

**Padrões de co-habitação de espécies lenhosas em uma comunidade de cerrado denso
em Itirapina, SP**

ROQUE CIELO FILHO¹ e ROSEMARY DE JESUS OLIVEIRA²

RESUMO – (Padrões de co-habitação de espécies lenhosas em uma comunidade de cerrado denso em Itirapina, SP). A associação entre espécies pode ser atribuída a várias causas, dentre elas, interações interespecíficas como competição. Neste trabalho investigou-se padrões de co-habitação de espécies tentando relacioná-los com efeitos de competição interespecífica por luz e nutrientes. Numa comunidade de cerrado denso, foram considerados todos os indivíduos com diâmetro à altura do solo maior do que 3 cm. Foram encontrados 3879 indivíduos pertencentes a 71 espécies. As análises gerais da comunidade mostraram padrões de co-habitação coerentes com as expectativas geradas com base na teoria de competição. As análises das associações entre as espécies mais abundantes duas a duas não reforçaram a hipótese de competição. As discrepâncias entre os resultados obtidos nos dois tipos de análise podem ser atribuídas a diferentes propriedades dos respectivos testes.

Palavras-chave – comunidade, competição, cerrado, associação

¹ Pós-graduação em Biologia Vegetal, Depto de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – Caixa Postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP, Brasil. cielofbr@yahoo.com.br

² Pós-graduação em Biologia Vegetal, Depto de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – Caixa Postal 6109, CEP 13081-970, Campinas, SP, Brasil. roseoli@unicamp.br

Introdução

O objetivo da ecologia é a investigação das interações ecológicas que determinam a ocorrência e abundância das espécies (Krebs 1972). Essas interações podem se dar entre espécies ou entre espécies e fatores abióticos (Begon *et al.* 1996) e podem ser percebidas através de padrões de distribuição e co-habitação. Padrões de distribuição são regularidades observadas na ocorrência ou abundância de espécies em relação a um determinado gradiente ou mosaico ambiental, enquanto que padrões de co-habitação são regularidades observadas na ocorrência ou abundância de espécies em relação a uma, ou outras espécies. Embora o reconhecimento de um padrão não nos informe sobre os processos que estruturam uma comunidade, pode ser útil para gerar hipóteses envolvendo interações ecológicas que determinam a estrutura comunitária (Ludwig & Reynolds 1988).

Padrões de distribuição de espécies vegetais têm sido objeto de estudo das principais escolas de fitossociologia nascidas na Europa no início do século XX, como as escolas de Braun-Blanquet e Du-Reitz (Anderson & Kikkawa 1986). O desenvolvimento e difusão de técnicas numéricas de análise multivariada possibilitou o estabelecimento de relações entre os padrões descritos e fatores abióticos, contribuindo para o desenvolvimento teórico da ecologia de comunidades através da formulação de hipóteses envolvendo interações entre as espécies e aqueles esses fatores (Fischer & Bemerlein 1989). Geralmente, padrões de co-habitação são analisados através de uso de modelos nulos (Harvey 1983) e explicados a partir de hipóteses biológicas envolvendo interações entre espécies ou entre espécies e fatores abióticos (Schluter 1984 e Ludwig & Reynolds 1988). As interações entre espécies têm sido referidas como regras de montagem (Wilson 1987, Diamond 1975, Connor & Simberloff 1979, Weiher & Keddy 1995, Roberts & Stone 1990, Silvertown & Wilson 1994 e Wilson *et al.* 2000) e definidas como restrições na ocorrência ou abundância de espécies baseadas na ocorrência ou abundância de uma, ou outras espécies (Weiher & Keddy 1995 e Wilson & Gitay 1995).

A diferenciação entre padrões relacionados a regras de montagem e a fatores abióticos pode ser feita através do conhecimento do ambiente da comunidade. As regras de montagem poderiam ser inferidas a partir de padrões encontrados em trechos homogêneos, enquanto que a análise de trechos submetidos a diferentes fatores abióticos poderia revelar padrões relacionados tanto a regras de montagem quanto a fatores abióticos.

Características como topografia e fisionomia estão correlacionadas com fatores abióticos. Nos cerrados a fisionomia está relacionada às condições do solo, como pH, saturação de alumínio e fertilidade, sendo que as diferentes fisionomias ocorrem sobre solos com diferentes características físico-químicas

(Goodland & Ferri 1979). Por outro lado, as fisionomias estão também relacionadas à disponibilidade de luz para as plantas. Já a topografia influencia o escoamento superficial e o clima do solo, que por sua vez condiciona a vegetação (Passos 1980). Considerando, então, comunidades em áreas com topografia e fisionomia homogêneas, as regras de montagem podem ser investigadas através da detecção de padrões de co-habitação de espécies.

De acordo com a teoria da competição, a co-habitação de espécies só é possível se houver uma segregação mínima do nicho realizado (Begon *et al.* 1996) o que implica que existiria uma similaridade máxima permitida entre as espécies. Apoiada no princípio da exclusão competitiva, a teoria da similaridade limitante (Abrams 1983) prediz que duas espécies não poderiam co-habitar se não fossem suficientemente diferentes. A pergunta que emerge é quanto e em que aspecto as espécies deveriam diferir para possibilitar a co-habitação. No caso de comunidades vegetais, pode ocorrer, por exemplo, competição pela radiação solar no nível da copa e, para ter sucesso, a árvore deve competir por sua posição na estrutura vertical da comunidade (Oldeman 1991). Dessa forma, a altura e profundidade de copa poderiam ser um aspecto relevante influenciando a competição por luz e, conseqüentemente, os padrões de co-habitação das espécies. Por outro lado, em solos pobres a competição por nutrientes pode sobrepor-se a competição por luz (Huston & DeAngelis 1994) e, portanto, padrões de co-habitação seriam verificados no nível da raiz e não da copa. Essa é uma possibilidade plausível para os cerrados onde os solos são reconhecidamente pobres em nutrientes (Goodland & Ferri 1979). Como a biomassa radicular está relacionada à quantidade de recursos minerais que uma planta necessita (Begon *et al.* 1996), os padrões de co-habitação poderiam ser influenciados pela biomassa radicular. O tamanho do sistema radicular pode ser inferido indiretamente a partir da biomassa aérea. Em plantas de cerrado, em geral, a biomassa radicular é aproximadamente o triplo da biomassa aérea (Biological Review 1960) e, a partir desta relação, pode -se inferir a biomassa do sistema radicular.

A semelhança na altura e profundidade de copa, entre as espécies, pode gerar associações negativas devido à competição. Porém, espécies cujas características de copa apresentem alguma complementaridade, em relação à exploração do recurso luz, poderiam apresentar associações positivas que anulariam as negativas em uma análise geral da comunidade. Sendo assim, poderíamos esperar associações negativas entre espécies semelhantes, em termos de copa, e ausência de associação entre as espécies de uma maneira geral. Esse raciocínio também se aplica à biomassa radicular.

Com o objetivo de investigar padrões de co-habitação de espécies, que possam ser utilizados para construir hipóteses envolvendo regras de montagem, analisou-se um trecho de cerrado homogêneo em

termos de topografia e fisionomia. Espera-se encontrar uma associação líquida negativa entre espécies com altura e profundidade de copa semelhantes.

Material e métodos

Área de estudo - O trecho de cerrado analisado está inserido em uma área conhecida como Valério, na Estação Experimental de Itirapina (23°13'S e 47°51'W), sob a administração do Instituto Florestal da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo. A vegetação da região consiste de um mosaico de formações nativas; compreendendo várias fisionomias de cerrado, a floresta estacional semidecidual e a floresta ciliar; plantios de exóticas, como *Pinus* sp. e *Eucalyptus* sp.; culturas agrícolas e pastagens (IPT 1981). O trecho estudado pode ser considerado um cerrado denso, segundo critérios propostos por Ribeiro e Walter (1998). O clima da região é do tipo mesotérmico úmido com inverno seco (Cwa de Köppen), com precipitação média anual de 1425 mm, concentrada no período de outubro a maio, déficit hídrico de 23 mm anuais e temperatura média anual de 19,7 °C (Giannotti, 1988). A região está inserida na divisão geomorfológica das Cuestas Basálticas, apresentando relevo de amplas colinas, em que predominam interflúvios com área superior a 4 km², topos extensos e aplainados, vertentes com perfis retilíneos e convexos, ocorrendo drenagem de baixa densidade com padrão subdendrítico e vales abertos com planícies aluviais interiores restritas, podendo ocorrer lagoas perenes ou intermitentes (Ponçano *et al.* 1981). O solo é mapeado como Areia Quartzosa Álica A moderado (Almeida *et al.* 1981), atualmente Neossolo Quartzarênico (EMBRAPA 1999).

Coleta de dados - Em uma área contínua de 100 x 50 m, dividida em 200 parcelas de 5 x 5 m, foram incluídos os indivíduos lenhosos com diâmetro à altura do solo (DAS) maior ou igual a 3 cm, excetuando as trepadeiras. Para cada indivíduo foi medido o DAS e estimadas as alturas inicial e final da copa. As espécies foram identificadas no campo (J.Y. Tamashiro e F.R. Martins) e quando necessário foram coletadas e identificadas através de consulta à literatura especializada.

Análise dos dados - Através da análise de um diagrama de rol da altura de todos os indivíduos de todas as espécies foi definido um grupo de altura, compreendendo as espécies dos indivíduos entre 2 e 6,5 m. Dentro desse grupo, foram definidos quatro subgrupos: dois compreendendo as espécies dos indivíduos com profundidade de copa menor ou igual a 1 m e maior que esse valor (mediana da distribuição de profundidades), e dois compreendendo as espécies com volume cilíndrico em pé menor ou igual 13,6 dm³ e maior que esse valor (média da distribuição de volumes). O volume cilíndrico em pé foi utilizado como estimador da biomassa aérea.

Para analisar os padrões de co-habitação das espécies, foram construídas matrizes de espécies (colunas) por parcelas (linhas), preenchidas com dados binários (presença ou ausência de espécies) ou dados quantitativos (número de indivíduos). Para cada tipo de variável foi construída uma matriz geral, utilizando todas as espécies, e matrizes considerando as espécies em diferentes grupos. Para considerar a possível influência da escala nos padrões de co-habitação, todas as análises foram realizadas para unidades de 25 e 100 m², somando unidades contínuas de 25 m².

Os padrões de co-habitação foram investigados através do cálculo de um índice (V), proposto por Schluter (1984), que compara duas variâncias obtidas da matriz de dados, uma calculada da forma convencional, a partir dos totais das linhas, e outra calculada através de uma fórmula, baseada na teoria de probabilidade, que pressupõe um arranjo aleatório dos dados. Valores de V, maiores (ou menores) do que um, indicam associação positiva (ou negativa). O produto de V pelo número de parcelas (N) é o estatístico W. A distribuição de W aproxima-se da distribuição de χ^2 para N graus de liberdade.

O valor de W foi calculado para as 12 matrizes e testado contra a hipótese nula de não associação entre as espécies através da distribuição de χ^2 . Foram também investigados padrões de co-habitação entre pares de espécies através dos métodos de associação e correlação interespecífica, para presença/ausência e densidade das espécies respectivamente (Ludwig & Reynolds 1988). Para esta análise foram consideradas as espécies mais abundantes da comunidade.

Resultados

Nas 200 parcelas foram encontrados 3879 indivíduos pertencentes a 71 espécies. A matriz construída a partir dessas espécies não revelou associação entre espécies nas duas escalas (tabela 1). Para a escala de 10 x 10 m, a associação foi positiva, tanto para os dados de presença/ausência quanto para o número de indivíduos por parcela. A ordenação dos indivíduos em um rol crescente de alturas mostrou que ocorreu maior concentração de indivíduos (60%) entre 2 e 6,5 m. Considerando as 63 espécies com indivíduos nesse intervalo de altura, obteve-se associação negativa para a matriz de dados quantitativos, nas duas escalas consideradas (tabela 1). Dentre essas espécies, 49 apresentaram profundidade de copa (PC) abaixo da mediana (1 m) e 54, acima. O conjunto de espécies com indivíduos com PC acima da mediana apresentou associação negativa para a matriz quantitativa, mas não para a de presença/ausência, nas duas escalas consideradas (tabela 1). Para o conjunto abaixo da mediana, foi detectada associação negativa somente para a matriz qualitativa na escala de 5 x 5 m (tabela 1). Considerando ainda as espécies com alturas entre 2 e 6,5 m, 46 apresentaram indivíduos com volume

cilíndrico (VC) acima da mediana (13,6 dm³) e 56, abaixo. O conjunto de espécies dos indivíduos com VC acima da mediana apresentou associação negativa, tanto para os dados qualitativos quanto para os quantitativos, na escala de 10 x 10 m e para os dados quantitativos para a escala de 5 x 5 m (tabela 1). Para o conjunto de espécies com VC abaixo da mediana não foi detectada associação para nenhuma escala analisada (tabela 1).

Foi então investigada a associação entre as oito espécies mais abundantes (*Ocotea pulchella* (Nees) Mez, *Vochysia tucanorum* Mart., *Myrcia lingua* (O. Berg) Mattos, *Qualea grandiflora* Mart., *Amaioua guianensis* Aubl., *Roupala montana* Aubl., *Dalbergia miscolobium* Benth. e *Pouteria torta* (Mart.) Radlk.) que somaram 50,9% dos indivíduos amostrados na área.

Considerando os dados de presença/ausência foi detectada associação para três dos 28 pares possíveis (*Vochysia tucanorum* x *Ocotea pulchella* com associação negativa na escala de 5x5 m, *Vochysia tucanorum* x *Roupala Montana* com associação positiva na escala de 10 x10 m e *Pouteria torta* x *Roupala Montana* com associação negativa na escala de 5x5 m).

Pela análise de correlação, considerando dados de abundância das espécies, verificamos que dos 28 pares somente um apresentou correlação (*Vochysia tucanorum* x *Amaioua guianensis*) sendo esta negativa. Quando foi investigada a associação destas espécies dentro do rol de alturas verificou-se que somente para o par *Vochysia tucanorum* e *Roupala montana* a associação se manteve.

Discussão

Associações positivas ou negativas podem decorrer de diferentes tipos de interações entre espécies e até da ausência dessas interações. Neste caso o padrão decorreria de interações entre espécies e fatores abióticos através de respostas diferenciadas a variações desses fatores (Schluter 1983). Neste estudo foi considerada uma área homogênea em termos de fisionomia e topografia e, com base em evidências na literatura, assumiu-se que essa homogeneidade se estenderia a outros fatores abióticos. Os padrões observados, portanto, poderiam ser atribuídos a interações entre espécies ou a regras de montagem, desde que a homogeneidade assumida fosse verdadeira. Embora a detecção de associação entre espécies não diga nada a respeito dos fatores causais, ela pode ser utilizada para formular hipóteses sobre esses fatores. Neste trabalho as análises foram conduzidas em função de algumas expectativas, relacionadas à teoria da competição, que poderiam direcionar a formulação de hipóteses.

Considerando a análise geral da comunidade, os resultados obtidos foram consistentes com as expectativas: Não foi verificada associação líquida na comunidade como um todo na menor escala e, na

escala de 10 x 10 m, a associação foi positiva. Tal resultado era esperado uma vez que, considerando indivíduos de portes variados, pode haver complementaridade na exploração de recursos entre indivíduos de diferentes espécies. Essa idéia é reforçada pela associação líquida negativa observada em ambas as escalas quando consideradas as espécies com indivíduos com alturas entre 2 e 6,5 m. Quando a análise reduz a complementaridade potencial na exploração do recurso luz as associações negativas excedem as positivas. Restringindo a análise para espécies com indivíduos ainda mais semelhantes em termos de profundidade de copa e volume cilíndrico as matrizes continuam exibindo associação líquida negativa reforçando a idéia de competição por luz e nutrientes.

Por outro lado, as espécies mais abundantes, analisadas duas a duas, não revelaram padrões consistentes com as expectativas estabelecidas *a priori*: Considerando todos os indivíduos, o par *Pouteria torta* x *Roupala montana* apresentou associação negativa para presença/ausência na escala 10 x 10 m ($\chi^2 = 13,542$, $p < 0,0003$) e o par *Vochysia tucanorum* x *Roupala montana*, associação positiva na escala 5 x 5 m ($\chi^2 = 14,116$, $p < 0,0003$). Já o par *Vochysia tucanorum* x *Amaioua guianensis* apresentou associação negativa para dados quantitativos na escala 10 x 10 m ($r_s = -0,5496$, $p < 0,0003$). Considerando as espécies com indivíduos entre 2 e 6,5 m, de altura apenas a associação positiva entre *Vochysia tucanorum* x *Roupala montana* se manteve, na escala de 5 x 5 m ($\chi^2 = 14,116$, $p < 0,0003$). Tais resultados não eram esperados, pois ao restringirmos a análise para os indivíduos com tamanhos semelhantes os efeitos da competição deveriam ser mais fortes, o número de pares associados negativamente deveria aumentar, enquanto que a associação positiva deveria desaparecer. Esses resultados poderiam ser atribuídos à inclusão, no grupo de espécies entre 2 e 6,5 m, de espécies diferentes daquelas responsáveis pelo padrão observado nas matrizes. Contudo, essas espécies são as mais abundantes e, portanto, provavelmente são responsáveis por grande parte da variação (e do padrão) observado na matriz. Dessa forma, a discrepância observada nos resultados da análise geral da comunidade e das espécies duas a duas provavelmente se deve a propriedades diferentes dos testes utilizados para detecção dos padrões nos dois casos. Por exemplo, o teste de Schluter (1983) considera, nas matrizes quantitativas, todos os dados enquanto que o teste de correlação de abundância utilizado aqui, não considera as parcelas com um zero. Ao testarmos a correlação, sem excluir essas parcelas, para 11 pares de espécies, foram detectadas associações negativas em seis pares: *Pouteria torta* x *Amaioua guianensis*, *Pouteria torta* x *Qualea grandiflora*, *Pouteria torta* x *Dalbergia miscolobium*, *Pouteria torta* x *Vochysia tucanorum*, *Amaioua guianensis* x *Qualea grandiflora*, e *Amaioua guianensis* x *Vochysia tucanorum* (respectivamente, $r_s = -0,4137$, $p < 0,0003$; $r_s = -0,3509$, $p < 0,0001$; $r_s = -0,4080$, $p < 0,0001$; $r_s = -0,3509$, $p < 0,0001$; $r_s = -0,3978$, $p < 0,0001$; $r_s = -$

0,4341, $p < 0,0001$). Apesar da eliminação de parcelas com zero ser recomendada na investigação de competição (Hurlbert 1969) no caso de áreas homogêneas pode representar a perda de informação, pois essas parcelas poderiam ser o resultado de exclusão competitiva.

Tabela 1. Valores de associação obtidos para as matrizes de presença/ausência (A) e de número de indivíduos por parcelas (B), nas escalas de 5x5 m (1) e 10x10 m (2), em uma comunidade de cerrado, no município de Itirapina, SP. N: número de parcelas analisadas, ni: número de indivíduos, ne: número de espécies, V: razão entre as variâncias observada e esperada, W: índice de associação de Schluter (1984), p: nível de significância. PC = profundidade de copa, VC = volume cilíndrico.

Matriz	Escala	N	Ni	ne		V	W	P
Geral	1	200	3879	71	A	0,946	189,203	0,697
					B	0,863	172,516	0,921
	2	50	3879	71	A	1,732	86,612	0,001*
					B	1,502	75,089	0,012*
Rol de alturas [†]	1	200	2308	63	A	0,900	179,941	0,843
					B	0,651	130,156	0,999*
	2	50	2308	63	A	0,848	42,409	0,768
					B	0,534	26,697	0,997*
PC > 1	1	200	1140	49	A	0,895	179,003	0,854
					B	0,679	135,884	0,999*
	2	50	1140	49	A	1,061	53,069	0,357
					B	0,521	26,059	0,998*
PC ≤ 1	1	198	1168	54	A	0,709	140,437	0,999*
					B	0,953	188,737	0,669
	2	50	1168	54	A	1,075	53,736	0,333
					B	1,099	54,950	0,293
VC > 13,6	1	199	1153	46	A	0,875	174,030	0,898
					B	0,664	132,198	0,999*
	2	50	1153	46	A	0,544	27,195	0,996*
					B	0,520	25,988	0,998*
VC ≤ 13,6	1	200	1155	56	A	1,067	213,431	0,245
					B	0,872	174,352	0,904
	2	50	1155	56	A	1,206	60,321	0,151
					B	0,810	40,485	0,829

[†]Rol de valores de altura dos indivíduos entre o intervalo ≥ 2 e ≤ 6 .

*Valores de W considerados significativos (p entre 0,95 e 0,05).

Referências bibliográficas

- ABRAMS, P. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 359-376.
- ALMEIDA, C.F.L., OLIVEIRA, J.B. & PRADO, H. 1981. Levantamento pedológico semidetalhado do estado de São Paulo: quadrícula de Brotas 1. Mapa de solos. Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas.
- ANDERSON, D.J. & KIKKAWA, J. 1986. Development of concepts. *In* *Community ecology* (J. Kikkawa & D.J. Anderson, eds.) Blackwell, Oxford.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. 1996. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell, Boston.
- CONNOR, E.F. & SIMBERLOFF, D. 1979. The assembly of species community: Chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.
- DIAMONT, J.M. 1975. Assembly of species communities. *In* *Ecology and evolution of communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond eds.) Belknap Press, Harvard University, Harvard.
- EMBRAPA Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuárias. 1999. Sistema brasileiro de classificação de solos, Brasília.
- FISCHER, H.S. & BEMMERLEIN, F.A. 1989. An outline for data analysis in phytosociology: past and present. *Vegetatio* 81: 17-28.
- GIANNOTTI, E. 1988. Comparação florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado e de transição entre cerrado e mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina (SP). Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- GOODLAND, R. & FERRI, M.G. 1979. *Ecologia do cerrado*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- HARVEY, P.H. 1983. Null models in ecology. *Annual Review in Ecology and Systematics* 14: 189-211.
- HURLBERT, S.H. 1969. A coefficient of interespecific association. *Ecology* 50: 1-9.
- HUSTON, M.A. & DeANGELIS, D.L. 1994. ??????. *American naturalist* 144: 954-977.
- KERSHAW, K.A. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology*. Edward Arnold, London.
- KREBS, C.J. 1972. *Ecology*. Harper Row, New York.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York.
- PASSOS, M.M. 1980. Contribuição ao estudo dos cerrados em função da variação de condições topográficas. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- PONÇANO, W.L., CARNEIRO, C.D.R., BISTRICH, C.A., ALMEIDA, F.F.M.de & PRANDINI, F.L. 1981. Mapa geomorfológico do estado de São Paulo. IPT, São Paulo.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M. 1998. Fitofisionomia do bioma cerrado. *In* Cerrado: ambiente e flora (S.M., SANO & S.P., ALMEIDA, eds.). Embrapa. Planaltina, DF. p. 89-166.
- STONE, L. & ROBERTS, A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74-79.
- SCHLUTER, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some exemple applications. *Ecology* 65: 998-1005.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SILVERTOWN, J. & WILSON, J.B. 1994. Community structure in desert perennial community. *Ecology* 75: 409-417.
- WEIHER, E. & KEDDY, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74(1): 159-164.
- WILSON, J.B. & GITAY, H. 1995. Community structure and assembly rules in a dune slack: Variance in richness, guild proportionality, biomass constancy and dominance/diversity relations. *Vegetatio* 116: 93-106.
- WILSON, J.B. 1987. Methods for detecting non-randomness in species co-occurrences: a contribution. *Oecologia* 73: 579-582.
- WILSON, J.B., STEEL, J.B., NEWMAN, J.E. & KING, W.M. 2000. Quantitative aspects of community structure examined in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology* 88: 749-756.