

JÔNIO PIZZOL CALIMAN

**ESTRUTURA DIAMÉTRICA, BIOMASSA, INGRESSO E MORTALIDADE EM
FLORESTA ATLÂNTICA SECUNDÁRIA AO LONGO DE 24 ANOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2019

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa

T

Caliman, Jônio Pizzol, 1986-
C153e Estrutura diamétrica, biomassa, ingresso e mortalidade em
2019 floresta atlântica secundária ao longo de 24 anos / Jônio Pizzol
Caliman. – Viçosa, MG, 2019.
 xii, 81 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Geraldo Gonçalves dos Reis.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Florestas secundárias - Mata Atlântica. 2. Florestas -
Medição. 3. Comunidades vegetais. 4. Biomassa florestal.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Engenharia
Florestal. Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal.
II. Título.


CDO adapt. CDD 22. ed. 634.95246

JÔNIO PIZZOL CALIMAN

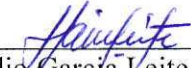
**ESTRUTURA DIAMÉTRICA, BIOMASSA, INGRESSO E MORTALIDADE EM
FLORESTA ATLÂNTICA SECUNDÁRIA AO LONGO DE 24 ANOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 25 de fevereiro de 2019.



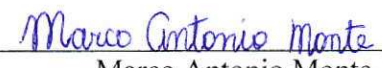
Maria das Graças Ferreira Reis
(Coorientadora)



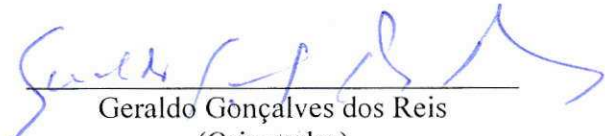
Helio Garcia Leite
(Coorientador)



Carlos Henrique Rodrigues de Oliveira



Marco Antonio Monte



Geraldo Gonçalves dos Reis
(Orientador)

Com imensa gratidão e amor dedico este trabalho à minha esposa, Julia, ao meu filho, Francisco. Aos meus pais. Ao meu irmão e a todos os meus familiares, por seu amor, apoio e presença ao longo do período de elaboração deste trabalho.

“Os mais belos pensamentos nada são sem as obras”

Santa Teresinha do Menino Jesus

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me conceder o dom da vida e por tantas graças vividas durante o período do doutorado.

À minha amada esposa, Julia Khéde Dourado Villa, doutoranda do Programa de Pós-Graduação em Bioquímica Aplicada, por todo seu amor, companheirismo, paciência, ajuda e dedicação em todos os momentos.

Ao meu filho, Francisco, pela sua chegada, pelo bem que representa em nossa família e pela sua misericórdia.

Aos meus pais, Anicelcio Caliman e Lourdes Pizzol Caliman, por serem meus exemplos de vida e minha força. Agradeço pela doação e pelo amor dedicados a mim por toda a vida.

Ao meu irmão, Cícero, aos meus primos, tios, avós, sogros por constituírem a essa amada família que tanto prezo. Obrigado pelo apoio e confiança de sempre.

Ao meu orientador, Prof. Geraldo Gonçalves dos Reis, e à minha coorientadora, Prof^a Maria das Graças Ferreira Reis, pela oportunidade de trabalhar em sua equipe durante esses anos. Obrigado pela convivência, ensinamentos, contribuições profissionais e acadêmicas, pelos conselhos e amizade.

Ao meu coorientador, Prof. Helio Garcia Leite, pela atenção, dedicação e colaboração durante o processo de coorientação.

Ao Prof. Rafael Tassinari Resende, pela colaboração e apoio durante o processo elaboração da tese.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Departamento de Engenharia Florestal e ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, pela oportunidade concedida para realização do doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado.

Aos funcionários do Departamento de Engenharia Florestal e da Pós-Graduação em Ciência Florestal, pela paciência, orientações e convivência, em especial, Alexandre, Dílson e Francisco (Chiquinho) que sempre me ajudaram.

Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia e Fisiologia Florestal, grandes parceiros nesse período de estudos, Filipe, Thales, Cátia, Ronan, Diogo, Felipe, Rodolfo e Junio. Obrigado pela convivência agradável e tranquila por todo esse tempo.

Ao Sebastião, funcionário do Viveiro do Departamento de Engenharia Florestal, por sua grande ajuda em campo.

A todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para que o presente trabalho se tornasse realidade.

BIOGRAFIA

JÔNIO PIZZOL CALIMAN, filho de Lourdes Pizzol Caliman e Anicelcio Caliman, nasceu no município de Castelo, Espírito Santo, em 22 de setembro de 1986.

Em março de 2006, iniciou o curso de Graduação em Engenharia Florestal na Universidade Federal do Espírito Santo, obtendo o título de Engenheiro Florestal em 10 de fevereiro de 2012.

Em agosto de 2012, ingressou no Curso de Mestrado em Ciência Florestal do Departamento de Engenharia Florestal da Universidade Federal de Viçosa, concluindo os requisitos indispensáveis para obtenção do título de Magister Scientiae em 11 de fevereiro de 2015.

Em março de 2015, ingressou no Curso de Doutorado em Ciência Florestal do Departamento de Engenharia Florestal da Universidade Federal de Viçosa, concluindo os requisitos indispensáveis para obtenção do título de Doctor Scientiae em 25 de fevereiro de 2019.

SUMÁRIO

RESUMO	ix
ABSTRACT	xi
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS	3
ARTIGO I – TEMPORAL AND SPATIAL VARIABILITY OF THE DIAMETER DISTRIBUTION OF THE SECONDARY BRAZILIAN ATLANTIC FOREST SUGGESTS SITE-SPECIFIC MANAGEMENT PRACTICES.....	6
RESUMO	6
ABSTRACT	7
HIGHLIGHTS	8
GRAPHICAL ABSTRACT	9
1. INTRODUCTION.....	10
2. MATERIAL AND METHODS.....	11
2.1 Data collection and analysis.....	12
3. RESULTS.....	16
4. DISCUSSION	24
5. CONCLUSIONS	28
6. REFERENCES.....	28
ARTIGO II – PRODUÇÃO DE BIOMASSA EM FLORESTA SECUNDÁRIA NO DOMÍNIO DA FLORESTA ATLÂNTICA DEPENDE DE FATORES LOCAIS E DA FLORÍSTICA.....	36
RESUMO	36
ABSTRACT	37
1. INTRODUÇÃO	38
2. MATERIAL E MÉTODOS	39
3. RESULTADOS	45
4. DISCUSSÃO.....	51
5. CONCLUSÕES.....	54
6. REFERÊNCIAS	54
ARTIGO III – INGRESSO E MORTALIDADE, AO LONGO DE 24 ANOS, EM FLORESTA ATLÂNTICA SECUNDÁRIA, EM MINAS GERAIS, BRASIL	62
RESUMO	62
ABSTRACT	63
1. INTRODUÇÃO	64

2. MATERIAL E MÉTODOS	65
2.1. Descrição da área de estudo	65
2.2. Coleta de dados	66
2.3. Ingresso e mortalidade	67
3. RESULTADOS	68
4. DISCUSSÃO	73
5. CONCLUSÕES.....	75
6. REFERÊNCIAS	75
CONCLUSÕES GERAIS	81

RESUMO

CALIMAN, Jônio Pizzol, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2019. **Estrutura diamétrica, biomassa, ingresso e mortalidade em Floresta Atlântica secundária ao longo de 24 anos.** Orientador: Geraldo Gonçalves dos Reis. Coorientadores: Maria das Graças Ferreira Reis e Helio Garcia Leite.

Inventários florestais contínuos (IFCs) são ferramentas importantes para o manejo adequado de florestas. Análises como a distribuição diamétrica, quantificação de biomassa e ingresso e mortalidade permitem compreender melhor a dinâmica da floresta e facilitam a tomada de decisões para gestão e conservação. O objetivo desse estudo foi avaliar a distribuição de diâmetros, a produção de biomassa e o ingresso e mortalidade de árvores, ao longo de 24 anos, em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil. As árvores maiores que 5,0 cm de diâmetro foram sistematicamente monitoradas de 1992 a 2016, em dez sítios diferentes. O diâmetro quadrático médio (Dq), o incremento periódico anual do diâmetro quadrático médio (API_{Dq}), o Quociente de Liocourt (q) e a distribuição de diâmetros, usando o modelo exponencial de Meyer, foram analisados. O teste de identidade de modelos foi usado para comparar a distribuição diamétrica nos diferentes sítios da floresta e ao longo dos anos de medição. A biomassa total (B_T) – soma de biomassa de fuste, galhos, folhas, raízes, lianas e árvores com menos de 5,0 cm de dap – foi estimada a partir de equações de biomassa, equações de volume e densidade da madeira. Diferentes modelos foram testados para descrever a produção de biomassa em função dos sítios. O modelo logístico foi utilizado para descrever a produção de biomassa em função dos grupos ecológicos e da fertilidade do solo e, depois, o teste de identidade de modelos foi aplicado. O ingresso e a mortalidade foram expressos em demografia (contagens) de indivíduos e respectivas taxas anuais médias e área basal, para cada intervalo de medição. A mortalidade das árvores foi analisada, também, por classe de diâmetro, em cada sítio, empregando-se intervalos de classe com amplitude de 5,0 cm. Não houve mudança na distribuição de diâmetros ao longo do tempo para a floresta como um todo, independente dos sítios. No entanto, quando os dez sítios e cada ano de medição foram analisados separadamente, os testes mostraram diferenças. A produção de biomassa variou de 180,11 Mg ha⁻¹ (1992) a 353,60 Mg ha⁻¹ (2016) para a floresta como um todo. Produção diferenciada de biomassa foi observada em função dos sítios e da florística (grupos ecológicos). As espécies secundárias iniciais (SI) acumularam mais biomassa do que as pioneiras (P) e as secundárias tardias (ST). O acúmulo de biomassa foi maior nos sítios com alta fertilidade natural. A taxa de ingresso variou de 1,75 % ano⁻¹

a $6,66 \text{ \% ano}^{-1}$ e a de mortalidade oscilou de $1,91 \text{ \% ano}^{-1}$ a $2,90 \text{ \% ano}^{-1}$, nos diferentes intervalos de medição. O ingresso e a mortalidade variaram de acordo com os sítios. A área basal das árvores mortas foi maior do que a área basal das árvores ingressantes. Houve uma mortalidade de 82 árvores ha^{-1} na primeira classe de diâmetro (56,07 % das árvores mortas). Conclui-se que a análise específica de cada sítio quanto à distribuição diamétrica, produção de biomassa e dinâmica de ingresso e mortalidade é necessária para implementar práticas e recomendações de manejo adequadas, particularmente nas áreas montanhosas, caracterizadas por variações ambientais distintas e perceptíveis.

ABSTRACT

CALIMAN, Jônio Pizzol, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2019. **Diameter distribution, biomass, ingrowth and mortality in secondary Atlantic Forest in a 24-years period.** Adviser: Geraldo Gonçalves dos Reis. Co-advisers: Maria das Graças Ferreira Reis and Helio Garcia Leite.

Continuous forest inventories (CFI's) are important tools for proper forest management. Analyzes such as diameter distribution, biomass quantification, ingrowth and mortality allow better understanding of forest dynamics and facilitate decision making for management and conservation. The aim of this study was to evaluate the diameter distribution, the biomass production, and the ingrowth and mortality of trees, over 24 years, in a secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil. Trees greater than 5.0 cm diameter were systematically monitored from 1992 to 2016, in ten different sites. The quadratic mean diameter (Dq), the Dq annual periodic increment (API_{Dq}), Liocourt's Quotient (q), and diameter distribution, by using the Meyer's exponential model, were analysed. Identity test was used to compare the diameter distribution at different sites and measurement years. The total biomass (B_T) – sum of biomass of stem, branches, leaves, roots, lianas and trees with less than 5.0 cm of dbh – was estimated using biomass equations, volume equations and wood density. Several models were tested to describe the forest yield for specific sites. The logistic model was used to describe biomass yield as a function of ecological groups and soil fertility and, afterwards, identity test was applied. Ingrowth and mortality were expressed as demography (counts) of individuals, and average annual rates, and basal area for each inventory period. Tree mortality was also analyzed as a function of diameter class, at each site, with class intervals of 5.0 cm. There was no change in diameter distribution over time for the forest as a whole, independent of the sites. However, when the ten sites and each inventory year were analyzed separately, there were differences. The biomass yield varied from 180.11 Mg ha⁻¹, in 1992, to 353.60 Mg ha⁻¹ in 2016 for the forest as a whole. Differentiated biomass yield was observed as a function of sites and floristic composition (ecological groups). Early secondary (ES) species accumulated more biomass than pioneers (P) and late secondary (LS) ones. The accumulation of biomass was higher in sites with high natural fertility. The ingrowth rate ranged from 1.75% year⁻¹ to 6.66% year⁻¹ and mortality ranged from 1.91% year⁻¹ to 2.90% year⁻¹, at different inventory intervals. Ingrowth and mortality rates varied according to sites. The basal area of the dead trees was larger than the basal area of the ingrowth trees. There was a mortality of 82 trees ha⁻¹ in the first diameter class

(56.07 % of the dead trees). We conclude that site-specific analysis of diameter distribution and biomass production is necessary to implement appropriate management practices and recommendations, particularly in mountainous areas, characterized by distinct and perceptible environmental variations. In addition, the analysis of the influence of local conditions on the ingrowth and mortality of trees is necessary to take actions to minimize impacts in the forest.

INTRODUÇÃO GERAL

Os inventários florestais contínuos (IFC) são ferramentas determinantes, principalmente, no manejo adequado de florestas inequiâneas. Permitem compreender a dinâmica da floresta, o que facilita a tomada de decisão em relação à seleção de estratégias de manejo e conservação. No Brasil, a Mata Atlântica é um bioma que se constitui em um *hotspot* de biodiversidade. Esse bioma se estende ao longo de toda a costa leste do País, possui grande potencial de sequestro de carbono e vem sofrendo intensa fragmentação e degradação, principalmente nas últimas décadas (HADDAD et al., 2015; SCARANO; CEOTTO, 2015; SOSMA, 2016; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017). Estudos com base em dados de IFC em florestas atlânticas secundárias facilitarão a análise da estrutura diamétrica, bem como a quantificação da biomassa e o entendimento da dinâmica de mortalidade e ingresso nessas florestas (LEWIS et al., 2004; KARIUKI et al., 2006). Entretanto, esses estudos muitas vezes são realizados para um curto período de tempo (PAULA et al., 2002; SILVA et al., 2004; ROLIM et al., 2005; SHIMAMOTO et al., 2014; FIGUEIREDO et al., 2015; SOUZA, 2015), o que dificulta uma análise mais completa e detalhada da dinâmica da floresta.

A análise da distribuição de diâmetros permite, por exemplo, caracterizar as tipologias florestais, os estádios sucessionais e de conservação, a dinâmica de crescimento e os potenciais grupos de espécies de valor comercial encontrados na floresta (MEYER et al., 1961; FELFILI; SILVA JÚNIOR, 1988; MACHADO et al., 1998, IMAÑA-ENCINAS et al., 2013, ORELLANA et al., 2014, LIMA et al., 2015, LIMA et al., 2017). O estudo das variações na estrutura diamétrica entre locais específicos na floresta, também, facilita o seu manejo em relação à produção de madeira e à conservação de sua biodiversidade (MEYER, 1952; MEYER et al., 1961; IGE et al., 2013; TAUBERT et al., 2015; LIMA et al., 2017).

As florestas tropicais detêm grande potencial de armazenamento de carbono, o que pode ser avaliado através de sua biomassa (BONAN, 2008). A avaliação de biomassa na Floresta Amazônica tem sido frequente (PHILLIPS et al., 2008; PHILLIPS et al., 2009; HUNTINGFORD et al., 2013; BRIENEN et al., 2015; CHAZDON et al., 2016; POORTER et al., 2016). Por outro lado, na Floresta Atlântica, estudos são menos frequentes (ROLIM et al., 2005; SOUZA, 2015).

As características ambientais das diversas áreas numa floresta, como a inclinação do terreno, a umidade e a fertilidade do solo e a proximidade de cursos hídricos e da borda do fragmento, dentre outros, são fundamentais para o entendimento da dinâmica da

floresta. A mortalidade mais elevada que o ingresso é uma situação que ameaça a produtividade e estabilidade do ecossistema florestal. Avaliar o crescimento e a sobrevivência dos indivíduos possibilitam a predição do número de árvores de determinadas espécies da floresta (BUCHMAN et al., 1983; MCINTYRE et al., 1999; BUGMANN, 2001).

Nesse contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar a distribuição de diâmetros (1), a produção de biomassa (2) e a dinâmica de ingresso e mortalidade de árvores (3), em diferentes sítios, em uma Floresta Atlântica secundária, ao longo de 24 anos.

REFERÊNCIAS

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F.P.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F.; CHAZDON, R.L.; MEAVE, J.A.; NORDEN, N.; SANTOS, B.A.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v.92, n.1, p.326-340, 2017.
- BONAN, G.B. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. **Science**, v.320, n.5882, p.1444–1449, 2008.
- BRIENEN, R.J.; PHILLIPS, O.L.; FELDPAUSCH, T.R.; GLOOR, E.; BAKER, T.R.; LLOYD, J.; ...; MARTINEZ, R.V. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v.519, n.7543, p.344-348, 2015.
- BUCHMAN, R.G.; PEDERSON, S.P.; WALTERS, N.R. A tree survival model with application to species of the Great Lakes region. **Canadian Journal of Forest Research**, v.13, n.4, p.601- 608, 1983.
- BUGMANN, H. A review of forest gap models. **Climatic change**, v.51, p.259–305, 2001.
- CHAZDON, R.L.; BROADBENT, E.N.; ROZENDAAL, D.M.; BONGERS, F.; ZAMBRANO, A.M.A.; AIDE, T.M.; ...; CRAVEN, D. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. **Science Advances**, v.2, n.5, e1501639, 2016.
- FELFILI, J.M.; SILVA JÚNIOR, M.C. Distribuição dos diâmetros numa faixa de cerrado na Fazenda Água Limpa (FAL), em Brasília-DF. **Acta Botanica Brasilica**, v.2, n.1-2, p.85–105, 1988.
- FIGUEIREDO, L.T.M.D.; SOARES, C.P.B.; SOUSA, A.L.D.; LEITE, H.G.; SILVA, G.F.D. Carbon stock dynamics of tree stems in a tropical semideciduous forest. **Cerne**, v.21, n.1, p.161-167, 2015.
- HADDAD, N.M.; BRUDVIG, L.A.; CLOBERT, J.; DAVIES, K.F.; GONZALEZ, A.; HOLT, R.D.; LOVEJOY, T.E.; SEXTON, J.O.; AUSTIN, M.P.; COLLINS, C.D.; COOK, W.M.; DAMSCHEN, E.I.; EWERS, R.M.; FOSTER, B.L.; JENKINS, C.N.; KING, A.J.; LAURANCE, W.F.; LEVEY, D.J.; MARGULES, C.R.; MELBOURNE, B.A.; NICHOLLS, A.O.; ORROCK, J.L.; SONG, DAN-XIA; TOWNSHEND, J.R. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. **Science Advances**, v.1, n.2, e1500052, 2015.
- HUNTINGFORD, C.; ZELAZOWSKI, P.; GALBRAITH, D.; MERCADO, L.M.; SITCH, S.; FISHER, R.; ...; MALHI, Y. Simulated resilience of tropical rainforests to CO 2-induced climate change. **Nature Geoscience**, v.6, n.4, p.268-273, 2013.
- IGE, P.O.; AKINYEMI, G.O.; ABI, E.A. Diameter distribution models for tropical natural forest trees in Onigambari Forest Reserve. **Journal of Natural Sciences Research**, v.3, n.12, p.14-22, 2013.
- IMAÑA-ENCINAS, J.; CONCEIÇÃO, C.A.; SANTANA, O.A.; IMAÑA, C.R.; PAULA, J.E. Distribuição diamétrica de um fragmento de Floresta Atlântica no município de Santa Maria de Jetibá, ES. **Floresta**, v.43, n.3, p.385-394, 2013.
- KARIUKI, M.; KOOYMAN, R.M.; SMITH, R.G.B.; WARDELL-JOHNSON, G.; VANCLAY, J.K. Regeneration changes in tree species abundance, diversity and structure

in logged and unlogged subtropical rainforest over a 36-year period. **Forest Ecology and Management**, v.236, n.2-3, p.162-176, 2006.

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

LIMA, R.A.F.; BATISTA, J.L.F.; PRADO, P.I. Modeling tree diameter distributions in natural forests: An evaluation of 10 statistical models. **Forest Science**, v.61, n.2, p.320–327, 2015.

LIMA, R.B.; BUFALINO, L.; ALVES JUNIOR, F.T.; SILVA, J.A.A.; FERREIRA, R.L.C. Diameter distribution in a Brazilian tropical dry forest domain: predictions for the stand and species. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.89, n.2, p.1189–1203, 2017.

MACHADO, S.A.; BARTOSZEK, A.C.P.S.; OLIVEIRA, E.B. Estudo da estrutura diamétrica para *Araucaria angustifolia* em florestas naturais nos estados da região sul do Brasil. **Floresta**, v.26, n.1-2, p.59–70, 1998.

MCINTYRE, S.; LAVOREL, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T.D.A. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. **Journal of Vegetation Science**, v.10, n.5, p.621-630, 1999.

MEYER, H.A. Structure, growth, and drain in balanced uneven-aged forests. **Journal of forestry**, v.50, n.2, p.85-92, 1952.

MEYER, H.A.; RECKNAGEL, A.B.; STEVENSON, D.D.; BARTOO, R.A. **Forest Management**, 2.ed. ed. John Wiley & Sons, New York. 1961.

ORELLANA, E.; FIGUEIREDO FILHO, A.; NETTO, S.P.; DIAS, A.N. Modelagem da distribuição diamétrica de espécies florestais em um fragmento de floresta ombrófila mista. **Revista Árvore**, v.38, n.2, p.297–308, 2014.

PAULA, A.D.; SILVA, A.F.D.; SOUZA, A.L.D.; SANTOS, F.A.M.D. Changes in the floristic composition of wood species observed in a 14 year period in a Seasonal Semideciduous Forest in Viçosa-MG, Southeastern Brazil. **Revista Árvore**, v.26, n.6, p.743-749, 2002.

PHILLIPS, O.L.; ARAGÃO, L.E.; LEWIS, S.L.; FISHER, J.B.; LLOYD, J.; LÓPEZ-GONZÁLEZ, G.; ...; VAN DER HEIJDEN, G. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, v.323, n.5919, p.1344-1347, 2009.

PHILLIPS, O.L.; LEWIS, S.L.; BAKER, T.R.; CHAO, K.J.; HIGUCHI, N. The changing Amazon forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v.363, n.1498, p.1819-1827, 2008.

POORTER, L.; BONGERS, F.; AIDE, T. M.; ZAMBRANO, A.M.A.; BALVANERA, P.; BECKNELL, J.M.; ...; CRAVEN, D. Biomass resilience of neotropical secondary forests. **Nature**, v.530, n.7589, p.211-214, 2016.

ROLIM, S.G.; JESUS, R.M.; NASCIMENTO, H.E.M.; COUTO, H.T.Z.; CHAMBERS, J.Q. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, v.142, n.2, p.238–246, 2005.

SCARANO, F.R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic Forest: impact, vulnerability, and

adaptation to climate change. **Biodiversity and Conservation**, v.24, n.9, p.2319-2331, 2015.

SHIMAMOTO, C.Y.; BOTOSSO, P.C.; MARQUES, M.C. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forests? Estimates from tree species in the Brazilian Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v.329, p.1-9, 2014.

SILVA, C.T.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F.; SILVA, E.; CHAVES, R.A. Avaliação temporal da florística arbórea de uma floresta secundária no município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v.28, n.3, 429–441, 2004.

SOSMA - Fundação SOS Mata Atlântica, 2016. **Relatório Anual 2016**. 130p.

SOUZA, F.C. **Dinâmica da estrutura e do estoque de carbono da vegetação arbórea adulta em 20 anos, em floresta secundária da Mata Atlântica**. Viçosa, MG: UFV. 2015. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa. 2015.

TAUBERT, F.; JAHN, M.W.; DOBNER, H.J.; WIEGAND, T.; HUTH, A. The structure of tropical forests and sphere packings. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.112, n.49, p.15125-15129, 2015.

**ARTIGO I – TEMPORAL AND SPATIAL VARIABILITY OF THE DIAMETER
DISTRIBUTION OF THE SECONDARY BRAZILIAN ATLANTIC FOREST
SUGGESTS SITE-SPECIFIC MANAGEMENT PRACTICES**

RESUMO

A distribuição de diâmetro das árvores de uma floresta permite entender seus processos ecológicos e ajuda a definir ações em relação ao manejo florestal para a conservação da floresta, aumento da biodiversidade, produção e comércio de carbono. As variações no diâmetro das árvores em Floresta Atlântica secundária, ao longo de 24 anos, em diferentes sítios, foram estudadas. O diâmetro a 1,3 m de altura (*dap*) foi obtido para árvores com mais de 5,0 cm de diâmetro, em dez sítios, de 1992 a 2016. O diâmetro quadrático médio (*Dq*), o incremento periódico anual do *Dq* (*IPADq*) e o Quociente de Liocourt foram calculados. A distribuição de diâmetros foi caracterizada através do modelo exponencial de Meyer. O *IPADq* médio, no período de 24 anos, foi de 0,03 cm ano⁻¹, com aumento médio de 0,21% (0,74% a -0,45%). A distribuição de diâmetros para a floresta como um todo, manteve o formato de J-invertido ao longo de 24 anos. Quando os dez locais e cada ano de inventário foram analisados separadamente, foi observada variação nas distribuições de diâmetros, com diferenças na capacidade de recuperação para a forma de J-invertido entre 1992 e 2016. Os resultados sugerem a necessidade de propor planos de manejo para sítios específicos para a recuperação da estrutura da Floresta Atlântica secundária, que predomina em região montanhosa com acentuada variação ambiental.

Palavras-chave: Florestas inequiâneas, Estrutura do diâmetrica x sítios, Fragmento florestal, Sucessão secundária

ABSTRACT

Forest diameter distribution allows to understand its ecological processes, and to define actions related to forest management aiming forest conservation, biodiversity increase, production, and carbon sequestration, among others. This study attempted to identify diameter distribution variation in the secondary Atlantic Forest, as a function of sites, over 24 years. The diameter at 1.3 m of height (*dbh*) was measured for each tree over 5.0 cm *dbh*, in ten sites, from 1992 to 2016. The quadratic mean diameter (Dq), the Dq annual periodic increment (API_{Dq}), the Liocourt's Quotient (q), and the diameter distribution with the Meyer's exponential model, were analysed. The average API_{Dq} over 24 years was $0.03 \text{ cm year}^{-1}$, an average increase of 0.21%, with site variation from 0.74% to -0.45%. The distribution of diameters of the forest as a whole maintained the reverse J-shaped over the 24-year period. When the ten sites and each inventory year were analysed separately, the variation in the diameter distribution was evident, and there were differences in the reverse J-shaped distribution recovery capacity from 1992 to 2016. These results suggest the need to propose site specific management plan to recover the Atlantic Forest structure, which predominates in mountainous region, i.e., with distinct environmental conditions.

Keywords: Uneven-aged forest, Environment x diameter structure, Forest fragment, Secondary succession

HIGHLIGHTS

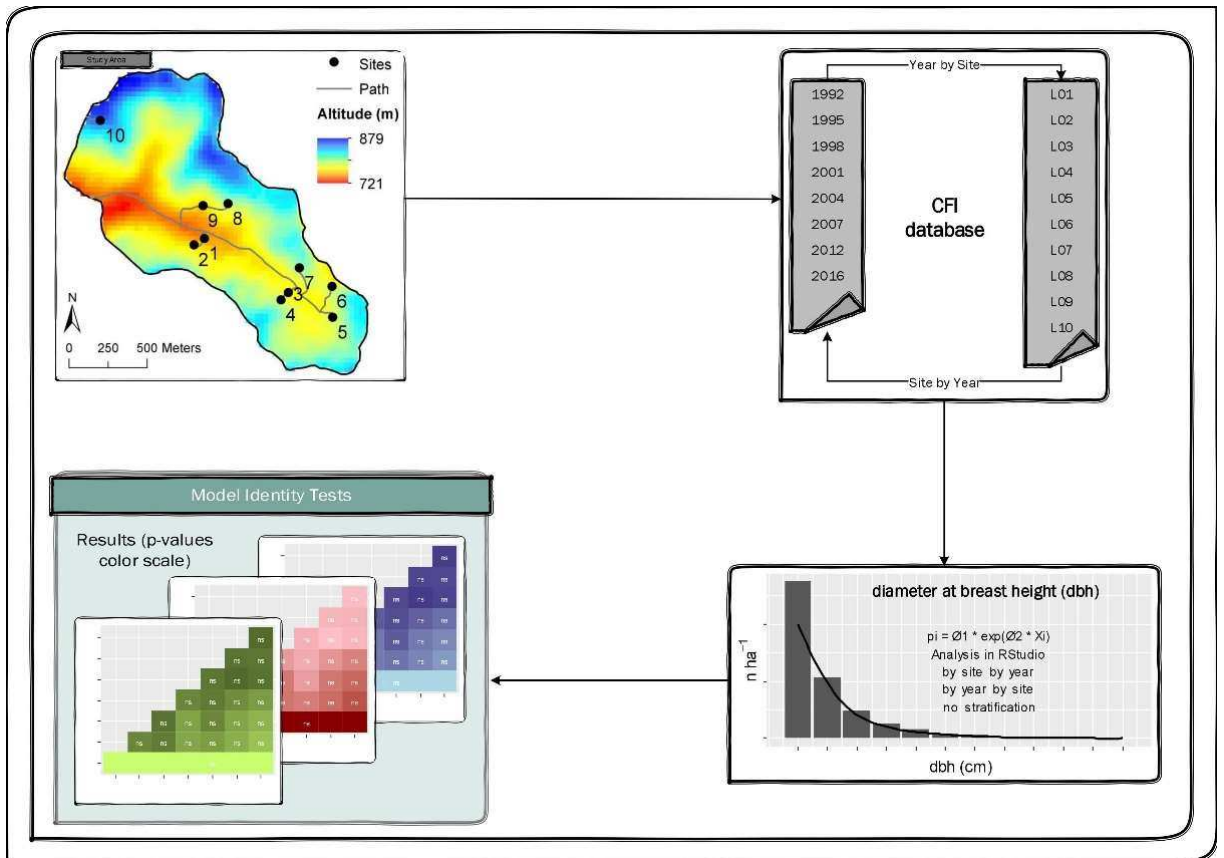
Generalisations of forest diameter distribution, particularly in the mountainous regions, lead to errors in the forest management techniques.

Identity tests demonstrated diameter distribution differences as a function of site and for different inventory years.

Ecological processes associated with diameter distribution differed, depending upon the specific environmental traits of each site.

Management recommendations and silvicultural techniques should consider specific sites when wide environmental variability is present within the forest.

GRAPHICAL ABSTRACT



1. INTRODUCTION

The Brazilian Atlantic Forest, with high population density, underwent through an intense level of forest fragmentation and degradation (HADDAD et al., 2015; SCARANO; CEOTTO, 2015; SOSMA, 2016; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017). This biome, classified as a biodiversity hotspot (MYERS et al., 2000), supports many commercially valuable species, and has a high potential for carbon sequestration, as a majority of its fragments continue to be in the process of regeneration (ALVES et al., 2010; VIEIRA et al., 2011; TORRES et al., 2013; SOUZA, 2015; POORTER et al., 2016). These forests under regeneration can be managed to increase their production and environmental benefit potentiality, based on continuous forest inventories (CFI). They enable to understand of the forest structure, dynamics and growth; distribution of diameter; prognosis of yield; definition of management plans and silvicultural systems to obtain multiple use of the forest; environmental impacts; and economic evaluation of the forest (CAMPOS; LEITE, 2013; SOUZA; SOARES, 2013; LINDENMAYER, 2019). However, the CFI's are quite scarce for the secondary Atlantic Forest.

The study of the distribution of diameters over time is important to establish forest management plans. This temporal distribution can vary with site characteristics, such as pedoform, aspect, slope, solar radiation, soil moisture, and fertility (MEYER et al., 1961; FELFILI; SILVA JÚNIOR, 1988; FELFILI, 1997; MACHADO et al., 1998; IMAÑA-ENCINAS et al., 2013; ORELLANA et al., 2014; LIMA et al., 2015; LIMA et al., 2017). Also, allows the analysis of the types of vegetation, successional stages, degree of exposure to environmental stress, management, anthropogenic disturbances, harvesting and other uses of forest resources (DENSLOW, 1995; GELDENHUYS, 2004; TICKTIN, 2004; BAKER et al., 2005; COOMES; ALLEN, 2007; WANG et al., 2009; BREWER, 2015).

Distribution of diameters has always played an important role in silviculture (GARCÍA, 1991; MCELHINNY et al., 2005), explaining age structure (GOVE; PATIL, 1998), and regeneration strategies (BATCHELER, 1985). It also allows forest managers to relate to stand density, volume, prognosis of yield, vegetation diversity, disturbances, and history of forests (BAILEY; DELL, 1973; SCHREUDER; SWANK, 1974; DENSLOW, 1995). Furthermore, in uneven-aged forests helps determining the trends of forest structure and management plans, and application of wood harvesting control methods (SMITH; LAMSON, 1982; CAMPOS et al., 1983; CAMPOS; LEITE, 2013; SOUZA; SOARES, 2013).

In undisturbed uneven-aged forest it is found a dwindling number of trees in successive diameter classes (MEYER, 1952), and is distinguished by its exponential form (reverse J-shaped) and an adequate number of trees to compensate for the natural mortality, and, ultimately, the harvested trees. The probability density or cumulative diameter distribution functions helps in describing the forest diameter structure (BURR, 1942; HAFLEY; SCHREUDER, 1977; LITTLE, 1983; UMAÑA; ALENCAR, 1998; WANG et al., 2007; MØNNESS, 2011; IMAÑA-ENCINAS et al., 2013; ORELLANA et al., 2014; SOUZA et al., 2016; LIMA et al., 2015; LIMA et al., 2017). All these diameter distribution studies are related to a specific age. Few studies have been conducted across an age sequence for tropical forests (CANALEZ et al., 2006; MACHADO et al., 2017), despite its great importance on understanding the forest dynamics and to establish the forest management plans. Variation in diameter structure among sites also plays a vital role in the decision-making with respect to forest management, focussing mainly on maintaining the wood production and biodiversity (MEYER, 1952; MEYER et al., 1961; IGE et al., 2013; TAUBERT et al., 2015; LIMA et al., 2017).

The diameter data obtained in age sequence is necessary to understand the temporal analysis of tree growth. However, the diameter distribution frequently has been analysed punctually, i.e., at a single age and site. As the Atlantic Forest is mainly located in a mountaineous region, there is a great variation in environmental conditions, which may interfere on tree diameter. In this context, the objective of this study was to analyze the spatial differences and the temporal evolution of the diameter distribution of a secondary Atlantic Forest over 24 years, considering the fragment as a whole, and different sites within the forest.

2. MATERIAL AND METHODS

The study was performed in a secondary forest area, classified as Mountain Semideciduous Seasonal Forest, in the Atlantic Forest, in Viçosa, Minas Gerais, Brazil (20° 48' 00" South latitude and 42° 51' 30" West longitude; altitude of 782 m). This is the largest forest fragment in the region, extending across 194 ha. This area experienced disturbances in the past, chiefly for selective wood logging and partial tree removal to accommodate the coffee crop (*Coffea arabica* L.) beneath the forest, and for pasture cultivation; however, it has gone through full protection lately (GARCIA et al., 2011). The matrix of the neighbouring areas includes forests in various stages of succession and pasture. The relief consist of a sequence of depressed plateaus, irregular surfaces, and the

coincidence of the elevation tops, with a prevalence of Red-Yellow Latosol along the slopes and top, and Red Yellow Cambic Podzols on the terraces (CORRÊA, 1984). The climate is classified as humid subtropical climate (Cwa) (ALVARES et al., 2013); the average annual temperature is 19.5°C and the average annual rainfall is 1,361 mm; in the winter there is a period with water deficit.

2.1 Data collection and analysis

Trees diameter data were evaluated in eight occasions, 1992, 1995, 1998, 2001, 2004, 2007, 2012 and 2016, in 60 permanent plots, situated in ten forest fragment sites, which revealed distinct features (Table 1); each site was composed of six contiguous 10 x 20 m rectangular plots. The plots were established in sites located in the upper-third, lower-third, half-slope and Lowland areas, with different aspects, soil fertility levels and floristic similarity, according to Caliman (2015).

For each inventory year, tree diameter at 1.3 m of height (*dbh*) of all the individual trees of $dbh \geq 5.0$ cm was measured. Each tree was identified at the family, genus and species levels when possible, based on the Angiosperm Phylogeny Group System (APG III, 2009). Data from these inventories, mainly related to the species importance value, were partially published by Fernandes (1998), Silva (2003), Silva et al. (2004), Caliman (2015) and Souza (2015).

The quadratic mean diameter (Dq) was obtained by the expression:

$$Dq = \sqrt{n^{-1} \sum_{i=1}^n dbh_i^2}$$

where n = number of individuals, and dbh = diameter at 1.3 m of height, cm).

The annual periodic increment of Dq (API_{Dq}) for each sampling period, was obtained by the expressions:

$$API_{Dq}(cm) = (Dq_{j+1} - Dq_j) / t$$

$$API_{Dq}(\%) = (((Dq_{j+1}) / Dq_j) - 1)100 / t$$

API_{Dq} = annual periodic increment, in cm ano⁻¹ and percentage; Dq = value of quadratic mean diameter obtained in two successive inventory years ($j; j+1$) and t = period, in years between j and $j+1$).

Table 1. Characterisation of the sites examined in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil. The topographic positions include: Upper-Third (UT), Lower-Third (LT), Half-slope (HS), Lowland (L); floristic groups of similarity include: A = L05 and L06, B = L01 and L02, C = L08 and L09, and D = L03, L04, L07 and L10); the ecological group is signified by the relation NC:P:IS:LS, where NC = No classified, P = Pioneer species, ES = Early secondary L10species, LS = Late secondary species); SB = Sum of bases.

	Forest sites									
	L01	L02	L03	L04	L05	L06	L07	L08	L09	L10
Altitude (m)	747	765	776	790	789	787	805	798	768	858
Aspect ⁽¹⁾	Northeast	Northeast	Northeast	Northeast	-	Southwest	Southwest	Southwest	Southwest	Southwest
Topographic position ⁽¹⁾	UT	HS	LT	HS	L	LT	HS	HS	LT	UT
Slope(% ⁽¹⁾)	40	21	43	80	3	51	45	20	14	45
Leaf area index ⁽²⁾	3.35	3.82	4.25	3.67	4.10	3.70	3.87	4.24	4.01	3.89
Soil moisture (% ⁽²⁾)	8.99	2.20	10.37	7.39	7.42	14.67	9.59	12.91	3.67	18.26
SB(cmol _c /dm ³) ⁽²⁾	1.44	1.00	0.30	0.08	7.47	4.77	0.24	0.41	1.56	0.15
SB(cmol _c /dm ³) ⁽³⁾	1.68	0.79	0.44	0.19	5.15	4,31	0.28	0.55	1.64	0.30
Ca ²⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽²⁾	0.90	0.57	0.03	0.00	6.07	3.53	0.07	0.10	0.83	0.03
Ca ²⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽³⁾	1.00	0.40	0.10	0.00	4.00	2.90	0.00	0.20	0.80	0.10
Mg ²⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽²⁾	0.47	0.33	0.17	0.00	1.20	1.10	0.10	0.23	0.57	0.03
Mg ²⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽³⁾	0.60	0.30	0.20	0.10	1.00	1.20	0.10	0.20	0.60	0.10
Al ³⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽²⁾	0.90	1.50	1.60	2.03	0.00	0.10	1.97	1.97	1.00	1.27
Al ³⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽³⁾	1.20	1.70	1.50	1.70	0.10	0.00	1.90	1.90	1.20	1.20
pH ⁽²⁾	4.60	4.20	4.10	3.90	6.00	5.50	4.00	4.20	4.50	4.10
pH ⁽³⁾	4.60	4.20	4.20	4.10	5.50	5.30	4.20	4.30	4.70	4.50
P(mg/dm ³) ⁽²⁾	0.33	0.97	0.70	1.47	0.53	0.63	0.57	0.27	0.33	0.27
P(mg/dm ³) ⁽³⁾	2.30	3.10	2.00	2.60	1.30	2.20	2.50	2.50	2.10	1.90
K(mg/dm ³) ⁽²⁾	29.00	40.67	38.33	30.33	78.67	55.00	31.00	29.67	64.00	33.33
K(mg/dm ³) ⁽³⁾	44.00	50.00	41.00	36.00	60.00	55.00	45.00	45.00	67.00	37.00
Floristic similarity ⁽⁴⁾	B	B	D	D	A	A	D	C	C	D
Soil fertility ⁽⁴⁾	Medium	Medium	Low	Low	High	High	Low	Medium	Medium	Low
Ecological group ⁽⁵⁾	2:6:9:2	2:10:9:7	10:6:27:12	7:4:29:12	5:6:19:20	13:9:21:18	10:9:23:14	8:14:12:6	2:11:10:5	8:8:24:8
Ecological group ⁽⁶⁾	2:10:14:4	4:9:15:9	11:2:26:12	9:3:24:11	6:4:17:20	17:6:20:18	11:7:23:18	11:13:18:12	4:13:16:8	11:9:27:9
Stems/ha ⁽⁵⁾	717	1,333	2,158	1,617	2,225	2,400	1,483	1,467	1,017	1,717
Stems/ha ⁽⁶⁾	1,500	1,550	1,975	1,642	2,333	2,383	1,533	2,342	1,692	1,800

(1) = FERNANDES (1998); (2) = GARCIA (2009); (3) = SOUZA (2015); (4) = CALIMAN (2015) – Soil fertility classification based on the recommendations of ALVAREZ et al. (1999) and classification of floristic similarity based on cluster analysis; (5) = first measurement (1992); (6) = last measurement (2016).

The diameters were grouped into diameter classes, starting at the class center of 7.5 cm, and with an amplitude of 5.0 cm. The distribution of diameters were compared in three ways: (1) whole forest fragment investigated for each inventory year, without evaluating the different sites; (2) for each inventory year, considering the variations in the sites; and (3) for each forest site, considering the inventory years (Figure 1). An analysis of the diameter distribution was undertaken using the probabilities of the occurrence of the individuals in each diameter class, calculated by the Meyer's exponential function:

$$p_i = \theta_1 e^{\theta_2 X_i} + \varepsilon_i$$

where p_i = proportion of individuals in the i -th diameter class, X_i = i -th centre of the diameter class and, θ_1 , θ_2 = model parameters.

The choice of the Meyer's exponential function is justified by the possibility of obtaining the Liocourt's Quotient, widely used in forest management, in order to obtain a balanced forest with the application of the BDq method, for example (MEYER, 1952; CAMPOS et al., 1983). With the Liocourt's Quotient there is also the possibility of inferring on the conservation status of the uneven-aged forests, the proportionality of the number of individuals in the diameter classes and the shape and intensity of the projected curve.

The adherence between the observed and estimated distributions was evaluated using the Kolmogorov-Smirnov test ($\alpha = 0.05$). The quality of the model fit was evaluated using the Pearson correlation coefficient (r).

Liocourt's Quotient (q) was estimated with the parameters θ_1 e θ_2 using the expression:

$$q = (\theta_1 e^{\theta_2 X_i}) / (\theta_1 e^{\theta_2 X_{i+1}})$$

where θ_1 , θ_2 = model parameters and X = successive centres of the diameter class (i ; $i+1$). Besides that, q quotients were also calculated for the observed distribution of diameters by dividing the number of trees in each *dbh* class by the number of trees in the next larger *dbh* class (MEYER, 1952), and the average of these quotients was termed *q-value*.

The numbers of individuals per hectare (n_i), in each diameter class, were calculated by:

$$n_i = p_i \times N_{obs} \times f_c$$

where N_{obs} is the total number of individuals sampled ($n \text{ ha}^{-1}$) and f_c is the conversion factor ($10,000/1,200 = 8.33$).

The adusted diameter distributions were compared between the inventory years and between sites using an identity test (LEITE; OLIVEIRA, 2002) with $\alpha = 0.05$. The statistical procedure adopted, resulted from a combination of the statistic F as modified from Graybill (1976), the test of the medium error and, the linear correlation coefficient. Based on these data, a ruling decision was proposed to test the hypothesis of identity between two analytical methods or any two vectors, that is, groups of quantitative data. Termed Y_l and Y_j , the two vectors of quantitative data are represented as follows:

$$Y_1 = \begin{bmatrix} 1 & Y_{11} \\ 1 & Y_{12} \\ \vdots & \vdots \\ 1 & Y_{1n} \end{bmatrix}; Y_j = \begin{bmatrix} Y_{j1} \\ Y_{j2} \\ \vdots \\ Y_{jn} \end{bmatrix}$$

The relationship between Y_1 and Y_j can be matricially expressed for $Y_j = Y_1\beta + \varepsilon$, where:

$$\beta = \begin{bmatrix} \beta_0 \\ \beta_1 \end{bmatrix}; \varepsilon = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 \\ \varepsilon_2 \\ \vdots \\ \varepsilon_n \end{bmatrix}$$

Under the normality hypothesis:

$$F(H_0) = \frac{(\beta - \theta)'(Y'_1 Y_1)(\beta - \theta)}{2RMS} \sim F_{\alpha(2, n-2 \text{ d.f.})}$$

$$\beta = \begin{bmatrix} \beta_0 \\ \beta_1 \end{bmatrix}; \theta = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix}; Y'_1 Y_1 = \begin{bmatrix} n & \sum Y_1 \\ \sum Y_1 & \sum Y_1^2 \end{bmatrix}$$

In which RMS is the residual mean square of the regression $Y_j = \beta_0 + \beta_1 Y_1$. Thus, with $n-2$ degrees of freedom and at significance level α , these statistics can be used to test the hypothesis $H_0: \beta = [0 \ 1]$. If $F(H_0) \geq F_{\alpha(2, n-2 \text{ d.f.})}$ the hypothesis is rejected. On the other hand, if $F(H_0) < F_{\alpha(2, n-2 \text{ d.f.})}$ the hypothesis is not rejected, accepting the identity between appraised methods, that is, $Y_j = Y_l$ at level α of significance. Considering that the errors $e_i = (Y_{ji} - Y_{1i})/Y_{1i}$ follow a normal distribution and that j indicates the alternative method and l the standard method, the hypothesis $H_0: \bar{e} = 0$ can be tested, using the statistic t , given by $t_{\bar{e}} = \frac{\bar{e}-0}{S_{\bar{e}}}$; where $S_{\bar{e}} = \frac{S_e}{\sqrt{n}}$ with $n-2$ degrees of freedom. If $t_{\bar{e}} \geq t_{\alpha(n-1 \text{ d.f.})}$, this hypothesis is rejected. In summary, Y_j and Y_l (two diameter distribution) are identical when $p > 0.05$ for F and t tests and, $r_{Y_j Y_l} \geq 1 - |\bar{e}|$. The R software (R CORE TEAM, 2017) was used to perform the analysis with the packages *nlme*, *systemfit*, *ggplot2*, *reshape2* and *Metrics*.

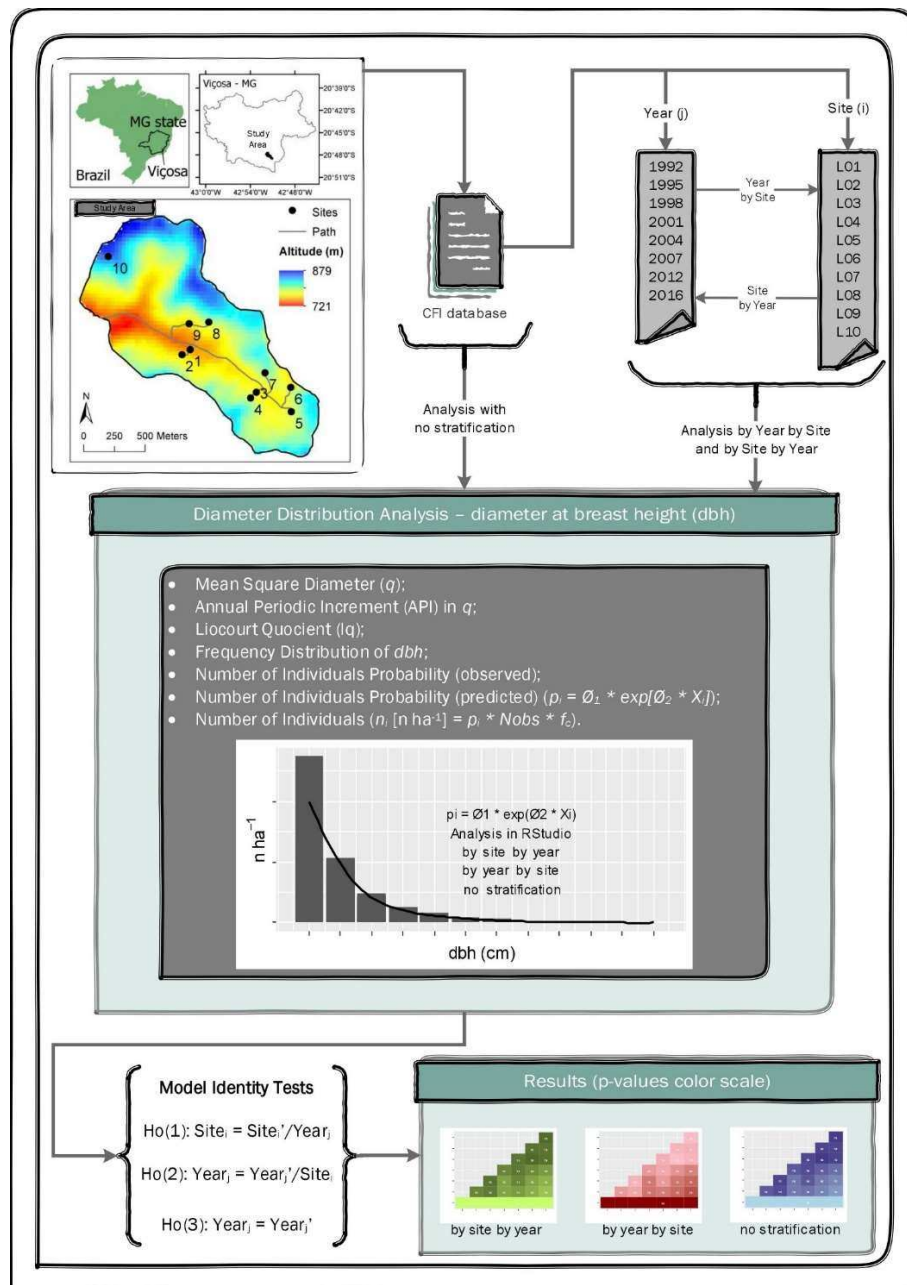


Figure 1. Scheme of the research methodology for the tree diameter distribution study in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil. From CFI data, a detailed study of the diameter distribution was carried out, considering its spatial variation and evolution over time.

3. RESULTS

Diameter growth was observed to vary with inventory year and site (Table 2). On average, the *API* of the quadratic mean diameter (*D_q*) in the forest being investigated was 0.03 cm year⁻¹, representing a 0.21% increase; the highest *API*s were recorded at sites L03 to L07 (0.06 to 0.09 cm year⁻¹), equivalent to 0.74%, 0.46%, 0.39%, 0.54% and 0.59% per year, respectively. However, the *D_q* in the other sites showed a growth decline,

as evident in the sites L01 (-0.07 cm year⁻¹, -0.45%), L08 (-0.05 cm year⁻¹, -0.35 %) and L09 (-0.02 cm year⁻¹, -0.08%).

Table 2. Annual periodic increment (*API*) of the quadratic mean diameter (*Dq*), for each site (L01 to L10) and inventory intervals (1992 to 2016), in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil.

Interval	Sites										Mean
	L01	L02	L03	L04	L05	L06	L07	L08	L09	L10	
1992 – 1995	-0.33 ¹ (-2.16) ²	-0.51 (-3.31)	0.20 (1.72)	0.08 (0.65)	0.17 (1.18)	0.04 (0.28)	-0.10 (-0.70)	-0.34 (-2.34)	-0.47 (-3.08)	-0.04 (-0.34)	-0.07 (-0.54)
1995 – 1998	-0.05 (-0.38)	0.02 (0.13)	0.17 (1.44)	0.26 (2.04)	0.16 (1.05)	0.09 (0.58)	0.16 (1.13)	-0.05 (-0.40)	0.16 (1.23)	0.05 (0.46)	0.11 (0.79)
1998 – 2001	-0.02 (-0.14)	0.17 (1.26)	-0.11 (-0.86)	0.02 (0.12)	0.01 (0.6)	0.02 (0.11)	-0.13 (-0.98)	0.06 (0.47)	0.10 (0.77)	-0.05 (-0.44)	0.01 (0.07)
2001 – 2004	-0.17 (-1.22)	0.03 (0.22)	-0.01 (-0.09)	0.10 (0.75)	-0.06 (-0.39)	0.33 (2.22)	0.37 (2.67)	-0.10 (-0.78)	0.08 (0.62)	0.05 (0.45)	0.07 (0.53)
2004 – 2007	-0.03 (-0.23)	0.00 (0.02)	0.19 (1.57)	0.07 (0.49)	-0.06 (-0.36)	-0.08 (-0.49)	0.11 (0.71)	0.00 (0.01)	-0.03 (-0.20)	0.11 (0.98)	0.02 (0.12)
2007 – 2012	0.14 (1.02)	0.16 (1.11)	0.09 (0.72)	-0.14 (-0.95)	0.06 (0.39)	0.04 (0.27)	0.06 (0.39)	-0.05 (-0.36)	-0.06 (-0.42)	0.00 (0.00)	0.03 (0.24)
2012 – 2016	-0.01 (-0.07)	0.26 (1.70)	0.09 (0.66)	0.01 (0.11)	0.12 (0.81)	0.13 (0.79)	0.14 (0.89)	0.12 (0.94)	0.07 (0.52)	-0.01 (-0.06)	0.09 (0.64)
Mean	-0.07 (-0.45)	0.02 (0.16)	0.09 (0.74)	0.06 (0.46)	0.06 (0.39)	0.08 (0.54)	0.08 (0.59)	-0.05 (-0.35)	-0.02 (-0.08)	0.02 (0.15)	0.03 (0.21)

¹ = cm year⁻¹; ² = percentage (% year⁻¹).

The *Dq* also revealed growth oscillations in the inventory intervals with 0.79% and 0.64% increase per year, respectively, during the 1995-1998 and 2012-2016 inventory intervals; the lowest *API* values were observed during the 1998-2001 (0.07% per year) and 2004-2007 (0.12% per year) inventory intervals. On the analysis of all the inventory intervals and sites, the most significant changes in the trees *Dq* occurred at the sites L02, from 1992 to 1995 (-3.31% per year) and L07, from 2001 to 2004 (2.67% per year).

The estimated diameter distribution considering the forest as a whole for the different inventory years was faithful to the observed distribution, depending upon the significance ($p \geq 0.5590$) attained by the Kolmogorov-Smirnov (K-S) test; a high correlation was evident between the estimated and observed values ($r > 0.998$) (Table 3). The θ_1 and θ_2 parameters of Meyer's exponential model showed similarity to each other, both in the inventory years, as well as the q and q -value (2.20 to 2.43 and 1.89 to 2.89, respectively), suggesting similarity in the diameter distribution between the inventory years.

Table 3. Estimates of the parameters of the exponential model ($p_i = \theta_1 e^{\theta_2 X_i}$) adjusted to describe the tree diameter distribution for the whole fragment, in the inventories spanning 1992 to 2016, in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil. (Coefficients of the functions adjusted for the empirical diameter distribution (θ_1 e θ_2), estimated Liocourt's Quotient (q), average Liocourt's Quotient (q -value), correlation coefficient (r) and Kolmogorov-Smirnov test results (p -value)).

Inventory year	Parameters		q	q -value	r	K-S (p -value)
	θ_1	θ_2				
1992	1.7599	-0.1576	2.20	2.49	0.9999	0.999
1995	2.0374	-0.1718	2.36	2.89	0.9996	0.999
1998	2.0121	-0.1711	2.35	2.42	0.9994	0.978
2001	2.0445	-0.1728	2.37	2.44	0.9994	0.978
2004	2.1148	-0.1768	2.42	1.90	0.9989	0.818
2007	2.0666	-0.1748	2.40	2.15	0.9987	0.818
2012	2.1158	-0.1771	2.42	1.89	0.9988	0.559
2016	2.1216	-0.1778	2.43	1.89	0.9989	0.559

The total number of individuals in the forest was seen to scale up from 1,613 individuals ha^{-1} (1992) to 1,875 individuals ha^{-1} (2016) during the 24-year period. Diameter distribution of these individuals showed a negative exponential form (reverse J-shaped) for all the measurement years, with greater variations in the number of individuals of the first diameter class (Figure 2). A few individuals which exceeded the diameter class of 62.5 cm were excluded from Figure 2. One individual of *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns identified in the *dbh* class of 92.5 cm, in 1992, remained in the *dbh* class of 97.5 cm, from 1995 to 2004 and, ultimately moved up to the class of 102.5 cm, in 2007; one individual of *Hieronyma alchorneoides* Allemão reached the *dbh* class of 67.5 cm in 2012, while one individual of *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J. F. Macbr. reached the *dbh* class of 67.5 cm in 2016.

The sites, in a variety of ways, influenced diameter growth (Table 4). From the results of the K-S test, the estimated diameter distribution of the sites L01, L08 and L10 differed from the exponential model, which was reverse J-shaped. At site L01, no adherence to the reverse J-shaped model was evident in the years 1992 ($p < 0.001$) and 1995 ($p < 0.010$). In 1998 and 2001, the adherence was weak ($p = 0.128$ and $p = 0.237$, respectively), but the diameter distribution began to reveal a reverse J-shaped from 2004 ($p = 0.841$). At site L08, differences were also noted between the observed and estimated diameter distributions in 1992 ($p < 0.05$). In the following inventory (1995), the diameter distribution revealed the reverse J-shaped ($p = 0.400$). At site L10, up to year 2004, the observed diameter distribution had not yet achieved the reverse J-shaped ($p < 0.05$), and the adherence of the estimated data to the observed findings remained low ($0.096 \leq p \leq 0.183$) after 2007.

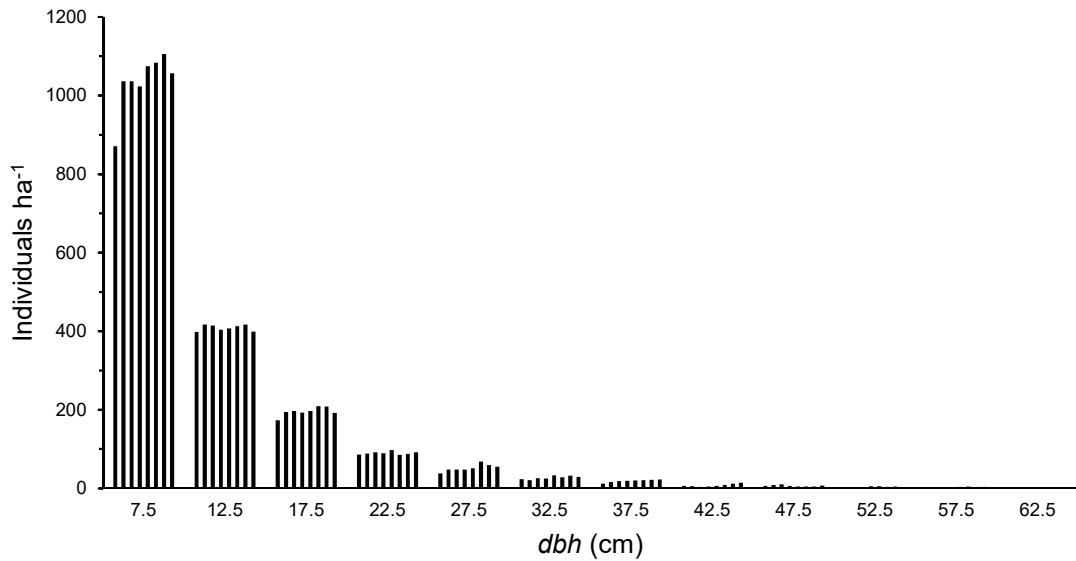


Figure 2. Tree diameter distribution observed for the entire fragment from 1992 to 2016, in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil (From left to right, in each diameter class, each bar corresponds to one inventory year in the sequence of 1992, 1995, ..., 2016).

The diameter distribution at the L03 and L04 sites demonstrated more stability throughout the inventory periods, as the observed and estimated diameter distributions revealed high adherence ($p \geq 0.629$). However, the diameter distribution at the L02 and L06 sites presented a different type of behaviour and the K-S test findings revealed a continuous decline in the adherence with time (p -value between 0.629 and 0.176 and p -value between 0.899 and 0.439, respectively). At the L05, L07 and L09 sites, the oscillation of the adherence over time was noted.

On comparison of the variations in diameter distribution between 1992 (first measurement) and those of 2016 (last measurement), in a 24-year interval, the adherence between the observed and estimated distributions during this period was seen to rise. The diameter distribution moved towards the J-shape as the forest increased in age, chiefly at the L01 and L08 sites (Table 4 and Figure 3). While this recovery appeared to be low at the L10 site, the J-shape was already being formed at the L09 site since 1992 ($p > 0.237$).

The q increased considerably between 1992 and 2016 at the L01 (1.45 to 2.54), L02 (2.67 to 3.75), L08 (1.70 to 2.54), and L09 (1.93 to 4.38) sites. Conversely, the ratio value abruptly dropped at the sites L03 (3.28 to 2.30) and L05 (2.86 to 2.01), while only small variations were observed in the q ratio over time at the L04, L06, L07 and L10 sites. The q -value varied among different sites and over time (1.74 to 3.24) showed a

disproportionality of the number of individuals among the diameter classes (0.14 to 11.00).

Table 4. Estimates of the exponential model parameters ($p_i = \theta_1 e^{\theta_2 X_i}$) fitted to define the tree diameter distribution at different sites and inventories, in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil. Coefficients of the functions adjusted for the empirical tree diameter distributions (θ_1 e θ_2), estimated Liocourt's Quotient (q), average Liocourt's Quotient (q -value), correlation coefficient (r) and Kolmogorov-Smirnov test results (p -value).

	Parameters		q	q -value	r	K-S (p -value)	Parameters		q	q -value	r	K-S (p -value)
	θ_1	θ_2					θ_1	θ_2				
L01						L02						
1992	0.6046	-0.0742	1.45	1.75	0.9105	<0.001	2.5015	-0.1965	2.67	3.03	0.9944	0.629
1995	0.9344	-0.1042	1.68	1.76	0.9956	<0.01	3.4844	-0.2281	3.13	2.44	0.9983	0.564
1998	1.1353	-0.1206	1.83	2.04	0.9991	0.128	3.9585	-0.2418	3.35	2.22	0.9970	0.564
2001	1.2690	-0.1307	1.92	2.00	0.9955	0.237	2.9501	-0.2104	2.86	2.13	0.9974	0.629
2004	2.4318	-0.1936	2.63	2.63	0.9884	0.841	3.5808	-0.2317	3.19	2.17	0.9969	0.351
2007	2.2800	-0.1860	2.53	2.28	0.9938	0.871	3.8135	-0.2391	3.31	2.21	0.9970	0.339
2012	1.9857	-0.1740	2.39	1.90	0.9951	0.997	3.5641	-0.2325	3.20	2.38	0.9975	0.365
2016	2.2751	-0.1865	2.54	1.97	0.9964	0.871	4.6581	-0.2641	3.75	1.95	0.9969	0.176
L03						L04						
1992	3.9189	-0.2374	3.28	2.90	0.9982	0.990	1.8076	-0.1589	2.21	2.32	0.9994	0.629
1995	2.9166	-0.2070	2.82	2.11	0.9979	0.835	1.8680	-0.1624	2.25	2.37	0.9995	0.888
1998	2.9359	-0.2092	2.85	2.46	0.9974	0.995	1.6211	-0.1501	2.12	1.99	0.9994	0.656
2001	2.9511	-0.2085	2.84	2.45	0.9983	0.995	1.6254	-0.1508	2.13	1.91	0.9997	0.670
2004	3.1529	-0.2151	2.93	2.48	0.9983	0.995	1.7361	-0.1577	2.20	1.86	0.9992	0.888
2007	2.3821	-0.1874	2.55	2.82	0.9963	0.997	1.5546	-0.1473	2.09	1.79	0.9979	0.670
2012	2.0928	-0.1755	2.40	2.48	0.9971	0.997	1.8142	-0.1598	2.22	2.20	0.9987	0.899
2016	1.8931	-0.1669	2.30	2.33	0.9940	0.888	1.9605	-0.1676	2.31	1.99	0.9995	0.899
L05						L06						
1992	2.9104	-0.2100	2.86	2.15	0.9973	0.629	2.1778	-0.1784	2.44	2.23	0.9993	0.899
1995	2.4669	-0.1936	2.63	2.01	0.9979	0.629	1.9423	-0.1672	2.31	2.08	0.9995	0.912
1998	2.3462	-0.1889	2.57	2.24	0.9980	0.670	1.7273	-0.1562	2.18	2.18	0.9993	0.693
2001	2.3035	-0.1871	2.55	1.75	0.9987	0.404	1.9090	-0.1662	2.30	2.38	0.9987	0.693
2004	2.1988	-0.1816	2.48	1.78	0.9990	0.439	1.5233	-0.1467	2.08	1.91	0.9987	0.429
2007	2.0538	-0.1737	2.38	2.23	0.9990	0.252	1.6803	-0.1569	2.19	2.04	0.9924	0.693
2012	1.7835	-0.1600	2.23	1.74	0.9976	0.458	1.7362	-0.1595	2.22	2.17	0.9929	0.693
2016	1.4376	-0.1400	2.01	1.77	0.9874	0.712	1.8804	-0.1687	2.32	2.13	0.9892	0.439
L07						L08						
1992	1.3815	-0.1369	1.98	2.17	0.9987	0.439	0.9713	-0.1063	1.70	2.34	0.9736	<0.05
1995	1.7000	-0.1559	2.18	2.60	0.9958	0.888	1.6016	-0.1485	2.10	2.44	0.9953	0.404
1998	1.7152	-0.1574	2.20	2.22	0.9939	0.888	1.7026	-0.1541	2.16	2.48	0.9955	0.404
2001	1.7548	-0.1587	2.21	2.09	0.9913	0.629	1.9589	-0.1681	2.32	2.29	0.9962	0.629
2004	1.4107	-0.1405	2.02	1.81	0.9917	0.439	1.9340	-0.1663	2.30	2.11	0.9985	0.629
2007	1.2152	-0.1280	1.90	1.52	0.9980	0.261	2.3975	-0.1882	2.56	3.24	0.9984	0.871
2012	1.4042	-0.1422	2.04	1.86	0.9934	0.912	2.7759	-0.2029	2.76	1.98	0.9979	0.817
2016	1.2409	-0.1314	1.93	1.92	0.9918	0.931	2.3702	-0.1867	2.54	2.05	0.9988	0.871
L09						L10						
1992	1.3078	-0.1315	1.93	2.10	0.9950	0.237	1.4778	-0.1369	1.98	2.99	0.9930	<0.05
1995	2.8161	-0.2060	2.80	2.28	0.9932	0.995	1.7066	-0.1502	2.12	2.92	0.9961	<0.05
1998	2.6183	-0.1995	2.71	2.06	0.9950	0.995	1.6763	-0.1487	2.10	2.82	0.9961	<0.05
2001	2.6895	-0.2022	2.75	2.09	0.9961	0.871	1.6374	-0.1468	2.08	2.84	0.9951	<0.05
2004	3.5696	-0.2352	3.24	2.07	0.9932	0.835	1.6286	-0.1467	2.08	2.30	0.9973	<0.05
2007	3.0733	-0.2171	2.96	2.23	0.9954	0.871	1.6540	-0.1487	2.10	2.26	0.9982	0.096
2012	3.5602	-0.2306	3.17	2.03	0.9979	0.564	1.8364	-0.1591	2.22	2.15	0.9977	0.183
2016	6.3088	-0.2956	4.38	2.49	0.9968	0.322	1.8969	-0.1623	2.25	2.03	0.9986	0.183

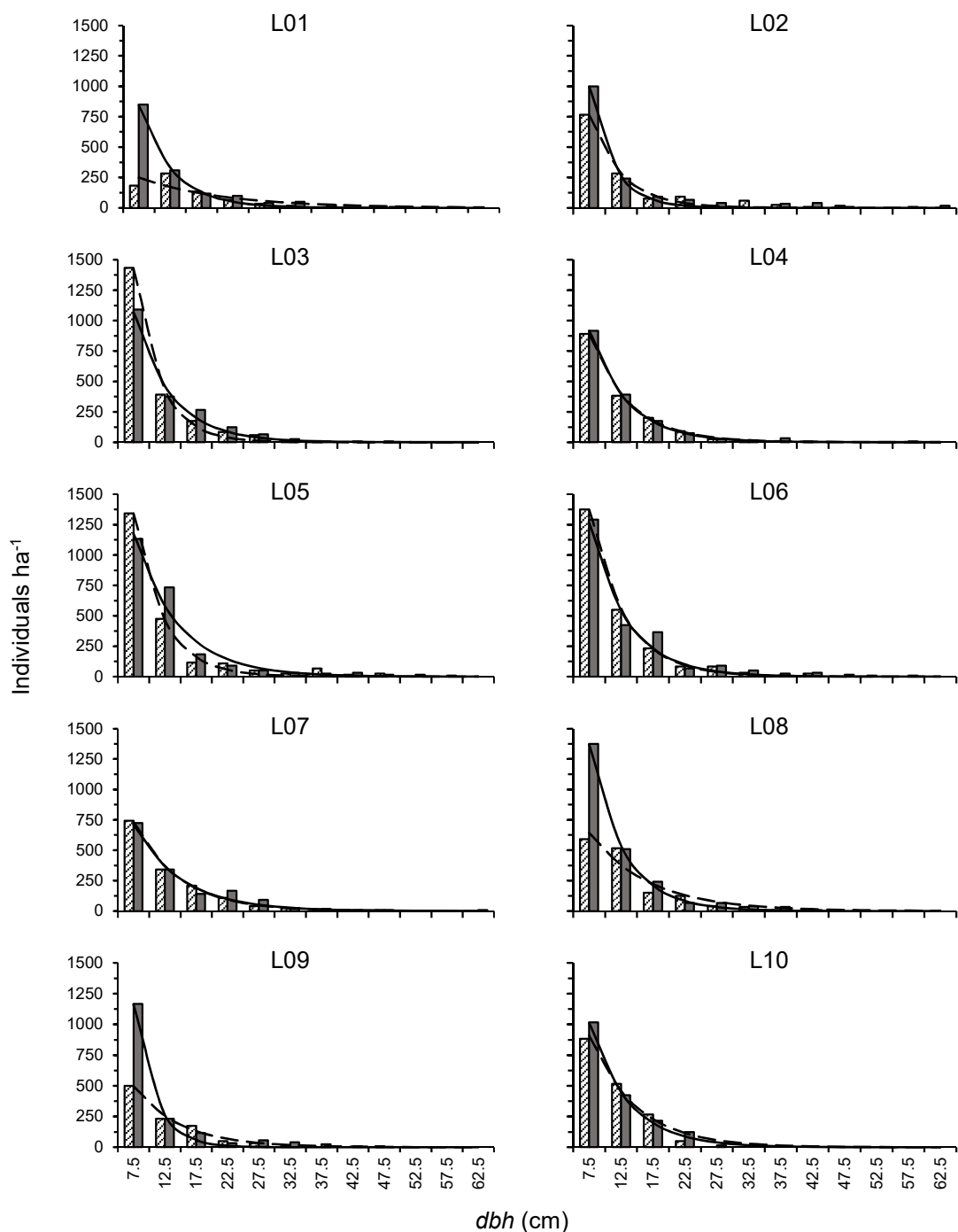


Figure 3. Observed and estimated tree diameter distribution in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil (hatched bars – observed distribution of the first inventory; grey bars – observed distribution of the last inventory; dashed line – estimated distribution of the first inventory; solid line – estimated distribution of the last inventory).

The estimated diameter distribution for the whole forest revealed no variations with the inventory years over the 24-year period, based on the identity test (Figure 4) ($p > 0.05$), except for the first inventory (1992). Only exclusion being the first inventory (1992), which showed differences when compared with the others inventory years ($p < 0.001$), except in relation to 2007. The diameter distribution varied considerably among

the sites, showing different diameter distributions for each site, within each inventory year (Figure 5).

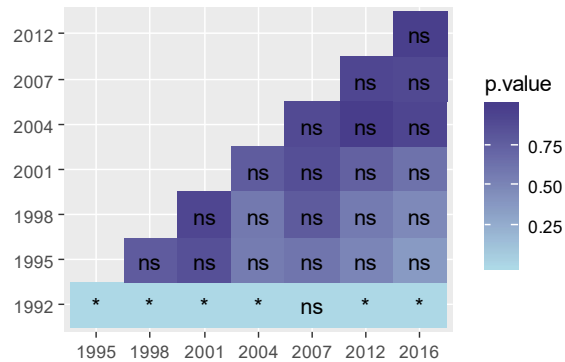


Figure 4. Results of the identity tests of the tree diameter distribution for the entire fragment, from 1992 to 2016, in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil (ns = not significant at the 5% probability level; * = significant). The increase in the intensity of the blue colour indicates the increasing p -value.

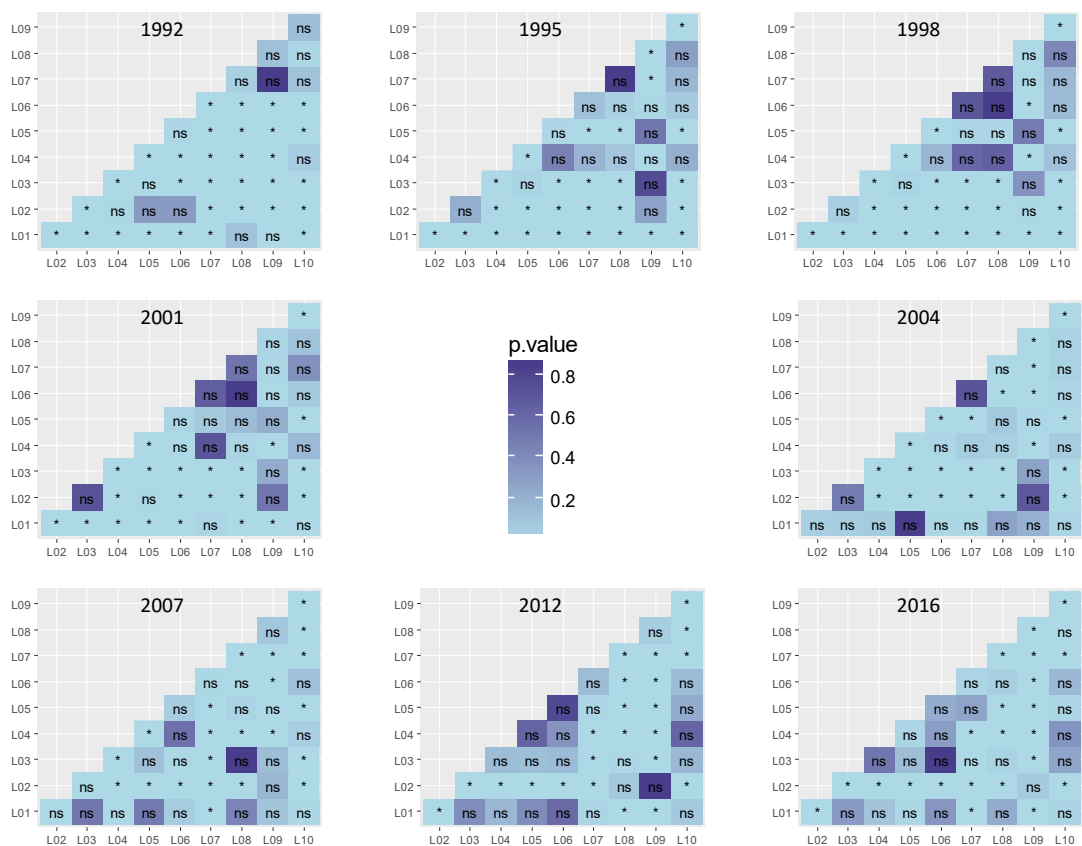


Figure 5. Results of the identity tests of the tree diameter distributions, at different sites, for each inventory year (1992 to 2016), in a southeast secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil (ns = not significant at the 5% probability level; * = significant). The increase in the intensity of the blue colour indicates increasing p -value.

This growth dynamic in diameter varied over time. For instance, in 1992, the sites exerted a more intense effect on the diameter distribution and, through the years, the identity test detected a gradual rise in the similarity between the sites relative to the tree diameter distributions.

Despite observing the steady increase in the similarity among sites over time, it is apparent that the sites do not show the same diameter distribution and each one has its unique structural dynamics (Figure 6).

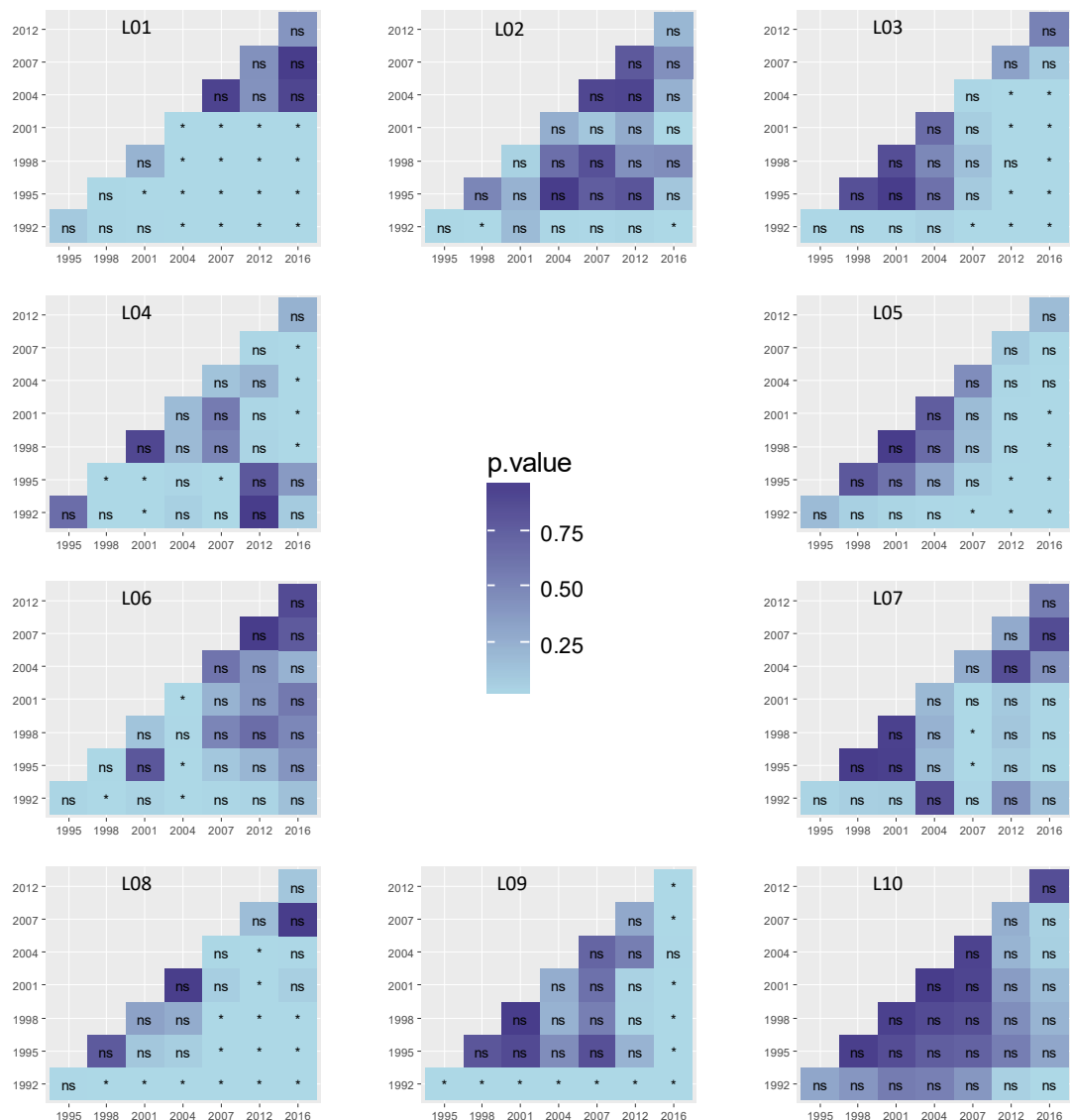


Figure 6. Results of the identity tests of the tree diameter distribution, from 1992 to 2016, for the different sites, in a secondary Atlantic Forest, in Minas Gerais, Brazil (ns = not significant at the 5% probability level; * = significant). The increase in the intensity of the blue colour indicates increasing *p*-value.

For instance, site L10 showed no significant change over the 24 years of the study. On the contrary, in the L01 site, the diameter distribution changed substantially, with a

rise in the number of individuals in the smaller dbh classes, as well as an escalation in the number of classes over the years. In general, the sites L02, L07 and L10 showed greater stability, whereas the sites L01, L08 and L09 revealed several changes in the diameter distribution over time.

4. DISCUSSION

The annual periodic increment of the quadratic mean diameter (API_{Dq}) over the 24-year time period was very low ($0.03 \text{ cm year}^{-1}$), and is attributed to the balance between growth and mortality, as proposed by Condit et al. (1998) and Muller-Landau et al. (2006). High recruitment into the first diameter class is another plausible reason for this result. In the sites with the cumulative ingrowth, the API_{Dq} was negative, effecting a drop in the average API_{Dq} . This occurs because the Dq estimates consider the total number of individuals (n) in the denominator of the equation; thus, several small individuals minimise the Dq estimates. However, the internal variations evident in the forest being investigated ($API_{Dq} = -0.51$ to $0.09 \text{ cm year}^{-1}$, taking all the inventory years and different sites into account), most likely resulted from the topographical and soil fertility differences in the conditions of the various sites (CALIMAN, 2015; SOUZA, 2015). According to Meyer (1952), the slight increase or decrease observed in the Dq is also related to a more substantial rise in the number of individuals in the lower diameter classes than in the upper ones, a low tree migration to the upper classes, or a higher level of upper-class tree mortality. These situations lead to a higher q due to the increased curvature of the exponential function (MEYER, 1952). However, the increased Dq value have been caused by the rise in the rate of change of the individuals from the lower classes to the following classes, lowering the q value and curvature of the exponential function.

If the q quotient is less than the q -value of the population, there are problems with the diameter distribution (SMITH; LAMSON, 1982; CAMPOS et al., 1983). By analyzing both the forest as a whole and the different sites, there were values above or below the q -value of the population. When the sites were studied separately the q quotient values were much larger (L02 in 1992 and L08 in 2007) or much smaller (L01 in 1992 and L08 in 2007) than the q -value of the population.

By analyzing the behavior of the diameter distribution, when there is a gradual decrease in the number of individuals with increasing diameter classes, it is assumed that the forest presents low levels of disturbance, otherwise the forest has difficulty in establishing its structure (CARVALHO; NASCIMENTO, 2009; LIMA et al., 2013;

WATZLAWICK et al., 2013; REIS et al., 2014). The analysis of the diameter distribution at the community level can be complemented by an analysis of populations or ecological groups (CARVALHO, NASCIMENTO, 2009, LIMA et al., 2013, REIS et al., 2014), or by analysing specific sites, as performed in the present study, to better understand the structure of the forest.

Meyer's exponential function was able to give an accurate estimation of the distribution of forest tree diameters, as noted in other studies related to tropical forests (CAMPBELL et al., 1992; IMAÑA-ENCINAS et al., 2013; LIMA et al., 2015; LIMA et al., 2017) and temperate forests (ZHANG et al., 2001; WESTPHAL et al., 2006; KUCBEL et al., 2012). By assuming that a community in equilibrium must demonstrate a reverse J-shaped diameter distribution curve (MEYER, 1952), the study of this forest as a whole is considered to be in balance. The smallest *dbh* class (7.5 cm) ensures the replacement of the mortality of the premature and old individuals because of the large number of individuals (on average, 1,036 individuals ha⁻¹), representing, on average, 56.12% of the total individuals. Depending upon the diameter distribution, the young individuals are seen to remain in the system, even with the effect exerted by the known anthropogenic action, which occurred before this study started.

The imbalance in the diameter distribution as the ratio q varies in the number of trees sampled in the successive diameter classes (MEYER, 1952). The Liocourt's Quotient regulates the distribution of the diameters curve shape enabling inferences to be drawn regarding the recruitment and mortality in plant communities (FELFILI et al., 1998). If the ratio q among the classes is constant, the recruitment rate is similar to the mortality rate and the distribution is accepted as regular or balanced (SILVA JÚNIOR, 2004; ALVES JUNIOR et al., 2010).

The distribution of the diameters is widely used in sustainable forest management for controlling harvesting intensity (from the BD q method) allowing quantification of the cut intensity per hectare in number of trees, volume or basal area (SMITH; LAMSON, 1982; CAMPOS et al., 1983; CAMPOS; LEITE, 2013; SOUZA; SOARES, 2013). The main advantage of using the remaining basal area and the maximum diameter to be reached, associated with a q quotient expressing the distribution of diameters, is the application of a more rational selective harvesting technique, with a quantitative basis that ensures a continuous forest management (CAMPOS et al., 1983; CAMPOS; LEITE, 2013; SOUZA; SOARES, 2013). However, the degree of success in adopting this method is related to the correct decision on the values of the remaining basal area; of the maximum diameter to be reached; and frequency per diameter class per hectare, in

addition to the the right choice of trees to be removed in the partial harvesting (CAMPOS et al., 1983).

The tree diameters distribution showed only slight variations for the forest as a whole over the 24-year monitoring period, indicating that natural forest growth rates are negligible, and the recovery of certain disturbances before the study started takes a longer time for the forest to become re-established. Most studies on tropical forests include the analysis of plant diversity, regeneration processes, forest disturbance patterns, climate change interference, growth, biomass, and carbon production (BAKER et al., 2004; CHAVE et al., 2005; ROLIM et al., 2005; VIEILLEDENT et al., 2012; CHAVE et al., 2014; RÉJOU-MÉCHAIN et al., 2015; ALROY, 2017). Few studies have a bearing on the magnitude and temporal variability of the tree diameter distribution in the tropical forests (FELFILI, 1997; MACHADO et al., 2017).

Using the distributions of tree diameters at different sites and their temporal evolution enabled specific developmental characteristics to be identified. At sites L01, L08 and L10, the diameter distribution in 1992 failed to follow the reverse J-shaped pattern probably due to past anthropogenic disturbances, such as selective logging and the presence of pasture in the neighbourhood, as pointed out by GARCIA et al. (2011). Thus, over the 24-year period these three sites showed the distribution of diameters getting adjusted to the reverse J-shaped pattern as the forest did not experience any significant disturbances after this study started. From these findings it is evident that the regeneration period, and the nature and intensity of the disturbances, can influence the diameter distribution. The low adherence of the estimated data to those recorded at the L10 site, even after 24 years, may be linked to its hilltop location, poor soil fertility and moisture, and likely intrusions from the neighbouring areas (pasture area). The most stable diameter distribution was identified for the L03 and L04 sites, plausibly because they were in the vicinity of the spring bed of a watershed that had earlier been the major water source for the municipality, i.e., protected from the anthropic actions for a much longer time.

There is a rise in the development of the number of long-term studies of sites experiencing different environmental conditions for temperate forests (DIACI et al., 2007; HEIRI et al., 2009; VRŠKA et al., 2009; DIACI et al., 2010; KUCBEL et al., 2012) or boreal forests (LINDER et al., 1997; SHOROHOVA et al., 2009). This type of study shows the significance of investigating the distribution of diameters of each tree species, the differences between the forests found in different environmental conditions, and the

differences between the diverse environments in a forest, for the institution of management plans to ensure the right ways to exploit, protect or revitalise them.

It is noteworthy that an analysis of the forest studied as a whole not accurately reflect the uniqueness of the different environments present within a forest. The analysis based on specific environments can offer evidence for the likely differences in the forest diameter distributions. Most works on the tree diameter in tropical forests usually have been performed for a unique site and, a single inventory (UMAÑA; ALENCAR, 1998; IMAÑA-ENCINAS et al., 2013; ORELLANA et al., 2014; LIMA et al., 2015; LIMA et al., 2017). Only relatively few studies have any bearing on the analysis of the diameter distribution of tropical forests over time (FELFILI, 1997; MACHADO et al., 2017) or in different forest sites (BOBROWSKI et al., 2012; HIGUCHI et al., 2012; CARVALHO et al., 2017), although the features of each site exert its influence upon the forest diameter distribution and regeneration dynamics.

The floristic composition shows variations with the site conditions, which affect the diameter distribution, making it difficult to establish a standard response for the different sites. According to Caliman (2015), the sites L01, L02, L08 and L09 are classified as medium fertility sites, and are usually found on the hill slopes. A rapid rise in the q value was noted over time for these sites. The predominant species identified in these locations included *P. gonoacantha*, *Senna multijuga* (Rich.) H. S. Irwin & Barneby, *Siparuna guianensis* Aubl. and *Vernonia diffusa* Less over the entire 24-year study period. The sites classified by Caliman (2015) as low and high fertility revealed no particular patterns in the tree diameter distribution dynamics, and the predominant species in the low fertility sites (L03, L04, L07 and L10) included: *Apuleia leiocarpa* (Vogel) J. F. Macbr., *Eugenia cerasiflora* Miq., *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, *Ladenbergia hexandra* (Pohl) Klotzsch and *S. guianensis*. The high fertility sites (L05 and L06) showed the highest density of the *Citronella paniculata* (Mart.) R. A. Howard and *G. opposita* species.

The forest structure was recovered, even in the sites where the reverse J-shaped form was not present, most likely because during the last decades, the forest had attained protected status and selective wood logging was prohibited. As this studied area is also partially surrounded by some forests of different successional stages, this forest possibly possessed a greater capacity for resilience in comparison to most small sized (< 10 ha) secondary Atlantic Forest fragments (SOSMA, 2016), reiterating the necessity to investigate the smaller and unprotected fragments.

5. CONCLUSIONS

The Brazilian Atlantic Forest, a biodiversity hotspot, is highly fragmented, degraded, and dominated by secondary forests. Tree diameter distribution studies over long periods are scarce, and this information facilitates the understanding of succession dynamics of these forests. Overall, the findings from this study reiterate that analyzing the forest as a whole disallows the identification of the processes associated with the recovery capacity of the secondary forests. The tree diameter distribution of the whole forest showed the reverse J-shaped distribution over the 24-year period. However, it showed variations when the study was done in this same forest but in sites experiencing different physiographic and edaphic conditions, forest conservation level, and the neighbourhood into which the forest is included. Variations were evident among the sites over this period in the recovery capacity of the reverse J-shaped distribution. Therefore, it was suggested that, whenever possible, the management plan have to be site-specific, particularly in the mountainous regions where more marked environmental variations exist.

6. REFERENCES

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F.P.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F.; CHAZDON, R.L.; MEAVE, J.A.; NORDEN, N.; SANTOS, B.A.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v.92, n.1, p.326-340, 2017.
- ALROY, J. Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.114, n.23, p.6056-6061, 2017.
- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; GONÇALVES, J.L.G.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v.22, n.6, p.711-728, 2013.
- ALVAREZ, V.H.; NOVAIS, R.F.; BARROS, N.F.; CANTARUTTI, R.B.; LOPES, A.S. Interpretação dos resultados das análises de solos. In: Ribeiro, A.C.; Guimaraes, P.T.G.; Alvarez V., V.H. (Ed.). **Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 5º Aproximação**. Viçosa: Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais, p.25-32, 1999.
- ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; SCARANELLO, M.A.; CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, v.260, n.5, p.679-691, 2010.
- ALVES JUNIOR, F.T.; FERREIRA, R.L.C.; SILVA, J.A.A.D.; MARANGON, L.C.; COSTA JUNIOR, R.F.; SILVA, S.D.O. Use of the De Liocourt quotient in the evaluation

- of the diametric distribution in fragments of ombrophylous forest, Pernambuco State-Brazil. **Ciência Florestal**, v.20, n.2, p.307-319, 2010.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.161, n.2, p.105-121, 2009.
- BAILEY, R.L.; DELL, R. Quantifying diameter distributions with the Weibull function. **Forest Sciences**, v.19, p.97-104, 1973.
- BAKER, P.J.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; OLIVER, C.D.; ASHTON, P.S. Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in western thailand. **Ecological Monographs**, v.75, p.317-343, 2005.
- BAKER, T.R.; PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; ALMEIDA, S.; ARROYO, L.; DI FIORE, A.; ERWIN, T.; HIGUCHI, N.; KILLEEN, T.J.; LAURANCE, S.G.; LAURANCE, W.F.; LEWIS, S.L.; MONTEAGUDO, A.; NEILL, D.A.; NUNEZ VARGAS, P.; PITMAN, N.C.A.; SILVA, J.N.M.; VASQUEZ MARTINEZ, R. Increasing biomass in Amazonian forest plots. **Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B - Biological Sciences**, v.359, p.353-365, 2004.
- BATCHELER, C.L. Note on measurement of woody plant diameter distributions. **New Zealand Journal of Ecology**, v.8, p.129-132, 1985.
- BOBROWSKI, R.; BIONDI, D. Distribution and dynamics of crown area on street trees of Curitiba, Paraná, Brazil, in the period 1984-2010. **Revista Árvore**, v.36, n.4, p.625-635, 2012.
- BREWER, J.S. Changes in tree species composition and stand structure in a mature upland oak-dominated forest reflect differences in recruitment, survival, and longevity. **Natural Areas Journal**, v.35, n.4, p.550-556, 2015.
- BURR, I.W. Cumulative Frequency Functions. **The Annals of Mathematical Statistics**, v.13, n.2, p.215-232, 1942.
- CALIMAN, J.P. **Florística e distribuição vertical e horizontal de espécies arbóreas da Mata Atlântica, no Sudeste do Brasil**. Viçosa, MG: 2015. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa. 2015.
- CAMPBELL, D.G.; STONE, J.L.; ROSAS, A. A comparison of the phytosociology and dynamics of three floodplain (Várzea) forests of known ages, Rio Juruá, western Brazilian Amazon. **Botanical Journal of Linnean Society**, v.108, n.3, p.213-237, 1992.
- CAMPOS, J.C.C.; LEITE, H.G. Diâmetro. In: _____. **Mensuração Florestal: Perguntas e Respostas**. Viçosa, MG: Ed. UFV, 2013. cap.1, p.11-39.
- CAMPOS, J.C.C.; RIBEIRO, J.C.; COUTO L. Emprego da distribuição diamétrica na determinação da intensidade de corte em matas naturais submetidas ao sistema de seleção. **Revista Árvore**, v.7, n.2, p.110-122, 1983.
- CANALEZ, G.D.G.; CORTE, A.P.D.; SANQUETTA, C.R. Structural dynamics of the lauraceae community during 1995-2004 in an Araucaria Forest, Southern Paraná State, Brazil. **Ciência Florestal**, v.16, n.4, p.357-367, 2006.
- CARVALHO, F.A.; NASCIMENTO, M.T. Estrutura diamétrica da comunidade e das principais populações arbóreas de um remanescente de Floresta Atlântica Submontana (Silva Jardim-RJ, Brasil). **Revista Árvore**, v.33, n.2, p.327-337, 2009.
- CARVALHO, M.C.; GOMIDE, L.R.; FILHO, A.C.F. Modelagem da distribuição diamétrica de florestas tropicais. **Enciclopédia Biosfera**, v.13, n.24, p.731-745, 2017.

CHAVE, J.; ANDALO, C.; BROWN, S.; CAIRNS, M.A.; CHAMBERS, J.Q.; EAMUS, D.; FÖLSTER, H.; FROMARD, F.; HIGUCHI, N.; KIRA, T.; LESCURE, J.-P.; NELSON, B.W.; OGAWA, H.; PUIG, H.; RIÉRA, B.; YAMAKURA, T. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. **Oecologia**, v.145, n.1, p.87-99, 2005.

CHAVE, J.; RÉJOU-MÉCHAIN, M.; BÚRQUEZ, A.; CHIDUMAYO, E.; COLGAN, M.S.; DELITTI, W.B.C.; DUQUE, A.; EID, T.; FEARNSIDE, P.M.; GOODMAN, R.C.; HENRY, M.; MARTÍNEZ-YRÍZAR, A.; MUGASHA, W.A.; MULLER-LANDAU, H.C.; MENCUCCINI, M.; NELSON, B.W.; NGOMANDA, A.; NOGUEIRA, E.M.; ORTIZ-MALAVASSI, E.; PÉLISSIER, R.; PLOTON, P.; RYAN, C.M. SALDARRIAGA, J.G. VIEILLEDENT, G. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v.20, n.10, p.3177-3190, 2014.

COOMES, D.A.; ALLEN, R.B. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. **Journal of Ecology**, v.95, p.27-40, 2007.

CORRÊA, G.F. **Modelo de evolução e mineralogia da fração argila de solos do planalto de Viçosa**. Viçosa, MG: 1984. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Viçosa. 1984.

DENSLOW, J.S. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. **Ecological Applications**, v.5, p.962-968, 1995.

DIACI, J.; ROZENBERGAR, D.; MIKAC, S.; ANIC, I.; HARTMAN, T.; BOCINA, A. Long-term changes in tree species composition in old-growth dinaric beech-fir forest. **Glasnik za šumske pokuse**, v.42, n.1, p.13-28, 2007.

DIACI, J.; ROZENBERGAR, D.; BOCINA, A. Stand dynamics of Dinaric old-growth forest in Slovenia: Are indirect human influences relevant? **Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology**, v.144, n.1, p.194-201, 2010.

FELFILI, J.M. Diameter and height distributions in a gallery forest tree community and some of its main species in central Brazil over a six-year period (1985-1991). **Brazilian Journal of Botany**, v.20, n.2, p.155-162, 1997.

FELFILI, J.M.; SILVA JÚNIOR, M.C. Distribuição dos diâmetros numa faixa de cerrado na Fazenda Água Limpa (FAL), em Brasília-DF. **Acta Botanica Brasilica**, v.2, n.1-2, p.85-105, 1988.

FELFILI, J.M.; SILVA JÚNIOR, M.C.; NOGUEIRA, P.E. Levantamento da vegetação arbórea na região de Nova Xavantina, MT. **Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer**, Brasília, n.3, p.63-81, 1998.

FERNANDES, H.A.C. **Dinâmica e distribuição de espécies arbóreas em uma floresta secundária no domínio da Mata Atlântica**. Viçosa, MG: UFV. 1998. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal de Viçosa, 1998.

FIGUEIREDO, L.T.M.D.; SOARES, C.P.B.; SOUSA, A.L.D.; LEITE, H.G.; SILVA, G.F.D. Carbon stock dynamics of tree stems in a tropical semideciduous forest. **Cerne**, v.21, n.1, p.161-167, 2015.

GARCIA, C.C. **Regeneração natural de espécies arbóreas em fragmento florestal da Zona da Mata Mineira**. Viçosa, MG: 2009. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa. 2009.

GARCIA, C.C.; REIS, M.G.F.; REIS, G.G.; PEZZOPANE, J.E.M.; LOPES, H.N.S.;

RAMOS, D.C. Regeneração natural de espécies arbóreas em fragmento de Floresta Estacional Semidecidual Montana, no domínio da Mata Atlântica, em Viçosa, MG. **Ciência Florestal**, v.21, n.4, p.677-688, 2011.

GARCÍA, O. What is a diameter distribution? In: _____. **Integrated forest management information systems**, pp.11-29, 1991.

GELDENHUYS, C.J. Bark Harvesting for Traditional Medicine: From Illegal Resource Degradation to Participatory Management. **Scandinavian Journal of Forest Research**, v.19, p.103-115, 2004.

GOVE, J.H.; PATIL, G.P. Modeling the basal area-size distribution of forest stands: a compatible approach. **Forest Science**, v.44, p.285-297, 1998.

GRAYBILL, F.A. Theory and application of the linear model. Duxbury, Belmont. 1976.

HADDAD, N.M.; BRUDVIG, L.A.; CLOBERT, J.; DAVIES, K.F.; GONZALEZ, A.; HOLT, R.D.; LOVEJOY, T.E.; SEXTON, J.O.; AUSTIN, M.P.; COLLINS, C.D.; COOK, W.M.; DAMSCHEN, E.I.; EWERS, R.M.; FOSTER, B.L.; JENKINS, C.N.; KING, A.J.; LAURANCE, W.F.; LEVEY, D.J.; MARGULES, C.R.; MELBOURNE, B.A.; NICHOLLS, A.O.; ORROCK, J.L.; SONG, DAN-XIA; TOWNSHEND, J.R. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v.1, n.2, e1500052, 2015.

HAFLEY, W.L.; SCHREUDER, H.T. Statistical distributions for fitting diameter and height data in even-aged stands. *Canadian Journal of Forest Research*, v.7, n.3, p.481-487, 1977.

HEIRI, C.; WOLF, A.; ROHRER, L.; BUGMANN, H. Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. **Ecological Applications**, v.19, n.7, p.1920-1934, 2009.

HIGUCHI, F.G.; SIQUEIRA, J.D.P.; LIMA, A.J.N.; FIGUEIREDO FILHO, A.; HIGUCHI, N. Influência do tamanho da parcela na precisão da função de distribuição diamétrica de Weibull na floresta primária da Amazônia Central. **Floresta**, v.42, n.3, p.599-606, 2012.

IGE, P.O.; AKINYEMI, G.O.; ABI, E.A. Diameter distribution models for tropical natural forest trees in Onigambari Forest Reserve. **Journal of Natural Sciences Research**, v.3, n.12, p.14-22, 2013.

IMAÑA-ENCINAS, J.; CONCEIÇÃO, C.A.; SANTANA, O.A.; IMAÑA, C.R.; PAULA, J.E. Distribuição diamétrica de um fragmento de Floresta Atlântica no município de Santa Maria de Jetibá, ES. **Floresta**, v.43, n.3, p.385-394, 2013.

KUCBEL, S.; SANIGA, M.; JALOVJAR, P.; VENCURIK, J. Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40-years perspective. **Forest Ecology and Management**, v.264, n.125-133, 2012

LEITE, H.G.; OLIVEIRA, F.H.T. Statistical procedure to test identity between analytical methods. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.33, n.7-8, p.1105-1118, 2002.

LIMA, R.A.F.; BATISTA, J.L.F.; PRADO, P.I. Modeling tree diameter distributions in natural forests: An evaluation of 10 statistical models. **Forest Science**, v.61, n.2, p.320-327, 2015.

LIMA, R.B.; APARICIO, P.S.; SILVA, W.C.; SILVA, D.A.S.; GUEDES, A.C.L. Emprego da distribuição diamétrica na predição do estado de perturbação em florestas de

várzea, Macapá-AP. **Enciclopédia biosfera, Centro Científico Conhecer**, v.9, n.16, p.1016-1026, 2013.

LIMA, R.B.; BUFALINO, L.; ALVES JUNIOR, F.T.; SILVA, J.A.A.; FERREIRA, R.L.C. Diameter distribution in a Brazilian tropical dry forest domain: predictions for the stand and species. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.89, n.2, p.1189-1203, 2017.

LINDENMAYER, D.B. Integrating forest biodiversity conservation and restoration ecology principles to recover natural forest ecosystems. **New Forests**, v.50, n.2, p.169-181, 2019.

LINDER, P.; ELFVING, B.; ZACKRISSON, O. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. **Forest Ecology and Management**, v.98, n.1, p.17-33, 1997.

LITTLE, S.N. Weibull diameter distributions for mixed stands of western conifers. **Canadian Journal of Forest Research**, v.13, n.1, p.85-88, 1983.

MACHADO, S.A.; BARTOSZEK, A.C.P.S.; OLIVEIRA, E.B. Estudo da estrutura diamétrica para *Araucaria angustifolia* em florestas naturais nos estados da região sul do Brasil. **Floresta**, v.26, n.1-2, p.59-70, 1998.

MACHADO, S.; CYSNEIROS, V.; NASCIMENTO, R.G.; MARTINS, A.; SCHMIDT, L. Projeção da estrutura diamétrica de grupos ecológicos em uma Floresta Ombrófila Mista. **Floresta e Ambiente**, v.24, e20160012, 2017.

MCELHINNY, C.; GIBBONS, P.; BRACK, C.; BAUHUS, J. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. **Forest Ecology and Management**, v.218, n.1-3, p.1-24, 2005.

MEYER, H.A.; RECKNAGEL, A.B.; STEVENSON, D.D.; BARTOO, R.A. **Forest Management**, 2.ed. ed. John Wiley & Sons, New York, 1961.

MEYER, H.A. Structure, growth, and drain in balanced uneven-aged forests. **Journal of forestry**, v.50, n.2, p.85-92, 1952.

MØNNES, E. The power-normal distribution: application to forest stands. **Canadian Journal of Forest Research**, v.41, n.4, p.707-714, 2011.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v.403, n.6772, p.853-858, 2000.

ORELLANA, E.; FIGUEIREDO FILHO, A.; NETTO, S.P.; DIAS, A.N. Modelagem da distribuição diamétrica de espécies florestais em um fragmento de floresta ombrófila mista. **Revista Árvore**, v.38, n.2, p.297-308, 2014.

PAULA, A.D.; SILVA, A.F.D.; SOUZA, A.L.D.; SANTOS, F.A.M.D. Changes in the floristic composition of wood species observed in a 14-year period in a Seasonal Semideciduous Forest in Viçosa-MG, Southeastern Brazil. **Revista Árvore**, v.26, n.6, p.743-749, 2002.

POORTER, L.; BONGERS, F.; AIDE, T.M.; ALMEYDA ZAMBRANO, A.M.; BALVANERA, P.; BECKNELL, J.M.; BOUKILI, V.; BRANCALION, P.H.S.; BROADBENT, E.N.; CHAZDON, R.L.; CRAVEN, D.; ALMEIDA-CORTEZ, J.S.; CABRAL, G.A.L.; JONG, B.H.J.; DENSLOW, J.S.; DENT, D.H.; WALT, S.J.; DUPUY, J.M.; DURÁN, S.M.; ESPÍRITO-SANTO, M.M.; FANDINO, M.C.; CÉSAR, R.G.; HALL, J.S.; HERNANDEZ-STEFANONI, J.L.; JAKOVAC, C.C.; JUNQUEIRA, A.B.; KENNARD, D.; LETCHER, S.G.; LICONA, J.-C.; LOHBECK, M.; MARÍN-SPIOTTA,

E.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; MASSOCA, P.; MEAVE, J.A.; MESQUITA, R.; MORA, F.; MUÑOZ, R.; MUSCARELLA, R.; NUNES, Y.R.F.; OCHOA-GAONA, S.; OLIVEIRA, A.A.; ORIHUELA-BELMONTE, E.; PEÑA-CLAROS, M.; PÉREZ-GARCÍA, E.A.; PIOTTO, D.; POWERS, J.S.; RODRÍGUEZ-VELÁZQUEZ, J.; ROMERO-PÉREZ, I.E.; RUÍZ, J.; SILDARRIAGA, J.G.; SANCHEZ-AZOFEIFA, A.; SCHWARTZ, N.B.; STEININGER, M.K.; SWENSON, N.G.; TOLEDO, M.; URIARTE, M.; BREUGEL, M.; WAL, H.; VELOSO, M.D.M.; VESTER, H.F.M.; VICENTINI, A.; VIEIRA, I.C.G.; BENTOS, T.V.; WILLIAMSON, G.B.; ROZENDAAL, D.M.A. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v.530, n.7589, p.211-214, 2016.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017. URL <https://www.R-project.org/>.

REIS, L.P.; RUSCHEL, A.R.; SILVA, J.N.M.; REIS, P.C.M.; CARVALHO, J.O.P.; SOARES, M.H.M. Dinâmica da distribuição diamétrica de algumas espécies de Sapotaceae após exploração florestal na Amazônia Oriental. **Revista de Ciências Agrárias - Amazon Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v.57, n.3, p.234-243, 2014.

RÉJOU-MÉCHAIN, M.; TYMEN, B.; BLANC, L.; FAUSET, S.; FELDPAUSCH, T.R.; MONTEAGUDO, A.; PHILLIPS, O.L.; RICHARD, H.; CHAVE, J. Using repeated small-footprint LiDAR acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest. **Remote Sensing of Environment**, v.169, p.93-101, 2015.

ROLIM, S.G.; JESUS, R.M.; NASCIMENTO, H.E.M.; COUTO, H.T.Z.; CHAMBERS, J.Q. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, v.142, n.2, p.238-246, 2005.

SCARANO, F.R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic Forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. **Biodiversity and Conservation**, v.24, n.9, p.2319-2331, 2015.

SCHREUDER, H.T.; SWANK, W.T. Coniferous stands characterized with the Weibull distribution. **Canadian Journal of Forest Research**, v.4, n.4, p.518-523, 1974.

SHIMAMOTO, C.Y.; BOTOSSO, P.C.; MARQUES, M.C. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forests? Estimates from tree species in the Brazilian Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v.329, p.1-9, 2014.

SHORHOVA, E.; KUULUVAINEN, T.; KANGUR, A.; JÖGISTE, K. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. **Annals of Forest Science**, v.66, n.2, p.1-20, 2009.

SILVA JÚNIOR, M.C. Phytosociology and diametric structure of Taquara gallery forest, at IBGE ecological reserve, DF. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p.419-428, 2004.

SILVA JÚNIOR, M.C.; SILVA, A.F. Distribuição dos diâmetros dos troncos das espécies mais importantes do cerrado na Estação Florestal de Experimentação de Paraopeba (EFLEX) - MG. **Acta Botanica Brasilica**, v.2, n.1-2, p.107-126, 1988.

SILVA, C.T. **Dinâmica da vegetação arbórea de uma floresta secundária no município de Viçosa, Minas Gerais**. Viçosa, MG: UFV. 2003. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa.

SILVA, C.T.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F.; SILVA, E.; CHAVES, R.A. Avaliação temporal da florística arbórea de uma floresta secundária no município de Viçosa, Minas

- Geraias. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p.429-441, 2004.
- SMITH, H.C.; LAMSON, N.I. **Number of residual trees: a guide for selection cutting**. Northeastern Forest Experimental Station: USDA, Forest Service, 1982. 33p. (Technical Report NE-80).
- SOSMA - Fundação SOS Mata Atlântica. **Relatório Anual 2016**. 130p. 2016.
- SOUZA, A.L.; SOARES, C.P.B. Determinação de Cortes Seletivos. In: _____. **Florestas Nativas: estrutura, dinâmica e manejo**. Viçosa, MG: Ed. UFV, 2013. cap.8, p.194-215.
- SOUZA, F.C. **Dinâmica da estrutura e do estoque de carbono da vegetação arbórea adulta em 20 anos, em floresta secundária da Mata Atlântica**. Viçosa, MG: UFV. 2015. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa.
- SOUZA, L.A.; MATIAS, H.B.; BINOTI, D.H.B.; LEITE, H.G.; MENDONÇA, A.R.; SILVA, G.F. Probability density functions for description of diameter distribution in thinned forest stands. **Revista Brasileira de Biometria**, v.34, n.3, p.421-434, 2016.
- TAUBERT, F.; JAHN, M.W.; DOBNER, H.J.; WIEGAND, T.; HUTH, A. The structure of tropical forests and sphere packings. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.112, n.49, p.15125-15129, 2015.
- TICKTIN, T. The ecological implications of harvesting non-timber forest products. **Journal of Applied Ecology**, v.41, p.11-21, 2004.
- TORRES, C.M.M.E.; JACOVINE, L.A.G.; SOARES, C.P.B.; OLIVEIRA NETO, S.N.; SANTOS, R.D.; CASTRO NETO, F. Quantifying biomass and carbon stock in a seasonal semideciduous forest in Viçosa, MG, Brazil. **Revista Árvore**, v.37, n.4, p.647-655, 2013.
- UMAÑA, C.L.A.; ALENCAR, J.C. Distribuições diamétricas da Floresta Tropical úmida em uma área no município de Itacoatiara-AM. **Acta Amazonica**, v.28, n.2, p.167-167, 1998.
- VIEILLEDENT, G.; VAUDRY, R.; ANDRIAMANOHISOA, S.F.D.; RAKOTONARIVO, O.S.; RANDRIANASOLO, H.Z.; RAZAFINDRABE, H.N.; RAKOTOARIVONY, C.B.; EBELING, J.; RASAMOELINA, M. A universal approach to estimate biomass and carbon stock in tropical forests using generic allometric models. **Ecological Applications**, v.22, n.2, p.572-583, 2012.
- VIEIRA, S.A.; ALVES, L.F.; DUARTE-NETO, P.J.; MARTINS, S.C.; VEIGA, L.G.; SCARANELLO, M.A.; PICOLLO, M.C.; CAMARGO, P.B.; CARMO, J.B.; NETO, E.S.; SANTOS, F.A.M.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above-and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. **Ecology and Evolution**, v.1, n.3, p.421-434, 2011.
- VRŠKA, T.; ADAM, D.; HORT, L.; KOLÁŘ, T.; JANÍK, D. European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians -A developmental cycle or a linear trend induced by man? **Forest Ecology and Management**, v.258, n.4, p.347-356, 2009.
- WANG, M.; RAMESH, N.I.; RENNOLLS, K. The Richit-Richards family of distributions and its use in forestry. **Canadian Journal of Forest Research**, v.37, n.10, p.2052-2062, 2007.
- WANG, X.; HAO, Z.; ZHANG, J.; LIAN, J.; LI, B.; YE, J.; YAO, X. Tree size distributions in an old-growth temperate forest. **Oikos**, v.118, p.25-36, 2009.
- WESTPHAL, C.; TREMER, N.; VON OHEIMB, G.; HANSEN, J.; VON GADOW, K.; HÄRDTLE, W. Is the reverse J-shaped diameter distribution universally applicable in

European virgin beech forests? **Forest Ecology and Management**, v.223, n.1-3, p.75-83, 2006.

WATZLAWICK, L.F.; GARDIN, E.; LONGHI, S.J.; ANDRADE, E.C.L. Estimate of the diameter distribution in Mixed Ombrophyllous Forest fragment with the Meyer's function. **Revista Brasileira de Tecnologia Aplicada Nas Ciências Agrárias**, v.6, n.1, p.29-36, 2013.

ZHANG, L.; GOVE, J.H.; LIU, C.; LEAK, W.B. A finite mixture of two Weibull distributions for modeling the diameter distributions of rotated-sigmoid, uneven-aged stands. **Canadian Journal of Forest Research**, v.31, n.9, p.1654-1659, 2001.

ARTIGO II – PRODUÇÃO DE BIOMASSA EM FLORESTA SECUNDÁRIA NO DOMÍNIO DA FLORESTA ATLÂNTICA DEPENDE DE FATORES LOCAIS E DA FLORÍSTICA

RESUMO

A biomassa de florestas acumulada ao longo do tempo é indicadora da eficiência de fixação do carbono. As florestas secundárias são importantes para essa fixação de carbono, porém, a avaliação da biomassa para a Floresta Atlântica, hoje altamente fragmentada e degradada, tem sido desenvolvida, principalmente, para uma única idade. A produção de biomassa total (B_T) foi avaliada, de forma não destrutiva, em dez sítios, em Floresta Atlântica secundária, ao longo de 24 anos. A biomassa do fuste (BF) e galhos (BG) foi obtida a partir do volume estimado desses componentes, multiplicado pela densidade da madeira. A biomassa de folhas (BFO) e, a de lianas e árvores com dap inferiores a 5 cm de dap , foram obtidas, respectivamente, com base na proporção de 4,45% em relação a $BF+BG$ e, de 6,4 % em relação à biomassa da parte aérea (BPA) de árvores com mais de 5 cm de dap . A biomassa de raízes ($BASOL$) foi obtida pela expressão de Cairns (1997). O modelo logístico foi utilizado para descrever o acúmulo de B_T ($BPA+BASOL$) em função dos grupos ecológicos e da fertilidade do solo e vários outros modelos foram testados para os diferentes sítios. A B_T variou, em média, de 180,11 Mg ha⁻¹ (1992) a 353,60 Mg ha⁻¹ (2016) para a floresta como um todo. Analisando a média de todos os inventários e sítios, a B_T variou de 141,60 Mg ha⁻¹ (L10) a 560,07 Mg ha⁻¹ (L06). Os sítios de alta fertilidade natural apresentaram os maiores valores de B_T . As espécies secundárias iniciais (SI) apresentaram maior biomassa do que as pioneiras (P) e as secundárias tardias (ST) para a floresta como um todo, tendo sido observada variação entre sítios. Os resultados, tomados em conjunto, indicaram que a produção de biomassa em Floresta Atlântica secundária é influenciada por características locais, como a fertilidade natural do solo, e pela composição florística, representada pelos grupos ecológicos. Em conclusão, a avaliação do acúmulo de biomassa de florestas secundárias deve ser realizada com base nas variações em características de sítio e sua composição florística, para favorecer o planejamento de técnicas de manejo dessas florestas para aumentar a eficiência no sequestro de carbono.

Palavras-chave: Acúmulo de biomassa, Floresta inequiânea, Características de sítio, Grupos ecológicos, Fertilidade do solo

ABSTRACT

The biomass of forests accumulated over time is indicative of carbon fixation efficiency. Secondary forests are of great importance for this carbon sequestration, but most assessment of biomass are for a single age, in special for the highly fragmented and degraded Atlantic Forest. Total biomass (B_T) production was evaluated in a non-destructive way in ten sites in a secondary Atlantic Forest, over 24 years. The biomass of the stem (SB) and branches (BB) were obtained from the estimated volume of these components, multiplied by wood density. The biomass of leaves (LB) and of lianas and trees with $dbh < 5.0$ cm were obtained, respectively, as a proportion of 4.45 % in relation to $SB + BB$ and 6.4% in relation to the aboveground biomass ($AGTB$) of trees with $dbh \geq 5.0$ cm. Root biomass (BGB) was obtained by the expression of Cairns (1997). The logistic model was used to describe the accumulation of B_T ($AGTB + BGB$) as a function of ecological groups and soil fertility, and several other models were tested for the different sites. B_T ranged from an average of 180.11 Mg ha⁻¹ (1992) to 353.60 Mg ha⁻¹ (2016) for the whole forest. By analyzing the average of all inventory years, for each site, B_T ranged from 141.60 Mg ha⁻¹ (L10) to 560.07 Mg ha⁻¹ (L06). The sites with high natural fertility presented the highest B_T values. Early secondary (ES) species presented higher biomass than the pioneer (P) and late secondary (LS) species for the forest as a whole, and there were variations among sites. The overall results indicated that biomass production in secondary Atlantic Forest is influenced by local characteristics such as the soil natural fertility, and by the floristic composition, represented by the ecological groups. In conclusion, the dynamic of biomass of secondary forests should take into account variations in site characteristics and floristic composition, which favor management planning of these forests to achieve greater carbon sequestration efficiency.

Keywords: Biomass accumulation, Uneven-aged forest, Site characteristics, Ecological groups, Soil fertility

1. INTRODUÇÃO

Os ecossistemas florestais sequestram e armazenam quantidades diferentes de carbono. Por exemplo, as florestas tropicais são mais eficazes no armazenamento de carbono do que as florestas temperadas e boreais e, por isso, são fundamentais para equilibrar o ciclo do carbono (BONAN, 2008). As florestas tropicais, apresentam, então, estreita relação com as mudanças climáticas, em razão da fixação do dióxido de carbono (CO₂) favorecer a estabilização do clima (PHILLIPS, 1998; STEPHENS et al., 2007; PHILLIPS et al., 2008; HOUGHTON et al., 2015; UNITED NATIONS, 2015; ARMENTERAS et al., 2017; SWAMY et al., 2018). Entretanto, a fragmentação dessas florestas, em razão de mudanças no uso da terra, principalmente para pastagens com manejo inadequado, a exploração seletiva de madeira e a ocorrência de incêndios, promoveram perdas significativas de sua biomassa (LAURANCE et al., 1998; NEPSTAD et al., 1999; LAURANCE et al., 2000; BARLOW et al., 2002; XU et al., 2015).

A biomassa acumulada ao longo do tempo é indicadora da eficiência com que o carbono é retirado do sistema. À medida que as florestas se recuperam de distúrbios antropogênicos, a sua biomassa aumenta, embora o tempo necessário para essa regeneração pode variar com as características do sítio (LAURANCE et al., 1999; BAKER et al., 2009; SOUZA, 2015; FYLLAS et al., 2017; MICHALETZ et al., 2018; MOORE et al., 2018) e com a composição florística, devido às interações entre as espécies no ecossistema (LOREAU; HECTOR, 2001; CHAPIN et al., 2002; BALVANERA; AGUIRRE, 2006; TURNER, 2010; GOURLET-FLEURY et al., 2011).

A biomassa em florestas tropicais é, geralmente, avaliada com base em inventário florestal e estimada por equações, envolvendo um número finito de indivíduos que são utilizados para avaliações de componentes abaixo e acima do solo (CLARK et al., 2001; CHAMBERS et al., 2001; CHAVE et al., 2014). Estudos envolvendo volume ou biomassa em florestas inequiâneas, no Brasil, foram desenvolvidos para a Floresta Amazônica (BROWN; LUGO, 1992; BROWN et al., 1995; HOUGHTON et al., 2001; NASCIMENTO; LAURANCE, 2002; MALHI et al., 2004; CHAVE et al., 2014; BRIENEN et al., 2015; SILVA et al., 2016), para a Floresta Atlântica (CETEC, 1995; ROLIM et al., 2005; BURGER; DELITTI, 2008; VIEIRA et al., 2008; ALVES et al., 2010; VIEIRA et al., 2011; CHAVE et al., 2014; BECKNELL et al., 2018), para o Cerrado (CETEC, 1995; DELITTI et al., 2006), dentre outros.

Modelos alométricos para estimar a biomassa da vegetação podem ter como base dados de amostragem destrutiva ou não. Alguns estudos envolvendo amostragem

destrutiva têm sido realizados para determinar a biomassa da parte aérea de florestas naturais no bioma Floresta Atlântica (CETEC, 1995; TIEPOLO et al., 2002; BURGER; DELITTI, 2008; VIEIRA et al., 2008; NOGUEIRA JÚNIOR et al., 2014; SANQUETTA et al., 2015). A derrubada das árvores em uma determinada área permite a quantificação da massa seca de caule, galhos e folhas, além da medição do diâmetro e da altura total e comercial.

A amostragem destrutiva de raízes para a determinação de biomassa, em florestas inequiduais tropicais, apresenta custo e tempo elevados, além de existirem questões legais que restringem essa amostragem destrutiva, principalmente, na Floresta Atlântica. O uso de valores médios de relação raiz:parte aérea, com base em reduzida amostragem, pode subestimar ou superestimar a biomassa de raízes e deve ser evitado. Assim, é de grande importância o desenvolvimento de estudos que elaborem relações alométricas para estimar a biomassa de raízes (CAIRNS et al., 1997; SIERRA et al., 2007; KENZO et al., 2009; MUGASHA et al., 2013; DJOMO; CHIMI, 2017). Estas relações alométricas devem ser estabelecidas para condições ambientais específicas (LEUSCHNER et al., 2007) e, também, devem levar em consideração o estágio de sucesso devido a diferenças nestas relações entre floresta secundária e primária (KENZO et al., 2009).

A avaliação de biomassa de florestas, ao longo do tempo, no Brasil, tem sido realizada, principalmente, para a Floresta Amazônica (PHILLIPS et al., 2008; PHILLIPS et al., 2009; HUNTINGFORD et al., 2013; BRIENEN et al., 2015; CHAZDON et al., 2016; POORTER et al., 2016), em especial, devido à disponibilidade de dados existentes na Rede Amazônica de Inventários Florestais (RAINFOR). Por outro lado, a avaliação da biomassa para a Floresta Atlântica, tem sido desenvolvida para uma única idade, à exceção dos trabalhos de Rolim et al. (2005) e Souza (2015).

A hipótese desse trabalho é que a produção de biomassa varia em função dos diferentes sítios, principalmente no que se refere à fertilidade do solo, e em função da proporção dos diferentes grupos ecológicos. Nesse sentido, o objetivo deste estudo foi avaliar, de forma não destrutiva, a produção de biomassa de uma floresta secundária no domínio da Floresta Atlântica, ao longo de 24 anos, em sítios com características ambientais distintas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em área preservada de Floresta Estacional Semidecidual Montana, em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20°48'00" latitude Sul e 42°51'30" longitude

Oeste), com altitude variando de 721 a 879 m. Esse fragmento de Floresta Atlântica secundária é o maior da região, estendendo-se por 194 ha. No passado, ocorreu extração seletiva de madeira e remoção de árvores para acomodar a cultura do café (*Coffea arabica* L.) sob o dossel da floresta (GARCIA et al., 2011). A matriz das áreas vizinhas inclui pastagem, cultivo agrícola e florestal e, fragmentos de florestas secundárias em vários estádios de sucessão. O clima é subtropical úmido (Cwa) com inverno seco e verão quente (temperatura média anual de 19,5°C e precipitação pluviométrica média anual de 1.361 mm (ALVARES et al., 2013).

Os dados foram coletados em sessenta parcelas permanentes estabelecidas em dez sítios (seis parcelas retangulares contíguas de 10 x 20 m em cada local), entre 1992 e 2016. Os sítios estudados apresentam diferenças na inclinação do terreno, exposição, posição topográfica, fertilidade do solo, transmitância de radiação fotossinteticamente ativa (t%), índice de área foliar (IAF), e estádios de sucessão (Tabela 1).

Os indivíduos (arbustivos e arbóreos) com $dap \geq 5,0$ cm foram identificados em nível de família, gênero e espécie, quando possível, de acordo com o *Sistema Angiosperm Phylogeny Group* (APG III, 2009) e, o diâmetro a 1,3 m de altura (dap) e a altura total foram registrados em cada ocasião.

O volume do fuste e dos galhos das árvores foi obtido utilizando-se equações de CETEC (1995) para mata secundária:

$$VF_{cc} = 0,000038857 \, dap^{1,70784} \, Ht^{1,32032} \quad (R_{Y\hat{Y}} = 0,9945)$$

$$VG_{cc} = 0,000061976 \, dap^{1,79973} \, Ht^{0,538842} \quad (R_{Y\hat{Y}} = 0,8075)$$

em que VF_{cc} = volume do fuste com casca (m³); VG_{cc} = volume dos galhos com casca (m³); dap = diâmetro a 1,3 m de altura (cm); e Ht = altura total das árvores (m). As equações desenvolvidas por CETEC (1995), quando ajustadas, apresentaram exatidão e ausência de viés para volume do tronco com casca e volume dos galhos com casca. A biomassa foi obtida multiplicando-se o volume da árvore pela densidade específica da madeira (ρ_w) e por um fator de correção (f_c), da seguinte forma:

$$BF = VF_{cc} \times \rho_w \times f_c$$

$$BG = VG_{cc} \times \rho_w \times f_c$$

em que BF = biomassa do fuste (kg); BG = biomassa dos galhos (kg); VF_{cc} = volume do fuste com casca (m³); VG_{cc} = volume dos galhos com casca (m³); ρ_w = densidade específica da madeira (g cm⁻³); e fator de correção ($f_c = 1.000$). A biomassa não foi obtida diretamente pelo uso da equação proposta por Chave et al. (2014) porque tende a estimar valores maiores do que os obtidos com as equações apresentadas por CETEC (1995) (Figura 1).

A biomassa das folhas foi estimada com base em Drumond (1996), que constatou que a biomassa das folhas, em Floresta Atlântica secundária, representa 4,45% da biomassa do fuste:

$$BFO = 0,0445 \times BF$$

em que BFO = biomassa de folhas (kg); e BF = biomassa do fuste (kg).

A biomassa da parte aérea (BPA) foi obtida pela soma de BF , BG e BFO . Os valores da densidade foram extraídos de banco de dados global de densidade da madeira (<http://datadryad.org/handle/10255/dryad.235>) (CHAVE et al., 2009) e banco de dados compilado por Souza (2015). Para árvores não identificadas ou sem dados disponíveis de densidade da madeira do táxon específico, foi aplicado o valor do gênero ou da família correspondente, ou, na ausência desses dados, foi utilizada a média da densidade da madeira de todas as árvores identificadas no estudo.

As lianas e as árvores com menos de 5,0 cm de dap ($BREG$) foram incluídas na estimativa da biomassa acima do solo (BAS). Esses componentes representam fração adicional de ~ 6,4% da BPA de árvores com $dap \geq 5,0$ cm, assumindo que respondem proporcionalmente à BPA das árvores com $dap \geq 5,0$ cm (TIEPOLO et al., 2002). Então, a BAS foi estimada usando a expressão:

$$BAS = BPA \times 1,064$$

em que BAS = biomassa acima do solo (kg) e BPA = biomassa da parte aérea das árvores (kg).

A biomassa abaixo do solo ($BASOL$) foi determinada empregando o modelo proposto por Cairns et al. (1997):

$$BASOL = \exp(-1,0587 + 0,8836 \times \ln(BAS))$$

A biomassa total (B_T) foi obtida pela expressão:

$$B_T = BAS + BASOL$$

em que B_T = biomassa total (kg); BAS = biomassa acima do solo (kg); e $BASOL$ = biomassa abaixo do solo (kg). A BPA e BAS de cada local foi obtida pela soma da biomassa de todas as parcelas. Todas as estimativas de biomassa apresentadas nesse trabalho foram padronizadas para $Mg\ ha^{-1}$.

Tabela 1. Caracterização dos sítios avaliados em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil. Posições topográficas incluem: Terço-Superior (TS), Terço-Inferior (TI), Meia-Econsta (ME), Baixada (B); floristic grupos de similaridade florística incluem: A = L05 e L06, B = L01 e L02, C = L08 e L09, e D = L03, L04, L07 e L10); os grupos ecológicos estão representados pela relação NC:P:SI:ST, onde NC = Não classificadas, P = Espécies Pioneiras, SI = Espécies Secundárias Iniciais, ST = Espécies Secundárias Tardias); SB = Soma de bases.

	Forest sites									
	L01	L02	L03	L04	L05	L06	L07	L08	L09	L10
Altitude (m)	747	765	776	790	789	787	805	798	768	858
Aspecto ⁽¹⁾	Nordeste	Nordeste	Nordeste	Nordeste	-	Sudoeste	Sudoeste	Sudoeste	Sudoeste	Sudoeste
Posição topográfica ⁽¹⁾	TS	ME	TI	ME	B	TI	ME	ME	TI	TS
Inclinação do terreno (%) ⁽¹⁾	40	21	43	80	3	51	45	20	14	45
Índice de área foliar ⁽²⁾	3,35	3,82	4,25	3,67	4,10	3,70	3,87	4,24	4,01	3,89
Umidade do solo (%) ⁽²⁾	8,99	2,20	10,37	7,39	7,42	14,67	9,59	12,91	3,67	18,26
SB(cmol _c /dm ³) ⁽²⁾	1,44	1,00	0,30	0,08	7,47	4,77	0,24	0,41	1,56	0,15
SB(cmol _c /dm ³) ⁽³⁾	1,68	0,79	0,44	0,19	5,15	4,31	0,28	0,55	1,64	0,30
Ca ²⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽²⁾	0,90	0,57	0,03	0,00	6,07	3,53	0,07	0,10	0,83	0,03
Ca ²⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽³⁾	1,00	0,40	0,10	0,00	4,00	2,90	0,00	0,20	0,80	0,10
Mg ²⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽²⁾	0,47	0,33	0,17	0,00	1,20	1,10	0,10	0,23	0,57	0,03
Mg ²⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽³⁾	0,60	0,30	0,20	0,10	1,00	1,20	0,10	0,20	0,60	0,10
Al ³⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽²⁾	0,90	1,50	1,60	2,03	0,00	0,10	1,97	1,97	1,00	1,27
Al ³⁺ (cmol _c /dm ³) ⁽³⁾	1,20	1,70	1,50	1,70	0,10	0,00	1,90	1,90	1,20	1,20
pH ⁽²⁾	4,60	4,20	4,10	3,90	6,00	5,50	4,00	4,20	4,50	4,10
pH ⁽³⁾	4,60	4,20	4,20	4,10	5,50	5,30	4,20	4,30	4,70	4,50
P(mg/dm ³) ⁽²⁾	0,33	0,97	0,70	1,47	0,53	0,63	0,57	0,27	0,33	0,27
P(mg/dm ³) ⁽³⁾	2,30	3,10	2,00	2,60	1,30	2,20	2,50	2,50	2,10	1,90
K(mg/dm ³) ⁽²⁾	29,00	40,67	38,33	30,33	78,67	55,00	31,00	29,67	64,00	33,33
K(mg/dm ³) ⁽³⁾	44,00	50,00	41,00	36,00	60,00	55,00	45,00	45,00	67,00	37,00
Similaridade florística ⁽⁴⁾	B	B	D	D	A	A	D	C	C	D
Fertilidade do solo ⁽⁴⁾	Média	Média	Baixa	Baixa	High	Alta	Baixa	Média	Média	Baixa
Grupo ecológico ⁽⁵⁾	2:6:9:2	2:10:9:7	10:6:27:12	7:4:29:12	5:6:19:20	13:9:21:18	10:9:23:14	8:14:12:6	2:11:10:5	8:8:24:8
Grupo ecológico ⁽⁶⁾	2:10:14:4	4:9:15:9	11:2:26:12	9:3:24:11	6:4:17:20	17:6:20:18	11:7:23:18	11:13:18:12	4:13:16:8	11:9:27:9
Indivíduos/ha ⁽⁵⁾	717	1.333	2.158	1.617	2.225	2.400	1.483	1.467	1.017	1.717
Indivíduos/ha ⁽⁶⁾	1.500	1.550	1.975	1.642	2.333	2.383	1.533	2.342	1.692	1.800

(1) = FERNANDES (1998); (2) = GARCIA (2009); (3) = SOUZA (2015); (4) = CALIMAN (2015) – Classificação da fertilidade do solo baseada nas recomendações de ALVAREZ et al. (1999) e classificação da similaridade florística baseada na análise de agrupamento; (5) = primeira medição (1992); (6) = última medição (2016).

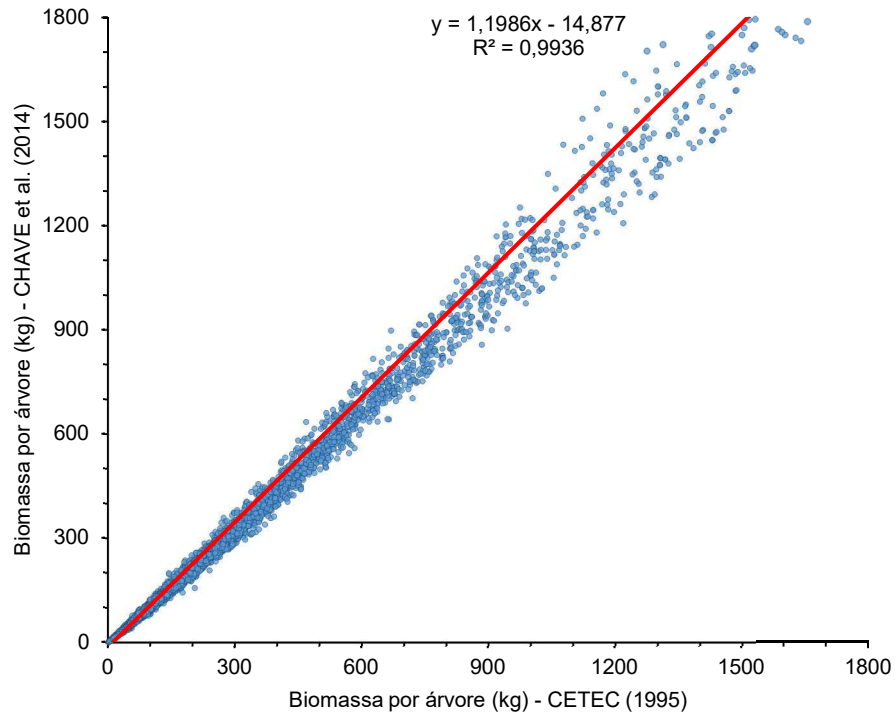


Figura 1. Dispersão das estimativas de biomassa usando a equação global proposta por Chave et al. (2014) (eixo Y) e a equação local desenvolvida por CETEC (1995) (eixo X). A linha preta (regressão linear) indica que a equação de Chave et al. (2014) tende a estimar maiores valores de biomassa do que com o uso das equações de CETEC (1995).

O incremento periódico anual em biomassa foi obtido por meio das expressões:

$$IPA_{BT} = (B_{Tj+1} - B_{Tj}) / t$$

$$IPA(\%)_{BT} = (((B_{Tj+1}) / B_{Tj}) - 1)100) / t$$

em que IPA_{BT} = incremento periódico anual da biomassa total ($Mg\ ha^{-1}\ ano^{-1}$); $IPA(\%)_{BT}$ = incremento periódico anual da biomassa total ($\%\ ano^{-1}$); B_T = biomassa total obtida em dois anos sucessivos de inventário ($j; j+1$); e t = período (anos).

A dinâmica da produção de biomassa de diferentes sítios foi descrita por modelos exponenciais e sigmoidais, de forma que o melhor modelo para representar a produção de biomassa, em cada sítio, foi definida com base na correlação entre valores observados e estimados (r) e no erro padrão residual (SE). Os modelos testados foram:

$$(M1) \rightarrow Y = \theta_1 + \theta_2 \ln(X) + \varepsilon$$

$$(M2) \rightarrow Y = \theta_1 e^{(\theta_2 X)} + \varepsilon$$

$$(M3) \rightarrow Y = \theta_1 X / (\theta_2 + X) + \varepsilon$$

$$(M4) \rightarrow Y = \theta_1 / (1 + (X/\theta_2)^{\theta_3}) + \varepsilon$$

em que Y = biomassa total ($Mg\ ha^{-1}$), $\theta_1, \theta_2, \theta_3$ = parâmetros do modelo; e X = ano.

O modelo abaixo foi ajustado para caracterizar a variável B_T , considerando: (a) grupos ecológicos (pioneiras - P, secundárias iniciais - SI e secundárias tardias - ST) e (b) fertilidade do solo para cada sítio (baixa, média e alta fertilidade), conforme classificação de Caliman (2015):

$$Y = \theta_1 / (1 + \exp(\theta_2 - X/\theta_3)) + \varepsilon$$

em que Y = biomassa total (Mg ha^{-1}), $\theta_1, \theta_2, \theta_3$ = parâmetros do modelo; e X = ano.

A qualidade dos ajustes das equações foi obtida pela correlação entre valores observados e estimados (r) e pelo cálculo da raiz quadrada do erro quadrático médio:

$$RMSE = \sqrt{1/n \sum_{i=1}^n (Y_i - \hat{Y}_i)^2}$$

e do viés:

$$BIAS = ((\hat{Y}_i - Y_i)/Y_i) \times 100$$

em que n = número de casos; Y_i = valor observado; e \hat{Y}_i = valor estimado.

A igualdade entre as curvas ajustadas para a produção de biomassa foi verificada pelo teste de identidade de modelos (LEITE; OLIVEIRA, 2002) ($\alpha = 0,05$). Esse teste foi aplicado, separadamente, para comparar a produção de biomassa de acordo com os grupos ecológicos e a fertilidade do solo. O procedimento estatístico proposto resulta da combinação da estatística F como modificada de Graybill (1976), do teste do erro médio e do coeficiente de correlação linear. Baseado nos dados de produção de biomassa, uma regra de decisão foi proposta para testar a hipótese de identidade entre dois métodos analíticos ou dois vetores quaisquer, isto é, grupos de dados quantitativos. Denominados Y_l e Y_j , os dois vetores de dados quantitativos estão representados a seguir:

$$Y_1 = \begin{bmatrix} 1 & Y_{11} \\ 1 & Y_{12} \\ \vdots & \vdots \\ 1 & Y_{1n} \end{bmatrix}; Y_j = \begin{bmatrix} Y_{j1} \\ Y_{j2} \\ \vdots \\ Y_{jn} \end{bmatrix}$$

A relação entre Y_1 e Y_j pode ser matricialmente expressa por $Y_j = Y_1\beta + \varepsilon$, onde:

$$\beta = \begin{bmatrix} \beta_0 \\ \beta_1 \end{bmatrix}; \varepsilon = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 \\ \varepsilon_2 \\ \vdots \\ \varepsilon_n \end{bmatrix}$$

Sob hipótese de normalidade:

$$F(H_0) = \frac{(\beta - \theta)'(Y_1'Y_1)(\beta - \theta)}{2RMS} \sim F_{\alpha(2, n-2 \text{ d.f.})}$$

$$\beta = \begin{bmatrix} \beta_0 \\ \beta_1 \end{bmatrix}; \theta = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \end{bmatrix}; Y'_1 Y_1 = \begin{bmatrix} n & \sum Y_1 \\ \sum Y_1 & \sum Y_1^2 \end{bmatrix}$$

em que, RMS = quadrado médio do resíduo da regressão; $Y_j = \beta_0 + \beta_1 Y_1$. Então, com $n-2$ graus de liberdade e nível α de significância, essas estatísticas podem ser usadas para testar a hipótese $H_0: \beta = [0 \quad 1]$. Se $F(H_0) \geq F_{\alpha(2, n-2, g.l.)}$ a hipótese é rejeitada. Por outro lado, se $F(H_0) < F_{\alpha(2, n-2, g.l.)}$ a hipótese não é rejeitada, aceitando a identidade entre os dois modelos avaliados, isto é, $Y_j = Y_l$ ao nível α de significância. Considerando que os erros $e_i = (Y_{ji} - Y_{li})/Y_{li}$ seguem uma distribuição normal e que j indica o método alternativo e l o método padrão, a hipótese $H_0: \bar{e} = 0$ pode ser testada, usando a estatística t , dada por $t_{\bar{e}} = \frac{\bar{e}-0}{S_{\bar{e}}}$; em que $S_{\bar{e}} = \frac{S_e}{\sqrt{n}}$ com $n-2$ graus de liberdade. Se $t_{\bar{e}} \geq t_{\alpha(n-1, g.l.)}$, essa hipótese é rejeitada. Em resumo, Y_j e Y_l (duas curvas indicando a produção de biomassa) são idênticos quando $p > 0.05$ para os testes F e t , e, $r_{Y_j Y_1} \geq 1 - |\bar{e}|$. O programa R (R CORE TEAM, 2017) foi utilizado para realizar as análises com os pacotes *nlme*, *systemfit*, *ggplot2*, *reshape2* e *Metrics*.

3. RESULTADOS

A produção de biomassa total (B_T), considerando a média dos dez sítios para cada ano de inventário, aumentou ao longo do tempo, de forma que em 1992 foi de 180,11 Mg ha⁻¹, atingindo 353,60 Mg ha⁻¹ em 2016 (Figura 2a). Analisando a média de todos os inventários, em cada sítio, a B_T variou de 141,60 Mg ha⁻¹ (L10) a 560,07 Mg ha⁻¹ (L06) (Figura 2b).

A quantidade de biomassa produzida variou entre os diferentes componentes analisados. Em geral, a quantidade de biomassa acumulada decresceu na seguinte ordem: BF > BASOL > BG > BREG > BFO. A biomassa de fustes, raízes, galhos, regeneração e folhas, representa, em média, 62,51%, 15,06%, 14,54%, 5,11% e 2,78%, respectivamente, em relação a B_T .

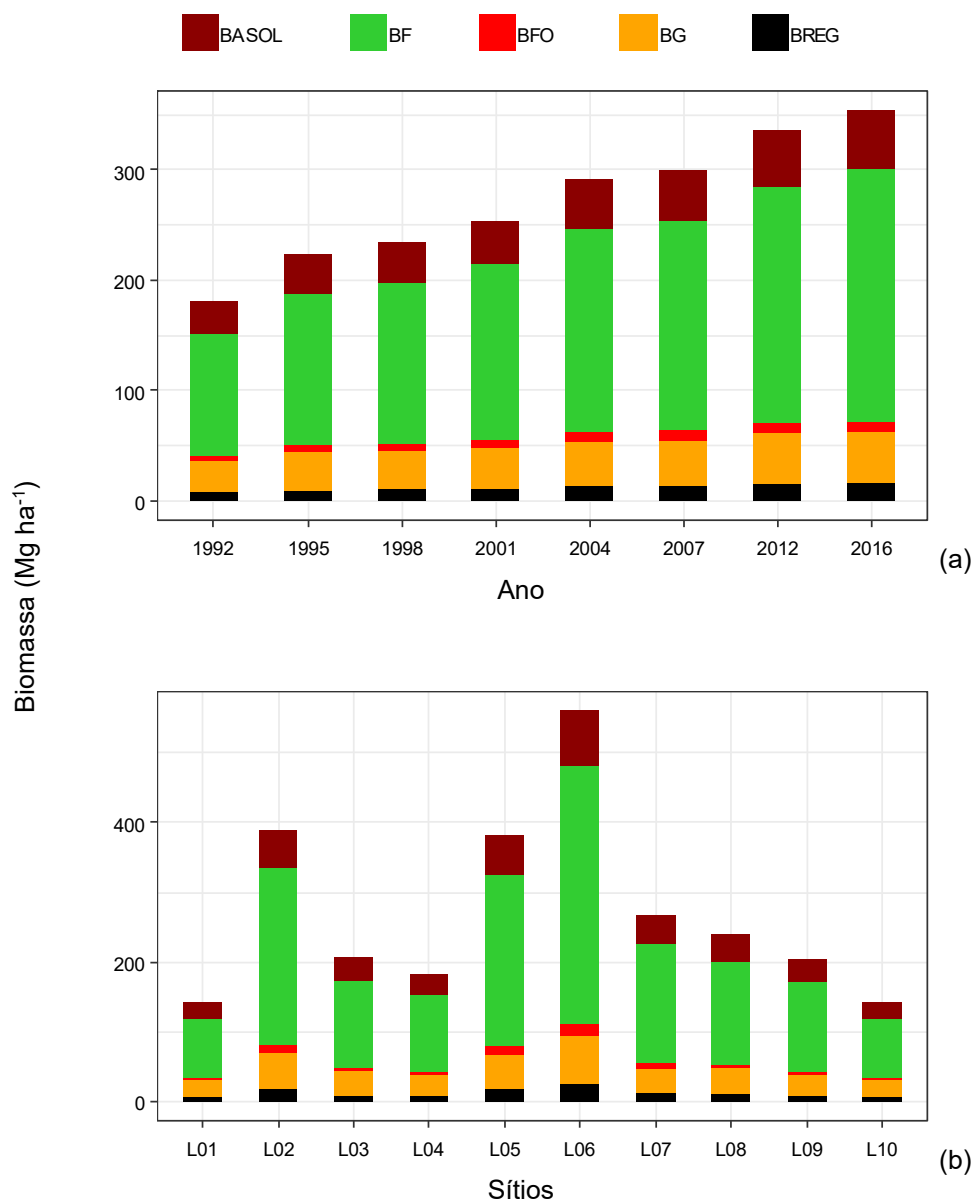


Figura 2. Produção média de biomassa nos diferentes compartimentos florestais, para cada ano de inventário (a) e para cada sítio (b), em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil. *BASOL* = biomassa abaixo do solo, *BF* = biomassa do fuste, *BFO* = biomassa de folhas, *BG* = biomassa de galhos e *BREG* = biomassa de lianas e da regeneração natural.

Os maiores valores de IP_{ABT} foram registrados em L02 e L06 (respectivamente, 9,41 e 10,79 Mg ha⁻¹ ano⁻¹), cujos valores de biomassa em 1992, no início do estudo, foram os mais elevados (Tabela 2). O aumento percentual médio de IP_{ABT} , em 24 anos, foi de 2,74% (L02) e 2,14% (L06), seguido do L05, L07 e L08 (média, respectivamente, igual a 2,35%, 3,81% e 4,17%). Os locais com os maiores aumentos percentuais em B_T apresentaram IP_{ABT} reduzido e, também, os menores valores iniciais de biomassa. O IP_{ABT} também oscilou quando foram comparados os intervalos de inventário. Os maiores valores médios foram observados em 1992-1995 (9,68% ao ano) e 2001-2004 (5,26% ao

ano) e, os menores valores, em 1995-1998 (2,14% ao ano), 2004-2007 (1,46% ao ano) e 2012-2016 (1,19% ao ano).

Tabela 2. Produção de biomassa (Mg ha^{-1}) para cada ano de inventário e para cada sítio; e incremento periódico anual ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ e %) da biomassa total para cada intervalo de inventário e para cada sítio, em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil.

Ano de inventário / Intervalo de inventário	Sítios										Média
	L01	L02	L03	L04	L05	L06	L07	L08	L09	L10	
1992	75,12	276,54	129,39	122,07	287,25	427,28	166,45	141,49	92,01	83,52	180,11
1992 – 1995	10,03	21,96	12,23	7,96	8,48	24,52	15,25	15,20	18,78	8,81	14,32
	13,4	7,9	9,4	6,5	3,0	5,7	9,2	10,7	20,4	10,5	9,68
1995	105,21	342,41	166,07	145,95	312,68	500,86	212,19	187,10	148,35	109,95	223,08
1995 – 1998	4,42	-0,55	4,44	5,96	5,83	3,95	3,41	1,98	5,46	1,72	3,66
	4,2	-0,2	2,7	4,1	1,9	0,8	1,6	1,1	3,7	1,6	2,14
1998	118,46	340,77	179,38	163,82	330,18	512,72	222,44	193,05	164,74	115,10	234,07
1998 – 2001	4,43	7,40	1,55	1,57	13,05	0,65	2,17	6,08	17,59	7,53	6,20
	3,7	2,2	0,9	1,0	4,0	0,1	1,0	3,1	10,7	6,5	3,32
2001	131,75	362,97	184,03	168,52	369,34	514,68	228,94	211,28	217,52	137,69	252,67
2001 – 2004	5,48	7,39	12,62	11,18	14,04	23,15	23,43	19,18	6,73	3,00	12,62
	4,2	2,0	6,9	6,6	3,8	4,5	10,2	9,1	3,1	2,2	5,26
2004	148,19	385,13	221,89	202,07	411,47	584,14	299,22	268,83	237,72	146,68	290,53
2004 – 2007	0,85	2,39	2,44	1,49	-11,51	7,00	2,17	5,71	7,98	10,23	2,88
	0,6	0,6	1,1	0,7	-2,8	1,2	0,7	2,1	3,4	7,0	1,46
2007	150,75	392,29	229,21	206,55	376,94	605,15	305,73	285,95	261,67	177,36	299,16
2007 – 2012	11,34	20,32	6,90	1,52	16,19	10,07	5,01	1,60	-1,57	1,36	7,27
	7,5	5,2	3,0	0,7	4,3	1,7	1,6	0,6	-0,6	0,8	2,48
2012	207,45	493,91	263,71	214,15	457,90	655,49	330,78	293,94	253,83	184,17	335,53
2012 – 2016	-1,84	6,94	5,72	4,92	10,85	6,19	7,75	7,27	-1,17	-1,46	4,52
	-0,9	1,4	2,2	2,3	2,4	0,9	2,3	2,5	-0,5	-0,8	1,19
2016	200,09	521,67	286,59	233,85	501,28	680,27	361,77	323,03	249,13	178,33	353,60
	142,13	389,46	207,53	182,12	380,88	560,07	265,94	238,08	203,12	141,60	271,09
Mean	4,96	9,41	6,56	4,94	8,13	10,79	8,45	8,15	7,69	4,45	7,35
	4,67	2,74	3,73	3,14	2,35	2,14	3,81	4,17	5,74	3,97	3,65

IP_{BT} 's superiores a $10 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ foram atingidos em oito locais, no período 1992-1995, em sete locais no período 2001-2004, em quatro locais, no período 2007-2012 e, em um ou locais, nos períodos 1998-2001, 2004-2007 e 2012-2016. No período de 1995-1998 o IP_{BT} máximo foi de $5,96 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$.

O aumento percentual da biomassa varia com o valor inicial de biomassa em cada local, sendo que os maiores valores percentuais são observados para os sítios com menor biomassa. Por exemplo, o L09 que apresentava apenas $92,01 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ de B_T em 1992 atingiu aumento de 20,4 % ao ano, no período 1992-1995, com aumento de apenas $8,81 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. Por outro lado, o aumento de $24,52 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ para o L06, no mesmo período, correspondeu a apenas 5,7 % de aumento na B_T .

A redução no IP_{ABT} ocorreu somente após 2004, em quatro locais. A maior redução ($-11,51 \text{ Mgha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) foi observada no L05, em 2004-2007, sendo que nos dois períodos subsequentes houve recuperação substancial da biomassa neste local. Os demais locais apresentaram redução entre $-1,17$ a $-1,84 \text{ Mgha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$

Os modelos testados para estimar a produção de biomassa (B_T) nos diferentes sítios da floresta apresentaram erro padrão (SE) entre 7,21 e 19,26, e coeficiente de correlação (r) entre 0,97 e 0,99 (Tabela 3). O modelo M1 se ajustou melhor aos dados de produção de biomassa dos sítios L01 e L03; o modelo M2 aos dados do sítio L05; o modelo M3 aos dados do sítio L02; e o modelo M4 aos dados dos sítios L04, L06, L07, L08, L09 e L10.

Tabela 3. Resultados dos ajustes dos modelos M1, M2, M3 e M4, para estimativa da produção de biomassa em diferentes sítios, em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil. r = correlação entre valores observados e SE = erro padrão residual.

	Modelo	Equação	r	SE
<i>Sítios</i>				
L01	M1	$Y = -80766,71 + 10642,46 \ln(X)$	0,97	10,78
L02	M3	$Y = -8,50X/(-2048,29 + X)$	0,98	19,26
L03	M1	$Y = -95270,64 + 12558,86 \ln(X)$	0,99	7,81
L04	M4	$Y = 249,39/(1 + (X/1992,14)^{-207,95})$	0,99	7,21
L05	M2	$Y = (2,08e - 17)e^{(2,21e-02)X}$		
L06	M4	$Y = 867,39/(1 + (X/1991,40)^{-106,76})$	0,98	18,70
L07	M4	$Y = 429,64/(1 + (X/1996,81)^{-171,45})$	0,98	15,97
L08	M4	$Y = 355,17/(1 + (X/1995,47)^{-217,21})$	0,98	14,37
L09	M4	$Y = 259,91/(1 + (X/1994,47)^{-476,44})$	0,99	11,81
L10	M4	$Y = 196,05/(1 + (X/1994,21)^{-264,60})$	0,98	8,60

A B_T estimada por local variou de $82,93 \text{ Mg ha}^{-1}$ (L01), no início do estudo (1992), a $683,16 \text{ Mg ha}^{-1}$ (L06), no final do estudo (2016) (Figura 3). Quando se compara a produção observada com o valor do parâmetro θ_1 (que indica a capacidade máxima de produção), é possível verificar que os sítios L04, L09 e L10 estão mais próximos da estagnação da produção de biomassa.

Ao analisar o crescimento em função de grupos ecológicos, verifica-se que o acúmulo de B_T de cada grupo varia entre locais (Figura 3). A B_T variou de $15,33 \text{ Mg ha}^{-1}$ (NC; 1992) a $198,25 \text{ Mg ha}^{-1}$ (SI; 2016). O grupo P se destacou apenas no L01 e L09 e, apresentou decréscimo em sua biomassa ao longo dos anos, com o aumento da proporção de espécies dos demais grupos ecológicos. O grupo SI apresentou a maior B_T em quase

todos os locais. Observa-se um crescente acúmulo de biomassa no grupo ST, em todos os locais, principalmente no L05.

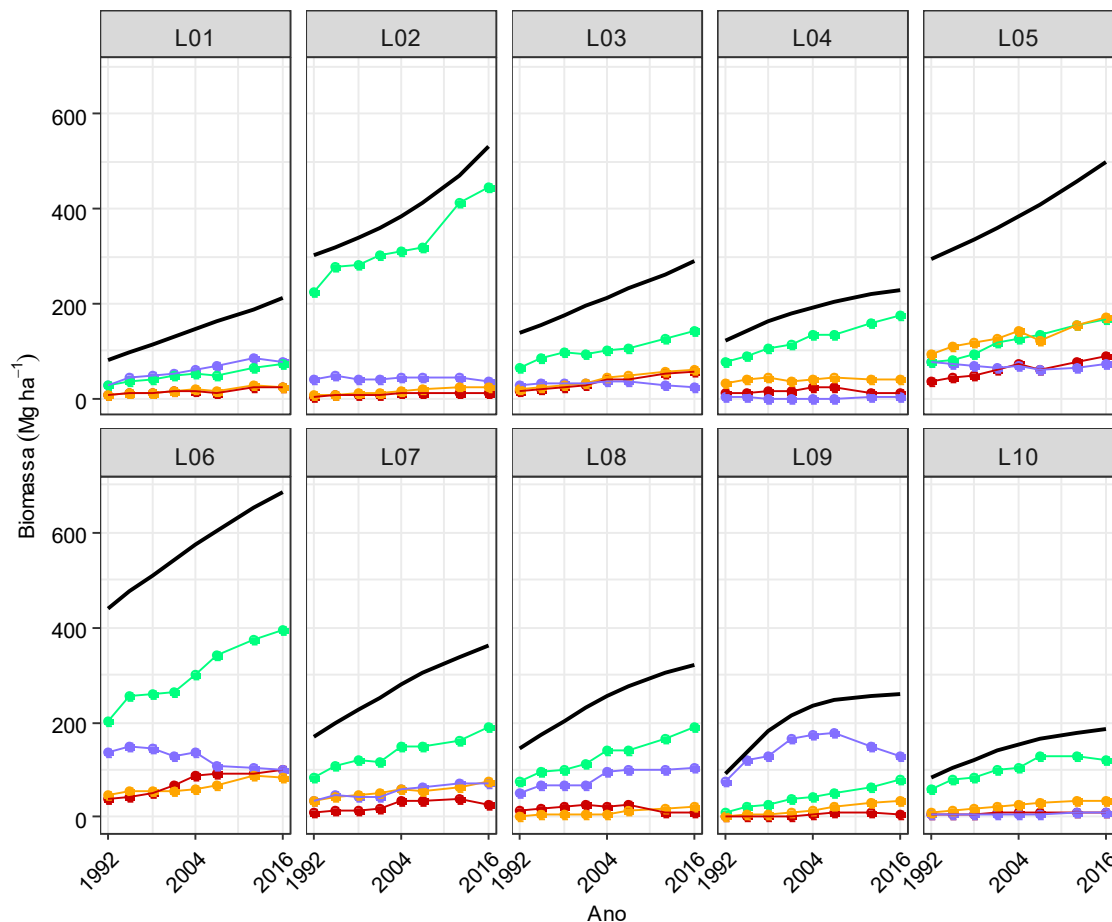


Figura 3. Biomassa total estimada para cada sítio (linha sólida preta) no período de 1992 a 2016, em dez sítios (L01, L02, ..., L10), e biomassa total observada para as espécies pioneiras (—●—), secundárias iniciais (—●—), secundárias tardias (—●—) e não classificadas (—●—), em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil.

A B_T para a floresta como um todo variou entre os grupos ecológicos (Figuras 4a e 5a). As espécies secundárias iniciais tiveram a maior contribuição para o acúmulo de biomassa florestal ao longo do tempo, seguido das espécies pioneiras, secundárias tardias e não classificadas, respectivamente.

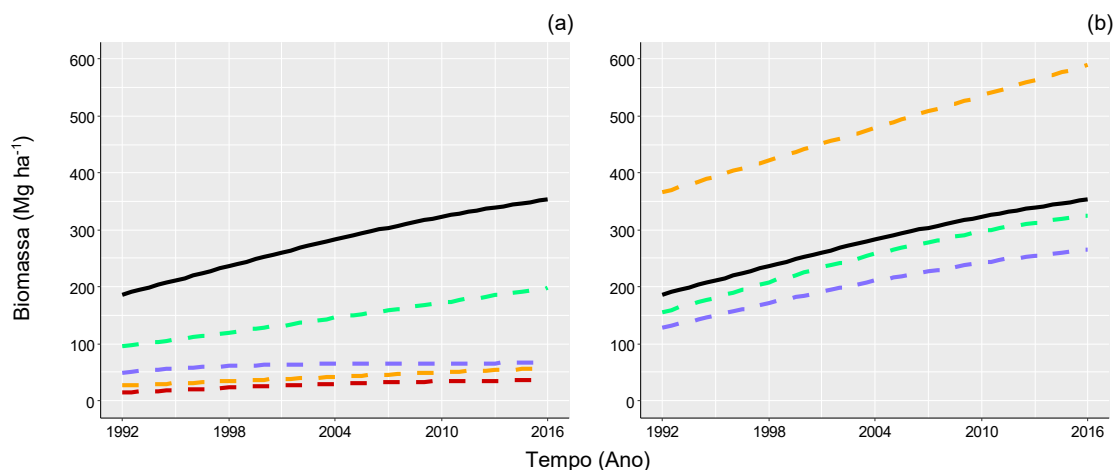


Figura 4. Biomassa total estimada no período de 1992 a 2016, para a floresta como um todo (linha sólida preta) (a e b); por grupos ecológicos (a) que incluem as espécies pioneiras (- - -), secundárias iniciais (- - -), secundárias tardias (- - -) e não classificadas (- - -); e por níveis de fertilidade (b), que incluem fertilidade baixa (- - -), média (- - -) e alta (- - -), em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil.

Os sítios de baixa e média fertilidade apresentaram B_T semelhante (Figuras 4b e 5b), sendo que maior B_T foi observada nas condições de alta fertilidade (sítios L05 e L06).

A capacidade máxima de acúmulo de B_T dos grupos ecológicos, expressa pelo parâmetro θ_1 , variou de 37,19 Mg ha^{-1} a 319,40 Mg ha^{-1} (Tabela 4). Comparando a produção de biomassa observada com a estimada, considerando os grupos ecológicos, foi observado um BIAS médio de 4,56%. A magnitude do erro médio dos valores estimados, indicada por RMSE, variou entre 1,16 Mg ha^{-1} e 3,33 Mg ha^{-1} .

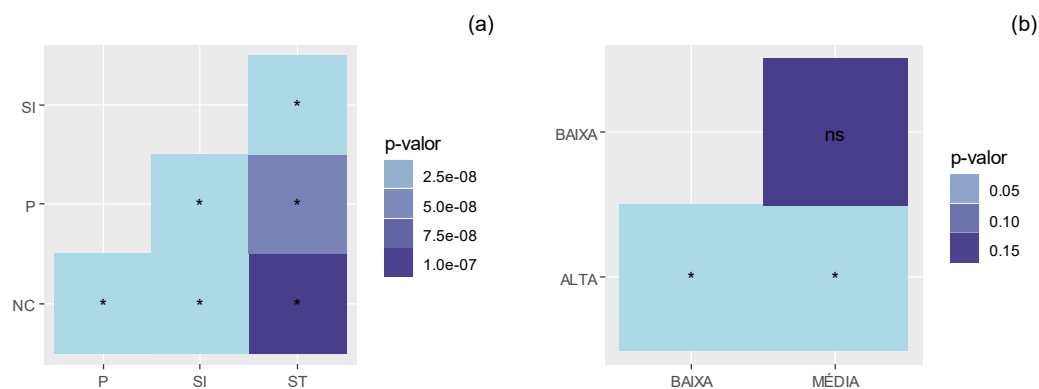


Figura 5. Resultados do teste de identidade de modelos entre (a) grupos ecológicos, em que P = pioneiras, SI = secundárias iniciais, ST = secundárias tardias e NC = não classificadas; e (b) fertilidade do solo dos sítios – baixa (L03, L04, L07, L10), média (L01, L02, L08, L09) e alta (L05, L06), em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil. As diferentes tonalidades da cor azul indicam p -valores, e o aumento da intensidade da cor azul representa aumento do p -valor.

A capacidade máxima de produção de B_T , comparando-se os locais que apresentam similaridade em relação a fertilidade do solo, variou de 302,54 Mg ha⁻¹ a 901,98 Mg ha⁻¹. A comparação entre a produção de biomassa observada e estimada das árvores, considerando a fertilidade do solo, teve um BIAS médio de 17,07%. A magnitude do erro médio dos valores estimados, indicada por RMSE, variou entre 45,77 Mg ha⁻¹ e 89,46 Mg ha⁻¹.

Tabela 4. Resultados dos ajustes do modelo $Y = \theta_1 / (1 + \exp(\theta_2 - X/\theta_3)) + \varepsilon$ para estimativa da produção de biomassa em função dos grupos ecológicos e da fertilidade do solo, em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil. r = correlação entre valores observados e estimados, $RMSE$ = raiz quadrada do erro quadrático médio e $BIAS$ = viés.

	Equação	r	$RMSE$	$BIAS$
<i>Grupo ecológico</i>				
Pioneiras	$Y_P = 66.02 / (1 + e^{((1987.14 - X)/4.45)})$	0,92	2,36	0,51
Secundárias iniciais	$Y_{SI} = 319.40 / (1 + e^{((2007.25 - X)/17.98)})$	0,99	3,33	7,73
Secundárias tardias	$Y_{ST} = 84.99 / (1 + e^{((2004.44 - X)/15.98)})$	0,99	1,16	6,14
Não classificadas	$Y_{NC} = 37.19 / (1 + e^{((1995.14 - X)/6.42)})$	0,98	1,49	3,87
<i>Fertilidade do solo</i>				
Alta	$Y_A = 901.98 / (1 + e^{((2001.01 - X)/23.60)})$	0,62	86,33	9,38
Média	$Y_M = 368.51 / (1 + e^{((1995.33 - X)/10.31)})$	0,51	89,46	28,58
Baixa	$Y_B = 302.54 / (1 + e^{((1995.18 - X)/10.70)})$	0,69	45,77	13,25

4. DISCUSSÃO

A produção média de biomassa total, incluindo parte aérea das árvores, regeneração natural e raízes, está dentro do intervalo relatado em outros estudos. Tiepolo et al. (2002) relataram B_T de 85,78 Mg ha⁻¹, para uma Floresta Atlântica secundária, Guaraqueçaba, PR, enquanto valor de 563,00 Mg ha⁻¹ foi relatado por Brown e Lugo (1992) para a Floresta Amazônica clímax. Em outros estudos, foram relatados valores dentro dessa amplitude para floresta tropical clímax na Costa Rica (CLARK; CLARK, 2000), na Guiana (VAN DER SANDE et al., 2017) e na Amazônia Brasileira (CHAMBERS et al., 2001; HOUGHTON et al., 2001; KELLER et al., 2001; HUNTER et al., 2013). Para a Floresta Atlântica brasileira foram observados valores de 306,10 Mg ha⁻¹ a 379,20 Mg ha⁻¹ (ROLIM et al., 2005) em floresta clímax, Linhares, ES; de 110,00 Mg ha⁻¹ a 150,00 Mg ha⁻¹ (VIEIRA et al., 2011) e de 166,30 Mg ha⁻¹ a 283,20 Mg ha⁻¹ (ALVES et al., 2010), em floresta secundária, em Ubatuba e São Luis do

Paraitinga, SP; de 26,00 Mg ha⁻¹ a 578,00 Mg ha⁻¹ (BECKNELL et al., 2018) em floresta secundária, em Ilhéus, Uruçuca e Itacaré, BA; dentre outros. Considerando cada sítio separadamente, o valor máximo de B_T (560,07 Mg ha⁻¹) do L6, em 2016, foi similar ao observado por BECKNELL et al. (2018).

Houve elevada variabilidade na produção de biomassa em relação aos diferentes sítios, comprovando a necessidade de estudos mais detalhados neste sentido para facilitar o planejamento para definir técnicas silviculturais e de manejo visando maior eficiência no uso dessas florestas para o sequestro do carbono. No entanto, os registros da produção de biomassa em florestas tropicais têm sido realizados sem levar em consideração as estimativas de biomassa em escalas locais, ou mesmo, generalizando equações para todas as florestas tropicais do mundo, não considerando diferenças entre as formações florestais ou mesmo entre floresta primária e secundária (PHILLIPS et al., 2009; CHAVE et al., 2014; BRIENEN et al., 2015). Estudo realizado por CETEC (1995) mostra diferenças na contribuição do diâmetro e da altura para a estimativa de volume em doze formações florestais distintas, destacando-se a necessidade de uso de equação específica para estimar biomassa em floresta secundária. Em Benin, na África, também foi avaliada a contribuição do diâmetro e da altura das árvores na estimativa de biomassa, associado a diferenças entre as formações florestais (CHABI et al., 2016).

Para estimar a biomassa de raízes em floresta tropical secundária, na Malásia, foram utilizados modelos alométricos incluindo o *dap* e o diâmetro à altura do solo (KENZO et al., 2009). O sistema radicular pode acumular proporção substancial da B_T da floresta, o que pode gerar subestimação da biomassa total armazenada pela floresta (LEUSCHNER et al., 2007; KENZO et al., 2009, 2010; BREARLEY, 2011; MUGASHA et al., 2013; ZHANG et al., 2016; DJOMO; CHIMI, 2017). A análise da dinâmica do sistema radicular e sua distribuição no solo é importante para conhecer sua contribuição no armazenamento de carbono e mitigações das mudanças climáticas (HELMISAARI et al., 2007). Entretanto, a biomassa de raízes, quantificada de forma destrutiva ou não, tem sido pouco avaliada em florestas tropicais.

Esse estudo mostrou que a produção de biomassa de raízes varia (*BASOL* entre 12,91 % e 17,80 % da B_T) tanto em função dos diferentes sítios como ao longo do tempo. Estudo de Kenzo et al. (2010) mostra que a porcentagem de biomassa de raiz variou pouco com a idade da floresta (16,1%, aos 4 anos; 14,0% aos 9 anos; 15,4% aos 17 anos), a porcentagem de biomassa do fuste aumentou de 79,6%, aos 4 anos para 82,0%, aos 17 anos); e biomassa total de folhas reduziu de 4,5% (4 anos) para 2,6% (17 anos).

A variação na B_T entre diferentes sítios, ao longo de 24 anos, pode estar ligada à disponibilidade de recursos de crescimento, como a precipitação e características do solo; composição das espécies; variabilidade micro-topográfica; e diferenças na perturbação da floresta (SALDARRIAGA et al., 1988; CLINEBELL et al., 1995; CLARK et al. 1998; LAURANCE et al., 1999; CHAVE et al., 2001; BAKER et al., 2003). A variabilidade na produção de biomassa dentro de um fragmento florestal tem sido mencionada por vários autores (HOUGHTON et al., 2001; TIEPOLO et al., 2002; ROLIM et al., 2005; HUNTER et al., 2013), entretanto, muitas vezes, não tem sido apresentada a correlação com as variáveis ambientais.

A produção de B_T variou com os grupos ecológicos, sendo que as secundárias iniciais apresentaram 2,4 vezes mais BT que as pioneiras e 3,7 vezes maior do que as secundárias tardias, indicando que a área estudada se encontra em estágio médio de sucessão, uma vez que apresenta grande número de espécies SI. Estudo realizado na floresta tropical amazônica mostra que é possível verificar diferenças estruturais, incluindo a quantidade de biomassa estocada, em função das diferenças florísticas observadas entre tipologias em diferentes estádios de sucessão (SILVA et al., 2016).

As espécies P acumulam mais carbono do que as espécies de crescimento mais lento (espécies SI e ST) nos primeiros anos do ciclo de vida, havendo inversão a seguir, sendo que em um período mais longo de tempo as espécies de crescimento lento (ST) passam a acumular mais carbono (SHIMAMOTO et al., 2014). Em muitas florestas tropicais secundárias, alta taxa de acúmulo de carbono tem sido observada nos primeiros anos de sucessão) com posterior diminuição com o avanço do tempo (MARIN-SPIOTTA et al., 2007; KENZO et al., 2010; FONSECA et al., 2011). Ou seja, o estágio de sucessão afeta o acúmulo de biomassa da floresta de acordo com a proporção de espécies em cada grupo ecológico (P:SI:ST). A produção de biomassa das árvores dos diferentes grupos ecológicos não foi semelhante entre os sítios, provavelmente por apresentarem características distintas.

A fertilidade do solo influencia na produção de biomassa florestal. A variabilidade na produção de biomassa observada em solos com diferentes níveis de fertilidade também tem sido relatada em outros trabalhos, principalmente em relação aos níveis de fósforo e nitrogênio, que podem afetar fortemente a produtividade acima do solo tornando-se limitantes para o crescimento da floresta (LAURANCE et al., 1999; UNGER et al., 2012; VAN DER SANDE et al., 2017). Em um estudo das florestas de terra firme da Amazônia, Laurance et al. (1999) afirma que a fertilidade do solo pode responder por um terço ou mais da variação da biomassa acima do solo; e como a conversão da floresta em pastagem

tende a reduzir a quantidade de nutrientes dos solos, as florestas secundárias podem ter biomassa menor do que a floresta original, especialmente em áreas com baixa fertilidade do solo. Estudo na Guiana mostra que o fósforo do solo aumentou a biomassa e a produtividade acima do solo, enquanto o nitrogênio no solo reduziu a biomassa de raízes finas (VAN DER SANDE et al., 2017).

5. CONCLUSÕES

O acúmulo de biomassa na Floresta Atlântica secundária varia em função dos diferentes sítios, evidenciado pelas diferentes funções que representam a produção em cada um desses locais estudados; da fertilidade do solo, comprovado pelo maior acúmulo de biomassa nos sítios de alta fertilidade; e da proporção de indivíduos dos grupos ecológicos.

6. REFERÊNCIAS

- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; MORAES GONÇALVES, J.L.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v.22, p.711-728, 2013.
- ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; SCARANELLO, M.A.; CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, v.260, n.5, p.679-691, 2010.
- ARAÚJO, E.J.G.; MORAIS, V.A.; DAVID, H.C.; SCOLFORO, J.R.S.; MELLO, J.M.; EBLING, A.A. Spatialization of tree species diversity in the state of Minas Gerais. **Floresta e Ambiente**, v.26, n.1, e20150206, 2019.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.161, p.105-121, 2009.
- BAKER, T.R.; PHILLIPS, O.L.; LAURANCE, W.F.; PITMAN, N.C.A.; ALMEIDA, S.; ARROYO, L.; ...; LLOYD, J. Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? **Biogeosciences**, v.6, p.297-307, 2009.
- BAKER, T.R.; SWAINE, M.D.; BURSLEM, D.F. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.6, n.1-2, p.21-36, 2003.
- BALVANERA, P.; AGUIRRE, E. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican Tropical Dry Forest. **Biotropica**, v.38, p.479-491, 2006.
- BARLOW, J.; PERES, C.A.; LAGAN, B.O.; HAUGAASEN, T. Large tree mortality and the decline of forest biomass following Amazonian wildfires. **Ecology Letters**, v.6, p.6-8, 2002.

- BASUKI, T.M.; VAN LAAKE, P.E.; SKIDMORE, A.K.; HUSSIN, Y.A. Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests. **Forest Ecology and Management**, v.257, n.8, p.1684-1694, 2009.
- BATES, D.M.; WATTS, D.G. **Nonlinear regression analysis and its applications**. Journal of the American Statistical Association, Wiley Series in Probability and Statistics. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA. 1988.
- BECKNELL, J.M.; KELLER, M.; PIOTTO, D.; LONGO, M.; NARA DOS-SANTOS, M.; SCARANELLO, M.A.; ...; PORDER, S. Landscape-scale lidar analysis of aboveground biomass distribution in secondary Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v.50, n.3, p.520-530, 2018.
- BONAN, G.B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. **Science**, v.320, n.5882, p.1444-1449, 2008.
- BREARLEY, F.Q. Below-ground secondary succession in tropical forests of Borneo. **Journal of Tropical Ecology**, v.27, n.4, p.413-420, 2011.
- BRIENEN, R.J.; PHILLIPS, O.L.; FELDPAUSCH, T.R.; GLOOR, E.; BAKER, T.R.; LLOYD, J.; ...; MARTINEZ, R.V. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v.519, n.7543, p.344-348, 2015.
- BROWN, S.; LUGO, A.E. Aboveground biomass estimates for tropical moist forests of the Brazilian Amazon. **Interciencia**, v.17, n.1, p.8-18, 1992.
- BROWN, I.F.; MARTINELLI, L.A.; THOMAS, W.W.; MOREIRA, M.Z.; FERREIRA, C.C.; VICTORIA, R.A. Uncertainty in the biomass of Amazonian forests: an example from Rondonia, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.75, n.1-3, p.175-189, 1995.
- BURGER, D.M.; DELITTI, W.B.C. Allometric models for estimating the phytomass of a secondary Atlantic Forest area of southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v.8, p.131-136, 2008.
- CAIRNS, M.A.; BROWN, S.; HELMER, E.H.; BAUMGARDNER, G.A. Root biomass allocation in the world's upland forests. **Oecologia**, v.111, n.1, p.1-11, 1997.
- CALIMAN, J.P. **Florística e distribuição vertical e horizontal de espécies arbóreas da Mata Atlântica, no Sudeste do Brasil**. Viçosa, MG: 2015. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa. 2015.
- CETEC – FUNDAÇÃO CENTRO TECNOLÓGICO DE MINAS GERAIS. Determinação de equações volumétricas aplicáveis ao manejo sustentado de florestas nativas no estado de Minas Gerais e outras regiões do país. Belo Horizonte, MG, 1995.
- CHABI, A.; LAUTENBACH, S.; OREKAN, V.O.A.; KYEI-BAFFOUR, N. Allometric models and aboveground biomass stocks of a West African Sudan Savannah watershed in Benin. **Carbon balance and management**, v.11, n.1, p.1-18, 2016.
- CHAMBERS, J.Q.; SANTOS, J.; RIBEIRO, R.J.; HIGUCHI, N. Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. **Forest Ecology and Management**, v.152, p.73-84, 2001.
- CHAPIN, F.S.; MATSON, P.A.; MOONEY, H.A. Community effects on ecosystem processes. In: ____ **Principles of terrestrial ecosystem ecology**, p.265-278, 2002.
- CHATURVEDI, R.K.; RAGHUBANSHI, A.S.; SINGH, J.S. Non-destructive estimation of tree biomass by using wood specific gravity in the estimator. **National Academy Science Letters**, v.33, p.133-138, 2010.

- CHAVE, J.; CONDIT, R.; LAO, S.; CASPERSEN, J.P.; FOSTER, R.B.; HUBBELL, S.P. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. **Journal of Ecology**, v.91, n.2, p.240-252, 2003.
- CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S.L.; SWENSON, N.G.; ZANNE, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v.12, p.351-366, 2009.
- CHAVE, J.; RÉJOU-MÉCHAIN, M.; BÚRQUEZ, A.; CHIDUMAYO, E.; COLGAN, M.S.; DELITTI, W.B.C.; ...; VIEILLEDENT, G. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v.20, p.3177-3190, 2014.
- CHAVE, J.; RIÉRA, B.; DUBOIS, M.A. Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. **Journal of Tropical Ecology**, v.17, n.1, p.79-96, 2001.
- CHAZDON, R.L.; BROADBENT, E.N.; ROZENDAAL, D.M.; BONGERS, F.; ZAMBRANO, A.M.A.; AIDE, T.M.; ...; CRAVEN, D. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. **Science Advances**, v.2, n.5, e1501639, 2016.
- CLARK, D.; CLARK, D.A. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. **Forest Ecology Management**, v.137, p.185-198, 2000.
- CLARK, D.A.; BROWN, S.; KICKLIGHTER, D.W.; CHAMBERS, J.Q.; THOMLINSON, J.R.; NI, J. Measuring net primary production in forest concepts and field methods. **Ecological Applications**, v.11, p.356-370, 2001.
- CLINEBELL, R.R.; PHILLIPS, O.L.; GENTRY, A.H.; STARK, N.; ZUURING, H. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. **Biodiversity and Conservation**, v.4, n.1, p.56-90, 1995.
- CORRÊA, G.F. **Modelo de evolução e mineralogia da fração argila de solos do planalto de Viçosa**. Universidade Federal de Viçosa. 1984.
- DELITTI, W.B.C.; MEGURO, M.; PAUSAS, J.G. Biomass and mineralmass estimates in a “cerrado” ecosystem. **Revista Brasileira de Botânica**, v.29, p.531-540, 2006.
- DJOMO, A.N.; PICARD, N.; FAYOLLE, A.; HENRY, M.; NGOMANDA, A.; PLOTON, P.; ...; LEJEUNE, P. Tree allometry for estimation of carbon stocks in African tropical forests. **Forestry: An International Journal of Forest Research**, v.89, n.4, p.446-455, 2016.
- DJOMO, A.N.; CHIMI, C.D. Tree allometric equations for estimation of above, below and total biomass in a tropical moist forest: Case study with application to remote sensing. **Forest ecology and management**, v.391, p.184-193, 2017.
- DRUMOND, M.A. **Alterações fitossociológicas e edáficas decorrentes de modificações da cobertura vegetal na Mata Atlântica, região do Médio Rio Doce, MG**. 1996. 73f. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 1996.
- FAO. Global Forest Resources Assessment 2010. FAO For. Pap. 163, 350 pp, 2010.
- FERNANDES, H.A.C. **Dinâmica e distribuição de espécies arbóreas em uma floresta secundária no domínio da Mata Atlântica**. Viçosa, MG: UFV. 1998. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal de Viçosa, 1998.

- FLOMBAUM, P.; SALA, O.E. A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. **Journal of Arid Environments**, v.69, p.352-358, 2007.
- FONSECA, W.; BENAYAS, J.M.R.; ALICE, F.E. Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. **Forest Ecology and Management**, v.262, n.8, p.1400-1408, 2011.
- FYLLAS, N.M.; BENTLEY, L.P.; SHENKIN, A.; ASNER, G.P.; ATKIN, O.K.; DÍAZ, S.; ...; HUASCO, W.H. Solar radiation and functional traits explain the decline of forest primary productivity along a tropical elevation gradient. **Ecology Letters**, v.20, n.6, p.730-740, 2017.
- GIBBS, H.K.; BROWN, S.; NILES, J.O.; FOLEY, J.A. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. **Environmental Research Letters**, v.2, n.4, 045023, 2007.
- GOFC-GOLD. **A sourcebook of methods and procedures for monitoring and reporting anthropogenic greenhouse gas emissions and removals associated with deforestation, gains and losses of carbon stocks in forests remaining forests, and forestation**, Report ver. ed. GOFC-GOLD Land Cover Project Office, Wageningen University, The Netherlands. 2013.
- GOMIDE, L.R.; SCOLFORO, J.R.S.; OLIVEIRA, A.D. Análise da diversidade e similaridade de fragmentos florestais nativos na bacia do rio São Francisco, em Minas Gerais. **Ciência Florestal**, v.16, n.2, p.127-144, 2006.
- GOURLET-FLEURY, S.; ROSSI, V.; REJOU-MECHAIN, M.; FREYCON, V.; FAYOLLE, A.; SAINT-ANDRÉ, L.; ...; PICARD, N. Environmental filtering of dense-wooded species controls above-ground biomass stored in African moist forests. **Journal of Ecology**, v.99, p.981-990, 2011.
- GUENDEHOU, G.; LEHTONEN, A.; MOUDACHIROU, M.; MÄKIPÄÄ, R.; SINSIN, B. Stem biomass and volume models of selected tropical tree species in West Africa. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, v.74, p.77-88, 2012.
- HENRY, M.; BESNARD, A.; ASANTE, W.A.; ESHUN, J.; ADU-BREDU, S.; VALENTINI, R.; BERNOUX, M.; SAINT-ANDRÉ, L. Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. **Forest Ecology and Management**, v.260, p.1375-1388, 2010.
- HIGUCHI, N.; SANTOS, J.; RIBEIRO, R.J.; MINETTE, L.; BIOT, Y. Biomassa da parte aérea da vegetação da Floresta Tropical Úmida de Terra-firme da Amazônia Brasileira. **Acta Amazonica**, v.28, n.2, p.153-166, 1998.
- HOUGHTON, R.A.; LAWRENCE, K.T.; HACKLER, J.L.; BROWN, S. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. **Global Change Biology**, v.7, n.7, p.731-746, 2001.
- HUNTER, M.O.; KELLER, M.; VICTORIA, D.; MORTON, D.C. Tree height and tropical forest biomass estimation. **Biogeosciences**, v.10, n.12, p.8385-8399, 2013.
- HUNTINGFORD, C.; ZELAZOWSKI, P.; GALBRAITH, D.; MERCADO, L.M.; SITCH, S.; FISHER, R.; ...; MALHI, Y. Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. **Nature Geoscience**, v.6, n.4, p.268-273, 2013.
- KELLER, M.; PALACE, M.; HURTT, G. Biomass estimation in the Tapajos National Forest, Brazil: examination of sampling and allometric uncertainties. **Forest Ecology and Management**, v.154, n.3, p.371-382, 2001.

- KENZO, T.; ICHIE, T.; HATTORI, D.; ITIOKA, T.; HANDA, C.; OHKUBO, T.; ...; OKAMOTO, M. Development of allometric relationships for accurate estimation of above-and below-ground biomass in tropical secondary forests in Sarawak, Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, v.25, n.4, p.371-386, 2009.
- KENZO, T.; ICHIE, T.; HATTORI, D.; KENDAWANG, J.J.; SAKURAI, K.; NINOMIYA, I. Changes in above-and belowground biomass in early successional tropical secondary forests after shifting cultivation in Sarawak, Malaysia. **Forest Ecology and Management**, v.260, n.5, p.875-882, 2010.
- LAURANCE, W.F.; DELAMÔNICA, P.; LAURANCE, S.G.; VASCONCELOS, H.L.; LOVEJOY, T.E. Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, v.404, p.836-836, 2000.
- LAURANCE, W.F.; FEARNSTIDE, P.M.; LAURANCE, S.G.; DELAMONICA, P.; LOVEJOY, T.E.; RANKIN-MERONA, J.M.; ...; GASCON, C. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. **Forest Ecology and Management**, v.118, n.1-3, p.127-138, 1999.
- LAURANCE, W.F.; LAURANCE, S.G.; DELAMONICA, P. Tropical forest fragmentation and greenhouse gas emissions. **Forest Ecology and Management**, v.110, p.173-180, 1998.
- LEUSCHNER, C.; MOSER, G.; BERTSCH, C.; RÖDERSTEIN, M.; HERTEL, D. Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. **Basic and Applied Ecology**, v.8, n.3, p.219-230, 2007.
- LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, v.412, p.72-76, 2001.
- MAÇANEIRO, J.P.; LIEBSCH, D.; GASPER, A.L.; GALVÃO, F.; SCHORN, L.A. Structural and Floristic Variations in an Atlantic Subtropical Rainforest in Southern Brazil. **Floresta e Ambiente**, v.26, n.1, e20160101, 2019.
- MALHI, Y.; BAKER, T.R.; PHILLIPS, O.L.; ALMEIDA, S.; ALVAREZ, E.; ARROYO, L.; ...; KILLEEN, T.J. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. **Global Change Biology**, v.10, n.5, p.563-591, 2004.
- MARANGON, L.C.; SOARES, J.J.; FELICIANO, A.L.P.; LANI, J.L.; MATOS, L.V. Relação entre vegetação e pedoformas na Mata do Paraíso, Município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v.37, p.441-450, 2013.
- MARIN-SPIOTTA, E.; SILVER, W.L.; OSTERTAG, R. Long-term patterns in tropical reforestation: Plant community composition and aboveground biomass accumulation. **Ecological Applications**, v.17, n.3, p.828-839, 2007.
- MICHALETZ, S.T.; KERKHOFF, A.J.; ENQUIST, B.J. Drivers of terrestrial plant production across broad geographical gradients. **Global Ecology and Biogeography**, v.27, n.2, p.166-174, 2018.
- MOKANY, K.; RAISON, R.J.; PROKUSHKIN, A.S. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. **Global Change Biology**, v.12, p.84-96, 2006.
- MOORE, S.; ADU-BREDU, S.; DUAH-GYAMFI, A.; ADDO-DANSO, S.D.; IBRAHIM, F.; MBOU, A.T.; ...; OWUSU-AFRIYIE, K. Forest biomass, productivity and carbon cycling along a rainfall gradient in West Africa. **Global Change Biology**, v.24, n.2, e496-e510, 2018.
- MUGASHA, W.A.; EID, T.; BOLLANDSÅS, O.M.; MALIMBWI, R.E.; CHAMSHAMA, S.A.O.; ZAHABU, E.; KATANI, J.Z. Allometric models for prediction

of above-and belowground biomass of trees in the miombo woodlands of Tanzania. **Forest Ecology and Management**, v.310, p.87-101, 2013.

NASCIMENTO, H.E.; LAURANCE, W.F. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. **Forest Ecology and Management**, v.168, n.1-3, p.311-321, 2002.

NELSON, B.W.; MESQUITA, R.; PEREIRA, J.L.; SOUZA, S.G.A.; BATISTA, G.T.; COUTO, L.B. Allometric regressions for improved estimate of secondary forest biomass in the central Amazon. **Forest Ecology and Management**, v.117, n.1-3, p.149-167, 1999.

NEPSTAD, D.C.; VERÍSSIMO, A.; ALENCAR, A., NOBRE, C., LIMA, E., LEFEBVRE, P.; ...; BROOKS, V. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. **Nature**, v.398, p.505–508, 1999.

NOGUEIRA JÚNIOR, L.R.; ENGEL, V.L.; PARROTTA, J.A.; MELO, A.C.G.; RÉ, D.S. Allometric equations for estimating tree biomass in restored mixed-species Atlantic Forest stands. **Biota Neotropica**, v.14, n.2, e20130084, 2014.

PHILLIPS, O.L.; LEWIS, S.L.; BAKER, T.R.; CHAO, K.J.; HIGUCHI, N. The changing Amazon forest. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v.363, n.1498, p.1819-1827, 2008.

PHILLIPS, O.L.; ARAGÃO, L.E.; LEWIS, S.L.; FISHER, J.B.; LLOYD, J.; LÓPEZ-GONZÁLEZ, G.; ...; VAN DER HEIJDEN, G. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. **Science**, v.323, n.5919, p.1344-1347, 2009.

POORTER, L.; BONGERS, F.; AIDE, T.M.; ZAMBRANO, A.M.A.; BALVANERA, P.; BECKNELL, J.M.; ...; CRAVEN, D. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v.530, n.7589, p.211-214, 2016.

POTTIER, J.; JABOT, F. Non-destructive biomass estimation of herbaceous plant individuals: A transferable method between contrasted environments. **Ecological Indicators**, v.72, p.769-776, 2017.

REGAZZI, A.J. Teste para verificar a igualdade de parâmetros e a identidade de modelos de regressão não-linear. **Revista Ceres**, v.50, p.9-26, 2003.

REGAZZI, A.J.; SILVA, C.H.O. Testes para verificar a igualdade de parâmetros e a identidade de modelos de regressão não-linear em dados de experimento com delineamento em blocos casualizados. **Revista Ceres**, v.57, p.315-320, 2010.

REGAZZI, A.J.; SILVA, C.H.O. Teste para verificar a igualdade de parâmetros e a identidade de modelos de regressão não-linear. I. Dados no delineamento inteiramente casualizado. **Revista de Matemática e Estatística**, v.22, p.33-45, 2004.

ROLIM, S.G.; JESUS, R.M.; NASCIMENTO, H.E.; COUTO, H.T.; CHAMBERS, J.Q. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, v.142, n.2, p.238-246, 2005.

SALDARRIAGA, J.G.; WEST, D.C.; THARP, M.L.; UHL, C. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **The Journal of Ecology**, p.938-958, 1988.

SALUNKHE, O.; KHARE, P.K.; SAHU, T.R.; SINGH, S. Estimation of tree biomass reserves in tropical deciduous forests of Central India by non-destructive approach. **Tropical Ecology**, v.57, n.2, p.153-161, 2016.

SANQUETTA, C.R.; WOJCIECHOWSKI, J.; DALLA CORTE, A.P.; BEHLING, A.; PÉLLICO NETTO, S.; RODRIGUES, A.L.; SANQUETTA, M.N.I. Comparison of data

- mining and allometric model in estimation of tree biomass. **BMC Bioinformatics**, v.16, 247, 2015.
- SHIMAMOTO, C.Y.; BOTOSSO, P.C.; MARQUES, M.C. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forests? Estimates from tree species in the Brazilian Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v.329, p.1-9, 2014.
- SILVA, C.T. **Dinâmica da vegetação arbórea de uma floresta secundária no município de Viçosa, Minas Gerais**. Viçosa, MG: UFV. 2003. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa. 2003.
- SILVA, C.T.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F.; SILVA, E.; CHAVES, R.A. Avaliação temporal da florística arbórea de uma floresta secundária no município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v.28, p.429-441, 2004.
- SILVA, C.V.D.J.; SANTOS, J.R.D.; GALVÃO, L.S.; SILVA, R.D.A.D.; MOURA, Y.M. Floristic and structure of an Amazonian primary forest and a chronosequence of secondary succession. **Acta Amazonica**, v.46, n.2, p.133-150, 2016.
- SINGH, V.; TEWARI, A.; KUSHWAHA, S.P.S.; DADHWAL, V.K. Formulating allometric equations for estimating biomass and carbon stock in small diameter trees. **Forest Ecology and Management**, v.261, p.1945-1949, 2011.
- SOUZA, F.C. **Dinâmica da estrutura e do estoque de carbono da vegetação arbórea adulta em 20 anos, em floresta secundária da Mata Atlântica**. Viçosa, MG: UFV. 2015. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa. 2015.
- STEPHENS, B.B.; GURNEY, K.R.; TANS, P.P.; SWEENEY, C.; PETERS, W.; BRUHWILER, L.; ...; DENNING, A.S. Weak Northern and Strong Tropical Land Carbon Uptake from Vertical Profiles of Atmospheric CO₂. **Science**, v.316, n.5832, p.1732-1735, 2007.
- SULLIVAN, M.J.; TALBOT, J.; LEWIS, S.L.; PHILLIPS, O.L.; QIE, L.; BEGNE, S.K.; ...; MILES, L. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. **Scientific Reports**, v.7, 39102, 2017.
- TIEPOLO, G.; CALMON, M.; FERETTI, A.R. Measuring and monitoring carbon stocks at the Guaraqueçaba Climate Action Report, Paraná, Brazil. In: **International Symposium on Forest Carbon Sequestration and Monitoring**. Extension Serie Taiwan Forestry Research Institute, pp. 98–115, 2002.
- TURNER, M.G. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. **Ecology**, v.91, p.2833-2849, 2010.
- UNGER, M.; HOMEIER, J.; LEUSCHNER, C. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. **Oecologia**, v.170, n.1, p.263-274, 2012.
- VAN DER SANDE, M.T.; ARETS, E.J.; PEÑA-CLAROS, M.; HOOSBEEK, M.R.; CÁCERES-SIANI, Y.; van der HOUT, P.; POORTER, L. Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. **Functional Ecology**, v.32, n.2, p.461-474, 2018.
- VIEIRA, S.A.; ALVES, L.F.; AIDAR, M.; ARAÚJO, L.S.; BAKER, T.; BATISTA, J.L.F.; ...; TRUMBORE, S.E. Estimation of biomass and carbon stocks: the case of the Atlantic Forest. **Biota Neotropica**, v.8, p.21-29, 2008.
- VIEIRA, S.A.; ALVES, L.F.; DUARTE-NETO, P.J.; MARTINS, S.C.; VEIGA, L.G.; SCARANELLO, M.A.; ...; SANTOS, F.A. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning

between above-and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. **Ecology and Evolution**, v.1, n.3, p.421-434, 2011.

ZHANG, H.; SONG, T.; WANG, K.; YANG, H.; YUE, Y.; ZENG, Z.; ...; ZENG, F. Influences of stand characteristics and environmental factors on forest biomass and root–shoot allocation in southwest China. **Ecological Engineering**, v.91, p.7-15, 2016.

ARTIGO III – INGRESSO E MORTALIDADE, AO LONGO DE 24 ANOS, EM FLORESTA ATLÂNTICA SECUNDÁRIA, EM MINAS GERAIS, BRASIL

RESUMO

O objetivo desse trabalho foi analisar a dinâmica de ingresso e mortalidade em uma Floresta Atlântica secundária, em dez sítios diferentes, ao longo de 24 anos. O ingresso e a mortalidade foram expressos em demografia (contagens) de indivíduos e respectivas taxas anuais médias e área basal, para cada intervalo de medição. A mortalidade das árvores foi analisada, também, por classe de diâmetro, em cada sítio, empregando-se intervalos de classe com amplitude de 5,0 cm. A taxa de ingresso variou de 1,75 % ano⁻¹ a 6,66 % ano⁻¹ e a de mortalidade oscilou de 1,91 % ano⁻¹ a 2,90 % ano⁻¹, nos diferentes intervalos de medição. Maior ingresso de árvores foi observado no intervalo de 1992-1995 e maior mortalidade no intervalo de 2012-2016. A área basal das árvores mortas foi maior do que a área basal das árvores ingressantes. No sítio L03 houve aumento do ingresso, e nos sítios L04 e L05 ocorreu redução da mortalidade ao longo do tempo. A maior taxa de ingresso foi observada no intervalo de 1992-1995, no sítio L09 (16,13 % ano⁻¹). Os sítios L01 e L08 não apresentaram mortalidade, em 1992-1995 e em 1995-1998, respectivamente. Considerando as quatro últimas classes de *dap*, a mortalidade representou, em média, 0,91 % do total das árvores que morreram, principalmente devido a maior mortalidade na classe de 37,5 cm de *dap*. Houve uma mortalidade de 82 árvores ha⁻¹ na primeira classe de diâmetro (56,07 % das árvores mortas). Na segunda classe de diâmetro houve uma mortalidade de 33 árvores ha⁻¹ (22,91 % do total). Em geral, o ingresso de árvores está reduzindo e a mortalidade aumentando ao longo dos anos. As taxas de ingresso e mortalidade variaram entre os diferentes sítios estudados, indicando a necessidade de se estabelecerem planos de manejo diferenciados, ao invés de se considerar a floresta como um todo.

Palavras-chave: Dinâmica florestal, Floresta tropical secundária, Fragmento florestal, Bioma Floresta Atlântica.

ABSTRACT

The aim of this study was to analyze the dynamic of ingrowth and mortality in a secondary Atlantic Forest, in ten different sites, over 24 years. Ingrowth and mortality were expressed as demography (counts) of individuals, and average annual rates, and basal area for each inventory period. Tree mortality was also analyzed as a function of diameter class, at each site, with class intervals of 5.0 cm. The ingrowth rate ranged from 1.75 % year⁻¹ to 6.66 % year⁻¹ and mortality rate ranged from 1.91 % year⁻¹ to 2.90 % year⁻¹, at different inventory intervals. Greater ingrowth of trees occurred in the 1992-1995 interval, and higher mortality in the interval of 2012-2016. Dead trees basal area was greater than for ingrowth trees. There was an increase in ingrowth over the time, in the site L03, and a decrease in mortality in the sites L04 and L05. The highest ingrowth rate was observed in the 1992-1995 interval, at the L09 site (16.13 % year⁻¹). Sites L01 and L08 showed no mortality in 1992-1995 and 1995-1998. Mortality only occurred up to the class of 52.5 cm *dbh*, and there was no mortality in the class of 47.5 cm *dbh*. Mortality represented 0.91 % of the total dead trees, in the four largest *dbh* classes, mainly due to a high mortality in the class of 37,5 cm of *dbh*. There was a mortality of 82 trees ha⁻¹ in the first diameter class (56.07% of the dead trees). In the second class of diameter, there were 33 dead trees ha⁻¹ (22,91% of the total). In general, tree ingrowth is decreasing and tree mortality is increasing, over the years. Ingrowth and mortality rates varied among the different studied sites, indicating that management plan aiming to increase the performance of the forest recover should be site specific.

Keywords: Forest dynamic, Tropical secondary forest, Forest fragment, Atlantic Forest Biome

1. INTRODUÇÃO

A Floresta Atlântica possui apenas 8,5 % de remanescentes florestais acima de 100 hectares, em comparação com a sua cobertura original (SOSMA, 2017) e, portanto, dados sobre ingresso e mortalidade de árvores, obtidos em longo intervalo de tempo, trarão importantes informações relativas à estabilidade e sucessão ecológica desses fragmentos. Assim, entender os processos que determinam a dinâmica de ingresso e mortalidade de árvores pode auxiliar na aplicação das práticas silviculturais e técnicas de manejo, investigação de processos ecológicos de ação lenta e avaliação das consequências de eventos raros (LANG; KNIGHT, 1983; GAINES; DENNY, 1993) e entender os efeitos das alterações antrópicas, como desmatamento, fragmentação e alterações climáticas (SHEIL et al., 2000).

A mortalidade das árvores representa importante processo ecológico para análise da dinâmica de florestas tropicais (BUCHMAN et al., 1983; PUTZ; MILTON, 1982) porque influencia nas condições microambientais e, portanto, nas taxas de crescimento de árvores vizinhas (SWAINE, 1990; MCINTYRE et al., 1999; BUGMANN, 2001), na produtividade e estabilidade dos ecossistemas florestais e na manutenção da alta riqueza de espécies (SHERMAN et al., 2000). O ingresso de árvores retrata a fecundidade dos indivíduos adultos e o crescimento e sobrevivência das plantas jovens (SWAINE et al., 1987; CLARK; JI, 1995; VIANA et al., 1997), sendo importante para compensar a mortalidade das árvores e, até mesmo, determinar a composição florística da comunidade (LAURANCE et al., 1998).

A dinâmica das florestas em processo de sucessão secundária apresenta variações que podem alterar as taxas de ingresso e mortalidade de árvores (HARTMANN et al., 2015; MANSO et al., 2015; HENDRIK; MAXIME, 2017; BRETFFELD et al., 2018). O estudo da sucessão ecológica dessas florestas tropicais secundárias é limitado, devido a falta de registros históricos de distúrbios florestais, corte seletivo de madeira, corte raso da floresta e, inclusive, escassez de trabalhos onde as observações são feitas a longo prazo (LANG; KNIGHT, 1983; GONZÁLEZ et al., 2015; OLIVEIRA; ENGEL, 2017).

A maioria dos estudos sobre ingresso e mortalidade em florestas tropicais, no Brasil, é de curta duração (FELFILI, 1995; FERREIRA; LAURANCE, 1997; OLIVEIRA-FILHO et al., 1997; VIANA et al., 1997; LAURANCE et al., 1998; NASCIMENTO et al., 1999; OLIVEIRA et al., 2014). No Brasil, destacam-se os seguintes trabalhos de longa duração (≥ 13 anos) para a Floresta Atlântica (ROLIM et al., 2005; CASTRO et al., 2015), para o Cerrado (ROITMAN et al., 2008) e para a Floresta

Amazônica (NASCIMENTO et al., 2013; OLIVEIRA et al., 2017; REIS et al., 2018; AMARAL et al., 2019).

As taxas de ingresso e mortalidade são calculadas para a floresta como um todo, para um grupo de espécies, ou mesmo para cada espécie e são obtidas para intervalos curtos de medição, podendo apresentar grande variação nos resultados. Em alguns estudos, têm sido adotados alguns procedimentos matemáticos visando favorecer a análise de maior volume de dados (LEWIS et al., 2004; AUBRY-KIENTZ et al., 2013; CASTRO et al., 2015; REIS et al., 2018).

Estudos de longa duração foram realizados, também, em florestas tropicais da Malásia (MANOKARAN; KOCHUMMEN, 1987), Uganda (TAYLOR et al., 1996); Ilhas Salomão (BURSLEM; WHITMORE, 1999) e Venezuela-Peru (CHAO et al., 2008), mas a maioria dos trabalhos realizados em outros países é de curta duração. Esses estudos usam dados obtidos pela contagem de árvores de uma amostra definida e avaliam sobreviventes, perdas e ganhos. Geralmente, essa informação é resumida como taxa de ingresso e mortalidade e suas mudanças são o foco principal em estudos de dinâmica da vegetação (WERNECK et al., 2004).

Esse estudo visa analisar o ingresso e a mortalidade de árvores com diâmetro igual ou superior a 5 cm, em uma Floresta Atlântica secundária, em um período de 24 anos, investigando as alterações na dinâmica de um fragmento florestal em diferentes sítios. No presente estudo, foram abordadas as seguintes questões: (1) Quais foram as mudanças estruturais no número de árvores que ingressaram e morreram? (2) Quais foram os valores das taxas de ingresso e mortalidade? (3) Existe diferença entre analisar o fragmento como um todo e os diferentes sítios do fragmento? A hipótese desse trabalho é que o ingresso e a mortalidade de árvores variam em função dos diferentes sítios e ao longo do tempo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Descrição da área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de floresta secundária preservada de grande diversidade florística (Tabela 1), classificada como Floresta Estacional Semidecidual de Montanha, na Floresta Atlântica, em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20° 48' 00'' latitude Sul e 42° 51' 30'' longitude Oeste, altitude de 782 m). De acordo com Caliman (2015), o fragmento florestal apresenta 226 espécies arbóreas (incluindo indivíduos adultos e regeneração natural) e as principais famílias existentes são Fabaceae, Rubiaceae,

Lauraceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Meliaceae, Annonaceae e Salicaceae e os principais gêneros *Casearia*, *Myrcia*, *Nectandra*, *Psychotria*, *Inga*, *Miconia* e *Ocotea*.

Tabela 1. Características da estrutura e dinâmica de uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil. S_p = número de espécies, N = número de árvores (árv ha⁻¹), G = área basal (m² ha⁻¹), H' = índice de diversidade de Shannon-Wiener, J = Índice de equabilidade de Pielou, Dq = diâmetro quadrático médio (cm) e \overline{dap} = média ds diâmetros.

	Ano de inventário							
	1992	1995	1998	2001	2004	2007	2012	2016
S_p	164	174	182	183	186	192	191	190
N	1.613	1.838	1.861	1.842	1.928	1.956	1.966	1.875
G	23,82	26,26	27,75	27,78	29,69	30,34	31,38	31,57
H'	4,35	4,30	4,30	4,28	4,25	4,24	4,20	4,18
J	0,85	0,83	0,83	0,82	0,81	0,81	0,80	0,80
Dq	13,7	13,5	13,8	13,8	14,1	14,1	14,3	14,6
\overline{dap}	11,7	11,4	11,6	11,6	11,70	11,7	11,8	11,9

A floresta em estudo sofreu distúrbios no passado, principalmente com a extração seletiva de madeira e o desmatamento para implantar a cultura do café (*Coffea arabica* L.) e o cultivo de pastagens. A matriz das áreas vizinhas ao fragmento inclui fragmentos em vários estádios de sucessão, pastagens e áreas de cultivo agrícola. O relevo inclui sucessão de planaltos, superfícies irregulares e a coincidência dos topos de elevação, com uma prevalência de Latossolo Vermelho-Amarelo ao longo das encostas e dos topos dos morros, e Podzólicos Vermelho-Amarelo Câmbico nos terraços (GARCIA et al., 2011). A temperatura média anual é de 19,5°C e a precipitação é de 1.361 mm, com déficit hídrico no inverno (Figura 1) e o clima da região é classificado como subtropical úmido (Cwa) (ALVARES et al., 2013).

2.2. Coleta de dados

A coleta de dados foi realizada em 1992, 1995, 1998, 2001, 2004, 2007, 2012 e 2016, em uma rede de parcelas permanentes de inventário florestal, composta por seis parcelas retangulares contíguas de 10 x 20 m. Esta rede de parcelas foi estabelecida em dez locais de uma floresta secundária com diferentes características fisiográficas, edáficas e microclimáticas, na Floresta Atlântica (PEZZOPANE et al., 2002a; PEZZOPANE et

al., 2002b; SILVA et al., 2004; CALIMAN, 2015). Foram medidos o diâmetro a 1,3 m de altura (*dap*) e a altura total (H_t) de todos os indivíduos arbustivos e arbóreos com $dap \geq 5,0$ cm, em cada ano de medição. Os indivíduos foram identificados em nível de família, gênero e espécie, quando possível, de acordo com o Sistema Angiosperm Phylogeny Group (APG III, 2009).

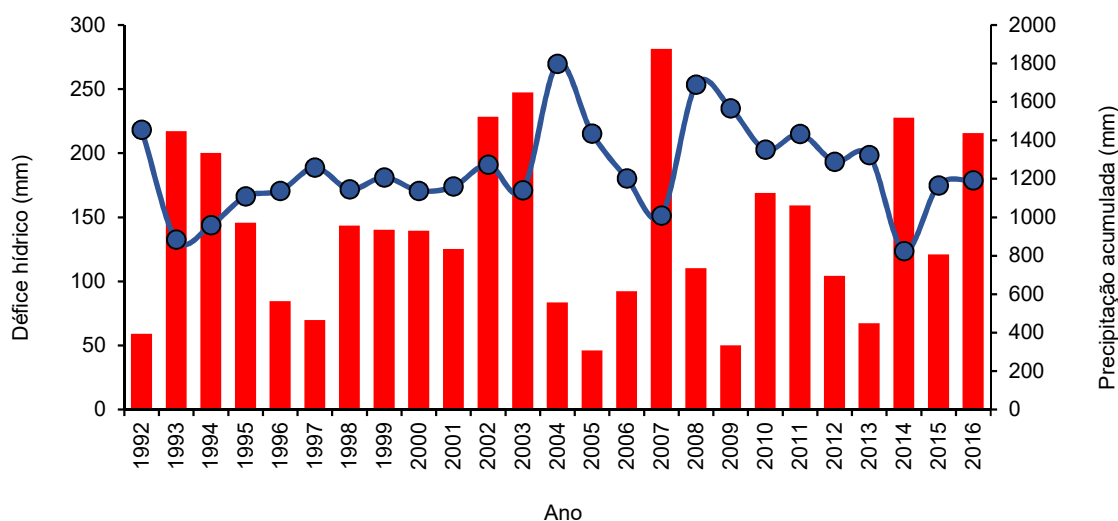


Figura 1. Déficit hídrico anual (barras vermelhas), em mm, calculado pelo método de Thornthwaite e Mather (1955) e precipitação acumulada (linha azul com marcadores), em mm, para o período de 1992 a 2016, para o município de Viçosa, MG.

2.3. Ingresso e mortalidade

A dinâmica de ingresso e mortalidade foi analisada com o pacote *forest.din* (HIGUCHI, 2017), no programa R (R CORE TEAM, 2017), considerando a floresta como um todo e, os dez sítios da floresta, separadamente, para cada intervalo de medição. A mortalidade das árvores, também, foi analisada por classe de diâmetro, em cada sítio, empregando-se intervalos de classe com amplitude de 5,0 cm.

O ingresso e a mortalidade foram expressos de duas formas: em demografia (contagens) de indivíduos e em taxas anuais médias (%). Com base em Sheil et al. (1995; 2000), foram calculadas as taxas anuais médias de ingresso (I) e mortalidade (M) por meio das expressões:

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

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

em que t = tempo decorrido entre os inventários, N_0 = contagem inicial de árvores individuais, N_t = contagem final de árvores individuais, i = número de árvores que ingressaram, e m = número de árvores que morreram.

A análise do ingresso e da mortalidade se deu, também, com a obtenção de dados de área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) para a floresta como um todo, para cada intervalo de medição. A área basal foi calculada da seguinte forma:

$$G_i = \frac{\pi \times dap_i^2}{40000}$$

em que G_i = área basal (m^2) da i -ésima árvore, dap_i = diâmetro a 1,3 m de altura (cm) da i -ésima árvore.

3. RESULTADOS

A taxa de ingresso variou de $1,75\% \text{ano}^{-1}$ a $6,66\% \text{ano}^{-1}$ e a de mortalidade oscilou de $1,91\% \text{ano}^{-1}$ a $2,90\% \text{ano}^{-1}$, nos diferentes intervalos de medição (Figura 2). Houve tendência à diminuição da ocorrência de ingressos e ao aumento da mortalidade, ao longo do tempo. No intervalo 1992-1995, o número de ingressos foi de $343 \text{árvores ha}^{-1}$. Após esse período houve redução da ocorrência de ingressos, com oscilações nos períodos posteriores. No intervalo 1998-2001, o número de ingressos foi de $98 \text{árvores ha}^{-1}$, 3,5 vezes menor que no intervalo 1992-1995. As oscilações para a mortalidade foram menores do que para o ingresso. Ocorreu um pico de mortalidade em 2012-2016 ($218 \text{árvores ha}^{-1}$), que superou em duas vezes o observado no intervalo 2004-2007 ($108 \text{árvores ha}^{-1}$), quando o valor de mortalidade foi o mais baixo.

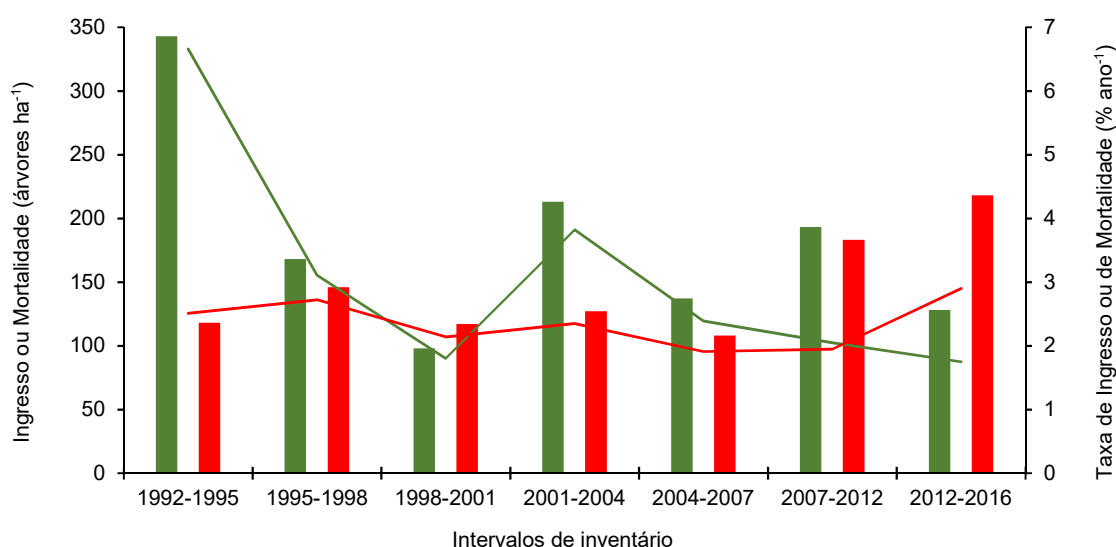


Figura 2. Ingresso (barras verdes), em árvores por hectare, taxa de ingresso (linha verde), em $\% \text{ano}^{-1}$, mortalidade (barras vermelhas), em árvores por hectare, e taxa de mortalidade (linha vermelha), em $\% \text{ano}^{-1}$, em diferentes intervalos de inventário, em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil.

Os dados de área basal referentes a ingresso e mortalidade (Figura 3) indicam valores mais altos para a mortalidade do que para o ingresso porque os indivíduos ingressantes estão, em sua maioria, no limite inferior de cada centro de classe. Além disso, o número de indivíduos que ingressaram não foi suficiente para compensar a mortalidade.

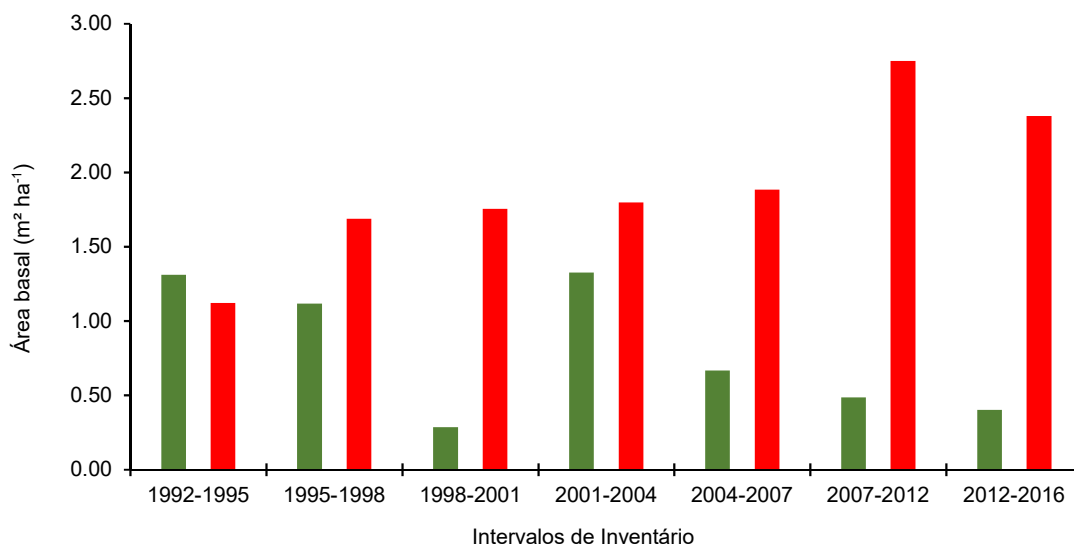


Figura 3. Área basal, em $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$, das árvores que ingressaram (barras verdes) e das árvores que morreram (barras vermelhas), em diferentes intervalos de inventário, em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil.

A mortalidade de árvores por classe de diâmetro, no período de 1992 a 2016, (Figura 4), é similar ao que se observa, comumente, em relação à distribuição de diâmetros de uma floresta inequiana em equilíbrio (J-invertido).

A mortalidade ocorreu somente até a classe de 52,5 cm de *dap*, sendo que na classe de 47,5 cm de *dap* não ocorreu mortalidade. Nas quatro últimas classes de *dap*, a mortalidade representou, em média, 0,91 % do total das árvores que morreram, representada, principalmente pela classe de 37,5 cm de *dap*. A mortalidade nessas classes de *dap* ocorreram a partir do terceiro intervalo de medição.

Na primeira classe de diâmetro a mortalidade foi de 82 árvores ha^{-1} , em média, e correspondeu a mais da metade das árvores que morreram (56,07 %). Na segunda classe de diâmetro a mortalidade foi de 33 árvores ha^{-1} (22,91 %), em média. Assim, 78,98 % das árvores que morreram pertenciam às duas primeiras classes de diâmetro.

O ingresso e a mortalidade variaram com o local (Figura 5), e o padrão referente a estas duas variáveis foi diferente daquela observada para o fragmento florestal como um todo. No sítio L03 houve aumento do ingresso, e nos sítios L04 e L05 ocorreu redução da mortalidade ao longo do tempo. Os maiores valores de ingresso, observados na análise geral nos anos de 1992-1995, atribuiu-se principalmente ao sítio L09 (16,13% ano^{-1}), que

superou a média geral em 2,4 vezes. Os sítios L01 e L08 não apresentaram mortalidade em 1992-1995 e em 1995-1998.

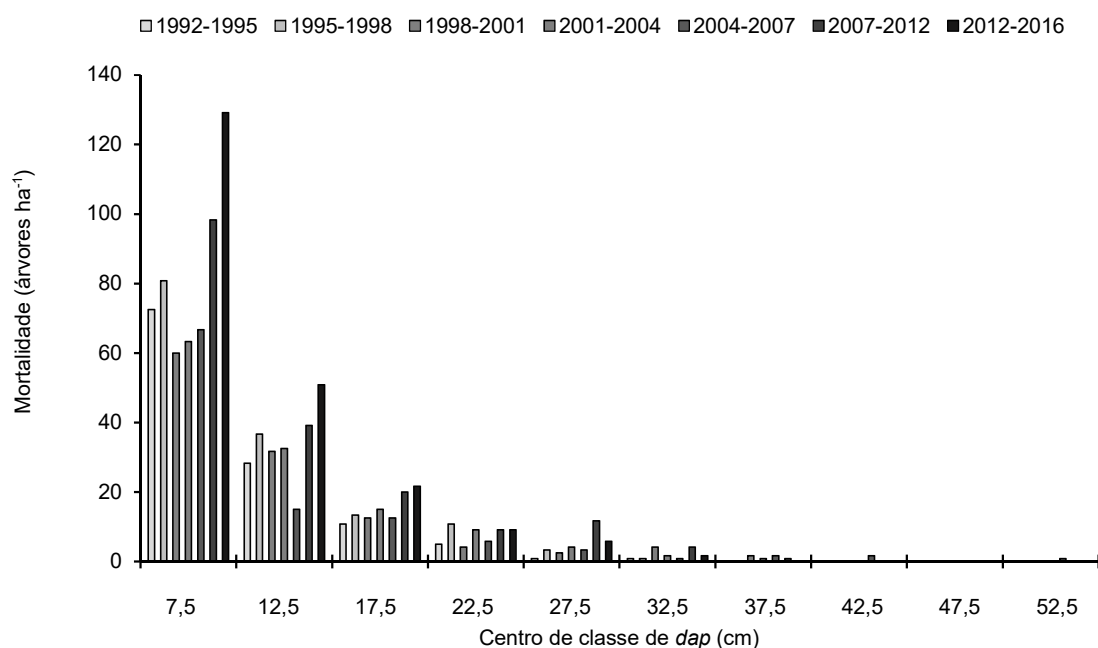


Figura 4. Mortalidade de árvores por classe de diâmetro, no período de 1992 a 2016, em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil (da esquerda para direita, em cada classe de diâmetro, cada barra corresponde a um intervalo de inventário em ordem crescente de idade).

A mortalidade aumentou com o tempo, na maioria dos sítios (exceto em L04 e L05), sendo que o menor aumento percentual foi de 28,57 %, no sítio L06, e o maior foi de 860,60 %, no sítio L09. Nos sítios L04 e L05 a mortalidade reduziu de 225 e 258 árvores ha^{-1} (1992-1995) para 117 e 150 árvores ha^{-1} (2012-2016), respectivamente. Assim, a redução na mortalidade de árvores no sítio L04 foi de 48,00 % e no sítio L05 foi de 41,86 %. No sítio L01 a mortalidade no intervalo 1992-1995 foi igual a zero, mas em 2012-2016 foi de 192 árvores ha^{-1} .

Ao analisar a mortalidade ocorrida por sítio e classe de diâmetro, houve maior número de árvores mortas nas árvores de menor diâmetro, padrão similar ao observado para o fragmento como um todo, porém, com diferenças na intensidade da mortalidade entre os sítios e entre intervalos de medição.

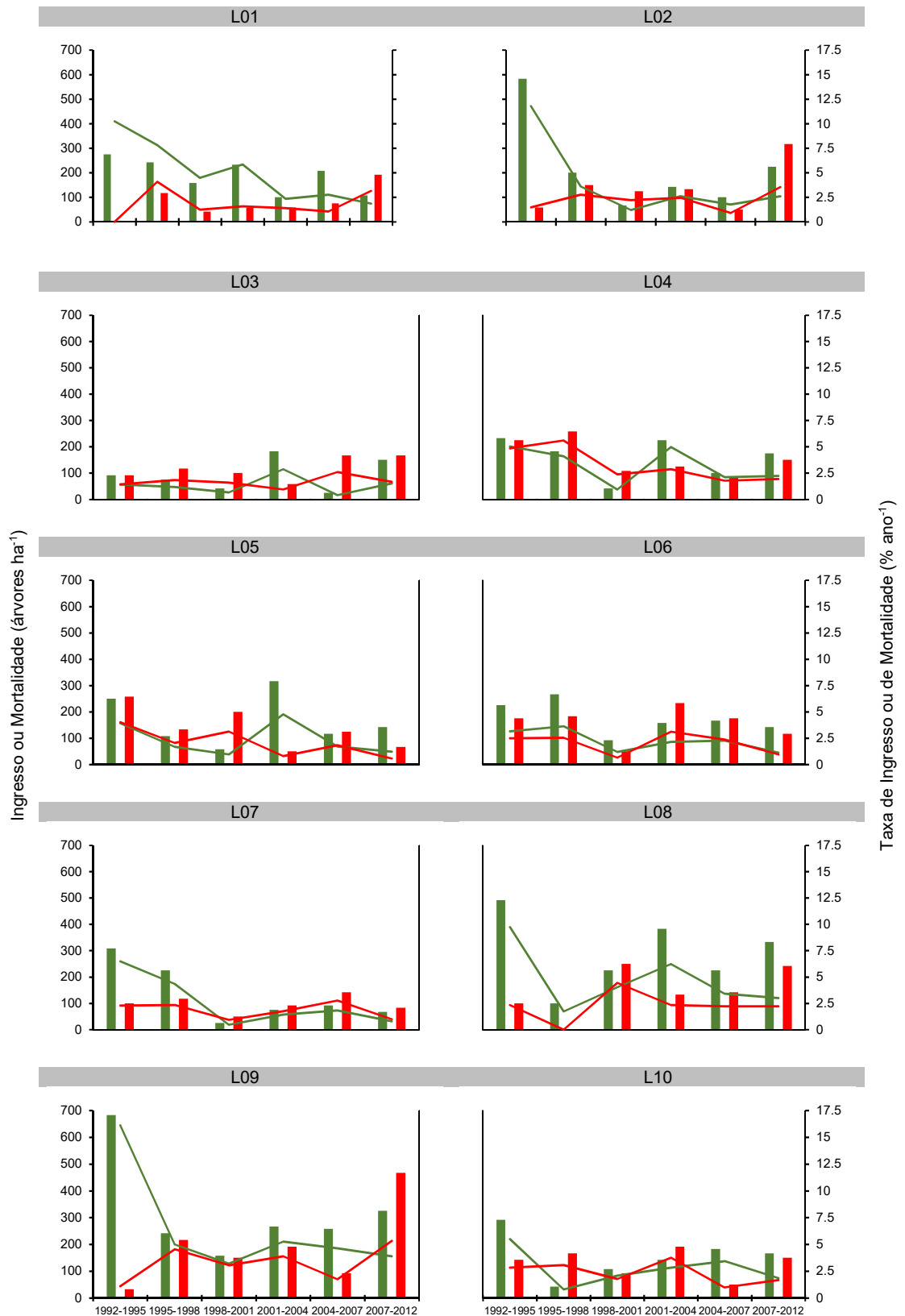


Figura 5. Ingresso (barras verdes), em árvores por hectare, taxa de ingresso (linha verde), em % ano⁻¹, mortalidade (barras vermelhas), em árvores por hectare, e taxa de mortalidade (linha vermelha), em % ano⁻¹, em diferentes sítios e intervalos de inventário, em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil.

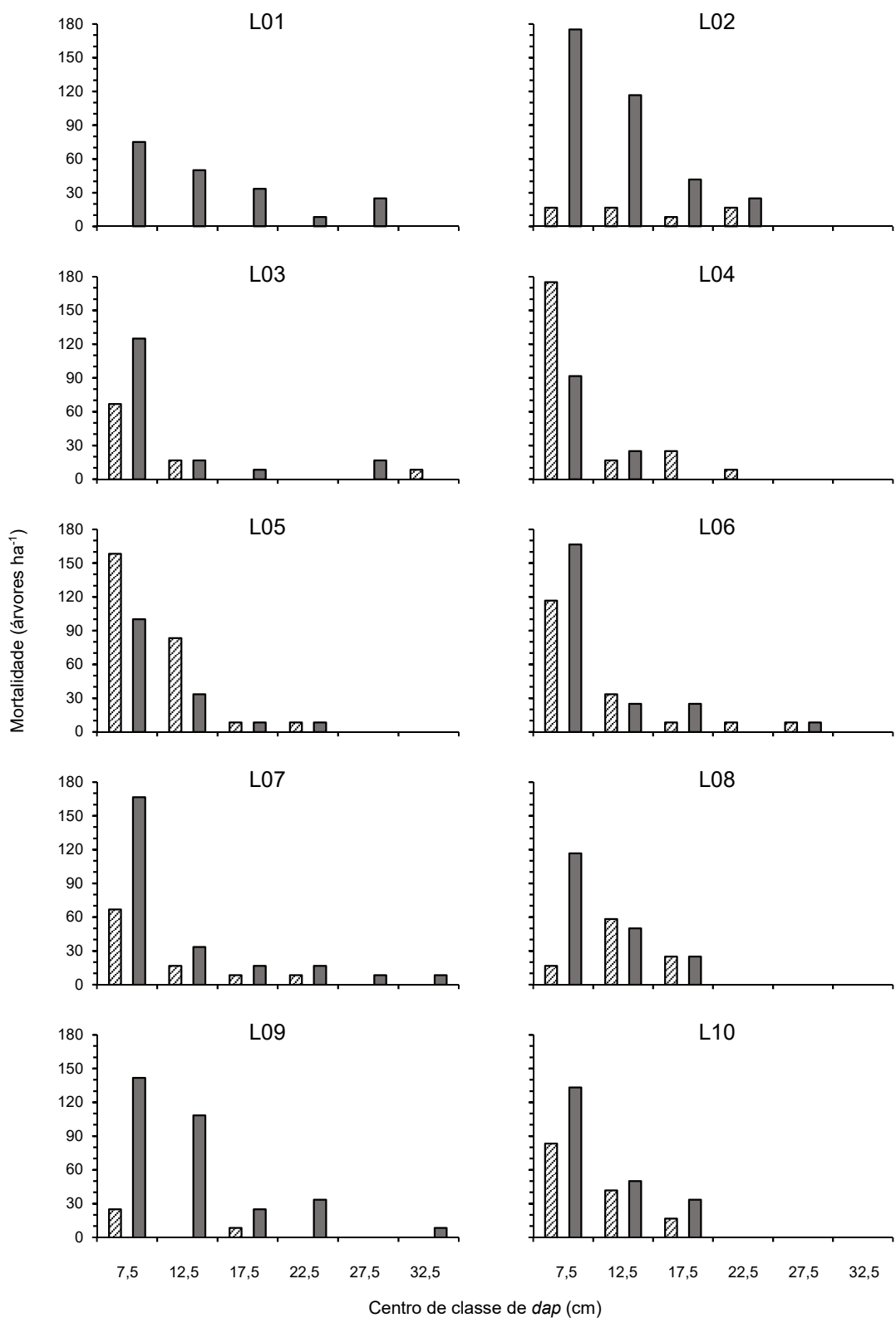


Figura 6. Mortalidade de árvores por classe de diâmetro, em dez sítios (L01, L02, ..., L10), em uma Floresta Atlântica secundária, em Minas Gerais, Brasil (barras hachuradas = mortalidade no primeiro intervalo de inventário; barras cinzas = mortalidade no último intervalo de inventário).

4. DISCUSSÃO

A taxa de mortalidade média de 2,40 % ano⁻¹, no período de 1992 a 2016, foi superior ao relatado para a floresta ombrófila aberta/estacional, no Mato Grosso, cuja taxa de mortalidade foi de 0,78 % ano⁻¹, no período de 2001 a 2007 (COLPINI et al., 2010) e para a Amazônia Central (0,70 % de 1986 a 2000) (HIGUCHI et al., 2004). Porém, em estudo recente na região Amazônia, a taxa de mortalidade variou de 1,96 % ano⁻¹ a 3,19 % ano⁻¹, com média de 2,60 % ano⁻¹ (JOHNSON et al., 2016).

A taxa de ingresso média de 4,20 % ano⁻¹ foi superior ao relatado por outros trabalhos na Amazônia Central (0,70 %, de 1986 a 2000) (HIGUCHI et al., 2004) e em floresta ombrófila aberta/estacional, no Mato Grosso (0,30 %, de 2001 a 2007) (COLPINI et al., 2010). Ruschel et al. (2009) mostrou taxa de ingresso de 1,80 % ano⁻¹ e 2,50 % ano⁻¹, no período de 1994 a 2000, para fragmentos de Floresta Atlântica secundária em estágio de sucessão avançado e médio, respectivamente.

A taxa de ingresso maior do que a de mortalidade, como foi observado na análise do fragmento como um todo, pode estar associada a estádios iniciais e intermediários de sucessão. Foi possível observar, no entanto, que a mortalidade de árvores aumentou com o tempo, e o ingresso de árvores diminuiu. Essa tendência indica mudança na dinâmica da comunidade arbórea para níveis mais avançados de sucessão ecológica.

Estudo realizado por Rolim et al. (2005) mostrou que a seca, provocada pelo *El Niño*, aumentou a mortalidade de 1,40 % para 3,80 % e 4,90 % nos intervalos 1986-1989 e 1997-1999, respectivamente. Esses valores são maiores do que o aumento encontrado no Panamá, no intervalo 1982-1985 (CONDIT et al., 1995), e na Amazônia Central (WILLIAMSON et al., 2000). O resultado de Rolim et al. (2005) foi inesperado, considerando que florestas semidecíduas, com muitas espécies de árvores resistentes a estresse hídrico, seriam menos suscetíveis ao déficit hídrico do que as florestas tropicais na Amazônia e no Panamá.

A mortalidade em florestas inequiduais pode ser influenciada pela composição das espécies, grau de competição, ocorrência de distúrbios naturais, disponibilidade de luz e água, evapotranspiração (CHAO et al., 2008; ROCHA et al., 2018), além de características fisiológicas e morfológicas das árvores (CHOAT et al., 2018). Entretanto, o principal mecanismo que dirige o padrão de mortalidade, no tempo e no espaço, está intimamente ligado à máxima longevidade das árvores (rotação silvicultural), à distribuição das classes de tamanho, à densidade relativa das espécies e ao tamanho e número de clareiras (SWAINE et al. 1987).

Em floresta sempre-verde, região montanhosa da Reserva Biológica de São Francisco, no Equador (1.800 a 3.200 m de altitude; inclinação média de 40°), Paulick et al. (2017) relataram maior mortalidade na floresta de cume (5,5% ano⁻¹) do que na floresta de ravina (2,2% ano⁻¹). Para os autores, isso faz sentido porque as florestas de cume são mais influenciadas pelo vento e pelo clima do que a floresta de ravina. No presente estudo, mortalidade elevada foi observada em sítio no topo de morro (L10), próximo da borda do fragmento, estando mais sujeito, por exemplo, aos ventos fortes e distúrbios antrópicos. No entanto, não deve ter relação com a mortalidade observada por Paulick et al. (2017), devido a grande diferença de altitude entre as áreas dos dois estudos. A ausência de influência da borda sobre a mortalidade foi observada em estudo realizado em fragmento florestal com 1.200 ha, com altitude média de 214 m, localizado a 0,8-7,4 km de remanescentes vizinhos, no estado do Acre (MEDEIROS et al., 2013).

A taxa de mortalidade no fragmento estudado por Medeiros et al. (2013) foi de 3,77% ano⁻¹. Um ponto semelhante ao do presente trabalho foi a maior taxa de mortalidade de árvores com *dap* reduzido (10-30 cm), em comparação com as árvores de 30-50 cm de *dap*. Medeiros et al. (2013) encontrou essa diferença considerando a floresta como um todo e apenas as parcelas próximas da borda, mas não observou diferença significativa ao comparar com as parcelas do interior da floresta.

Pütz et al. (2011) afirmam que a mortalidade das árvores nas bordas, em estudo na Floresta Atlântica, tem, de longe, o impacto mais forte na dinâmica dos fragmentos florestais, a longo prazo. Esses autores observaram que o número de árvores tolerantes à sombra, que foi o grupo com mais elevada mortalidade, foi reduzido em mais de 60%, principalmente pelo aumento da mortalidade próxima das bordas dos fragmentos. Tabarelli et al. (2008) afirmam que é possível que a importância relativa da mortalidade das bordas diminua com o tempo, se e quando as bordas dos fragmentos forem reestabelecidas com vegetação secundária.

Em florestas tropicais maduras e não perturbadas, é esperado que haja maior estabilidade entre as taxas de ingresso e mortalidade, mantendo uma densidade mais constante de árvores (LANG; KNIGHT, 1983, LIEBERMAN et al., 1985; SWAINE et al., 1987). Em florestas secundárias, as taxas de ingresso e mortalidade podem não estar equilibradas, sendo o ingresso de árvores favorecido pelo surgimento de clareiras devido à queda de árvores de grande porte ou pelo dossel mais aberto. Os resultados desse estudo, no entanto, mostram um quadro de instabilidade na dinâmica da comunidade arbórea, com oscilações claras caracterizadas pelas variações no ingresso e na alta mortalidade de árvores de menor porte (5-10 cm e 10-15 cm de *dap*; em média, 79% do total das árvores

mortas). Com reduzido espaço para crescer, muitas árvores mais jovens, cuja capacidade de competir por recursos de crescimento é menor, morrem conforme as populações florestais vão avançando no processo de sucessão ecológica (MEYER et al., 2013).

A mortalidade, também, é dependente da idade ou tamanho das árvores (SWAINE et al., 1987). Este quadro, conhecido como auto-desbaste (dependente da rotação silvicultural das espécies), e é freqüentemente associado a estádios intermediários a avançados de regeneração pós-distúrbio (GENTRY; TERBORGH, 1990; OLIVEIRA FILHO, et al., 1997; WERNECK; FRANCESCHINELLI, 2004).

5. CONCLUSÕES

Em relação ao fragmento como um todo, é possível concluir que o ingresso de árvores está reduzindo e a mortalidade aumentando ao longo dos anos. O fragmento não se mostrou estável por meio do balanço entre ingresso e mortalidade. A mortalidade vai diminuindo à medida que aumenta a classe de diâmetro, seguindo a forma exponencial negativa.

Em relação aos diferentes sítios na floresta, o balanço entre ingresso e mortalidade não segue um padrão bem definido, sendo variável entre os sítios ao longo dos anos. Não são em todos os sítios que a mortalidade vai diminuindo à medida que aumenta a classe de diâmetro.

6. REFERÊNCIAS

- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; GONÇALVES, J.L.G.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v.22, n.6, p.711-728, 2013.
- AMARAL, M.R.M.; LIMA, A.J.N.; HIGUCHI, F.G.; SANTOS, J.; HIGUCHI, N. Dynamics of tropical forest twenty-five years after experimental logging in central amazon mature forest. **Forests**, v.10, n.2, p.89, 2019.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.161, n.2, p.105-121, 2009.
- AUBRY-KIENTZ, M.; HÉRAULT, B.; AYOTTE-TRÉPANIÉ, C.; BARALOTO, C.; ROSSI, V. Toward trait-based mortality models for tropical forests. **PLOS ONE**, v.8, n.5, e63678, 2013.
- BERTANI, D.F.; RODRIGUES, R.R.; BATISTA, J.L.F.; SHEPHERD, G.J. Análise temporal da heterogeneidade florística e estrutural em uma floresta ribeirinha. **Revista Brasileira de Botânica**, v.24, p.11-23, 2001.

- BRETFELD, M.; EWERS, B.E.; HALL, J.S. Plant water use responses along secondary forest succession during the 2015–2016 El Niño drought in Panama. **New Phytologist**, v.219, n.3, p.885-899, 2018.
- BUCHMAN, R.G.; PEDERSON, S.P.; WALTERS, N.R. A tree survival model with application to species of the Great Lakes region. **Canadian Journal of Forest Research**, v.13, n.4, p.601-608, 1983.
- BUGMANN, H. A review of forest gap models. **Climatic Change**, v.51, p.259-305, 2001.
- BURSLEM, D.F.R.P.; WHITMORE, T.C. Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rain forest. **Journal of Vegetation Science**, v.10, p.767-776, 1999.
- CALIMAN, J.P. **Florística e distribuição vertical e horizontal de espécies arbóreas da Mata Atlântica, no Sudeste do Brasil**. Viçosa, MG: 2015. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Federal de Viçosa. 2015.
- CAMPBELL, D.G.; STONE, J.L.; ROSAS, A. A comparison of the phytosociology and dynamics of three floodplain (Várzea) forests of known ages, Rio Juruá, western Brazilian Amazon. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.108, p.213-237, 1992.
- CASTRO, R.V.; CASTRO, V.O.; SOARES, P.M.; LEITE, H.G.; SOUZA, A.L.; MARTINS, F.B. Artificial neural networks effectiveness to estimate mortality in a semi-deciduous seasonal forest. **Australian Journal of Basic and Applied Sciences**, v.9, n.5, p.435-444, 2015.
- CHAO, K.J.; PHILLIPS, O.L.; GLOOR, E.; MONTEAGUDO, A.; TORRES-LEZAMA, A.; MARTÍNEZ, R.V. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. **Journal of Ecology**, v.96, n.2, p.281-292, 2008.
- CHOAT, B.; BRODRIBB, T.J.; BRODERSEN, C.R.; DUURSMA, R.A.; LÓPEZ, R.; MEDLYN, B.E. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v.558, n.7711, p.531-539, 2018.
- CLARK, J.S.; JI, Y. Fecundity and dispersal in plant populations: implications for structure and diversity. **The American Naturalist**, v.146, p.72-111, 1995.
- COLPINI, C.; SOARES, T.S.; HIGUCHI, N.; TRAVAGIN, D.P.; ASSUMPÇÃO, J.V.L. Increment, entry and mortality in a open/seasonal ombrophilous contact forest into Marcelândia, Mato Grosso State, Brazil. **Acta Amazonica**, v.40, n.3, p.549-555, 2010.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Mortality rates of 205 neotropical trees and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, v.65, p.419-439, 1995.
- FELFILI, J.M. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in Central Brazil over a six-year period (1985-1991). **Journal of Tropical Ecology**, v.11, p.67-83, 1995.
- FERREIRA, L.V.; LAURANCE, W.F. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of select trees in central Amazonian. **Conservation Biology**, v.11, p.797-801, 1997.
- FIGUEIREDO, L.T.M.; SOARES, C.P.B.; SOUSA, A.L.; LEITE, H.G.; SILVA, G.F. Dinâmica do estoque de carbono em fuste de árvores de uma floresta estacional semidecidual. **Cerne**, v.21, n.1, p.161-167, 2015.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA – SOSMA. Relatório anual de atividades 2017. São Paulo, SP. 107p. Disponível em: <https://www.sosma.org.br/wp-content/uploads/2018/10/AF_RA_SOSMA_2017_web.pdf>.

GAINES, S.D.; DENNY, M.W. The largest, smallest, highest, lowest, longest and shortest: extremes in ecology. **Ecology**, v.74, p.1677-1692, 1993.

GARCIA, C.C.; REIS, M.G.F.; REIS, G.G.; PEZZOPANE, J.E.M.; LOPES, H.N.S.; RAMOS, D.C. Regeneração natural de espécies arbóreas em fragmento de Floresta Estacional Semidecidual Montana, no domínio da Mata Atlântica, em Viçosa, MG. **Ciência Florestal**, v.21, n.4, p.677-688, 2011.

GENTRY, A.H.; TERBORGH, J. Composition and dynamics of the Cosha Cashu 'mature' floodplain forest. In: _____ **Four Neotropical rainforests** (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press, New Haven, p.542-564. 1990.

GONZÁLEZ, E.; SHER, A.A.; TABACCHI, E.; MASIP, A.; POULIN, M. Restoration of riparian vegetation: A global review of implementation and evaluation approaches in the international, peer-reviewed literature. **Journal of Environmental Management**, v.158, p.85-94, 2015.

HARTMANN, H.; ADAMS, H.D.; ANDEREGG, W.R.L.; JANSEN, S.; ZEPPEL, M.J.B. Research frontiers in drought-induced tree mortality: crossing scales and disciplines. **New Phytologist**, v.205, p.965-969, 2015.

HENDRIK, D.; MAXIME, C. Assessing drought-driven mortality trees with physiological process-based models. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.232, p.279-290, 2017.

HIGUCHI, P. **forest.din: Função em linguagem de programação estatística R para a determinação de taxas demográficas de espécies arbóreas**. 2017. doi:10.5281/zenodo.439701. Disponível em <https://github.com/higuchip/forest.din>

HIGUCHI, N.; CHAMBERS, J.; SANTOS, J.; RIBEIRO, R.J.; PINTO, A.C.M.; SILVA, R.P.; ...; TRIBUZY, E.S. Dinâmica e balanço do carbono da vegetação primária da Amazônia Central. **Floresta**, v.34, n.3, 2004.

JOHNSON, M.O.; GALBRAITH, D.; GLOOR, M.; DEURWAERDER, H.; GUIMBERTEAU, M.; RAMMIG, A.; ...; BAKER, T.R. Variation in stem mortality rates determines patterns of above-ground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models. **Global Change Biology**, v.22, p.3996-4013, 2016.

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

LANG, G.; KNIGHT, D. Tree Growth, Mortality, Recruitment, and Canopy Gap Formation during a 10-year Period in a Tropical Moist Forest. **Ecology**, v.64, n.5, p.1075-1080, 1983.

LAURANCE, W.F.; FERREIRA, L.V.; RANKIN-DE-MERONA, J.M.; LAURANCE, S.G.; HUTCHINGS, R.; LOVEJOY, T. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. **Conservation Biology**, v.12, p.460-464, 1998.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v.3, p.347-358, 1987.

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

- MANSO, R.; MORNEAU, F.; NINGRE, F.; FORTIN, M. Incorporating stochasticity from extreme climatic events and multi-species competition relationships into single-tree mortality models. **Forest Ecology and Management**, v.354, p.243-253, 2015.
- MCINTYRE, S.; LAVOREL, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T.D.A. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. **Journal of Vegetation Science**, v.10, n.5, p.621-630, 1999.
- MEDEIROS, H.; CASTRO, W.; SALIMON, C.I.; SILVA, I.B.D.; SILVEIRA, M. Tree mortality, recruitment and growth in a bamboo dominated forest fragment in southwestern Amazonia, Brazil. **Biota Neotropica**, v.13, n.2, p.29-34, 2013.
- MEYER, E.A.; FLEIG, F.D.; PEREIRA, L.D.; VUADEN, E. Adjustment of reineke model to estimate the line of maximum density in Seasonal Deciduous Forest-RS. **Revista Árvore**, v.37, n.4, p.669-678, 2013.
- MILLER, J.; FRANKLIN, J.; ASPINALL, R. Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. **Ecological Modelling**, v.202, n.3-4, p.225-242, 2007.
- MILTON, K.; LACA, E.A.; DEMMENT, M.W. Successional patterns of mortality and growth of large trees in a Panamanian lowland forest. **Journal of Ecology**, v.82, p.79-87, 1994.
- NASCIMENTO, H.E.M.; DIAS, A.S.; TABANEZ, A.A.; VIANA, V.M. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, v.59, p.329-342, 1999.
- NASCIMENTO, R.G.M.; MACHADO, S.A.; FIGUEIREDO FILHO, A.; HIGUCHI, N. Modelagem da sobrevivência, mortalidade e recrutamento de uma floresta na Amazônia Central. **Scientia Forestalis**, v.41, n.99, p.319-330, 2013.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; MELLO, J.M.; SCOLFORO, J.R.S. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five year period (1987-1992). **Plant Ecology**, v.131, p.45-66, 1997.
- OLIVEIRA, R.E.; ENGEL, V.L. A restauração florestal na Mata Atlântica: três décadas de revisão. **Ciência, Tecnologia e Ambiente**, v.5, n.1, p.40-48, 2017.
- OLIVEIRA, A.P.; SCHIAVINI, I.; VALE, V.S.; LOPES, S.F.; ARANTES, C.S.; GUSSON, A.E.; PRADO JÚNIOR, J.A.; DIAS-NETO, O.C. Mortality, recruitment and growth of the tree communities in three forest formations at the Panga Ecological Station over ten years (1997-2007). **Acta Botanica Brasilica**, v.28, n. 2, p. 234-248, 2014.
- OLIVEIRA, M.V.N.; OLIVEIRA, L.C.; ACUÑA, M.H.A.; BRAZ, E.M. Twenty years monitoring growth dynamics of a logged tropical forest in Western Amazon. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v.37, n.92, p.493-502, 2017.
- PAULICK, S.; DISLICH, C.; HOMEIER, J.; FISCHER, R.; HUTH, A. The carbon fluxes in different successional stages: modelling the dynamics of tropical montane forests in South Ecuador. **Forest Ecosystems**, v.4, n.1, p.5, 2017.
- PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F.; COSTA, J.M.N.; CHAVES, J.H. Temperatura do solo no interior de um fragmento de floresta secundária semidecidual. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.10, n.1, p.1-8, 2002a.
- PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F.; HIGUCHI, P.; POLLI, H.Q. Aspectos ecofisiológicos de algumas espécies arbóreas em uma floresta estacional semidecidual secundária. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.10, n.2, p.273-281, 2002b.

- PUTZ, F.E.; MILTON, K. **Tree mortality rates on Barro Colorado Island**. In: _____ LEIGH, E.G.; RAND, A.S.; LANDSOR, D.M. (Editors), *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA, pp. 95–100. 1982.
- PÜTZ, S.; GROENEVELD, J.; ALVES, L.F.; METZGER, J.P.; HUTH, A. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: a modelling study for Brazilian Atlantic forests. **Ecological Modelling**, v.222, n.12, p.1986-1997, 2011.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2017. URL <https://www.R-project.org/>
- REIS, L.P.; SOUZA, A.L.; REIS, P.C.M.; MAZZEI, L; SOARES, C.P.B.; TORRES, C.M.M.E.; ...; LEITE, H.G. Estimation of mortality and survival of individual trees after harvesting wood using artificial neural networks in the amazon rain forest. **Ecological Engineering**, v.112, p.140-147, 2018.
- ROCHA, S.J.S.S.; TORRES, C.M.M.E.; JACOVINE, L.A.G.; LEITE, H.G.; GELCER, E.M.; NEVES, K.M.; ...; ZANUNCIO, J.C. Artificial neural networks: Modeling tree survival and mortality in the Atlantic Forest biome in Brazil. **Science of The Total Environment**, v.645, p.655-661, 2018.
- ROITMAN, I.; FELFILI, J.M.; REZENDE, A.V. Tree dynamics of a fire-protected *cerrado sensu stricto* surrounded by forest plantations, over a 13-year period (1991–2004) in Bahia, Brazil. **Plant Ecology**, v.197, n.2, p.255-267, 2008.
- ROLIM, S.G.; JESUS, R.M.; NASCIMENTO, H.E.M.; COUTO, H.T.Z.; CHAMBERS, J.Q. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, v.142, n.2, p.238-246, 2005.
- RUSCHEL, A.R.; MANTOVANI, M.; REIS, M.S.; NODARI, R.O. Caracterização e dinâmica de duas fases sucessionais em floresta secundária da Mata Atlântica. **Revista Árvore**, v.33, n.1, p.101-115, 2009.
- SHEIL, D.; BURSLEM, D.F.R.P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology**, v.83, n.2, p.331-333, 1995.
- SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v.16, n.6, p.865-882, 2000.
- SHERMAN, R.E.; FAHEY, T.J.; BATTLES, J.J. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove Forest. **Journal of Ecology**, v.88, p.165-178, 2000.
- SILVA, C.T.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F.; SILVA, E.; CHAVES, R.A. Avaliação temporal da florística arbórea de uma floresta secundária no município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p.429-441, 2004.
- SWAINE, M.D.; HALL, J.B.; ALEXANDER, I.J. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968–82). **Journal of Tropical Ecology**, v.3, p.331-345, 1987.
- SWAINE, M.D.; LIEBERMAN, D.; HALL, J.B. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. **Journal of Tropical Ecology**, v.88, p.31-51, 1990.
- TABARELLI, M.; LOPES, A.V.; PERES, C.A. Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. **Biotropica**, v.40, n.6, p.657-661, 2008.

TAYLOR, D.M.; HAMILTON, A.C.; WHYATT, J.D.; MUCUNGUZI, P.; BUKENYA-ZIRABA, R.B. Stand dynamics in Mpanga Research Forest Reserve, Uganda, 1968-1993. **Journal of Tropical Ecology**, v.12, p.583-597, 1996.

THORNTHWAITE, C.W.; MATHER, J.R. **The water balance**. New Jersey: Laboratory of Climatology, 1955. 125p.

VANCLAY, J.K. Mortality functions for north Queensland rain forests. **Journal of Tropical Forest Science**, v.4, n.1, p.15-36, 1991.

VIANA, V.M.; TABANEZ, A.; BATISTA, J. **Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest**. In: _____ LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD, R.O. (Editors), *Tropical forests remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 351–365, 1997.

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

WILLIAMSON, G.B.; LAURANCE, W.F.; OLIVEIRA, A.A.; DELAMONICA, P.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E.; POHL, L. Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. **Conservation Biology**, v.14, p.1538-1542, 2000.

CONCLUSÕES GERAIS

Esse estudo permite extrair as seguintes conclusões:

A análise da floresta como um todo dificulta a identificação dos processos associados à capacidade de recuperação das florestas secundárias.

A distribuição dos diâmetros da floresta como um todo se mostrou na forma de J-invertido ao longo do período de 24 anos.

Variações na distribuição dos diâmetros foram observadas quando o estudo foi feito nesta mesma floresta, mas em sítios com diferentes condições fisiográficas, climáticas, edáficas e nível de conservação da floresta.

A capacidade de recuperação da distribuição dos diâmetros para a forma de J-invertido varia em função dos sítios e ao longo do tempo. Portanto, sempre que possível, o plano de manejo deve ser específico para cada sítio, particularmente nas regiões montanhosas, onde existem variações mais acentuadas no relevo.

O acúmulo de biomassa variou em função dos diferentes sítios.

A biomassa produzida variou em função dos grupos ecológicos.

A fertilidade do solo influencia o acúmulo de biomassa, o que foi comprovado pelo maior acúmulo de biomassa nos sítios de alta fertilidade.

Ao longo dos 24 anos de estudo, analisando a floresta como um todo, foi verificada queda do ingresso e aumento da mortalidade das árvores.

Variações na dinâmica de ingresso e mortalidade foram observadas quando o estudo foi feito considerando sítios com diferentes condições fisiográficas, climáticas, edáficas e nível de conservação da floresta.

Os resultados deste estudo, tomados como um todo, demonstram a complexidade da dinâmica das florestas secundárias no Bioma Floresta Atlântica. Existem diferentes níveis de ação antrópica e variabilidade no relevo, que geram variações microambientais determinando a velocidade de recuperação desses sistemas e, principalmente, a taxa de acúmulo de carbono na floresta.