

Ana Carolina de Oliveira Neves

**HISTÓRIA DE VIDA E EFEITOS DO FOGO EM ESPÉCIES DE *LEIOTHRIX*
(ERIOCAULACEAE) COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE PROPAGAÇÃO, NA
SERRA DO CIPÓ, MG**

Belo Horizonte/MG
Instituto de Ciências Biológicas - ICB
Universidade Federal de Minas Gerais

2012

Ana Carolina de Oliveira Neves

**HISTÓRIA DE VIDA E EFEITOS DO FOGO EM ESPÉCIES DE *LEIOTHRIX*
(*ERIOCAULACEAE*) COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS DE PROPAGAÇÃO, NA
SERRA DO CIPÓ, MG**

Tese apresentada ao Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutora em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre

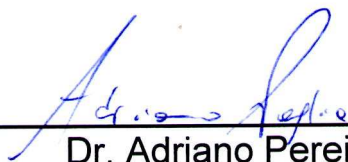
Orientador:
Prof. Dr. Rogério Parentoni Martins

Co-orientador:
Prof. Dr. Lucio Cadaval Bedê

Belo Horizonte/MG
Instituto de Ciências Biológicas - ICB
Universidade Federal de Minas Gerais

2012

Tese defendida em 27/2/2012, e aprovada pela banca examinadora constituída pelos professores:



Dr. Adriano Pereira Paglia



Dra. Maria Auxiliadora Drumond



Dra. Flávia Freitas Coelho



Dra. Kátia Torres Ribeiro



Dr. Rogério Parentoni Martins
(Orientador)

Aos meus pais, Judite e Jeter.

Agradecimentos

Eu não teria desenvolvido esse trabalho sem a ajuda de várias pessoas, em sua maioria voluntários, que com todo o desprendimento e generosidade, me ajudaram das maneiras mais diversas. Espero não me esquecer de ninguém aqui.

Agradeço ao Rogério Parentoni, que prontamente aceitou me orientar. Rogério, obrigada por todo o apoio que recebi na realização desse trabalho, por você compartilhar seu vasto conhecimento ecológico e filosófico com os alunos e professores, pelas discussões sobre sempre-vivas e sobre nosso cachimbo metafísico. Agradeço, sobretudo, por estimular desde o primeiro momento minha liberdade intelectual e autonomia, sem nunca perder a confiança em mim.

Agradeço ao Lúcio Bedê pela co-orientação, pelas muitas conversas sobre os organismos complexos que são os *Leiothrix*, e também sobre o complexo quebra cabeça da conservação das sempre-vivas. Obrigada pela sua disposição para o diálogo, por compartilhar generosamente suas idéias tão criativas e pela sua clareza de raciocínio, que me ajudou a organizar meu próprio pensamento nos momentos mais críticos.

Faço um agradecimento especial ao Fernando Brina, à Luciana de Assis e à Juliana Davis. Durante cerca de três anos, eles foram estagiários no projeto ‘Fogo em sempre-vivas’ e sua participação foi decisiva para a realização desse trabalho. Sem eles, não teria sido possível fazer tantas expedições a campo, medir cerca de oito mil plantas, germinar 16 mil sementes, triar não sei quantos milhares de capítulos. Sem dizer que as saídas de campo foram muito mais divertidas com eles. Agradeço aos três pela disposição, pela curiosidade científica, por toda a ajuda prestada e pela amizade. Além disso, o Fernando e a Luciana foram bolsistas de iniciação científica e desenvolveram projetos sobre a distribuição espacial de espécies de *Leiothrix* e sobre plasticidade morfológica em *L. vivipara*.

Agradeço também às outras estagiárias que participaram do projeto ‘Fogo em sempre-vivas’: Nathalia Guimarães, Aline Quaresma, Mariana Augsten e Luíza Parreira. Além delas, tive a ajuda de colegas, como o Jonathan Macedo, o Lugi e a Fabiana Mourão. Agradeço sinceramente a eles por contribuírem voluntariamente e generosamente com esse trabalho. Sua ajuda também foi essencial.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto “Efeitos do fogo em espécies de *Leiothrix* com diferentes estratégias de propagação na Serra do Cipó, MG.” Agradeço ainda ao CNPq pela concessão da bolsa de doutorado nos três primeiros anos da minha formação e da bolsas de iniciação científica para os meus

estagiários. Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa REUNI concedida no último ano do meu doutorado.

Sou grata aos professores que gentilmente aceitaram participar da minha banca de qualificação (Profa. Maíra Figueiredo Goulart, Prof. Frederico Neves e Prof. José Eugênio Côrtes Figueira), e aos que compõem a banca de doutorado: Profa. Flávia de Freitas Coelho, Dra. Kátia Torres Ribeiro, Profa. Maria Auxiliadora Drummond, Prof. Adriano Pereira Paglia, Prof. Frederico Neves e Prof. José Eugênio Côrtes Figueira. Muito obrigada pela sua disponibilidade e pelo interesse em conhecer um pouco mais as sempre vivas e os efeitos do fogo nas plantas.

Agradeço ao Programa de Pós Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre, da UFMG, por me receber e apoiar minha formação; aos funcionários da UFMG que de alguma forma participaram do meu processo de doutoramento, principalmente o Fred e a Cris, secretários do PPG ECMVS, que sempre foram solícitos e disponíveis para me ajudar nos processos burocráticos que surgiram; e aos professores com quem tive a oportunidade de aprender sobre ciência. Agradeço especialmente ao Prof. Adriano Paglia, que com seu senso de coletividade e generosidade, me acolheu no Laboratório de Ecologia e Conservação (LECon) após a aposentadoria do Prof. Rogério. Além disso, o Adriano sempre se disponibilizou a me ajudar com os aspectos burocráticos da tese e da tutoria, com a estatística, ou simplesmente conversando comigo. Agradeço também aos professores e amigos José Eugênio e Flávia Coelho, que me apresentaram os *Leiothrix*. Com eles iniciei minha vida científica e imediatamente me apaixonei pelas sempre-vivas. Até hoje, muitos anos depois, seu exemplo inspira e influencia minha forma de pensar na Ecologia Vegetal.

Agradeço com muito carinho ao Lecínio, Cíntia e Nikoly, que nos receberam tantas vezes no alojamento do Parque Nacional da Serra do Cipó e fizeram com que as saídas de campo ficassem mais aconchegantes, além de compartilharem conosco seu conhecimento empírico sobre a natureza.

No último ano do meu doutorado, ministrei aulas nas disciplinas Ecologia 1 e 2 nos curso de Ciências Biológicas diurno e noturno da UFMG. Essa experiência didática foi muito importante para minha formação, e foi possibilitada pela bolsa CAPES REUNI que recebi, pela tutoria do Prof. Adriano Paglia e pelos professores que gentilmente me receberam em suas disciplinas. Foram eles o Prof. Marcos Callisto, Prof. Adriano Paglia, Profa. Paulina Maia e Prof. José Eugênio Figueira, a quem sou imensamente grata.

Em 2010 tive a oportunidade de participar do curso 'Beahrs Environmental Leadership Program' na University of California at Berkeley. Durante um mês de discussões intensas com lideranças sócio-ambientais de mais de 30 países, de visitas técnicas a experiências maravilhosamente inovadoras no Vale do Silício, minha visão sobre conservação da natureza foi arrebatadoramente renovada e ampliada. Agradeço à oportunidade de participar desse grupo, através das pessoas do Dick Beahrs, Robin Marshall, David Zilberman e Elna Brunkhorst.

Durante meu doutoramento, tive contato com a filosofia da ciência. O Prof. Francisco Coutinho me iniciou nessa arte e agradeço a ele pela amizade súbita, pelo sua energia contagiante e por me convidar a participar dos seus projetos. Junto com o Rogério Parentoni, nós temos desenvolvido trabalhos que ampliaram definitivamente minha concepção de Ecologia.

Agradeço aos colegas, e mais que tudo, amigos do Instituto Biotrópicos. Há quase cinco anos me juntei a essa equipe, que através de viagens, reuniões, projetos de pesquisa e educação, além de muitas conversas *in situ*, tem contribuído para que minha visão sobre a conservação da natureza na Cadeia do Espinhaço seja mais ampla e ‘pés-no-chão’. Obrigada pela oportunidade de praticar a Biologia da Conservação, o que complementa de forma essencial minha formação acadêmica.

Aos meus pais, Jeter e Judite, apenas a dedicatória desta tese não seria suficiente. Difícil encontrar palavras para agradecer a eles pelo *inagradecível*, pela minha vida dada e pela deles compartilhada. O que posso dizer é que meus pais são as pessoas mais generosas que eu conheço. Pai e mãe, obrigada por exercer com toda generosidade sua condição de pais e seres humanos, e por viverem todos os dias com dignidade e simplicidade. Seu exemplo de humanidade é monumental, e eu não poderia ser mais grata do que por poder, todos os dias, ser sua expectadora. Como se não bastasse, meus pais foram inúmeras vezes a campo comigo, participaram da coleta de dados, tomaram chuva, dormiram em bibocas e compartilharam toda a empolgação da equipe pelas descobertas científicas sobre as singelas *Leiothrix*.

Agradeço ao meu irmão, Léo, pela ajuda na coleta de dados e por compreender minha ausência e eventual mau humor, sobretudo nos momentos mais críticos da tese. No ano passado, o Léo e a Mariana nos presentearam com a Beatriz, que já mostra muita curiosidade pelo mundo natural. Ela gosta principalmente de passarinhos e outros bichos, e gosta também de ficar olhando a copa da jabuticabeira.

Agradeço aos meus amigos e familiares, que se emocionam, participam das minhas conquistas e se divertem com minhas histórias, a aos colegas de pós-graduação e do Laboratório de Ecologia e Conservação (LECon). Obrigada a todos vocês pela paciência quando estou concentrada, indisponível e mal humorada, e por tornarem minha vida mais divertida, alegre e leve!

Agradeço também aos meus sogros, Simone e Dilermando. A Simone sempre tem a maior empolgação pelas minhas conquistas, sejam elas científicas ou literárias. O Dilermando me ajudou a compreender o mundo da estatística, em um momento em que ele parecia especialmente estranho e nebuloso.

Finalmente, faço um agradecimento especial ao Dimitri. Dimi, obrigada pelo seu amor generoso e solidário, por ser meu companheiro e meu melhor amigo. Obrigada por se emocionar com minhas conquistas e por participar delas, por compartilhar comigo, todos os dias, suas idéias

maravilhosas, seu conhecimento sensível, seu entusiasmo pela beleza, pela ciência e pela arte, e também sua indignação pelas coisas atrapalhadas do mundo.

Nos últimos meses dessa tese, nosso filhote foi anunciado. Mesmo sem saber nada da vida aqui fora, ele já influencia decisivamente minha visão sobre o mundo. E eu posso dizer, ainda, que ele participou do desenvolvimento dessa tese, me ajudando a soltar o ponto final.

Índice

Resumo.....	12
Abstract.....	14
Apresentação.....	16
Referências Bibliográficas	20
Figuras.....	22

Capítulo 1: Alocação reprodutiva em espécies rizomatosas e pseudo-vivíparas de *Leiosthrix*

(Eriocaulaceae)

Resumo.....	24
Abstract.....	25
1. Introdução	27
2. Material e métodos	
2.1 Terminologia.....	30
2.2 Espécies estudadas.....	31
2.3 Área de estudo.....	33
2.4 Procedimentos em laboratório e em campo.....	33
2.5 Alocação reprodutiva e esforço reprodutivo.....	34
2.6 Distribuição fracionária de biomassa.....	35
2.7 Análises estatísticas.....	35
3. Resultados.....	36
4. Discussão.....	37
5. Agradecimentos.....	41
6. Referências Bibliográficas.....	41
7. Tabelas.....	45
8. Figuras.....	46

Capítulo 2: Polinização em espécies clonais de *Leiosthrix* (Eriocaulaceae) e subsídios para sua conservação diante de queimadas

Resumo.....	52
Abstract.....	54
1. Introdução.....	56
2. Material e métodos	

2.1 Área de estudo.....	59
2.2 Espécie estudada.....	60
2.3 Biologia floral e polinização.....	61
3. Resultados	
3.1 Biologia floral.....	64
3.2 Visitantes florais.....	65
3.3 Anemofilia	68
4. Discussão.....	69
5. Agradecimento.....	75
6. Referências Bibliográficas.....	75
7. Tabelas.....	81
8. Figuras.....	86

Capítulo 3: *Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae) é uma espécie pirofílica ou ‘auto-imoladora’?

Resumo.....	94
Abstract.....	95
1. Introdução.....	97
2. Material e métodos	
2.1 Área de estudo.....	100
2.2 Espécie estudada.....	100
2.3 Experimento de queima.....	101
2.4 Origem dos recrutas.....	103
2.5 Curva de crescimento da espécie.....	103
3. Resultados	
3.1 Experimento de queima.....	104
3.2 Origem dos recrutas.....	106
3.3 Curva de crescimento da espécie.....	107
4. Discussão.....	107
5. Agradecimento.....	113
6. Referências Bibliográficas.....	113
7. Tabelas.....	118
8. Figuras.....	119

Capítulo 4: Revisão sobre os efeitos do fogo em Eriocaulaceae como subsídio para a sua conservação

Resumo.....	127
Abstract.....	128
Resumen.....	129
1. A família Eriocaulaceae.....	131
2. As queimadas no Cerrado.....	132
Declínio das populações de Eriocaulaceae.....	135
4. Adaptações ao fogo, história de vida e demografia de Eriocaulaceae	
4.1 Polinização.....	137
4.2 Investimento reprodutivo.....	139
4.3 Germinação e recrutamento.....	141
4.4 Mortalidade.....	144
4.5 Morfologia.....	144
5.Síntese.....	145
6. Proposta de manejo do fogo visando a conservação de Eriocaulaceae.....	146
7. Agradecimento.....	149
Referências Bibliográficas.....	150
9. Tabelas.....	156
10. Figuras.....	158
Considerações Finais.....	160
Referências Bibliográficas.....	162

Resumo

Nesse trabalho foram comparados aspectos relativos à história de vida e aos efeitos do fogo sobre quatro espécies congênicas e simpátricas de Eriocaulaceae, representantes de três estratégias de propagação. As espécies usadas como modelo e suas estratégias de propagação foram: *Leiothrix crassifolia* (rizomatosa e produtora de sementes - RS), *L. spiralis* (pseudovivípara enraizada - PE), *L. arrecta* e *L. propinqua* (pseudovivíparas formadoras de copa - PFC). Testou-se a hipótese central de que espécies com diferentes estratégias de propagação respondem de formas distintas às questões ecológicas investigadas. O objetivo final foi gerar subsídios para o manejo e conservação *in situ* de espécies de Eriocaulaceae diante de um aparente aumento da frequência de queimadas nos campos rupestres. Foram realizados experimentos em uma área de campo rupestre quartzítico na Serra do Cipó, Minas Gerais, e em laboratório para se comparar aspectos relacionados ao investimento reprodutivo e à polinização em diferentes espécies. Além disso, investigou-se a história de vida de *L. arrecta* em função de diferentes históricos de queima. Por fim, realizou-se uma revisão bibliográfica sobre os efeitos do fogo em Eriocaulaceae, visando sugerir medidas de manejo para as espécies que ocorrem no Cerrado. A estratégia PFC apresentou alocação reprodutiva e esforço reprodutivo iguais ou maiores que a estratégia RS. Esse resultado era inesperado de acordo com a literatura, que descreve espécies PFC como apresentando limitada produção de sementes. Observou-se ainda que, assim como espécies de *Comanthera* (Eriocaulaceae), as espécies estudadas de *Leiothrix* são entomofílicas. Entretanto, *L. arrecta* apresenta uma combinação de entomofilia e agamospermia que é descrita pela primeira vez na família e é condizente com sua história de vida profundamente influenciada por eventos de queima, que podem eliminar polinizadores temporariamente. *Leiothrix arrecta* é uma espécie pirofílica, que tem os ciclos de morte, recrutamento e crescimento estimulados pela queima. Uma revisão da bibliografia científica revela que, se por um lado, episódios muito frequentes de queima podem prejudicar as espécies de Eriocaulaceae através da exaustão do banco de sementes, do aumento da mortalidade (principalmente de plântulas) e do estímulo à reprodução e morte precoce em espécies

monocárpicas, por outro, a exclusão do fogo pode levá-las ao declínio pela redução no recrutamento e aumento da mortalidade, decorrentes do aumento da vegetação competidora. Espécies com a estratégia PFC são bastante afetadas pela queima, por ocorrerem em habitats com muita cobertura vegetal, sendo as populações mais densas totalmente eliminadas. Entretanto, essas espécies respondem à queima com grande elasticidade, através do recrutamento em massa de sementes, sendo necessários intervalos de tempo mais longos (>15 anos) para que suas populações se recuperem completamente. Já as espécies RS e PE devem ser mais resistentes à queima, por ocorrerem em habitats com cobertura vegetal pouco densa e, portanto, pouco inflamável, e por recrutarem por rizomas, além de sementes.

Abstract

In this work we compared life history traits and the effects of fire over four sympatric and congeneric Eriocaulaceae species representing three distinct reproductive strategies. The species used as models and their propagation strategies were: *Leiothrix crassifolia* (rhizomatous seed-producing - RS), *L. spiralis* (pseudoviviparous rooted - PR), *L. arrecta* and *L. propinqua* (pseudoviviparous canopy-forming - PCF). We tested the central hypothesis that species with distinct reproductive strategies have different responses to the ecological questions investigated. The ultimate goal was to provide subsidies for *in situ* conservation and management of Eriocaulaceae species in face of an apparent increase in the fire frequency in rupestris grasslands. Experiments were performed in a sandstone grassland area at Serra do Cipo, Minas Gerais State, and in laboratory to investigate aspects related to reproductive investment and pollination. In addition, we investigated *L. arrecta* life history in areas with distinct burning histories. Finally, we proceeded a literature review on the effects of fire in Eriocaulaceae aiming to suggest management actions to species inhabiting the Cerrado. It was observed that PCF species presented equivalent or higher reproductive allocation and reproductive effort than RS species. This was an unexpected result according to literature, in which PCF species are described as having a limited seed set. It was also observed that *Leiothrix* studied species are entomophilous, just like *Comanthera* (Eriocaulaceae). However, *L. arrecta* presents a combination of entomophily and agamospermy that was described for the first time in this family. Such a result is consistent with its life history that is deeply influenced by fire events that can eliminate pollinators for a time period. *Leiothrix arrecta* – a pirophytic species – has death, recruitment and growth cycles stimulated by fire. A review of scientific literature reveals that, on the one hand, frequent fires can lead Eriocaulaceae populations to decline through the exhaustion of seed bank and mortality (mainly seedlings), and stimulate reproduction and early death of adult individuals in monocarpic species. On the other hand, the exclusion of fire for long periods can lead to aging and decline of populations due to reduced recruitment and competition with herbaceous vegetation. PCF species are extremely affected by fire

events because they occur in habitats with tall vegetation cover, dense populations being completely eliminated by fire. However, such species respond to burning with high elasticity by means of massive seedling recruitment. Longer time intervals (> 15 years) are needed to complete population growth. Populations of RS and PR species seem to be more resistant to fire than PCF species, because they inhabit areas with less inflammable, low vegetation cover, and recruit by seeds and also by rhizomes.

Apresentação

Espécies congêneras, simpátricas e com estratégias de propagação distintas constituem sistemas valiosos para a investigação de questões biológicas. A proximidade filogenética e espacial possibilita que aspectos ecológicos e evolutivos sejam acessados *in situ* com a maior precisão possível, devido à redução dos ruídos filogenéticos e ambientais observados em largas escalas espaciais. Ao mesmo tempo, as diferenças entre estratégias de propagação resultam de histórias evolutivas diversas, que refletem diferentes pressões seletivas.

O gênero *Leiothrix* (Eriocaulaceae) representa um excelente sistema para a investigação de aspectos evolutivos, ecológicos, taxonômicos e biogeográficos, uma vez que inclui várias espécies simpátricas que apresentam estratégias de propagação distintas. Esse gênero se restringe à América do Sul, sendo a maioria das espécies endêmicas de áreas montanhosas em Minas Gerais e Bahia (Giulietti *et al.* 1994). Das 37 espécies existentes, 25 ocorrem em Minas Gerais e 19 na Serra do Cipó (Giulietti & Hensold 1990). Entretanto, uma revisão taxonômica do gênero está em curso e indica que podem haver 64 espécies, sendo mais de 40 endêmicas de Minas Gerais (veja Andrade *et al.* 2010).

Em *Leiothrix* a propagação pode ocorrer de quatro formas: através de sementes de origem sexuada; de sementes agamospérmicas, ou seja, originadas sem que haja fecundação dos óvulos (processo descrito pela primeira para *Leiothrix* nesta tese); por brotamentos de rizomas e através de brotamentos vegetativos da porção centro-apical dos capítulos (Monteiro-Scanavacca *et al.* 1976). Este processo, onde propágulos de origem assexuada desenvolvem-se sobre estruturas reprodutivas, é chamado de pseudo-viviparidade (Elmqvist & Cox 1996) e consiste em um fenômeno raro, descrito para cerca de 50 espécies de angiospermas (veja a lista de Elmqvist & Cox 1996). Entretanto, mais de 15 espécies de *Leiothrix* são pseudo-vivíparas (Giulietti 1984) e não constam nessa listagem. Essas formas de propagação podem se combinar em diferentes estratégias reprodutivas (Coelho *et al.* 2007, 2008), quais sejam (figura 1):

- *Formadoras de copa*: as espécies têm capítulos atrofiados, com número reduzido de flores, sobretudo pistiladas (Monteiro-Scanavacca *et. al.* 1976). Rametes pseudo-vivíparos surgem nos capítulos jovens e permanecem ligados à planta-mãe, suspensos por escapos florais eretos que raramente ou nunca tocam o solo, impossibilitando a fixação e a independência dos rametes. Esse processo se repete várias vezes, formando uma “copa de rametes” suspensos;
- *Pseudo-vivíparas enraizadas*: os rametes pseudo-vivíparos se formam geralmente quando os capítulos tocam o solo. Os rametes se enraízam e permanecem ligados às plantas-mãe pelos escapos florais durante as primeiras fases do seu desenvolvimento, e provavelmente recebem recursos dos indivíduos parentais. Ao final da estação reprodutiva, os escapos se rompem.
- *Rizomatosas e produtoras de sementes*: formam touceiras compactas de rosetas enraizadas, geradas por brotamentos de rizomas e ligadas por estes caules subterrâneos curtos e de longa duração. Elas também se reproduzem sexuadamente, através de grandes quantidades de sementes.

Depois das atividades humanas urbanas e agrícolas, o fogo é o distúrbio terrestre mais ubíquo (Bond & Wilgen 1996). A biota do Cerrado não apenas evoluiu na presença de queimadas naturais e antropogênicas, recorrentes ou esporádicas, como depende delas para manter seus processos ecológicos em diversos níveis (Hardesty *et al.* 2005, Simon *et al.* 2009, Pivello 2011). Entretanto, atualmente, a maioria das queimadas no Cerrado tem origem antrópica, sendo o fogo ateadado acidentalmente ou intencionalmente, para promover a renovação de pastos naturais, eliminar a vegetação nativa para o plantio de lavouras e pastagens, ou para queimar resíduos de cultivares (Pivello 2011). Nas regiões onde incide a coleta de sempre-vivas (plantas de diversas famílias, principalmente de Eriocaulaceae, que tem suas inflorescências pouco alteradas após serem colhidas e desidratadas) é relevante ainda a queima usada como elemento de manejo para estímulo da floração (Bedê 2006). O declínio das populações de várias sempre-vivas tem sido atribuído a um

aparente aumento da frequência de queimadas no Cerrado. Entretanto, estudos revelam que, se por um lado queimadas frequentes podem levar populações ao declínio através da exaustão do banco de sementes, do aumento da mortalidade (principalmente de plântulas) e do estímulo à reprodução e morte precoce em espécies monocárpicas, por outro, a exclusão de queimadas por longos períodos pode levar as populações ao envelhecimento e ao declínio devido à redução no recrutamento e aumento da mortalidade, causadas pelo aumento da vegetação competidora (Figueira 1998, Bedê 2006, Figueiredo 2007).

Estrutura da tese

Nesse trabalho investigou-se aspectos relativos à história de vida e às respostas ao fogo de espécies simpátricas de *Leiothrix* com diferentes estratégias de propagação. Para tanto, testou-se a hipótese central de que espécies com diferentes estratégias de propagação diferem com relação à alocação/esforço reprodutivos, sistemas de polinização e respostas às queimadas. O objetivo último foi o de gerar subsídios para o manejo e conservação *in situ* de espécies de Eriocaulaceae diante de um aparente aumento da frequência de queimadas no Cerrado.

Essa tese está estruturada em quatro capítulos. O primeiro investiga aspectos relativos à economia energética em espécies com diferentes estratégias de propagação. Para isso, estimou-se a alocação reprodutiva, esforço reprodutivo e distribuição fracionária de biomassa.

O segundo capítulo investiga o sistema de polinização em espécies com diferentes estratégias de propagação. Procurou-se determinar o sistema de polinização nas espécies estudadas, verificar se ele difere entre espécies com diferentes estratégias de propagação, e se ele difere das espécies de Eriocaulaceae estudadas até o presente, todas pertencentes a *Comanthera*. Essas espécies apresentam inflorescências vistosas em comparação com *Leiothrix*, com escapos florais rígidos e eretos, capítulos grandes (0,6 - 2,0 cm de diâmetro), numerosas flores abertas por fase reprodutiva, brácteas involucrais bem desenvolvidas e cores claras (Ramos *et al.* 2005, Oriani *et al.* 2009, Bedê 2006). Já as espécies estudadas de *Leiothrix* apresentam capítulos discretos, com

escapos florais curtos e decumbentes em algumas espécies, capítulos com 0,3 – 0,6 cm de diâmetro, poucas flores abertas por fase reprodutiva, brácteas involucrais pequenas e cor parda. Por fim, procuramos compreender como essas espécies são afetadas pelas queimadas, cada vez mais frequentes no Cerrado, que podem eliminar temporariamente os polinizadores de algumas áreas, já que tratam-se de insetos muito pequenos e aparentemente incapazes de realizar grandes deslocamentos.

O terceiro capítulo partiu da observação casual de uma população de *L. arrecta* que foi totalmente eliminada pela queima, havendo em seguida recrutamento de plântulas em massa. A partir dessa observação, elaboramos um desenho experimental para responder se essa espécie pseudo-vivípara formadora de copa é pirofílica, ou seja, se apresenta características de história de vida que lhe conferem vantagens ante à ocorrência de queimadas. Além disso, investigamos se trata-se de uma espécie auto-imoladora, ou seja, que apresenta estruturas ou estratégias que aumentam sua inflamabilidade e aumentam sua habilidade competitiva após a queima. Para isso, foi estudada uma população de *L. arrecta* atingida por um evento de queima de origem desconhecida e um experimental, resultando em quatro tratamentos ou históricos de queima: sem queima há mais de 17 anos da coleta de dados (controle); queimada há 9 meses (queimada recente); queimada há 32 meses (queimada antiga) e queimada há 32 e há 9 meses (queimada antiga e recente).

O quarto capítulo é uma revisão bibliográfica sobre os efeitos do fogo em espécies de Eriocaulaceae, publicado na revista *Biodiversidade Brasileira*, no número temático ‘Ecologia e Manejo de Fogo em Áreas protegidas’ (*BioBrasil*, 2011, Ano I, Nº 2, pp 50-66).

Os capítulos encontram-se na forma de artigos e foram formatados para submissão a revistas da área ecológica, quais sejam *Annals of Botany* (capítulos 1 e 2), *Flora* (capítulo 3) e *Biodiversidade Brasileira* (capítulo 4).

Referências Bibliográficas

- Andrade, M.J.G, Giuliatti, A.M., Rapini, A., Queiroz, L.P., Conceição, A.S., Almeida, P.R.M. & van den Berg, C. 2010. A comprehensive phylogenetic analysis of Eriocaulaceae: Evidence from nuclear (ITS) and plastid (psbA-trnH and trnL-F) DNA sequences. *Taxon* 59(2): 379–388.
- Bedê, L.C. 2006. Alternativas para o uso sustentado de sempre-vivas: efeitos do manejo extrativista sobre *Syngonanthus elegantulus* Ruhland (Eriocaulaceae). Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais. 184p.
- Bond, W.J. & van Wilgen, B.W. 1996. Fire and Plants. London: Chapman & Hall.
- Coelho, F.F, Capelo, C.D.L., Neves, A.C.O. & Figueira, J.E.C. 2007. Vegetative propagation strategies of four rupestrian species of *Leiostrix* (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 30(4): 687-694.
- Coelho, F.F.; Capelo, C.; Ribeiro, L.C. & Figueira, J.E.C. 2008. Reproductive modes in *Leiostrix* (Eriocaulaceae) in South-eastern Brazil: the role of microenvironmental heterogeneity. *Annals of Botany* 101: 353-360.
- Elmqvist, T. & Cox, P.A. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77:3-9.
- Figueira, J.E.C. 1998. Dinâmica de populações de *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, MG. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Estadual de Campinas. 112p.
- Figueiredo, I.B. 2007. Efeito do fogo em populações de capim dourado (*Syngonanthus nitens*, Eriocaulaceae) no Jalapão, TO. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade de Brasília. 72p.
- Giuliatti, A.M. & Hensold, N. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* 4(1): 133-159.

- Giulietti, A.M. 1984. Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Tese (Livre-docência). Universidade de São Paulo. 269p.
- Giulietti, A.M., Amaral, M.C.E. & Blittrich, V. 1994. Phylogenetic analyses of inter- and infrageneric relationships of *Leiothrix* Ruhland (Eriocaulaceae). *Kew Bulletin* 50: 55-71.
- Hardesty, J., Myers, R. & Fulks, W. 2005. Fire, ecosystems, and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation issue. *The George Wright Forum* 22: 78-87.
- Monteiro-Scanavacca, W. R.; Mazzoni, S. C. & Giulietti, A. M. 1976. Reprodução vegetativa a partir da inflorescência em Eriocaulaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 4: 61-72.
- Oriani A.; Sano P. T. & Scatena V. T. 2009. Pollination biology of *Comanthera elegans* (Eriocaulaceae – Poales). *Australian Journal of Botany* 57: 94–105.
- Pivello, V. 2011. The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. *Fire Ecology* 7 (1): 24-39.
- Ramos, C. O. C.; Borba, E. L. & Funch, L. S. 2005. Pollination in Brazilian *Comanthera* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily instead of anemophily. *Annals of Botany* 96: 387–397.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. & Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *PNAS* 106 (48): 20359–20364.

Figuras

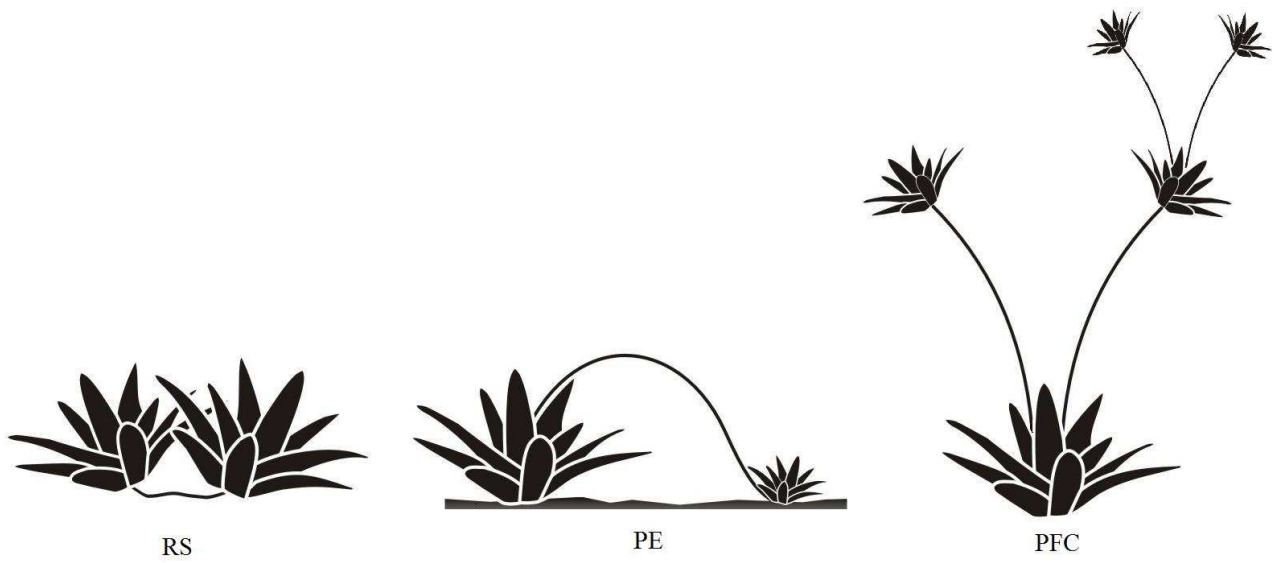


Figura 1: Ilustração esquemática das estratégias de propagação ocorrentes em espécies de *Leiothrix* (Eriocaulaceae). RS: rizomatosa e produtora de sementes; PE: pseudo-vivípara enraizada; e PFC: pseudo-vivípara formadora de copa (para detalhes, veja texto).

Capítulo 1

Alocação reprodutiva em espécies rizomatosas e pseudo-vivíparas de *Leiothrix* (Eriocaulaceae)

Alocação reprodutiva em espécies rizomatosas e pseudo-vivíparas de *Leiothrix* (Eriocaulaceae)

Ana Carolina de Oliveira Neves¹, Fernando Brina Nogueira¹, Adriano Pereira Paglia¹, Lúcio Cadaval Bedê² e Rogério Parentoni Martins³.

¹ Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Geral, Laboratório de Ecologia e Conservação – Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP 31270-901.

² Conservation International do Brasil - Rua Tenente Renato César, 78, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP 30380-110.

³ Universidade Federal do Ceará (UFC), Centro de Ciências, Departamento de Biologia – Av. da Universidade, 2853, Fortaleza, CE, Brasil. CEP 60020-181.

Resumo

• *Background and Aims* De modo geral, plantas clonais investem menos em reprodução do que espécies que se propagam exclusivamente por sementes. O mesmo é esperado de espécies pseudo-vivíparas, nas quais as flores são parcialmente ou totalmente substituídas por brotamentos. Nós comparamos a alocação reprodutiva entre espécies com diferentes estratégias de propagação, todas herbáceas, simpátricas e pertencentes ao gênero *Leiothrix* (Eriocaulaceae). São elas a estratégia rizomatosa e produtora de sementes (*L. crassifolia*); rizomatosa, produtora de sementes e de rametes pseudo-vivíparos enraizados (*L. spiralis*); e produtora de rametes pseudo-vivíparos suspensos em uma ‘copa’, na qual a produção de sementes é considerada rara devido à redução do tamanho das inflorescências e do número de flores pistiladas (*L. arrecta* e *L. propinqua*). Nós hipotetizamos que: (1) o investimento reprodutivo é menor nas espécies pseudo-vivíparas que na rizomatosa e produtora de sementes; e (2) entre as espécies pseudo-vivíparas, o investimento reprodutivo é menor nas formadoras de copa.

• *Methods* Em 154 indivíduos coletados em campo, contamos as estruturas reprodutivas e pesamos

a biomassa seca investida em diferentes órgãos para comparar as três estratégias de propagação com relação à alocação reprodutiva (AR), esforço reprodutivo (ER) e distribuição fracionária de biomassa.

- *Key Results* A previsão da primeira hipótese foi parcialmente confirmada. A estratégia ‘pseudo-vivípara enraizada’ apresentou menores valores de número de capítulos e sementes, e ER em sementes do que a estratégia ‘rizomatosa e produtora de sementes’, enquanto peso das sementes e ER em inflorescências não diferiram. Por outro lado, a estratégia ‘pseudo-vivípara formadora de copa’ se igualou à ‘rizomatosa e produtora de sementes’ com relação ao número de sementes por capítulo e ER em sementes, e a superou no número de capítulos por indivíduo e ER em inflorescências. A previsão da segunda hipótese não foi confirmada, porque a estratégia ‘pseudo-vivípara formadora de copa’ apresentou maiores valores para todos os parâmetros reprodutivos do que a ‘pseudo-vivípara enraizada’, exceto o peso das sementes, que não diferiu.

- *Conclusions* Em conclusão, as estratégias de propagação constituem um *continuum* de formas de vida no que diz respeito à contribuição numérica da propagação clonal. Entretanto, elas não integram uma hierarquia no que diz respeito à biomassa relativa investida em estruturas reprodutivas.

Palavras-chave: estratégias reprodutivas, pseudo-viviparidade, esforço reprodutivo, custos somáticos da reprodução.

Abstract

- *Background and Aims* In general, clonal plant species invest less in reproduction than exclusive seminiferous species. The same is expected for pseudo-viviparous species, in which flowers are partially or fully replaced by sprouts. We compared reproductive allocation between species with distinct propagation strategies, all of them being sympatric herbs in the genus *Leiosthrix* (Eriocaulaceae). The propagation strategies were: ‘rhizomatous and seminiferous’ (*L. crassifolia*), ‘rhizomatous, seminiferous and rooted pseudoviviparous’ (*L. spiralis*) and ‘pseudoviviparous

canopy forming', in which seed production is considered rare due to reduced inflorescence size and small number of pistillate flowers (*L. arrecta* and *L. propinqua*). We hypothesize that: (1) reproductive investment is lower in pseudoviviparous species in relation to 'rhizomatous and seed producing' species; (2) in regard to pseudoviviparous species, reproductive allocation is lower in 'canopy forming' species.

- *Methods* We harvested 154 *Leiothrix* spp. individuals in the field, in which we counted reproductive structures and weighed dry biomass allocated in different organs, in order to compare propagation strategies in relation to reproductive allocation (RA), reproductive effort (RE) and biomass partitioning.

- *Key Results* The first hypothesis prediction was partially confirmed. On the one hand, 'pseudoviviparous rooted' strategy showed lower values for number of chapters and seeds, and RE in seeds than 'rhizomatous and seminiferous' strategy; seed weight and RE in inflorescences did not differ. On the other hand, 'pseudoviviparous canopy forming' equaled 'rhizomatous and seminiferous' in relation to number of seeds per inflorescence and RE in seeds, and overcame it in relation to number of seeds per individual and RE in inflorescences. Second hypothesis prediction was not confirmed because 'pseudoviviparous canopy forming' presented higher values for all reproductive indexes than 'pseudoviviparous rooted', except for seed weight, that did not differ.

- *Conclusions* The three propagation strategies form a *continuum* of life forms regarding the numerical contribution of clonal propagation, but they do not represent a hierarchy with regard to relative biomass invested in reproductive structures.

Keywords: reproductive strategies, pseudovivipary, reproductive effort, somatic costs of reproduction.

Introdução

Organismos vivendo em habitats diferentes têm necessidade de investir sua energia e recursos em estruturas e funções diversas, como manutenção somática/sobrevivência, crescimento e reprodução (Obeso 2002). O investimento em reprodução recebe diversas denominações, como alocação reprodutiva (AR), esforço reprodutivo (ER), investimento reprodutivo (IR) ou custos somáticos da reprodução (CSR, Karlsson & Méndez 2005), havendo confusão e sobreposição entre elas (Obeso 2002, Karlsson & Méndez 2005). Tais índices podem ser calculados em termos da quantidade de nutrientes, de calorias ou da razão entre a biomassa reprodutiva e vegetativa (Begon 1996, Obeso 2002, Karlsson & Méndez 2005). Todavia, quando o objetivo é comparar espécies ou populações, a estimativa mais comumente empregada é a do peso seco da biomassa, devido à facilidade em obtê-lo (veja Obeso 2002).

O êxito evolutivo de um fenótipo exibindo determinado nível de AR ou ER depende da maximização de seu valor adaptativo (*fitness*), o que é geralmente obtido por aqueles que produzem a prole mais numerosa, capaz de sobreviver e se reproduzir (Hirshfield & Tinkle 1975). Porém, a limitação dos recursos que um organismo investe nas diferentes funções que desempenha ao longo de sua vida implica na ocorrência de demandas conflitantes (*trade offs*). Assim, o aporte de recursos para diferentes processos e estruturas em um organismo se relaciona à estratégia de vida que tem maior sucesso evolutivo, resultante da priorização de padrões de investimento, que são estabelecidos por meio da seleção natural (Weiner 2004). O padrão de AR adotado pelo organismo pode ser, portanto, um atributo adaptativo que se expressa por meio de plasticidade fenotípica devido à variação de recursos e condições entre habitats (Loehle 1987, Klady *et al.* 2011).

A maioria das espécies de plantas perenes apresenta tanto reprodução sexuada quanto propagação clonal (Grace 1993, Worley & Harder 1996). O investimento em estruturas destinadas a estes diferentes modos de propagação pode variar entre espécies (Eriksson & Fröborg 1996, Eriksson 1989) ou condições ambientais (e.g. Salisbury 1942 *apud* Lee & Harmer 1980). Normalmente, o recrutamento por sementes é raro em espécies de plantas clonais (Cook 1985,

Eriksson 1993, Harper 1977). Em plantas pseudo-vivíparas ocorre a substituição parcial ou total de flores por centenas ou até milhares de rametes (Lee & Harmer, 1980; Bauert 1993; Miao *et al.* 1998). Como consequência direta desse menor investimento reprodutivo, há reduzida produção de sementes e baixo recrutamento (Eriksson 1993, Harper 1977, Lee & Harmer 1980, Bauert 1993, Miao *et al.* 1998).

Eriocaulaceae inclui ervas monóicas, com folhas em roseta, caulescentes ou acaulescentes, com inflorescências em capítulos (Giulietti *et al.* 2009). A forma mais comum de propagação é por meio de sementes e em seguida por brotamentos em rizomas. Porém, há ainda a pseudo-viviparidade, por meio da qual ocorre a produção de rametes a partir de células meristemáticas na porção centro-apical dos capítulos, os quais são, portanto, designados ‘prolíferos’ (Monteiro-Scanavaca 1976). Esses rametes são capazes de produzir raízes adventícias e se estabelecer sob condições favoráveis (Lee & Harmer 1980, Elmqvist & Cox 1996). A pseudo-viviparidade ocorre esporadicamente em Eriocaulaceae (Monteiro-Scanavacca, 1976, Giulietti 1984), mas não parece contribuir efetivamente para o êxito do recrutamento na maioria das espécies (*obs. pess.*). No entanto, em espécies de *Leiothrix*, que é um dos gêneros mais derivados de Eriocaulaceae, a pseudo-viviparidade ocorre em aproximadamente metade das 37 espécies (Monteiro-Scanavacca 1976, Giulietti 1984). Em algumas delas a presença de brotamentos é facultativa, como em *L. hirsuta*, *L. plantago*, *L. fulgida* e *L. fluitans* (Giulietti 1984). Porém, há um clado caracterizado pela presença obrigatória de brotamentos nos capítulos, no qual as duas únicas espécies que não os apresentam têm sua posição filogenética duvidosa, e apenas uma espécie (*L. spiralis*) que satisfaz esta condição é externa a ele (Giulietti *et al.* 1995).

O gênero *Leiothrix* inclui espécies herbáceas, perenes, policárpicas, cujas folhas se dispõem em rosetas, as quais produzem anualmente escapos com racemos capituliformes, monóicos. Esse gênero é restrito à América do Sul e a maioria das espécies é endêmica em regiões montanhosas nos estados de Minas Gerais e Bahia, exceto *L. flavescens*, que ocorre no Brasil, Venezuela, Guiana e Peru, e *L. celiae*, exclusiva da Venezuela (Giulietti *et al.*, 1995). A maior riqueza em espécies é

encontrada em Minas Gerais (25 das 37 espécies existentes), 19 das quais ocorrem na Serra do Cipó (Giulietti & Hensold 1990). Entretanto, uma revisão taxonômica do gênero está em curso e indica que podem haver 64 espécies, sendo mais de 40 endêmicas de Minas Gerais (veja Andrade *et al.* 2010).

A propagação por sementes, rizomas e brotamentos pseudo-vivíparos se combinam em diferentes estratégias nas espécies de *Leiothrix*, cuja diversificação foi provavelmente influenciada pela especialização ao microhabitat, e principalmente pela variação da densidade da cobertura vegetal nos locais onde vivem (Coelho *et al.* 2008). As seguintes estratégias de propagação foram descritas para o gênero: a) ‘Rizomatosa e produtora de sementes’, na qual há produção copiosa de sementes e se formam touceiras de rosetas conectadas por rizomas curtos e de longa duração; b) ‘Pseudo-vivípara enraizada’, na qual se formam rametes nos capítulos, que enraízam-se e tornam-se independentes da planta-mãe por meio do rompimento dos escapos florais ao final da estação reprodutiva; c) ‘Pseudo-vivípara formadora de copa’, na qual a maioria dos rametes que surgem nos capítulos mantém uma conexão perene com as plantas parentais e permanecem suspensos sobre a vegetação como se fossem uma copa de rametes (Giulietti *et al.* 1984, Coelho *et al.* 2005, 2006, 2008, Fig. 1).

Nas espécies dessa última categoria, os capítulos são pequenos, têm a porção central ocupada por folhas, apresentam menor número de flores que as demais espécies, além de apresentarem uma menor proporção de flores pistiladas/estaminadas (Monteiro-Scanavacca 1976, Giulietti 1984). Em alguns capítulos de *Leiothrix vivipara* e *L. propinqua*, por exemplo, não foram encontradas flores, e em capítulos da primeira espécie só foram encontradas flores estaminadas (Monteiro-Scanavacca 1976). Segundo Giulietti (1984), essa limitada produção de flores resulta em uma produção de sementes reduzida, que seria compensada pela propagação vegetativa. Coelho *et al.* (2005, 2006) não observaram recrutamento por meio de plântulas em populações de *L. vivipara*. Ao contrário, estes autores registaram uma elevada proporção entre rametes suspensos e enraizados,

variando de 100:10 em habitats nos quais a vegetação co-existente tinha baixa densidade, a 100:1 em locais onde era mais densa.

Embora as espécies pseudo-vivíparas enraizadas também tenham parte das flores substituídas por brotamentos, seus capítulos são maiores e apresentam maior número de flores que capítulos de espécies pseudo-vivíparas formadora de copa. Isso sugere que espécies pertencentes à primeira estratégia realizam um maior investimento reprodutivo que a segunda, embora Coelho *et al.* (2005, 2006) não tenham observado recrutamento por meio de plântulas em populações de *L. spiralis*, uma espécie pseudo-vivípara enraizada.

Por outro lado, *Leiothrix crassifolia* – uma espécie ‘rizomatosa e produtora de sementes’ – apresenta capítulos com maior diâmetro que aqueles pertencentes a outras estratégias de propagação (Giulietti *et al.* 1984) e o recrutamento através de plântulas é grande nessas populações (Coelho *et al.* 2008).

O objetivo deste trabalho é testar as previsões das seguintes hipóteses: a) o investimento reprodutivo é menor nas espécies que utilizam as estratégias de propagação pseudo-vivíparas, se comparado às que se propagam de forma ‘rizomatosa e produtora de sementes’; b) Dentre as espécies pseudo-vivíparas, as que apresentam a estratégia ‘pseudo-vivípara formadora de copa’ fazem um menor investimento reprodutivo. Portanto, espera-se que a AR e o ER tenham menores valores nas espécies pseudo-vivíparas, e sobretudo nas espécies formadoras de copa.

Materiais e Métodos

Terminologia

O conceito de ‘indivíduo’ pode gerar confusão quando se refere a organismos modulares, sendo os termos genete e ramete mais frequentemente utilizados. Genete é a entidade constituída por todos os membros derivados de um único zigoto (Sarukhan & Harper 1973 *apud* Cook 1983). Rametes são as partes constituintes dos genetes, cada uma composta por caule e seu sistema radicular associado, capazes de sobreviver e morrer independentemente do conjunto (Harper 1977).

Entretanto, os genetes se fragmentam à medida em que se expandem, ou crescem entremeados com outros, o que dificulta sua identificação em campo. Devido a essa complexidade, a unidade amostral empregada neste estudo é a de ‘indivíduo estrutural’, ou seja, a unidade capaz de se reproduzir, manter e interagir com o ambiente, que é composta por todos os seus rametes fisicamente conectados (*sensu* Vuorisalo & Tuomi, 1996).

Nesse trabalho utiliza-se o conceito de alocação reprodutiva (AR) segundo Karlsson & Méndez (2005), ou seja, considera-se AR as medidas referentes ao aporte de recursos para a produção de estruturas reprodutivas de uma forma geral, o que inclui a contagem e biomassa absoluta das estruturas reprodutivas. O conceito de esforço reprodutivo (ER) é utilizado de acordo com uma ‘abordagem descritiva’ (veja Karlsson & Méndez 2005). Assim, ER é entendido como a proporção do *pool* total de recursos de um organismo que é empenhada na reprodução, ou seja, a proporção relativa à biomassa total dos indivíduos representada pela biomassa de estruturas reprodutivas.

Espécies estudadas

Leiothrix crassifolia apresenta a estratégia ‘rizomatosa e produtora de sementes’ (RS). Os indivíduos dessa espécie formam clones do tipo falange por meio da multiplicação de rametes originados de rizomas que medem 2,0 - 3,0 cm de comprimento e até 1,0 cm de diâmetro, e resultam na formação de anéis contendo até 44 rosetas (Scatena & Giulietti 1996, Coelho *et al.* 2007). Entretanto, devido à ruptura dos caules mais velhos, os indivíduos estruturais não passam de nove rametes fisicamente conectados. Cada genete produz em média 11 capítulos e o recrutamento por meio de plântulas se sobressai ao recrutamento por brotamentos (Coelho *et al.* 2007, 2008, Fig. 1A).

Leiothrix spiralis adota a estratégia de propagação ‘pseudo-vivípara enraizada’ (PE). Alguns rametes se originam a partir de rizomas, formando clones de até cinco rosetas, cada uma delas produzindo em média 2,6 capítulos (Coelho *et al.* 2007). Contudo, a maior parte dos rametes é

produzida por pseudo-viviparidade. Ao longo da estação reprodutiva os escapos florais decumbentes crescem se entremeando com a vegetação, atingindo até 50 cm de comprimento (Giulietti 1984). Quando esses capítulos tocam o solo, formam-se rametes (um por capítulo), os quais podem se enraizar. Ao final da estação reprodutiva, todos os escapos florais se rompem e os rametes se tornam independentes (Coelho *et al.* 2005, 2008, Fig. 1B). Esta estratégia foi denominada *splitter ramet* (Eriksson & Jerling 1990).

Leiothrix arrecta e *L. propinqua* integram o grupo das espécies ‘pseudo-vivíparas formadoras de copa’ (PFC), que não se propagam por meio de rizomas. Nessa estratégia reprodutiva os rametes se formam precocemente sobre os capítulos e permanecem ligados à geração parental por escapos florais perenes. Esses capítulos originam outros propágulos, que podem se enraizar quando tocam o solo, mas a maioria permanece suspensa, entremeada à vegetação herbácea, formando ‘copas de rametes’ (Fig. 1C, D). Cada indivíduo pode conter centenas de rosetas (contamos 272 rametes em apenas um indivíduo). O hábito escandente possibilita que essas espécies ocorram em locais que têm vegetação herbácea mais densa do que onde suas congêneres ocorrem (Coelho *et al.* 2008).

Leiothrix arrecta e *L. propinqua*, juntamente com *L. vivipara*, *L. spergula* e *L. luxurians* formam um grupo de espécies filogeneticamente relacionadas, cujos indivíduos se distinguem entre si por poucos caracteres. As três primeiras ocorrem em simpatria, com maior concentração na Serra do Cipó, e as duas últimas ocorrem nos arredores de Diamantina, MG (Giulietti 1984). Devido à sua semelhança morfológica, as duas espécies pseudo-vivíparas ‘formadoras de copa’ estudadas foram primeiramente identificadas como sendo uma única espécie (*L. vivipara*), mas num segundo momento foram separadas taxonomicamente (*Leiothrix arrecta* e *L. propinqua*). Elas parecem ocorrer dentro de uma faixa de variação na densidade da cobertura vegetal semelhante. Entretanto, a população de *L. arrecta* que encontramos coexistindo com cobertura herbácea alta era tão densa, que impossibilitava a individualização das plantas. Por isso, só coletamos indivíduos dessa espécie em uma população que ocorria entre vegetação herbácea esparsa. Já a população de *L. propinqua*

estudada, apesar de situar-se em área com cobertura herbácea alta, era menos densa. Neste caso, foi possível distinguir os indivíduos.

Área de estudo

A área de estudo se localiza na Serra do Cipó, porção sul da cadeia do Espinhaço, município de Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil. As populações estudadas situam-se na Área de Proteção Ambiental (APA) Morro da Pedreira, nas coordenadas 19°15.642' S 43°32.280' W (*L. crassifolia*), 19°16.193' S 43°32.135' W (*L. spiralis*), 19°16.195' S e 43°32.126' W (*L. arrecta*) e 19°15.946' S e 43°32.190' W (*L. propinqua*, Fig. 2). O clima da região é mesotérmico, os verões são frescos e a estação seca é bem pronunciada (abril a setembro). As temperaturas médias anuais oscilam entre 17° e 18,5°C e a precipitação média anual é de aproximadamente 1500 mm. No entanto, há déficit hídrico anual de até 60 mm. O solo é raso, ácido, arenoso, fino ou cascalhento, por isso é deficiente em matéria orgânica e nutrientes (Giulietti *et al.* 1987, Giulietti & Hensold, 1990). As espécies estudadas ocorrem em campos rupestres, os quais apresentam afloramentos quartzíticos e areníticos. A vegetação se caracteriza pela presença de extrato herbáceo composto principalmente por Poaceae, Cyperaceae, Velloziaceae e Eriocaulaceae, entremeado por arbustos esparsos (Giulietti & Hensold, 1990).

Procedimentos em campo e laboratório

Foram coletados 100 indivíduos de *L. crassifolia*, 100 de *L. spiralis* e 100 de *L. arrecta* e *L. propinqua* juntas, em suas respectivas estações reprodutivas nos anos de 2009 e 2010 (abril para as duas primeiras espécies e outubro para as duas últimas), no momento em que a maior parte dos capítulos já havia sido produzida e parte dos rametes pseudo-vivíparos já havia surgido. As plantas foram coletadas com uma pá, mantendo suas raízes intactas. Excluindo-se os indivíduos que tinham escapos florais recém quebrados, restaram 71 indivíduos de *L. crassifolia*, 25 de *L. spiralis*, 45 de *L. arrecta* e 13 de *L. propinqua*. Cada indivíduo íntegro foi cuidadosamente lavado, embalado em um

envelope de papel e seco em estufa a 70°C durante sete dias, para posterior obtenção do peso de suas partes em balança analítica.

Para determinar o número médio de sementes por capítulo, a cada 20 dias, durante toda a estação reprodutiva, cerca de 30 inflorescências por espécie foram manualmente coletadas (janeiro a agosto/2010 para *L. crassifolia*, janeiro a maio/2010 para *L. spiralis* e julho/2010 a janeiro/2011 para *L. arrecta* e *L. propinqua*). Estes foram secos ao ar livre, armazenados individualmente em tubos *Eppendorf*, dissecados com o auxílio de uma lupa e assim o número médio de sementes foi calculado. Os valores usados nas análises subsequentes referem-se à coleta que apresentou maior produtividade média de sementes por espécie.

Para a obtenção do peso das sementes, capítulos foram coletados, triturados no liquidificador e peneirados, obtendo-se desta forma 145 sementes de *L. crassifolia*, 120 de *L. spiralis* e 125 de *L. arrecta* e *L. propinqua*. O total de sementes de cada espécie foi dividido em amostras de 20, que foram pesadas em balança analítica, e o peso médio por semente de cada espécie foi calculado.

Alocação reprodutiva e esforço reprodutivo

Comparou-se as variáveis descritoras da AR (ER, número de capítulos por indivíduo e número de sementes por indivíduo) entre *L. arrecta* e *L. propinqua*, para verificar se poderiam ser consideradas conjuntamente nas análises, ambas como representantes da estratégia reprodutiva PFC. Em seguida, comparou-se as variáveis descritoras da AR entre as espécies com diferentes estratégias de propagação.

O ER foi calculado por meio da seguinte equação (veja Obeso 2002):

$$ER = BR/BV$$

, onde ER = esforço reprodutivo, BR = biomassa reprodutiva e BV = biomassa vegetativa.

Estimou-se ER de duas maneiras. Na primeira, a qual chamamos *ER em inflorescências*, considerou-se *biomassa reprodutiva* o peso seco dos escapos e capítulos sem brotamentos e *biomassa vegetativa* o peso seco de folhas, rizomas, raízes, além de escapos e capítulos com brotamentos. Adicionalmente, o ER foi estimado em termos do *ER em sementes*, considerando-se *biomassa reprodutiva* apenas o peso seco das sementes e *biomassa vegetativa* o restante das plantas. Neste caso, para calcular a *biomassa reprodutiva*, multiplicou-se o número de capítulos por indivíduo * número médio de sementes por capítulo * biomassa média por semente.

Não foi possível fazer uma perfeita distinção entre estruturas reprodutivas e vegetativas nas espécies pseudo-vivíparas devido à redundância morfológica dos escapos e capítulos, que servem às duas funções. Nas espécies PFC, algumas vezes observaram-se flores em antese ou sementes em capítulos que já apresentavam rametes. Em PE essa situação não foi encontrada, já que os rametes geralmente se formam quando os capítulos tocam o solo e acabam sendo recobertos por barro e lodo, o que representa o fim do seu período reprodutivo. Entretanto, a classificação adotada dos órgãos vegetais foi a mais adequada possível aos nossos objetivos, por minimizar a sobreposição de funções e permitir a comparação entre estratégias de propagação.

Distribuição fracionária de biomassa

Para investigar de que maneira a biomassa é alocada entre diferentes estruturas, fracionaram-se os indivíduos em rizomas, rametes, raízes, escapos florais e capítulos. Em seguida, essas estruturas foram pesadas em balança analítica e calculou-se o percentual que cada uma delas representava da biomassa total de cada indivíduo.

Análises estatísticas

Para comparar as variáveis relativas à AR entre as duas espécies pseudo-vivíparas formadoras de copa (*L. arrecta* e *L. propinqua*) utilizou-se o teste t de Student. Para comparar as variáveis relativas à AR e distribuição fracionária de biomassa entre estratégias de propagação,

realizamos análises não paramétricas por meio do teste de Kruskal Wallis, seguidas de um teste de comparação múltipla. Como os rizomas são ausentes em PFC, para comparar o percentual da biomassa alocada nessa estrutura entre RS e PE utilizou-se o teste t de Student.

Resultados

A comparação entre o número de capítulos por indivíduo ($t=0,33$; $p=0,74$), número de sementes por indivíduo ($t=0,33$; $p=0,74$), ER em inflorescências ($t=1,42$; $p=0,16$) e ER em sementes ($t=0,17$, $p=0,87$, $df=56$ em todos os casos) de *L. arrecta* e *L. propinqua* não diferiu estatisticamente. Por isso, e também devido à proximidade filogenética e ecológica entre as duas espécies, prosseguiram-se as análises considerando-as como um único tratamento – a estratégia PFC.

O número médio de sementes por inflorescência nas estratégias rizomatosa e produtora de sementes (RS), pseudo-vivípara enraizada (PE) e pseudo-vivípara formadora de copa (PFC) foi, respectivamente, 15,8; 11,3 e 4,4. O peso médio por semente diferiu entre estratégias ($H=11,68$; $p<0,01$; $gl=2$), sendo maior em RS ($3,7 \cdot 10^{-5}$ g) que em PFC ($2,8 \cdot 10^{-5}$ g; $p<0,01$). Não houve diferenças entre PE ($3,2 \cdot 10^{-5}$ g) e PFC ($p=0,36$), ou entre PE e RS ($p=0,26$; Fig. 3a; Tabela 1).

Houve diferença entre estratégias de propagação com relação ao número médio de capítulos por indivíduo ($H=42,62$; $p<0,01$; $gl=2$), sendo maior em PFC ($p<0,01$ em comparação com RS e PE), seguida por RS e então por PE ($p=0,02$; Fig. 3B, Tab. 1). O número estimado de sementes por indivíduo também diferiu entre estratégias de propagação ($H=17,33$; $p<0,01$; $gl=2$), sendo menor em PE ($p<0,01$ em comparação com RS e PFC), mas não diferiu entre RS e PFC ($p=1,0$; Fig. 3C, Tab. 1).

A biomassa das inflorescências representou, em média, 6,63; 4,94 e 13,39% do peso total dos indivíduos de RS, PE e PFC, respectivamente. O ER em inflorescências variou entre estratégias de propagação ($H=16,44$; $p<0,01$; $gl=2$), sendo maior em PFC do que em RS e PE ($p<0,01$ em ambos os casos), mas não diferiu entre as duas últimas estratégias ($p=0,62$; Fig. 4a, Tab. 1). A biomassa de sementes representou em média 0,23; 0,10 e 0,33% do peso total dos indivíduos de RS,

PE e PFC, respectivamente. O ER em sementes diferiu entre estratégias de propagação ($H=29,15$; $p<0,01$; $gl=2$), mas os valores não diferiram entre RS e PFC ($p=0,23$). No entanto, os valores foram maiores nestas que em PE ($p<0,01$ em ambos os casos; Fig. 4B, Tab. 1).

A distribuição fracionária de biomassa é representada na tabela 1 e na figura 5. A maior proporção da biomassa de RS e PE foi alocada em rizomas (62,92 e 59,31% da biomassa total, respectivamente) estrutura que é ausente em PFC. O investimento nessa estrutura não diferiu entre RS e PE ($t=1,7$; $p=0,09$; $g.l.=94$; Tab. 1, Fig. 5). Em seguida, o maior investimento em RS e PE foi feito em rametes, estruturas nas quais o empenho de biomassa em PFC foi maior ($H=109,39$; $p<0,01$, $gl=2$). O investimento em rametes em PFC foi significativamente maior que nas outras estratégias ($p<0,01$), mas não diferiu entre RS e PE ($p=0,61$; Tab. 1, Fig. 5). O investimento percentual em raízes diferiu entre as espécies ($H=11,57$; $p<0,01$, $gl=2$), sendo maior em PFC que em RS ($p<0,01$), mas não diferiu entre as espécies pseudo-vivíparas ($p=0,19$) e entre PE e RS ($p=1,0$; Tab. 1, Fig. 5). O percentual de biomassa investida em escapos florais diferiu entre estratégias de propagação ($H=111,30$; $p<0,01$; $g.l.=2$), sendo maior em PFC que nas outras espécies ($p<0,01$ nos dois casos), mas não diferiu entre RS e PE ($p=0,11$; Tab. 1, Fig. 5). Finalmente, o investimento em capítulos diferiu entre espécies ($H=40,75881$; $p<0,01$; $gl=2$). Essa variável foi igual entre RS e PFC ($p=0,38$), mas foi menor em PE que nas outras estratégias ($p<0,01$ nos dois casos, Tab. 1, Fig. 5).

Discussão

A previsão da primeira hipótese, de que o investimento reprodutivo é menor nas espécies pseudo-vivíparas que na ‘rizomatosa e produtora de sementes’, foi parcialmente confirmada. Por um lado, a estratégia pseudo-vivípara enraizada (PE) apresentou valores menores para todos os parâmetros reprodutivos que a rizomatosa e produtora de sementes (RS), exceto o peso das sementes e o esforço reprodutivo (ER) em inflorescências, que não diferiram. Por outro lado, a estratégia pseudo-vivípara formadora de copa (PFC) se igualou a RS no que diz respeito ao número

de sementes por indivíduo e ER em sementes, e a superou com relação ao número de capítulos por indivíduo e ER em inflorescências. A previsão da segunda hipótese, de que PFC faz um menor investimento reprodutivo que PE, não se cumpriu, pois PFC apresentou maiores valores para todos os índices relativos à reprodução, exceto o peso das sementes, que não diferiu entre estratégias de propagação.

Embora o ER em inflorescências nas estratégias RS e PE não tenha diferido, a segunda investe mais em escapos que em capítulos, como atestado pela maior biomassa proporcional investida nessas estruturas em *L. spiralis*, que são mais longas (até ~50 cm, Giulietti 1984) do que em *L. crassifolia* (~6 cm; Scatena & Giulietti 1996). Em consequência do menor investimento em capítulos, PE foi a estratégia que apresentou o menor ER em sementes, assim como o menor número de sementes entre as espécies estudadas. Apesar disso, Neves (dados não publicados) observou que, do total de recrutas sobreviventes, após um período de um ano em uma população de *L. spiralis*, cerca de 20% eram plântulas e o restante rametes pseudo-vivíparos ou originados de rizomas. Esta evidência sugere que, apesar da pequena AR, a propagação por sementes tem importância para espécies PE.

Embora as espécies com a estratégia PFC apresente sementes mais leves que RS, inflorescências menores e menor número de sementes por capítulo, ela se iguala ou supera RS com relação aos índices reprodutivos, pois apresenta maior número de capítulos por indivíduo. Essas variáveis balanceadas resultam em um maior ER em inflorescências em PFC, mas em um ER em sementes igual ao de RS.

O consenso existente na literatura de que espécies pseudo-vivíparas, e sobretudo PFC, apresentam baixa AR é calcado em evidências baseadas no tamanho e número de flores por capítulos, e no baixo recrutamento por plântulas (Monteiro-Scanavacca *et al.* 1976, Giulietti 1984, Coelho *et al.* 2005, 2006). Entretanto, Neves *et al.* (capítulo 3 nesta tese) observou que, após a queima, ocorre recrutamento em massa de *L. arrecta* através de sementes. Isso evidencia que o recrutamento por plântulas pode iniciar a colonização de novas áreas [padrão *initial seedling*

recruitment, sensu Eriksson (1989)], mas devido ao fato deste não ser um fenômeno recorrente em populações maduras, sua observação é rara. Embora a maioria das evidências encontradas na literatura se compatibilizem com as do presente estudo, as análises aqui procedidas, considerando-se a produtividade *por indivíduo*, e não *por capítulo*, confirmam apenas em parte tais evidências.

As estratégias de propagação diferem quanto aos custos somáticos da reprodução devido ao balanço entre investimento e aquisição de recursos por estruturas de propagação clonal. Primeiro, porque os custos da produção de estruturas muito especializadas são maiores que os de estruturas pouco especializadas e que apresentam redundância morfológica, como rametes pseudo-vivíparos que ocorrem sobre estruturas utilizadas também na reprodução (Grace 1993). Segundo, estruturas clonais que tem tecidos de reserva, como rizomas paquimórficos (curtos, grossos e com alto custo de produção), requerem maior investimento em recursos (e.g. carboidratos, lipídios, proteínas, nutrientes minerais e água) que aquelas constituídas basicamente de carbono, tais como fragmentos e estolões (Grace 1993). Finalmente, estruturas clonais diferem com relação à sua capacidade em adquirir recursos. Fragmentos e rametes pseudo-vivíparos, por exemplo, realizam fotossíntese, ao contrário de órgãos subterrâneos, tais como rizomas (Grace 1993). Como resultado, plantas pseudo-vivíparas podem produzir centenas a milhares de propágulos por ramete, investindo pouco em cada propágulo (Lee & Harmer 1980). Espécies com rizomas paquimórficos produzem poucos propágulos por ramete, com uma grande quantidade de material alocada por propágulo (Grace 1993). Assim, rizomas e rametes pseudovivíparos diferem diametralmente com relação ao balanço energético. Os primeiros são órgãos especializados, armazenam substâncias de reserva, são subterrâneos e, portanto, incapazes de realizar fotossíntese, enquanto os outros tem baixo custo de produção – são constituídos basicamente de carbono –, são fotossintetizantes desde o início do seu desenvolvimento, além de apresentarem redundância morfológica, aproveitando estruturas utilizadas na produção de sementes (Grace 1993).

Embora a estratégia PFC tenha apresentado maior ER em inflorescências, os custos reprodutivos em termos de carbono parecem ser menores nessa espécie. Essa estratégia parece

otimizar o balanço energético investindo primariamente em rametes, que correspondem a ~60% de sua biomassa (além de ser o maior investimento em rametes observado entre as três estratégias). Estes são capazes de elaborar fotossintatos desde o início da sua formação, reduzindo os custos da sua produção (Lee & Harmer 1980). Ao contrário, em RS e PE, a maior parte da biomassa está alocada em rizomas – estruturas subterrâneas, não fotossintetizantes, que reservam amido no parênquima cortical e, portanto, tem alto custo energético (Scatena & Rocha 1995), além de apresentarem desenvolvimento lento. Além disso, PFC apresenta o maior investimento proporcional de biomassa em escapos entre as três estratégias, que provavelmente realizam fotossíntese quando jovens, como atestado pela presença de parênquima clorofiliano nos escapos de *L. crassifolia* (Scatena & Rocha 1995, Scatena & Giulietti 1996).

A impossibilidade de distinguir com perfeição entre estruturas sexuadas e vegetativas nas espécies pseudo-vivíparas pode ter induzido à subestimação da alocação reprodutiva em PFC. Entretanto, isso não interfere nos resultados mais relevantes desse trabalho, que são: AR varia entre espécies pseudo-vivíparas e é maior em PFC que em RS. Dificuldades como essa são comuns em estudos sobre AR devido às dificuldades em se definir qual recurso quantificar, como distinguir entre estruturas sexuadas e vegetativas, e quando medir a AR (Karlsson & Méndez 2005). Todavia, o mais importante é analisar AR comparativamente e não considerar seus valores absolutos (Bazzaz & Reekie 1985 *apud* Karlsson & Méndez 2005).

Finalmente, os padrões de AR observados são consistentes com a resposta dessas plantas ao fogo, que é o distúrbio natural mais ubíquo no Cerrado (Pivello 2011), onde se inserem os campos-rupestres, e segundo Simon *et al.* (2009) é o principal fator responsável pela diversificação das suas espécies vegetais endêmicas. Espécies com as estratégias RS e PE podem se recuperar após a queima através de meristemas protegidos sob o solo em rizomas, ainda que essa forma de propagação tenha um alto custo energético. Já espécies PFC não apresentam meristemas subterrâneos, e além disso ocorrem nos habitats com maior cobertura vegetal observada entre as espécies de *Leiothrix* (Coelho *et al.* 2008), estando, portanto, sujeitas aos efeitos mais fortes da

queima. Após a passagem do fogo, a principal forma de recuperação dessas populações é através de plântulas, cujo recrutamento é favorecido pela eliminação da vegetação competidora (veja capítulo 3 nesta tese), o que justifica um elevado ER em sementes.

Em conclusão, as estratégias de propagação estudadas constituem um *continuum* de formas de vida no que diz respeito à contribuição numérica da propagação clonal, sendo que os indivíduos de PFC acumulam centenas de rametes – todos pseudo-vivíparos, em sua maioria suspensos e permanentemente dependentes da planta-mãe –; PE produz algumas dezenas de rametes rizomatosos e pseudo-vivíparos, sendo que estes mantêm conexão temporária com a planta-mãe; e os indivíduos de RS dificilmente atingem uma dezena de rametes rizomatosos, com conexão perene. Entretanto, as estratégias de propagação nesse *continuum* não integram uma hierarquia no que diz respeito à biomassa relativa investida em estruturas reprodutivas.

Agradecimentos

Agradecemos a: Luciana Rocha e Maria Letícia Figueiredo pela ajuda em campo e em laboratório; Ana Maria Giulietti e Livia Eschternacht pela identificação das plantas; Kátia Torres Ribeiro e Edward Elias Jr. pelo apoio na Serra do Cipó; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto; CNPq pelas bolsas de doutorado e iniciação científica concedidas à primeira e segundo autores, respectivamente; CAPES pela bolsa REUNI concedida à primeira autora no último ano do seu doutoramento; e Instituto Chico Mendes de conservação da Biodiversidade (ICMBio) pelas licenças de coleta concedidas e apoio logístico no Parque Nacional da Serra do Cipó.

Referências bibliográficas

Andrade MJG, Giulietti AM, Rapini A, Queiroz LP, Conceição AS, Almeida PRM, van den Berg C. 2010. A comprehensive phylogenetic analysis of Eriocaulaceae: Evidence from nuclear (ITS) and plastid (psbA-trnH and trnL-F) DNA sequences. *Taxon* **59** (2): 379–388.

- Bauert MR. 1993.** Vivipary in *Polygonum viviparum*: an adaptation to cold climate? *Nordic Journal of Botany* **13**: 473–480.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1996.** *Ecology: individuals, populations and communities*, 3rd edition. New York: Blackwell Science.
- Coelho FF, Neves ACO, Capelo C, Figueira JEC. 2005.** Pseudovivipary in two rupestrian endemic species (*Leiothrix spiralis* and *Leiothrix vivipara*). *Current Science* **88**: 1225–1226.
- Coelho FF, Capelo C, Neves ACO, Martins RP, Figueira JEC. 2006.** Seasonal timing of pseudoviviparous reproduction of *Leiothrix* (Eriocaulaceae) rupestrian species in Southeastern Brazil. *Annals of Botany* **98**, 1189–1195.
- Coelho FF, Capelo CDL, Neves ACO, Figueira JEC. 2007.** Vegetative propagation strategies of four rupestrian species of *Leiothrix* (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **30** (4): 687-694.
- Coelho FF, Capelo CDL, Figueira JEC. 2008.** Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of Rupestrian grasslands: *Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa* and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Flora* **203**: 152–161;
- Cook RE. 1985.** Growth and development in clonal plant populations. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE, eds. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven: Yale University Press, 259-296.
- Elmqvist T, Cox PA. 1996.** The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* **77**: 3–9.
- Eriksson O. 1989.** Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* **55**: 231–238.
- Eriksson O. 1993.** Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 313–316.
- Eriksson O, Jerling L. 1990.** Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: van Groenendael J, de Kroon H, eds. *Clonal growth in plants: regulation and function*. The Hague: SPC Academic Publishing, 79–94.
- Eriksson O, Fröborg H. 1996.** “Windows of opportunity” for recruitment in long-lived clonal

- plants: experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Canadian Journal of Botany* **74**: 1369–1374.
- Giulietti AM. 1984.** Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiothrix* Ruhl. (*Eriocaulaceae*) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Associate professorship thesis, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Giulietti AM, Menezes NL, Pirani JR, Meguro M, Wanderley MGL. 1987.** Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* **9**: 1- 151.
- Giulietti AM, Hensold N. 1990.** Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de *Eriocaulaceae*. *Acta Botanica Brasilica* **4** (1): 133-159.
- Giulietti AM, Amaral MCE, Bittrich V. 1995.** Phylogenetic analysis of inter and infrageneric relationships of *Leiothrix* Ruhland (*Eriocaulaceae*). *Kew Bulletin* **50** (1): 55-69.
- Giulietti AM, Rapini A, Andrade MJG, Queiroz LP, Silva, JMC. 2009.** *Plantas raras do Brasil*. Belo Horizonte: Conservação Internacional.
- Grace JB. 1993.** The adaptative significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany* **44**: 159-180.
- Harper JL. 1977.** *Population Biology of Plants*. New York: Academic Press.
- Hirshfield MF, Tinkle DW. 1975.** Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **72** (6): 2227-2231.
- Karlsson PS, Méndez M. 2005.** The resource economy of plant reproduction. In: Reekie E, Bazzaz F, eds. *Reproductive allocation in plants*. San Diego: Elsevier Academic Press, 1-49.
- Klady RA, Henry GHR, Lemay VL. 2011.** Changes in high arctic tundra plant reproduction in response to long-term experimental warming. *Global Change Biology* **17**: 1611–1624.
- Lee JA, Harmer R. 1980.** Vivipary, a reproductive strategy in response to environmental stresses? *Oikos* **35**: 254–265.
- Miao SL, Kong L, Lorenzen B, Johnson, RR. 1998.** Versatile modes of propagation in *Cladium jamaicense* in the Florida Everglades. *Annals of Botany* **82**: 285–290.

- Monteiro-Scanavacca WR, Mazzoni SC, Giuliatti AM. 1976.** Reprodução vegetativa a partir da inflorescência em Eriocaulaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* **4**: 61-72.
- Obeso JR. 2002.** The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* **155**: 321–348.
- Pivello V. 2011.** The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. *Fire Ecology* **7** (1): 24-39.
- Scatena VL, Giuliatti AM. 1996.** The taxonomy and morphological and anatomical differentiation of populations of *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Plant Systematics and Evolution* **199**: 243-258.
- Scatena VL, Rocha CLM. 1995.** Anatomia dos órgãos vegetativos e do escapo floral de *Leiothrix crassifolia* (Bong.) Ruhl., Eriocaulaceae, na Serra do Cipó, MG. *Acta Botânica Brasílica* **9** (2): 195-211.
- Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 2009.** Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106** (48): 20359–20364.
- Vuorisalo T, Tuomi J. 1996.** Unitary and modular organisms: criteria for ecological division. *Oikos* **47** (3): 382-385.
- Weiner J. 2004.** Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in plant Ecology, Evolution and Systematics* **6** (4): 207–215.
- Worley AC, Harder LD. 1996.** Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). *Journal of Ecology* **84**: 195-206.

Tabelas

Tabela 1: Valores médios \pm desvio padrão das variáveis descritoras da alocação reprodutiva e distribuição fracionária de biomassa em espécies de *Leiothrix* (Eriocaulaceae) com diferentes estratégias de propagação. N = 71 (rizomatosa e produtora de sementes), 25 (pseudo-vivípara enraizada) e 58 (pseudo-vivípara formadora de copa). Os valores foram quantificados por indivíduo, com exceção de peso das sementes, que se refere a uma única semente. Valores seguidos por letras iguais não diferem entre si, na mesma linha, por um teste de comparação múltipla em nível de probabilidade 5%. Para mais detalhes sobre as análises utilizadas, veja o texto.

Variáveis	Estratégias Reprodutivas		
	Rizomatosa produtora de sementes (RS)	Pseudo-vivípara enraizada (PE)	Pseudo-vivípara formadora de copa (PFC)
Número de capítulos	3,34 \pm 2,27 a	1,84 \pm 1,25 b	19,69 \pm 25,51 c
Número de sementes	52,74 \pm 35,92 a	20,79 \pm 14,10 b	86,04 \pm 111,49 a
Peso das sementes (mg)	0,37 \pm 0,006 a	0,32 \pm 0,004 ab	0,28 \pm 0,002 b
Esforço reprodutivo (ER) em inflorescências (g)	0,07 \pm 0,04 a	0,05 \pm 0,03 a	0,13 \pm 0,11 b
Esforço reprodutivo (ER) em sementes (g)	2,3*10 ⁻³ \pm 0,04 a	9,9*10 ⁻⁴ \pm 0,04 b	3,3*10 ⁻³ \pm 0,04 a
Biomassa em raízes (%)	5,78 \pm 2,11 a	5,4 \pm 2,20 ab	4,57 \pm 2,17 b
Biomassa em rizomas (%)	62,92 \pm 8,17 a	59,31 \pm 11,47 a	0 \pm 0
Biomassa em rosetas (%)	24,76 \pm 5,95 a	28,35 \pm 8,37 a	60,04 \pm 8,93 b
Biomassa em escapos florais (%)	2,49 \pm 1,54 a	5,99 \pm 4,68 a	29,27 \pm 7,62 b
Biomassa em capítulos (%)	4,06 \pm 2,56 a	0,95 \pm 0,89 b	6,12 \pm 4,93 a

Figuras

A)



B)



C)



D)



Figura 1: Estratégias de propagação em espécies de *Leiothrix* (Eriocaulaceae). A) *L. crassifolia* (rizomatosa e sexuada, RS). As setas indicam dois rametes conectados por rizomas, constituintes de um único indivíduo funcional. Note os escapos curtos com capítulos grandes. B) Um indivíduo de *L. spiralis* (pseudo-vivípara enraizada, PE) no final da estação reprodutiva. Nesse momento, todos os capítulos haviam tocado o solo devido ao alongamento dos escapos florais (seta branca), produzindo rametes (seta preta). Com o rompimento dos escapos, os rametes enraizados se tornam independentes da planta mãe. As rosetas parentais são conectadas por rizomas. C) Indivíduo de *L. arrecta* (pseudo-vivípara formadora de copa, PFC). Com a produção de diversas gerações de rametes pseudo-vivíparos (seta branca) a partir de capítulos (seta preta), essa espécie pode formar uma copa de rametes sobre a vegetação herbácea. D) População de *L. propinqua* (PFC) em uma área com cobertura vegetal densa. A seta indica um ramete pseudo-vivíparo suspenso. Barras de escala: A e D = 3,0 cm; B e C = 2,0 cm.

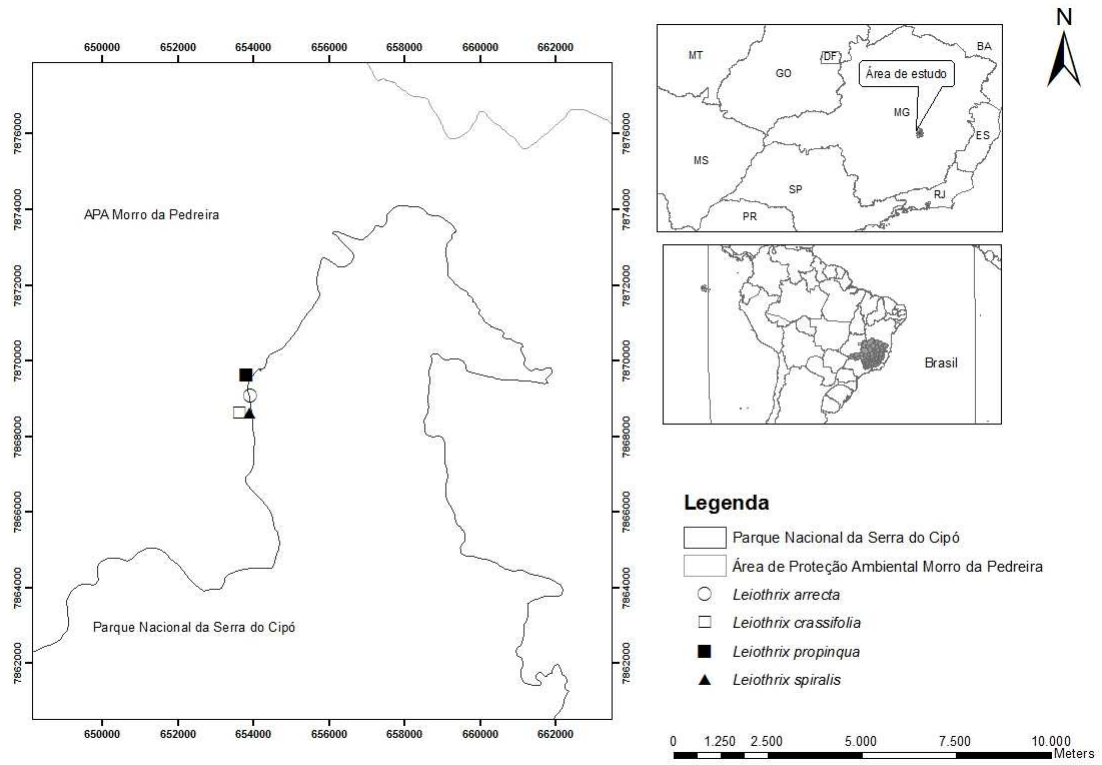


Figura 2: Pontos de amostragem de espécies de *Leiothrix* (Eriocaulaceae) representantes de três estratégias de propagação na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil.

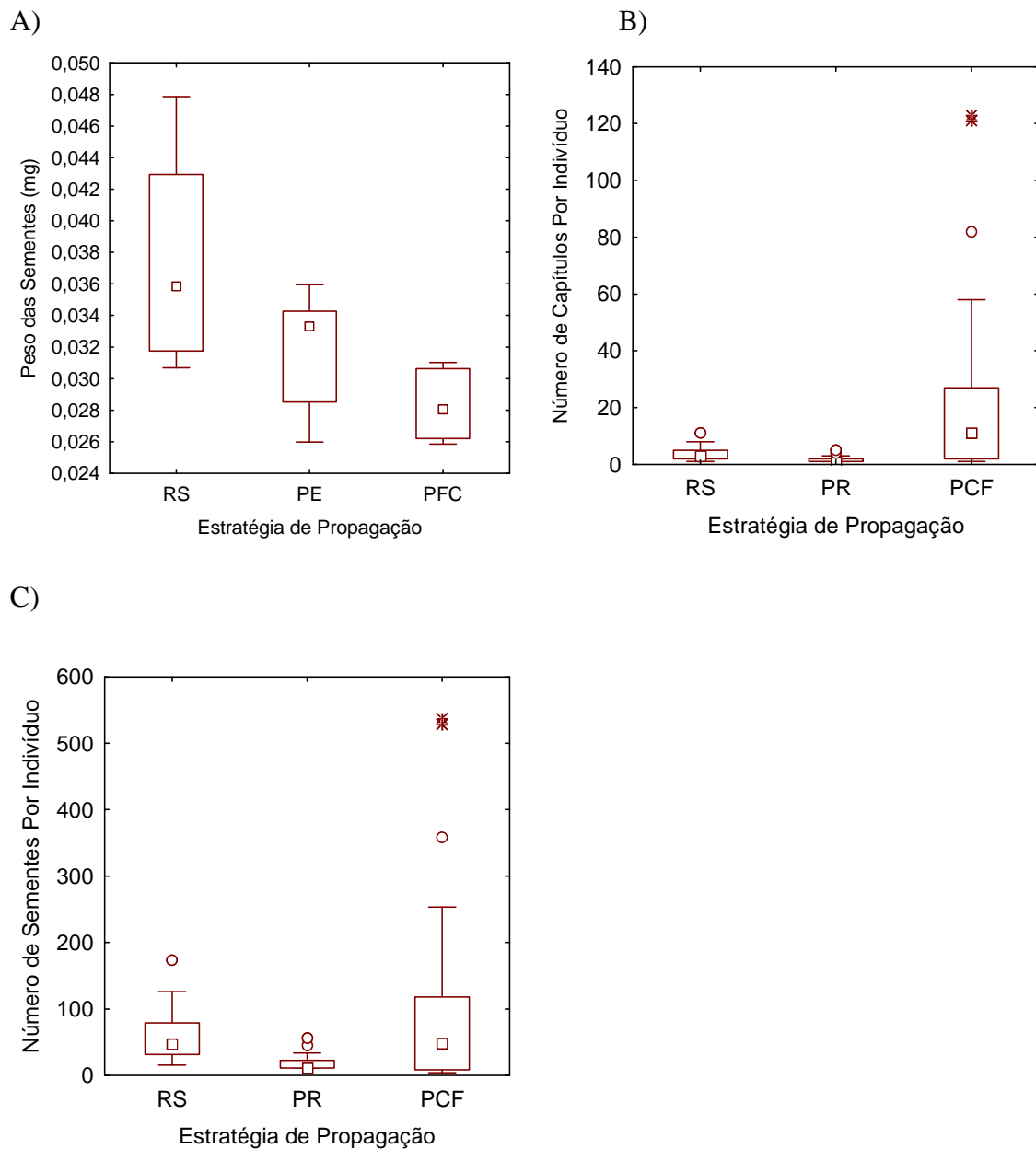
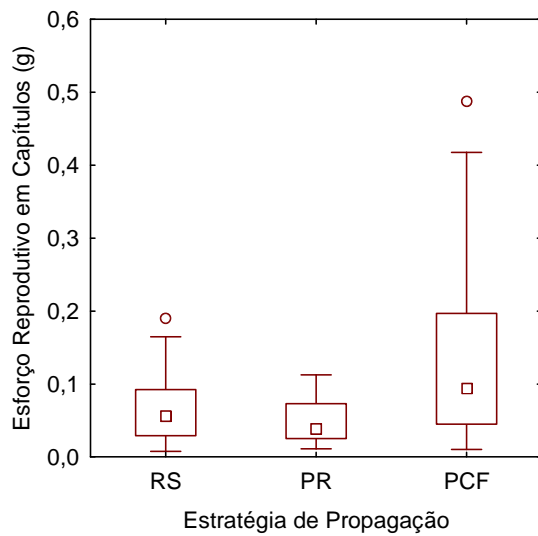


Figura 3: Comparação da alocação reprodutiva entre estratégias de propagação em *Leiothrix* (Eriocaulaceae): rizomatosa e sexuada (RS, N=71), pseudo-vivípara enraizada (PR, N=25) e formadora de copa (PCF, N=58). A) Peso das sementes (mg); B) Número de capítulos por indivíduo; C) Número de sementes por indivíduo. Caixas: 25-75% dos valores; ponto central: mediana; barras: amplitude dos valores não outliers; símbolos fora das barras: outliers.

A)



B)

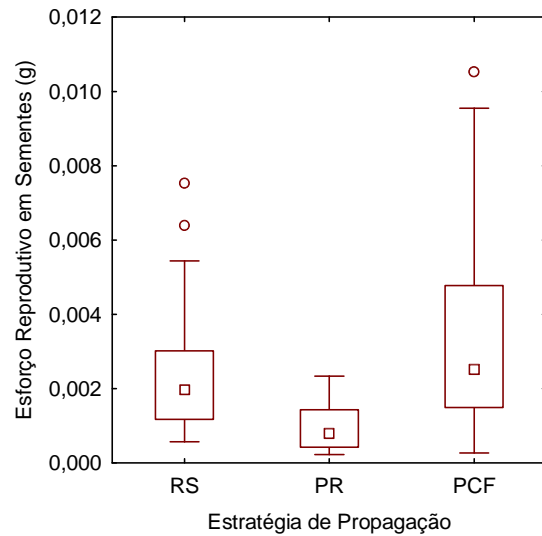


Figura 4. Comparação do esforço reprodutivo entre estratégias de propagação em *Leiothrix* (Eriocaulaceae): rizomatosa e sexuada (RS, N=71), pseudo-vivípara enraizada (PR, N=25) e formadora de copa (PCF, N=58). A) Esforço reprodutivo em inflorescências; B) Esforço reprodutivo em sementes. Veja o texto para mais detalhes. Caixas: 25-75% dos valores; ponto central: mediana; barras: amplitude dos valores não outliers; símbolos fora das barras: outliers.

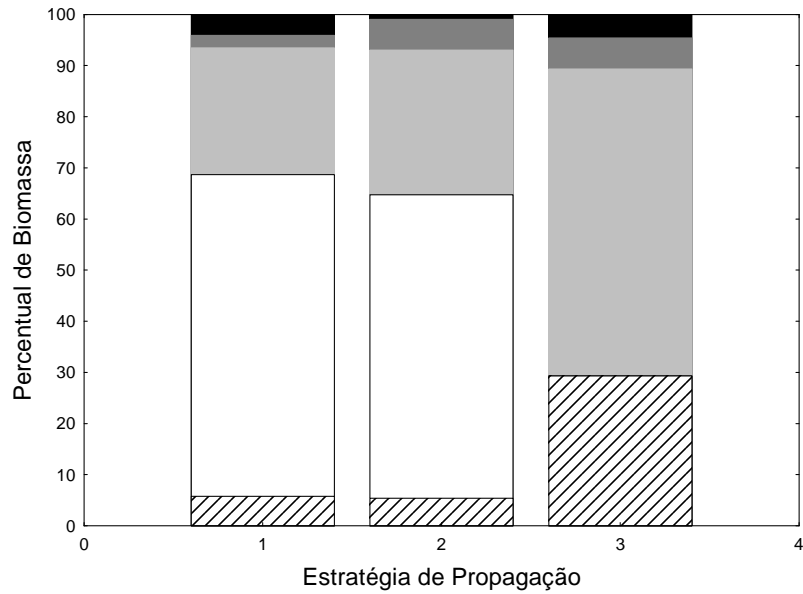


Figura 5. Percentual de biomassa investida em diferentes estruturas, em espécies de *Leiothrix* (Eriocaulaceae) com diferentes estratégias de propagação: 1) rizomatosa e sexuada (RS), 2) pseudo-vivípara enraizada (PR) e 3) formadora de copa (PFC). As frações nas barras representam raízes (hachurado), rizomas (branco), rosetas (cinza claro), escapos florais (cinza escuro) e capítulos (preto).

Capítulo 2

Polinização em espécies clonais de *Leiothrix* (Eriocaulaceae) e subsídios para sua conservação diante de queimadas

Manuscrito formatado para submissão à revista *Annals of Botany*.

Polinização em espécies clonais de *Leiothrix* (Eriocaulaceae) e subsídios para sua conservação diante de queimadas

Ana Carolina de Oliveira Neves¹, Juliana Leroy Davis¹, Eduardo Leite Borba², Lúcio Cadaval Bedê³ e Rogério Parentoni Martins⁴

¹ Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Geral, Laboratório de Ecologia e Conservação – Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP 31270-901.

² Universidade Federal do ABC, Centro de Ciências Naturais e Humanas – Rua Santa Adélia, 166, Santo André, SP, Brasil. CEP 09210-170.

³ Conservation International do Brasil - Rua Tenente Renato César, 78, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP 30380-110.

⁴ Universidade Federal do Ceará (UFC), Centro de Ciências, Departamento de Biologia – Av. da Universidade, 2853, Fortaleza, CE, Brasil. CEP 60020-181.

Resumo

Background and Aims Estudos de campo com espécies do gênero *Comanthera* vêm demonstrando que Eriocaulaceae é uma família primariamente entomofílica. Entretanto, com exceção de *Eriocaulon parkeri* – uma espécie aquática auto-polinizada –, nada se sabe sobre o sistema de polinização em outros gêneros de Eriocaulaceae com estratégias reprodutivas e caracteres florais diferentes das que ocorrem em *Comanthera*, que apresentam inflorescências grandes e vistosas. Em *Leiothrix* são encontradas espécies com elevado grau de propagação clonal, além de inflorescências inconspícuas portando brotamentos pseudo-vivíparos. Nesse trabalho investigou-se o sistema de polinização de três espécies congênicas e simpátricas: *Leiothrix crassifolia* (rizomatosa), *L. spiralis*

(rizomatosa e pseudo-vivípara) e *L. arrecta* (pseudo-vivípara). O objetivo final foi o de gerar subsídios para o manejo e conservação *in situ* de espécies de Eriocaulaceae diante de um aparente aumento da frequência de queimadas no Cerrado, que podem eliminar temporariamente os polinizadores de uma área.

Methods Foram feitas observações em campo e em laboratório para se estudar a biologia floral. Para verificar se as espécies eram anemofílicas, foram realizados experimentos para verificar se grãos de pólen se encontravam dispersos no ar, e se estes se soltavam das anteras pela ação do vento. Para verificar a ocorrência de entomofilia, foi realizado um total de 408 horas de observações focais dos visitantes florais. Além disso, 26 inflorescências de cada espécie estudada foram ensacadas com voil (malha de 0,25 mm) para se verificar a ocorrência de agamospermia.

Key Results A polinização pelo vento não se mostrou eficiente para as espécies estudadas. As três espécies receberam visitas de indivíduos de Coleoptera, Díptera e Hymenoptera, com uma maior frequência em *L. arrecta*. Espécies de Díptera foram consideradas polinizadores efetivos de *L. crassifolia* e *L. spiralis*, e visitantes ocasionais para *L. arrecta*, que não apresentou polinizadores efetivos. Por outro lado, observou-se que 60,8% do total de sementes encontradas se formou por agamospermia nessa espécie. Não foram obtidos resultados dos experimentos de agamospermia para as outras espécies a tempo de inseri-los nesse trabalho. *Leiothrix arrecta* apresentou as inflorescências mais inconspícuas dentre as espécies estudadas, com menor diâmetro, número de flores e proporção entre flores pistiladas/estaminadas, além de não apresentarem odor.

Conclusions *L. crassifolia* e *L. spiralis* são aparentemente entomofílicas, enquanto *L. arrecta* apresenta uma combinação de entomofilia e agamospermia, diferente do que é conhecido para a maioria das outras espécies de Eriocaulaceae, que são primariamente

entomofílicas. É possível que *L. crassifolia* e *L. spiralis* tenham a formação de sementes afetada pela eliminação dos polinizadores em grandes incêndios, o que ocorreria com menor intensidade em *L. arrecta*. A combinação de entomofilia e agamospermia parece ser uma estratégia vantajosa para *L. arrecta* e outras espécies do grupo das ‘pseudo-vivíparas formadoras de copa’, que ocorrem nos habitats com maior cobertura vegetal observados entre as espécies de *Leiothrix*, e que sofrem os efeitos mais drásticos da queima.

Palavras-chave: estratégias de propagação, pseudo-viviparidade, rizomas, anemofilia, entomofilia.

Abstract

Background and Aims According to field studies focusing on *Comanthera* species, Eriocaulaceae is a primarily entomophilous family. However, excepting *Eriocaulon parkeri* – an aquatic self-pollinated species –, nothing is known about pollination systems in other Eriocaulaceae genus with reproductive strategies and flower characteristics distinct from *Comanthera*, which have conspicuous inflorescences. Species in *Leiothrix* show high levels of clonal propagation, as well as inconspicuous inflorescences bearing pseudo-viviparous ramets. In this study we investigated the pollination system of three congeneric/sympatric species: *Leiothrix crassifolia* (rhizomatous), *L. spiralis* (rhizomatous and pseudoviviparous) and *L. arrecta* (pseudoviviparous). The ultimate goal was to generate subsidies for management and in situ conservation of Eriocaulaceae species in face of an apparent increase of fire frequency in the Cerrado, which can eliminate pollinators from certain areas for some time.

Methods We investigated floral biology in field and laboratory. In order to identify if the species were anemophilic, experiments were performed to check for airborne pollen and to verify if pollen grains are loosened by the wind from the anthers. To verify the occurrence of entomophily and check for floral visitors, we performed 408 hours of focal observations. In addition, 26 inflorescences of *L. arrecta* were bagged with voil (mesh 0.25 mm) to verify the occurrence of agamospermy.

Key Results Wind pollination was discarded for the study species. All of them were visited by Coleoptera, Diptera and Hymenoptera individuals, a higher frequency being observed in *L. arrecta*. Diptera species were considered effective pollinators of *L. crassifolia* and *L. spiralis*, and occasional visitors of *L. arrecta*, which had not effective pollinators. On the other hand, the study showed that 60.8% of the seed set in *L. arrecta* was due to agamospermy, while such experiments for other species were not finished to be included in this paper. *Leiothrix arrecta* also presented the most inconspicuous inflorescences among the study species, with smaller diameter, flower numbers and proportion of pistillate/staminate flowers.

Conclusions *L. crassifolia* and *L. spiralis* seems to be aentomophilous, but *L. arrecta* presents a combination of entomophily and agamospermy unlike what is known for other Eriocaulaceae species. Probably *L. crassifolia* and *L. spiralis* have seed set affected by pollinator elimination in large fires. Such effect may occur moderately in *L. arrecta*. The combination of entomophily and agamospermy seems to be an efficient strategy to *L. arrecta* and other species of the 'pseudo-viviparous canopy forming' group, which occur in habitats with the higher vegetation cover observed between *Leiothrix* species, which suffer the most drastic effects of burning.

Key-words: reproductive strategies, pseudovivipary, anemophily, entomophily.

Introdução

Na ordem Poales estão incluídas 17 famílias (APG 2008), das quais, de acordo com caracteres florais, Bromeliaceae, Rapateaceae, Mayacaceae, Xyridaceae e Eriocaulaceae são consideradas predominantemente zoófilas. Esse sistema é tido como o modo basal de polinização das espécies dessa ordem, mas as espécies das demais famílias são consideradas anemófilas (Linder & Rudall 2005). A partir de características morfológicas e eventuais observações em campo, alguns autores sugeriram que a anemofilia fosse a principal síndrome de polinização de Eriocaulaceae (Kral 1966 *apud* Ramos *et al.* 2005; Giulietti 1984; Judd *et al.*, 2002), mas a entomofilia já foi apontada como o sistema de polinização provavelmente predominante da família (Uphof 1927 *apud* Giulietti 1984, Hamman 1964 *apud* Giulietti 1984; Hensold 1988; Sano 1996; Rosa & Scatena 2003).

A solução desse conflito vem sendo obtida por meio de análises morfológicas detalhadas ou por meio de pesquisas realizadas em campo na última década. Nas espécies da sub-família Paepalanthoideae, que inclui oito gêneros de Eriocaulaceae, foram observados pistilódios e apêndices produtores de néctar em flores estaminadas e pistiladas, respectivamente (Rosa & Scatena 2007, Oriani *et al.* 2009). Nos dois gêneros restantes de Eriocaulaceae, incluídos em Eriocauloideae, as pétalas de flores pistiladas e estaminadas têm glândulas secretoras de néctar, além de pistilódios nectaríferos nas flores estaminadas (Rosa & Scatena 2003), indicando ser uma família potencialmente entomofílica. Estudos em campo com quatro espécies de *Comanthera* revelaram que elas são polinizadas por pequenos insetos de Thysanoptera, Hemiptera, Psocoptera, Hymenoptera e principalmente Coleoptera e Diptera (Ramos *et al.* 2005; Bedê 2006; Oriani *et al.* 2009). Por outro lado, *Eriocaulon parkeri* é autopolinizada (Sawyer *et al.* 2005).

Eriocaulaceae inclui cerca de 1.200 espécies das quais 96% são endêmicas de alguma região do mundo (Giulietti *et al.* 2005). Têm distribuição pantropical, mas a maioria ocorre nas montanhas da América do Sul (Giulietti & Hensold 1990). No Brasil, 70% das 548 espécies nativas ocorrem nos campos rupestres, fitofisionomias do bioma Cerrado, na Cadeia do Espinhaço (Giulietti *et al.* 1987, Giulietti *et al.* 2005).

Leiothrix é restrito à América do Sul, mas quase todas as espécies são endêmicas em regiões montanhosas do Cerrado, sendo a Serra do Cipó, em Minas Gerais, seu principal centro de dispersão, com 19 das 37 espécies conhecidas (Giulietti *et al.* 1995, Giulietti & Hensold 1990). Entretanto, uma revisão taxonômica do gênero está em curso e indica que podem haver 64 espécies, sendo mais de 40 endêmicas de Minas Gerais (veja Andrade *et al.* 2010).

Esse gênero inclui espécies quase exclusivamente seminíferas e outras com elevado grau de propagação vegetativa (Giulietti 1984, Coelho *et al.* 2008a). Em metade das espécies ocorre a pseudo-viviparidade, através da qual rametes se formam a partir de células meristemáticas na porção centro-apical de capítulos, sendo esses total ou parcialmente desprovidos de flores (Monteiro-Scanavacca, 1976, Giulietti 1984). É sugerido que a produção de sementes seja limitada em plantas pseudo-vivíparas devido à substituição parcial ou total de flores por centenas ou até milhares de rametes (Lee & Harmer, 1980; Bauert 1993; Miao *et al.* 1998). Além disso, nas espécies pseudo-vivíparas de *Leiothrix* os capítulos são muito numerosos mas pouco conspícuos, sendo pequenos, com cores esmaecidas, brácteas involucrais diminutas, poucas flores pistiladas e com escapos curtos e/ou decumbentes (Monteiro-Scanavacca 1976, Giulietti 1978, 1984). Cada capítulo produz poucas sementes, e a considerar pelas características morfológicas, pode-se supor que sejam anemófilos.

No Cerrado, as queimadas são eventos naturais e anteriores à ocupação humana, cuja ocorrência coincide aproximadamente com a expansão das savanas e gramíneas C4 em todo o mundo, há cerca de 10 milhões de anos (Simon *et al.* 2009). As queimadas são consideradas o principal fator responsável pela diversificação das espécies vegetais endêmicas desse *hotspot* de biodiversidade (Simon *et al.* 2009). Entretanto, atualmente a maioria das queimadas no Cerrado tem origem antrópica e sua frequência é superior à ocorrência natural desse fenômeno, que é considerado uma ameaça à vida silvestre (Pivello 2011). As Eriocaulaceae são afetadas pelo fogo porque ocorrem predominantemente em formações campestres, que, dentre as fitofisionomias do Cerrado, têm maior flamabilidade devido a mais de 90% de sua cobertura vegetal ser composta por gramíneas, que constituem um combustível fino e muito inflamável (Kauffman *et al.* 1994, Neves *et al.* 2011). Além disso, a queima dos campos é utilizada para a renovação de pastos e para estimular a floração em populações de Eriocaulaceae, cujas espécies pertencentes ao gênero *Comanthera* são as mais visadas pelo mercado nacional e internacional de plantas ornamentais secas, chamadas de sempre-vivas (Parra *et al.* 2010). Estudos experimentais vem demonstrando que o fogo estimula a reprodução em espécies de Eriocaulaceae através do aumento da alocação reprodutiva ou do recrutamento por plântulas devido à eliminação da vegetação competidora (Bedê 2006, Figueiredo 2007). Entretanto, seria importante determinar as síndromes de polinização dessas espécies para se considerar os impactos do fogo na reprodução, decorrentes da possível eliminação temporária de polinizadores pela queima.

Nesse trabalho nós descrevemos o sistema de polinização em três espécies de *Leiothrix* com estratégias de propagação distintas: rizomatosa (*L. crassifolia*), rizomatosa e pseudo-vivípara (*L. spiralis*) e pseudo-vivípara (*L. arrecta*). Nós procuramos responder às seguintes perguntas: a) Qual é o sistema de polinização das

espécies estudadas?; b) Ele difere entre espécies de *Leiothrix* com diferentes arquiteturas e estratégias de propagação clonal?; c) Ele difere das espécies de Eriocaulaceae estudadas até o presente, que apresentam reduzido grau de propagação clonal, inflorescências grandes, conspícuas e sem brotamentos vegetativos?

O objetivo final foi gerar subsídios para o manejo e conservação *in situ* de espécies de Eriocaulaceae diante de um aparente aumento da frequência de queimadas no Cerrado ocorrido nas últimas décadas, com base na determinação das suas síndromes de polinização. Que seja do nosso conhecimento, esse é o primeiro trabalho a descrever o sistema de polinização em espécies pseudo-vivíparas.

Material e Métodos

Área de estudo

A Serra do Cipó localiza-se no estado de Minas Gerais, Brasil, na porção sul da Cadeia do Espinhaço. O clima da região é mesotérmico, com verões frescos e estação seca bem pronunciada (abril a setembro). As temperaturas médias anuais oscilam entre 17° e 18,5°C e a precipitação pluviométrica é de aproximadamente 1.500 mm, apresentando um déficit hídrico anual que pode chegar a 60 mm. O solo é raso, ácido, arenoso, fino ou cascalhento, deficiente em matéria orgânica e nutrientes (Giulietti *et al.* 1987, Giulietti & Hensold 1990). Os campos rupestres são encontrados acima de 900 m e são caracterizados pela presença de afloramentos rochosos de quartzito e arenito, e por um extrato herbáceo entremeado por arbustos esparsos, no qual as famílias melhor representadas são Poaceae, Cyperaceae, Velloziaceae e Eriocaulaceae (Giulietti & Hensold, 1990). As populações de *Leiothrix* estudadas encontravam-se na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira e no Parque Nacional da Serra do Cipó (S 19°

16.211' e W 43° 32.121'; S 19°15.636' e W 43°32.281'; S 19°15.578' e W 43°31.740'), em uma altitude de aproximadamente 1.400 m.

Espécies Estudadas

Leiothrix crassifolia pertence ao grupo das espécies com estratégia *rizomatosa e produtora de sementes* (Coelho *et al.* 2008a). Genetes compactos do tipo falange (*sensu* Lovett Doust 1981) são formados por meio da multiplicação de rametes originados de rizomas. O crescimento dos clones é centrífugo e a mortalidade dos rametes centrais (mais velhos) resulta na formação de anéis com até 44 rosetas (Coelho *et al.* 2007). Entretanto, devido ao rompimento dos caules velhos, os indivíduos estruturais (*sensu* Vuorisalo & Tuomi, 1996) não passam de nove rametes fisicamente conectados. Cada indivíduo produz em média 11 capítulos e o recrutamento por intermédio de plântulas é comum em suas populações, superando o recrutamento efetuado por meio de brotamentos (Coelho *et al.* 2007, 2008b, Figura 1A).

Leiothrix spiralis apresenta a estratégia *pseudo-vivípara enraizada* (Coelho *et al.* 2008a). Alguns rametes se originam de rizomas, formando genetes de até 5 rosetas com 2,6 capítulos em média (Coelho *et al.* 2007). A maior parte dos rametes, entretanto, é produzida por pseudo-viviparidade. Nesse processo, à medida que as sementes são dispersas, os escapos florais flexíveis e decumbentes crescem se entremeando com a vegetação, até alcançarem o solo. Os rametes se formam ainda suspensos ou, mais comumente, quando os capítulos tocam o solo, possibilitando que cresçam e desenvolvam raízes. Ao final da estação reprodutiva, todos os escapos florais se rompem e os rametes tornam-se independentes (Coelho *et al.* 2005, 2008a; Figura 1B).

Leiothrix arrecta pertence ao grupo das espécies *pseudo-vivíparas formadoras de copa*, que não apresentam propagação por rizomas, mas por pseudo-viviparidade

(Coelho *et al.* 2008a). Cada indivíduo pode conter dezenas de capítulos e centenas de rametes. As rosetas se formam precocemente e permanecem ligadas à geração parental por meio de escapos florais perenes, os quais originam outros propágulos. Estes podem se enraizar quando tocam o solo, mas a maioria permanece suspensa, entremeada com a vegetação herbácea, formando uma copa de rametes. O hábito escandente possibilita que indivíduos com essa estratégia de propagação habitem locais com vegetação mais densa do que nos locais onde suas congêneres ocorrem (Coelho *et al.* 2008a). A proporção entre rametes suspensos e enraizados de *L. vivipara*, uma espécie pseudo-vivípara formadora de copa, pode variar de 100:1 em locais onde a vegetação é densa, para 10:1 onde a vegetação é mais rala (Coelho *et al.* 2005, Figura 1C).

Biologia floral e polinização

As observações de campo foram realizadas no período de floração das espécies, ou seja, em setembro-outubro de 2009 e 2010 para *L. arrecta*, e janeiro-fevereiro de 2010 e 2011 para *L. crassifolia* e *L. spiralis*. Naqueles casos em que as unidades amostrais foram indivíduos, esses foram definidos como *indivíduos estruturais*, ou seja, as unidades capazes de se reproduzir, manter e interagir com o ambiente, compostas por todos os seus rametes fisicamente conectados (*sensu* Vuorisalo & Tuomi 1996).

Biologia floral – Para verificar o desenvolvimento das flores, o horário de exposição das anteras e estigmas, a duração de cada fase nos capítulos e a possível sobreposição entre as fases estaminada e pistilada das três espécies estudadas (Figura 1 D, E), foram observadas inflorescências entre 07:00hs e 17:30hs para *L. crassifolia* e *L. spiralis*, e entre 6:30hs e 17:30hs para *L. arrecta*, utilizando lupa com aumento de 30x. A presença de odor foi verificada aspirando-se buquês de capítulos a cada hora, de 09:00hs às 17:00hs.

Nós observamos as proporções entre sexos em populações de indivíduos, de capítulos do mesmo indivíduo e de flores do mesmo capítulo. Para definir a proporção de capítulos nas fases estaminada e pistilada em populações de indivíduos e verificar se ela variou no decorrer do período da floração, verificamos o sexo de 200 capítulos por espécie/coleta em três amostragens com intervalos de dez dias para *L. crassifolia* e *L. spiralis*. Como o período de antese de *L. arrecta* é mais longo, observamos 100 capítulos por coleta em três amostragens com intervalos de 15 dias e 60 dias. Para definir a proporção de capítulos nas fases estaminada e pistilada por indivíduo, observamos 50 indivíduos de *L. crassifolia*, *L. spiralis* e *L. arrecta*. Para determinar o número total de flores estaminadas e pistiladas em cada capítulo, essas foram contadas usando uma lupa Zeiss Stemi SV 6 com aumento de 50x, em 30 capítulos de *L. crassifolia*, 30 de *L. spiralis* e 42 capítulos de *L. arrecta*. Finalmente, foram contadas as flores estaminadas e pistiladas em antese por inflorescência em aproximadamente 150 capítulos de *L. crassifolia* e *L. spiralis* e em 80 de *L. arrecta*.

Visitantes Florais – Para verificar a presença de visitantes florais foram feitas observações focais de 7:30hs às 17:30hs em *L. crassifolia* e *L. spiralis* (142 e 130 horas de observação, respectivamente) e de 6:30hs às 17:30hs em *L. arrecta* (136 horas de observação). Foi considerada uma visita cada vez que o visitante tocou as partes florais reprodutivas de pelo menos uma flor do capítulo, não se fazendo distinção do número de flores visitadas. A duração das visitas e o comportamento dos insetos foram registrados, e estes foram fotografados, coletados por meio de um sugador entomológico e fixados em etanol 70% para identificação. A frequência de visitas foi determinada pelo número de visitas/inflorescência/hora. Como formigas geralmente não são consideradas boas polinizadoras, mas suas visitas a capítulos de *L. arrecta* foram muito numerosas, foi verificada a ocorrência de pólen sobre o corpo de formigas que

visitaram essa espécie. Para isso, o etanol de 20 tubos contendo formigas foi centrifugado por 15 minutos a 3.000 rpm (modificado de Dórea *et al.* 2009). O precipitado dos tubos foi pipetado e analisado em microscópio óptico com aumento de 100x. A classificação dos visitantes foi realizada considerando-se a morfologia, comportamento e frequência de suas visitas a inflorescências nas fases pistilada e estaminada. Devido à dificuldade em se identificar alguns visitantes em campo e à baixa frequência de coleta para identificação específica, estes foram agrupados em morfogrupos, o que pode ter resultado na subestimação do número de espécies polinizadoras e no número de espécies compartilhadas por *Leiothrix* e com outras espécies de Eriocaulaceae.

Anemofilia – Para verificar se o pólen das espécies poderia ser disperso pelo vento, foram realizados dois experimentos. Em um deles foram confeccionados aparatos para a coleta de pólen suspenso no ar, modificados a partir de Kevan *et al.* (2006). Esses aparatos consistiam em uma haste com uma plataforma giratória, à qual se prendiam oito placas de plástico em ângulos de aproximadamente 45°, cada uma com cinco perfurações de 0,5 cm de diâmetro, preenchidas com fita adesiva (Figura 2). Dois desses aparatos foram colocados na interseção entre populações vizinhas de *L. crassifolia* e *L. spiralis*, e quatro aparatos foram colocados próximos a manchas de *L. arrecta*, a no máximo 1 m de distância do indivíduo mais próximo. Para controle, quatro aparatos foram alocados em meio a populações das cyperáceas anemofílicas *Rhynchospora* sp. e *Lagenocarpus rigidus*. Os aparatos ficaram em exposição por dois dias, de 6:30hs às 17:30hs. Além disso, foram montadas lâminas de referência contendo o pólen das espécies estudadas e controle. Posteriormente as fitas adesivas foram examinadas no microscópio para verificar a ocorrência, identificar e contar os grãos de pólen.

Outro experimento foi feito para verificar se o pólen das espécies estudadas era liberado das anteras pela ação do vento na sua faixa de velocidade observada nas áreas de estudo. Para isso, as velocidades máxima e mínima do vento foram medidas em campo por dois dias, a cada hora, por dois minutos, com um anemômetro de paletas digital. Em ambiente fechado, buquês com capítulos das espécies estudadas, na fase estaminada, foram expostos a fluxos de ar nas velocidades máxima e mínima registradas em campo. Os fluxos de ar foram produzidos por um secador de cabelos na temperatura fria e sua velocidade foi calibrada por meio de um anemômetro de paletas digital. Uma moldura rígida com fita adesiva foi colocada atrás dos buquês para captura de pólen. Replicou-se três vezes para as espécies estudadas e apenas uma para *Paspalum* sp. e *Lagenocarpus* sp.

Agamospermia - Para testar a formação de sementes excluindo-se os insetos, 26 capítulos em botão permaneceram ensacados com *voil* (malha de 0,25mm) de janeiro a abril/2012 (*L. crassifolia* e *L. spiralis*), e de agosto a dezembro/2010 (*L. arrecta*). Os capítulos foram dissecados em lupa com aumento de 50x para verificação da formação de sementes.

Resultados

Biologia Floral

Os resultados são apresentados para *L. crassifolia*, *L. spiralis* e *L. arrecta*, respectivamente. Onde os nomes das espécies forem omitidos, considerar essa ordem.

Todas as espécies estudadas produzem inflorescências monóicas em forma de capítulos, cujas flores maturam em uma seqüência centrípeta. Os capítulos maduros têm em média 6,0; 4,0 e 3,0 mm de diâmetro (Tabela 1). As fases e períodos da fenologia reprodutiva foram as seguintes: formação de escapos - meados de outubro, final de

outubro e meados de maio; floração - meados de dezembro a fevereiro, meados de dezembro a março e meados de agosto a novembro; pico da floração - janeiro para *L. crassifolia* e *L. spiralis* e setembro para *L. arrecta*. As fases estaminada e pistilada de um mesmo capítulo não se sobrepuseram em espécie alguma. Foram encontrados capítulos nas fases estaminada e pistilada, em um mesmo indivíduo, em 18,0% de *L. crassifolia*, 10,0% de *L. spiralis* e 7,8% de *L. arrecta*. Os capítulos estaminados apresentaram 1 a 31, 1 a 23, e 1 a 14 flores em antese e os pistilados apresentaram 1 a 8, 1 a 8, e 1 a 5 flores em antese em *L. crassifolia*, *L. spiralis* e *L. arrecta*, respectivamente. A proporção entre capítulos estaminados e pistilados variou ao longo do período reprodutivo (início, meio e final), sendo 5,0 em *L. crassifolia* (amostragem única); 2,5; 12,8 e 13,8 em *L. spiralis*; e 2,0; 3,2 e 4,1 em *L. arrecta* (Tabela 1). O número médio de flores estaminadas e pistiladas em cada capítulo foi 81,3 e 26,5 em *L. crassifolia*; 60 e 15 em *L. spiralis*; e 42 e 6,8 em *L. arrecta*. As flores de *L. arrecta* não emanaram odores, porém as de *L. spiralis* emanaram um odor doce, floral e frutado que se apresentou mais forte nos capítulos em fase pistilada, entre 13:30hs e 15:30hs. *Leiothrix crassifolia* apresentou odor parecido com o de mel e aquele emanado pelas flores de *Cestrum nocturnum* (Solanaceae, nome popular: dama da noite), que se mostrou mais acentuado nas inflorescências em fase pistilada, de 12:00hs às 14:00hs.

Visitantes florais

As espécies estudadas de *Leiothrix* receberam visitas de indivíduos de Coleoptera, Diptera e Hymenoptera (Tabela 2, Figura 3). As visitas ocorreram durante todo o horário de observação em *L. crassifolia* e *L. arrecta* e a partir das 7:30hs em *L. spiralis*. O período de maior frequência de visitação em *Leiothrix crassifolia* e *spiralis* foi de 9:30 às 14:30hs, e em *L. arrecta* foi de 13:30hs às 17:30hs (Figura 4).

Formigas realizaram o maior número de visitas em *L. crassifolia* (o morfogrupo formado por *Solenopsis* sp., *Pheidole* sp., *Linepithema humile* e *Linepithema micans* realizou 57 visitas em flores estaminadas e 141 em flores pistiladas). Entre os Diptera, a maior frequência de visitas foi realizada pelos morfogrupos Chironomoidea (quatro espécies de *Dasyhelea* sp. e *Bryophaenocladus* sp.), com 26 visitas em flores estaminadas e 14 visitas em flores pistiladas, e Chloropidae spp. (*Ectecephala* sp., *Elachiptera sacculicornis*, *Hippelates carrerai*, *Apallates* sp. e *Conioscinella* sp.) com 14 em flores estaminadas e 38 visitas em flores pistiladas. Ambos os morfogrupos foram considerados polinizadores efetivos além do morfogrupo Muscomorpha [*Stomopogon hirtitibia*, *Stomopogon argentina*, *Sarcodexia lambens* e *Tricharaea (Sarcophagula)* sp.] que realizou 7 visitas em flores estaminadas e 15 em flores pistiladas. Todavia, *Syrphus* sp., *Baridinae* sp2. e *Erihrininae* sp. foram polinizadores ocasionais. Os demais insetos foram considerados apenas visitantes eventuais.

Leiothrix spiralis obteve a maior frequência absoluta de visitas realizadas por espécies do morfogrupo Chironomoidea (48 visitas em flores estaminadas e 115 em flores pistiladas). Além desses polinizadores, o grupo Muscomorpha, o grupo de formigas das famílias Myrmicinae e Dolichoderinae e *Pseudomyrmex* sp. foram considerados polinizadores ocasionais.

Leiothrix crassifolia e *L. spiralis*, cujas populações estudadas eram vizinhas, compartilharam visitantes pertencentes aos morfogrupos de Diptera e Hymenoptera, quais sejam: *Elachiptera sacculicornis*, três espécies de *Dasyhelea*, *Stomopogon hirtitibia*, *Linepithema humile* e *L. micans*.

Os visitantes mais frequentes de *L. arrecta* pertenciam ao morfogrupo formado pelas formigas *Solenopsis* sp., *Pheidole* sp., *Linepithema humile* e *Linepithema micans*

(171 visitas em flores estaminadas e 48 em flores pistiladas), considerados polinizadores ocasionais, assim como os morfogrupos de Diptera Chloropidae spp. Chironomoidea spp. e Muscomorpha spp., e a formiga *Camponotus crassus*.

Entre as três espécies estudadas, a frequência de visitação foi ligeiramente maior em *L. arrecta*, seguida de *L. crassifolia* e *L. spiralis*, com média de 0,12; 0,09 e 0,09 visitas/capítulo/hora, respectivamente, considerando-se flores estaminadas e pistiladas (Figura 4). As flores pistiladas contabilizaram o maior número de visitas, sendo 0,09; 0,06 e 0,06 visitas/capítulo/hora, ou seja, *L. crassifolia*, *L. spiralis* e *L. arrecta* receberam cerca de 1,9; 2,2 e 4 vezes mais visitas em flores pistiladas que em estaminadas, respectivamente. As visitas a flores de cada sexo predominaram no mesmo horário em *L. spiralis*, ao contrário de *L. crassifolia*, em que as visitas a flores estaminadas predominaram no final do dia e visitas a flores pistiladas predominaram no meio do dia, e de *L. arrecta*, que teve frequência constante de visitas ao longo do dia em flores estaminadas e maior frequência de visitas em flores pistiladas no final do dia (Figura 4).

O comportamento dos visitantes pertencentes a uma mesma ordem foi semelhante. As formigas transitaram pelos escapos florais e capítulos, buscando os pistilódios e apêndices nectaríferos, tocando as anteras e estigmas com as pernas, cabeça e antenas. *Linepithema* sp. foi observada ainda mastigando as anteras e pistilódios nectaríferos de *L. arrecta*. As visitas realizadas por formigas tiveram duração de um segundo a dois minutos, mas algumas formigas permaneceram por mais de cinco minutos em um mesmo capítulo. Os Dípteros Chironomoidea permaneceram até 74 minutos em um mesmo capítulo. Estes enfiavam as cabeças no interior das corolas, alcançando os pistilódios ou apêndices nectaríferos, e tocavam as anteras e estigmas com a cabeça e pernas. Os Chloropidae apresentaram comportamento semelhante aos

indivíduos do grupo anterior, apesar de que suas visitas foram mais breves, chegando no máximo a seis minutos de permanência. A maioria dos indivíduos das espécies de Syrphidae e Muscomorpha foram observados caminhando sobre os capítulos e assim tocando as partes florais com as pernas. Porém, alguns deles foram também observados encostando o aparelho bucal nas flores. Em geral, os indivíduos de Coleoptera ficaram parados sobre os capítulos, mastigaram as anteras ou buscaram os pistilódios e apêndices nectaríferos. Não ocorreu grão de pólen algum aderido ao corpo das formigas coletadas sobre as flores de *L. arrecta*.

Anemofilia

Foram encontrados 2.136 grãos de pólen, distribuídos entre 35 morfotipos, aderidos às fitas adesivas dos aparatos de captura de pólen junto a *L. crassifolia* e *L. spiralis*, sendo a maioria de *Lagenocarpus* spp. (76,3%). No experimento para *L. arrecta* foram encontrados 2.073 grãos de pólen pertencentes a 30 morfotipos, contudo a maioria pertencente a *Rhynchospora* sp1. (66,1%) e a *Lagenocarpus* sp. (4,5%). Não houve ocorrência de grãos de pólen de *L. spiralis* e *L. crassifolia*, e 20 foram identificados como sendo de *L. arrecta* (1%) (Tabela 3). Padronizando-se o esforço amostral para dois aparatos de captura de pólen expostos durante dois dias, foi encontrado zero grão de pólen de *L. crassifolia* e *L. spiralis*, e dez de *L. arrecta*.

A velocidade mínima e máxima do vento foi de 0,18 m/s e 5,6 m/s (Figura 5). Nenhum grão de pólen de *L. spiralis* foi encontrado nas fitas adesivas utilizadas no experimento no qual o secador de cabelos simulava o vento, e apenas três de *L. arrecta* e sete de *L. crassifolia* foram observados. Das espécies-controle, foram encontrados 91 grãos de pólen de *Paspalum* sp. e 1.629 de *Lagenocarpus* sp. (Tabela 3).

Com relação aos experimentos de agamospermia, apenas aquele com *L. arrecta* foi concluído em tempo dos resultados serem inseridos nessa tese. Foram encontradas 45 sementes maduras em 167 flores femininas nos capítulos de *L. arrecta* ensacados em botão, o que representa um percentual de 8,9 de formação de frutos (Tabela 4).

Discussão

Nossos resultados indicam que espécies de *Leiothrix* com diferentes estratégias de propagação diferem quanto ao sistema de polinização. Assim, *L. crassifolia* e *L. spiralis* são provavelmente entomofílicas, enquanto *L. arrecta* apresenta uma combinação de entomofilia e agamospermia, diferente do que é conhecido para outras espécies de Eriocaulaceae.

Leiothrix arrecta apresentou um elevado número de visitas por formigas e, assim como as outras espécies estudadas, tem características típicas de espécies que são polinizadas por estes insetos, como baixa estatura e nectários de fácil acesso, populações densas, flores diminutas e pouco atrativas, além de habitarem locais quentes e secos (Hickman 1974). Entretanto, formigas não são geralmente consideradas boas polinizadoras porque são generalistas, têm poucas cerdas para adesão de pólen, são pilhadoras e mastigam partes florais (Faegri & van der Pijl 1979, Proctor *et al.*, 1996). Além disso, a ausência de grãos de pólen aderidos ao corpo das formigas visitantes de *L. arrecta* sugere que estas sejam apenas visitantes florais ou polinizadoras eventuais. Diptera é uma ordem considerada muito importante na polinização de flores (Proctor *et al.* 1996). A subordem Nematocera, que inclui Chironomoidea, apesar de não ser considerada importante para polinização, abrange insetos que visitam principalmente flores planas e rasas, nas quais o néctar permanece exposto, ou pequenas flores tubulares densamente agrupadas (Proctor *et al.* 1996), como as de *Leiothrix*. Os demais

dipteros visitantes foram Brachycera, importantes polinizadores de diversas espécies (Proctor *et al.* 1996).

De acordo com os experimentos utilizados para testar a anemofilia, nenhuma das espécies dispersa grãos de pólen no ar em quantidades comparáveis às espécies comprovadamente anemofílicas, utilizadas como controle. A se considerar por esse resultado e pela alta frequência de visitação por polinizadores efetivos tanto em flores estaminadas quanto pistiladas, consideramos que *L. crassifolia* e *L. spiralis* são primariamente entomófilas, mas a agamospermia pode também contribuir para a produção de sementes. A frequência de visitas em *L. arrecta* foi a mais alta entre as espécies estudadas, porém, elas foram realizadas principalmente por formigas, consideradas polinizadores ocasionais. Além disso, houve um elevado percentual de formação de frutos por agamospermia. Esse valor é menor que o normalmente observado em espécies que se reproduzem exclusivamente dessa forma, mas maior que o observado em outras espécies entomofílicas de Eriocaulaceae. Por exemplo, em *Comanthera mucugensis* a agamospermia e a auto-fecundação espontânea contribuíram com 3,5% da formação de frutos (Ramos *et al.* 2005), enquanto em *Comanthera elegans* essa contribuição foi de, no máximo, 12,5% (Oriani *et al.* 2009). Já em *L. arrecta* a agamospermia foi responsável pela formação de 60,8% dos frutos. Portanto, concluímos que essa espécie combina entomofilia com agamospermia. O percentual de formação de frutos por agamospermia em *L. crassifolia* e *L. spiralis* devem ser objeto de publicações futuras.

Um fator que pode ter contribuído para a observação de uma frequência de visitas mais elevada que o esperado nas duas espécies pseudo-vivíparas é a densidade de capítulos nas populações, já que elas formam aglomerados praticamente mono-específicos com centenas de inflorescências. Segundo Carpentier (2002) a mistura de

genetes encontrada em muitas populações de plantas clonais pode ser considerada uma forma original e vantajosa de aumentar o *display* floral com relação ao seu tamanho, e assim atrair polinizadores e minimizar a geitonogamia. Entretanto, a menor frequência de Dípteros (considerados polinizadores efetivos) em *L. arrecta* em comparação com *L. spiralis* pode se dever às características florais dessas duas espécies. Enquanto a primeira apresenta capítulos pouco atrativos, extremamente reduzidos, com poucas flores e ausência de odor, com rametes que se formam precocemente, a segunda apresenta um maior número de flores em antese e odor. Além disso, os rametes pseudo-vivíparos se formam somente quando os escapos florais crescem, tombam e os capítulos tocam o solo, o que se dá após um período de aproximadamente dois meses disponível para a polinização.

A ocorrência de agamospermia em *Leiothrix arrecta*, somada à multiplicação de rametes, indica que essa espécie tem um elevado grau de propagação clonal (Coelho *et al.* 2005, 2006). Pode-se supor que a agamospermia tenha evoluído nessa espécie para a manutenção de genótipos adaptados a condições restritas, uma vez que suas populações, assim como de outras espécies de *Leiothrix* com a mesma estratégia de propagação, se distribuem em manchas restritas de recursos favoráveis ao seu estabelecimento (Coelho *et al.* 2008a). Nesse caso, a auto-fecundação e a geitonogamia seriam sistemas reprodutivos vantajosos, o que é improvável, já que as flores masculinas e femininas de um mesmo capítulo ou de um mesmo indivíduo não ficam disponíveis simultaneamente. Alternativamente, nós acreditamos que a formação de sementes por agamospermia em *L. arrecta* seja relacionada à restrição de polinizadores efetivos devido ao menor *display* floral, que por sua vez, se deve à partição de recursos entre um enorme número de capítulos, que vão originar várias gerações de rametes suspensos, permitindo que espécies com essa estratégia de propagação compitam com as espécies vizinhas e

ocorram em habitats com cobertura vegetal com as maiores densidades observadas para o gênero (Coelho *et al.* 2008a). De fato, nossas pesquisas vêm mostrando que, dentre as espécies abordadas no presente trabalho, *L. arrecta* é a que produz maior número de capítulos e sementes por indivíduo, e que seu empenho em biomassa reprodutiva balanceado pela biomassa vegetativa (esforço reprodutivo) é maior que em *L. spiralis* e igual ao de *L. crassifolia* (veja capítulo 1 nesta tese).

A maioria das espécies de Eriocaulaceae estudadas até o momento com relação ao sistema de polinização (*Comanthera mucugensis*, *C. curralensis*, *C. elegans* e *C. elegantula*) são entomófilas e têm uma produção residual de sementes por agamospermia e auto-fecundação espontânea (Ramos *et al.* 2005, Oriani *et al.* 2009, Bedê 2006). Essas espécies apresentam inflorescências vistosas, escapos rígidos e eretos, capítulos com diâmetro entre 0,6 e 2,0 cm, numerosas flores abertas por fase reprodutiva (4 a 19 estaminadas e 15 a 50 pistiladas nas duas primeiras espécies), brácteas involucrais bem desenvolvidas e cores claras (Ramos *et al.* 2005, Oriani *et al.* 2009, Bedê 2006). A única exceção é dada por *Eriocaulon parkeri*, que tem a autopolinização como a principal forma de reprodução (Sawyer *et al.* 2005). Essa espécie habita estuários na costa leste dos Estados Unidos e seus pequenos capítulos (0,3 a 0,6 cm de diâmetro) estão freqüentemente submersos e recobertos por uma camada de perifíton, o que limitaria o acesso de polinizadores às flores (Sawyer *et al.* 2005).

Com exceção de *E. parkeri*, todas as espécies de Eriocaulaceae estudadas compartilham características encontradas em espécies entomofílicas pouco especializadas, polinizadas por Diptera e Coleoptera, como a presença de numerosas inflorescências, flores pequenas e monóicas, anteras e estigmas expostos acima do perianto e uma elevada proporção estaminadas: pistiladas (Faegri & van der Pijl 1979, Endress 1998, Culley *et al.* 2002, Friedman & Barret 2009). Ainda que *Leiothrix* e

Comanthera apresentem diferenças morfológicas, e apesar da distância entre as populações estudadas (todas se localizavam na Cadeia do Espinhaço, mas *C. mucugensis* e *C. curralensis* se encontravam na Chapada Diamantina, *C. elegans* o Planalto de Diamantina e *Leiothrix* spp. na Serra do Cipó), essas espécies compartilharam visitantes em termos de grandes grupos, incluindo as famílias Crysomelidae, Curculionidae, Syrphidae, Sarcophagidae e Halicidae e os gêneros *Solenopsis*, *Camponotus* e *Stomopogon*.

Foi observada uma frequência de visitação (número de visitas/capítulo/hora) variável entre espécies e maior em *Comanthera* spp. que em *Leiothrix* spp. (0,63 em *C. mucugensis*; 0,14 em *C. curralensis*; 0,09 em *L. crassifolia*, 0,09 em *L. spiralis* e 0,12 em *L. arrecta*). Além disso, foi encontrado um maior sucesso de produção de frutos por polinização natural (incluindo entomofilia, anemofilia, auto-fecundação espontânea e agamospermia) no primeiro gênero, com eficiência de 92,2% em *C. mucugensis*, > 87% em *C. elegans*, 6,2% em *L. crassifolia*, 22,6% em *L. spiralis* e 14,6% em *L. arrecta* (Ramos *et al.* 2005, Oriani *et al.* 2009). Essas diferenças podem se dever a vários fatores, como diferenças no *display* floral, densidade das populações, disponibilidade de polinizadores, número de espécies floridas simultaneamente, abundância de nutrientes no solo, dentre outras. Entretanto, nas espécies estudadas de *Leiothrix* há possibilidade do limitado sucesso de produção de sementes ser contrabalanceado pela propagação clonal, já que em suas populações o recrutamento por rametes pseudo-vivíparos ou originados de rizomas é freqüente (Coelho *et al.* 2005, 2006, 2007a, b, 2008). Em uma população de *L. spiralis*, por exemplo, Neves (dados não publicados) observou que, do total de recrutas sobreviventes, após um período de um ano, cerca de 20% eram plântulas e o restante rametes pseudo-vivíparos ou originados de rizomas.

O fogo pode aumentar a quantidade de recursos para visitantes de espécies que florescem sob estímulo da queima (e.g. Orchidaceae, Iridaceae, Liliaceae, Amaryllidaceae, Poaceae e Cyperaceae; Bond & Wilgen 1996), mas pode também afetar negativamente os polinizadores, eliminando-os diretamente pela queima e indiretamente pela redução da vegetação, que serve de alimento e abrigo contra predadores, como foi observado para borboletas de pradarias (Swengel 1996). Lillie (2011) observou uma redução marginal no número de abelhas em uma área queimada de serpentina, em comparação com uma área não queimada, assim como uma mudança marginal na composição da comunidade entre as duas áreas. Com exceção de *L. arrecta*, as espécies de Eriocaulaceae já estudadas são primariamente entomófilas e polinizadas por insetos de pequeno porte e com capacidade de dispersão aparentemente limitada. É possível que durante grandes incêndios eles sejam eliminados e que a recolonização seja lenta, o que poderia levar à diminuição da formação de sementes durante os meses seguintes. Assim, a produção de sementes pode estar superestimada em estudos que avaliam os impactos da queima sobre a reprodução de espécies entomófilas de Eriocaulaceae através da queima experimental de pequenas parcelas (ex. Bedê 2006), já que os insetos podem rapidamente recolonizá-las a partir das áreas não queimadas ao redor. Como *L. arrecta* se propaga em grande parte por agamospermia, essa espécie teria a formação de sementes menos afetada pelas queimadas. Essa parece ser uma estratégia vantajosa para essa e outras espécies do grupo das *pseudo-vivíparas formadoras de copa*, que ocorrem nos habitats com maior cobertura vegetal dentre as espécies do gênero, e sofrem, portanto, os efeitos mais fortes da queima. Espécies com outras estratégias de propagação, como *rizomatosa e produtora de sementes e pseudo-vivípara enraizada* ocorrem em densidades populacionais mais baixas e em habitats com cobertura vegetal mais rala (Coelho *et al.* 2008), onde a queima deve ser

infrequente e branda. Esse resultado está de acordo com a história de vida de *L. arrecta*, considerada uma espécie *fire-recruiter* devido aos indivíduos acumularem biomassa epigéia morta e combustível que é totalmente eliminada pelo fogo, além de apresentarem recrutamento em massa após a queima a partir de sementes armazenadas em um banco no solo (Neves *et al.* 2011, Neves *et al.* capítulo 3 desta tese).

Agradecimento

Agradecemos a: Jonathan Christopher Macedo, Aline Quaresma e Nathalia Guimarães Oliveira pela ajuda em campo e em laboratório; Ana Maria Giulietti e Lívia Eschternacht pela identificação das plantas; Maria Luiza Felipe Bauer, Arlindo Serpa Filho, Odair Francisco, Cátia Mello Patiu e Márcia Couri pela identificação dos Diptera; Flávio Siqueira e Flávia Viana pela identificação das formigas; Jonathan Christopher Macedo pela identificação dos Coleoptera; Kátia Torres Ribeiro e Edward Elias Jr. pelo apoio logístico na Serra do Cipó; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto; CNPq e CAPES pelas bolsas de doutorado e REUNI concedidas à primeira autora; e Instituto Chico Mendes de conservação da Biodiversidade (ICMBio) pelas licenças de coleta concedidas.

Referências Bibliográficas

Andrade MJG, Giulietti AM, Rapini A, Queiroz LP, Conceição AS, Almeida PRM,

van den Berg C. 2010. A comprehensive phylogenetic analysis of Eriocaulaceae: Evidence from nuclear (ITS) and plastid (psbA-trnH and trnL-F) DNA sequences. *Taxon* **59** (2): 379–388.

Bauert MR. 1993. Vivipary in *Polygonum viviparum*: an adaptation to cold climate?

Nordic Journal of Botany **13**: 473–480.

- Bedê LC. 2006.** Alternativas para o uso sustentado de sempre-vivas: efeitos do manejo extrativista sobre *Comanthera elegantulus* Ruhland (Eriocaulaceae). Doctor Thesis, Universidade Federal de Minas Gerais, Brazil.
- Bond WJ, van Wilgen BW. 1996.** *Fire and Plants*. London, UK: Chapman and Hall.
- Charpentier, A. 2002.** Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology* **15**: 521-530.
- Coelho FF, Capelo CDL, Neves ACO, Figueira JEC. 2005.** Pseudovivipary in two rupestrian endemic species (*Leiothrix spiralis* and *Leiothrix vivipara*). *Current Science* **88**(8): 1225-1226.
- Coelho FF, Capelo CDL, Neves ACO, Martins, RP, Figueira JEC. 2006.** Seasonal Timing of Pseudoviviparous Reproduction of *Leiothrix* (Eriocaulaceae) Rupestrian Species in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* **98**: 1189-1195.
- Coelho FF, Capelo CDL, Neves ACO, Figueira JEC. 2007.** Vegetative propagation strategies of four rupestrian species of *Leiothrix* (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **30** (4): 687-694.
- Coelho FF, Capelo C, Ribeiro LC, Figueira JEC. 2008a.** Reproductive modes in *Leiothrix* (Eriocaulaceae) in South-eastern Brazil: the role of microenvironmental heterogeneity. *Annals of Botany* **101**:353-360.
- Coelho FF, Capelo CD, Figueira JEC. 2008b.** Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of Rupestrian grasslands: *Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa* and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Flora* **203**: 152–161.
- Culley TM, Weller SG, Sakai AK. 2002.** The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* **17** (8): 361-369.

- Dórea MC, Santos FAR, Lima LCL, Figuero LR. 2009.** Análise polínica do resíduo pós-emergência de ninhos de *Centris tarsata* Smith (Hymenoptera: Apidae, Centridini). *Neotropical Entomology* **38**(2): 197-202.
- Endress PK. 1998.** Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge University Press.
- Faegri K, van der Pijl L. 1979.** *The principles of the pollination ecology*, 3a ed. Oxford: Pergamon Press.
- Figueiredo IB. 2007.** *Efeito do fogo em populações de capim dourado (Syngonanthus nitens, Eriocaulaceae) no Jalapão, TO.* Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade de Brasília. 72p.
- Friedman J, Barrett SCH. 2009.** Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany* **103**: 1515–1527.
- Giulietti AM. 1978.** Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Tese de pós doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Giulietti AM. 1984.** Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Tese de Livre-docência. Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Giulietti AM, Menezes NL, Pirani JR, Meguro M, Wanderley MGL. 1987.** Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* **9**: 1- 151.
- Giulietti AM, Hensold N. 1990.** Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* **4** (1): 133-159.

- Giulietti AM, Amaral MCE, Bittrich V. 1995.** Phylogenetic analyses of inter- and infrageneric relationships of *Leiotrhix* Ruhland (Eriocaulaceae). *Kew Bull.* **50**: 55–71.
- Giulietti AM, Harley RM, Queiroz LP, Wanderley MGL, Van den Berg C. 2005.** Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. *Megadiversidade* **1** (1): 52-61.
- Hensold NC. 1988.** Morphology and systematics of *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). *Systematic Botanic Monographs* **23**: 1–150.
- Hickman JC. 1974.** Pollination by Ants: A Low-Energy System. *Science* **184**: 1290-1292.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens, PF, Donogue MJ. 2002.** *Plant systematics: a phylogenetic approach*, 2nd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Kauffman JB, Cummings DL, Ward DE. 1994.** Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian Cerrado. *The Journal of Ecology* **82** (3): 519-531.
- Kevan PG, DiGiovanni F, Ho RH, Taki H, Ferguson KA, Pawlowsky KA. 2006.** A simple method for collecting airborne pollen. *Journal of Biologic Education* **40** (4): 181-183.
- Lee JA, Harmer R. 1980.** Vivipary, a reproductive strategy in response to environmental stresses? *Oikos* **35**: 254–265.
- Lillie S. 2011.** *The role of fire in shaping pollinator communities: a post burn analysis of bees in serpentine habitat*. Master of arts in biological sciences thesis, Humboldt State University, United States of America.
- Linder HP, Rudall PJ. 2005.** Evolutionary History of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**:107–24.

- Lovett Doust L, 1981.** Population dynamics and local specialisation in a clonal plant *Ranunculus repens*. II. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* **69**: 743–755.
- Miao SL, Kong L, Lorenzen B, Johnson, RR. 1998.** Versatile modes of propagation in *Cladium jamaicense* in the Florida Everglades. *Annals of Botany* **82**: 285–290.
- Monteiro-Scanavacca, WR, Mazzoni, SC, Giuletta AM. 1976.** Reprodução vegetativa a partir da inflorescência em Eriocaulaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* **4**: 61-72.
- Neves ACO, Bedê LC, Martins RP. 2011.** Revisão sobre os efeitos do fogo em Eriocaulaceae como subsídio para a sua conservação. *BioBrasil* **2**:50-66.
- Oriani A, Sano PT, Scatena VT. 2009.** Pollination biology of *Comanthera elegans* (Eriocaulaceae – Poales). *Australian Journal of Botany* **57**: 94–105.
- Pivello VR. 2011.** The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. *Fire Ecology* **7** (1): 24-39.
- Parra LR, Giuletta AM, Andrade MJG, Berg C. 2010.** Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon* **59** (4): 1135–1146.
- Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996.** *The Natural History Of Pollination*. London: Harper Collins.
- Ramos COC, Borba EL, Funch LS. 2005.** Pollination in Brazilian *Comanthera* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily instead of anemophily. *Annals of Botany* **96**: 387–397.
- Rosa MM, Scatena VL. 2003.** Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Comanthera caulescens* (Eriocaulaceae). *Flora* **198**: 188–199.
- Rosa MM, Scatena VL. 2007.** Floral anatomy of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae, Poales) and their nectariferous structures. *Annals of Botany* **99**: 131–139.

- Sano PT. 1996.** Fenologia de *Paepalanthus hilairei* Koern., *P. Polyanthus* (Bong.) Kunth e *P. robustus* Silveira: *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* Koern.— Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* **10**: 317–328.
- Sawyer NW, Mertins DS, Schuster LA. 2005.** Pollination biology of *Eriocaulon pakeri* in Connecticut. *Aquatic Botany* **82**: 113-120.
- Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 2009.** Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *PNAS* **106** (48): 20359–20364.
- Stevens PF. 2008** Angiosperm Phylogeny Website.
<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> .22 Jan.2012
- Vuorisalo T, Tuomi J. 1996.** Unitary and modular organisms: criteria for ecological division. *Oikos* **47,3**: 382-385.

Tabela 1: Aspectos da biologia floral das três espécies de *Leiothrix* (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, MG, Brasil.

	<i>L. crassifolia</i>	<i>L. spiralis</i>	<i>L. arrecta</i>
Diâmetro dos capítulos	0,4-0,8 cm (média = 0,6 cm)	0,3-0,6 cm (média = 0,4 cm)	0,2-0,4 cm (média = 0,3 cm)
Época de formação dos escapos florais	Meados de outubro	Final de outubro	Meados de maio
Época de floração	Meados de dezembro a fevereiro	Meados de dezembro a março	Meados de agosto a novembro
Época do pico de floração	Janeiro	Janeiro	Setembro
Sobreposição de fases pistilada e estaminada em indivíduos	0,2 %	0,1 %	0,1 %
Número de flores pistiladas em antese	1 a 31	1 a 23	1 a 14
Número de flores estaminadas em antese	1 a 8	1 a 8	1 a 5
Proporção entre capítulos estaminados e pistilados	5,0	2,5; 12,8 e 13,8*	2; 3,2 e 4,1*
Número médio de flores estaminadas por capítulo	81,3	60,0	42,0
Número médio de flores pistiladas por capítulo	26,5	15,0	6,8
Número médio de sementes por capítulo	11,3	10,0	5,1
Caracterização do odor nas flores	Mel, lembrando o cheiro de dama da noite	Floral e frutado	Ausente

* O número de flores em antese se refere a coletas feitas no início, meio e final da estação reprodutiva.

Tabela 2: Visitas observadas em flores pistiladas e estaminadas de *Leiothrix* spp. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, MG, Brasil. PE: polinizador efetivo, PO: polinizador ocasional e V: visitante.

	<i>L. crassifolia</i> estaminada	<i>L. crassifolia</i> pistilada	Classificação dos visitantes	<i>L. spiralis</i> estaminada	<i>L. spiralis</i> pistilada	Classificação dos visitantes	<i>L. arrecta</i> estaminada	<i>L. arrecta</i> pistilada	Classificação dos visitantes
Diptera									
Chloropidae spp.*	14	38	PE	3	-		5	2	PO
Chironomoidea spp.**	26	14	PE	48	115	PE	18	4	PO
Muscomorpha spp.***	7	15	PE	3	8	PO	6	2	PO
Sirphidae									
<i>Syrphus</i> sp.	5	7	PO	3	8	PO	-	-	
Hymenoptera									
Myrmicinae e Dolichoderinae									
<i>Solenopsis</i> sp., <i>Pheidole</i> sp., <i>Linepithema humile</i> e <i>Linepithema micans</i>									
	57	141	PO	5	9	PO	171	48	PO
Formicinae									
<i>Camponotus crassus</i>	-	-		-	-		24	7	PO
Pseudomyrmicinae									
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	-	-		6	10	PO	4	-	V
Coleoptera									
Curculionidae									
Baridinae sp1									
	-	3	V	-	-		-	-	
Baridinae sp2									
	1	1	PO	-	-		-	-	
Erirhininae sp1									
	1	1	PO	-	-		-	-	
Entiminae sp1									
	1	-	V	-	-		-	-	
Curculioninae sp.									
		-		-	1	V	-	-	
Crysomelidae									
Eumopinae sp.									
	3	-	V	-	-		-	-	
Buprestidae									

Buprestinae sp.

-

-

-

-

1

-

V

**Ectecephala* sp., *Elachiptera sacculicornis*, *Hippelates carrerai*, *Apallates* sp. e *Conioscinella* sp.

***Dasyhelea* sp1, sp2, sp3 , sp4 e *Bryophaenocladus* sp.

****Stomopogon hirtitibia*, *Stomopogon argentina*, *Sarcodexia lambens* e *Tricharaea (Sarcophagula)* sp.

Tabela 3: Números absolutos e percentuais de grãos de pólen em suspensão no ar na Serra do Cipó, MG, Brasil, e capturados em lâminas adesivas dispostas contra fluxos de ar com velocidades iguais às médias das velocidades mínima e máxima do vento observadas em campo. As espécies estudadas foram *Leiothrix crassifolia*, *L. spiralis* e *L. arrecta* (Eriocaulaceae). As demais (espécies anemófilas de Cyperaceae) foram usadas como controle.

	Em suspensão no ar		Estimulação com fluxo de ar	
	Valor absoluto	Valor percentual	Velocidade mínima	Velocidade máxima
<i>L. crassifolia</i>	0	0	0	7
<i>L. spiralis</i>	0	0	0	0
<i>L. arrecta</i>	20	1	0	3
<i>Rhynchospora</i> sp1.	1370	66,1	-	-
<i>Lagenocarpus</i> spp.	1969	76,3	-	-
<i>Lagenocarpus</i> sp.	94	4,5	2	1629
<i>Paspalum</i> sp.	-	-	2	91

Tabela 4: Percentual de formação de frutos através de polinização natural em *Leiothrix* spp. (Eriocaulaceae) e agamospermia em *L. arrecta*, na Serra do Cipó, MG, Brasil.

Tratamento	Capítulos	Flores pistiladas	Produção de frutos (%)	Sementes
Natural <i>Leiothrix crassifolia</i>	21	652	6,18	121
Natural <i>Leiothrix spiralis</i>	20	295	22,59	200
Natural <i>Leiothrix arrecta</i>	29	173	14,64	76
Capítulos ensacados de <i>Leiothrix arrecta</i>	26	167	8,9	45

A)



B)



C)



D)



E)

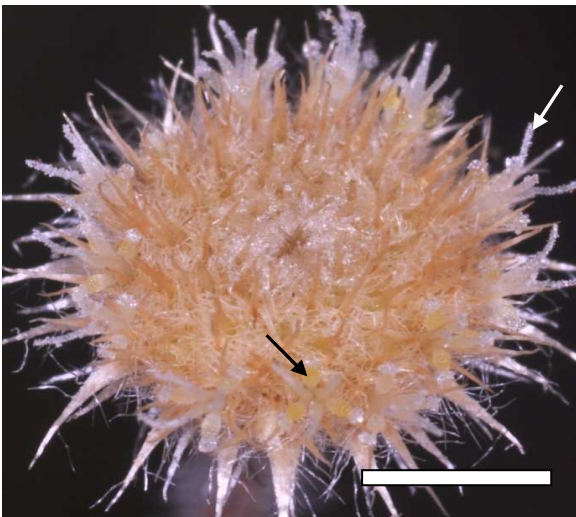
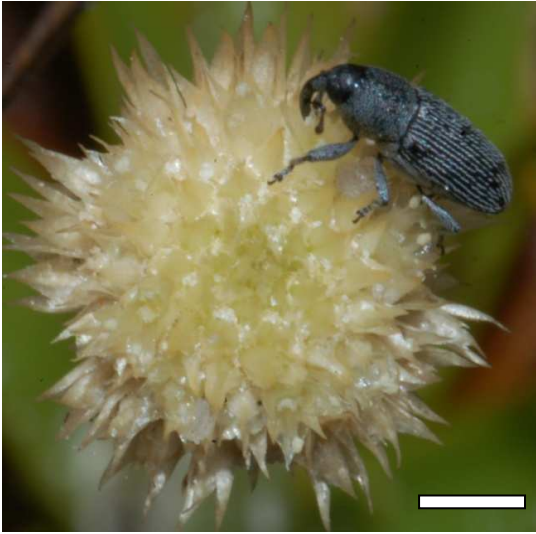


Figura 1: Estruturas vegetativas e sexuadas de *Leiothrix* spp. (Eriocaulaceae): A) *L. crassifolia* forma densas touceiras de rametes conectados por rizomas e se propaga ainda por sementes, sendo sua estratégia de propagação chamada de *rizomatosa e produtora de sementes*. Seus capítulos são os mais conspícuos entre as três espécies estudadas; B) *L. spiralis* apresenta alguma multiplicação por rizomas (veja o aglomerado de rosetas à direita), mas se propaga principalmente por pseudo-viviparidade. Os rametes pseudo-vivíparos se formam na região central dos capítulos geralmente quando estes tocam o solo, o que é possibilitado pelo alongamento de escapos florais decumbentes, que atingem mais de 50 cm de comprimento. Essa estratégia de propagação foi chamada de *pseudo-vivípara enraizada*; C) *L. arrecta* se propaga apenas por sementes e por pseudo-viviparidade. A maior parte dos rametes pseudo-vivíparos se forma em suspensão e tem conexão perene com rametes enraizados. Essa estratégia de propagação foi chamada de *pseudo-vivípara formadora de copa*; D) Capítulo de *L. arrecta* na fase masculina, destacando uma flor estaminada. Repare nas anteras e nos pistilódios nectaríferos (seta branca). Pode-se ver ainda um brotamento pseudo-vivíparo na região central do capítulo; E) Capítulo de *L. arrecta* na fase feminina. Repare nos estiletos e estigmas (seta branca) e nos apêndices nectaríferos (seta preta). Barras de escala: A e B = 3 cm; C = 2 cm; D = 0,03 cm; e E = 0,08 cm.



Figura 2: Aparato para coleta de pólen suspenso no ar, modificado a partir de Kevan *et al.* (2006).

A)



B)



C)



D)

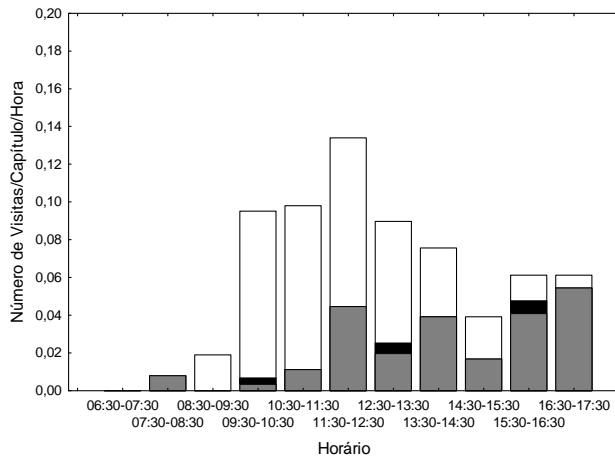


E)

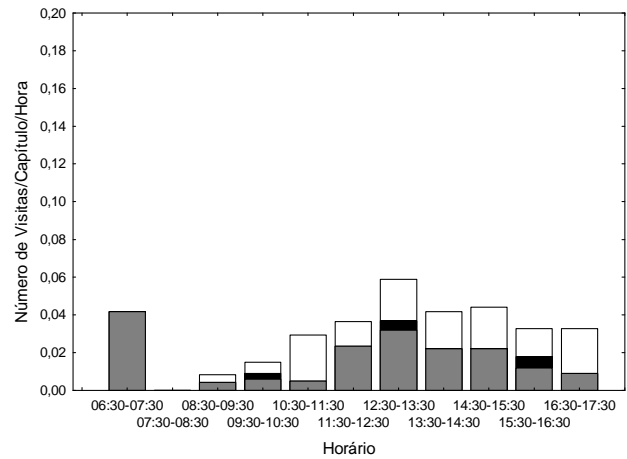


Figura 3: Visitantes de *Leiothrix* spp. (Eriocaulaceae): A) *Baridinae* sp2. (Coleoptera) em flor estaminada e B) *Solenopsis* sp. (Hymenoptera) em flor pistilada de *L. crassifolia*. C) *Dasyhelea* sp1. em flor pistilada de *L. spiralis*. D) *Solenopsis* sp. (Hymenoptera) em flor estaminada e E) *Chloropidae* sp. em flor estaminada de *L. arrecta*. Barras de escala = A, B e C = 0,2 cm; D e E = 0,3 cm.

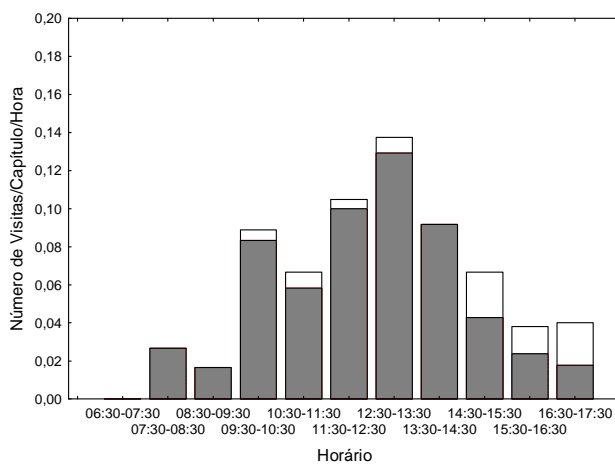
A)



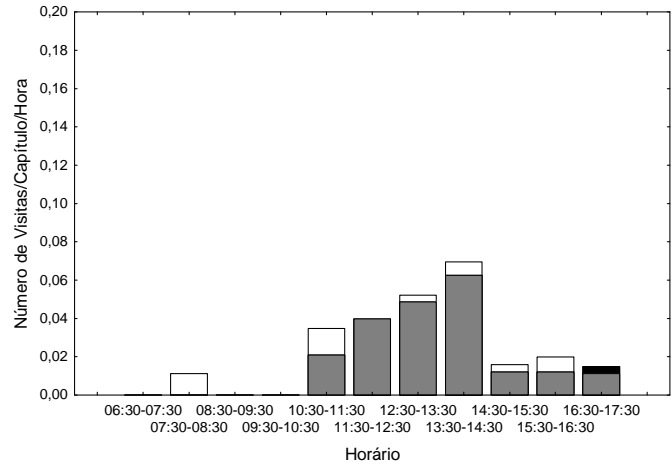
B)



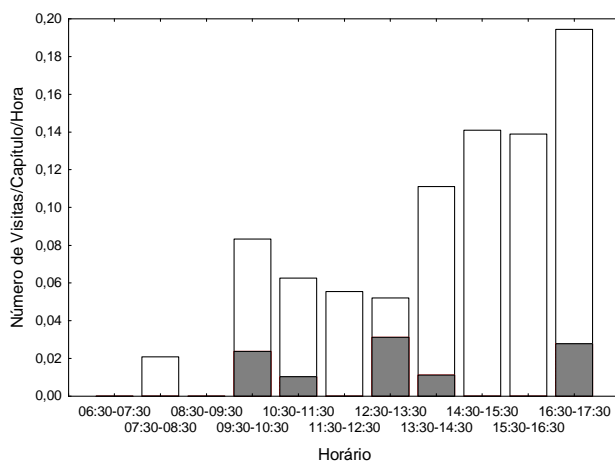
C)



D)



E)



F)

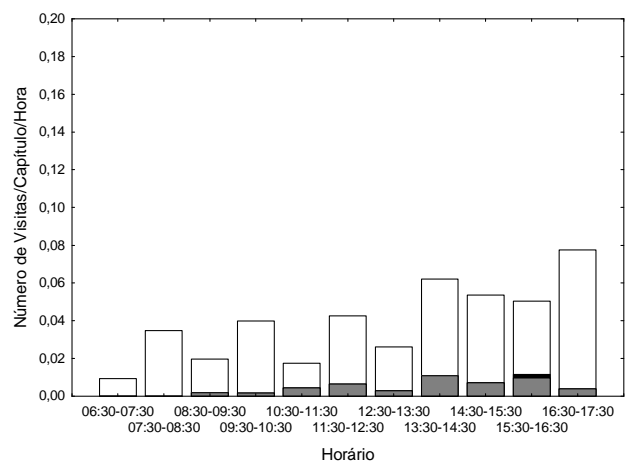
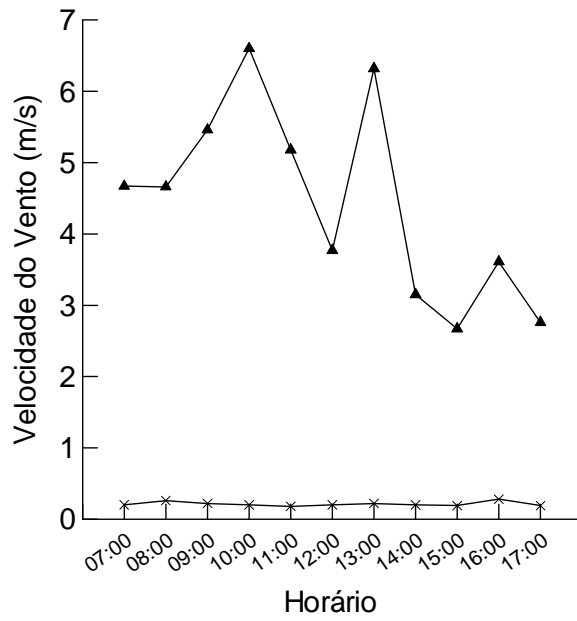


Figura 4: Frequência padronizada de visitação por ordem de insetos em inflorescências pistiladas e estaminadas (respectivamente) de *Leiothrix crassifolia* (A e B), *Leiothrix spiralis* (C e D) e *Leiothrix arrecta* (E e F), na Serra do Cipó, MG, Brasil. Barras brancas representam visitas de Hymenoptera, cinzas de Díptera, e pretas de Coleoptera.

A)



B)

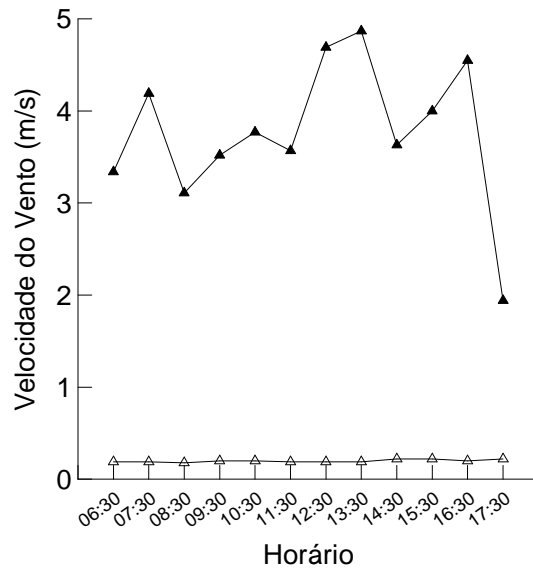


Figura 5: Velocidade máxima e mínima do vento ao longo do dia, medidas durante a floração de A) *Leiothrix crassifolia* e *L. spiralis* (Eriocaulaceae) e B) *L. arrecta* na Serra do Cipó, MG, Brasil.

Capítulo 3

Leiothrix arrecta (Eriocaulaceae) é uma espécie pirofílica ou ‘auto-imoladora’?

***Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae) é uma espécie pirofílica ou ‘auto-imoladora’?**

Ana Carolina de Oliveira Neves¹, Luciana Rocha de Assis¹, Lúcio Cadaval Bedê² e Rogério Parentoni Martins⁴.

¹ Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Geral, Laboratório de Ecologia e Conservação – Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP 31270-901.

² Conservation International do Brasil - Rua Tenente Renato César, 78, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP 30380-110.

³ Universidade Federal do Ceará (UFC), Centro de Ciências, Departamento de Biologia – Av. da Universidade, 2853, Fortaleza, CE, Brasil. CEP 60020-181.

Resumo

Várias espécies vegetais que vivem em savanas apresentam histórias de vida pirofílicas, ou seja, que lhes conferem vantagens diante de episódios frequentes de queima. Um aspecto controverso é a evolução da inflamabilidade, ou seja, se aumentar as chances de queimar é, para certas espécies, uma alternativa adaptativa à tolerância à queima. Para que histórias de vida assim evoluam, prediz-se que o fogo deve eliminar os vizinhos dos indivíduos *auto-imoladores*, e que a progênie dos fenótipos mais inflamáveis devem ter maior sucesso de recrutamento nas clareiras abertas pelo fogo. Além disso, os indivíduos *auto-imoladores* devem apresentar uma morfologia que aumente sua inflamabilidade e o recrutamento estimulado pela queima. Nesse trabalho testou-se tais previsões de hipóteses relativas à história de vida de *Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae), uma espécie que ocorre em formações campestres do bioma Cerrado e que apresenta recrutamento em massa após a total eliminação dos indivíduos parentais pelo fogo. Nós trabalhamos em áreas com os seguintes históricos: sem queimar há mais de 17 anos (controle), queimada há 32 meses, queimada há 9 meses e queimada há 32 e há 9 meses. Em cada área foram estabelecidas seis parcelas de 0,2 x 0,2 m, onde

quantificaram-se o número de rametes enraizados, suspensos e capítulos de *L. arrecta*; biomassa total e razão biomassa morta/viva de *L. arrecta*; e biomassa total e razão biomassa morta/viva da cobertura herbácea adjacente. Além disso, foi feita a curva de crescimento de *L. arrecta*. Observou-se que em populações maduras, sem queimar há cerca de 15 anos, o fogo elimina os indivíduos parentais e ocorre recrutamento em massa a partir de sementes enterradas, se aproveitando da redução da cobertura herbácea. A população se recupera paulatinamente por meio da produção de rametes suspensos e capítulos, que passam a contribuir para o banco de sementes que permitirá o recrutamento de uma nova coorte no próximo evento de queima. Tanto a biomassa total quanto a razão morta/viva aumentam progressivamente, havendo acúmulo de material seco, fino, aerado e inflamável, que aumentam as chances das populações antigas queimarem. Entretanto, a vegetação herbácea circundante acumula biomassa em maior quantidade e numa maior proporção morta/seca que *L. arrecta*. Conclui-se que esta é uma espécie pirofílica, que tem os ciclos de recrutamento e crescimento estimulados pela queima. Entretanto, não se trata de uma espécie *auto-imoladora*.

Palavras-chave: pirófito, pseudo-viviparidade, Cerrado.

Abstract

Several plant species that inhabit savannas present life histories that give them advantages in the face of frequent wildfire episodes. One controversial aspect is the evolution of flammability, that is, whether increasing the chances of burning is an adaptive alternative for certain species than tolerating fire. The theoretical predictions for the evolution of such life histories are: fire should eliminate the neighbours of *self-immolating* individuals; the progeny of the most fire prone phenotypes should have greater recruitment success in clearings opened by fire; and *self-immolating* individuals must have morphological traits that increases their flammability and recruitment after fire. In this work we tested these predictions concerning the life history of *Leiostemum arrecta* (Eriocaulaceae). Such a species inhabits Cerrado grasslands and show mass recruitment after the total elimination of parental individuals by fire. This study was done in four areas with the

following treatments: without burning for more than 17 years (control), burned 32 months ago, burned 9 months ago and burned 32 and 9 months ago. In each area we established six plots of 0.2 x 0.2 m in which we quantified the number of rooted, suspended ramets and inflorescences of *L. arrecta*; total biomass and dead/live biomass of *L. arrecta*; and total biomass and dead/live biomass of herbaceous cover. In addition, we set *L. arrecta* growth curve. We observed that in mature, ~ 15 years free of fire populations, fire eliminates parental individuals and there was massive recruitment from buried seeds, which took advantage of the reduction of herbaceous cover. Population recovers gradually through ramet and inflorescence production, contributing to seed bank reposition, which will allow the recruitment of a new cohort in the next burning event. Both total and dead/alive biomass increase progressively with the accumulation of dry, slender, feathery and flammable material, which increase the chances of old populations to burn. However, the herbaceous vegetation around it accumulates biomass in greater quantity and dead/alive proportion than *L. arrecta*. We conclude that *L. arrecta* is a pirophytic species, which has cycles of recruitment and growth stimulated by burning. However, it is not a *self-immolating* species.

Key-words: pirophytic, pseudovivipary, Cerrado.

Introdução

O fogo é um importante fator de distúrbio nas savanas e formações campestres tropicais. Nesses ecossistemas, espécies de gramíneas C4 dominam a vegetação devido à alta incidência luminosa e à ocorrência de verões chuvosos e quentes. A ação desses fatores climáticos favorece o crescimento e rápida acumulação de biomassa fina e aerada, a qual se torna seca e inflamável no inverno. Como resultado, as savanas e campos na África e América do Sul são as formações vegetais do planeta mais frequentemente sujeitas a queimadas (Bond & Keeley, 2005). Desde a origem e diversificação das gramíneas C4, há 32-25 milhões de anos, seguida da sua expansão e dominância há 4-8 milhões de anos (Christin *et al.*, 2008; Beerling & Osborne, 2006), a combinação entre fogo e gramíneas vem contribuindo para a eliminação de plântulas de espécies arbóreas para a criação de formações vegetais abertas, em sistemas que se retroalimentam (Bond & Wilgen, 1996; Scholes e Archer, 1997). Isso quer dizer que quanto maior a dominância de gramíneas, mais inflamáveis se tornam os ecossistemas e mais eficientemente as plântulas de árvores são eliminadas, contribuindo para a dominância do estrato herbáceo.

O Cerrado é uma savana úmida localizada no Brasil central, Bolívia e Paraguai. Com aproximadamente 2 milhões de km², é considerado a maior savana do mundo e o segundo maior bioma brasileiro depois da Amazônia, abrangendo uma variedade de fitofisionomias que vão desde formações campestres a florestais (Rizzini, 1979). O fogo é um dos distúrbios que mais influencia a dinâmica dos processos ecológicos nos cerrados, tais como consumo de biomassa, ciclagem de nutrientes, estímulo à reprodução e rebrota (Hardesty *et al.*, 2005; Pivello, 2011). Além disso, é considerado por Simon *et al.* (2009) o principal responsável pela diversificação das 5.040 espécies vegetais endêmicas do Cerrado, que representam 44% do total de espécies desse bioma (Myers *et al.*, 2001; Mendonça *et al.*, 2008). Ainda segundo Simon *et al.* (2009), as linhagens de plantas endêmicas do Cerrado se originaram *in situ* por meio da seleção de caracteres que lhes conferiram vantagens adaptativas frente às queimadas, há 10-4 milhões de anos – período coincidente com a expansão das savanas e gramíneas C₄ em todo o mundo. São conhecidas diversas formas de vida e

estruturas que conferem às plantas do Cerrado vantagens ante a queimadas (Eiten, 1972; Warming, 1973; Ratter *et al.*, 1997).

Entre as plantas que habitam ecossistemas sujeitos a queimadas frequentes, há espécies com histórias de vida que as permitem conviver com o fogo, incluindo algumas que dependem da ocorrência periódica desse distúrbio para que suas populações cresçam efetivamente (Bond e Wilgen, 1996). As espécies chamadas de *brotadoras* (*sprouters*), por exemplo, rebrotam a partir de meristemas termicamente isolados, que permanecem enterrados sob o solo ou são mantidos sob a proteção de tecidos corticais resistentes após a eliminação das suas copas pelo fogo. Já os indivíduos das espécies *não-brotadoras* (*fire recruiting non-sprouters*) são totalmente destruídos durante a queima ou durante o intervalo entre queimas (Bond e Wilgen, 1996). No entanto, suas sementes são capazes de permanecer vivas sob o solo, e podem germinar a partir do estímulo direto ou indireto do fogo, ou até mesmo sob a influência de outros fatores.

Algumas respostas adaptativas à ação das queimadas são estímulo à floração, deiscência e dispersão de sementes promovida pela queima (*serotiny*), germinação promovida pelo calor, fumaça ou madeira carbonizada, e recrutamento restrito ao primeiro ano após a queima (Lamond *et al.*, 2001; Keeley e Fotheringham, 2000; Bond e Wilgen, 1996; Whelan, 1995). Um aspecto que ainda causa controvérsia entre pesquisadores diz respeito à evolução da inflamabilidade, isto é, se aumentar as chances de queimar é, para certas espécies, uma alternativa adaptativa com relação a tolerar e sobreviver à queima. As previsões teóricas são as de que a inflamabilidade poderia evoluir naquelas circunstâncias em que o fogo eliminasse os vizinhos dos indivíduos *auto-imoladores* e se a progênie desses fenótipos mais capazes de queimar tivessem maior sucesso de recrutamento nas clareiras abertas pelo fogo (Bond e Midgley, 1995; Kerr *et al.*, 1999). Neste caso, a inflamabilidade agiria como construtora de nichos (Odling-Smee *et al.*, 1996; Schwilk, 2003). Além disso, para que a estratégia *auto-imoladora* ocorresse, os indivíduos deveriam apresentar simultaneamente uma morfologia tal que aumentasse a inflamabilidade e o recrutamento estimulado pela queima (Bond e Keeley, 2005). De fato, há evidências de que isso ocorra em espécies de *Pinus*, que têm uma forte

correlação filogenética entre a retenção de galhos secos (que aumentam sua inflamabilidade) e a *serotiny* (aspecto relacionado ao recrutamento motivado pelo fogo), além de outras características morfológicas pirofílicas (Schwilk e Ackerly, 2001).

Várias características podem tornar as plantas inflamáveis, como a presença de folhas fibrosas e com alta relação superfície/área, que aumenta a aeração e estimula a perda de umidade (e.g. folhas de gramíneas e agulhas de coníferas; Coley, 1988), ou o alto conteúdo energético devido à presença de óleos, ceras, gordura e terpenos (Bond e Wilgen, 1996). Dentre as características que podem aumentar a inflamabilidade de plantas, a mais difundida é a produção e acúmulo de biomassa seca ou necromassa (com umidade entre 5-15%), que sustenta o início da queima e faz com que o material verde (com umidade entre 50-250%, expressa como percentual da biomassa seca) seque, propagando dessa forma o fogo (Bond e Wilgen, 1996).

Entretanto, embora o fogo seja uma importante força evolutiva e o termo *adaptação* seja freqüentemente utilizado para designar características de organismos em ecossistemas inflamáveis, nem todas essas espécies apresentam histórias de vida que evoluíram sob a influência do fogo. A capacidade de rebrotar, por exemplo, é bastante difundida entre espécies lenhosas em habitats que não queimam freqüentemente (Bond e Midgley, 2003), embora a rebrota a partir de *lignotubers* basais seja mais freqüente em ambientes inflamáveis (Warming, 1973). Além disso, várias características morfológicas e químicas das plantas, que aumentam suas chances de queimar, estão associadas à defesa contra herbívoros e resistência à seca (Bond e Wilgen, 1996).

A partir da observação de que em uma população de *Leiothrix arrecta* foi totalmente eliminada por um incêndio no Cerrado, havendo em seguida recrutamento em massa, procurou-se responder aqui às seguintes perguntas: 1) *Leiothrix arrecta* apresenta características de história de vida que lhe conferem vantagens ante à ocorrência de queimadas?; 2) *L. arrecta* é uma espécie auto-imoladora, ou seja, apresenta estruturas ou estratégias que aumentam sua inflamabilidade e aumentam sua habilidade competitiva após a queima?

Material e métodos

Área de estudo

Esse estudo foi realizado em uma área de campo rupestre na Serra do Cipó, município de Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil. A população estudada encontra-se na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, nas coordenadas 19° 16.195' S e 43 ° 32.126' W, situada em uma altitude de aproximadamente 1.400 m acima do nível do mar.

A Serra do Cipó localiza-se na porção sul da Cadeia do Espinhaço. O clima da região é mesotérmico, com verões frescos e estação seca bem pronunciada (abril a setembro). As temperaturas médias anuais oscilam entre 17° e 18,5°C e a precipitação pluviométrica é de aproximadamente 1.500 mm, apresentando um déficit hídrico anual que pode chegar a 60 mm. O solo é raso, ácido, arenoso, fino ou cascalhento, com afloramentos quartzíticos ou areníticos, e deficiente em matéria orgânica e nutrientes (Giulietti *et al.*, 1987; Giulietti e Hensold, 1990).

Na região estudada, a maior parte da biomassa epigéia é constituída por Poaceae e Cyperaceae, seguidas de Xyridaceae e Eriocaulaceae (Miranda, 2002). As Eriocaulaceae ocorrem majoritariamente em formações campestres, as quais têm maior inflamabilidade dentre as fitofisionomias do Cerrado, pois 91-94% da biomassa epigéia é constituída de gramíneas, em comparação com os 27% que ocorrem em campos cerrados e cerrados *sensu stricto* (Kauffman *et al.*, 1994). Geralmente a queima nas formações campestres é rápida, mas devido à alta intensidade da linha de fogo e ao elevado percentual de combustão, ela consome quase a totalidade da biomassa epigéia. Além disso, causa maiores perdas de nutrientes com baixas temperaturas de volatilização do que em qualquer outra fitofisionomia savânica (Kauffman *et al.*, 1994).

Espécie estudada

Leiothrix arrecta é uma espécie herbácea, perene, policárpica, com folhas dispostas em rosetas que produzem anualmente escapos com racemos capituliformes, monóicos. Sua área de abrangência limita-se às regiões montanhosas do estado de Minas Gerais (Giulietti, 1984).

Essa espécie se reproduz por sementes e por pseudo-viviparidade, uma estratégia de propagação rara, descrita para cerca de 50 angiospermas (Elmqvist e Cox, 1996). No entanto, foi descrita em cerca de metade das 37 espécies de *Leiothrix* (Giulietti, 1984). Nessa forma de proliferação, o processo de gênese de parte das flores é abortado, dando lugar à produção de rametes. Estes se desenvolvem ligados à planta parental e, no momento da dispersão, estão verdes, não dormentes e metabolicamente ativos, sendo portanto capazes de produzir raízes adventícias e se estabelecer em habitats adequados (Lee e Harmer, 1980; Elmqvist e Cox 1996; Grace, 1996; Tooke *et al.*, 2005).

Os rametes de *L. arrecta* se formam a partir de células meristemáticas localizadas na porção centro-apical dos capítulos denominados *prolíferos*, os quais são total ou parcialmente desprovidos de flores (Monteiro-Scanavacca, 1976). Cada um dos rametes pode originar um ou mais capítulos, cada um contendo um ramete, os quais ao tocar o solo podem enraizar-se. Entretanto, a maioria deles permanece entremeada à vegetação herbácea, formando *copas* com várias gerações de rametes suspensos. Essa estratégia de propagação foi chamada de *pseudo-vivípara formadora de copa* (Coelho *et al.*, 2005a, 2008).

Apesar dos capítulos das espécies *formadoras de copa* serem diminutos (~3 mm de diâmetro) e produzirem poucas sementes em comparação com suas congêneres, essas espécies apresentam a maior alocação reprodutiva entre as estratégias de propagação descritas para *Leiothrix*, devido à produção de numerosos capítulos por indivíduo (ver capítulo 1 desta tese).

Experimento de queima

Para verificar o padrão de reprodução, crescimento e acúmulo de biomassa de *L. arrecta* e do estrato herbáceo adjacente após a passagem do fogo, foi selecionada uma população que teve partes atingidas pelo fogo em épocas diferentes (Fig. 1). A população não queimava desde 1990 ou 1993, mas parte dela foi atingida por um incêndio de origem desconhecida, provavelmente ocorrido em setembro de 2007. Portanto, antes da montagem do experimento, que ocorreu em maio de 2010,

a população continha frações queimadas há mais de 17 anos e há 32 meses do início da coleta de dados. Em agosto de 2009 (nove meses antes do início da coleta de dados) queimou-se experimentalmente, de forma controlada, parte das áreas que queimaram em 1990/1993 e 2007. Assim, foram obtidos quatro tratamentos em sub-áreas contíguas com diferentes históricos de queima:

- Sem queima desde 1990 ou 1993 (ou queimada há mais de 17 anos) - controle (C);
- Queimada em 2009 (ou há 9 meses) – queimada recente (QR);
- Queimada em 2007 (ou há 32 meses) – queimada antiga (QA);
- Queimada em 2007 e 2009 (ou há 32 e há 9 meses) – queimada antiga e recente (QAR).

Daqui em diante iremos nos referir aos tratamentos QR, QA e C considerando-os uma série temporal, por meio da qual se registram estágios sucessivos de regeneração das populações após a ocorrência das queimadas. A queima experimental foi realizada sob a supervisão da Brigada de Incêndios do Parque Nacional da Serra do Cipó, utilizando-se o equipamento *pinga-fogo* para iniciar o processo e permitindo que o fogo se espalhasse espontaneamente pela área demarcada. A estimativa da época de ocorrência da última queimada nessas áreas foi possível por meio de informações cedidas pela Gerente do Fogo no Parque Nacional da Serra do Cipó (Dra. Kátia Torres Ribeiro) e a partir de França e Ribeiro (2008).

Para mensurar as variáveis demográficas, estabeleceram-se seis parcelas de 20 x 20 cm em cada uma das quatro sub-áreas (C, QA, QR, QAR; Fig. 1). Contou-se o número de rosetas enraizadas, suspensas (não enraizadas) e os capítulos de *L. arrecta*. Além disso, cortou-se rente ao solo toda a vegetação das parcelas (exceto as rosetas de *L. arrecta* que estavam enraizadas). O material assim obtido foi seco em estufa a 70°C por sete dias, findos os quais a biomassa suspensa morta e viva de *L. arrecta* e da cobertura herbácea foi separada e pesada em balança analítica. O efeito dos quatro tratamentos sobre a cobertura herbácea e a população de *L. arrecta* foi testado por meio das seguintes variáveis transformadas pelo logaritmo decimal (\log_{10}): biomassa total e morta/viva da cobertura herbácea; biomassa suspensa total e morta/viva de *L. arrecta*; e número de

rametes suspensos, enraizados e capítulos. Os dados log-transformados foram submetidos a ANOVA one way e o teste de Tukey *a posteriori* para proceder-se à comparação múltipla. Para algumas variáveis, todas as medidas sob influência de um determinado tratamento foram iguais a zero. Nesses casos, eliminamos tal tratamento das análises restando três ou dois tratamentos. No último caso, procedemos a análise por meio do teste t.

Origem dos recrutas

Para determinar se os recrutas de *L. arrecta* se originaram a partir de fragmentos de indivíduos adultos, plantaram-se rametes e acompanhou-se o número de sobreviventes até que todos morressem. Para isso, 38 rametes suspensos medindo 0,5-1,0 cm de diâmetro foram retirados das plantas-mãe, cortando-se o escapo floral a um centímetro da base do capítulo. Os rametes assim cortados foram enterrados até a base em solo coletado sob uma população de *L. arrecta* e dispostos em uma bandeja com 5 cm de profundidade. O experimento foi mantido na área de estudo, recebendo sol direto e sendo regado diariamente com água da chuva e de cisterna (não tratada), até o ponto de saturação do solo.

Curva de crescimento clonal dos indivíduos de *Leiothrix arrecta*

Para se verificar, ao longo do tempo, o padrão de aumento numérico das rosetas por indivíduo de *L. arrecta*, foi feita uma curva de crescimento clonal baseada no número de rosetas por indivíduo. Para isso, primeiramente foi verificado se o número de rosetas tem uma boa correlação com a biomassa seca dos indivíduos, através de regressão linear simples. As medidas das duas variáveis foram tomadas a partir de 64 indivíduos coletados em uma área queimada há 32 meses (QA), mantendo-se suas raízes intactas. Estes foram lavados em água corrente, envoltos em envelopes feitos de jornal, secos em estufa a 70°C durante sete dias e pesados em balança analítica.

Para a obtenção das curvas de crescimento clonal dos indivíduos, foram estabelecidas quatro parcelas de 1 m² em uma população queimada há 32 meses (QA), onde 330 indivíduos foram marcados com etiquetas de alumínio numeradas e medidos em outubro de 2009 e 2010.

As curvas de crescimento clonal foram obtidas a partir do modelo de Richards (1959):

$$x_t = x_\infty [1 - e^{-kt}]^{1/\lambda}$$

onde: x_t é o tamanho do indivíduo no tempo t e x_∞ é o tamanho assintótico. A relação entre medidas de tamanho dos indivíduos em momentos consecutivos t e $t-1$ é dada pela equação de regressão linear simples, para as variáveis transformadas:

$$x_t^\lambda = \alpha + \beta x_{t-1}^\lambda$$

Onde os coeficientes de regressão são dados por:

$$\alpha = x_\infty^\lambda (\alpha + 1 - e^{-k})$$

$$\beta = e^{-k}$$

O tamanho assintótico pode ser obtido usando-se:

$$x_\infty^\lambda = \alpha / (1 - \beta)$$

A variância do estimador da assíntota transformada foi obtida usando-se (Bedê, 2006):

$$Var(\hat{x}_\infty^\lambda) \cong \left(\frac{\hat{\alpha}}{1 - \hat{\beta}} \right)^2 \left[\frac{Var(\hat{\alpha})}{\hat{\alpha}^2} + \frac{Var(\hat{\beta})}{(1 - \hat{\beta})^2} + 2 \frac{Cov(\hat{\alpha}, \hat{\beta})}{\hat{\alpha}(1 - \hat{\beta})} \right]$$

Resultados

Experimento de queima

Veja tabela 1 para resultados referentes ao experimento de queima. Não foram encontrados rametes suspensos nem capítulos de *L. arrecta* nas sub-áreas queimadas há 9 meses (QR, Fig. 2a) e

há 32 + 9 meses (QAR), por isso esses tratamentos foram excluídos das análises dessas variáveis. Na sub-área queimada há mais de 17 anos (controle - C, Fig. 2b) houve maior número de rametes suspensos por parcela ($316,67 \pm 175,56$ [média \pm DP]) que na sub-área queimada há 32 meses (QA) ($28,17 \pm 27,38$; $t=5,34$; g.l.=9; $p<0,01$; Fig. 3a). O número de capítulos por parcela apresentou padrão semelhante ao dos rametes: maior número em C que em QA ($537,4 \pm 273,55$ e $19,33 \pm 24,49$, respectivamente; $t=6,03$; g.l.=9; $p<0,01$; Fig. 3b).

O número de rametes enraizados por parcela diferiu entre tratamentos ($F_{6,34}=27,57$; $p<0,01$; Fig. 3c). O fogo estimulou o recrutamento de plântulas, sobretudo em QR ($63,33 \pm 22,50$; Tukey, $p<0,01$ em todas as comparações, Fig. 2a), que incidiu sobre um local onde antes havia uma densa população de *L. arrecta* (semelhante a C), que deve ter servido como fonte de recrutas. Em seguida, um menor número de rametes enraizados foi observado em QA e C, que não diferiram entre si ($10,17 \pm 5,85$ e $5,67 \pm 1,75$, respectivamente; Tukey, $p=0,82$; Fig. 2b). Entretanto, as rosetas enraizadas em QA foram provavelmente recrutadas após a queima de 2007, pois já possuíam alguns escapos e rametes suspensos em 2010. Porém, as rosetas enraizadas em C não eram recrutas, mas sim as bases de indivíduos adultos que sustentavam dezenas de rametes suspensos. Finalmente, QAR apresentou o menor número de rosetas enraizadas ($1,33 \pm 1,51$), que não diferiu de C (Tukey, $p=0,18$), mas diferiu de QA (Tukey, $p=0,04$).

O fogo eliminou totalmente a porção aérea dos indivíduos de *L. arrecta*. O tratamento QAR, que implicou em dois eventos de queima seguidos, apresentou valores de biomassa suspensa de *L. arrecta* por parcela iguais a zero e foi excluído das análises. Essa variável diferiu entre os demais tratamentos ($F_{6,22}=11,43$; $p<0,01$), sendo que C, que não queimou recentemente, apresentou os maiores valores ($6,39 \text{ g} \pm 3,25$; Tukey, $p<0,01$ em todas as comparações). Os demais tratamentos, que queimaram uma única vez, não diferiram entre si (QR: $0,43 \pm 0,43$; QA: $0,43 \pm 0,42$; Tukey, $p=1,0$; Fig. 4a).

Paralelamente ao aumento da biomassa de *L. arrecta* que ocorreu ao longo dos meses após a queima, pôde-se observar o aumento da proporção entre biomassa morta/viva por parcela. Como em

QR todas as rosetas eram jovens e não haviam acumulado biomassa morta, esse tratamento foi excluído da análise, assim como QAR, que apresentou biomassa suspensa, tanto morta quanto viva, muito pequena para ser pesada. O tratamento C apresentou maiores valores relativos à proporção de biomassa morta/viva de *L. arrecta* ($2,98 \pm 1,12$) que QA ($0,33 \pm 0,27$; $t=7,91$; g.l.=9; $p<0,01$, Fig. 4b).

A cobertura herbácea das parcelas era constituída primariamente por gramíneas, cuja biomassa epigéia, apesar de ter sido em sua quase totalidade eliminada pelo fogo, regenerou-se progressivamente com o passar dos meses. A biomassa da cobertura herbácea diferiu entre tratamentos ($F_{3,20}=41,5$; $p<0,01$), sendo que C apresentou os maiores valores ($54,04g \pm 14,77$; Tukey, $p<0,01$ em todas as comparações). Os demais tratamentos não diferiram entre si (QR: $7,44 \pm 4,14$; QA: $8,12 \pm 2,38$; QAR: $8,68 \pm 1,67$; Tukey, $p>0,60$ em todas as comparações; Fig. 4c).

A razão entre biomassa morta/viva da cobertura herbácea diferiu entre tratamentos ($F_{3,20}=8,54$; $p<0,01$), sendo que C apresentou os maiores valores ($3,79g \pm 1,16$; Tukey, $p<0,02$ em todas as comparações). Os demais tratamentos não diferiram entre si (QR: $1,43 \pm 0,86$; QA: $2,16 \pm 0,98$; QAR: $1,50 \pm 0,61$; Tukey, $p>0,50$ em todas as comparações; Fig. 4d).

Origem dos recrutas

Nenhum dos 38 rametes plantados cresceu ou produziu novas estruturas. Cinco dias após a montagem do experimento, as folhas de alguns deles começaram a murchar centripetamente e progressivamente as rosetas morreram, restando 18, cinco, quatro e zero sobreviventes após 50, 90, 110 e 150 dias a partir da montagem do experimento. Por outro lado, três plantas se originaram a partir de sementes enterradas no solo utilizado. Até o final do experimento elas permaneceram vivas e nesse período elas produziram capítulos e apresentaram aumento do número de rametes.

Curva de crescimento clonal de *Leiothrix arrecta*

O número de rosetas mostrou-se um bom preditor da quantidade de biomassa dos indivíduos, com ajuste linear de: $y = -0,134 + 0,027x$ ($R^2=0,78$; $p<0,01$; $n=64$; figura 5).

Utilizando o modelo de Richards (1959) para determinar a curva de crescimento dos indivíduos a partir do número de rosetas, obteve-se:

$$RL_t = 10,536[1-0,686^t]^{1/0,69}$$

Como $\lambda < 1$, a curva resultante é sigmoideal. De acordo com o crescimento observado no período 2009-2010, os indivíduos de *L. arrecta* tendem a apresentar em média 10,5 rosetas (mínimo de 4,8 e máximo de 16,3 rosetas) no tamanho assintótico (RL_∞), que é atingido aproximadamente aos 15 anos de idade (figura 6).

Discussão

A incidência do fogo estimulou o recrutamento de *L. arrecta*, provavelmente a partir de um banco de sementes sob o solo. No tratamento QR, muitas rosetas enraizadas foram observadas após a queima, apesar de *L. arrecta* não possuir órgãos subterrâneos para rebrota, de todos os indivíduos adultos terem sido eliminados e dos rametes intencionalmente fragmentados não terem se mostrado capazes de se estabelecer. Antes da queima havia nessa área uma população semelhante àquela sob o tratamento C, contendo uma elevada densidade de capítulos, que provavelmente serviu de fonte de sementes para um banco armazenado sob o solo. De fato, sementes de espécies de Eriocaulaceae enterradas por um e dois anos apresentam, respectivamente, germinação entre 15-46% e 10-40% (valores relativos ao potencial de germinação imediatamente após a coleta; Watson *et al.*, 1994; Garcia e Oliveira, 2007; Schmidt *et al.*, 2008). Além disso, sementes pequenas geralmente apresentam dormência, e como originam plântulas com menor capacidade competitiva que as originadas de sementes grandes, a eliminação da vegetação competidora pelo fogo pode favorecer o recrutamento (Crawley, 1997). Pode-se supor que os recrus em QR tenham se originado a partir

de sementes provindas da população adjacente, que estava sob o tratamento C. Porém, essa possibilidade foi descartada, já que todas as áreas estudadas eram muito próximas e a cobertura vegetal em QR, QA e QAR era igual. Assim, as sementes carregadas por enxurradas devem ter chegado em iguais quantidades em todos os tratamentos, que deveriam, portanto, apresentar valores de recrutamento semelhantes. Foi descartada também a possibilidade de que as sementes tenham sido liberadas dos capítulos durante a queima, porque não há registros de *serotiny* em monocotiledôneas (Bond e Wilgen, 1996), porque não observamos estruturas vegetais que protegessem termicamente os órgãos reprodutivos, e porque as sementes e os capítulos são muito pequenos e tem uma elevada relação superfície/volume, o que deve torná-los vulneráveis à queima.

O tamanho do banco de sementes é importante para que ocorra a regeneração de populações sujeitas à queima. Em muitos pirófilos, o fogo promove o recrutamento em massa e esgota o estoque de sementes no solo, impedindo que ocorra sobreposição de gerações (Bond e Wilgen, 1996), como parece ocorrer em *L. arrecta*. Entretanto, com o passar do tempo após a queima, os indivíduos pirófilos crescem, sua fecundidade aumenta, e assim seus descendentes escapam, na forma de sementes ou esporos, das condições adversas decorrentes da competição acirrada (Bond e Wilgen, 1996; Coelho *et al.*, 2005 b, c). Desse modo, é provável que o banco de sementes aumente, concomitantemente com o número de capítulos, até alcançar seu potencial máximo e ser mantido pelo equilíbrio entre a deposição e a degradação das sementes.

O habitat pós-fogo tem muitas condições que favorecem o recrutamento e a sobrevivência de plântulas, como espaço mais amplo devido à eliminação de plantas competidoras já estabelecidas, aumento de recursos (água, luz e nutrientes, como fósforo) e redução das taxas de herbivoria e predação de sementes (Bond e Wilgen, 1996). O recrutamento em Eriocaulaceae parece ser estimulado primariamente pela eliminação da cobertura herbácea competidora, o que permite maiores níveis de incidência de insolação no solo (Watson *et al.*, 1994; Figueira, 1998; Bedê, 2006). O efeito direto do fogo sobre a quebra da dormência de sementes nessa família é desconhecido, mas é irrelevante ou secundário em pelo menos quatro espécies de *Syngonanthus* ocorrentes no Cerrado,

que apresentaram elevado grau de germinação na ausência de fogo (Garcia & Oliveira, 2007). Além disso, no experimento de plantio de rametes houve algum recrutamento de *L. arrecta* a partir de sementes existentes no solo, independente da aplicação de algum tratamento de queima.

Sabe-se que o gargalo de sobrevivência em algumas espécies de Eriocaulaceae ocorre durante a fase de plântulas, tanto diante da ocorrência de queimadas (Bedê 2006) quanto na sua ausência. Por exemplo, Coelho *et al.* (2008) observaram que grande parte dos recrutas de *Leiothrix curvifolia* e *L. crassifolia* não atingem a idade adulta, enquanto a sobrevivência de rametes de origem clonal pode ser próxima a 100%. Esse fenômeno pôde ser observado no tratamento QA, que sofreu queima e recrutamento de plântulas cerca de 23 meses antes de QR, mas apresentou um número de rosetas enraizadas cerca de seis vezes menor que QR, possivelmente devido à mortalidade. Esse decréscimo progrediu ao longo da série temporal: OO apresentou cerca de metade do número de rosetas enraizadas que QA após a queima. A queima recorrente pode causar mortalidade em recrutas, como pôde ser observado em QAR. Neste caso, a queima incidiu duas vezes em um intervalo de dois anos e meio, e houve o menor número de rosetas enraizadas. Bedê (2006) observou que a mortalidade pós-fogo de plântulas de *Comanthera elegantula* (Eriocaulaceae) foi 710% maior que a mortalidade ocorrida na ausência de queima. Já a mortalidade na população como um todo (incluindo adultos) foi de apenas 42%. A maior mortalidade de plântulas que de adultos se deveu à menor proporção superfície/volume dessas, à ausência de órgãos subterrâneos que possibilitassem a rebrota e à ausência de rosetas irmãs em touceiras, as quais poderiam proporcionar alguma proteção.

O crescimento das rosetas enraizadas foi bastante rápido. Um mês após terem sido observadas pela primeira vez, elas já apresentavam primórdios de escapos florais e haviam atingido diâmetros de até 3,0 cm em QR e de 5,0 cm em QAR. Nos meses seguintes, houve aumento progressivo e assintótico do número de rosetas, sobretudo as suspensas. Esse padrão condiz com nossas observações de campo e dos quatro tratamentos, já que a sub-área queimada há mais de 17 anos (C) parecia ter atingido a capacidade máxima de crescimento, cuja estimativa foi de 15 anos de

idade. Apesar disso, o crescimento apresentado pelos indivíduos em 2009-2010 não representa o máximo possível para a espécie. Enquanto 10,54 rosetas foi o valor assintótico previsto pelo modelo, foram contados 272 rametes em um único indivíduo de outra população.

O aumento numérico das rosetas levou ao aumento da biomassa total de *L. arrecta* e, simultaneamente, ao aumento da proporção biomassa morta/viva. Porém, isso é incomum na maioria das espécies de Eriocaulaceae, nas quais a necromassa é decomposta continuamente, e principalmente durante a estação chuvosa. A biomassa da vegetação herbácea adjacente também aumentou com o passar do tempo, assim como a razão entre a biomassa morta/viva, conforme foi observado por Miranda (2002) em campos rupestres da Serra do Cipó. A biomassa morta de *L. arrecta* era composta por capítulos, rametes e escapos florais velhos, que compunham uma biomassa fina, aerada, seca e extremamente inflamável, assim como a da vegetação herbácea no seu entorno. Porém, a biomassa morta e a biomassa total de *L. arrecta* foram, respectivamente, 8,5 e 1,3 vezes menores que da vegetação entremeada, no tratamento C. Isso faz com o a capacidade de *L. arrecta* entrar em combustão seja menor que a da vegetação adjacente.

A ocorrência de espécies vegetais adaptadas a queimas em ambientes inflamáveis foi amplamente documentada (Warming, 1973; Whelan, 1995; Bond e Wilgen, 1996). *Leiothrix arrecta* possui características comuns a espécies de habitats inflamáveis que acumulam biomassa morta e combustível e têm toda a biomassa epigéia eliminada pelo fogo. Além disso, apresenta recrutamento em massa, após a queima, a partir de um banco de sementes. Essas formas de vida são chamadas de *fire-recruiters* e incluem algumas das mais especializadas histórias de vida dependentes da ocorrência de queimadas (Bond e Wilgen, 1996). Porém, é improvável que ocorra na espécie estudada um aumento adaptativo da inflamabilidade. Ainda que ela acumule progressivamente mais biomassa morta e inflamável ao longo do tempo, esse acúmulo se dá em menor proporção que a vegetação herbácea adjacente e em uma quantidade muito inferior. Assim, é improvável que a biomassa morta de *L. arrecta*, inserida em um volume muito maior de capim morto e altamente combustível, aumente por si só as chances de toda essa biomassa queimar.

Por outro lado, com o passar do tempo, é possível que a queima se torne vantajosa para *L. arrecta*. Isso ocorreria nos casos em que sua necromassa acumulada interferisse no crescimento do próprio indivíduo, por meio da limitação de luz e espaço, o que tornaria a queima desejável em populações velhas. Esse tipo de limitação foi observado em populações de capins perenes, as quais experimentaram períodos de flutuação na densidade auto-induzidos pelo acúmulo de biomassa, quando esta não era reduzida por meio da ação de herbívoros ou do fogo (Tilman e Weding, 1991). Além disso, o envelhecimento pode levar à redução da fecundidade e à depauperação do banco de sementes, pela diminuição da taxa de reposição. Uma população que comece a declinar por envelhecimento pode ter o recrutamento limitado, tornando vantajosa a queima anterior a esse momento. Assim, a espécie se favoreceria devido ao aumento da inflamabilidade ocasionado pelo acúmulo de necromassa por si própria e pela vegetação herbácea adjacente.

Histórias de vida alternativas em resposta ao mesmo tipo de pressão seletiva tem sido observadas em espécies de Eriocaulaceae (Neves *et al.* 2011), dentre as quais se destaca o exemplo de *Actinocephalus polyanthus* (Figueira 1998). Essa espécie também ocorre em habitats com vegetação herbácea densa e acumula biomassa morta na forma de folhas secas em uma roseta caulescente. Entretanto, ao contrário de *L. arrecta*, que possui rosetas de ~3,0 cm e consegue competir com a vegetação adjacente através do hábito escandente, *A. polyanthus* é uma das Eriocaulaceae de maior porte, com rosetas solitárias, caulescentes, que atingem 90 cm de altura (Figueira, 1998). Após a queima, o meristema apical dessa espécie monocárpica se diferencia em uma inflorescência e em seguida o indivíduo morre. A taxa de floração de adultos na ausência de queimadas é de cerca de 2%, mas aumenta para 100% após a passagem do fogo (Figueira, 1998). Tanto *A. polyanthus* quanto *L. arrecta* acumulam necromassa, que aumentam suas chances de queimar, sendo os indivíduos adultos eliminados e substituídos por recrutas, devido à eliminação da densa vegetação competidora. Entretanto, em *A. polyanthus* a diferenciação do meristema apical em uma única inflorescência é o final do desenvolvimento do indivíduo, e por isso é vantajoso que este postergue a floração, crescendo até seus limites alométricos e fisiológicos máximos para ter sua

fecundidade aumentada, o que se dá por volta de 45 anos (idade mais avançada estimada para indivíduos dessa espécie; Figueira, 1998). A pseudo-viviparidade em *L. arrecta* possibilita que o desenvolvimento dos meristemas continue mesmo após a diferenciação em inflorescências, sendo mantido por várias gerações de brotamentos nos capítulos. Para os indivíduos dessa espécie, seria vantajoso postergar a morte até que a necromassa acumulada começasse a interferir negativamente no crescimento dos indivíduos, e até que a contribuição para o banco de sementes tenha atingido sua capacidade máxima. Entretanto, como a durabilidade das sementes enterradas é de no máximo três anos, esse momento coincidiria com o período de fecundidade máxima dos indivíduos, que por sua vez parece declinar após um período que estipulamos como sendo em torno de 15 anos.

Segundo Miranda (2002), o padrão de acúmulo de biomassa vegetal nos campos rupestres da Serra do Cipó, assim como sua razão biomassa morta/viva, é assintótico, tendendo à estabilização por volta dos 30 anos. Devido à elevada produtividade nos primeiros anos após a queima, em dois anos os campos acumularam biomassa vegetal suficiente para sustentar queimadas. Entretanto, incêndios naturais na região são causados apenas por raios, e o fator ignição está disponível em uma frequência muito menor, fazendo com que a frequência de queima natural desses campos seja possivelmente próxima do ideal para que os ciclos de crescimento e recrutamento de *L. arrecta* se completem com sucesso. Por outro lado, a queima recorrente dos campos nos últimos 200 anos, por causas antrópicas, podem prejudicar a dinâmica da população dessa espécie.

Em conclusão, *L. arrecta* apresenta características (e.g. acúmulo de biomassa morta e combustível, eliminação de toda a biomassa epigéia pelo fogo e recrutamento em massa após a queima) que sugerem que sua história de vida tenha evoluído, dentre outros fatores, pela ação frequente de queimadas sobre os campos rupestres. As queimadas são mais intensas (temperatura, percentual da biomassa queimada, ciclagem de nutrientes, etc.) em ambientes com cobertura vegetal densa, como aqueles em que ocorrem *A. polyanthus* e as espécies de *Leiohris* com estratégia pseudo-vivípara formadora de copa (Coelho *et al.*, 2008). Entretanto, a espécie não apresenta características de espécies auto-imoladoras, já que o acúmulo de biomassa morta/viva se dá em

menor proporção que a vegetação herbácea adjacente, além de ocorrer em uma quantidade muito inferior.

Agradecimento

Agradecemos a: Fernando Brina pela ajuda em campo; Kátia Torres Ribeiro, Edward Elias Jr. e Brigada de Incêndios do Parque Nacional da Serra do Cipó pelo apoio logístico; Ana Maria Giulietti e Lívia Eschternacht pela identificação das plantas; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento deste projeto; CNPq pelas bolsas de doutorado e iniciação científica concedidas à primeira e à segunda autoras; CAPES pela bolsa REUNI concedida à primeira autora no último ano do seu doutoramento; e Instituto Chico Mendes de conservação da Biodiversidade (ICMBio) pelas licenças de coleta concedidas.

Referências Bibliográficas

- Bedê, L.C., 2006. Alternativas para o uso sustentado de sempre-vivas: efeitos do manejo extrativista sobre *Syngonanthus elegantulus* Ruhland (Eriocaulaceae). Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais.
- Beerling, D.J., Osborne, C.P., 2006. The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12, 2023–2031.
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20 (7), 387-394.
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 1995. Kill thy neighbour: an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos* 73, 79–85.
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences* 164 (3), S103–S114.
- Bond, W.J., van Wilgen, B.W., 1996. *Fire and Plants*. Chapman & Hall, St Edmundsbury.

- Christin, P. A., Besnard, G., Samaritani, E., Duvall, M. R., Hodkinson, T. R., Savolainen, V., Salamin, N., 2008. Oligocene CO₂ decline promoted C₄ photosynthesis in grasses. *Current Biology* 18, 37–43.
- Coelho, F.F., Neves, A.C.O., Capelo, C., Figueira, J.E.C., 2005a. Pseudovivipary in two rupestrian endemic species (*Leiothrix spiralis* and *Leiothrix vivipara*). *Current Science* 88, 1225–1226.
- Coelho, F. F., Lopes, F. S., Sperber, C. F., 2005b. Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquatic Botany* 81, 343-352.
- Coelho, F. F., Deboni, L., Lopes, F. S., 2005c. Density-dependent reproductive and vegetative allocation in the aquatic plant *Pistia stratiotes* (Araceae). *Revista de Biología Tropical* 53, 369-376.
- Coelho, F.F., Capelo, C.D., Figueira, J.E.C., 2008. Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of Rupestrian grasslands: *Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa* and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Flora* 203 (2), 152-161.
- Coley, P. D., 1988. Effects of plant growth rate and leaf life time on the amount and time of antiherbivore defense. *Oecologia* 74, 531-536.
- Crawley, M. J., 1997. Life history and the environment. In: Crawley, M.L. (ed.), *Plant Ecology*. 2nd edition, Blackwell Publishing, Malden, pp: 73-131.
- Eiten, G., 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38(2), 201-341.
- Elmqvist, T., Cox, P. A., 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77, 3-9.
- Figueira, J.E.C., 1998. Dinâmica de populações de *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, MG. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Estadual de Campinas.
- Figueiredo, I.B., 2007. Efeito do fogo em populações de capim dourado (*Syngonanthus nitens*, Eriocaulaceae) no Jalapão, TO. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade de Brasília.
- França, H., Ribeiro, K.T., 2008. Mapeamento de queimadas no parque Nacional da Serra do Cipó e na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, MG: 1984-2007. Relatório Técnico.

- Garcia, Q.S., Oliveira, P.G., 2007. Germination patterns and seed longevity of monocotyledons from the Brazilian Campos Rupestres. *Seed Science and Biotechnology* 1(2), 35-41.
- Giulietti, A.M., Hensold, N., 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* 4(1), 133-159.
- Giulietti, A.M., 1984. Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Tese (Livre-docência). Universidade de São Paulo.
- Giulietti, A.M., Menezes, N.L., Pirani, J.R., Meguro, M., Wanderley, M.G.L., 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 9: 1- 151.
- Grace, J.B., 1993. The adaptative significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany* 44, 159-180.
- Hardesty, J., Myers, R., Fulks, W., 2005. Fire, ecosystems, and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation issue. *The George Wright Forum* 22, 78-87.
- Kauffman, J.B., Cummings, D.L., Ward, D.E., 1994. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian Cerrado. *The Journal of Ecology* 82(3), 519-531.
- Keeley, J.E., Fotheringham, C.J., 2000. Role of fire in regeneration from seed. In: Fenner, M. (ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd edition, CABI Publishing, Wallingford, pp. 311–330.
- Kerr, B., Schwilk, D.W., Bergman, A., Feldman, M.W., 1999. Rekindling an old flame: a haploid model for the evolution and impact of flammability in resprouting plants. *Evolutionary Ecology Research* 1, 807–833.
- Lamont, B.B., Le Maitre, D.C., Cowling, R.M., Enright, N.J., 1991. Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review* 57, 277–317.
- Lee, J.A, Harmer, R., 1980. Vivipary, a reproductive strategy in response to environmental stress? *Oikos* 35, 254–265.

- Mendonça, R.C., Felfili, J.M., Walter, B.M.T., Silva Júnior, M.C., Rezende, A.V., Filgueiras, T.S., Nogueira, P.E., Fagg, C.W., 2008. Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12,356 espécies. In: Sano, S.M., Almeida, S.P., Ribeiro, J.F. (eds.), Cerrado: Ecology and Flora. Vol. 2, Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, pp. 421–1279.
- Miranda, C.A., 2002. Dinâmica de combustível vegetal na Serra do Cipó: *Paepalanthus polyanthus* como bioindicadora. Dissertação (Mestrado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais.
- Monteiro-Scanavacca, W.R., Mazzoni, S.C., Giulietti, A.M., 1976. Reprodução vegetativa a partir da inflorescência em Eriocaulaceae. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 4, 61-72.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403, 853–858.
- Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., Feldman, M.W., 1996. Niche construction. American Naturalist 147, 641–648.
- Pivello, V., 2011. The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. Fire Ecology 7(1), 24-39.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F., Bridgewater, S., 1997. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. Annals of Botany 80, 223–230.
- Richards, F.J., 1959. A flexible growth function for empirical use. Journal of Experimental Botany 10(29), 290-300.
- Rizzini, C.T., 1979. Tratado de Fitogeografia do Brasil. Hucitec/EDUSP, São Paulo.
- Schmidt, I.B., Figueiredo, I.B., Borghetti, F., Scariot, A., 2008. Produção e germinação de sementes de “capim dourado”, *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae): implicações para o manejo. Acta Botanica Brasilica 22(1), 37-42.
- Scholes, R.J., Archer, S.R., 1997. Tree-grass interactions in savannas. Annual Review of Ecology and Systematics 28, 517–544.

- Schwilk, D.W., Ackerly, D.D., 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* 94, 326–336.
- Schwilk, D.W., 2003. Flammability is a niche construction trait: canopy architecture affects fire intensity. *The American Naturalist* 162, 725–733.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E., 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *PNAS* 106(48), 20359–20364.
- Tilman, D., Wedin, D., 1991 Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature* 353, 653-655.
- Tooke, F., Ordidge, M., Chiurugwi, T., Battey, N., 2005. Mechanisms and function of flower and inflorescence reversion. *Journal of Experimental Botany* 56(420), 2587–2599.
- Warming, E., 1973. Lagoa Santa. In: Warming, E., Ferri, M.G. Lagoa Santa e Vegetação dos Cerrados Brasileiros. Ed. Itatiaia, Belo Horizonte, pp 9-284.
- Watson, L.E., Uno, G.E., McCarty, N.A., Kornkven, A.B., 1994. Conservation biology of a rare plant species, *Eriocaulon kornickianum* (Eriocaulaceae). *American Journal of Botany* 81(8), 980-986.
- Whelan, R.J., 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge.

Tabelas

Tabela 1: Valores médios \pm desvio padrão das variáveis descritoras da população de *Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae) e da cobertura herbácea nas parcelas de estudo com diferentes históricos de queima. OO: sem queima há mais 17 anos; OF: queimada há 9 meses; FO: queimada há 32 meses; FF: queimada há 32 + 9 meses. N=6 em todos os tratamentos. Valores seguidos por letras iguais na mesma linha não diferem entre si pelo teste de Tukey ou teste T em nível de probabilidade 5%.

Variáveis	Histórico de Queima			
	OO	OF	FO	FF
Rametes suspensos	316,67 \pm 175,56 a		28,17 \pm 27,38 b	
Rametes enraizados	5,67 \pm 1,75 ab	63,33 \pm 22,50 c	10,17 \pm 5,85 a	1,33 \pm 1,51 b
Capítulos	537,4 \pm 273,55 a		19,33 \pm 24,49 b	
Biomassa suspensa de <i>L. arrecta</i>	6,39 g \pm 3,25 a	0,43 \pm 0,43 b	0,43 \pm 0,42 b	
Biomassa morta/viva de <i>L. arrecta</i>	2,98 \pm 1,12 a		0,33 \pm 0,27 b	
Biomassa da cobertura herbácea	54,04g \pm 14,77 a	7,44 \pm 4,14 b	8,12 \pm 2,38 b	8,68 \pm 1,67 b
Biomassa morta/viva de cobertura herbácea	3,79g \pm 1,16 a	1,43 \pm 0,86 b	2,16 \pm 0,98 b	1,50 \pm 0,61 b

Figuras

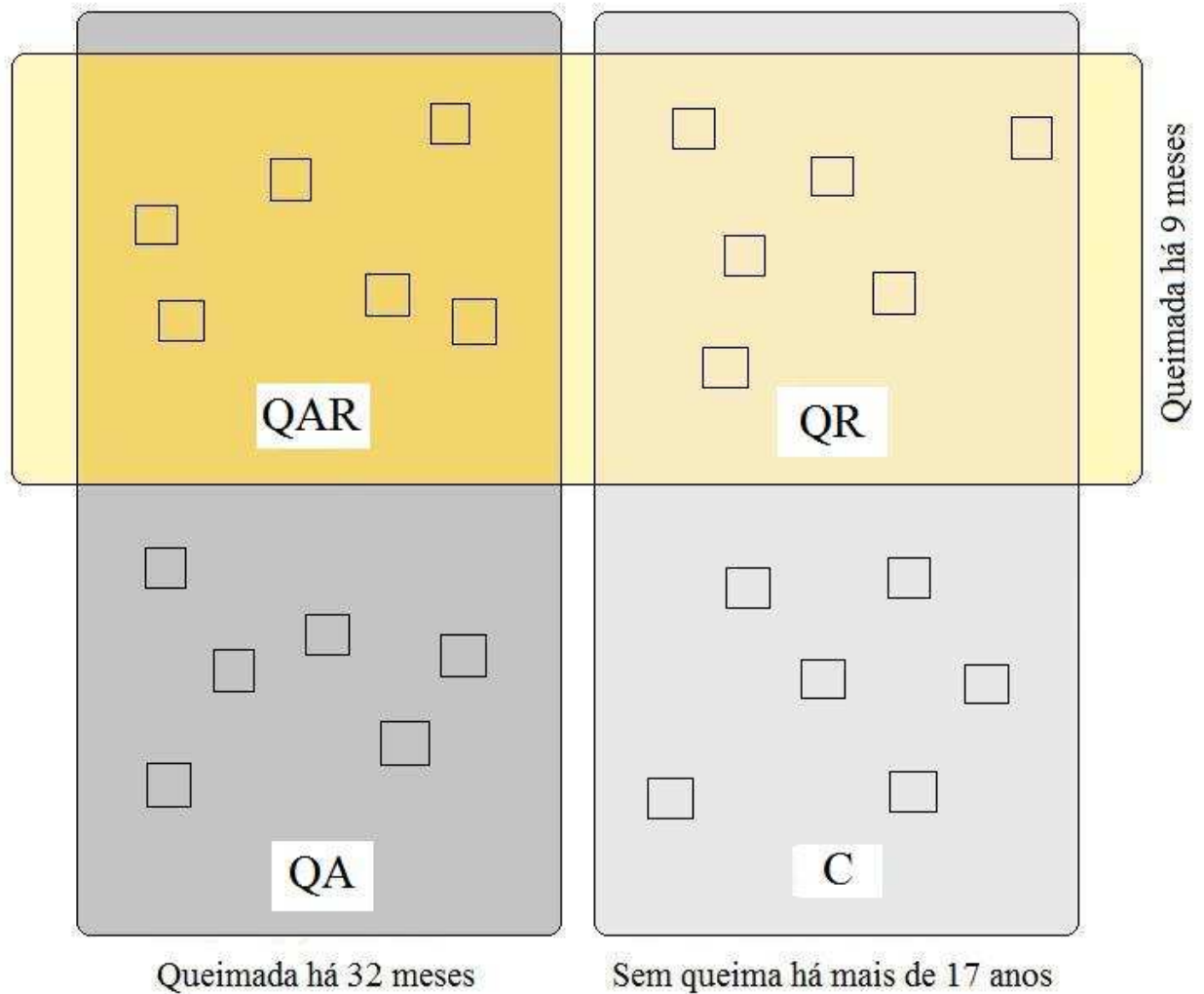


Figura 1: Representação das sub-áreas com diferentes tratamentos ou históricos de queima, com as parcelas amostrais. A área cinza claro não queimava há mais de 17 anos; a cinza escura foi queimada por causas desconhecidas 32 meses antes do início do experimento, e a amarela foi queimada experimentalmente 9 meses antes do início do experimento. Sub-áreas ou tratamentos: C (controle): sem queima há mais 17 anos; QR (queimada recente): queimada há 9 meses; QA (queimada antiga): queimada há 32 meses; QAR (queimada antiga e recente): queimada há 32 e há 9 meses.

A)

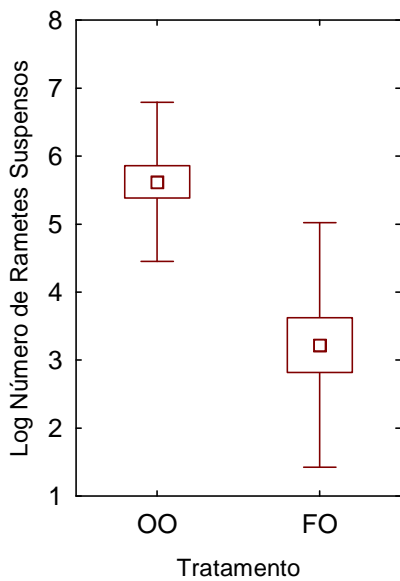


B)

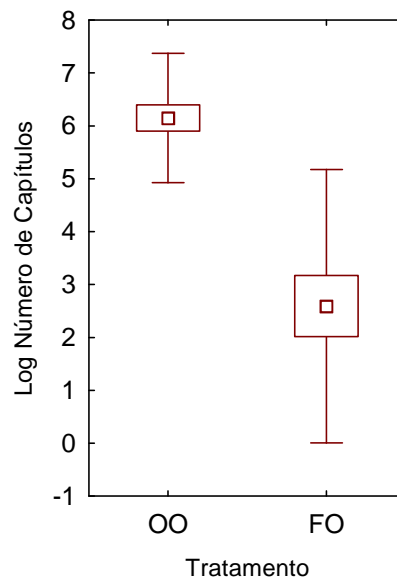


Figura 2: População de *Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae) sob diferentes tratamentos de queima. A) QR (queimada há 9 meses): a partir de 8 meses após a queima, foram observadas centenas de rosetas com até 1 cm de diâmetro, enraizadas em meio à vegetação rala. Não havia decorrido tempo suficiente para a produção de rametes suspensos, e as rosetas foram consideradas recrutas originados de sementes (plântulas). B) C (sem queima há mais de 17 anos): no momento da coleta de dados, a área era coberta por uma densa camada constituída principalmente por gramíneas secas e escapos florais/rametes de *L. arrecta*. Os rametes suspensos eram numerosos e sustentados por um pequeno número de rosetas enraizadas. As barras de escala equivalem a 2 cm.

A)



B)



C)

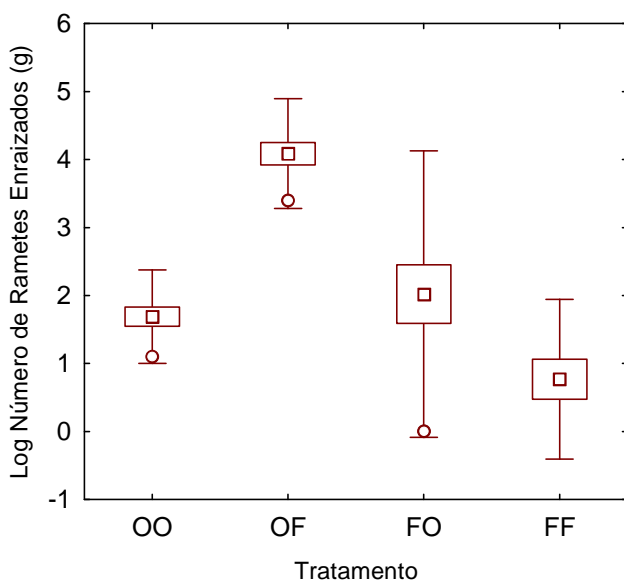


Figura 3: Número de estruturas de *Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae) em parcelas de 0,04 m² com diferentes históricos de queima (OO: área queimada há mais de 17 anos; OF: queimada há 9 meses; FO: queimada há 32 meses; FF: queimada há 32 + 9 meses). a) Número de rametes enraizados; b) Número de rametes suspensos; c) Número de capítulos. As variáveis foram transformadas pelo logaritmo decimal. Caixas e ponto central = média \pm erro padrão; barras = \pm desvio padrão; círculos = *outliers*. Os tratamentos que não aparecem nos gráficos não apresentaram as estruturas representadas.

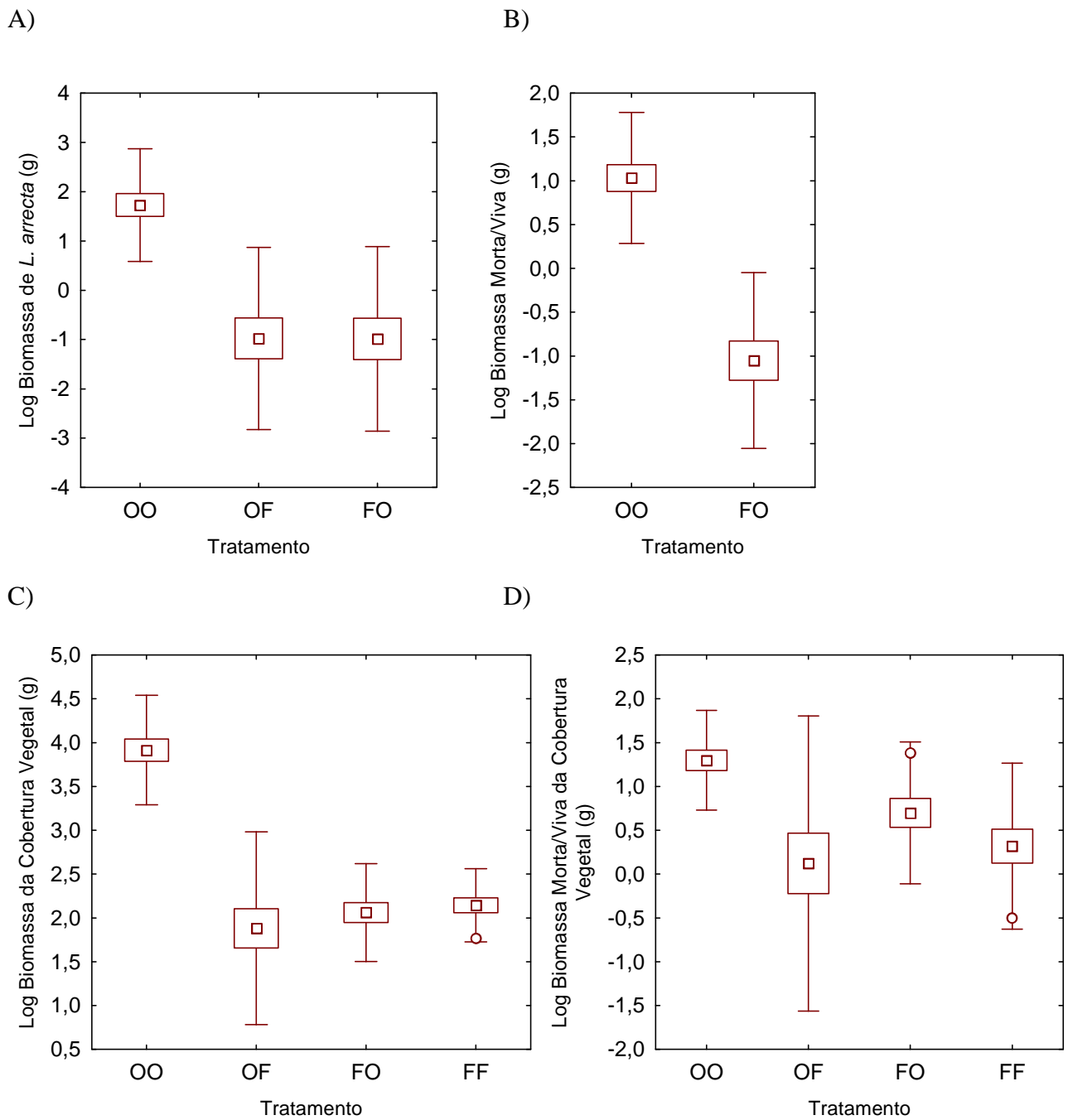


Figura 4: Biomassa da vegetação em parcelas de $0,04 \text{ m}^2$ com diferentes históricos de queima (OO: área queimada há mais de 17 anos; OF: queimada há 9 meses; FO: queimada há 32 meses; FF: queimada há 32 + 9 meses). a) Biomassa da cobertura vegetal herbácea; b) Proporção entre a biomassa morta/viva da cobertura vegetal herbácea; c) Biomassa total de *Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae); d) Proporção entre a biomassa morta/viva de *L. arrecta*. As variáveis foram

transformadas pelo logaritmo decimal. Caixas e ponto central = média \pm erro padrão; barras = \pm desvio padrão; círculos = *outliers*. Os tratamentos que não aparecem nos gráficos não apresentaram biomassa suficiente para ser pesada.

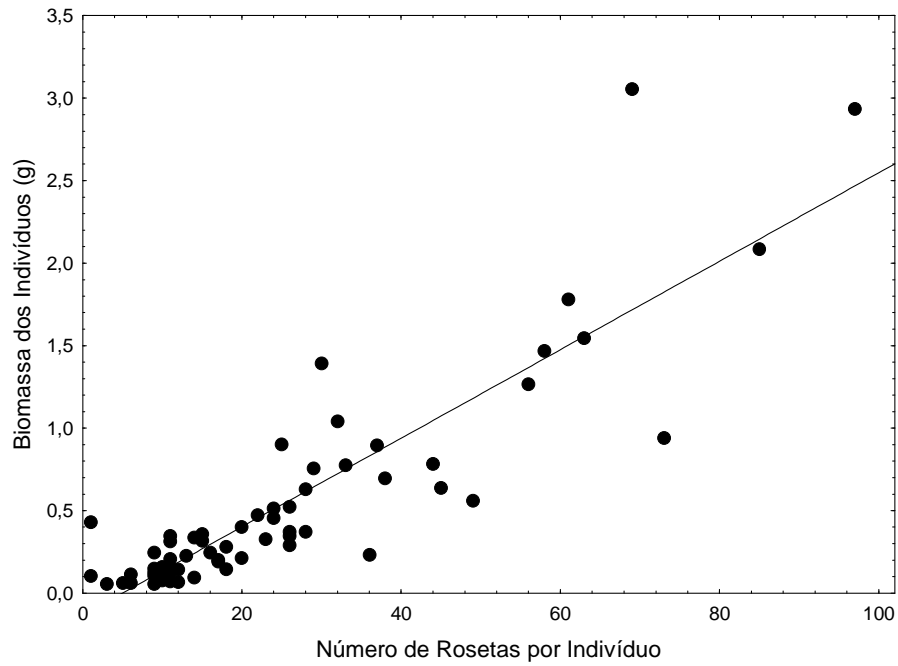


Figura 5. Relação entre a biomassa seca total dos indivíduos de *Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae) e o número de rametes por indivíduo, na Serra do Cipó, MG, Brasil. $y = - 0,134 + 0,027x$ ($R^2=0,78$; $p<0,01$; $n=64$).

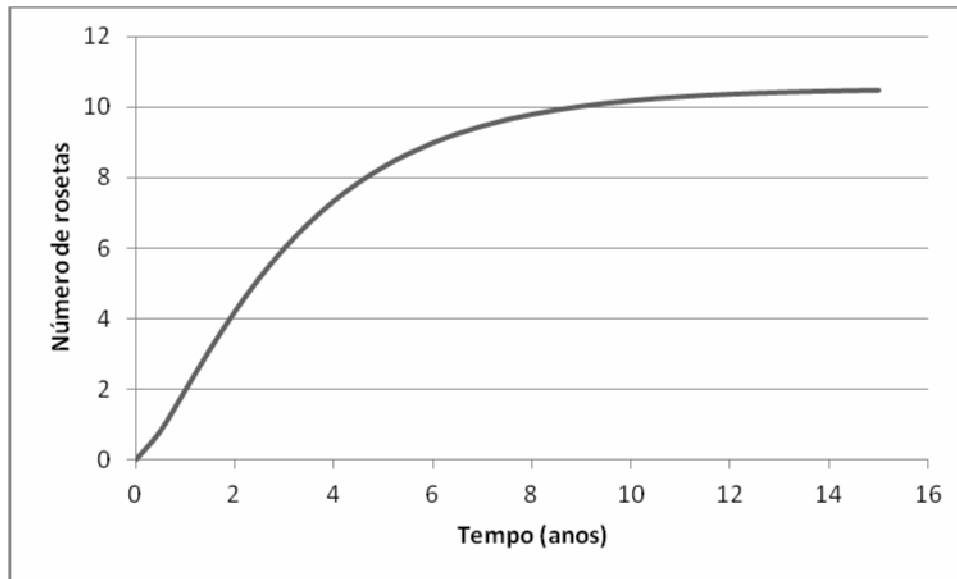


Figura 6. Curva de crescimento de *Leiothrix arrecta* (Eriocaulaceae) segundo o número de rametes por indivíduo (modelo de Richards), baseada no crescimento individual de 330 plantas queimadas há 32 meses, medidas em outubro de 2009 e 2010, na Serra do Cipó, MG, Brasil.

Capítulo 4

Revisão sobre os efeitos do fogo em Eriocaulaceae como subsídio para a sua conservação

Artigo publicado na revista *Biodiversidade Brasileira (BioBrasil, 2011, Ano I, Nº 2, 50-66)*

Número temático *Ecologia e Manejo de Fogo em Áreas protegidas*

Revisão sobre os efeitos do fogo em Eriocaulaceae como subsídio para a sua conservação

Ana Carolina de Oliveira Neves^{1*}, Lúcio Cadaval Bedê² & Rogério Parentoni Martins³

¹ Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Geral, Laboratório de Ecologia e Conservação – Av. Antônio Carlos, 6627, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP 31270-901 / Instituto Biotrópicos

² Conservação Internacional (CI Brasil) - Av. Getúlio Vargas, 1300, 7º andar, Belo Horizonte, MG, Brasil. CEP 30112-021.

³ Universidade Federal do Ceará (UFCE), Centro de Ciências, Departamento de Biologia - Av. da Universidade, 2853, Fortaleza, CE, Brasil. CEP 60020-181

E-mails: ananeves@gmail.com, l.bede@conservacao.org, wasp@icb.ufmg.br

Recebido – 14/04/2011, Aceito – 1º/08/2011

Resumo - Revisão sobre os efeitos do fogo em Eriocaulaceae como subsídio para a sua conservação: Eriocaulaceae é uma das famílias mais numerosas e ricas em endemismos do Cerrado. A beleza das suas inflorescências faz com que espécies conhecidas como sempre-vivas (plantas de diversas famílias que tem suas inflorescências pouco alteradas após serem colhidas e desidratadas), sejam cobiçadas pelo mercado nacional e internacional de plantas ornamentais secas. O declínio das populações de várias Eriocaulaceae tem sido atribuído a um aparente aumento da frequência de queimadas realizadas no Cerrado para renovar pastos naturais, preparar o solo para a pastagem e a agricultura e devido ao manejo extrativista. Neste trabalho, revisamos a literatura científica que trata de diferentes aspectos relativos à ação do fogo em sete espécies de Eriocaulaceae que ocorrem no Cerrado. O fogo promoveu o aumento do número de indivíduos reprodutivos nas três espécies estudadas quanto a esse aspecto (*Actinocephalus polyanthus*, *Comanthera elegantula* e *Syngonanthus nitens*), de inflorescências por indivíduo em duas entre quatro espécies (*Comanthera*

elegantula e *Leiothrix crassifolia*) e de sementes por capítulo na única espécie estudada nesse aspecto (*S. nitens*). O fogo estimulou ainda o recrutamento por plântulas devido à eliminação da vegetação competidora em três das quatro espécies estudadas (*A. polyanthus*, *C. elegantula* e *Leiothrix arrecta*, e por brotamentos em *S. nitens*). Em espécies policárpicas, o aumento do esforço reprodutivo pode impactar negativamente a produção de inflorescências nos anos seguintes à primeira estação reprodutiva após a queima (ex. *C. elegantula* e *S. nitens*), além do crescimento e sobrevivência de indivíduos em idade reprodutiva (ex. *C. elegantula*). Entretanto, a mortalidade e a redução do crescimento podem ser atenuados pela coleta de escapos antes que as sementes sejam produzidas, como foi observado em *C. elegantula*. Queimadas frequentes podem levar populações ao declínio através da exaustão do banco de sementes, mortalidade (principalmente de plântulas) e estímulo à reprodução e morte precoce em espécies monocárpicas. Por outro lado, a exclusão de queimadas por longos períodos pode levar as populações ao envelhecimento e ao declínio devido à redução no recrutamento e aumento da mortalidade, causadas pelo aumento da vegetação competidora. Considerações sobre o manejo de espécies de Eriocaulaceae são feitas, considerando diferenças em suas histórias de vida.

Palavras chave: Cerrado; Demografia; História de Vida; Queimadas; Sempre-vivas.

Abstract – A revision on the effects of fire in Eriocaulaceae as subsidy for its conservation:

Eriocaulaceae is one of the largest and most speciose botanical families of the Cerrado. Because of their beauty, species known as ‘starflowers’, ‘dry flowers’ or ‘everlasting flowers’ (plants of several families whose inflorescences maintain the living appearance after being extracted and dried) are coveted by the national and international markets for dried ornamental plants. The decline observed in populations of several Eriocaulaceae species has been attributed to an apparent increase in the frequency of fires, set with the aim to renovate native pastures, to prepare the ground for the cultivation of crops or pastures and also as an extractive management practice. In this study, we

reviewed scientific literature about the effects of fire on seven Eriocaulaceae species that occur in Cerrado. Fire promoted an increase in the number of reproductive individuals in all the studied species (*Actinocephalus polyanthus*, *Comanthera elegantula* and *Syngonanthus nitens*), inflorescence number per individual in half of the studied species (*C. elegantula* and *Leiothrix crassifolia*) and seeds per chapter in the single studied species (*S. nitens*). Fire stimulated recruitment of seedlings in three out of four species (*A. polyanthus*, *C. elegantula* and *Leiothrix arrecta*) and via rhizome sprouts in *S. nitens* due to the elimination of competing vegetation. In polycarpic species, the increased reproductive effort may negatively impact growth, survival (eg. *C. elegantula*) and the production of inflorescences in years following the first breeding season after burning (eg. *C. elegantula* and *S. nitens*). However, mortality and reduced growth could be mitigated by the harvesting of inflorescences before seeds are produced, as in *C. elegantula*. Frequent fires can lead to population decline through the exhaustion of seed bank and mortality (mainly seedlings), and stimulate reproduction and early death of adult individuals in monocarpic species. On the other hand, the exclusion of fire for long periods can lead to the aging and decline of populations due to reduced recruitment and competition with herbaceous vegetation. Considerations regarding the management of Eriocaulaceae species are made, considering differences in their life stories.

Key words: Cerrado; Demography; Life History; Star-flowers; Wildfires.

Resumen - Revisión sobre los efectos del fuego en Eriocaulaceae como subsidios para su conservación: Eriocaulaceae es una de las familias más ricas en endemismos en el Cerrado. La belleza de sus inflorescencias hace con que especies conocidas como siempre vivas (plantas de diversas familias que tienen sus inflorescencias poco cambiadas tras su recolecta y deshidratación) las hacen codiciadas por el mercado nacional y internacional de plantas secas para fines ornamentales. El declinio poblacional de varias Eriocaulaceae viene siendo atribuido al supuesto

incremento en la frecuencia de fuegos establecidos en el Cerrado, con el objetivo de revonar pastizales, preparar el suelo para la instalación de plantíos y por el manejo de extracción. En ese trabajo, revisamos la literatura científica sobre los efectos de la acción del fuego en sete especies de esa familia. El fuego causó el incremento del número de individuos reproductivos en las tres especies estudiadas (*Actinocephalus polyanthus*, *Comanthera elegantula* y *Syngonanthus nitens*), de inflorescencias por individuo en mitad de las especies (*Comanthera elegantula* y *Leiothrix crassifolia*) y de semillas por capítulo en la única especie estudiada (*S. nitens*). El fuego esmituló aún el reclutamiento por plântulas debido a la eliminación de la vegetación competidora en tres de las cuatro especies estudiadas (*A. polyanthus*, *C. elegantula* e *Leiothrix arrecta*) y por brotamientos en *S. nitens*. En especies policárpicas, el aumento del esfuerzo reproductivo puede impactar negativamente la producción de inflorescencias en los años que siguen la primera estación reproductiva tras la quema (e.g. *C. elegantula* y *S. nitens*), además del crecimiento y supervivencia de individuos en edad reproductiva (e.g. *C. elegantula*). Sin embargo, la mortalidad y la reducción del crecimiento puede ser minorado por la recolección de ramas antes que se produzcan las semillas, como observado en *C. elegantula*. Fuegos frecuentes conllevan al declinio poblacional por agotar en banco de semillas, mortalidad (principalmente de plântulas) y muerte precoz en especies monocárpicas. Sin embargo, la exclusión de los incendios por largos períodos puede llevar las poblaciones al envejecimiento y declinio debido a la reducción del reclutamiento y muerte de los individuos a través del aumento de la vegetación competidora. Consideraciones sobre el manejo de las especies de Eriocaulaceae se hacen, considerando diferencias en sus historias de vida.

Palabras clave: Cerrado; Demografía; Fuegos; Historia de Vida; Siempre Vivas.

A família Eriocaulaceae

Eriocaulaceae engloba cerca de 1200 espécies distribuídas principalmente nos trópicos, com maior número nas montanhas da América do Sul (Giulietti & Hensold 1990, Giulietti *et al.* 2005). No Brasil, essas plantas são comuns no Cerrado, principalmente nos campos rupestres, que ocorrem nesse bioma em altitudes acima de 900 m. Das 548 espécies brasileiras, 380 ocorrem nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (estados de Minas Gerais e Bahia), onde Eriocaulaceae é uma das famílias com maior número de espécies (Giulietti *et al.* 1987, Giulietti *et al.* 2005). Cerca de 96% das Eriocaulaceae são endêmicas, muitas delas encontradas apenas em uma única localidade ou alto de serra (Costa *et al.* 2008). Em consequência desta distribuição restrita, 13,6% das espécies brasileiras são consideradas raras (Giulietti *et al.* 2009).

Sob a denominação de ‘sempre-vivas’ estão espécies de plantas dos campos e cerrados pertencentes às famílias Cyperaceae, Eriocaulaceae, Poaceae, Rapateaceae e Xyridaceae, cujas inflorescências permanecem pouco alteradas em sua forma e coloração após serem colhidas e secas (Instituto Terra Brasilis 1999, Scatena *et al.* 2004, Parra *et al.* 2010). Embora todas as espécies com as características descritas acima sejam consideradas sempre-vivas, apenas algumas são de interesse comercial, sendo as Eriocaulaceae, principalmente do gênero *Comanthera*, as sempre-vivas mais visadas pelo mercado nacional e internacional de plantas ornamentais secas (Parra *et al.* 2010). Seus escapos e capítulos são usados na decoração de ambientes, confecção de objetos de uso doméstico e coroas funerárias (obs. pess.). Atualmente, *Syngonanthus nitens*, conhecida como capim-dourado, tem sido muito visada pelo mercado. Essa espécie possui escapos florais dourados e maleáveis, utilizados na confecção de *souplats*, chapéus, bolsas e bijuterias (Schmidt *et al.* 2007). Recentemente constatou-se o uso das partes vegetativas de espécies do gênero *Leiothrix*, que produzem brotamentos nos capítulos e formam emaranhados devido ao crescimento exuberante dos escapos florais. Tais brotamentos são utilizados para decorar ambientes e a biomassa de escapos é utilizada para preenchimento de coroas funerárias (obs. pess.).

As queimadas no Cerrado

O Cerrado não apenas evoluiu na presença de queimadas naturais e antropogênicas, recorrentes ou esporádicas, como depende delas para manter seus processos ecológicos em diversos níveis (Hardesty *et al.* 2005, Pivello 2011). O fogo é indicado como o principal responsável pela diversificação das espécies vegetais endêmicas do Cerrado, tendo suas linhagens se originado *in situ*, através da seleção de caracteres que lhes conferiam vantagens adaptativas frente às queimadas, e não pela dispersão de linhagens já adaptadas ao fogo (Simon *et al.* 2009). As espécies endêmicas começaram a surgir há cerca de 10 milhões de anos, a maioria há até 4 milhões de anos - período que coincide com a expansão das savanas e gramíneas C4 em todo o mundo (Simon *et al.* 2009). Essas formam uma cobertura de baixa umidade, aerada e altamente inflamável. A dominância de gramíneas, principalmente nas formações campestres, resulta no rápido acúmulo de biomassa e na alta razão entre biomassa morta/viva. Estas, somadas à ocorrência de uma estação seca prolongada, aumentam as chances de deflagração de queimadas (Kauffman *et al.* 1994).

Registros fósseis de pólen e carvão indicam que incêndios foram comuns no Cerrado antes da chegada do homem à América do Sul, há cerca de 12.000 anos, e foram intensificados no período pré-colonial, devido às práticas de manejo agro-florestal utilizadas pelos indígenas. Com a redução da densidade de suas populações após a chegada dos Europeus, a incidência de queimadas foi reduzida, mas parece estar aumentando desde 1750 (veja Pivello 2011). A partir do final da década de 1950, com a criação da atual capital brasileira, Brasília, a região do Cerrado entrou num intenso processo de desenvolvimento econômico e conversão de habitats e, a partir da década de 1980, entrou definitivamente para o cenário do *agro-business* com a produção de carne bovina para exportação e o cultivo de pastagens, lavouras de algodão e soja (Pivello 2006).

Nas savanas úmidas, a frequência estimada de ocorrência natural de incêndios é de um a cada 3 ou 5 anos (Bond & van Wilgen 1996 citado em Miranda 2002, Frost & Robertson 1987). Em um período de quatro anos, o Parque Nacional de Emas, localizado em uma região com elevada

incidência de queimadas naturais devido à presença abundante de capim flecha, teve 53,4% de sua área (cujo total é de 132,133 ha) livre de queimadas; 38,1% queimou uma vez, 8,4% duas vezes e apenas 0,1% três vezes, sendo que 98% dos incêndios foram deflagrados naturalmente (Ramos-Neto & Pivello 2000). No Cerrado, raios no início da estação chuvosa são a principal fonte de ignição, mas as queimadas por eles produzidas são muitas vezes controladas rapidamente pelas chuvas e por isso atingem pequenas extensões (Ramos-Neto & Pivello 2000). Atualmente, entretanto, a maioria das queimadas no Cerrado tem origem antrópica, sendo o fogo ateadado acidentalmente, criminosamente ou para promover a renovação dos pastos, eliminar a vegetação nativa para o plantio de lavouras ou queimar resíduos de cultivares (Pivello 2011). As queimadas ocorrem geralmente no auge da estação seca, quando a biomassa vegetal e o ar estão extremamente secos, os ventos são fortes e as chuvas ausentes (Menezes & Giuliatti 2000, Ramos-Neto & Pivello 2000, Miranda 2002).

Em algumas regiões, queimadas realizadas por agricultores e pecuaristas correspondem aproximadamente à frequência estimada de queimadas por causas naturais no Cerrado. No Distrito Federal, por exemplo, a maioria dos proprietários de terras realiza queimadas anualmente, com rotação de áreas, e outros o fazem em intervalos de 2-4 anos (Mistry 1998). Na Serra do Roncador (MT), em áreas de ocupação Xavante, o intervalo mínimo de queima era de 3-5 anos (Eiten 1972). Entretanto, algumas áreas do Cerrado vêm sendo muito frequentemente queimadas. Nas regiões onde há exploração de sempre-vivas, por exemplo, os campos são queimados após as primeiras chuvas (final de setembro a outubro), para estimular a floração em massa. Segundo Schmidt *et al.* (2007), na região do Jalapão (Tocantins), onde o fogo é usado para manejar populações de capim-dourado e para renovar pastagens, é raro encontrar áreas que não foram queimadas há mais de 3 anos. Nos campos rupestres da Serra do Cipó, porção sul da cadeia do Espinhaço, as taxas de acúmulo de biomassa podem sustentar queimadas a cada dois anos (Miranda 2002). Atualmente, a facilidade de deflagração de incêndios antrópicos no Cerrado é grande devido à crescente população

humana (o número de habitantes aumentou mais de 10 vezes em 50 anos, chegando a 18 milhões em 2000), à grande área sob influência antrópica (55% da sua extensão original), à malha viária, que possibilita o acesso a regiões ermas, e à ampla difusão de fontes de ignição portáteis (Klink & Moreira 2002, Machado *et al.* 2004). Assim, é provável que os campos e cerrados venham sendo queimados com uma frequência superior à natural, e o fator limitante à sua ocorrência não seria mais a ignição, mas o acúmulo de biomassa (Miranda 2002).

Já nas unidades de conservação (UCs), a situação oposta é observada. As queimadas são vistas como uma ameaça a ser combatida intensivamente, ainda que essa medida careça de fundamentação científica. Conseqüentemente, mesmo as queimadas naturais, que há milhares de anos são responsáveis pela ciclagem de nutrientes, estímulo à reprodução, rebrota e estruturação das comunidades biológicas, são eliminadas. Além disso, o acúmulo de biomassa faz com que o risco de incêndios devastadores seja aumentado (Ramos-Neto & Pivello 2000). A única exceção é dada pelo Parque Nacional das Emas, que desde 1995 permite que incêndios de origem natural se propaguem sob o controle de uma malha de 314 km de aceiros ao redor e dentro da UC, impedindo que o fogo se alastre para áreas maiores (Ramos-Neto & Pivello 2000). Uma apreciação do impacto da exclusão do fogo no Parque Nacional de Emas pode ser feita através da constatação de que, num período de apenas 4 anos, 40 incêndios de origem natural foram deflagrados (Ramos-Neto & Pivello 2000). Esse parque, com sua elevada frequência de queimadas naturais, representa uma situação peculiar no Cerrado, que deve ocorrer apenas em algumas áreas desse bioma com mais de 2 milhões de km². Entretanto, seu caso ilustra a importância de realizarem-se estudos científicos para embasar a tomada de decisões acerca do manejo do fogo de acordo as peculiaridades de cada região.

Declínio das populações de Eriocaulaceae

Nos últimos 40 anos, há indícios de que populações de sempre-vivas endêmicas declinaram e de que a área de distribuição de várias espécies diminuiu (Saturnino *et al.* 1977, Giuletta *et al.* 1988, Instituto Terra Brasilis 1999). Em 2000, entre as várias espécies adicionadas à *Lista Oficial de Espécies Ameaçadas do Estado de Minas Gerais*, havia um número expressivo de Eriocaulaceae, uma das famílias mais ameaçadas dos campos rupestres. Naquela época, 16 Eriocaulaceae foram consideradas provavelmente extintas. Das 15 espécies que tiveram seu *status* definido como ‘criticamente em perigo’, todas tiveram a coleta predatória relacionada como uma das causas ou o único motivo da sua ameaça. Cerca de oito anos depois, apenas nove espécies foram consideradas extintas, mas 54 foram enquadradas em algum nível de ameaça (Fundação Biodiversitas 2007). Na Lista da Flora Brasileira Ameaçada de Extinção, publicada em 2008, 14 espécies de Eriocaulaceae se enquadravam em alguma categoria de ameaça e esta foi considerada a sétima família com maior número de espécies ameaçadas de extinção.

Duas causas são relacionadas ao declínio das populações de sempre-vivas: a sobre-coleta e a queima indiscriminada (Saturnino *et al.* 1977, Giuletta *et al.* 1988). A primeira refere-se à coleta de grandes quantidades de escapos e capítulos antes mesmo que as sementes sejam dispersadas, o que comprometeria o recrutamento, a dispersão e mataria indivíduos adultos por desenraizá-los ao terem os escapos florais arrancados (Instituto Terra Brasilis 1999). A segunda causa refere-se à queima dos campos, empregada no manejo extrativista para estimular a floração. Oitenta e cinco por cento dos coletores de sempre-vivas amostrados em quatro comunidades rurais no município de Diamantina, Minas Gerais (total de 53 entrevistados) afirmaram que utilizam o fogo com esse propósito, sendo outubro a melhor época para a queima, quando já caíram as primeiras chuvas (Instituto Terra Brasilis 1999). Segundo esses coletores, o solo úmido protegeria os ‘pés’ de sempre-vivas (Instituto Terra Brasilis 1999). Os coletores de capim-dourado de cinco comunidades rurais na região do Jalapão, Tocantins (aproximadamente 70 entrevistados), acreditam que um

maior número de escapos é produzido quando a queima é feita em anos intercalados (Schmidt *et al.* 2007, Schmidt *et al.* 2011).

Entretanto, com relação às queimadas, deve-se considerar que a distribuição natural de Eriocaulaceae as tornam mais propensas à queima periódica. A maioria das espécies ocorre em formações campestres que, dentre as fitofisionomias do Cerrado, têm maior flamabilidade, já que cerca de 91-94% da sua biomassa epigéia é de gramíneas, em comparação com 27% em campos cerrados e cerrados *sensu stricto* (Kauffman *et al.* 1994). Geralmente a queima é rápida, mas a linha de fogo tem grande intensidade e elevado percentual de combustão, consumindo quase a totalidade da biomassa epigéia campestre e causando maiores perdas de nutrientes com baixas temperaturas de volatilização (nitrogênio e carbono) e enxofre do que em qualquer outra fitofisionomia savânica (Kauffman *et al.* 1994, figura 1a).

Apesar da sobre-coleta e da queima indiscriminada serem apontadas como as principais ameaças às sempre-vivas, sua comercialização diminuiu progressivamente entre o seu auge, no final da década de 1970, até 1997, como mostram os valores relativos à exportação de ‘flores secas para ornamentação’, já que o principal destino da produção nesse período era o mercado exterior (Estados Unidos, Itália, Países Baixos, Alemanha e outros, Instituto Terra Brasilis 1999). Porém, a redução do volume exportado foi acompanhada pelo aumento do valor do produto, indicando que a redução no comércio não se deu pela diminuição da procura, mas sim da oferta (veja Instituto Terra Brasilis 1999). Se por um lado isso aponta para o declínio das populações nativas, por outro, com a contínua redução do comércio, a coleta de sempre-vivas atualmente deve representar uma fração do que foi nas últimas décadas. Assim, a pressão da sobre-coleta e das queimadas visando o manejo dessas plantas teria diminuído, podendo ser a queima dos campos e cerrados para a renovação de pastagens naturais para o gado bovino – que em muitos locais ocorre em todos os anos - uma ameaça mais relevante atualmente. A exceção é dada pelo capim dourado, cuja exploração vem

crescendo desde o final da década de 1990 com o aumento do turismo e a propaganda do governo sobre o artesanato típico de Tocantins feito com escapos florais (Schmidt *et al.* 2007).

Pesquisadores e conservacionistas assumem que queimadas ameaçam as Eriocaulaceae (Saturnino *et al.* 1977, Giuliatti *et al.* 1988, Menezes & Giuliatti 2000, Costa *et al.* 2008), ainda que estudos experimentais apontem para um cenário diferente, tanto no Cerrado (Figueira 1998, Bedê 2006, Figueiredo 2007, Neves, resultados não publicados), quanto no centro-sul e sudeste dos Estados Unidos (Watson *et al.* 1994). A idéia de que todo fogo é ruim e destrói a biodiversidade, mesmo quando ocorre em ambientes que evoluíram na presença do fogo, está presente em todo o mundo. Nos Estados Unidos essa crença surgiu em consequência dos grandes incêndios que assolaram o oeste do país no final do século XIX/início do século XX e culminaram com a adoção de uma política de total exclusão do fogo. Essa mentalidade foi divulgada, por exemplo, através do personagem Bambi de Walt Disney e do ícone Smokey Bear do U. S. Forest Service, que alcançaram enorme popularidade e contribuíram para a formação de opinião em vários países (Dellasala *et al.* 2004, Dombek *et al.* 2004). Essa visão está presente também no Brasil, mesmo entre pesquisadores que atuam no Cerrado.

Ao rever a literatura científica sobre aspectos da história de vida de Eriocaulaceae e estudos experimentais sobre os efeitos do fogo em sete espécies, avaliamos seus efeitos sobre a polinização, investimento reprodutivo, germinação/recrutamento, mortalidade e morfologia. Detalhes sobre os estudos e espécies abordados nessa revisão podem ser vistos na Tabela 1. O objetivo último é o de fornecer subsídios para a conservação e manejo adequados das espécies de Eriocaulaceae do Cerrado.

Adaptações ao fogo, história de vida e demografia de Eriocaulaceae

Polinização

Embora não se tenha registro da influência direta do fogo sobre a polinização de Eriocaulaceae, seus efeitos indiretos, por meio da morte que ocasionam aos polinizadores, devem ser considerados.

Rosa & Scatena (2007) demonstraram que as Eriocaulaceae da sub-família Paepalanthoideae, que inclui oito dos dez gêneros de Eriocaulaceae, têm pistilódios nectaríferos nas flores estaminadas e apêndices nectaríferos entremeados com os estigmas nas flores pistiladas. Estas estruturas estariam relacionadas à atração de polinizadores, o que foi confirmado em observações de campo (Ramos *et al.* 2005, Bedê 2006, Oriani *et al.* 2009, Neves, resultados não publicados). Na sub-família Eriocauloideae, as flores pistiladas não apresentam apêndices nectaríferos, mas, em ambos os sexos, as pétalas possuem glândulas secretoras de néctar (Rosa & Scatena 2003). *Eriocaulon parkeri* é a única espécie desse grupo cujo sistema reprodutivo foi estudado e apresenta a autopolinização como principal forma de reprodução (Sawyer *et al.* 2005). Entretanto, não é possível fazer extrapolações para a sub-família a partir de um único estudo. Além disso, essa espécie habita estuários na costa leste dos Estados Unidos e tem as inflorescências frequentemente submersas e recobertas por uma camada de perifiton, o que reduz o acesso dos polinizadores às flores (Sawyer *et al.* 2005).

As espécies do Cerrado estudadas até o momento, todas pertencentes a Paepalanthoideae (*Comanthera mucugensis*, *Comanthera curralensis*, *Comanthera elegantula* e *Syngonanthus elegans*) são polinizadas por pequenos insetos generalistas de Diptera, Hymenoptera e Coleoptera, residentes nas adjacências das flores e incapazes de realizar longos deslocamentos (Ramos *et al.* 2005, Bedê 2006, Oriani *et al.* 2009). É possível que durante grandes incêndios tais insetos sejam eliminados e a recolonização após as queimadas seja lenta, o que poderia levar à diminuição do potencial de formação de sementes durante os meses seguintes. Para a melhor compreensão dos efeitos do fogo na polinização de Eriocaulaceae seria interessante comparar a riqueza e densidade de polinizadores, assim como a formação de sementes, em áreas naturais antes e após a queima. Os

estudos deveriam ser preferencialmente realizados em áreas que tiveram grandes extensões queimadas, e não apenas em pequenas parcelas queimadas experimentalmente, onde a recolonização a partir de áreas vizinhas pode ser rápida.

Investimento reprodutivo

O fogo pode afetar a reprodução sexuada e vegetativa devido às alterações que provoca sobre a estrutura e densidade da vegetação, características do solo e fluxos de energia, nutrientes e água (Frost & Robertson 1987). Além disso, pode afetar as demandas conflitantes (*trade offs*) a que as plantas estão sujeitas, quanto à energia a ser investida em crescimento, sobrevivência e reprodução (Stearns 1989, Ohara *et al.* 2001, Obeso 2002).

Actinocephalus polyanthus é uma das Eriocaulaceae de maior porte, com rosetas caulescentes de até 90 cm de altura (Figueira 1998), que possibilitam sua ocorrência em campos com vegetação alta. Após a queima, o meristema apical dessa espécie monocárpica se diferencia em uma inflorescência e em seguida o indivíduo morre, um exemplo paradigmático de demanda conflitante provocado pela ação do fogo. Segundo Figueira (1998), a taxa de floração na ausência de queimadas estimada para uma população com muitos adultos é de 2%. Após a ocorrência do fogo, 100% dos adultos florescem. Isso significa que, na ausência do fogo, 98% dos indivíduos podem morrer sem sequer ter reproduzido durante seu período de vida, que pode durar até cerca de 30 anos. Por outro lado, regimes de incêndio freqüentes têm efeitos negativos por estimular a reprodução e morte de indivíduos jovens, que produzem cerca de 25 vezes menos sementes que os mais velhos. Num período de 23 anos (1984-2007), a Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira (APA Morro da Pedreira), onde Figueira (1998) realizou sua pesquisa, não teve nenhuma área queimada mais que 10 vezes, 22,8% queimou entre 2 e 9 vezes, 25,7% queimou uma vez e 51,5% da APA não queimou (França & Ribeiro 2008). Ainda que esses valores resultem da ocorrência de incêndios de origem natural e antrópica, e da política de combate ao fogo na UC, eles

mostram que a paisagem é um mosaico onde algumas áreas devem queimar com frequência superior a 30 anos, poucas queimam em períodos menores que 4 anos (~1%) e a maioria queima com frequência intermediária.

Em espécies policárpicas o fogo também pode promover o aumento do investimento reprodutivo. Em um estudo experimental, parcelas de *Comanthera elegantula* produziram 14,3% mais inflorescências sob queimada bianual do que nas parcelas controle, onde não incidia queima nem coleta há pelo menos 5 anos (Bedê 2006, figuras 1b,c). Em populações de *Syngonanthus nitens* sujeitas à queima houve um aumento do número de indivíduos reprodutivos e de sementes por capítulo na estação reprodutiva seguinte à aplicação do tratamento, sendo esse aumento maior em parcelas queimadas em intervalos de dois, três e quatro anos, em ordem decrescente. Porém, o número de indivíduos produzindo capítulos nos anos subsequentes se comportou de forma inversa, ou seja, foi menor nas populações sujeitas a tratamentos que resultaram em maior investimento reprodutivo imediatamente após a queima (Figueiredo 2007). O corte da cobertura vegetal rente ao solo produziu os mesmos efeitos que a queima em *S. nitens*, porém em menor intensidade, indicando que a ação do fogo vai além da eliminação de competidores (Figueiredo 2007).

Também foram observados indícios da ocorrência de demanda conflitante entre crescimento e reprodução em *C. elegantula*, devido ao aumento do esforço reprodutivo. O crescimento das touceiras (relacionado ao aumento do número de rametes) foi reduzido em 43% e 21-53% no primeiro e segundo anos após a queima. A redução do crescimento foi menor (~10%) nos tratamentos em que houve coleta de capítulos na floração seguinte à queima, antes que sementes fossem produzidas. Neste caso, a coleta subsequente ao fogo pode contribuir para equilibrar as demandas energéticas relacionadas ao crescimento vegetativo e a produção de inflorescências (Bedê 2006). Por isso a coleta de inflorescências e queima ao longo de dois anos foi a modalidade de manejo que se mostrou mais eficiente, provocando um incremento de 304% na produção de

capítulos (Bedê 2006). Esse autor não observou diferenças na relação entre altura e peso das inflorescências decorrente dos tratamentos de queima, assim como no seu peso médio.

A.C.O. Neves (resultados não publicados) observou variação nas respostas de três espécies de *Leiothrix* relativas à produção de escapos florais e capítulos, em áreas queimadas e não queimadas. *Leiothrix crassifolia* produziu maior número de capítulos na área queimada, embora esses tivessem menor comprimento e tamanho semelhante aos da área não queimada. Já *Leiothrix curvifolia* produziu escapos florais mais longos em área queimada, mas na mesma quantidade e com capítulos do mesmo tamanho que na área não queimada. *Leiothrix spiralis* não apresentou diferenças entre tratamentos com relação à produção de escapos e capítulos.

Germinação e recrutamento

Quase todas as informações sobre a influência do fogo na germinação de Eriocaulaceae referem-se a seus efeitos ecológicos facilitadores devido à eliminação da cobertura vegetal competidora (Bedê 2006, A.C.O. Neves, resultados não publicados). É sabido que, em outras espécies, esses efeitos podem ser devidos, ainda, à promoção de alterações na temperatura, umidade, disponibilidade de nutrientes, intensidade e espectro de luz ao nível do solo, além do fogo eliminar barreiras para dispersão e destruir inibidores de germinação presentes no solo (Roy & Sonié 1992, Hawkes & Menges 1995).

Após a floração e morte de *A. polyanthus*, surgem sob os indivíduos parentais centenas de plântulas originadas dos capítulos da própria planta-mãe, cujos frutos não têm mecanismos de dispersão (Figueira 1998). O recrutamento é provavelmente favorecido pela eliminação da densa camada de gramíneas competidoras, e se relaciona à manutenção da prole em locais adequados à germinação e crescimento (Figueira 1998).

Embora seja policárpica, *Leiothrix arrecta* se comporta de forma semelhante a *A. polyanthus* com relação à germinação. *Leiothrix arrecta* forma touceiras densas em consequência do

crescimento dos escapos florais e produção de várias gerações de rametes suspensos, que se formam a partir de células meristemáticas nos capítulos (Monteiro-Scanavaca *et al.* 1976). Ao contrário de *A. polyanthus*, que forma rosetas altas e robustas, os rametes de *L. arrecta* têm de um a três centímetros de diâmetro, mas estes se apóiam na vegetação competidora à medida que se multiplicam. Isso possibilita sua ocorrência em locais onde a cobertura vegetal é mais densa que onde suas congêneres ocorrem, ao custo de não haver locais propícios para a germinação (Coelho *et al.* 2008a, b). Quando maior a densidade demográfica, maior é o acúmulo de biomassa seca e altamente inflamável e maior é o percentual de queima. Em populações muito densas, o fogo elimina todos os indivíduos (figura 1d), mas estes são substituídos por plântulas que germinam abundantemente nos meses seguintes (A.C.O. Neves, resultados não publicados). A germinação foi maior em uma área queimada após um intervalo de mais de dez anos, seguida por áreas que queimaram após intervalos de cerca de dois anos e meio e um ano sem queima. O menor número de recrutas foi observado numa área que queimou nestes dois períodos (há aproximadamente dois anos e meio e há um ano). Esses resultados indicam que queimadas repetidas podem exaurir o banco de sementes que, na população estudada, estimamos que leve aproximadamente sete anos para ser recomposto após um evento de germinação em massa (Neves, resultados não publicados). Queimadas recorrentes em curtos intervalos de tempo podem extinguir as populações, pela eliminação de indivíduos reprodutivos e exaustão do estoque de sementes. Embora a frequência de ocorrência natural de queimadas na área onde esse estudo foi desenvolvido seja desconhecida (APA Morro da Pedreira), apenas 12% dessa unidade de conservação queimou com frequência superior a 7 anos nas últimas duas décadas (França & Ribeiro 2007).

Bedê (2006) também observou que a queima estimula a germinação de *C. elegantula*. Entretanto, sob queimadas frequentes ocorre a redução da produção de capítulos ao longo dos anos, já que a intensidade do esforço reprodutivo num dado momento é função inversa do valor reprodutivo residual, alcançado ao longo do período de vida restante do indivíduo (Williams 1966).

Além disso, com o estímulo ao recrutamento pela eliminação da vegetação competidora, poderia haver exaustão do banco de sementes. Como as queimadas eliminam plântulas e reduzem suas chances de transição para outras classes de tamanho (Bedê 2006), após repetidos eventos de germinação e morte de plântulas, as populações tenderiam a envelhecer e declinar. Efeito oposto foi observado em *S. nitens*, pois houve redução no recrutamento por sementes em áreas queimadas em intervalos de dois e três anos em uma das populações estudadas, em relação ao tratamento controle (Figueiredo 2007). Por outro lado, em duas das três populações estudadas o brotamento de rametes a partir de rizomas foi menor no tratamento com intervalo de queima de três anos, com relação ao controle e queima com intervalo de dois anos (Figueiredo 2007).

Pouco se sabe sobre a influência do fogo na fisiologia das sementes de Eriocaulaceae. Estudos realizados em espécies de *Comanthera* e *Syngonanthus* mostraram que estas independem do fogo para germinar, pois apresentaram germinação elevada (61 a 98%) em tratamentos com água, luz e temperaturas entre 15 e 35°C (Garcia & Oliveira 2007, Schmidt *et al.* 2008). Tampouco se sabe se, para estas espécies, o fogo é prejudicial.

As sementes de Eriocaulaceae são diminutas, variando de 0,36 mm de comprimento e 0,21 mm de largura em *C. elegantula* a 0,87 mm e 0,32 mm em *S. elegans* (Garcia & Oliveira 2007, Schmidt *et al.* 2008). É possível que sejam revolvidas junto com o solo superficial por enxurradas, sendo esporadicamente enterradas e desenterradas. As espécies estudadas até o momento são primariamente fotoblásticas positivas (*C. elegantula*, *C. elegans*, *L. crassifolia*, *L. spiralis*, *S. venustus* e *S. nitens*). Apenas *C. elegans* e *S. venustus* apresentaram germinação no escuro de 11,5% e 21%, respectivamente (Garcia & Oliveira 2007, Schmidt *et al.* 2008, Neves, resultados não publicados). Esses fatores contribuiriam para a formação de bancos de sementes persistentes, como foi observado para *C. elegantula*, *C. elegans* e *S. venustus* (Garcia & Oliveira 2007). Nessas espécies, a germinação após as sementes serem enterradas por 2 anos, variou de 10% a 40% do potencial de germinação observado imediatamente após a coleta (Garcia & Oliveira 2007). Não é

possível determinar se o fogo estimula a germinação das sementes, se estas são expostas a altas temperaturas ou se resistem à passagem do fogo enterradas e isoladas termicamente pelo solo, ou se os recrutas são originados de sementes produzidas após a queima (Valette *et al.* 1994).

Mortalidade

Em *A. polyanthus*, uma espécie monocárpica, os juvenis toleram o fogo sem se reproduzir, mas a totalidade de indivíduos maiores floresce e morre (Figueira 1998). Embora *L. arrecta* seja policárpica, essa espécie apresenta uma resposta demográfica ao fogo parecida com *A. polyanthus*. Suas populações são formadas por poucas coortes, e quanto mais antigas, maiores são os indivíduos, que podem sustentar mais de 200 rametes entrelaçados entre si e com a vegetação herbácea. Como a mortalidade causada pelo fogo é maior em populações com biomassa elevada, os indivíduos maiores são mais propensos à queima e à morte (Neves, resultados não publicados, figura 1d).

Na maioria das espécies de Eriocaulaceae, entretanto, a mortalidade deve ser maior entre os indivíduos pertencentes às menores classes de tamanho, devido à sua menor proporção superfície/volume, à ausência de órgãos subterrâneos que possibilitam a rebrota e à ausência de rosetas circundantes originadas por brotamentos de rizomas, que podem prover alguma proteção (Bedê 2006). Em *C. elegantula*, a mortalidade de rosetas observada após a queima foi de 42% da população. Entre as rosetas menores, a mortalidade pós-fogo foi 710% maior que na ausência de queima, e entre rosetas isoladas, foi 100% maior que em rosetas situadas em touceiras (Bedê 2006). A mortalidade é tanto maior quanto mais freqüentes são os episódios de queima, e como as plântulas são desproporcionalmente eliminadas, as populações envelhecem e declinam (Bedê 2006).

Morfologia

Warming (1973) foi quem primeiro chamou a atenção para a presença de órgãos subterrâneos em plantas do Cerrado, relacionando-os aos episódios freqüentes de queimadas que

acometem esta vegetação. Os rizomas armazenam recursos nutritivos, protegem os meristemas contra a ação de queimadas, herbívoros, congelamento, seca e danos mecânicos (Smith 1913, Chapman & Crow 1981, Grace 1993). Segundo estes autores, uma estratégia adaptativa para sobreviver ao fogo deve incluir fatores como tendência à rebrota, profundidade dos meristemas e tendência para a germinação de sementes enterradas.

Em Eriocaulaceae, diferentes tipos de caule ocorrem dispersos entre os gêneros e subfamílias, incluindo várias espécies com rizomas bem desenvolvidos (Giulietti 1984, Lazzari 2000, Scatena *et al.* 2005) e com meristemas protegidos sob o solo, que podem contribuir para a rebrota pós-fogo. A fraca correlação entre as características anatômicas dos caules e grupos taxonômicos de Eriocaulaceae indica que estão sob forte pressão seletiva de fatores ambientais (Scatena *et al.* 2005). Um desses fatores é provavelmente o fogo.

Síntese

Não foi possível fazer uma análise quantitativa ampla dos efeitos do fogo em Eriocaulaceae devido ao pequeno número de estudos experimentais existentes, ao fato destes investigarem questões distintas, com abordagens diversas, e de envolverem queimadas em épocas diferentes. Apesar disso e da complexidade das interações entre as variáveis de influência (e.g. filogenia, regimes de fogo, fisiografia), alguns padrões podem ser notados (Tabela 2).

O fogo provocou o aumento do número de indivíduos reprodutivos nas três espécies estudadas (*A. polyanthus*, *C. elegantula* e *S. nitens*), do número de inflorescências por indivíduo em metade das espécies estudadas (*C. elegantula* e *L. crassifolia*) e de sementes por capítulo na única espécie estudada (*S. nitens*). Nas demais espécies, a queima não reduziu o esforço reprodutivo. O fogo estimulou ainda o recrutamento por plântulas, devido à eliminação da vegetação competidora em três das quatro espécies estudadas (*A. polyanthus*, *C. elegantula* e *L. arrecta*), exceto em *S. nitens*. Porém, o recrutamento por brotamentos nessa espécie aumentou em áreas queimadas.

Se por um lado o fogo estimula aspectos relacionados com a reprodução, por outro, queimadas recorrentes podem levar as populações ao declínio pela exaustão do banco de sementes, devido à contínua germinação e morte das plântulas pelo fogo, como foi observado em *C. elegantula* e *L. arrecta*. Além disso, na única espécie monocárpica estudada (*A. polyanthus*) a queima estimulou a reprodução de indivíduos jovens, que produzem menos capítulos e menos sementes que os indivíduos mais velhos, morrendo em seguida. Em espécies policárpicas o aumento do esforço reprodutivo impactou negativamente a produção de inflorescências nos anos seguintes à primeira estação reprodutiva após a queima (*C. elegantula* e *S. nitens*), além do crescimento e sobrevivência de indivíduos em idade reprodutiva (*C. elegantula*). Por outro lado, a exclusão do fogo por longos períodos possibilita que gramíneas e outras espécies competidoras se desenvolvam, comprometendo o recrutamento por plântulas (*A. polyanthus*, *C. elegantula* e *L. arrecta*) ou por brotamentos (*S. nitens*). Esse fator associado à diminuição do investimento reprodutivo, poderia levar as populações ao declínio.

Proposta de manejo do fogo visando à conservação de Eriocaulaceae

Eriocaulaceae é uma família botânica numerosa, com espécies que ocorrem em diversos tipos de habitat do Cerrado, nas quais o fogo pode ter efeitos diversos (figura 1d). Algumas devem experimentar baixas frequências de queima natural, como espécies aquáticas ou de terrenos arenosos ou cascalhentos, com vegetação muito rala para sustentar incêndios. Outras devem queimar com frequência superior, como as que ocorrem em formações campestres com vegetação densa. O fogo parece ter um importante papel na manutenção das populações da maior parte das espécies aqui citadas. Isso contraria o senso comum de que todas as queimadas no Cerrado são prejudiciais para a biodiversidade, e que a queima por si só seria responsável pelo declínio das populações de Eriocaulaceae. Os resultados dessa revisão indicam que esse efeito pode ser esperado

em áreas com elevada frequência de queimadas, mas a exclusão do fogo por longos períodos também pode ser prejudicial a essas plantas.

Planos de manejo para Eriocaulaceae deveriam incluir a aplicação de queimadas periódicas, contemplando a diversidade de histórias de vida encontradas na família. Uma estratégia conservadora seria simular a ocorrência natural de incêndios em sua área de ocorrência, após a sua determinação através de pesquisas. Outra seria elaborar um planejamento baseado em estudos experimentais sobre os efeitos do fogo em populações de cada espécie ou grupos de espécies. Uma terceira estratégia, possível de ser adotada para algumas espécies vegetais, seria o manejo adaptativo. Neste, não se espera atingir um nível de conhecimento ideal para tomar medidas de manejo, mas considera-se que o próprio manejo é um experimento que gera informações e é passível de avaliação e planejamento.

Para algumas das espécies aqui citadas, propostas de manejo podem ser sugeridas. Para *C. elegantula* e *S. nitens* a queima poderia ser aplicada em intervalos regulares a cada dois ou três anos, se o objetivo for sua conservação aliada à produção de capítulos visando a coleta, ou em intervalos superiores se o objetivo for apenas a conservação dessas espécies de sempre-vivas (Bedê 2006, Figueiredo 2007). Para espécies que apresentam mortalidade em massa induzida pelo fogo, sejam elas policárpicas (*L. arrecta*) ou monocárpicas (*A. polyanthus*), o manejo deveria prever a queima de algumas áreas em intervalos mais longos, superiores a sete anos, e manter outras áreas livres do fogo por longos períodos (~30 anos). Deste modo populações com indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento poderiam ser mantidas (Figueira 1998). Essa frequência corresponde aproximadamente àquela observada na APA Morro da Pedreira (ainda que não represente a frequência natural de incêndios), onde os estudos sobre as duas espécies citadas foram feitos (França & Ribeiro 2008). A época da queima deve corresponder à dos incêndios naturais causados por raios, ou seja, ao final da estação seca, com a chegada das primeiras chuvas (geralmente entre setembro e novembro). Nesse período, devido à maior umidade, o aumento de temperatura

provocado pelo fogo na vegetação e no solo é moderado, e as queimadas são mais facilmente controladas e heterogêneas (Valette *et al.* 1994). Além disso, deve-se considerar o contexto social, econômico e cultural das populações que vivem em cada região e sua necessidade de explorar os recursos naturais, além do contexto ecológico em que as populações vegetais se encontram, para que outras espécies não sejam prejudicadas.

Para a manutenção da vegetação do Cerrado, autores sugerem intervalos de queima conforme a fitofisionomia. Eiten & Goodland (1979 citado em Mistry 1998) estimaram que a queima a cada 3 anos possibilita a manutenção do cerrado *sensu stricto*. Coutinho (2000) recomenda a aplicação queimadas em intervalos de 3 a 4 anos. Sato (2003 citado em Figueiredo 2007) sugere a queima da vegetação a cada dois anos. Com relação aos campos sujos, Miranda (2002 citado em Figueiredo 2007) afirma que queimadas bianuais reduzem a diversidade de espécies, sendo que intervalos de quatro ou mais anos mantém a diversidade igual à de áreas com 28 anos sem queimadas. De acordo com essa proposta, o manejo sugerido para *C. elegantula* e *S. nitens*, com queimadas a cada 2-3 anos poderia ser prejudicial para a comunidade vegetal como um todo. O mesmo não aconteceria com a comunidade sob o manejo sugerido para *A. polyanthus* e *L. arrecta*, com queimadas em mosaico a cada 7-30 anos.

A ocorrência de fogo é um fenômeno natural extremamente variável, de múltiplas causas e comportamentos relativos à sua intensidade, duração, frequência e área atingida. Por isso, requer soluções ecológicas que considerem várias escalas espaciais e os contextos ecológico e social locais e regionais. Assim, cada tipo de vegetação está sujeito a diferentes regimes de fogo e deve ser manejado de forma específica (Dellasala *et al.* 2004, Bond & Keeley 2005). Como não é possível favorecer todos os grupos biológicos ao adotar-se uma estratégia de manejo de fogo, deve-se optar por conservar determinadas espécies raras, ameaçadas ou de interesse econômico, considerando uma escala espacial restrita. Porém, em escalas mais abrangentes, deve-se adotar um mosaico de medidas de manejo que contemplem a totalidade ou a maior parte dos organismos e ecossistemas.

Para isso, é necessário um planejamento consistente, baseado no conhecimento das populações tradicionais, alidado ao conhecimento científico (Pivello 2011). Todavia, as decisões sobre o manejo do fogo em quaisquer regiões geográficas são tomadas, na maioria das vezes, sem o devido embasamento científico. Os resultados são o estabelecimento de prioridades e tratamentos inadequados à resolução do problema (Dellasala *et al.* 2004).

Esperamos com esse trabalho contribuir para uma mudança na percepção do fogo como um elemento destruidor da biodiversidade do Cerrado e, sobretudo, de Eriocaulaceae. Se por um lado a alta frequência de queima pode ser prejudicial a estas populações, o mesmo efeito pode decorrer da sua total eliminação, como ocorre em várias UCs. Dessa forma, o manejo do fogo deve ser adotado em áreas onde pretende-se conservar populações de Eriocaulaceae. Esperamos ainda alertar para a importância de se conhecer os efeitos do fogo nessa família botânica de forma contextualizada, sendo para isso necessários mais estudos experimentais que enfoquem diferentes espécies, ecossistemas, épocas e frequências de queima.

Agradecimento

Agradecemos a: dois revisores anônimos pelas sugestões para a melhoria do manuscrito; Fernando Brina e Luciana de Assis pela ajuda em campo; Kátia Torres Ribeiro e Edward Elias Jr. pelo apoio na Serra do Cipó; Rafael Loyola pela versão em espanhol do resumo; Ana Maria Giulietti e Lívia Eschternacht pela identificação das plantas; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto “Efeitos do fogo em espécies de *Leiothrix* (Eriocaulaceae) com diferentes estratégias de propagação, na Serra do Cipó, MG”; CNPq e CAPES pelas bolsas de doutorado e REUNI concedidas à primeira autora; e Instituto Chico Mendes de conservação da Biodiversidade (ICMBio) pelas licenças de coleta concedidas.

Referências bibliográficas

- Bedê, L.C. 2006. **Alternativas para o uso sustentado de sempre-vivas: efeitos do manejo extrativista sobre *Syngonanthus elegantulus* Ruhland (Eriocaulaceae)**. Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais. 184p.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution** 20 (7): 387-394.
- Chapman, R.R. & Crow, G.E. 1981. Application of Raunkiaer's life form system to plant species survival after fire. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** 108 (4): 472-478.
- Coelho, F.F.; Capelo, C.; Ribeiro, L.C. & Figueira, J.E.C. 2008a. Reproductive modes in *Leiothrix* (Eriocaulaceae) in South-eastern Brazil: the role of microenvironmental heterogeneity. **Annals of Botany** 101: 353-360.
- Coelho, F.F.; Capelo, C.D. & Figueira, J.E.C. 2008b. Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of Rupestrian grasslands: *Leiothrix curvifolia* var. lanuginosa and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). **Flora** 203(2): 152-161.
- Costa, F.N.; Trovo, M. & Sano, P.T. 2008. Eriocaulaceae na Cadeia do Espinhaço: riqueza, endemismo e ameaças. **Megadiversidade** 4 (12): 89-97.
- Coutinho, L.M. 2000. **Cerrado**. <<http://eco.ib.usp.br/cerrado/>>. (Acesso em 30/03/2011).
- Dellasala, D.A.; Williams, J.E.; Williams, C.D. & Franklin, J.F. 2004. Beyond smoke and mirrors: a synthesis of fire policy and fire. **Conservation Biology** 18 (4): 976-986.
- Dombeck, M.P.; Williams, J.E. & Wood, C.A. 2004. Wildfire policy and public lands: integrating scientific understanding with social concerns across landscapes. **Conservation Biology** 18(4): 883-889.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. **Botanical Review** 38 (2): 201-341.

- Figueira, J.E.C. 1998. **Dinâmica de populações de *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, MG.** Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Estadual de Campinas. 112p.
- Figueiredo, I.B. 2007. **Efeito do fogo em populações de capim dourado (*Syngonanthus nitens*, Eriocaulaceae) no Jalapão, TO.** Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade de Brasília. 72p.
- França, H. & Ribeiro, K.T. 2008. **Mapeamento de queimadas no parque Nacional da Serra do Cipó e na Área de Proteção Ambiental Morro da Pedreira, MG: 1984-2007.** Relatório Técnico. 75p.
- Frost, P.G.H. & Robertson, F. 1987. The ecological effects of fire in savannas, p. 93-140. *In* Walker, B.H. (ed.) **Determinants of tropical savannas.** IRL Press.
- Fundação Biodiversitas. 2007. **Revisão das listas das espécies da flora e da fauna ameaçadas de extinção do estado de Minas Gerais.** Relatório Técnico. 104p.
- Garcia, Q.S. & Oliveira, P.G. 2007. Germination patterns and seed longevity of monocotyledons from the Brazilian Campos Rupestres. **Seed Science and Biotechnology** 1(2): 35-41.
- Giulietti, A.M. & Hensold, N. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. **Acta Botanica Brasilica** 4 (1): 133-159.
- Giulietti, A.M. 1984. **Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil.** Tese (Livre-docência). Universidade de São Paulo. 269p.
- Giulietti, A.M.; Menezes, N.L.; Pirani, J.R.; Meguro, M. & Wanderley, M.G.L. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 9: 1- 151.
- Giulietti, N.; Giulietti, A.; Pirani, J. R. & Menezes, N.L. 1988. Estudos em sempre-vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 1(2): 179-193.

- Giulietti, A.M.; Harley, R.M.; Queiroz, L.P.; Wanderley, M.G.L. & Van den Berg, C. 2005. Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. **Megadiversidade** 1 (1): 52-61.
- Giulietti, A.M.; Rapini, A.; Andrade, M.J.G.; Queiroz, J.P. & Silva, L.M.C. 2009. **Plantas Raras do Brasil**. Conservação Internacional. 495p.
- Grace, J.B. 1993. The adaptative significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. **Aquatic Botany** 44: 159-180.
- Hardesty, J.; Myers, R. & Fulks, W. 2005. Fire, ecosystems, and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation issue. **The George Wright Forum** 22: 78-87.
- Hawkes, C.V. & Menges, E.S. 1995. Density and seed production of a Florida Endemic, *Polygonella basiramia*, in relation to time since fire and open sand **American Midland Naturalist** 133 (1): 138-148.
- Instituto Terra Brasilis. 1999. **Projeto sempre-vivas: subsídios para seu uso sustentado**. Relatório Técnico. 123p.
- Kauffman, J.B.; Cummings, D.L. & Ward, D.E. 1994. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian Cerrado. **The Journal of Ecology** 82 (3): 519-531.
- Klink, C.A. & Moreira, A.G. 2002. Past and current human occupation and land-use, p. 69-88. In: Oliveira, P.S.; Marquis, R.J. (org.). **The Cerrado of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press. 424 p.
- Lazzari, L.R.P. 2000. **Redelimitação e revisão de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland – Eriocaulaceae**. Tese (Doutorado em Botânica). Universidade de São Paulo. 201p.
- Machado, R.B.; Ramos Neto, M.B.; Pereira, P.G.P.; Caldas, E.F.; Golçalves, D.A.; Santos, N.S.; Tabor, K. & Steininger, M. 2004. **Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro**. Relatório Técnico. 23p.

- Menezes, N.L. & Giulietti, A.M. 2000. Campos rupestres, p. 65-73. *In*: Mendonça, M.P. & Lins, L.V. (orgs.) **Lista Vermelha das espécies ameaçadas de extinção da flora de Minas Gerais**. Fundação Biodiversitas/Fundação Zoobotânica. 157p.
- Miranda, C.A. 2002. **Dinâmica de combustível vegetal na Serra do Cipó: *Paepalanthus polyanthus* como bioindicadora**. Dissertação (Mestrado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais. 110p.
- Mistry, J. 1998. Decision-making for fire use among farmers in savannas: an exploratory study in the Distrito Federal, central Brazil. **Journal of Environmental Management** 54: 321–334.
- Monteiro-Scanavacca, W. R.; Mazzoni, S. C. & Giulietti, A. M. 1976. Reprodução vegetativa a partir da inflorescência em Eriocaulaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 4: 61-72.
- Obeso, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. **New Phytologist** 155: 321–348.
- Ohara, M.; Takada, T. & Kawano, S. 2001. Demography and reproductive strategies of a polycarpic perennial, *Trillium apetalon* (Trilliaceae). **Plant Species Biology** 16: 209–217.
- Oriani, A.; Sano, P.T. & Scatena, V.L. 2009. Pollination biology of *Syngonanthus elegans*. **Australian Journal of Botany** 57, 94–105.
- Parra, L.R.; Giulietti, A.M.; Andrade, M.J.G. & Berg, C. 2010. Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). **Taxon** 59 (4): 1135–1146.
- Pivello, V.R. 2006. Fire management for biological conservation in the Brazilian Cerrado. In: J. Mistry; A. Berardi. (Org.). **Savannas and Dry Forests - Linking People with Nature**. 1 ed. Hants: Ashgate, v. 1, p. 129-154.
- Pivello, V. 2011. The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. **Fire Ecology** 7 (1): 24-39.
- Ramos, C.O.C.; Borba, E. & Funch, L. 2005. Pollination in Brazilian *Syngonanthus* species. **Annals of Botany** 96: 387–397.

- Ramos-Neto, M.B. & Pivello, V.R. 2000. Lightning fires in a Brazilian savanna national park: rethinking management strategies. **Environmental Management** 26: 675-684.
- Rosa, M.M. & Scatena, V.L. 2003. Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens* (Eriocaulaceae). **Flora** 198: 188–199.
- Rosa, M.M. & Scatena, V.L. 2007. Floral anatomy of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae, Poales) and their nectariferous structures. **Annals of Botany** 99: 131–139.
- Roy, J. & Sonié, L. 1992. Germination and population dynamics of *Cistus* species in relation to fire. **The Journal of Applied Ecology** 29 (3): 647-655.
- Saturnino, H.M.; Saturnino, M.A.C. & Brandão, M. 1977. Algumas considerações sobre exportação e importação de plantas ornamentais em Minas Gerais. *In*: XXIII Congresso Nacional de Botânica. **Anais da Sociedade de Botânica do Brasil**. Pp. 213-217.
- Sawyer, N.W.; Mertins, D.S. & Schuster, L.A. 2005. Pollination biology of *Eriocaulon parkeri* in Connecticut. **Aquatic Botany** 82:113–120.
- Scatena, V.L.; Vich, D.V. & Parra, L.R. 2004. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). **Acta Botanica Brasilica** 18(4): 825-837.
- Scatena, V.L.; Giulietti, A.M.; Borba, E.L. & van den Berg, C. 2005. Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. **Plant Systematics and Evolution** 253: 1–22.
- Schmidt, I.B.; Figueiredo, I.B. & Scariot, A. 2007. Ethnobotany and effects of harvesting on the population ecology of *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae), a NTFP from Jalapão Region, Central Brazil. **Economic Botany** 61(1): 73–85.
- Schmidt, I.B.; Figueiredo, I.B., Borghetti, F. & Scariot, A. 2008. Produção e germinação de sementes de “capim dourado”, *Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland (Eriocaulaceae): implicações para o manejo. **Acta Botanica Brasilica** 22(1): 37-42.

- Schmidt, I.B.; Sampaio, M.B.; Figueiredo, I.B. & Ticktin, T. 2011. Fogo e artesanato de capim-dourado no Jalapão – usos tradicionais e consequências ecológicas. **Biodiversidade Brasileira** 1(2): 67-85.
- Simon, M.F.; Grether, R.; Queiroz, L.P.; Skema, C.; Pennington, R.T. & Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **PNAS** 106 (48): 20359–20364.
- Smith, W.G. 1913. Raunkiaer's "life-forms" and statistical methods. **The Journal of Ecology** 1 (1): 16-26.
- Stearns, S.C. 1989. Trade-offs in life history evolution. **Functional Ecology** 3: 259-268.
- Valette, J.C.; Gomendy, V.; Marechal, J.; Houssard, C. & Gillon, D. 1994. Heat-transfer in the soil during very low-intensity experimental fires - the role of duff and soil-moisture content **International Journal of Wildland Fire** 4(4): 225 – 237.
- Warming, E. 1973. Lagoa Santa. Pp 9-284. *In*: Warming, E. & Ferri, M.G. **Lagoa Santa e Vegetação dos Cerrados Brasileiros**. Ed. Itatiaia. 362p.
- Watson, L.E.; Uno, G.E.; McCarty, N.A. & Kornkven, A.B. 1994. Conservation biology of a rare plant species, *Eriocaulon kornickianum* (Eriocaulaceae). **American Journal of Botany** 81 (8): 980-986.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and the refinement of Lack's principle. **American Naturalist** 100: 687–690.

Tabela 1. Estudos experimentais sobre os efeitos do fogo em populações de Eriocaulaceae utilizados nesta revisão. Table 1. Experimental studies on the effects of fire in Eriocaulaceae populations used in this revision.

Espécie	História de vida e habitat	Estudo
<i>Actinocephalus polyanthus</i>	Monocárpica. Rosetas caulescentes com até 80 cm de diâmetro e 90 cm de altura. Ocorre no sul e sudeste do Brasil, em campos, cerrados e restingas.	Figueira (1998) estudou os efeitos do fogo na reprodução e demografia em populações queimadas e não queimadas em campos rupestres na Serra do Cipó, MG. Aproveitaram-se queimadas que ocorreram na região, de origem natural ou antrópica.
<i>Comanthera elegantula</i>	Policárpica. Rosetas basais com ~ 3 cm de altura, geralmente isoladas, eventualmente conectados por rizomas. Ocorre na Cadeia do Espinhaço (MG), Serra do Cabral e algumas serras mais ao sul, em campos rupestres e regiões de transição entre cerrado e campos rupestres.	Bedê (2006) estudou os efeitos na demografia e alometria, em oito combinações de tratamentos envolvendo queima, coleta de capítulos, ausência de queima e ausência de coleta, durante dois anos, no planalto de Diamantina, MG. O fogo foi ateadado em parcelas experimentais no final de setembro/início de outubro.
<i>Leiothrix crassifolia</i>	Policárpica. Rosetas basais de ~ 3-6 cm de diâmetro, muitas vezes conectadas a outras por rizomas. Ocorre nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (MG).	
<i>Leiothrix curvifolia</i>	Policárpica. Rosetas basais de ~ 3 cm de diâmetro, geralmente conectadas por rizomas. Ocorre na Cadeia do Espinhaço (MG), de Ouro Preto a Diamantina.	Neves (dados não publicados) investigou os efeitos do fogo na produção de escapos florais e capítulos nas três espécies, em áreas adjacentes queimadas e não queimadas. A queima foi feita em agosto.
<i>Leiothrix spiralis</i>	Policárpica. Rosetas basais de ~ 3-6 cm de diâmetro, podendo formar touceiras de rametes conectados por rizomas. Ocorre na Serra do Cipó, MG (sul da Cadeia do Espinhaço).	
<i>Leiothrix arrecta</i>	Policárpica. Rosetas basais de ~1-3 cm de diâmetro. Forma clones com centenas de rametes que brotam nos capítulos. Ocorre nas serras de Minas Gerais, de Datas à Serra do Caraça.	Neves (dados não publicados) investigou os efeitos do fogo na demografia de populações com intervalos entre queimas de: >10 anos, ~1 ano, ~2,5 anos e ~1+ 2,5 anos.
<i>Syngonanthus nitens</i>	Policárpica. Rosetas basais com ~ 4 cm de diâmetro, podendo formar clones conectados por rizomas. Ocorre em campos com umidade média a alta no bioma Cerrado.	Figueiredo (2007) estudou os efeitos do corte da vegetação herbácea, ausência de queima e queima em intervalos de 2 e 3 anos, sobre a demografia e reprodução em campos úmidos no Jalapão, TO. O fogo foi ateadado em setembro.

Tabela 2. Efeitos da queima em populações de espécies de Eriocaulaceae com ocorrência no Cerrado. Table 2. Effects of fire in populations of Eriocaulaceae species that occur in Cerrado.

Espécie	Estação reprodutiva após a queima					Anos subsequentes		
	Número de indivíduos reprodutivos	Número de capítulos	Diâmetro dos capítulos	Tamanho dos escapos florais	Recrutamento	Mortalidade	Crescimento	Investimento reprodutivo
<i>Actinocephalus polyanthus</i>	Aumenta	-	-	-	Aumenta	Aumenta	-	-
<i>Comanthera elegantula</i>	Aumenta	Aumenta	-	Peso médio e relação altura x peso não variam	Aumenta	Aumenta	Diminui	Diminui*
<i>Leiothrix crassifolia</i>	-	Aumenta	Não varia	Comprimento diminui	-	-	-	-
<i>Leiothrix curvifolia</i>	-	Não varia	Não varia	Comprimento aumenta	-	-	-	-
<i>Leiothrix spiralis</i>	-	Não varia	Não varia	Comprimento não varia	-	-	-	-
<i>Leiothrix arrecta</i>	-	-	-	-	Aumenta	-	-	-
<i>Syngonanthus nitens</i>	Aumenta	-	Aumenta o número de sementes por capítulo	-	Diminui recrutamento por sementes, aumenta por brotamentos	-	-	Diminui**

* Referente a número de capítulos por touceira.

** Referente a número de indivíduos reprodutivos.



Figura 1: A) Queimada experimental em uma área de campo-rupestre (Cerrado) feita com o apoio da brigada contra incêndios do Parque Nacional da Serra do Cipó, para investigar os efeitos do fogo em populações de Eriocaulaceae. B) População de *Comanthera elegantula* (Eriocaulaceae) há cerca de 5 anos sem queimar. C) Touceira queimada de *Comanthera elegantula*. D) Espécies de Eriocaulaceae respondem de formas diferentes ao fogo. Toda a área fotografada era coberta por uma população de *Leiothrix arrecta*, que foi parcialmente eliminada pelo fogo, restando apenas o aglomerado à direita, onde podem-se ver escapos, capítulos e rosetas suspensas entremeados a gramíneas. As rosetas de *Leiothrix spiralis* (à esquerda) resistiram à passagem do fogo, mantendo a área central das rosetas verdes.

Figure 1: A) Experimental burning in an rupestrian grassland (Cerrado) area set with support of the fire brigade of the National Park of Serra do Cipó to investigate the effects of fire on populations of Eriocaulaceae. B) A population of *Comanthera elegantula* (Eriocaulaceae) not burned for more than 5 years. C) A burned clump of *Comanthera elegantula*. D) Eriocaulaceae species respond differently to fire. The photographed area was completely covered by a population of *Leiothrix arrecta*, which was partially eliminated by fire, leaving only the cluster at right with scapes, flower-heads and suspended rosettes intertwined with grasses. *Leiothrix spiralis* rosettes (left) resisted to fire. Note green leaves in the middle of rosettes.

Considerações finais

O fogo é provavelmente o distúrbio natural mais ubíquo no Cerrado. Este é um fator determinante dos processos ecológicos em vegetações savânicas, dentre as quais o Cerrado configura como um dos ambientes mais freqüentemente queimados no mundo (Bond & Keeley 2005, Hardesty *et al.* 2005, Simon *et al.* 2009, Pivello 2011). Nos campos rupestres, onde predomina um extrato herbáceo graminoso, onde a ciclagem de nutrientes é lenta e há acúmulo de matéria orgânica morta, fina e altamente combustível, o fogo assume um importante papel ecológico (Miranda 2002). É nesse ambiente que as espécies de Eriocaulaceae e *Leiothrix* tem seu centro de distribuição. Assim, é de se esperar que essas espécies apresentem adaptações à queima, ou pelo menos características que as possibilitem lidar com o fogo, como órgãos subterrâneos bem desenvolvidos, meristemas protegidos sob o solo, floração e recrutamento induzidos por fogo, como de fato é observado nessa família botânica (Figueira 1998, Bedê 2006, Figueiredo 2007).

Entretanto, vários são os fatores ecológicos que influenciam a história de vida dessas plantas, sendo a ocorrência de queimadas apenas mais um deles. Por exemplo, em sua tese de doutorado sobre aspectos da história de vida de *Leiothrix*, Coelho (2006) argumenta que as variações estruturais do habitat são os principais determinantes das pressões seletivas, podendo influenciar a evolução da história de vida dos organismos. Essa autora demonstrou que a umidade do solo é um importante fator determinante da distribuição de espécies com diferentes estratégias de propagação, assim como da sua fenologia, sobretudo no que diz respeito ao recrutamento.

Entretanto, muitos desses fatores podem ocorrer de forma correlacionada. Coelho *et al.* (2007) demonstrou que as espécies *pseudovivíparas formadoras de copa* (PFC) predominam em ambientes úmidos e com a maior densidade da cobertura herbácea observada entre os habitats onde ocorrem espécies de *Leiothrix*. Os eventos de queima podem ser recorrentes e intensos onde há maior acúmulo de biomassa combustível, ou seja, nos habitats em que há maior densidade de cobertura herbácea. Assim, nós propomos que *L. arrecta* (PFC) é uma espécie pirofílica, com ciclos

de mortalidade, recrutamento e crescimento determinados pelos intervalos entre queimas. Nós observamos também que essa espécie combina entomofilia com um elevado percentual de formação de sementes por agamospermia, que pode ser vantajoso para garantir a formação de sementes após eventos de queima em larga escala, em que os polinizadores são eliminados e demoram a recolonizar a área queimada. Essa estratégia não seria prioritária para espécies com as estratégias *rizomatosas e produtoras de sementes e pseudo-vivípara enraizada*, que ocorrem em habitats com cobertura herbácea rala, onde o fogo se propaga com maior dificuldade. Finalmente, as espécies com estratégia PFC apresentaram uma elevada alocação reprodutiva e esforço reprodutivo, superando as outras estratégias. Embora esse resultado esteja em desacordo com o que é sugerido na literatura, ele corrobora a importância do recrutamento em espécies como *L. arrecta*, consideradas *fire recruiters*.

De uma forma geral, os pesquisadores no mundo, no Brasil e mesmo os que trabalham no Cerrado, vêem o fogo como um distúrbio negativo e destrutivo (veja Pyne 1997 para uma apreciação da visão sobre o fogo em diferentes culturas). Muitas vezes nós ouvimos de ecólogos manifestações pouco ponderadas contra o fogo. Em parte, essa visão preconceituosa sofre de um viés filosófico, pelo fato da maioria dos livros-texto que formaram gerações de biólogos ter sido escrita numa estreita faixa do planeta que não queima regularmente – o cinturão de florestas decíduas temperadas (Bond & Wilgen 1996). Por outro lado, essa visão é decorrente de eventos catastróficos de queimadas, como os grandes incêndios que assolaram o oeste dos Estados Unidos no final do século XIX/início do século XX, ou as queimadas de origem antrópicas ocorridas nos finais dos anos 1980 na Amazônia, que não é um ecossistema pirofílico, ou mesmo de queimadas descontroladas no Cerrado (Pyne 1997, Dellasala *et al.* 2004, Dombek *et al.* 2004).

A opinião de muitos pesquisadores e a maioria das medidas de exclusão de fogo determinadas pelos tomadores de decisão e gestores de unidades de conservação carece de fundamentação científica. Entre os gestores e tomadores de decisão prevalece ainda a idéia de que

as unidades de conservação devem ser mantidas como ambientes intocados, inteiramente naturais e livres da intervenção humana, por mais contraditório que isso seja em áreas deliberadamente criadas e geridas por homens. Essa concepção é provavelmente remanescente de uma visão mítica da natureza, resquício de uma época em que áreas protegidas eram criadas apenas com a função de proteger belezas cênicas e lugares de recreação (Medeiros & Fiedler 2011). A revisão bibliográfica realizada no capítulo quatro mostra como um adequado balanço entre episódios de queima é fundamental para a boa prática de manejo de espécies de Eriocaulaceae. Nós esperamos que esse trabalho possa contribuir para a sua conservação e para as discussões acerca do fogo no Cerrado.

Referências bibliográficas

- Bedê, L.C., 2006. Alternativas para o uso sustentado de sempre-vivas: efeitos do manejo extrativista sobre *Syngonanthus elegantulus* Ruhland (Eriocaulaceae). Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais. 184p.
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20(7), 387-394.
- Bond, W.J. & van Wilgen, B.W. 1996. Fire and Plants. London: Chapman & Hall.
- Coelho, F.F. 2005. Variação nas histórias de vida de *Leiothrix* na Serra do Cipó, MG. Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais. 111p.
- Coelho, F.F., Capelo, C., Ribeiro, L.C. & Figueira, J.E.C. 2007. Reproductive modes in *Leiothrix* (Eriocaulaceae) in South-eastern Brazil: the role of microenvironmental heterogeneity. *Annals of Botany* 1-8.
- Dellasala, D.A., Williams, J.E., Williams, C.D. & Franklin, J.F., 2004. Beyond smoke and mirrors: a synthesis of fire policy and fire. *Conservation Biology* 18 (4): 976-986.

- Dombeck, M.P., Williams, J.E. & Wood, C.A. 2004. Wildfire policy and public lands: integrating scientific understanding with social concerns across landscapes. *Conservation Biology* 18(4): 883-889.
- Figueira, J.E.C., 1998. Dinâmica de populações de *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, MG. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Estadual de Campinas. 112p.
- Figueiredo, I.B. 2007. Efeito do fogo em populações de capim dourado (*Syngonanthus nitens*, Eriocaulaceae) no Jalapão, TO. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade de Brasília. 72p.
- Hardesty, J., Myers, R. & Fulks, W., 2005. Fire, ecosystems, and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation issue. *The George Wright Forum* 22: 78-87.
- Medeiros, M. B. & Fiedler, N. C. 2011. Heterogeneidade de ecossistemas, modelos de desequilíbrio e distúrbios. *Biodiversidade Brasileira* 1 (2): 4-11.
- Miranda, C.A., 2002. Dinâmica de combustível vegetal na Serra do Cipó: *Paepalanthus polyanthus* como bioindicadora. Dissertação (Mestrado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre). Universidade Federal de Minas Gerais. 110p.
- Pivello, V., 2011. The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. *Fire Ecology* 7(1): 24-39.
- Pyne, S.J., 1997. World fire – the culture of fire on Earth. Washington: University of Washington Press.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. & Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *PNAS* 106 (48): 20359–20364.