11.
- Felfili, J. M. 1995a. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetatio* 117:1-15.
- Felfili, J. M. 1995b. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *J.Trop.Ecol.* 11:67-83.
- IBGE. 1993. Mapa da vegetação de Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Frangi, J. L., and A. E. Lugo. 1998. A flood plain palm forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico five years after hurricane Hugo. *Biotropica* 30:339-348.
- Furley, P. A., and J. A. Ratter. 1990. Pedological and botanical variations across the forest-savanna transition on Marac Island. *The Geographical Journal* 156:251-266.



- Gibbs, P. E., Leitão-Filho, H. de F. & Abbott, R. J. 1980. Application of the point-centred quarter method in a floristic survey of an area of gallery forest at Moji-Guacu, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 3:17-29.
- Guilherme, F. A. G. 1999. Efeitos do regime de inundação e de bambus na dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua no sul de Minas Gerais. MSc Thesis. UFLA.
- Hartshorn, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (Suppl. 1, Tropical Succession):23-30.
- IBGE. 1993. Mapa da vegetação do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Korning, J., and H. Balslev. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *J.Trop.Ecol.* 10:151-166.
- Lang, G. E., and D. H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10 year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64:1075-1080.
- Lieberman, D., and M. Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *J.Trop.Ecol.* 3:347-358.
- Lieberman, D., M. Lieberman, R. Peralta, and G. S. Hartshorn. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a tropical forest in Costa Rica. *J.Ecol.* 73:915-924.
- Lugo, A. E., and F. N. Scatena. 1996. Background and catastrophic tree mortality in Tropical Moist, Wet, and Rain Forests. *Biotropica* 28:585-599.
- MacDougall, A., and M. Kellman. 1992. The understory light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches. *J. Biogeogr.* 19:667-675.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree* 10:58-62.
- Niklas, K. J. 1994. Plant allometry: the scaling of form and process. The University of Chicago Press, Chicago.
- Oliveira Filho, A. T. de, J. A. Ratter, and G. J. Shepherd. 1990. Floristic composition and community structure of a Central Brazilian gallery forest. *Flora* 184:103-117.

- Oliveira Filho, A. T., R. J. Almeida, J. M. Mello, and M. L. Gavilanes. 1994a. Estrutura fitossociológica e variáveis ambientais em um trecho da mata ciliar do córrego dos Vilas Boas, Reserva Biológica do Poço Bonito, Lavras (MG). *Revista Brasileira de Botânica* 17:67-85.
- Oliveira-Filho, A. T., E. A. Vilela, D. A. Carvalho, and M. L. Gavilanes. 1994b. Differentiation of streamside and upland vegetation in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 189:1-19.
- Oliveira-Filho, A. T., E. A. Vilela, M. L. Gavilanes, and D. A. Carvalho. 1994c. Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113:99-124.
- Oliveira-Filho, A. T., N. Curi, E. A. Vilela, and D. A. Carvalho. 1997a. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 192:47-64.
- Oliveira-Filho, A. T., J. M. M. Mello, and J. R. S. Scolforo. 1997b. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in southeastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology* 131:45-66.
- Oliveira-Filho, A. T., N. Curi, E. A. Vilela, and D. A. Carvalho. 2001. Variations in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern Brazil. *Edinb.J.Bot* 58:139-158.
- Pélissier, R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *J.Trop.Ecol.* 14:1-16.
- Primack, R. B., and P. Hall. 1992. Biodiversity and forest change in Malaysian Borneo: long-term studies of trees provide insight on the conservation and management of Asian rainforests. *BioScience* 42:829-837.
- Rodrigues, R. R. & Gandolfi, S. 2000. Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares. Pp. 235-247 in Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. F. (Eds.) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Editora da Universidade de São Paulo, FAPESP, São Paulo.
- Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. F., Eds. 2000. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Editora da Universidade de São Paulo, FAPESP, São Paulo. 320 pp.

- Sheil, D., D. F. R. P. Burslem, and D. Alder. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *J.Ecol.* 83:331-333.
- Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*, 3rd Edition. Freeman & Co., New York.
- Swaine, M.D., J.B. Hall, I.J. Alexander 1987. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *J. Trop. Ecol.* 3:331-345.
- Swaine, M. D., D. Lieberman and J. B. Hall. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88:31-51.
- van den Berg, E., and A. T. Oliveira-Filho. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. *Flora* 194:249-266.
- van den Berg, E., and A. T. Oliveira-Filho. 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. *Revista Brasileira de Botânica* 23:231-253.
- van der Meer, P. J., and F. Bongers. 1996. Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *J.Ecol.* 84:19-29.
- Watkinson, A. R. 1997. Plant population dynamics. Pp. 359-400 in Crawley, M. J. (Ed.) *Plant ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Werneck, M. S., E. V. Franceschinelli, and E. Tameirão-Neto, 2000. Mudanças na florística e estrutura de uma floresta decídua durante um período de quatro anos (1994-1998), na região do Triângulo Mineiro, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 23:399-411.
- Whitmore, T. C. 1990. *An introduction to tropical rain forests*. Clarendon Press, Oxford.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*, 2nd Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

**Table 1** – Parameters of dynamics for the tree community of the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). Differences among blocks or sectors were assessed by the Kruskal-Wallis test. The rates based on all individuals pooled together are presented for the community and for each block and sector (e.g. Mortality rate). These same rates are also presented in terms of mean values and standard errors per plot allowing statistical analysis (e.g. Mortality rate per plot). The net change rate was tested against the value 0 (no change): \* means significant at  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; n.s., non significant.

	Total	Blocks				Sectors		
		A	B	C	D	Border	Middle	Streamside
<b>Number of trees</b>								
Trees in 1993	2150	491	427	666	566	708	894	548
Dead trees 1993-1998	195	57	37	53	48	82	66	47
Surviving trees 1993-1998	1955	434	390	613	518	626	828	501
Recruits 1993-1998	239	43	43	104	49	120	75	44
Trees in 1998	2194	477	433	717	567	746	903	545
Mortality rate	-0.02128	-0.02753	-0.02030	-0.01859	-0.01985	-0.02747	-0.01720	-0.02008
Mortality rate per plot	-0.02121	-0.02778	-0.02176	-0.01782	-0.01926	-0.02795	-0.01708	-0.02066
Standard error (mortality)	±0.00200	±0.00284	±0.00569	±0.00165	±0.00400	±0.00237	±0.00262	±0.00418
Kruskal-Wallis (P) (mortality)			0.1703				0.0427	
Recruitment rate	0.02413	0.01918	0.02195	0.03337	0.01896	0.03606	0.01839	0.01763
Recruitment rate per plot	0.02249	0.01881	0.02053	0.03068	0.01851	0.03490	0.01772	0.01723
Standard error (recruitment)	±0.00263	±0.00458	±0.00442	±0.00605	±0.00323	±0.00451	±0.00336	±0.00301
Kruskal-Wallis (P) (recruitment)			0.3837				0.0173	
Net change rate	0.00459	-0.00652	0.00316	0.01683	0.00040	0.01190	0.00227	-0.00124
Net change rate per plot	0.00128	-0.00897	-0.00122	0.01287	-0.00075	0.00695	0.00064	-0.00344
Standard error (net change)	±0.00325	±0.00436	±0.00774	±0.00473	±0.00554	±0.00593	±0.00438	±0.00631
Kruskal-Wallis (P) (net change)			0.0883				0.6205	
Different from 0 at $P < 0.05$ (net change)	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Half-life (years)	32.22	24.83	33.80	36.95	34.57	24.89	39.95	34.17
Duplication time (years)	29.07	36.49	31.93	21.11	36.90	19.57	38.03	39.67

Continued...

Table 1 (contin.)

	Total	Blocks				Sectors		
		A	B	C	D	Border	Middle	Streamside
<b>Basal area</b>								
Trees in 1993 (m <sup>2</sup> )	38.12153	8.442589	9.338305	9.797125	10.54351	8.078379	17.83059	12.21256
Dead trees 1993-1998 (m <sup>2</sup> )	2.397797	0.896655	0.622726	0.411599	0.466817	0.611943	1.036234	0.74962
Growth of surviving trees 1993-1998 (m <sup>2</sup> )	4.663169	0.734206	1.08628	1.609871	1.232812	1.422575	1.753017	1.487578
Recruits 1993-1998 (m <sup>2</sup> )	0.612529	0.103498	0.11464	0.274135	0.120256	0.320954	0.177354	0.113764
Trees in 1998 (m <sup>2</sup> )	40.99897	8.383638	9.916499	11.26908	11.42976	9.209964	18.72472	13.06429
Rate of decay	-0.01459	-0.02508	-0.01549	-0.00966	-0.01019	-0.01766	-0.01345	-0.01423
Rate of decay per plot	-0.01529	-0.02365	-0.01936	-0.01120	-0.01005	-0.01842	-0.01323	-0.01525
Standard error (decay)	±0.00283	±0.00624	±0.00901	±0.00262	±0.00254	±0.00238	±0.00425	±0.00680
Kruskal-Wallis (P) (decay)			0.4200				0.1542	
Rate of accretion	0.03165	0.02410	0.02964	0.04225	0.02892	0.04863	0.02492	0.03003
Rate of accretion per plot	0.03432	0.02777	0.03338	0.04340	0.03085	0.04815	0.02795	0.03005
Standard error (accretion)	±0.00303	±0.00707	±0.00432	±0.00526	±0.00512	±0.00553	±0.00409	±0.00254
Kruskal-Wallis (P) (accretion)			0.1345				0.0166	
Rate of net change	0.01660	-0.00158	0.01368	0.03218	0.01843	0.03010	0.01113	0.01537
Rate of net change per plot	0.01903	0.00412	0.01403	0.03219	0.02079	0.02973	0.01471	0.01480
Standard error (net change)	±0.00416	±0.01042	±0.00851	±0.00397	±0.00641	±0.00499	±0.00694	±0.00712
Kruskal-Wallis (P) (net change)			0.0831				0.2629	
Different from 0 at P<0.05 (net change)	**	n.s.	n.s.	**	*	**	n.s.	n.s.
Half-life (years)	47.16	27.29	44.39	71.38	67.65	38.89	51.17	48.36
Duplication time (years)	22.24	29.10	23.73	16.75	24.32	14.60	28.16	23.43

**Table 2** – Comparison between initial distribution of individuals by diameter classes (1993) and the expected values (within parenthesis) in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36' W) calculated in two ways: (I) in relation to final distribution (1998) of each situation (community, blocks and sectors) and (II) in relation to initial distribution of the whole community (general).  $\chi^2$  and level of probability are at the bottom of the table. Significantly different values ( $P < 0.05$ ) are in bold; values followed by \* are significant at  $P < 0.05$  and those followed by \*\* are significant at  $P < 0.01$ .

Diameter classes (cm)	General		Block A		Block B		Block C	
	Initial x final distribut.		Initial x general distribut.	Initial x final distribut.	Initial x general distribut.	Initial x final distribut.	Initial x general distribut.	Initial x final distribut.
5-9	1054 (1054.4)		230 (23.5)	230 (221.4)	<b>166**</b> (210.0)	166 (169.6)	356 (326.1)	356 (364.9)
9-17	679 (661.4)		168 (154.3)	168 (165.8)	149 (135.3)	149 (143.0)	200 (210.1)	200 (191.3)
17-33	331 (339.0)		74 (75.2)	74 (85.5)	<b>93**</b> (66.0)	93 (90.7)	88 (102.4)	88 (83.6)
33-65	77 (83.3)		15 (17.5)	15 (14.4)	19 (15.3)	19 (22.7)	19 (23.8)	19 (22.3)
65-129	2 (4.9)		0 (0.5)	0 (0.0)	0 (0.4)	0 (1.0)	0 (0.6)	0 (0.9)
Total	2143 (2143)		487 (487)	487 (487)	427 (427)	427 (427)	663 (663)	663 (663)
$\chi^2$	2.85		2.43	1.93	<b>22.98**</b>	1.97	6.85	2.26
P	0.7233		0.7877	0.8592	0.0003	0.8532	0.2322	0.8117

Diameter classes (cm)	Block D		Border		Middle		Streamside	
	Initial x general distribut.	Initial x final distribut.	Initial x general distribut.	Initial x final distribut.	Initial x general distribut.	Initial x final distribut.	Initial x general distribut.	Initial x final distribut.
5-9	302 (278.4)	302 (295.5)	<b>405**</b> (346.7)	405 (405.2)	439 (437.7)	439 (438.6)	<b>210**</b> (269.5)	210 (207.1)
9-17	162 (179.3)	162 (162.7)	210 (223.4)	210 (199.3)	271 (282.0)	271 (268.3)	<b>198*</b> (173.6)	198 (195.1)
17-33	76 (87.4)	76 (80.9)	<b>85*</b> (108.9)	85 (92.0)	137 (137.5)	137 (135.6)	<b>109**</b> (84.6)	109 (112.6)
33-65	24 (20.3)	24 (24.0)	<b>5**</b> (25.3)	5 (8.5)	42 (32.0)	42 (44.5)	<b>30*</b> (19.7)	30 (31.2)
65-129	2 (0.5)	2 (3.0)	0 (0.7)	0 (0.0)	1 (0.8)	1 (3.0)	1 (0.5)	1 (2.0)
Total	566 (566)	566 (566)	705 (705)	705 (705)	890 (890)	890 (890)	548 (548)	548 (548)
$\chi^2$	9.93	0.77	<b>32.81**</b>	2.58	3.61	1.49	<b>29.44**</b>	0.75
P	0.0772	0.9789	0.0000	0.7637	0.6070	0.9137	0.0000	0.9800

**Table 3** – Recruitment, mortality and inter-class import and export of trees (ingrowth and outgrowth respectively) for the period of 1993-1998 in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). The figures correspond to the number of trees. Ingrowth and recruitment were combined because recruitment refers basically to the ingrowth of trees in the first class moving from the lower diameter classes not analyzed. Expected values are given within parentheses. The expected values for the whole community (General) were estimated from average rates of the community (not discriminated by classes); the expected values for the blocks and sectors were estimated from the rates of the community by classes.  $\chi^2$  and level of probability are at the bottom of the table. Significantly different values ( $P < 0.05$ ) are in bold; values followed by \* are significant at  $P < 0.05$  and those followed by \*\* are significant at  $P < 0.01$ .

Diam. classes (cm)	General			Block A			Block B			Block C		
	Ingr. + Recruit	Outg.	Mortal.	Ingr. + Recruit	Outg.	Mortal.	Ingr. + Recruit	Outg.	Mortal.	Ingr. + Recruit	Outg.	Mortal.
5-9	<b>237**</b> (195.3)	<b>94**</b> (77.7)	<b>121**</b> (95.9)	43 (45.4)	20 (19.6)	38 (35.4)	42 (47.2)	17 (21.4)	19 (23.0)	103 (92.5)	33 (30.3)	33 (32.9)
9-17	<b>96**</b> (125.8)	46 (50.1)	54 (61.8)	20 (18.4)	12 (9.6)	15 (15.8)	18 (19.1)	12 (10.5)	10 (10.2)	34 (37.5)	11 (14.8)	17 (14.7)
17-33	<b>46*</b> (61.3)	<b>15*</b> (24.4)	<b>16**</b> (30.1)	12 (8.8)	1 (3.1)	2 (4.7)	12 (9.2)	6 (3.4)	7 (3.0)	11 (18.0)	6 (4.8)	3 (4.3)
>33	18 (14.6)	3 (5.8)	4 (7.2)	1 (3.4)	0 (0.6)	2 (1.2)	7 (3.6)	1 (0.7)	1 (0.8)	7 (7.0)	1 (1.0)	0 (1.1)
Total	397	158	195	76	33	57	79	36	37	155	51	53
$\chi^2$	<b>20.58**</b>	<b>8.74*</b>	<b>15.58**</b>	3.16	2.58	2.36	4.78	3.23	5.94	4.20	1.51	1.87
P	0.0001	0.0330	0.0014	0.3674	0.4434	0.5017	0.1890	0.3577	0.1145	0.2402	0.6804	0.5991

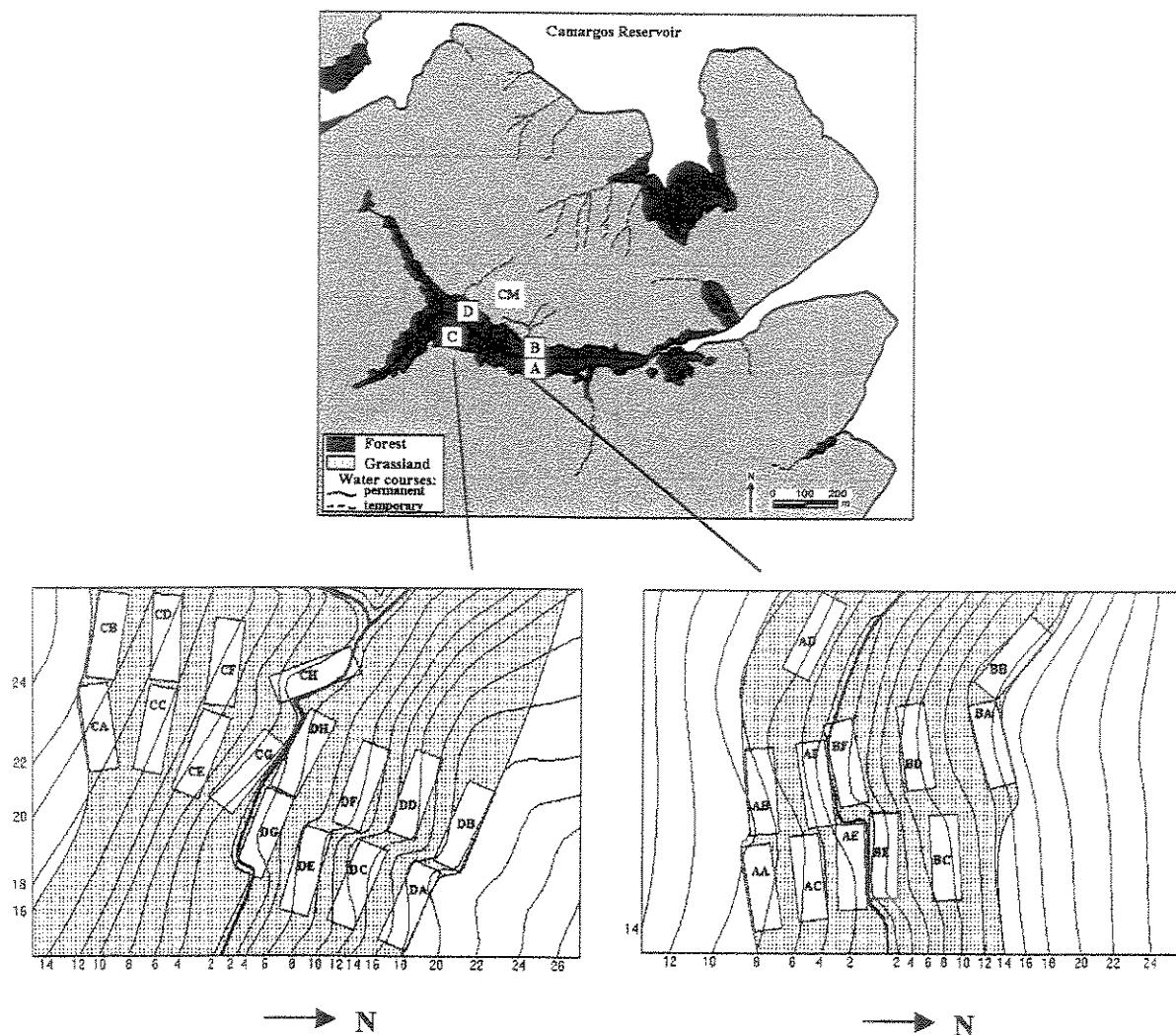
  

Diam. classes (cm)	Block D			Border			Middle			Streamside		
	Ingr. + Recruit	Outg.	Mortal.	Ingr. + Recruit	Outg.	Mortal.	Ingr. + Recruit	Outg.	Mortal.	Ingr. + Recruit	Outg.	Mortal.
5-9	49 (51.9)	24 (22.6)	31 (29.8)	118 (108.1)	38 (36.3)	58 (50.9)	75 (75.8)	31 (30.9)	40 (41.0)	44 (53.1)	25 (26.8)	23 (29.2)
9-17	24 (21.0)	11 (11.1)	12 (13.3)	40 (43.8)	19 (17.8)	21 (22.7)	31 (30.7)	12 (15.1)	19 (18.3)	25 (21.5)	15 (13.1)	14 (13.0)
17-33	11 (10.1)	2 (3.6)	4 (3.9)	19 (21.0)	4 (5.8)	3 (6.7)	12 (14.7)	7 (4.9)	5 (5.4)	15 (10.3)	4 (4.3)	8 (3.9)
>33	3 (3.9)	1 (0.7)	1 (1.0)	4 (8.2)	0 (1.2)	0 (1.7)	9 (5.8)	2 (1.0)	2 (1.4)	5 (4.0)	1 (0.9)	2 (1.0)
Total	87	38	48	181	61	82	127	52	66	89	45	47
$\chi^2$	0.89	0.91	0.18	3.58	1.88	4.87	2.34	2.55	0.39	4.49	0.43	6.94
P	0.8270	0.8230	0.9813	0.3103	0.5978	0.1814	0.5053	0.4660	0.9421	0.2129	0.9330	0.0738

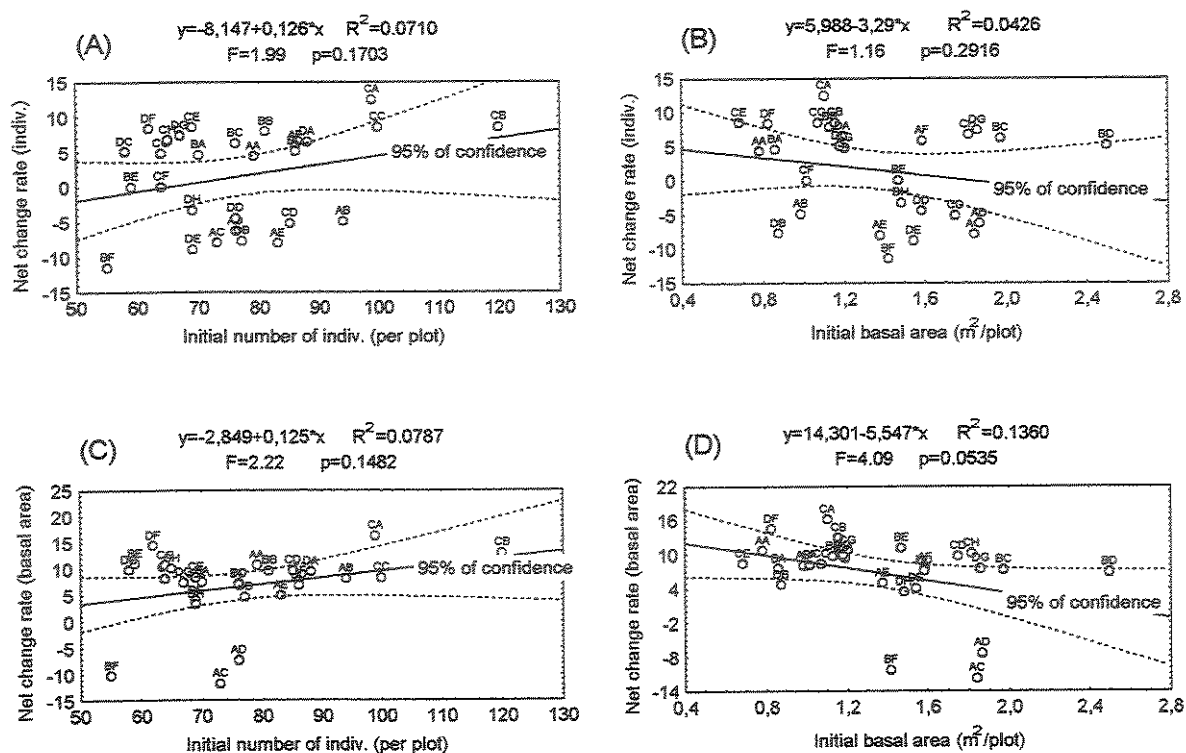
**Table 4** – Comparison of the recruitment + ingrowth with the expected values (within parenthesis) calculated from mortality + outgrowth values by diameter classes in the period of 1993-1998 in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). The comparisons are presented for the community (General) and each block and sector.  $\chi^2$  and level of probability are at the bottom of the table. Significantly different values ( $P < 0.05$ ) are in bold; values followed by \* are significant at  $P < 0.05$  and those followed by \*\* are significant at  $P < 0.01$ .

Diam. classes (cm)	General	Block A	Block B	Block C	Block D	Border	Middle	Streams.
5-9	237 (241.8)	43 (49.0)	42 (39.0)	103 (98.4)	49 (55.6)	118 (121.5)	75 (76.4)	44 (46.4)
9-17	96 (112.5)	20 (22.8)	18 (23.8)	34 (41.7)	24 (23.3)	40 (50.6)	31 (33.4)	25 (28.1)
17-33	<b>46*</b> (34.9)	<b>12**</b> (2.5)	12 (14.1)	11 (13.4)	11 (6.1)	<b>19**</b> (8.9)	12 (12.9)	15 (11.6)
33-65	<b>18**</b> (7.9)	1 (1.7)	<b>7**</b> (2.2)	<b>7**</b> (1.5)	3 (2.0)	4 (0.0)	9 (4.3)	5 (2.9)
Total	397	76	79	155	87	181	127	89
$\chi^2$	<b>19.09*</b>	<b>36.73**</b>	<b>12.76**</b>	<b>22.45**</b>	5.29	<b>13.94*</b>	5.38	2.97
P	0.0003	0.0000	0.0052	0.0001	0.1517	0.0030	0.1461	0.3967

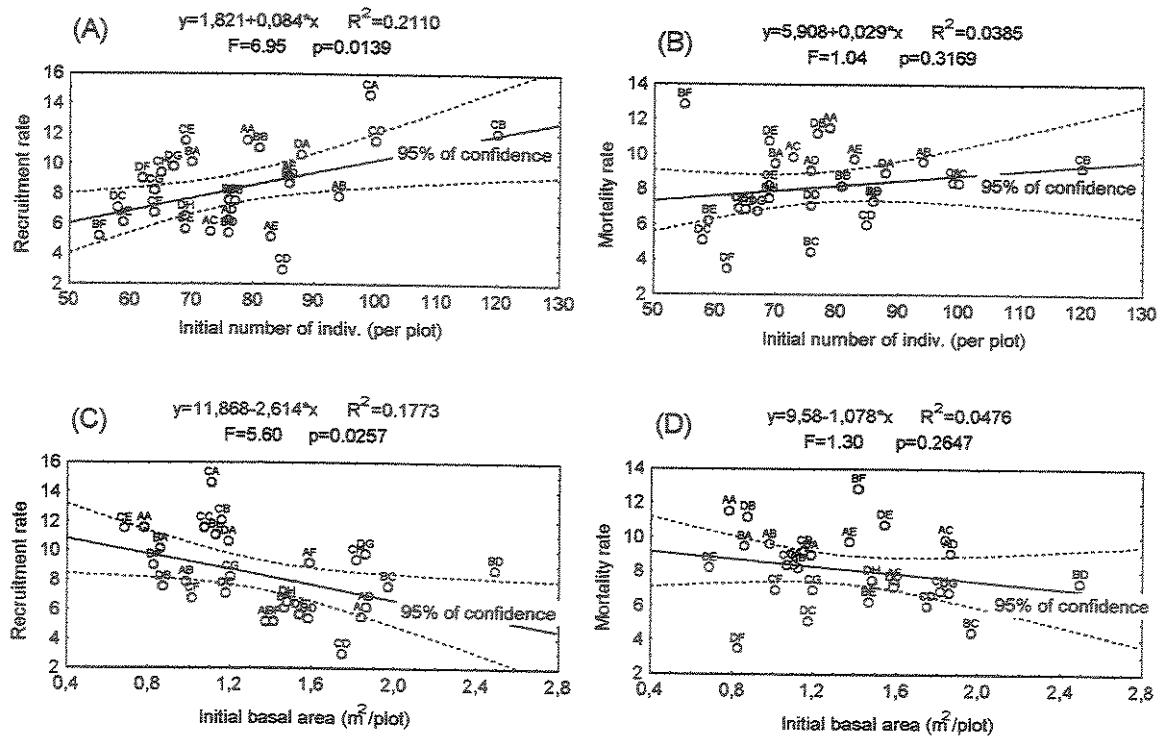




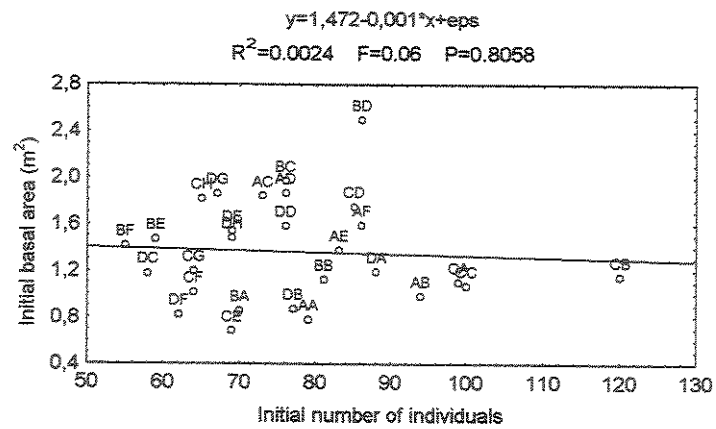
**Figure 1** – Map of the studied gallery forest (CM – Camargos Forest, 21°21' S and 44°36'W, municipality of Itutinga, state of Minas Gerais, Brazil) showing the location of the blocks of plots (A, B, C and D). The distribution of plots inside the forest is also shown (first character of plot's code corresponds to the block's denomination). The contour lines (vertical distances in meters from the stream level) are shown close to the map's frames.



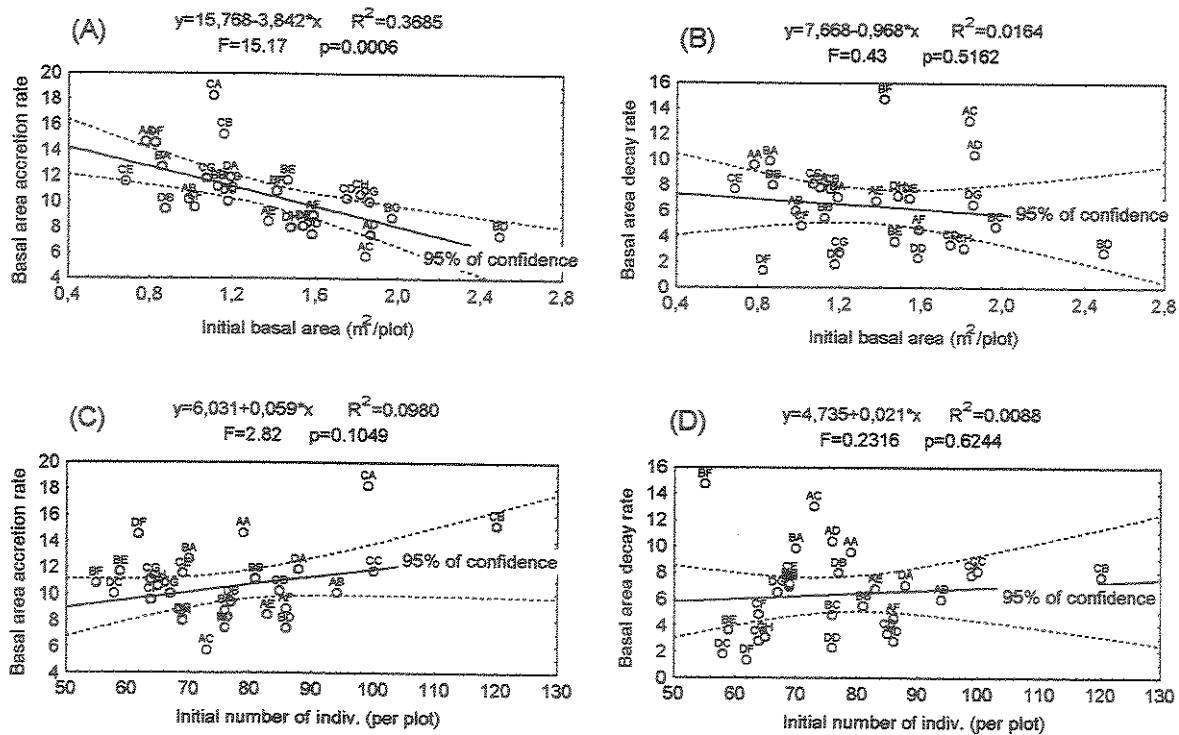
**Figure 2** – Net change rates (transformed by arcsine, Sokal & Rohlf 1995) during the study (1993-1998) for the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). Changes in the number of individuals (A and B) and basal area (C and D) in function of initial number of individuals (A and C) and initial basal area (B and D). The letters close to the points correspond to the plots' names (Figure 1). The linear regression equation, its coefficient of determination ( $R^2$ ), F test value and the significance level are shown above each graph.



**Figure 3 – Recruitment (A and C) and mortality (B and D) rates (transformed by arcsine, Sokal & Rohlf 1995) in function of initial number of individuals (A and B) and initial basal area (C and D) during the study (1993-1998) for the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). The letters close to the points correspond to the plots' names (Figure 1). The linear regression equation, its coefficient of determination ( $R^2$ ), F test value and the significance level are shown above each graph.**



**Figure 4** – Relationship between initial number of individuals and initial basal area for the studied gallery forest (21°21' S and 44°36' W). The letters close to the points correspond to the plots' names (Figure 1). The linear regression equation, its coefficient of determination ( $R^2$ ), F test value and the significance level are shown above each graph.



**Figure 5** – Basal area accretion (A and C) and decay (B and D) rates (transformed by arcsine, Sokal & Rohlf 1995) in function of initial basal area (A and B) and initial number of individuals (C and D) during the study (1993-1998) for the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). The letters close to the points correspond to the plots' names (Figure 1). The linear regression equation, its coefficient of determination ( $R^2$ ), F test value and the significance level are shown above each graph.

### CAPÍTULO III

#### **Population dynamics of tree species of a gallery forest in southeastern Brazil**

(Dinâmica populacional de espécies arbóreas de uma floresta de galeria no Sudeste do Brasil)

#### RESUMO

Este capítulo tem como objetivo avaliar a dinâmica populacional das espécies arbóreas em uma floresta de galeria (7,55 ha), no município de Itutinga, Minas Gerais (21°21' S e 44°36' W). Esta dinâmica foi estudada através de 28 parcelas distribuídas em 4 blocos (A, B, C e D) ao longo da floresta. Em cada um dos blocos foram amostrados três setores, Borda (área onde esta se limita com o campo de altitude), Margem (área junto ao córrego) e Meio (área intermediária). Entre 1993 e 1994 (durante o mestrado do autor), mediu-se o diâmetro, identificou-se e etiquetou-se cada indivíduo encontrado nas parcelas com diâmetro ao nível do solo (DNS)  $\geq 5$  cm, repetindo-se este levantamento em 1998. Calcularam-se as taxas de mudança em termos de número de indivíduos e área basal, o recrutamento, a mortalidade, o acréscimo (quanto que aumentou a área basal sem considerar as perdas por mortalidade) e o decréscimo de área basal (devido à mortalidade). Também avaliaram-se as taxas de crescimento (em diâmetro) das árvores em relação ao seu tamanho inicial.

Foi verificada que a grande variabilidade ambiental da floresta (analisada no Capítulo I), principalmente em relação às diferenças entre os setores da floresta em termos de luz e umidade de solo, parece estar sendo importante para a manutenção na área de

espécies com requerimentos ecológicos diferenciados, principalmente em relação a estas variáveis ambientais. Em particular, a Borda, com sua maior disponibilidade de luz (ver Capítulo I), aparentemente está permitindo que espécies mais exigentes de luz mantenham seus números.

De uma forma geral, as espécies mudaram pouco em termos de número de indivíduos na área (apenas duas espécies com mais de 10 indivíduos amostrados na área apresentaram taxa de mudança superior a 0,05), ou seja, para a maioria das espécies a mortalidade foi balanceada pela natalidade. No entanto, a maior parte das espécies mostrou uma tendência ao aumento da área basal coerente com o ganho significativo em área basal da comunidade como um todo (ver Capítulo II). A estabilidade da densidade das espécies provavelmente está ligada à ausência de distúrbios extensivos no passado (diversos trabalhos têm mostrado que é comum encontrarem-se em áreas que foram perturbadas mudanças claras na composição de espécies, com algumas aumentando e outras diminuindo acentuadamente em abundância). De uma forma geral, as pequenas mudanças que ocorreram concentraram-se no Bloco C. Este foi o bloco mais dinâmico na área e, décadas atrás, sofreu um distúrbio ligado a um incêndio de origem e data desconhecidas, mas que deixou evidências na área (presença de carvão no solo).

O estudo das mudanças na estrutura horizontal e vertical das populações se concentrou nas três espécies dominantes na área: *Protium spruceanum*, *Copaifera langsdorffii* e *Pera glabrata*. Destas três, *Protium spruceanum* foi a espécie que apresentou maiores variações espaciais de suas taxas populacionais, principalmente devido as maiores taxas de mudança em densidade no bloco C, devido ao recrutamento mais elevado. Também esta espécie parece estar respondendo à maior heterogeneidade ambiental do setor Borda (ver Capítulo I), desde que várias de suas taxas foram significativamente mais

variáveis neste setor. Já *Copaifera langsdorffii* apresentou tanto mortalidade como recrutamento baixos. Em ambos os casos, as taxas não responderam à variação espacial da densidade da comunidade. *Pera glabrata*, por outro lado, apresentou taxas de mudança, em termos de número de indivíduos, negativamente dependente da densidade da comunidade, possivelmente sendo afetada pela competição interespecífica difusa ali existente.

Em termos de crescimento diamétrico das árvores, verificou-se que as taxas variaram extremamente de indivíduo para indivíduo. No entanto, de uma forma geral, as espécies estudadas (com mais de 50 indivíduos) possuíram trajetórias de crescimento que se adequaram aos três modelos propostos na literatura: linear, exponencial e sigmoidal. As espécies com modelo linear tenderam a apresentar taxas de crescimento constantes ao longo da vida. As espécies com crescimento exponencial tenderam a taxas de crescimento progressivamente maiores com a idade. As espécies que seguiram o modelo sigmoidal apresentaram taxas de crescimento inicialmente pequenas, mas aumentando com a idade até quando, próximo ao final da vida, as taxas novamente se reduziam.



## Population dynamics of tree species of a gallery forest in southeastern Brazil<sup>1</sup>

E. van den Berg<sup>2</sup>, & F.A.M. Santos<sup>3</sup>

<sup>1</sup>This article is part of the first author's Doctoral Thesis in Plant Biology, PPG-Biologia Vegetal, IB, University of Campinas (UNICAMP), <sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Depto. de Botânica, IB, Universidade Estadual de Campinas, C.P. 6109, Campinas, SP, Brazil. Address for correspondence: Depto. de Biologia, Universidade Federal de Lavras, C.P. 37, Lavras, MG, CEP 37200-000, Brazil <sup>3</sup> Depto. Botânica, IB, Universidade Estadual de Campinas, C.P. 6109, Campinas, SP, CEP 13083-970, Brazil

(Formato: Plant Ecology)

**Keyword** – population dynamics, population structure, riparian forest, spatial variation, tree growth, tropical forest

**Abstract** – (Population dynamics of tree species of a gallery forest in southeastern Brazil) The dynamics of tree species was investigated in a gallery forest (7.55 ha, 21°21'S and 44°36'W, altitude 920 m) located in the municipality of Itutinga, in the State of Minas Gerais, SE Brazil. Two surveys (4.42 yr interval) of the tree community (DGL – diameter at the ground level -  $\geq 5$ cm) were conducted in 28 plots (10 x 30 m). Mortality and recruitment were analyzed for species with 10 or more individuals and for rarer species pooled in groups. Changes in the vertical and spatial structure and growth trajectories were analyzed for the more abundant species. Most species changed little in comparison to species of other forests that suffered disturbance in the past, but the dynamics of *Protium spruceanum* (one of the dominant species) were affected by a past disturbance that occurred in a restricted area. Most species changed little in terms of density, although there was a general tendency for an increase in basal area. The detailed study of vertical and spatial dynamics of the dominant species resulted in a clearer comprehension of their ecological requirements and restrictions. Growth was extremely variable among species and among individual trees of the same species. This was linked to the high variability of the environment (mainly in terms of light). Different patterns of growth trajectories were found.

## Introduction

The ecological importance of riparian forests (including gallery forests) in terms of biodiversity, water and soil conservation and management, justifies their legal designation as areas of permanent preservation (Law 4.771, September 15<sup>th</sup> 1965 – Brazilian Forest Code). In Brazil, these facts led to several recent multidisciplinary studies oriented towards the conservation, management and restoration of riparian forests (e.g. a project between the Electrical Company of Minas Gerais, CEMIG, and the Federal University of Lavras, UFLA, initiated in the early 1990's; Oliveira-Filho *et al.* 1997a, Carvalho *et al.* 2000). Brazil has a very extensive net of watercourses, leading to a historical dependence on hydroelectric power generation. This resulted in the construction of large reservoirs that have particular impact on riparian forests. Consequently, there is an increasing demand for technology that facilitates the establishment of marginal forests, composed of native species, surrounding these lakes. These forests, beyond their positive impact on the restoration of ecological relationships, can contribute to reduce sediment deposition from the surrounding lands, improve water quality and directly affect the lifetime of these expensive power generation stations (Carvalho *et al.* 2000). Therefore, the lack of knowledge related to the ecology of tree species has become a bottleneck for establishing successful strategies linked to these aims.

In the last years, although several authors have published studies on the structure of the Brazilian riparian forests, mainly in the Southeastern region (Rodrigues & Nave 2000), published studies analyzing their dynamics at the level of communities or populations are still rare (see Bertani, *et al.* 2001, Felfili 1995a, b). There are other studies still unpublished, like those of Appolinario (1999) and Guilherme (1999), carried out in the same region as the present study. These last studies were carried out in communities that suffered natural or anthropogenic disturbance and were undergoing a great deal of changes. Similar studies in well-conserved forests are especially rare, but very desirable for understanding natural forest dynamics.

The study area is one of the gallery forests that surround the small watercourses in an extensive region of grasslands near the Mantiqueira Mountain Ridge. These forests are important to protect innumerable springs and are being threatened by non-controlled tourism and growing agricultural occupation. Another recent threat is the predatory exploration of ‘candeia’ (*Vanillosmopsis erythropapa*, Asteraceae), for extraction of essential oil. Since we had done a previous survey in this area of the forest structure and its environment (1993-1994) (van den Berg & Oliveira-Filho 1999), in the present study our objective was to analyze the dynamics and growth of tree populations. We assume that the population dynamics, like the tree community dynamics (van den Berg & Santos – unpublished data), are probably mainly associated with the topographic gradient existent from the streamside area to the area close to limits with the surrounding grassland (van den Berg & Oliveira-Filho 1999).

### Study area

The area is a riparian forest that can be characterized as a gallery forest (following the system of IBGE 1993), since it follows a small watercourse and has sharp boundaries with savanna vegetation. It has an area of 7.55 ha and is located in the municipality of Itutinga, Minas Gerais state, Brazil, at an altitude of 920 m and coordinates of 21°21' S and 44°36' W. It follows the course of a narrow stream tributary of the Camargos Reservoir, built by the Electric Company of Minas Gerais (CEMIG) on the Rio Grande (Figure 1). During the wet season (summer), no parts of the forest suffer floods or have their soil saturated by water table elevation. The forest has sharply defined boundaries with the adjacent montane grasslands which cover most of the Reservoir's region. These grasslands are periodically burned to improve their quality as pasture, but fires normally cease at the abrupt limit with the gallery forests. The studied forest has apparently not suffered extensive disturbance along the years, showing no signs of selective logging; probably, because humans only sparsely inhabit the region. The worst damage refers to the usage of the forest by cattle which seek it for shade and water, leaving paths along which the lower vegetation has been damaged (this damage ceased 1 year after the first survey), and a past disturbance decades old in the area of one of the sampled blocks.

The climate was classified as Cwb of Köppen, with wet summers and dry winters. Data from the Meteorological Station of Lavras (21°13'40''S, 44°57'50''W, 918 m of altitude) obtained between 1960 and 1992 show an annual mean temperature of 19.6°C, with monthly means varying between 16.0°C, in June, and 21.8°C, in February; an annual mean rainfall of 1517.0 mm concentrated (93% of total) from October to March; the monthly mean rainfalls vary from 19.2 mm (July) to 293.3 mm (January) (van den Berg & Oliveira-Filho 1999).

The soils of the area were classified as Dystric Cambisol, on steeper slopes (Blocks A, B and C in Figure 1) and Plinthic Ferralsol, in flatter areas (Block C) (FAO-UNESCO 1994). The predominant parent material is the mica-slate.

## Methods

### *Survey of the plant community*

Between February 1993 and May 1994, we inventoried the tree community by establishing 28 plots of 10 x 30 m along the topographic gradient from the area close to the water course to the area close to the boundaries of the forest. Following this gradient, we defined three sectors: Streamside (close to the stream), Middle (intermediate area) and Border (area close to the limits with the grassland), hereafter referred to as SMB gradient. We arranged the plots into four blocks, A, B, C and D (Fig. 1), in order to evaluate inter-site variations. The rectangular plots were laid out within blocks with their longer side perpendicular to the SMB gradient in order to reduce intra-plot heterogeneity in relation to the main gradient as well as to reduce the internal noise caused by uncontrolled variables (Causton 1988).

Every individual with DGL (diameter at ground level)  $\geq 5$  cm was recorded, following the same criteria of other forest surveys carried out in the Upper Rio Grande Region (Oliveira-Filho et al. 1994 a, b, c, 1997a), the same of the present study, making further comparisons possible. The identification of individuals was based on a former floristic survey (van den Berg & Oliveira-Filho 2000). Their circumference at ground level was measured and their total height estimated.

### *Study of dynamics*

The inventory was repeated between February 1998 and April 1998. We calculated rates net change rates of the species in terms of number of trees and basal area, mortality and recruitment (number of trees), accretion and decay of basal area. To calculate these rates we used the exponential model:

$$r = \lambda - 1 \quad \text{and} \quad \lambda = (N_t / N_0)^{1/t}$$

where N is the number of trees or basal area at the first ( $N_0$ ) and the second survey ( $N_t$ ) and t is the elapsed time in years (4.42 yr for the present study).  $\lambda$  is the usual way to represent population dynamic rates for the exponential model and varies around the unit (1) (Watkinson 1997). In terms of net change rate,  $\lambda=1$  corresponds to no change at all. On the other hand, in studies of forest dynamics (Korning & Balslev 1994, Sheil *et al.* 1995) the authors have frequently preferred to adopt the value 0 to the situation of no change, that is to say,  $r=\lambda-1$ .

We made these calculations individually for all species with 10 or more individuals in the first survey and for the rarer species pooled into two groups: species with 3-9 individuals and species with 1-2 individuals. We compared the observed values in terms of survivors, dead individuals and recruits to the observed values of the whole community with a  $\chi^2$  test (Zar 1984).

For the species with 50 or more individuals in the first survey (10 species), we studied the distribution of recruits, dead individuals, ingrowth and outgrowth by diameter classes. We adopted the same class distribution used by Oliveira-Filho *et al.* (2001): 5 to <9cm, 9 to <17cm, 17 to <33cm, 33 to <65cm, 65 to <129 cm. We compared the observed values of recruits+ingrowth, dead individuals+outgrowth and dead individuals of each species to the community's values, using the  $\chi^2$  test (Zar 1984).

For the three most abundant species in study area (*Protium spruceanum*, *Copaifera langsdorffii* and *Pera glabrata*), we investigated how the dynamics spatially varied in the forest. To this end, we compared the dynamic rates for different areas of the forest (blocks) and in relation to the topographic gradient (SMB). In these comparisons, we included only plots with 5 or more individuals of the species, since plots with too few individuals that suffer any kind of change (mortality or recruitment) tend to show extremely high rates and confound the analysis. We analyzed the mean values with non-parametric analysis of variance (Kruskal-Wallis test). We investigated differences in terms of variability of the rates among blocks and among sectors using the Levene's test and Bartlett's test for homogeneity of variances. Because of the limitations of most tests for homogeneity (Sokal &

Rohlf 1995), we only interpreted differences in terms of variances if both tests were significant at  $P < 0.05$ . For these three species, we also tested the relationships between the rates of dynamics versus the total (all species together) density (number of trees/plot) and total dominance (basal area/plot). We used linear regression and ANOVA for these analyzes, after arcsine transformation of the data (Sokal & Rohlf 1995).

### *Study of growth*

We adopted the procedure of Condit *et al.* (1993a) to estimate the curves of growth rates and the trajectories of growth for the 10 species with 50 or more individuals in the first survey. We restricted these analyzes to the more abundant species looking for better regression fitness (Condit *et al.* 1993a). We estimated the curves of mean growth rate by using a quadratic function of logarithm of DGL as following:

$$g = LN(DGL_1 / DGL_0) / t$$

where  $g$  is mean growth rate,  $LN$  is the neperian logarithm,  $DGL_0$  and  $DGL_1$  are diameter at ground level in the first and the second survey, respectively, and  $t$  is the elapsed time in years. We adjusted a quadratic function relating mean growth ( $g$ ) and neperian logarithm of  $DGL_0$  ( $L$ ):

$$g = aL^2 + bL + c$$

where  $a$ ,  $b$  and  $c$  are the regression parameters.

We also estimated the growth trajectories (DGL x time) for mean growth, using the differential equations, presented by Condit *et al.* (1993a). These equations are based on the regression parameters ( $a$ ,  $b$  and  $c$ ) of mean growth rate ( $g$ ).

Conditions		Equations
$b^2/4a^2 < c/a$		$k^2 = c/a - b^2/4a^2 \quad t = (1/ak) \arctan [(L + b/2a)/k] + m$
$b^2/4a^2 > c/a$	$a > 0$	$k^2 = b^2/4a^2 - c/a \quad t = (1/2ak) \ln[(L + b/2a - k)/(L + b/2a + k)] + m$
$b^2/4a^2 > c/a$	$a < 0$	$k^2 = b^2/4a^2 - c/a \quad t = -(1/2ak) \ln[(L + b/2a + k)/(-L - b/2a + k)] + m$

where,  $L$  is the neperian logarithm of  $DGL_0$  and  $m$  is the integration constant that nulls the growth at  $t = 0$ .

We calculated the mean growth for species (those with 50 individuals or more in the first survey) after arcsine transformation of the growth rate data (Sokal & Rohlf 1995).

## Results

### *Species dynamics*

#### *Dynamics for species grouped by abundance*

During the interval between the two surveys, five new species appeared in the plots, *Myrceugenia miersiana*, *Styrax camporum*, *Strychnos brasiliensis*, *Nectandra megapotamica* and *Ocotea velloziana* and four disappeared, *Myroxylon peruiferon*, *Myrsine coriacea*, *Alsophila sternbergii* and *Randia nitida*. All these species had one or two individuals.

Among the 20 species with 30 individuals or more in the first survey, 10 were similar and other 10 were different from the community in terms of the proportion of live trees, dead trees and recruits (Table 1). Among the 21 species with 10-29 trees in the first survey (21 species), 17 were similar and only four differed from the community in terms of the proportion of live individuals, dead individuals and recruits (Table 1). Among the groups of pooled species only the one with 3-9 individuals was similar to the community.

Among the species with 30 or more trees, 14 had positive, two had null and only four had negative net change (Fig. 2a), resulting in a slight positive net change when these species were pooled. In the second group (10-29 trees), 11 species had negative, four had null and only six had a positive net change, resulting in little negative net change for the whole set. The 3-9 individuals group had a recruitment rate almost equal to the mortality rate. The 1-2 individuals group showed the largest rates of recruitment and mortality and the largest positive net change among the groups.

In terms of basal area (Fig. 2b), all species groups except the 1-2 individuals group, had clear positive net change. Even some species, with negative net change in terms of individuals showed positive gain in terms of basal area. Most species with null net change in terms of individuals showed positive gain in terms of basal area (except *Guazuma ulmifolia*), and most species that already had positive net change



in terms of number of trees had even larger net change in terms of basal area (except *Myrsine umbellata*). The negative net change in terms of basal area but positive net change in terms of individuals of the 1-2 individuals group occurred because, although this group presented an increase in the number of individuals (all of them small trees), mortality was concentrated among the larger trees, that represent the greater part of the biomass, resulting in a net loss of basal area.

#### *Dynamics by size classes*

The initial size distribution of trees (in diameter) did not differ between surveys for all 10 species with 50 or more trees (data not shown). Among these 10 species, only *Copaifera langsdorffii*, *Protium spruceanum* and *Pera glabrata* had the distribution of recruits+ingrowth, dead trees+outgrowth and dead trees by diameter class different from the community (Table 2). The fact that the initial distribution of individuals by classes and the proportion of recruits, ingrowth/outgrowth and dead trees of most species were very similar to the community's indicates that the species composition of vertical forest layers is fairly stable. The differences found for *Copaifera langsdorffii* in terms of recruits+ingrowth and dead trees could be meaningless, a statistical effect related to its few recruits and dead trees (as well as low ingrowth and outgrowth), where one tree can affect the distribution entirely. *Protium spruceanum* differed from the community in relation to recruits+ingrowth, dead trees+outgrowth and dead trees, mainly because of its lower figures in the smallest class (5-<9 cm) and higher ones in the larger classes (> 33 cm). *Pera glabrata* also had fewer recruits than expected from the community's values in the smallest class and more ingrowth in the 33-<65 cm class.

#### *Spatial dynamics for Protium spruceanum, Copaifera langsdorffii and Pera glabrata*

The number of trees net change rate for *Protium spruceanum* differed among blocks (A, B, C and D); Block C had the highest value (0.032) and Block A had the lowest (-0.018) (Table 3). Block C also had the highest variance for this rate (0.00375). Block A was the only block with net change rate statistically different from 0. Number of trees net change rate was similar among the sectors (Border, Middle and

Streamside), but the Border had the highest variance value (0.00783). Among the blocks (A, B, C and D), only Block C had recruitment (0.040), resulting also in the highest variance of this rate (0.00327). The recruitment was similar among the sectors (Border, Middle and Streamside), but Border had the largest variance. Mortality means and variances were similar among the blocks and among the sectors.

The basal area net change rate for *Protium spruceanum* in all plots pooled together (General) was significantly positive (0.033) (Table 3). This rate was also different among the blocks (A, B, C and D). Again, Block C had the highest value (0.059), followed by Block D (0.042). Block A showed the lowest value (0.005). Blocks C and D showed basal area net change significantly positive. Basal area net change was similar among sectors (Border, Middle and Streamside), but the Border showed the highest variance (0.00307). The Middle had a basal area net change significantly positive (0.026). The basal area accretion rate was also different among blocks (A, B, C and D), Block C had the largest value (0.065), followed by Block D (0.042). The sectors (Border, Middle and Streamside) had similar means of basal area accretion, but the Border had a higher variance (0.00244). For basal area decay, the only significant difference among blocks or among sectors, was a higher variance in the Streamside sector (0.00059).

For *Copaifera langsdorffii*, blocks (A, B, C and D) and sectors (Border, Middle and Streamside) showed similar means and variances for all rates in terms of number of trees (net change, recruitment and mortality). Besides, the net change rate was statistically null for all situations (general, blocks and sectors) (Table 3).

The means and variances of basal area rates of *Copaifera langsdorffii* (net change, accretion and decay) were similar among blocks (A, B, C and D) (Table 3). The basal area net change was positive for General (0.017), Blocks B (0.018), C (0.0283) and D (0.025) and null for Block A. The basal area net change was similar among sectors (Border, Middle and Streamside). The Border (0.034) and Streamside (0.016) had net change statistically different from 0. The basal area accretion rate was different among sectors; the Border had the highest value (0.037). The variances for all basal area rates (net change, accretion and decay) were similar among sectors.

All rates of *Pera glabrata* in terms of number of trees (net change, recruitment and mortality) were similar among blocks (A, B, C and D). Among sectors (Border, Middle and Streamside), only the net change rate was different; the Border with the highest value (0.010) and the Middle with the lowest (-0.013) (Streamside was excluded from the comparisons because it included to only one plot with five individuals or more). No situation (General, Blocks or Sectors) showed net change in terms of number of trees statistically different from 0.

All blocks (A, B, C and D) and sectors (Border, Middle and Streamside) were similar among themselves in relation to the means and variances of all basal area rates (net change, accretion and decay). The basal area net change was statistically different from 0 only for all plots pooled together (General=0.019) and for the Middle (0.017).

#### *Dynamics versus density/basal area*

Most of the correlations between initial density/basal area and rates of net change, recruitment, mortality and basal area accretion and decay for the three dominant species (*Copaifera langsdorffii*, *Pera glabrata* and *Protium spruceanum*) analyzed were not statistically significant. Recruitment ( $b=0.200$ ;  $R^2=0.272$ ) and (Fig 3A) number of individuals net change rate ( $b=0.193$ ;  $R^2=0.176$ ) (Fig. 3B) of *Protium spruceanum* were positively correlated to the total (all species together) number of trees per plot. *Pera glabrata* showed a significant negative correlation ( $b=-6.655$ ;  $R^2=0.248$ ) between number of individuals net change rate and total basal area (all species together) (Fig. 3C).

#### *Species diameter growth*

Among those 10 species analyzed individually, *Vochysia tucanorum* showed the largest mean relative diameter growth (0.0178) (Table 4).

No species among the 10 had equations of mean growth x DGL (diameter at ground level) with coefficient of determination ( $R^2$ ) larger than 0.10 (Table 4). For *Ocotea odorifera*,  $R^2$  was as low as 0.016.

Only four species (*Ixora warmingii*, *Protium spruceanum*, *Myrsine umbellata* e *Pera glabrata*) had significant equations (ANOVA;  $p < 0.05$ ). This means that, for these species, the mean growth rate varies with the size (diameter) of the individuals.

We found the highest maximum estimated age for *Copaifera langsdorffii* (295.3 yr). The maximum age at mean growth of *Trichilia emarginata* was also long; 262.6 yr. We found the shortest maximum ages for *Myrsine umbellata* (78.8 yr) and *Vochysia tucanorum* (91.5 yr).

The DGL trajectory curves varied from exponential (Fig. 4 A) to sigmoid, with straight lines in between (Fig. 4B).

## Discussion

### *Species dynamics*

#### *Dynamics for the species grouped by their abundance*

The values of net change, in terms of numbers, were relatively low, since only one species among those with 30 trees or more, and only one (corresponding to 2.4% of species) among species with 10-29 individuals had net change superior to 0.05. In other words, it means that most of the abundant species are changing very little in the area. Appolinario (1999), working in a forest that suffered extensive disturbance in the past (sample area = 0.54 ha; in the same region of the present study), found five species (11.36% of species) with 10 or more individuals (2 species, 14.3%, with 30 or more) that had net change superior to 5%. Chagas (2000), working in another forest that also suffered past disturbance (sample area = 5.04 ha; in the same region of the present study), found eight species (16.0%) with 10 or more trees (6 species, 18.7%, with 30 or more) with net change superior to this value. Also, a deciduous forest in central Brazil recently disturbed by human activities presented large changes for some tree populations (Werneck *et al.* 2000). On the other hand, Bertani *et al.* (2001) found little change in terms of species abundance for a well-preserved riparian forest in southeastern Brazil. Areas that have suffered extensive disturbance tend

to change more in terms of species composition and abundance than well-preserved areas. This results from differences among species in terms of growth strategies and how these strategies operate during the succession process (Swaine *et al.* 1987b). Therefore, a possible explanation for the reduced net change rates, which we found for the species in the present study, is the low disturbance level in the area.

The Border sector showed the highest light intensities (van den Berg & Santos – unpublished data), therefore we supposed that it creates a unique opportunity, beyond gaps, allowing light-demanding species to keep their numbers in the area. Some of the species with  $\geq 10$  individuals (*Myrsine umbellata*, *Myrcia rostrata*, *Dendropanax cuneatum*, *Tapirira guianensis*, *Vochysia tucanorum*, *Myrcia venulosa* and *Vernonia diffusa*) are clearly more common in the Border sector (van den Berg & Oliveira-Filho 1999 and unpublished data), probably because they are not able to establish themselves under poor light conditions. Observing other forest fragments in the same region as the present study, we rarely found trees of these species deep inside the forests and, in addition to this, other authors (Oliveira-Filho *et al.* 1994b, d, Oliveira-Filho 1997a) also considered them as “light demanding species”. Therefore, it is possible that the Border works like a long gap that never closes completely (van den Berg & Santos – unpublished data), favoring species that demand higher levels of light intensity. Also, the presence of the surrounding grassland next to the Border implies in long time co-existence with the effects of fire (see Furley *et al.* 1992). Fire disturbance could also have improved the light conditions in the Border, contributing to maintain these species there.

The species dynamics in the Border sector was much more stable than the dynamics of recent borders created by forest fragmentation. In recent borders, the species always tend to change a lot (see Oliveira-Filho *et al.* 1997b, Laurence *et al.* 1998) because of the sudden changes in the environment conditions. In contrast to this, in the present study, several common species that occurred preferentially in the Border (van den Berg & Oliveira-Filho 1999 and unpublished data) present population rates very similar to the rest of the community (*Alibertia macrophylla*, *Clethra scabra*, *Myrcia venulosa*, *Pera glabrata*, *Protium widgrenii*, *Tapirira guianensis*, *Vernonia diffusa* and *Vochysia tucanorum*) or, if they had a higher mortality, they also had higher recruitment (*Myrcia rostrata*, *Myrsine umbellata* and

*Dendropanax cuneatum*). Generally, the natural boundaries between gallery forest and savanna vegetation are a long-established condition resulting from differential environment conditions (soil, water table, superficial soil water content and fire) (Furley 1992; van den Berg & Oliveira-Filho 1999). We suppose that this long-established border leads to a specific type of vegetation composed of species adapted to particular conditions (high light intensity, fire disturbance) that are able to keep their number through the balance between recruitment and mortality.

Because it was impossible to analyze each species of the less common groups (3-9 and 1-2 trees) individually, we are not certain what was going on in these groups. The group of the rarest species (1-2 trees) is certainly very dynamic, showing very high recruitment and mortality rates. Because of the low abundance of species, and since during the study all five new species that appeared and all four that disappeared belonged here, this was also the group that changed more in terms of floristic composition. In a rain forest in Malaysian Borneo, Primack & Hall (1992) also found the group of the rarest species more dynamic than the more abundant group, implying in more difficulties for its conservation.

Although most groups, except for the rarest species, were very stable considering the number of trees, in terms of basal area, most of them showed a positive gain. The biomass increase (because of individual growth and not recruitment), already shown by the whole community (van den Berg & Santos – unpublished data), also seems to be occurring to each species in particular, mainly to the more common ones. Again, the group of the rarest species distinguishes itself from the others, being the only one where the basal area decreased. This group increased in abundance, but lost biomass. We were not able to explain this distinct behavior.

#### *Dynamics per size classes*

No species with 50 or more individuals changed significantly in terms of size structure (distribution by size class) during the study. The size structure of the whole community didn't change either (van den Berg & Santos – unpublished data). Only *Copaifera langsdorffii*, *Protium spruceanum* and *Pera glabrata*, among these species, differed from the community in terms of distribution of recruits, dead trees, ingrowth

and outgrowth by diameter classes. Therefore, the species composition of the community per size classes seems to be very stable, at least for these more abundant species. We link this to the absence of extensive disturbance. Extensive disturbance frequently leads to quick changes in the species composition of forest vertical structure (Crow 1980, Swaine *et al.* 1990, Werneck *et al.* 2000).

The three species indicated above are also the dominant species in the area (van den Berg & Oliveira-Filho 1999). The significant differences in terms of size classes found for *Copaifera langsdorffii* are probably a statistical effect, related to its low numbers of recruits and dead trees per classes. Consequently these differences are ecologically meaningless. On the other hand, *Copaifera langsdorffii* dynamics are consistently slower than the community as a whole, since this species showed less recruits and dead trees than expected. Appolinario (1999) and Chagas (2000), working in the same region, also found that this species had low recruitment and mortality rates. *Copaifera langsdorffii* was also the species with the longest estimated life-span (see Table 4). Long-lived species seem to have lower recruitment and mortality rates (Lieberman *et al.* 1985a, Korning & Balslev 1994). *Copaifera langsdorffii* is also among the species with the largest individuals in the present study area (van den Berg & Oliveira-Filho 1999) and emergent (and large) species tend to have lower mortality rates than smaller species (Clark & Clark 1992).

If the rates of recruitment, mortality, ingrowth and outgrowth of *Protium spruceanum* are maintained during the years, we could say that the smaller (and probably younger) trees of *Protium spruceanum* (5-<9 cm) will die, recruit and move to the superior classes at slower rates than expected from the community values. However, for of the larger (probably older) trees, mainly 17-<33 cm (for recruits+ingrowth also 33-<65 class), the opposite occurs. Also, *Protium spruceanum* had less dead trees than the community and this lower mortality rate is clearly concentrated in the smallest class (5-<9 cm). The low mortality of small plants of *Protium spruceanum* indicates tolerance to poor light conditions. However, the low rates of outgrowth in the smaller classes and higher rates in the larger ones indicate that poor light conditions can also slow down the growth of young individuals of *Protium spruceanum*. The high rates of ingrowth, but also high mortality, in the larger classes indicate increasing growth rates with

size increment (the growth trajectory supports this), but also the tendency of these trees to die at larger sizes.

The lower number of recruits of *Pera glabrata* in the smallest class (5-<9 cm), but not a compensatory significant lower number of dead trees, points to changes in its diameter distribution that still have not shown up (if the actual rates of dynamics were maintained). On the other hand, several previous studies have shown that rates of mortality and recruitment for species or communities can vary a lot during the years (Carey *et al.* 1994, Clark & Clark 1992, Condit *et al.* 1992, Condit *et al.* 1995, Felfili 1995a, Manokaran & Kochummen 1987, Swaine *et al.* 1987a, b), so we have to be cautious about these interpretations and other surveys would be necessary to confirm, or not, these results.

### *Spatial dynamics*

The three dominant species changed little in terms of abundance (number), but increased in terms of basal area. This tendency toward no change in terms of density, but basal area gain, has already been shown for the whole community (van den Berg & Santos – unpublished data) and clearly reflects in the dynamics of most common species (10 or more trees) (see above).

Comparing the blocks (A, B, C and D) among themselves, C was the block with the largest net change in terms of number of trees and basal area of *Protium spruceanum*. This larger net change was a reflection of higher recruitment and not a lower mortality rate (similar among blocks). Because Block C had the highest total density (all species together; van den Berg & Oliveira-Filho 1999), we also found that *Protium spruceanum* tended to recruit more (reflecting on the net change) in the areas where the community was denser (see Figs. 3A and 3B). The dynamics of the other two dominant species (*Copaifera langsdorffii* and *Pera glabrata*) were homogeneous among the blocks. Because of their abundance, the analysis of the dominant species is frequently used as a tool to evaluate disturbances. Frequently, common species show strong changes in terms of abundance in the disturbed patches (see Basnet 1992, Primack & Hall 1992). *Protium spruceanum* seems to still be responding to the effects of the old disturbance in Block C, improving its regeneration. Disturbances in tropical forests can affect the



species dynamics for decades, maybe centuries (see Oliveira-Filho *et al.* 1997b, Swaine *et al.* 1990). On the other hand, the dynamics of the other two dominant species had possibly responded to the disturbance when it was more recent, as most species do (Lugo & Scatena 1996), but now their rates are similar to those of non-disturbed sectors, indicating that the old disturbance effects are presently less conspicuous.

The Border was the sector with the largest variation for the dynamics of *Protium spruceanum*. This species had larger variance in this sector in terms of net change of individuals, recruitment and basal area net change, accretion and decay. Probably because of this large variance, the Border did not show a statistically significant positive gain and we did not find significant differences among the sectors in terms of the rates related to the number of individuals or basal area. This large variance is probably related to the fact of this sector being located in the part of the forest close to the boundaries with the surrounding grassland. Because of this, the resources are distributed in a patchy way, leading to high variation in terms of opportunities for growth and recruitment (see Furley & Ratter 1990), and possibly increasing the variance of the dynamic rates of *Protium spruceanum*.

There are some clues that indicate a possible advance of the forest over the grassland. For example, we have, 10 or 15 m inside the forest, several large relict trees of *Vochysia tucanorum* (typical of the most external Border habitat) (personal observation). These trees have trunks that are so tilted, that they are practically parallel to the ground, emerging through the forest edge next to the grassland. It is very possible that the growth, in length, of these trees followed the expansion of the forest over the grassland. The higher recruitment, the positive gain in terms of basal area linked to a higher accretion of basal area of *Copaifera langsdorffii* and the higher net change in terms of individuals of *Pera glabrata* in the Border agrees with this hypothesis. Other authors have discussed the present-day forest advance over the "cerrado" in Central Brazil (Furley & Ratter 1990, Furley 1992, Ratter 1992).

### *Dynamics versus density/basal area*

Although both species, *Protium spruceanum* and *Pera glabrata*, were affected in some way by density or basal area of the community, the dynamics of *Copaifera langsdorffii* seem to be relatively independent from these factors. Oliveira-Filho *et al.* (1996) found the distribution of juveniles of this species to be relatively independent from the distribution of adults. Leite & Salomão (1992) found similar results for another riparian forest and verified that herbivore and pathogen attack apparently were not density dependent for this species. These same authors found the distribution of seedlings and saplings to be strongly associated to higher light intensity than to the presence of the adult trees (possible parental trees). Our results also indicate that the recruitment and/or mortality rate of *Copaifera langsdorffii* seems to be independent from the density. Possibly, other factors not measured in the present study (gaps, fallen branches, herbivore and non density dependent pathogen attack) are acting in a stochastic way, leading to rates that are independent from the density or basal area of the community. Some authors have shown that these factors are important elements for mortality (van der Meer & Bongers 1996, Nascimento & Proctor 1997, see also Clark & Clark 1992 about negative height growth). The positive relationship between density and recruitment rates found for *Protium spruceanum* have already been shown for the whole community (van den Berg & Santos – unpublished data) and for another riparian forest in the Federal District (Felfili 1995a, b). For the present study area, we linked this phenomenon to specific attributes of the plots in Block C and in the Border. Block C would be still increasing in terms of density after the disturbance cited above (van den Berg & Santos – unpublished data). In this sense, *Protium spruceanum*, the most common species in the study area, seems to be contributing to this increase, particularly in plot CA. Some studies have shown that most species, even the shade-tolerant ones, are favored by the improvement of light caused by disturbances (Clark *et al.* 1993, Denslow 1980, Hartshorn 1980, Lieberman & Lieberman 1987). As for the community as a whole (van den Berg & Santos – unpublished data), we found that density is basically related to the increase or decrease of the recruitment rates of *Protium spruceanum* and not to its mortality rates. Some studies have shown that mortality is an essentially random event, being independent from the density or biomass (Carey *et al.* 1994). On the other

hand, it is possible that mortality responds to the density among trees of the smaller size that we sampled, since mortality is frequently more intense among small trees (Clark & Clark 1992, Korning & Balslev 1994, Lieberman *et al.* 1985b, Nascimento & Proctor 1997) due to their higher density and aggregated distribution (under progenitors). The competition is also highly asymmetric, not favoring the smaller individuals (Hutchings 1997).

The net change rate of *Pera glabrata* was inversely related to the total basal area in the plots, indicating effects of competition, where higher biomass in the plots would be inhibiting the increase of abundance. Some authors have found evidence of the negative relationship between biomass and recruitment also relating this to the competition process (Henriques & Souza 1989, Oliveira-Filho *et al.* 1996). We found this pattern for the community as a whole (van den Berg & Santos – unpublished data).

### *Species growth*

All species showed very high variation in terms of individual tree growth (reflecting in low  $R^2$  for the growth equations). Some other authors have found large variation for growth rates (see Swaine *et al.* 1987a, b, Clark & Clark 1992, Korning & Balslev 1994, Felfili 1995a). This decreases the accuracy of the regression equations and growth trajectories. To some degree, this high variability in terms of individual tree growth is probably related to genetic diversity (Hutchings 1997). Despite this, a possible high spatial and temporal environment heterogeneity (mainly in terms of light) at the scale of individuals could be an important factor leading to different growth opportunities in terms of space and time (Lieberman & Lieberman 1987, Swaine *et al.* 1987b, Condit *et al.* 1993b, Korning & Balslev 1994). Unfortunately, our environmental data (including light) (van den Berg & Santos – unpublished data) did not attain to this fine scale. Because most plants cannot move, they are very plastic organisms (Harper & White 1974, Niklas 1994), responding strongly to environmental changes. It has been shown that growth varies a lot among sites, but also for the same plant during its life time (Denslow 1987, Korning & Balslev 1994, Felfili 1995a). For the species that had significant growth x size equations, this life time variation is mostly likely

linked to the tree size in some predictable way. Looking at the growth trajectories, we were not able to identify a pattern that fits to the four species that showed these significant equations for mean growth (*Ixora warmingii*, *Protium spruceanum*, *Myrsine umbellata* and *Pera glabrata*). *Pera glabrata*, *M. umbellata* and, maybe, *I. warmingii* tended to have a sigmoid trajectory, growing more quickly at intermediate sizes, but having lower growth rates when they were small or close to the maximum size. On the other hand, the growth of *Protium spruceanum* was accelerated from the beginning to the final size, showing an exponential trajectory. Despite other species not having presented significant regressions for growth, they roughly fit to three trajectory forms: the sigmoid, the exponential and the linear.

Species with a linear trajectory would have constant growth and be relatively independent from the environmental change (mainly light) experienced by the plant during its height growth. They would probably grow from birth to death in the same rhythm. The plants with sigmoid or exponential growth would undergo slow growth when they were small. If the light improves, due to a gap or the seedling height increase, growth accelerates (Clark *et al.* 1993, Condit *et al.* 1993a, b). The late flattening of the sigmoid curve could be explained by the senescence of the trees, that would lead to the decrease of growth close to the end of their life time (see Lugo & Scatena 1996). But, what about the exponential curves? A possible explanation for these curves would be that the species following these trajectories do not really differ, in terms of growth strategy, from the ones with sigmoid curves. In this case, these exponential growth species could be relatively recent in the area, not having met their maximum sizes by the end of their life times, when the growth would decrease producing a sigmoid curve. This explanation would fit a relatively young forest or one that suffered a strong and wide disturbance in the past. An alternative explanation is that the exponential curves represent a different growth strategy, where the growth accelerates constantly until the death of the tree. The present data is not sufficient to test these two alternative hypotheses because it would be necessary to follow the individual tree growth for a longer time, through several sequential surveys. Despite this, the fact that the major part of the present study area is well conserved (except Block C, which does not contain the largest trees responsible for the final part of the trajectory curves) and that most of the species do not seem to be recent in the area (net change rates

were low and size structures were very stable) point to the second hypothesis, where the exponential curve would correspond to a different growth strategy.

In conclusion, our study indicated that the presence of the Border environment, and probably its higher light intensities, possibly allows the establishment and maintenance of several species specifically adapted to those conditions. Therefore, the environmental variability present between Border and non-Border areas, linked to the topographic gradient, is probably important to maintain species with different environmental requirements, enhancing the biological diversity. This fact points to the importance of the conservation of these long, narrow and highly variable gallery forests, as well as, the preservation of their abrupt borders.

We found the present community, which is apparently, in general, well preserved, much less dynamic than other communities that suffered generalized disturbances in the past.

We emphasize that detailed studies involving dynamics at the level of horizontal and vertical structures of populations are very important to understand their ecological requirements and life history, as well as to access the effects of disturbances. Our results showed a high variation in terms of behavior of the most common three species in the area. Among these dominant species, *Protium spruceanum* seemed to be the one that responded more strongly to the variation of light conditions, independently on the old disturbance that occurred in the area or of the Border environment heterogeneity. Therefore, spatial variation of its population rates could be a useful tool to access disturbance effects, at least for the present conditions. The dynamics of the other two species, *Copaifera langsdorffii* and *Pera glabrata*, seemed to be less sensitive to disturbance effects, at least for the study area, where the event was apparently old and vanishing.

The recruitment of *Copaifera langsdorffii* was particularly small in comparison to the other dominant species. Despite this, *Copaifera langsdorffii* seemed to be keeping its number in the area through an also very low mortality. *Pera glabrata* was the only species, among the three dominant ones, that showed evidence of competition affecting the population rates. In this specific case, higher

community biomass seemed to lead to the decrease of the density of *Pera glabrata*. In terms of growth, *Protium spruceanum* tended to grow quicker with age, but *Pera glabrata* (and maybe *Copaifera langsdorffii*) seemed to be slowing down at the end of its life time. Like other studies for abundant species, we found that recruitment was affected more by natural or man-provoked environment variations than the mortality rates. Unfortunately, we had to restrict our analysis to the species with large numbers (to keep them trustworthy). This aspect enhances the importance of large permanent plots that would allow studies of a larger number of species. However, since the dominant species are probably the most important ones to the structure and function of a specific community, due to their biomass and number, we strongly recommend this kind of analysis, even if for a restricted group.

The extremely high individual variation in terms of growth of the trees and the diversity of trajectories that we found emphasizes the difficulties in developing models aimed at sustainable forest exploration. We strongly argue in favor of studies such as those of Clark & Clark (1992) and Clark *et al.* (1993), which studied growth of individual trees and their surrounding environment.

### **Acknowledgements**

We thank all those who helped with recording field data, especially José Caixeta, Adelson de Oliveira, Luis Marcelo Carvalho, Santos D'Angelo, Marco Aurélio Fontes and Charles Aparecido Ferreira. We also thank Ary Teixeira de Oliveira Filho for the suggestions and valuable contributions. The first author initially received support in Brazil from CNPq (Process 141322/95-0) and later from FAPESP (Process 96/07602-9). The facilities offered by the Universidade Estadual de Campinas and the Universidade Federal de Lavras were precious.

## References

- Appolinário, V.R.C. 1999. Dinâmica de um fragmento de mata ciliar do Rio Grande em Bom Sucesso - Minas Gerais. MSc Thesis. UFLA.
- Basnet, K. 1992. Effect of topography on the pattern of trees in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24:31-42.
- Bertani, D. F., Rodrigues, R. R., Batista, J. L. F. & Shepherd, G. J. 2001. Análise temporal da heterogeneidade florística e estrutural em uma floresta ribeirinha. *Revista Brasileira de Botânica* 24:11-23.
- Camargo, M.N., Klant, E. & Kauffman, J.H. 1987. Soil classification as used in Brazilian soils surveys. International Soil Reference and Information Centre, Wageningen.
- Carey, E.V., Brown, S., Gillespie, A.J.R. & Lugo, A.E. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 26:255-265.
- Carvalho, D. A., A. T. Oliveira-Filho, E. A. Vilela, and N. Curi. 2000. Florística e estrutura da vegetação arbórea de um fragmento de floresta semidecidual às margens do reservatório da usina hidrelétrica Dona Rita (Itambé do Mato Dentro, MG). *Acta Botanica Brasilica* 14:37-55.
- Causton, D.R. 1988. An introduction to vegetation analysis, principles, practice and interpretation. Unwin Hyman, London.
- Chagas, R. K. 2000. Dinâmica de populações e prognóstico de produção de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana, em Lavras, Minas Gerais. (MS – Dissertação). Universidade Federal de Lavras.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- Clark, D.B., Clark, D.A. & Rich, P.M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in Neotropical rain forest. *Biotropica* 25:397-407.

- Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1992. Short-term dynamics of a Neotropical forest: change within limits. *BioScience* 42:822-828.
- Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1993a. Identifying fast-growing native trees from the Neotropics using data from a large, permanent census plot. *Forest Ecology and Management* 62:123-143.
- Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1993b. Mortality and growth of a commercial hardwood 'el cativo', *Prioria copaifera*, in Panama. *Forest Ecology and Management* 62:107-122.
- Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-439.
- Crow, T.R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12:42-55.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- FAO-UNESCO. 1994. Soil map of the world. Revised legend with corrections. World resources report 60. FAO, Rome.
- Felfili, J.M. 1995a. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetatio* 117:1-15.
- Felfili, J.M. 1995b. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11:67-83.
- Furley, P.A. 1992. Edaphic changes at the forest-savanna boundary with particular reference to the Neotropics. pp. 91-117. In: Furley, P.A., Proctor, J. & Ratter, J.A. (eds), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London.
- Furley, P.A., Proctor, J. & Ratter, J.A. (eds) 1992. *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London.



- Furley, P.A. & Ratter, J.A. 1990. Pedological and botanical variations across the forest-savanna transition on Maraca Island. *The Geographical Journal* 156:251-266.
- Guilherme, F.A.G. 1999. Efeitos do regime de inundação e de bambus na dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua no sul de Minas Gerais. MSc Thesis. UFLA.
- Harper, J.L. & White, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:419-463.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12:23-30.
- Henriques, R.P.B. & Sousa, E.C.E.G.de. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in northeastern Brazil. *Biotropica* 21:204-209.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. pp. 325-358. In: Crawley, M.J. (ed), *Plant ecology* (2nd Edition). Blackwell Science, Oxford.
- IBGE. 1993. Mapa da vegetação do Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Korning, J. & Balslev, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10:151-166.
- Laurence, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-de-Merona, J. & Laurence, S.G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032-2040.
- Leite, A.M.C. & Salomão, A.N. 1992. Estrutura populacional de regenerantes de copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf.) em mata ciliar do Distrito Federal. *Acta Botânica Brasilica* 6:123-134.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:347-358.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G.S. & Peralta, R. 1985a. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1:97-109.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. & Hartshorn, G.S. 1985b. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73:915-924.

- Lugo, A.E. & Scatena, F.N. 1996. Background and catastrophic tree mortality in Tropical Moist, Wet, and Rain Forests. *Biotropica* 28:585-599.
- Manokaran, N. & Kochummen, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3:315-330.
- Nascimento, M.T. & Proctor, J. 1997. Population dynamics of five tree species in a monodominant *Peltogyne* forest and two other forest types on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management* 94:115-128.
- Niklas, K.J. 1994. Plant allometry: the scaling of form and process. The University of Chicago Press, Chicago.
- Oliveira Filho, A.T., Almeida, R.J., Mello, J.M. & Gavilanes, M.L. 1994a. Estrutura fitossociológica e variáveis ambientais em um trecho da mata ciliar do córrego dos Vilas Boas, Reserva Biológica do Poço Bonito, Lavras (MG). *Revista Brasileira de Botânica* 17:67-85.
- Oliveira-Filho, A.T., Vilela, E.A., Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. 1994b. Differentiation of streamside and upland vegetation in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 189:1-19.
- Oliveira-Filho, A.T., Vilela, E.A., Gavilanes, M.L. & Carvalho, D.A. 1994c. Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio* 113:99-124.
- Oliveira-Filho, A.T., Camisão-Neto, A.A. & Volpato, M.M.L. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of montane semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Biotropica* 24:762-769.
- Oliveira-Filho, A.T., Curi, N., Vilela, E.A. & Carvalho, D.A. 1997a. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 192:47-64.
- Oliveira-Filho, A.T., Mello, J.M.M. & Scolforo, J.R.S. 1997b. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in southeastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology* 131:45-66.

- Oliveira-Filho, A. T., N. Curi, E. A. Vilela, and D. A. Carvalho. 2001. Variation in tree community composition and structure with changes in properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern Brazil. *Edinburg Journal of Botany* 58:139-158.
- Primack, R.B. & Hall, P. 1992. Biodiversity and forest change in malaysian borneo: long-term studies of trees provide insight on the conservation and manegement of Asian rainforests. *BioScience* 42:829-837.
- Ratter, J.A. 1992. Transitions between cerrado and forest vegetation in Brazil. pp. 417-429. In: Furley, P.A., Proctor, J. & Ratter, J.A. (eds), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London.
- Rodrigues, R.R. & Nave, A.G. 2000. Heterogeneidade florística das matas ciliares. pp. 45-72. In Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. F. (eds.), *Matas ciliares: conservação e recuperação*. EDUSP-FAPESP, São Paulo.
- Sheil, D., Burslem, D.F.R.P. & Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83:331-333.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry* (3rd edition). Freeman & Co., New York.
- Swaine, M.D., Hall, J.B. & Alexander, I.J. 1987a. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:331-345.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. & Putz, F.E. 1987b. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3:359-366.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. & Hall, J.B. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88:31-51.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. *Flora* 194:249-266.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. *Revista Brasileira de Botânica* 23:231-253

- van der Meer, P.J. & Bongers, F. 1996. Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology* 84:19-29.
- Watkinson, A.R. 1997. Plant population dynamics. pp. 359-400. In: Crawley, M.J. (ed), *Plant ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Werneck, M. S., Franceschinelli, E. V. & Tameirão-Neto, E. 2000. Mudanças na florística e estrutura de uma floresta decídua durante um período de quatro anos (1994-1998), na região do Triângulo Mineiro, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 23:399-411.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis* (2nd edition). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

**Table 1** – Comparisons between the number of dead individuals and recruits for the tree species in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W) in relation to the expected values from the community dynamics. The sequence of the species is the same as in Figure 2. **A**= number of survivors. **D**= number of individuals that died between the surveys and **R**= number of recruits. The observed (**obs**) and expected (**exp**) numbers are presented. The expected figures were estimated from the community values (all individuals pooled together). **P of  $\chi^2$** = level of significance (P) for the  $\chi^2$  test. For comparisons with  $P < 0.05$ , the way how species differ from the community is indicated by: **D+** and **D-**, more or less dead individuals than expected, respectively; **R+** and **R-**, more or less recruits than expected, respectively.

Species	A obs	D obs	R obs	A exp	D exp	R exp	P of $\chi^2$	D+ D- R+ R-
<b>Species with <math>\geq 30</math> individuals</b>								
<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	44	4	13	43.63	4.40	5.40	0.0046	R+
<i>Naucleopsis oblongifolia</i> (Kuhlman) Carauta	62	0	8	56.36	6.20	7.60	0.0336	D-
<i>Ocotea corymbosa</i> (Nees.) Mez.	31	1	5	29.09	3.10	3.80	0.3815	
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	57	0	7	51.82	5.70	6.99	0.0446	D-
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	35	1	4	32.73	3.50	4.29	0.3743	
<i>Ixora warmingii</i> Müll.Arg.	114	2	11	105.45	11.41	13.98	0.0106	D-
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	43	11	15	49.09	4.30	5.27	<0.0001	D+ R+
<i>Trichilia emarginata</i> (Turcz.) C.DC.	71	5	10	69.09	7.10	8.71	0.6479	
<i>Tapirira guianensis</i> Aublet	30	4	6	30.91	3.00	3.68	0.4018	
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engler	234	11	20	222.72	23.41	28.69	0.0075	D-
<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) Mitchell	29	3	4	29.09	2.90	3.56	0.9709	
<i>Amaioua guianensis</i> Aublet	39	2	3	37.27	3.90	4.78	0.4335	
<i>Protium widgrenii</i> Engler	51	6	7	51.82	5.10	6.25	0.8782	
<i>Pera glabrata</i> (Schtt.)Baillon	135	11	12	132.72	13.51	16.55	0.4153	
<i>Alibertia macrophylla</i> K.Schum	47	3	3	45.45	4.70	5.76	0.3690	
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	60	6	6	60.00	6.00	7.36	0.8823	
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	177	5	1	165.45	17.71	21.70	<0.0001	D- R-
<i>Casearia sylvestris</i> Swartz	28	7	5	31.82	2.80	3.43	0.0239	D+
<i>Dendropanax cuneatum</i> (DC.) Decne & Planchon	24	11	7	31.82	2.40	2.94	<0.0001	D+ R+
<i>Cyathea phalerata</i> Mart.	22	10	3	29.09	2.20	2.70	<0.0001	D+
<b>Species with 10-29 individuals</b>								
<i>Calypttranthes clusiifolia</i> (Miq.) O.Berg	16	1	5	15.45	1.60	1.96	0.0842	
<i>Mollinedia argyrogyna</i> Perkins	16	2	6	16.36	1.60	1.96	0.0149	R+
<i>Ocotea aciphylla</i> Nees	9	1	2	9.09	0.90	1.10	0.6908	
<i>Marlierea racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.	13	2	3	13.64	1.30	1.59	0.4392	
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	21	1	2	20.00	2.10	2.58	0.6854	
<i>Myrcia rostrata</i> DC.	17	5	6	20.00	1.70	2.08	0.0008	D+ R+
<i>Clethra scabra</i> Persoon	14	1	1	13.64	1.40	1.72	0.8091	
<i>Guazuma ulmifolia</i> L.	10	1	1	10.00	1.00	1.23	0.9793	
<i>Hieronyma ferruginea</i> Tul.	22	2	2	21.82	2.20	2.70	0.9047	
<i>Rollinia laurifolia</i> Schltdl.	11	2	2	11.82	1.10	1.35	0.5752	
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	26	3	2	26.36	2.60	3.19	0.7753	

Continued...

Table 1 (Cont.)

Species	A obs	D obs	R obs	A exp	D exp	R exp	P of $\chi^2$	D+ D- R+ R-
<i>Xylopia brasiliensis</i> Sprengel	26	2	1	25.45	2.60	3.19	0.4376	
<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	12	3	2	13.64	1.20	1.47	0.2141	
<i>Myrcia venulosa</i> DC.	19	4	2	20.91	1.90	2.33	0.2810	
<i>Vernonia diffusa</i> Less.	9	2	1	10.00	0.90	1.10	0.4838	
<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	17	2	0	17.27	1.70	2.08	0.3427	
<i>Casearia decandra</i> Jacquin	16	2	0	16.36	1.60	1.96	0.3553	
<i>Siparuna arianeae</i> V. Pereira	8	5	3	11.82	0.80	0.98	<0.0001	D+
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aublet) Marchand	9	2	0	10.00	0.90	1.10	0.2800	
<i>Talauma ovata</i> A.St.-Hil.	9	2	0	10.00	0.90	1.10	0.2800	
<i>Myrsine guianensis</i> (Aublet) Kuntze	6	5	1	10.00	0.60	0.74	<0.0001	D+
<b>Total + 30 individuals</b>	<b>1333</b>	<b>103</b>	<b>150</b>	<b>1305.39</b>	<b>133.37</b>	<b>163.46</b>	<b>0.0135</b>	<b>D-</b>
<b>Total 10-29 individuals</b>	<b>306</b>	<b>50</b>	<b>42</b>	<b>323.62</b>	<b>30.62</b>	<b>37.52</b>	<b>0.0010</b>	<b>D+</b>
<b>3-9 individuals</b>	<b>261</b>	<b>29</b>	<b>26</b>	<b>263.62</b>	<b>26.11</b>	<b>32.01</b>	<b>0.4790</b>	
<b>1-2 individuals</b>	<b>49</b>	<b>13</b>	<b>21</b>	<b>56.36</b>	<b>4.90</b>	<b>6.01</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>D+ R+</b>
<b>community</b>	<b>1949</b>	<b>195</b>	<b>239</b>	<b>1949.00</b>	<b>195.00</b>	<b>239.00</b>		

**Table 2** – Recruitment, mortality, ingrowth and outgrowth in terms of number of trees for the species with 50 or more individuals in the first survey (1993-1994) in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). Diameter classes in cm.  $\chi^2$  test results (probability) are shown for observed (Nob) and expected (Ne) values. The expected figures were calculated in relation to the community's and species' numbers of trees by the categories (recruits+ingrowth, dead trees+outgrowth and dead trees) (see Material and Methods).

Ne=(CmCtCl / CmCt) \* SpCt, where

CmCt: community's number of trees in each category

CmCtCl: number of trees in each class of each community's category

SpCt: species' number of trees in each category

Species	Recruits + ingrowth					Dead trees + outgrowth					Dead trees								
	Diameter class	5-9	9-17	17-33	33-65	65-129	$\chi^2$	5-9	9-17	17-33	33-65	65-129	$\chi^2$	5-9	9-17	17-33	33-65	65-129	$\chi^2$
<i>Copaifera langsdorffii</i>	Nob	1	3	0	1	-		6	1	1	1	-		3	1	0	1	-	
	Ne	3.0	1.2	0.6	0.2	-	<b>0.0466</b>	5.5	2.5	0.8	0.2	-	0.1848	3.1	1.4	0.4	0.1	-	<b>0.0389</b>
	Nob	7	4	3	1	-		4	3	1	0	-		0	0	0	0	-	
<i>Naucleopsis oblongifolia</i>	Ne	9.0	3.7	1.8	0.6	-	0.6372	4.9	2.3	0.7	0.2	-	0.8783	0	0	0	0	-	1.0000
	Nob	8	6	3	-	-		6	3	0	-	-		0	0	0	-	-	
	Ne	10.6	4.3	2.1	-	-	0.4184	5.6	2.6	0.8	-	-	0.6385	0	0	0	-	-	1.0000
<i>Ixora warmingii</i>	Nob	11	8	4	-	-		10	4	0	-	-		2	0	0	-	-	
	Ne	14.4	5.8	2.8	-	-	0.3447	8.7	4.0	1.3	-	-	0.4845	1.3	0.6	0.2	-	-	0.5607
	Nob	10	5	0	0	-		8	1	1	0	-		3	1	1	0	-	
<i>Protium spruceanum</i>	Ne	9.0	3.7	1.8	0.6	-	0.4036	6.1	2.8	0.9	0.2	-	0.5725	3.1	1.4	0.4	0.1	-	0.7866
	Nob	20	13	10	6	-		16	14	10	0	-		3	4	4	0	-	
	Ne	29.5	11.9	5.7	1.9	-	<b>0.0014</b>	24.4	11.3	3.5	0.8	-	<b>0.0010</b>	6.8	3.0	0.9	0.2	-	<b>0.0040</b>
<i>Myrsine umbellata</i>	Nob	15	3	0	-	-		10	3	1	-	-		7	3	1	-	-	
	Ne	11.3	4.6	2.2	-	-	0.1378	8.7	4.0	1.3	-	-	0.7724	7.0	3.1	0.9	-	-	0.9947
	Nob	12	7	9	0	-		12	13	1	1	-		5	4	1	1	-	
<i>Protium widgrenii</i>	Ne	16.8	6.8	3.3	1.1	-	<b>0.0058</b>	16.4	7.6	2.4	0.5	-	0.1049	6.8	3.0	0.9	0.2	-	0.3267
	Nob	7	1	0	0	-		4	3	0	0	-		3	3	0	0	-	
	Ne	4.8	1.9	0.9	0.3	-	0.4410	4.3	2.0	0.6	0.1	-	0.7312	3.7	1.7	0.5	0.1	-	0.6076
<i>Vochysia tucanorum</i>	Nob	6	7	2	1	-		12	3	1	0	-		5	1	0	0	-	
	Ne	9.6	3.9	1.9	0.6	-	0.2516	9.7	4.5	1.4	0.3	-	0.6883	3.7	1.7	0.5	0.1	-	0.7252
	Community	237	96	46	15	3		215	100	31	7	0		121	54	16	4	0	

Figures in bold were statistically significant at least  $P < 0.05$

**Table 3** – Statistical comparisons for dynamics of *Protium spruceanum*, *Copaifera langsdorffii* and *Pera glabrata* among blocks and sectors in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). Legend: Ind.= rates in terms of individuals (trees); BA= rates in terms of basal area; me= mean values; KW= Kruskal-Wallis test: intra-group significant results ( $P < 0.05$ ) are in bold;  $S^2$ = variance; Lv= Levene test (homogeneity of variances): intra-group significant results ( $P < 0.05$ ) are in bold; Bt= Bartlett test (homogeneity of variances): intra-group significant results ( $P < 0.05$ ) are underlined;  $\neq 0$ : testing of significant difference between the average values of net change rates and 0; \* significant at  $P < 0.05$ ; n.s. non-significant.

<i>Protium spruceanum</i>									
Rates	Statistics	General	Blocks				Sectors		
			A (N=5)	B (N=4)	C (N=6)	D (N=6)	Border (N=3)	Middle (N=11)	Stream. (N=7)
Ind.	me/KW	0.0019	<b>-0.0178</b>	<b>-0.0155</b>	<b>0.0319</b>	<b>0</b>	0.0567	-0.0039	-0.0125
Net	$S^2$ /Lv/Bt	0.0015	<b>0.00013</b>	<b>0.00054</b>	<b>0.00375</b>	<b>0</b>	<b>0.00783</b>	<b>0.00009</b>	<b>0.00035</b>
Change	$\neq 0$	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Ind.	me/KW	0.0115	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0.0404</b>	<b>0</b>	0.0638	0.0022	0.0039
Recruit.	$S^2$ /Lv/Bt	0.00117	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0.00327</b>	<b>0</b>	<b>0.00632</b>	<b>0.00005</b>	<b>0.00010</b>
Ind.	me/KW	-0.0099	-0.0178	-0.0155	-0.0093	0	-0.0071	-0.0063	-0.0167
Mortalit.	$S^2$ /Lv/Bt	0.00021	<b>0.00013</b>	<b>0.00054</b>	<b>0.00021</b>	<b>0</b>	0.00015	0.00013	0.00035
BA	me/KW	0.0326	<b>0.0053</b>	<b>0.0125</b>	<b>0.0593</b>	<b>0.0420</b>	0.0687	0.0257	0.0280
Net	$S^2$ /Lv/Bt	0.00110	0.00029	0.00090	0.00114	0.00045	<b>0.00307</b>	<b>0.00024</b>	<b>0.00147</b>
Change	$\neq 0$	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.
BA	me/KW	0.0417	<b>0.0204</b>	<b>0.0329</b>	<b>0.0648</b>	<b>0.0420</b>	0.0722	0.0316	0.0444
accretion	$S^2$ /Lv/Bt	0.00063	<b>0.00012</b>	<b>0.00005</b>	<b>0.00078</b>	<b>0.00045</b>	<b>0.00244</b>	<b>0.00019</b>	<b>0.00030</b>
BA	me/KW	-0.0088	-0.0147	-0.0198	-0.0039	0	-0.0035	-0.0057	-0.0159
decay	$S^2$ /Lv/Bt	0.00027	<b>0.00043</b>	<b>0.00062</b>	<b>0.00008</b>	<b>0</b>	<b>0.00004</b>	<b>0.00012</b>	<b>0.00059</b>
<i>Copaifera langsdorffii</i>									
Rates	Statistics	General	Blocks				Sectors		
			A (N=4)	B (N=4)	C (N=5)	D (N=2)	Border (N=4)	Middle (N=9)	Stream. (N=2)
Ind.	me/KW	-0.0059	-0.0135	0	0	-0.0171	0.0035	-0.0087	-0.0118
Net	$S^2$ /Lv/Bt	0.00024	<b>0.00066</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0.00059</b>	0.00005	0.00031	0.00028
Change	$\neq 0$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Ind.	me/KW	0.0005	0.0023	0	0	0	0.0017	0	0
Recruit.	$S^2$ /Lv/Bt	0.00001	<b>0.00003</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0.00002</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Ind.	me/KW	-0.0061	-0.0113	0	0	-0.0122	-0.0079	-0.0066	-0.0034
Mortalit.	$S^2$ /Lv/Bt	0.00026	<b>0.00035</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0.00057</b>	0.00050	0.00024	0.00008
BA	me/KW	0.0172	0.0004	0.0179	0.0283	0.0211	0.0340	0.0077	0.0160
Net	$S^2$ /Lv/Bt	0.00065	<b>0.00209</b>	<b>0.00014</b>	<b>0.00046</b>	<b>0.00005</b>	0.00032	0.00091	0.00023
Change	$\neq 0$	*	n.s.	*	*	*	*	n.s.	*
BA	me/KW	0.0218	0.0153	0.0179	0.0283	0.0245	<b>0.0372</b>	<b>0.0150</b>	<b>0.0165</b>
accretion	$S^2$ /Lv/Bt	0.00027	0.00042	0.00014	0.00046	0.00012	<b>0.00030</b>	<b>0.00010</b>	<b>0.00021</b>
BA	me/KW	-0.0046	-0.0149	0	0	-0.0033	-0.0031	-0.0073	-0.0005
decay	$S^2$ /Lv/Bt	0.00028	<b>0.00121</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0.00007</b>	<b>0.00008</b>	<b>0.00061</b>	<b>0</b>

Continued...



Table 3 (Cont.)

<i>Pera glabrata</i>									
Rates	Statistics	General	Blocks				Sectors		
			A (N=4)	B (N=3)	C (N=5)	D (N=4)	Border (N=7)	Middle (N=8)	Stream.* (N=1)
Ind.	me/KW	-0.0009	-0.0009	-0.0135	-0.0033	0.0116	<b>0.0101</b>	<b>-0.0130</b>	0.0199
Net	$S^2/Lv/Bt$	0.00046	0.00032	0.00054	0.00054	0.00054	0.00034	0.00035	0
Change	$\neq 0$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-
Ind.	me/KW	0.0130	0.0092	0.0073	0.0205	0.0116	0.0218	0.0044	0.0199
Recruit.	$S^2/Lv/Bt$	0.00043	0.00011	0.00016	0.00092	0.00054	0.00069	0.00016	0
Ind.	me/KW	-0.0151	-0.0104	-0.0213	-0.0272	0	-0.0138	-0.0181	0
Mortalit.	$S^2/Lv/Bt$	0.00038	<b>0.00015</b>	<b>0.00041</b>	<b>0.00065</b>	<b>0</b>	0.00043	0.00041	0
BA	me/KW	0.0187	0.0203	0.0099	0.0206	0.0215	0.0215	0.0171	0.0125
Net	$S^2/Lv/Bt$	0.00053	0.00063	0.00005	0.00119	0.00029	0.00086	0.00038	0
Change	$\neq 0$	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	-
BA	me/KW	0.0288	0.0279	0.0144	0.0440	0.0215	0.0360	0.0245	0.0125
accretion	$S^2/Lv/Bt$	0.00035	0.00028	0.00003	0.00035	0.00029	0.00026	0.00040	0
BA	me/KW	-0.0096	-0.0074	-0.0045	-0.0221	0	-0.0138	-0.0072	0
decay	$S^2/Lv/Bt$	0.00052	0.00017	0.00003	0.00148	0	<b>0.00114</b>	<b>0.00009</b>	0

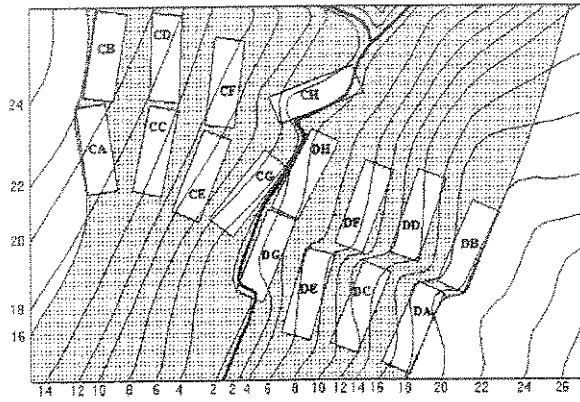
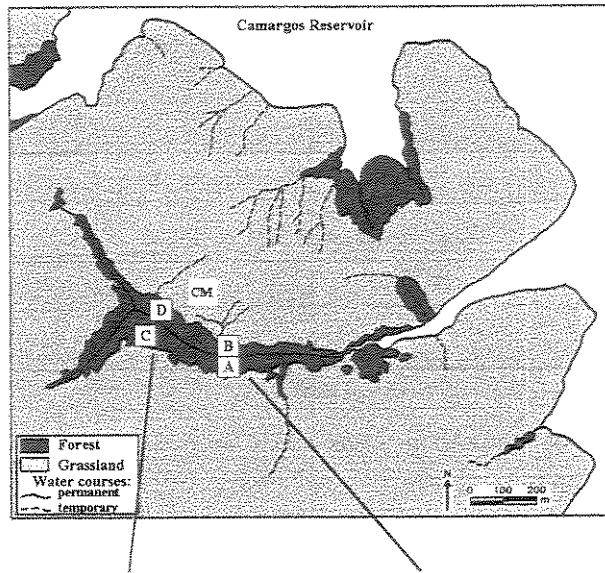
\* Streamside Sector was excluded from Kruskal-Wallis analysis and homogeneity of variances tests because of N=1

**Table 4** – Quadratic equations for mean growth rates (g) in function of lnDGL (neperian logarithm of diameter at the ground level) for species with 50 or more individuals in the first survey (1993-1994) in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). Model:  $g=a*(\ln DGL)^2+b*\ln DGL+c$  (g=mean growth). Mean relative growth rate (MG), mean time for maximum diameter size (MT), and maximum diameter (MD) are also presented. MT was estimated from the species trajectories (see Figures 5 and 6).

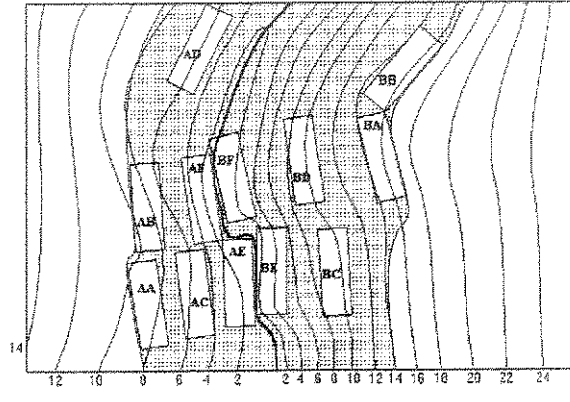
Species	MG	MT	MD	g			$R^2$	F
		yrs	cm	a	b	c		
<i>Copaifera langsdorffii</i>	0.00710	295.3	61.4	-0.0027	0.0114	0.0011	0.030	n.s.
<i>Ocotea odorifera</i>	0.01196	117.8	36.9	-0.0113	0.0517	-0.0359	0.016	n.s.
<i>Naucleopsis oblongifolia</i>	0.01025	186.8	32.5	0.0015	-0.0187	0.0503	0.055	n.s.
<i>Ixora warmingii</i>	0.00840	157.5	25.0	0.0003	-0.0108	0.0360	0.063	*
<i>Trichilia emarginata</i>	0.00970	262.6	45.5	0.0014	-0.0135	0.0356	0.053	n.s.
<i>Protium spruceanum</i>	0.01417	131.8	57.3	0.0021	-0.0171	0.0488	0.032	*
<i>Myrsine umbellata</i>	0.00899	>78.8	15.3	-0.0403	0.1632	-0.1472	0.057	*
<i>Pera glabrata</i>	0.01022	192.9	45.2	-0.0039	0.0128	0.0099	0.057	*
<i>Protium widgrenii</i>	0.00916	184.7	42.3	0.0034	-0.0229	0.0474	0.042	n.s.
<i>Vochysia tucanorum</i>	0.01776	91.5	34.7	0.0102	-0.0668	0.1240	0.071	n.s.

Test F for ANOVA of regressions: n.s., non significant; \*, significant at  $P<0.05$ ; and \*\*, significant at  $P<0.01$ .

It was impossible to estimate MT for *Myrsine umbellata* (the stabilization of trajectories curves would lead to impossibly high figures), so, we presented an estimate for the second larger diameter preceded by the symbol >.

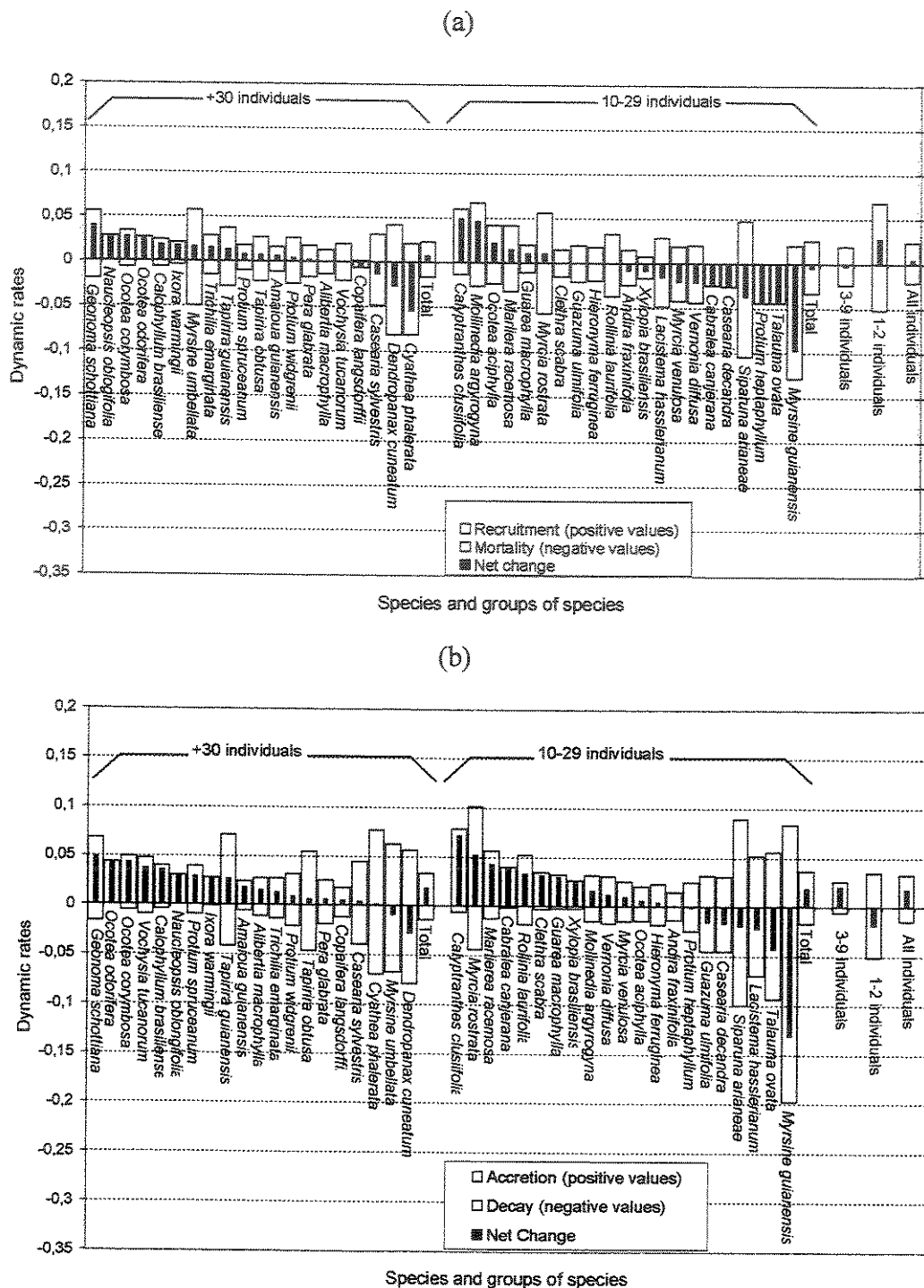


→ N

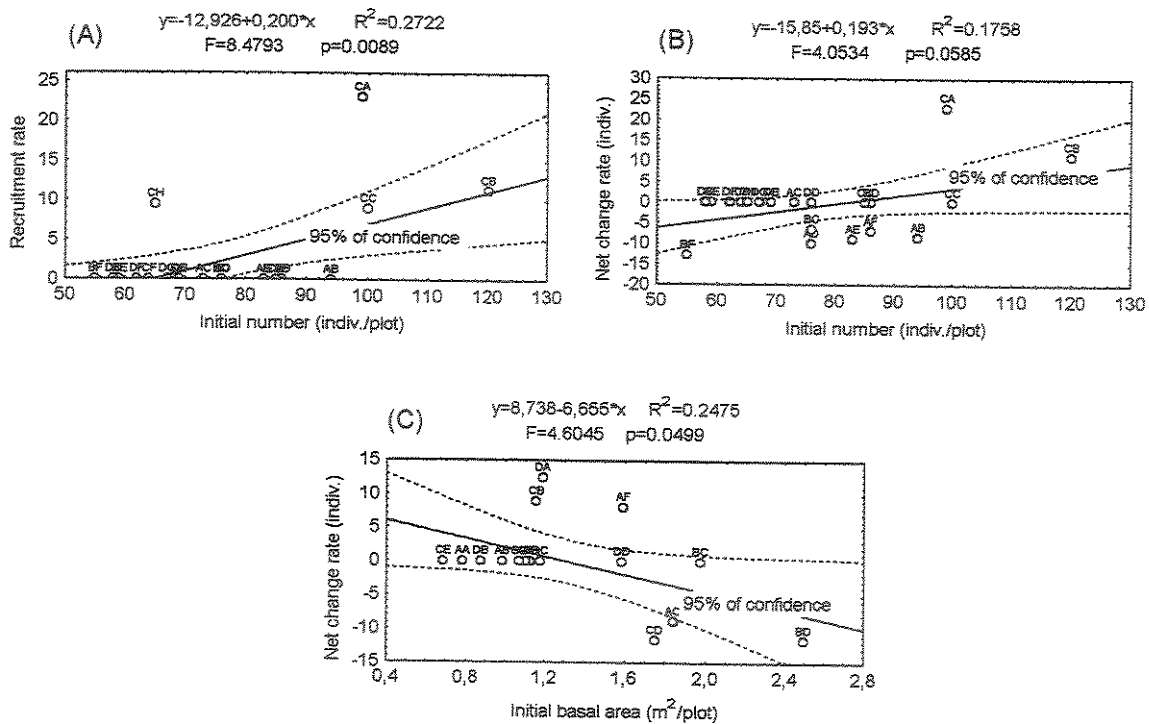


→ N

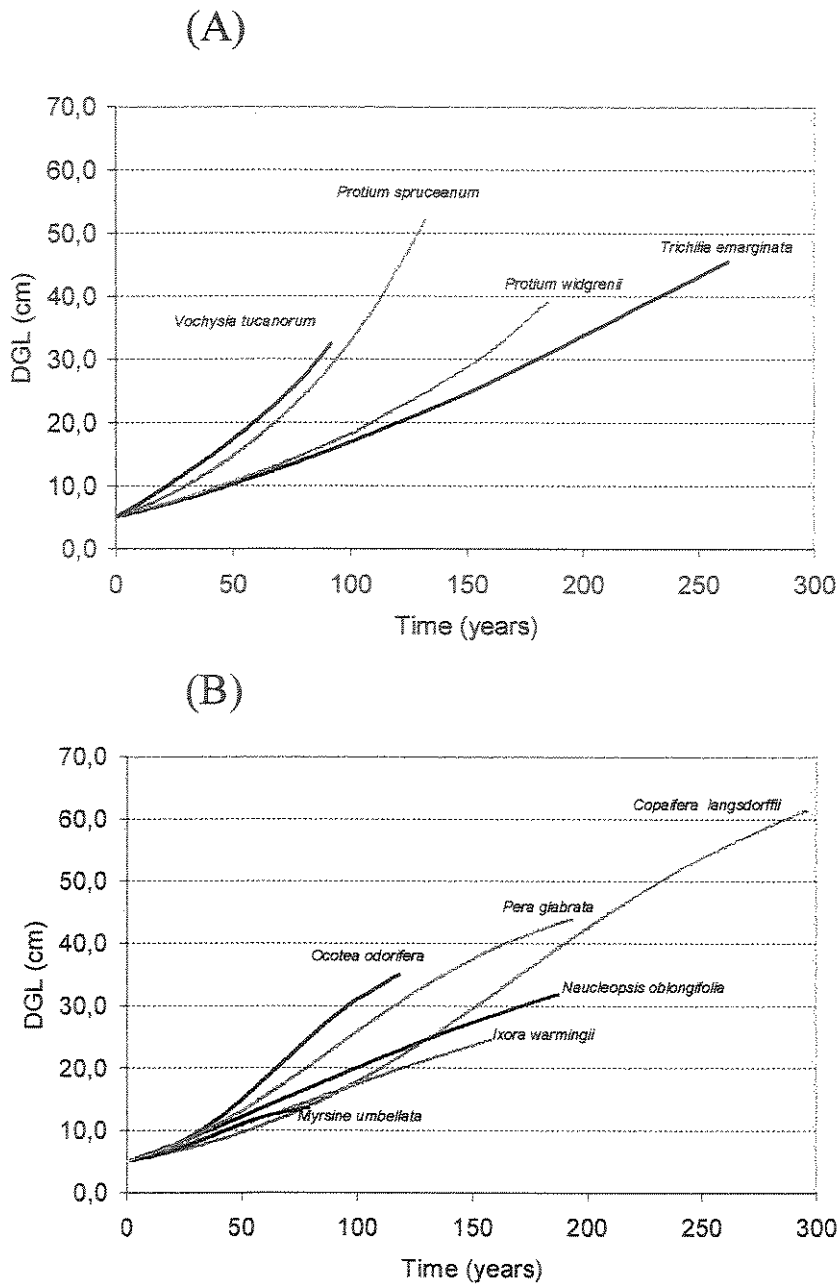
**Figure 1** – The map of the studied gallery forest (CM – Camargos Forest, 21°21' S and 44°36'W, municipality of Itutinga, state of Minas Gerais, Brazil) showing the location of the blocks of plots (A, B, C and D). The distribution of plots inside the forest is also shown (first character of plot's code corresponds to the block's denomination). The contour lines (vertical distances in meters from the stream level) are shown close to the map's frames.



**Figure 2** – Dynamics in terms of number of trees (a) and basal area (b) in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36' W). The species are grouped by their number of trees. In each group the species were ordered from higher to lower net change values, in terms of number of trees. Only species with 10 trees or more are presented individually.



**Figure 3** – Relationships between rates of dynamics (transformed by arcsine, Sokal & Rohlf 1995) (y), in terms of number of individuals, of *Protium spruceanum* (A and B) and *Pera glabrata* (C) versus the global (all species together) initial number and global initial basal area, per plots (x) in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W).  $R^2$  = coefficient of determination; ANOVA: F=test F; p=level of probability; dashed lines correspond to the 95% confidence limits.



**Figure 4** – Mean growth trajectories for species with 50 or more individuals in the first survey (1993-1994) in the studied gallery forest (21°21' S and 44°36'W). DGL, diameter at the ground level. The species are presented in two graphs only to facilitate a clearer visualization. A and B are on the same scale. The trajectories were calculated from quadratic regressions of mean growth.

## CONCLUSÃO

A diversidade de organismos e complexidade de suas inter-relações nas florestas tropicais sempre impressionou a comunidade científica e, mais atualmente, a sociedade humana como um todo. Se por um lado, as florestas tropicais emergem no século XXI como fontes importantes de recursos para a sociedade moderna, devido ao valor intrínseco da biodiversidade, por outro lado a complexidade destes ecossistemas desafia a ciência na compreensão dos seus mecanismos de funcionamento e estabelecimento de estratégias de manejo.

O presente estudo enfatizou como, mesmo dentro de uma área relativamente pequena, há uma enorme variação da dinâmica da comunidade e de suas populações componentes, seja em termos de estrutura horizontal ou vertical. Fica claro que, para a floresta de galeria estudada (e possivelmente para outras estruturalmente parecidas) as dinâmicas populacionais e da estrutura variam principalmente em relação ao distanciamento do córrego e os limites da floresta e o campo limpo circundante, sendo isto fortemente associado à umidade do solo e à penetração de luz na floresta. Por outro lado, fatores históricos parecem ser importantes, visto que os efeitos de um distúrbio localizado (pouco se sabe sobre este evento além das evidências de sua ocorrência) parecem ainda estar sendo sentidos tanto na estrutura da comunidade como na estrutura de uma das três espécies dominantes na área (*Protium spruceanum*).

A aparente ausência de distúrbios afetando a área como um todo parece estar levando a poucas mudanças ou mudanças pequenas em termos de densidade, tanto da comunidade como das populações. Por outro lado, tanto a comunidade como a maioria das populações mostrou um certo aumento em biomassa (medido através da área basal) na área.

Este ganho em biomassa tem sido observado em diversos outros fragmentos florestais da região. Em fragmentos que sofreram distúrbios intensos no passado (como é o caso dos demais fragmentos analisados na região) é comum ocorrer, após as perdas ligadas a morte das árvores, a recuperação da biomassa na área, no entanto, como explicar o aumento da biomassa em um fragmento onde tais perturbações extensivas não ocorreram? Poderia estar isto relacionada às mudanças climáticas globais (aquecimento do globo, aumento dos teores de CO<sub>2</sub> na atmosfera) ou mudanças climáticas mais restritas devido à construção do reservatório de Camargos nas proximidades a cerca de 40 anos? Ou seria isto um resultado da utilização humana das áreas circundantes levando ao carreamento de nutrientes para o interior da floresta aumentando sua disponibilidade para as árvores? Por outro lado, tanto a tendência à ausência de mudanças em termos de densidade, com a tendência ao aumento da biomassa poderiam representar apenas uma momento na história da presente floresta, podendo tais tendências serem revertidas de acordo com os ciclos climáticos ou variação natural das relações entre os organismos da floresta.

A enorme variabilidade não explicada das taxas de recrutamento, mortalidade e crescimento, tanto da comunidade como das populações aponta para uma importante questão a ser respondida no futuro: como estes processos ocorrem na escala dos indivíduos? A resposta a esta questão implica em investigar o papel da variabilidade genética nestes processos, analisar a nível individual o papel de outros organismos (competição intra e interespecífica e seus desdobramentos, polinização, dispersão e predação de sementes, herbivoria, entre outros) e analisar as variações ambientais às quais cada indivíduo está sujeito (principalmente em relação à luz). Também a investigação destes processos abrangendo indivíduos de menor porte (DNS < 5 cm) permitiria a melhor compreensão dos processos dinâmicos das populações.