

# Capítulo 13

## Padrões em comunidades podem ser entendidos pelo comportamento das populações que as compõem? Interface entre estudos de populações e comunidades

*Christiane Erondina Corrêa<sup>1,3</sup> e Flavio Antonio Maës dos Santos<sup>2</sup>*

### Introdução

Estudos sobre comunidades vegetais têm como um dos objetivos entender as variações de riqueza e abundância de espécies entre habitats e como diferentes fatores determinam essas variações (CONDIT et al., 1992; OKUDA et al., 1997; OLIVEIRA-FILHO et al., 1998; SVENNING, 2000; REES et al., 2001; DAMASCENO-JR. et al., 2004). Embora os estudos, em sua maioria, tentem responder a essas questões com base na estrutura atual das comunidades, essa estrutura é dependente de variações não só espaciais, como também temporais nas comunidades. As variações no tempo são consequência de processos de colonização, estabelecimento de novas espécies, persistência das espécies nos habitats, extinção local das espécies, mudanças na distribuição espacial das espécies, bem como das modificações nos habitats geradas pela sazonalidade do ambiente e por eventos de perturbação (REES et al., 2001; DAVIS et al., 2005).

A relação de abundância entre as espécies na comunidade resulta das variações temporais no recrutamento e na mortalidade de cada espécie, que determinam a densidade populacional,

---

<sup>1</sup> Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Biologia, Av. Antônio Carlos, 6627, 31270-901 Belo Horizonte, MG, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Biologia Vegetal, Caixa Postal 6109 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

<sup>3</sup> Autora para correspondência: correa.ce@gmail.com

influenciando os padrões de coexistência e colonização das diferentes populações em uma área (SWAINE et al., 1987; OKUDA et al., 1997; COLLIER et al., 2002; AYYAPPAN; PARTHASARATHY, 2004; ZARTMAN; SHAW, 2006). Para que uma população permaneça em dada área, o recrutamento deve ser igual ou maior que a mortalidade (HARPER; WHITE, 1974; SWAINE et al., 1987; AYYAPPAN; PARTHASARATHY, 2004). Caso contrário, pode haver redução local do tamanho populacional provavelmente relacionada à limitação na disponibilidade de sementes (redução na fecundidade dos indivíduos), alteração na disponibilidade de habitats adequados ao estabelecimento dos indivíduos ou ainda a um aumento na mortalidade dos indivíduos, não compensado pelo recrutamento. A consequência mais extrema do cenário onde a mortalidade excede o recrutamento ao longo do tempo é a extinção local da espécie (AYYAPPAN; PARTHASARATHY, 2004).

Algumas populações têm maiores riscos de extinção local, uma vez que a taxa de mortalidade pode variar entre espécies e entre indivíduos dentro de uma população, afetando mais alguns genótipos que outros (LEWONTIN, 1970; SACCHERI; HANSKI, 2006). Independentemente da espécie, populações pequenas têm menores chances de sobrevivência, pela redução da variabilidade genética, e maior probabilidade de cruzamento entre indivíduos aparentados, expondo genes deletérios ou genes que reduzem a sobrevivência dos indivíduos (MATTHIES et al., 2004). As variações de densidade em populações pequenas ou de espécies raras são mais críticas, aumentando ainda mais os riscos de extinções locais (MATTHIES et al., 2004).

As relações de abundância entre as espécies, no entanto, ainda dependem das probabilidades de as espécies coexistirem, que é variável de acordo com a história de vida dessas, das estratégias das plantas para obtenção e utilização dos recursos e da ocupação do espaço (REES et al., 2001; POORTER et al., 2006). Como exemplo, enquanto algumas espécies têm alta fecundidade e sementes dispersas a longas distâncias, favorecendo a colonização de novos habitats (REES et al., 2001), outras podem investir na persistência local, formando banco de sementes ou de plântulas, atrasando a germinação, apresentando ciclos de vida longos, crescimento clonal ou rebrota (HIGGINS et al., 2000). Essas características das espécies afetam diretamente a fecundidade e as chances de estabelecimento de um novo indivíduo na população local e de populações em outras áreas.

A redução da densidade de indivíduos de uma população, quando a mortalidade é maior que o recrutamento, permite o aumento da densidade de outras espécies na comunidade, alterando as relações de abundância entre elas. As relações que os indivíduos e as espécies estabelecem entre si também podem influenciar as taxas vitais, bem como a estrutura das comunidades. Questões importantes a serem consideradas são: Quem são os seus vizinhos (coespecíficos ou indivíduos de outras espécies)? Quais espécies coocorrem e como elas interagem entre si (CORREIA et al., 2000; ARMAS; PUGNAIRE, 2005)? Como essas interações interferem na estrutura das populações e das comunidades (PETERS, 2003)? O estudo de interações entre espécies funciona como um tema de ligação entre populações e comunidades ecológicas (ARMAS; PUGNAIRE, 2005; STOLL; BERGIUS, 2005). A persistência das relações entre as espécies no tempo pode ser considerada a base para a atuação da evolução, gerando adaptação dos indivíduos em resposta a outros (THORPE et al., 2011).

Para compreender os padrões e processos encontrados em comunidades vegetais é necessário avaliar a escala populacional quanto à variação da densidade de indivíduos e como essa variação ocorre no espaço (DAVIS et al., 2005). A ecologia de populações, ao estudar as variações nas taxas vitais ao longo do tempo, torna-se imprescindível, para que seja possível entender as modificações na composição, riqueza e na abundância das espécies. O processo pelo qual determinadas espécies se tornam raras localmente pode estar relacionado às variações no tamanho das populações, causando mudanças na diversidade de espécies da comunidade e nas interações entre as populações. Ainda, com a extinção local de espécies com populações pequenas ou raras, pode haver modificação direta da riqueza e composição da comunidade (AYYAPPAN; PARTHASARATHY, 2004). Assim, neste capítulo, objetivou-se descrever algumas características populacionais (taxas vitais e o padrão espacial) e mostrar como a variação dessas características interfere na estrutura da comunidade.

## Recrutamento

Alterações na densidade das populações são reguladas tanto pelas chances de sobrevivência quanto pela frequência de entrada de novos indivíduos. Inicialmente, o recrutamento depende da quantidade de sementes disponibilizadas pelos indivíduos para germinação, que está relacionada à disponibilidade de polinizadores, ao tamanho do indivíduo e à predação de sementes pré-dispersão (ERIKSSON; EHRLÉN, 1992; WATKINSON, 1997; CASTRO; ARAÚJO, 2004). O tipo e a eficiência do dispersor, bem como o local de deposição das sementes, também são importantes para determinar as chances de sobrevivência e de estabelecimento de uma espécie (FLEMING; WILLIAM, 1990). Espera-se que, com o aumento da disponibilidade de habitats adequados para o estabelecimento, haja aumento das taxas de recrutamento, caso não haja limitação na disponibilidade de sementes (FOWLER, 1988; SILVA-MATOS et al., 1999; SVENNING, 2000).

Nem sempre após a dispersão as sementes germinam prontamente, sendo acumuladas nos solos de florestas ou no tronco de árvores, germinando após um período de tempo ou estímulo específico (BAIDER et al., 2001; CORRÊA et al., 2012). Para espécies formadoras de banco de sementes, a probabilidade de recrutamento pode variar no tempo e no espaço, independentemente do desempenho reprodutivo da espécie ou do local de deposição. Sementes provenientes de diversos eventos reprodutivos podem ser acumuladas simultaneamente no banco. Assim, o recrutamento depende mais da probabilidade de germinação, que responde às modificações das condições abióticas para quebra de dormência e do deslocamento da semente no solo, que da produção de sementes da estação reprodutiva corrente. Nesse caso, a distribuição de abundância de sementes de diferentes espécies no solo pode determinar a composição e distribuição de abundância inicial da comunidade.

Caso a germinação das sementes ocorra em micro-habitats, onde as condições abióticas sejam favoráveis para o estabelecimento e o desenvolvimento dos indivíduos até adulto, há associação espacial entre plântulas e adultos da mesma espécie (CONDIT et al., 1992; OKUDA et al., 1997; BRUNA, 2002; SANTOS et al., 2006; WIEGAND et al., 2009). No entanto, em diversos casos, o deslocamento das sementes no espaço com relação ao indivíduo coespecífico,

aumenta as chances de recrutamento (CONDIT et al., 1992; CONDIT et al., 1994; BUSTAMANTE; SIMONETTI, 2000). Próximo a um indivíduo coespecífico, tanto as alterações abióticas na vizinhança quanto a predação, a ação de patógenos e a competição podem limitar o recrutamento (HOWE; SMALLWOOD, 1982; BELL et al., 2006).

Finalmente, a entrada de indivíduos pode ocorrer pela reprodução assexuada (MATAGLA; HORVITZ, 2009). A reprodução assexuada caracteriza-se pela produção de unidades genéticas idênticas. Uma das formas de produção destas unidades é pelo alongamento e fragmentação de partes da planta, através da propagação vegetativa (MATAGLA; HORVITZ, 2009). A propagação vegetativa pode aumentar o tamanho populacional e as taxas de sobrevivência das espécies (ZHANG; ZHANG, 2007). Com a fragmentação dos indivíduos clonais, recrutas maiores serão produzidos, se comparados com plântulas originadas por sementes, o que pode aumentar as chances de sobrevivência desses recrutas (HOWE; SNAYDON, 1986).

## Mortalidade

A mortalidade é a medida da saída de indivíduos da população. As causas da mortalidade de indivíduos nas comunidades são variáveis entre populações e entre comunidades vegetais, sendo as principais a mortalidade por patógenos, herbívoros, senescência, seca, queda ou a combinação de diversos fatores (AUGSPURGER, 1984; LIEBERMAN et al., 1985; SWAINE et al., 1987; CONDIT et al., 1995; SUZUKI et al., 2003; BELL et al., 2006). Qualquer que seja a causa, a morte de um indivíduo modifica os riscos de mortalidade de indivíduos próximos, uma vez que altera as condições ambientais do entorno (AUGSPURGER, 1984; SWAINE et al., 1987).

Ao longo do desenvolvimento de espécies com diversos hábitos de vida, as chances de mortalidade são maiores nas fases iniciais do ciclo de vida ou nas classes menores de tamanho (HOWE; SMALLWOOD, 1982; CONDIT et al., 1995; PETERS, 2003; BELL et al., 2006). Nessa etapa do ciclo de vida, os indivíduos são mais vulneráveis às variações ambientais, à herbivoria e à competição (AUGSPURGER, 1984; CONDIT et al., 1995; SUZUKI et al., 2003). No entanto, essa relação entre tamanho ou estágio de desenvolvimento e mortalidade não é linear ao longo de todo ciclo de vida (LIEBERMAN et al., 1985; CONDIT et al., 1995).

A taxa de mortalidade permanece quase constante a partir de dado tamanho ou fase de desenvolvimento (CONDIT et al., 1995). Frequentemente, as taxas de sobrevivência das classes maiores de tamanho, geralmente reprodutivas, ou fases de desenvolvimento finais do ciclo de vida são maiores que 80% para diversas espécies (SILVA-MATOS et al., 1999; SUZUKI et al., 2003; PORTELA et al., 2010). Esse padrão de distribuição das taxas de mortalidade ao longo do ciclo de vida indica a existência de um filtro que limita a passagem de indivíduos das fases iniciais de desenvolvimento, ou seja, uma proporção menor de indivíduos irá compor as demais fases do desenvolvimento. A alta vulnerabilidade das fases iniciais de desenvolvimento mostra que esses filtros não são constantes ao longo da ontogenia. A mortalidade diferencial durante o ciclo de vida tem impacto importante na taxa de crescimento populacional (SILVA-MATOS et al., 1999).

## Como o recrutamento e a mortalidade atuam na estruturação das comunidades

A mortalidade e o recrutamento são parâmetros populacionais básicos, porém determinantes da estrutura das comunidades. Alta mortalidade propicia a abertura de espaço na comunidade e possibilita a entrada de novos indivíduos de qualquer espécie, dependendo de diversos fatores bióticos e abióticos ou ainda de fatores aleatórios (Figura 13.1) (WILLS et al., 2006). Grande parte da literatura considera a mortalidade e o recrutamento processos nãoaleatórios (PETERS, 2003; BELL et al., 2006; WILLS et al., 2006), dependentes das características das espécies. A especialização em partes do habitat pode favorecer a diversidade, mas ao mesmo tempo tornar as espécies mais sensíveis às variações abióticas (CONDIT et al., 1995; WILLS et al., 2006). A abundância das espécies também pode influenciar os riscos de mortalidade (PETERS, 2003; WILLS et al., 2006). Em longo prazo, a redução de abundância de espécies comuns pode favorecer a diversidade, pelo aumento local de espécies menos abundantes, tornando a área mais heteroespecífica.

Mesmo que as espécies não variem suas abundâncias no tempo, isso não implica ausência de variações temporais no recrutamento e na mortalidade. As taxas vitais influenciam de maneira desigual na determinação da taxa de crescimento populacional (SILVA-MATOS et al., 1999; SUZUKI et al., 2003; PORTELA et al., 2010). De modo similar, algumas fases do desenvolvimento têm maior impacto no tamanho populacional, principalmente aquelas relacionadas à reprodução (SILVA-MATOS et al., 1999; SUZUKI et al., 2003; PORTELA et al., 2010). As variações entre as populações modificam a abundância das espécies e permitem a ocupação do espaço por outras espécies, podendo modificar a estrutura das comunidades.

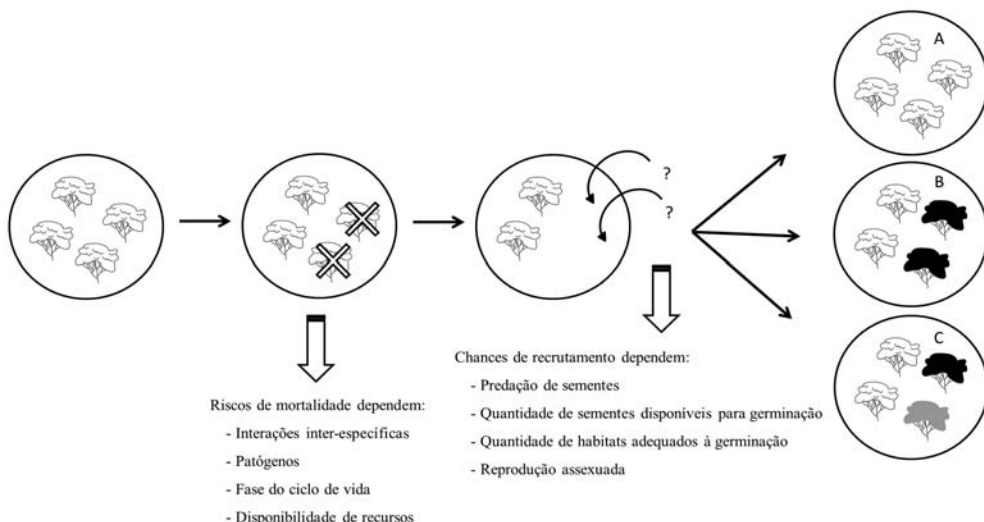


Figura 13.1 - Parâmetros populacionais que podem definir a estrutura da comunidade. A mortalidade pode gerar espaços nas comunidades que serão ocupados por indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes de acordo com as chances de recrutamento, mantendo (A) ou aumentando (B, C) a diversidade regional.

## Características abióticas dos habitats

A distribuição heterogênea dos recursos nos habitats pode explicar a ocorrência diferencial das espécies e indivíduos (OLIVEIRA-FILHO et al., 1998; ITOH et al., 2003). Porções do habitat, onde os recursos luz, água e nutrientes se concentram, determinam a agregação dos indivíduos (SVENNING, 2000; ITOH et al., 2003), devido à maior probabilidade de sobrevivência dos indivíduos nesses locais, se comparados àqueles localizados em outras porções do habitat (FOWLER, 1988).

A sobrevivência das sementes ou dos indivíduos em locais particulares do habitat seria determinada pela limitação de luz ou disponibilidade de água para muitas espécies (CARVALHO et al., 2000; DAMASCENO-JR. et al., 2004; POORTER et al., 2006). Devido a essa limitação, plântulas comumente têm sua abundância associada ao aumento de luminosidade nos habitats (NICOTRA et al., 1999; SVENNING, 2000). Logo, havendo estruturação espacial da luminosidade, pode-se encontrar associação positiva com o padrão espacial dos indivíduos (WIEGAND et al., 2009). Essa característica está relacionada a diferenças entre habitats, uma vez que eles podem diferir quanto à frequência de áreas de maior luminosidade (NICOTRA et al., 1999).

Alguns habitats são marcados pela variação mais extrema de determinadas características abióticas, muitas vezes sazonais, gerando forte impacto por curto período de tempo. O aumento da mortalidade em situações extremas, como inundação, pode ser determinante para espécies com baixa densidade, conduzindo-as à extinção local (DAMASCENO-JR. et al., 2004). Nesse caso, pode-se esperar queda da riqueza de espécies pela extinção local de espécies intolerantes a inundação e, caso ocorra substituição dessas espécies localmente extintas por espécies tolerantes à inundação, espera-se alteração na composição de espécies e recuperação da riqueza local de espécies (MARQUES et al., 2009). A frequência e intensidade de inundações irão interferir na sobrevivência e, conseqüentemente, na densidade de indivíduos (DAMASCENO-JR. et al., 2004; MARQUES et al., 2009).

Impactos antrópicos também são causadores de mudanças nas características abióticas dos habitats. A crescente perda de habitat modifica a disponibilidade de luz e de água, como consequência do efeito de borda, e aumenta o isolamento entre as populações. Essas mudanças teriam efeito negativo na diversidade de espécies, na taxa de crescimento populacional e na taxa de colonização (FAHRIG, 2003; ZARTMAN; SHAW, 2006), resultando em possíveis reduções no tamanho das populações e no aumento dos riscos de extinção local dessas populações (FAHRIG, 2003; ZARTMAN; SHAW, 2006). Dessa forma, a fragmentação do habitat pode ser responsável pela redução da sobrevivência e da abundância de populações florestais, como observado em *Heliconia acuminata* Rich. (Heliconiaceae) na Amazônia (BRUNA, 2002).

## Interações entre as espécies

Modificações no habitat também ocorrem como consequência da presença de espécies (HIERRO; CALLAWAY, 2003). Para algumas delas, o desenvolvimento é favorecido quando acontecem na presença de outras, principalmente nas fases iniciais do desenvolvimento (CORREIA et al., 2000; ARMAS; PUGNAIRE, 2005; JIA et al., 2010).

Plantas facilitadoras causam modificações no ambiente, alterando a composição química do solo, as condições de luz e a disponibilidade hídrica, pela redistribuição hidráulica (ARMAS; PUGNAIRE, 2005). Por conseguinte, o efeito da mortalidade pode ser suavizado nas classes mais jovens das espécies beneficiadas, cujas taxas são mais altas comparadas às outras fases do ciclo de vida (CONDIT et al., 1995; JIA et al., 2010).

As interações benéficas podem se modificar ao longo do ciclo de vida, pois espécies facilitadas podem passar a competir com as facilitadoras quando adultas, devido a condições mais restritivas do ambiente (HOLMGREN et al., 1997; STOLL; WEINER, 2000; BROOKER, 2006). Ao competirem, duas espécies afetam mutuamente a taxa de crescimento individual, a capacidade reprodutiva e a biomassa, podendo sofrer aumento nas taxas de mortalidade e até mesmo extinção local de uma das espécies (BRAAKHEKKE, 1985; STOLL; WEINER, 2000; KEDDY et al., 2002). A competição pode ser evitada caso haja especialização de cada espécie em partes diferentes dos habitats pela dispersão, heterogeneidade ambiental e flutuações dos recursos no tempo (BRAAKHEKKE, 1985; STOLL; WEINER, 2000).

De modo geral, a competição interfere no crescimento e na fecundidade dos indivíduos como discutido no parágrafo anterior (FEINSINGER; TIEBOUT III, 1991; CIPOLLINI et al., 2008). No entanto, a fecundidade ainda pode ser reduzida quando o mesmo polinizador é compartilhado por duas espécies, resultando na diminuição da quantidade de pólen transferido e no número e tamanho dos tubos polínicos formados (FEINSINGER; TIEBOUT III, 1991). Com a redução da quantidade de pólen transferido, é esperada queda na produção de frutos. A competição por polinizadores pode favorecer a agregação espacial ou temporal dos indivíduos reprodutivos, aumentando a densidade de flores disponíveis e, conseqüentemente, a quantidade de pólen transferido (FEINSINGER; TIEBOUT III, 1991).

Dentro das populações, a competição pode modificar o padrão espacial inicial, havendo tendência posterior a um padrão de distribuição mais regular dos indivíduos (STOLL; BERGIUS, 2005). Em competição simétrica, em que os indivíduos têm habilidades competitivas semelhantes, ou caso o processo de facilitação seja importante, a interferência da competição no padrão espacial seria menor (JIA et al., 2010). Entretanto, mesmo com a influência de outros fatores, a competição assimétrica causa padrão espacial regular pela mortalidade não aleatória e concentrada nas áreas de maior densidade inicial ou em locais onde as espécies competidoras não coexistam (STOLL; PRATI, 2001; JIA et al., 2010).

A competição influencia fortemente os principais parâmetros populacionais e da comunidade, como riqueza, composição e abundância das espécies (STOLL; BERGIUS, 2005; BROOKER, 2006). O tamanho (biomassa total, por exemplo) da espécie é um bom preditor para identificar a habilidade competitiva de uma espécie (KEDDY et al., 2002; BROOKER, 2006). Simultaneamente, o cenário é importante para determinar a habilidade competitiva das espécies. Em habitats estressantes pode haver limitação na disponibilidade dos recursos, afetando o crescimento dos indivíduos e a conseqüente diminuição da habilidade competitiva para algumas espécies (KEDDY et al., 2002; BROOKER, 2006). Espécies competidoras mais eficientes podem reduzir a riqueza e a diversidade de espécies, uma vez que têm a capacidade de ocupar espaço rapidamente indisponibilizando-o para outras espécies. Com esse aumento populacional restrito a poucas espécies, a comunidade seria dominada por essas espécies e poderia ocorrer perda local de espécies (BROOKER, 2006).

Além da competição direta entre espécies, pode haver competição por interferência, em que uma espécie altera as condições do ambiente, tornando os recursos indisponíveis às demais ou pela liberação de compostos químicos (reduzindo a sobrevivência e o crescimento de outras espécies), interação conhecida por alelopatia (HIERRO; CALLAWAY, 2003). A ocorrência de alelopatia reduz o número e a quantidade de frutos, o tamanho do indivíduo e até mesmo inibe a germinação de outras espécies (HIERRO; CALLAWAY, 2003; CIPOLLINI et al., 2008). Devido a esse efeito inibidor em outras espécies, a riqueza e abundância de espécies sob influência de uma espécie alelopática seriam mais baixas (COLLIER et al., 2002).

## Considerações finais aos estudos fitossociológicos a partir de informações populacionais

Comunidades têm características próprias que as definem, que vão além das características individuais ou populacionais. Contudo, para a compreensão dos padrões expressos nas comunidades é fundamental compreender os processos que atuam em nível populacional, uma vez que as variações espaciais e temporais das taxas vitais são importantes para a regulação da diversidade, abundância e riqueza de espécies. A estrutura da comunidade depende dos processos de colonização e desocupação de espaços, para que haja possibilidade de entrada de novos indivíduos. O modo com o qual esses espaços são abertos varia entre comunidades. Em algumas delas, as taxas de mortalidade são positivamente relacionadas à abundância, o que favorece a manutenção da diversidade (WILLS et al., 2006). Alternativamente, em outras comunidades as taxas de mortalidade estão associadas às condições estressantes do ambiente, reduzindo a diversidade em escala local, restrita às espécies especialistas naquelas condições, como alagamentos ou inclinação da área, podendo resultar em aumento de diversidade em uma escala mais ampla, caso tais condições estejam restritas a diferentes partes do hábitat (CONDIT et al., 1995).

A competição difusa em uma comunidade gera condições de coexistência entre espécies, regulando a densidade populacional das espécies que interagem através de um controle mútuo que as espécies exercem, mesmo que haja competidora superior (MOEN, 1989). Uma espécie pode interagir negativamente com outra espécie, mantendo sua população baixa, ao passo que atuaria como facilitadora de uma terceira espécie (HOLMGREN et al., 1997). Dessa forma, com a redução da população, há conseqüente redução da dominância, o que possibilita a coexistência de várias espécies. No entanto, é importante destacar que a competição também pode ter importante efeito negativo na abundância e diversidade local de espécies (BRAAKHEKKE, 1985; BROOKER, 2006; CIPOLLINI et al., 2008). Esse impacto pode ser resultado do aumento das taxas de mortalidade, redução da produção de frutos ou inibição da germinação. A mudança na intensidade das interações pode causar grandes mudanças estruturais na comunidade com a perda de uma ou mais espécies por extinção local (MOEN, 1989). A coexistência ainda pode ser mantida pelo controle da abundância ou do crescimento dos indivíduos de espécies dominantes exercida pela predação e pela herbivoria.



As variações espaciais e temporais das taxas vitais revelam a importância que deve ser dada à amostragem. A frequência com que as espécies ocorrem em determinada área pode estar relacionada ao seu padrão espacial, uma vez que espécies raras localmente frequentemente têm padrão espacial agregado, comparado a espécies comuns (CONDIT et al., 2000). O baixo número de amostras ou mesmo a concentração da amostragem em determinados locais levariam a uma falha na detecção de uma espécie rara, diminuindo assim a riqueza real das comunidades. Ao definir o tamanho da amostra, define-se também a densidade mínima detectável com o método. Essas espécies raras, ao não serem amostradas, podem ser equivocadamente consideradas ausentes ou extintas localmente. A amostragem deve contemplar a maior diversidade possível de habitats para estimar adequadamente o número de indivíduos e espécies. Uma provável solução para esse problema é o aumento do número de amostras e a composição de diversos métodos de amostragem, como a estratificação da amostragem, a fim de incluir espécies que ocorrem associadas a determinadas partes do habitat (eg. CARVALHO et al., 2000; MARQUES et al., 2009). Em ambientes com diferentes características, como uma floresta com presença de brejos e clareiras, a amostragem deveria incluir esses habitats, a fim de contemplar espécies exclusivas desses locais, caso o objeto de estudo seja a amostragem da paisagem e não de fisionomias específicas.

Os estudos relacionados à caracterização da estrutura de abundância e à riqueza de espécies em uma comunidade são altamente influenciados pelo tamanho dos indivíduos, principalmente por ser uma característica utilizada como critério de inclusão em alguns desses estudos (OLIVEIRA-FILHO et al., 1998; DAMASCENO-JR. et al., 2004). Ao incluir um limite de amostragem com base em tamanho, a amostra irá incluir indivíduos jovens e adultos de espécies de diferentes hábitos de vida e tamanhos máximos. Da mesma forma, espécies que compõem os estratos mais baixos da floresta e que atingem tamanhos máximos próximos ao tamanho mínimo de inclusão podem ser excluídas da amostra ou serem consideradas raras. Ao determinar um limite de tamanho para inclusão de indivíduos na amostragem da comunidade, as relações de abundância entre as espécies geralmente sofrem grandes alterações, o que tem implicações importantes para a compreensão dos mecanismos que estruturam as comunidades. O *status* de desenvolvimento da comunidade deve ser avaliado com cautela, à medida que as classes menores de tamanho incluem tanto indivíduos adultos de espécies de sub-bosque ou subdossel, quanto indivíduos jovens de espécies de dossel. A amostragem adequada desse estrato pode fornecer informações importantes sobre a regeneração, informando se espécies dominantes estão sendo substituídas por coespecíficos ou se está ocorrendo entrada de espécies novas na comunidade. A densidade de indivíduos menores é extremamente alta quando comparada à densidade dos indivíduos maiores (SILVA-MATOS et al., 1999). Nesse caso, a subamostragem das classes menores de tamanho pode ser a solução mais adequada para contemplar esse estrato da vegetação.

Além da atenção com a amostragem, informações populacionais podem ser valiosas para a interpretação dos resultados. O valor de importância (VI) é uma informação amplamente usada em estudos fitossociológicos que utilizam a densidade, a frequência e a dominância relativas para indicar a representatividade da espécie em uma área. Essa medida pode ser ainda mais informativa se observadas as razões pelas quais uma espécie obteve o maior valor de VI. Considere uma espécie com grande perímetro e representada em todas as amostras por

apenas um indivíduo. Em outro extremo, podemos ter na comunidade outra espécie de perímetro pequeno ocupando todas as parcelas com vários indivíduos. Os valores de densidade e dominância seriam bem diferentes e a frequência semelhante entre as duas espécies. Ao final, essas duas espécies teriam altos valores de VI, a partir de características extremamente diferentes. A perda de um indivíduo da população da espécie com grande perímetro pode ter impacto maior na comunidade, comparada ao impacto em uma espécie cujo perímetro é pequeno. Embora as duas espécies possam ser igualmente importantes na caracterização fisionômica da área, a importância ecológica delas e os processos envolvidos na manutenção de suas abundâncias podem ser bastante diferentes.

Comunidades incluem espécies com distintas características de uso e ocupação do espaço e cujos processos reguladores ocorrem em escalas diferentes, tornando incompletas as tentativas de descrever padrões em comunidades a partir de uma única escala. Os dados obtidos com a intensa amostragem tipicamente realizada em trabalhos fitossociológicos permitem olhar mais atentamente para espécies que se destacam ou por serem extremamente comuns, raras ou particulares a determinados habitats. Sugerimos que somente com a compreensão das características e dos processos no nível populacional e dos aspectos relacionados ao ciclo de vida das diferentes espécies em uma comunidade será possível compreender os fatores que determinam a estrutura das comunidades vegetais.

## Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de Doutorado de Christiane Erondina Corrêa (140030/2009-3); e ao CNPq, pela bolsa de produtividade de Flavio A. M. dos Santos (304937/2007-0); à L.C. Corrêa, pela colaboração na confecção da figura.

## Referências

ARMAS, C.; PUGNAIRE, F. I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. **Journal of Ecology**, **93**:98-989.

AUGSPURGER, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. **Ecology**, **65**:1705-1712.

AYYAPPAN, N.; PARTHASARATHY, N. 2004. Short-term changes in tree populations in a tropical evergreen forest at Varagalaiair, Western Ghats, India. **Biodiversity and Conservation**, **13**:1843-1851.

BAIDER, C.; TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. 2001. O banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**, **59**: 319-328.

BELL, T.; FRECKLETON, R. P.; LEWIS, O. T. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. **Ecology Letters**, **9**:569-574.

BRAAKHEKKE, W. G. 1985. The significance of competition for plant diversity. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, **23**:315-327.

- BROOKER, R. W. 2006. Plant-Plant interactions and environmental change. **New Phytologist**, **171**:271-284.
- BRUNA, E. M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. **Oecologia**, **132**:235-243.
- BUSTAMANTE, R. O.; SIMONETTI, J. A. 2000. Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. **Plant Ecology**, **147**:173-183.
- CARVALHO, L. M. T.; FONTES, M. A. L.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. **Plant Ecology**, **149**:9-22.
- CASTRO, C. C.; ARAÚJO, A. C. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, **244**:131-139.
- CIPOLLINI, D.; STEVENSON, R.; CIPOLLINI, K. 2008. Contrasting effects of allelochemicals from two invasive plants on the performance of a nonmycorrhizal plant. **International Journal of Plant Science**, **169**:371-375.
- COLLIER, M. H.; VANKAT, J. L.; HUGHES, M. R. 2002. Diminished plant richness and abundance below *Lonicera maackii*, an invasive shrub. **American Midland Naturalist**, **147**:60-71.
- CONDIT, R.; ASHTON, P. S.; BAKER, P.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; GUNATILLEKE, S.; GUNATILLEKE, N.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B.; ITOH, A.; LAFRANKIE, J. V.; LEE, H. S.; LOSOS, E.; MANOKARAN, N.; SUKUMAR, R.; YAMAKURA, T. 2000. Spatial pattern in the distribution of tropical tree species. **Science**, **288**:1414-1418.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. **The American Naturalist**, **140**:261-286.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. 1994. Density dependence in two understory tree species in a neotropical Forest. **Ecology**, **75**:671-680.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, **65**:419-439.
- CORRÊA, C. E.; FISCHER, E.; SANTOS, F. A. M. 2012. Seed banks on *Attalea phalerata* (Arecaceae) stems in the Pantanal wetland, Brazil. **Annals of Botany**, **109**:729-734.
- CORREIA, C. M. B.; DIAS, A. T. C.; SCARANO, F. R. 2010. Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, **33**:607-613.
- DAMASCENO-JR, G. A.; SEMIR, J.; SANTOS, F. A. M.; LEITÃO-FILHO, H. F. 2004. Tree mortality in a riparian forest at Rio Paraguai, Pantanal, Brazil, after an extreme flooding. **Acta Botanica Brasilica**, **18**:839-846.
- DAVIS, M. A.; PERGL, J.; TRUSCOTT, A.-M.; KOLLMANN, J.; BAKKER, J. P.; DOMENECH, R. 2005. Vegetation change: a reunifying concept in plant ecology. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, **7**:69-76.
- ERIKSSON, O.; EHRLÉN, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. **Oecologia**, **91**:360-364.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, **34**:487-515.
- FEINSINGER, P.; TIEBOUT III, H. M. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. **Ecology**, **72**:1946-1952.

- FLEMING, T. H.; WILLIAMS, C. F. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in costa rican tropical dry forest. **Journal of Tropical Ecology**, **6**:163-178.
- FOWLER, N. L. 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. **Ecology**, **69**:947-961.
- HARPER, J. L.; WHITE, J. 1974. The demography of plants. **Annual Review Ecology and Systematics**, **5**:419-463.
- HIERRO, J. L.; CALLAWAY, R. M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. **Plant and Soil**, **256**:29-39.
- HIGGINS, S. I.; PICKETT, S. T. A.; BOND, W. J. 2000. Predicting extinction risks for plants: environmental stochasticity can save declining populations. **Trends in Ecology and Evolution**, **15**:516-520.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. **Ecology**, **78**:1966-1975.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **13**:201-228.
- HOWE, C. D.; SNAYDON, R. W. 1986. Factors Affecting the Performance of Seedlings and Ramets of Invading Grasses in an Established Ryegrass Sward. **Journal of Applied Ecology**, **23**:139-146.
- ITOH, A.; YAMAKURA, T.; OHKUBO, T.; KANZAKI, M.; PALMIOTTO, P. A.; LAFRANKIE, J. V.; ASHTON, P. S.; LEE, H. S. 2003. Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rainforest. **Ecological Research**, **18**:307-320.
- JIA, X.; DAI, X.-F.; SHEN, Z.-X.; ZHANG, J.-Y.; WANG, G.-X. 2011. Facilitation can maintain clustered spatial pattern of plant populations during density-dependent mortality: insights from a zone-of-influence model. **Oikos**, **120**:472-480.
- KEDDY, P.; NIELSEN, K.; WEIHER, E.; LAWSON, R. 2002. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. **Journal of Vegetation Science**, **13**:5-16.
- LEWONTIN, R. C. 1970. The Units of Selection. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **1**:1-18.
- LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G. S. 1985. Mortality Patterns and Stand Turnover Rates in a Wet Tropical Forest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, **73**:915-924.
- MARQUES, M. C. M.; BURSLEM, D. F. R. P.; BRITZ, R. M.; SILVA, S. M. 2009. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. **Plant Ecology and Diversity**, **2**:57-64.
- MATAGLA, D. P.; HORVITZ, C. C. 2009. Growth and survival across a gap-understory gradient: Contrast in performance of sexually vs. clonally produced offspring. **American Journal of Botany**, **96**:439-447.
- MATTHIES, D.; BRAUER, I.; MAIBOM, W.; TSCHARNTKE, T. 2004. Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. **Oikos**, **105**:481-488.
- MOEN, J. 1989. Diffuse competition – a diffuse concept. **Oikos**, **54**:260-263.
- NICOTRA, A. B.; CHAZDON, R. L.; IRIARTE, S. V. B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, **80**:1908-1926.
- OKUDA, T.; KACHI, N.; YAP, S. K.; MANOKARAN, N. 1997. Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest – implications for regeneration and maintenance of species diversity. **Plant Ecology**, **131**:155-171.

- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CURTI, N.; VILELA, E. A.; CARVALHO, D. A. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on distribution of woody species in a central Brazilian Deciduous Dry Forest. **Biotropica**, **30**:362-375.
- PETERS, H. A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. **Ecology Letters**, **6**:757-765.
- POORTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology**, **87**:1289-1301.
- PORTELA, R. C. Q.; BRUNA, E. M.; SANTOS, F. A. M. 2010. Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. **Biodiversity and Conservation**, **19**:2389-2403.
- REES, M.; CONDIT, R.; CRAWLEY, M.; PACALA, S.; TILMAN, D. 2001. Long-Term Studies of Vegetation Dynamics. **Science**, **293**:650-655.
- SACCHERI, I.; HANSKI, I. 2006. Natural selection and population dynamics. **Trends in Ecology and Evolution**, **21**:341-347.
- SANTOS, B. A.; MELO, F. P. L.; TABARELLI, M. 2006. Seed shadow, seedling recruitment, and spatial distribution of *Buchenavia capitata* (Combretaceae) in a fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Brazilian Journal of Biology**, **66**:883-890.
- SILVA-MATOS, D. M. S.; FRECKLETON, R. P.; WATKINSON, A. R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology**, **80**:2635-2650.
- STOLL, P.; BERGIUS, E. 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. **Journal of Ecology**, **93**:395-403.
- STOLL, P.; PRATI, D. 2001. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. **Ecology**, **82**:319-327.
- STOLL, P.; WEINER, J. 2000. A neighborhood view of interactions among individual plants. p. 11-27. In: DIECKMANN, U.; LAW, R.; METZ, J. A. J. (Eds). **The geometry of ecological interactions: Simplifying spatial complexity**. Cambridge: Cambridge University Press. International Institute for Applied Systems Analysis.
- SUZUKI, R. O.; KUDOH, H.; KACHI, N. 2003. Spatial and temporal variations in mortality of the biennial plant, *Lysimachia rubida*: effects of intraspecific competition and environmental heterogeneity. **Journal of Ecology**, **91**:114-125.
- SVENNING, J. C. 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. **Biotropica**, **32**:252-261.
- SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, **3**:359-366.
- THORPE, A. S.; ASCHEHOUG, E. T.; ATWATER, D. Z.; CALLAWAY, R. M. 2011. Interactions among plants and evolution. **Journal of Ecology**, **99**:729-740.
- WATKINSON, A. R. (1997). Plant Population Dynamics. p. 359-400. In: CRAWLEY, M. J. (Ed). **Plant Ecology**. 2. ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- WIEGAND, T.; MARTÍNEZ, I.; HUTH, A. 2009. Recruitment in tropical tree species: Revealing complex spatial patterns. **The American Naturalist**, **174**:106-140.

WILLS, C.; HARMS, K. E.; CONDIT, R.; KING, D.; THOMPSON, J.; HE, F.; MULLER-LANDAU, H. C.; ASHTON, P.; LOSOS, E.; COMITA, L.; HUBBELL, S.; LAFRANKIE, J.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; DATTARAJA, H. S.; DAVIES, S.; ESUFALI, S.; FOSTER, R.; GUNATILLEKE, N.; GUNATILLEKE, S.; HALL, P.; ITOH, A.; JOHN, R.; KIRATIPRAYOON, S.; LAO, S. L.; MASSA, M.; NATH, C.; NOOR, MD. N. S.; KASSIM, A. R.; SUKUMAR, R.; SURESH, H. S.; SUN, I-F.; TAN, S.; YAMAKURA, T.; ZIMMERMAN, J. 2006. Nonrandom processes maintain diversity in tropical forests. **Science**, **311**:527-531.

ZARTMAN, C. E.; SHAW, A. J. 2006. Metapopulation extinction thresholds in rain forest remnants. **The American Naturalist**, **167**:177-189.

ZHANG, Y.; ZHANG, D. 2007. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. **Frontiers of Biology in China**, **2**:256-262.