

conferir em
origi. mal
sem Vasconcellos Neto
06/12/1989

Este exemplar corresponde à redução final
da tese depositada pelo candidato
José Eugênio Côrtes Figueira e
aprovada pela comissão julgadora 06/12/89
José Vasconcellos Neto.



José Eugênio Côrtes Figueira

**Associação entre *Paeppalanthus bromelioides*
silv. (Eriocaulaceae), aranhas e térmitas**

Dissertação apresentada ao Departamento de
Zoologia do Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, como parte
dos requisitos exigidos para obtenção do
título de Mestre em Ecologia.

Orientador: João Vasconcelos Neto

Campinas

1989

Agradecimentos

Agradeço a todos os meus amigos, colegas de curso, professores e familiares, que de alguma forma estiveram comigo na solidão da Serra do Cipó. A todos vocês dedico esta tese.

Análise crítica da tese:

Hermogenes Leitão Filho, Depto. de Botânica (UNICAMP)

Marlies Sazima, Depto. de Botânica (UNICAMP)

Thomas Lewinson, Depto. de Zoologia (UNICAMP)

Ajuda no campo e troca de idéias (UFMG):

Afonso, Lucio, Júnio, Maurício & Sílvia, Tereza, Victor, Priscila, Leo do Mel, Paulo Inácio, Geraldo Wilson, Zé Maurício & Mirian, Carlos Rosa, Solange & Edson, Riva & Sérgio (Petrus III), Germana & Cacá, Bel, Raimundo, Ednéia, Elida, Alvaro, Fatinha, Heloísa (Helô), João Renato

Ajuda no campo e troca de idéias (UNICAMP):

Dulce Rocha, Silvana, Evelin, Maura & Kleber, Dalva

Acompanhamento, uso de laboratórios e troca de idéias:

Terezinha de Abreu Gontijo, Depto. de Biologia Geral (UFMG)

Geraldo Eustáquio Torres, Depto. de Biologia Geral (UFMG)

Denize Domingos, Depto. de Biologia Geral (UFMG)

Hélcio Ribeiro Pimenta, Depto. de Biologia Geral (UFMG)

Rogério Parentoni Martins, Depto. de Biologia Geral (UFMG)

Pedro Ivo Braga, Depto. de Botânica (UFMG)
Marilene Braga, Depto. de Botânica (UFMG)
Cristina, Depto. de Botânica (UFMG)
Vera, Depto. de Botânica (UFMG)
João Semir, Depto. de Botânica (UNICAMP)
Ana Maria Giulietti, Depto. de Botânica (USP)
Nanuza, Depto. de Botânica (USP)
Antônio Salatino, Depto. de Botânica (USP)
Neuza Maria de Castro, (UFU)
Alauá Saadi, Inst. de Geociências (UFMG)
Elias Mansur, Inst. de Química (UFMG)

Orientação nas análises estatísticas:

Arminda, Depto de Estatística (UFMG).
Ivan, Depto. de Zootecnia (UFMG).
Flávio, Depto. de Botânica (UNICAMP)
Achiles Piedrabuena, Depto. de Genética (UNICAMP)

Identificação das espécies de *Paepalanthus*:

Ana Maria Giulietti, Depto. de Botânica (USP)

Identificação da aranha *Alpaida quadrilobata*:

Herbert W. Levi, Museum of Comparative Zoology (Harvard University)

Identificação de aranhas e escorpiões:

Eudóxia, Instituto de Biologia (USP)

Aranha, Depto de Zoologia (UNESP)

Identificação dos himenópteros e dípteros:

Arício, Depto. de Parasitologia (UNICAMP)

Identificação dos ortópteros:

Mesa, Depto. de Zoologia (UNESP)

Sr. Nilson (almocharifado do Depto. de Biologia Geral (UFMG))

Apoio ao meu estômago (tortas, pasteis e outras guloseimas):

Filomena

Ajudaram e tornaram a digitação da tese mais agradável além de me ensinarem a dormir de lado:

Núcleo de Pós-Graduação do Instituto de Ciências Biológicas (UFMG):

Vera Lúcia Vieira de Mello (in memorian)

Andréa, Lívia & Daniel (Biplano)

Ajuda com texto em Inglês

Antony Rylands, Depto. de Zoologia (UFMG)

Transportes e uso de computadores:

Lair Aguilar Rennó, Diretor do Instituto de Ciências Biológicas (UFMG)

Ubirajara Gabriel de Castro, Vice-Diretor do Instituto de Ciências Biológicas (UFMG)

Hugo Godinho, Depto de Morfologia (UFMG) e seu afilhado, Gil

Pessoal da Serra do Cipó:

Hotel Chapéu-de-Sol: Pedro, João, Zé das toaia, Boris e D. Jandira

Sr. Geraldo (Fazenda Palácio), Sr. José Fina (Fazenda Serra do Cipó)

Sr. Juquita, funcionário do Parque Nacional da Serra do Cipó

Pessoal que trabalhava na melhoria da estrada da Serra, motoristas e trocadores das linhas Serro, Conceição do Mato Dentro e Ferros

Responsáveis pela manutenção da minha integridade mental: Livia, Ivana & Sam, Mônica & Eduardo, Luiz Paulo & Cacau, Claudia (Caixinha) & Walter (o bonitão), Maria Alice (Bibice) & Fernando, Dulce, Kenny, Ricardo Monteiro (o menor homenzinho do mundo), Agostinho Catella, Marquinhos & Debrinha (hospedes ilustres do Motel Fazendinha), Ludmila, Evelin, Alex & Gláucia, Rogéria, Norma, Leandro (Moa), Maurício, Márcio, Alba, Lane, Rosinha, Luzia, Kátia, Magda & Eninho, Sara, Carlos Rosa, Cristina, Riva, Simoninha, Geraldinho (Arizona), Aloísio (Grilo), Mônica (Sapilda), Andréa (pela ajuda na digitação, paciência e companheirismo).

A meu pai, por despertar em mim o gosto pelas ciências naturais...

Ao meu tio, Prof. João Moojen de Oliveira (in memorian), que me deu as primeiras noções de Ecologia...

Ao Prof. João Vasconcelos Neto (o bacana), por sua amizade e por me permitir compartilhar um pouco de seu mundo de idéias...

A meus Pais e familiares por todo incentivo, apoio e compreensão durante estes quatro anos e meio.

INDICE

Apresentação

Agradecimentos

Índice Geral

Introdução

Objetivos Gerais

Objetivos Específicos

I- Introdução.....	01
II- Materiais e Métodos	
1. Área de estudo.....	10
2. Biometria da planta; relação com a "vizinhança".....	11
3. Medidas do termiteiro.....	12
4. Formação do termiteiro.....	12
5. Distribuição espacial de <i>P. bromelioides</i>	13
6. Proteção contra fogo:	
6.1 <i>P. bromelioides</i>	14
6.2 <i>P. robustus</i>	14
7. Efeito do termiteiro sobre <i>P. bromelioides</i> :	
7.1 Produção de inflorescências.....	15
7.2 Crescimento da roseta.....	16
8. Ocorrência de animais em <i>P. bromelioides</i> :	
8.1 Visão de insetos em inflorescências.....	17
8.2 Ocorrência de aranhas e coleóptero nas rosetas.....	18
9. Capacidade reprodutiva de <i>L. geometricus</i> em <i>P. bromelioides</i>	18

10. Ocorrência de outros animais em <i>P. bromelioides</i>	19
11. Medidas de temperatura na roseta.....	19
12. Reflexão de luz ultravioleta pela superfície foliar de <i>P. bromelioides</i>	20
13. Coleta de solo.....	20
14. Medidas de pH.....	21

III-Resultados

1. Ocorrência de térmitas associados a <i>P. bromelioides</i>	22
2. Relação entre o tamanho do termiteiro e o tamanho da roseta.....	23
3. Proteção contra fogo:	
3.1 Incêndios nos campos rupestres.....	27
3.2 <i>P. bromelioides</i>	27
3.3 <i>P. robustus</i>	28
3.4 <i>P. bromelioides</i>	28
3.5 Comparação entre tamanhos das rosetas e alturas e diâmetros dos caules de <i>P. robustus</i> e dos termiteiros de <i>P. bromelioides</i>	33
4. Formação do termiteiro sob <i>P. bromelioides</i>	33
5. Distribuição espacial de <i>P. bromelioides</i>	37
6. Análise de solo:	
6.1 Granulometria.....	40
6.2 Fertilidade.....	42
7. Efeito do termiteiro sobre <i>P. bromelioides</i> :	
7.1 Produção de inflorescências.....	44
7.2 Crescimento da roseta.....	46

8. Visitas às inflorescências de <i>P. bromelioides</i> por insetos...	48
9. Ocorrência de predadores nas inflorescências e na roseta de <i>P. bromelioides</i>	51
9.1 Relação com a ocorrência de presas.....	52
9.2 O microclima da roseta.....	58
10. Capacidade reprodutiva de <i>Latrodectus geometricus</i> em <i>P. bromelioides</i> : relação com o tamanho da roseta.....	61

IV- Discussão

1. Ocorrência de térmitas em <i>P. bromelioides</i>	67
2. Crescimento do termiteiro.....	68
3. Proteção contra fogo.....	70
4. Formação do termiteiro.....	74
5. Distribuição espacial de <i>P. bromelioides</i>	76
6. O solo do termiteiro e o efeito sobre <i>P. bromelioides</i>	79
7. Associação entre térmitas e <i>P. bromelioides</i> : conclusão.....	80
8. Utilização da roseta e inflorescências de <i>P. bromelioides</i> pela fauna.....	82
9. Captação de nutrientes por <i>P. bromelioides</i> através da rose- ta.....	90
10. Associação entre aranhas e <i>P. bromelioides</i> : conclusão.....	97

V- Conclusões.....	99
--------------------	----

VI- Resumo.....	102
Summary.....	104

VII- Bibliografia.....	105
------------------------	-----

VIII- Apêndice

1. Tabela A: Animais que utilizam as inflorescências de <i>P. bromelioides</i> para alimentação, caça, abrigo e atividades não determinadas.....	122
2. Tabela B: Animais que utilizam a roseta de <i>P. bromelioides</i> para alimentação, caça, abrigo e atividades não determinadas.....	123
3. Tabela C: Animais que utilizam a região da base da roseta de <i>P. bromelioides</i> para alimentação, caça, abrigo e atividades não determinadas.....	124
4. Tabela D: Animais encontrados mortos dentro da roseta de <i>P. bromelioides</i> devido a predação e outras causas não determinadas.....	125
5. Tabela E: Guildas de predadores de <i>P. bromelioides</i>	126
6. Tabela F: Presas das aranhas encontradas em <i>P. bromelioides</i>	127

Introdução

Interações entre espécies

A importância das interações entre espécies na estruturação e evolução das comunidades é tema bastante polêmico veja (Cody & Diamond, 1975; Diamond & Case, 1986; Strong et al., 1984), mas cujo potencial hipotético pode ser percebido em alguns poucos exemplos: a fragilidade da floresta amazônica, como resultado do alto grau de integração coevoluído entre seus componentes (Benson, 1985); mutualismos entre animais e plantas provavelmente como maior responsável por gerar diversidade orgânica (Gilbert, 1975); interações entre animais e plantas gerando um novo "momentum" evolutivo, promovendo a radiação adaptativa de plantas em resposta a animais e vice-versa (Regal, 1977).

O resultado das interações entre duas populações pode traduzir-se em benefícios ou danos. Quando são benéficos, há dois tipos de relação: a) Protocooperação, quando a associação não é condição essencial para a sobrevivência de ambas as populações e b) Mutualismo, se a associação é obrigatória (Pianka, 1980). Nestes casos, os benefícios claramente ultrapassam os custos para cada espécie envolvida, aumentando suas aptidões Darwinianas (Gilbert, 1975).

O termo Coevolução foi proposto por Ehrlich & Raven (1964) e faz referência a respostas seletivas recíprocas e progressivas, entre organismos estreitamente ligados ecologicamente. Segundo estes autores, a radiação adaptativa de angiospermas e insetos fitófagos resultou de pressões seletivas mutuas. Janzen (1980) chama a

atenção para o fato de que em Ehrlich & Raven (1964), as borboletas não eram as únicas populações de herbívoros que induziram as respostas evolutivas das plantas. A este tipo de interação (em que não há especificidade entre os organismos coevoluindo), Janzen denomina "coevolução difusa". Para Futuyma & Slatkin (1983), coevolução ocorre quando duas ou mais espécies interagindo ecologicamente, respondem adaptativamente entre si, de modo recíproco e específico, sendo que as populações no final do processo coevolutivo, são descendentes daquelas do início.

O resultado do processo coevolutivo pode levar a diferentes respostas adaptativas, tanto benéficas, como em Janzen (1966), em que as acacias proveem alimento e abrigo para as formigas, que em troca, as protegem contra insetos fitófagos e plantas vizinhas; ou em Dodson (1975), em que as abelhas euglossíneas polinizam orquídeas que fornecem fragâncias florais utilizadas para atração das fêmeas; quanto respostas adaptativas antagonísticas, como as defesas químicas e mutualísticas em passifloras, contra herbívoros coevoluídos (Gilbert, 1975).

Dentro de uma matriz de possíveis interações em sistemas ecológicos deve-se esperar um "continuum" ligando desde as danosas (antagônicas) às benéficas (mutualistas). A seleção natural atuaria no sentido de diminuir o impacto das interações negativas, alterando sua força e, talvez, sua direção (Price, 1984). Muitas interações mutualísticas provavelmente evoluíram de relações hospedeiro-parasita, predador-presa ou planta-herbívoros (Ricklefs, 1979).

May (1973, apud Roughgarden, 1975), baseando-se na análise de modelos matemáticos para associações mutualísticas, sugere

que estas deveriam ser raras, em vista da instabilidade observada nos modelos. Roughgarden (1975), trabalhando com modelos custo/benefício e baseando-se nas condições teóricas para a sua evolução, acha surpreendente os mutualismos serem tão comuns na natureza. Addicott (1981), no entanto, argumenta que a instabilidade observada em diversos modelos, é decorrente de pressupostos errados ou que estes modelos poderiam ser aplicados apenas a casos especiais.

Segundo Thompson (1982), dois tipos de condições favoreceriam a evolução de interações mutualísticas: a) espécies com capacidade de sobrevivência intermediárias, em comunidades com regime de distúrbios intermediários e b) espécies com taxas de crescimento baixas e alta probabilidade de encontro, em ambientes com alto nível de "stress". Por outro lado, Benson (1985), supõe que constância ambiental por longo período de tempo possibilitou a coevolução de interações finamente moldadas, na floresta amazônica.

O ambiente, formas de vida e adaptações da vegetação dos campos de altitude

Diferenças nas formas de vida entre espécies de plantas indicam adaptações divergentes de captação de água, luz e nutrientes e são resultantes de um balanço seletivo gerado por forças bióticas e abióticas. As forças bióticas promovem divergência adaptativa, enquanto as abióticas promovem convergência, pelo fato de agirem similarmente em todas as espécies de um mesmo habitat, resultando numa morfologia geral similar entre espécies (Cody, 1986).

Segundo Steyemart (1982), rochas e areia expostas no alto das montanhas geram uma das mais extremas combinações de condições ambientais, que teriam sido responsáveis pelas adaptações verificadas na vegetação das montanhas da Venezuela. Nestas condições são típicas as plantas com forma de crescimento em roseta caulescente. Estas tem o tronco sem ramificações ou pouco ramificados, suportando rosetas folhíneas, sendo que as folhas permanecem atadas ao caule após a senescência. Esta forma em roseta evoluiu independentemente em famílias como Theaceae, Compositae e Eriocaulaceae, nos Andes, Hawaí, Nova Guiné e África, sugerindo uma resposta adaptativa comum ao ambiente tropical alpino, e que protegeria a planta contra flutuações térmicas extremas verificadas entre o dia e a noite (Hedberg & Hedberg, 1979; Meinzer et al., 1987; Smith, 1979; Smith & Young, 1987).

Estas mesmas combinações de condições ambientais são também descritas para a Serra do Cipó e para os campos rupestres, de uma maneira geral (veja Giullietti et al., 1987; Giullietti & Pirani, 1988; Rizzini, 1976), tendo sido presumivelmente responsáveis por gerar espécies com distribuições restritas a sítios específicos (Giullietti & Pirani, 1988) e convergência de hábitos em famílias distanciadas filogeneticamente (Giullietti et al., 1987).

Os campos rupestres ocorrem nas cotas superiores a 1000-1100m na Serra do Cipó, onde dominam em solo arenoso, fino ou cascalhento, pobre em nutrientes e matéria orgânica (Giullietti et al., 1987), mantidos assim pela erosão causada pelas enxurradas, que levam o horizonte superficial (Rizzini, 1976). Sua baixa capacidade de retenção de água e sua compactação extrema tornam difícil a penetração de raízes, sujeitando as plantas a pouca disponibilidade hí-

drica, mesmo durante a estação chuvosa, sendo comuns adaptações relacionadas à economia de água (revisão de Giulietti et al., 1987; Rizzini, 1976) (compare com Steyemark, 1982).

Entre estas adaptações estão: velames em Velloziaceae, envolvidos por bainhas de folhas caducas capazes de acumular água; órgãos subterrâneos bem desenvolvidos provavelmente para armazenar água e substâncias nutritivas; folhas reduzidas com disposição próxima à vertical para evitar transpiração; limitação da transpiração nas horas mais quentes do dia e reações estomáticas mais rápidas; tricomas em Bromeliaceae e alta frequência em folhas jovens de plantas da região; redução do ciclo de vida com grande número de espécies anuais em Graminaceae, Xyridaceae e Eriocaulaceae, além de espécies de *Burmannia* e *Utricularia* visíveis apenas na época em que os brejos estão alagados e úmidos (veja Castro, 1986; Giulietti et al., 1987; Menezes & Giulietti, 1986; Rizzini, 1976).

A família Eriocaulaceae reúne aproximadamente 1100 espécies agrupadas em 14 gêneros de distribuição restrita, quase que exclusivamente, aos campos rupestres do Brasil Central, Venezuela e Guianas e aos terrenos brejosos tanto do Brasil, quanto de outras regiões do globo. Os caules das Eriocaulaceae variam de muito delicados a bastante robustos, podendo ser simples ou ramificados. Na maior parte das espécies terrestres encontram-se reduzidos a um rizoma (Giulietti, 1978). As folhas são dispostas em roseta, densamente imbricadas na base, lembrando bromeliáceas no hábito (Joly, 1983). O gênero *Paspalanthus* ocorre também nos Andes, sendo descrito como uma das formas de roseta caulescentes (Smith, 1979).

A sociedade dos térmitas e a aquisição de alimentos

A evolução de eusocialidade em insetos, frequentemente envolveu a evolução de mutualismos com outros organismos, que asseguraram recursos imediatos necessários à manutenção da estabilidade estrutural da colônia (Thompson, 1982). A sociedade dos térmitas teria começado como comunidades alimentares ligadas pela necessidade de troca de flagelados intestinais simbióticos, responsáveis pelo metabolismo de celulose. Sua história evolutiva, é descrita como um lento escape, por meio da inovação arquitetônica, da dependência de madeira em decomposição como abrigo (veja Wilson, 1972). Com eles evoluiu uma linguagem química especializada, integrando alarme, defesa, construção, forrageamento, regulação de castas, localização de pares e reconhecimento de espécies ou colônias diferentes (Prestwich, 1985).

Para atingir seu alimento (virtualmente qualquer fonte de celulose concebível), os operários estendem galerias subterrâneas através do solo ou constroem trilhas cobertas sobre a superfície ou mesmo marcham em colunas ao longo de trilhas de odor (Wilson, 1972). Sua atividade é a principal responsável pela quebra da camada de folhoso dos solos tropicais (Vickery, 1984).

O crescimento dos termiteiros passa por duas fases: a fase juvenil, na qual ocorre crescimento exponencial da colônia e do termiteiro, e o período adulto, no qual o crescimento torna-se estabilizado e ocorre liberação dos indivíduos alados (Wilson, 1972; Collins, 1981). A fase juvenil parece ser crítica para o estabelecimento da colônia. Para *Macrotermes bellicosus*, Collins descreveu uma curva

de sobrevivência com alta taxa de mortalidade durante a fase de crescimento, aumentando mais uma vez em colônias senescentes. Em *Armitermes enamignathus*, parece que o casal real escolhe o local de aninhamento; os que nidificam próximo à madeira, tem maior chance de sobrevivência (Domingos, 1983). Levings & Adams (1984), encontraram evidências de *Nasutitermes* spp, defendendo áreas de forrageamento. Agressão intraespecífica poderia levar à distribuição regular das colônias, pelo impedimento do estabelecimento de colônias jovens, no território de outras já estabelecidas (Darlington, 1982).

Na sub-família *Nasutiterminae* os mecanismos de defesa química são desenvolvidos a um grau extraordinário (Bell & Cardé, 1984). O custo energético com defesa resulta na produção contínua de grande número de soldados (Lubin et al., 1977).

A parede do termiteiro é composta de partículas de solo misturadas com saliva e fezes, enriquecidas de nitrogênio, representando, portanto, locais de estoque deste (Schaefer & Whitford, 1981) e de outros nutrientes concentrados ativamente pelos térmitas, que poderiam ser aproveitados com vantagem pela vegetação, em um ambiente onde estes nutrientes forem deficientes (Salick et al., 1983).

Mathews (1977) descreve, no Estado de Mato Grosso, diversas espécies de térmitas que constroem o termiteiro ao redor de touceiras de capim. Os térmitas alimentam-se de folhas, bainhas e raízes dentro da touceira. Como resultado de sua atividade, há mistura de solo mineral ao húmus, além de enriquecimento em nutrientes que provêm de suas próprias excretas. Kaiser (1953 apud Mathews, 1977), sugere uma forma de "cultura de tecidos" em *Anoplotermes pacificus*. Segundo este autor, em resposta às mordidas nas raízes, algumas plan-

tas produziriam inchações em forma de "couve-flor", que serviriam de alimento aos térmitas. Essas inchações foram observadas em Rubiaceae, Solanaceae, Piperaceae, Araceae e Bromeliaceae. Segundo Mathews, a relação térmita/raiz não é excepcional, ocorrendo em solos pobres, com baixo teor de nutrientes.

Nasutitermes rizzini e Paepalanthus bromelioides

É no ambiente dos campos rupestres da Serra do Cipó que Araújo (1971) descreveu a associação entre uma nova espécie de térmita, *Nasutitermes rizzini* (Nasutitermitidae) e a planta *Paepalanthus bromelioides* (provavelmente uma espécie endêmica da Serra do Cipó segundo Giulietti et al., 1987).

Segundo Araújo (1971), os térmitas associados a *P. bromelioides* erguem, em algumas áreas, blocos de areia que envolvem o caule da planta. Os térmitas são encontrados em galerias curtas, estreitas e algumas vezes ramificadas. Estas galerias não atingem o núcleo vivo do caule. Soldados e operários de *N. rizzini* são encontrados no interior da camada morta do manto e na parte superior do caule. A planta forneceria aos térmitas abrigo e alimento, aparentemente não sofrendo inconvenientes com sua presença.

Proposição do problema

No ambiente dos campos rupestres, onde há pouca água disponível, os solos são arenosos ou pedregosos e há incêndios periódicos, a associação entre *N. rizzini* e *P. bromelioides* poderia trazer vantagens, cujo estudo é um dos objetivos desta tese.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. Áreas de estudo:

Todo o estudo foi feito em manchas de *P. bromelioides* situadas à margem da estrada que liga Conceição do Mato Dentro a Belo Horizonte, no município de Jaboticatubas (MG). Abaixo são citadas os períodos, localização e parâmetros estudados:

Período (mes/ano)	Localização	Parâmetro
03 a 07/87	E. Usina	Medidas de tamanho das rosetas e termiteiros, medidas de "vizinhança";
09 a 11/87	E. Usina	Comparação da produção de inflorescências em plantas com e sem termiteiro, observação da revoada de térmitas;
12/87 a 02/88	F. Palácio	Ocorrência de aranhas na roseta, visita de himenópteros nas inflorescências;
03 a 06/88	E. Usina, F. Palácio, F. S. Cipó	Coleta de animais na roseta e inflorescências, coleta de presas das aranhas;
05/88	F. Palácio	Distribuição espacial da planta;
06/88	E. Usina	Relação entre o peso de <i>L. geometricus</i> e o tamanho da roseta, medidas de crescimento da roseta, contribuição de erosão para a formação de termiteiro;

07/88	F. Palácio	Efeito do fogo na planta;
09/88	E. Usina	Medidas de temperatura na roseta;
10/88	P.N.S.Cipó	Efeito do fogo em outra planta (<i>P. robustus</i>), para comparação;
04/89	F. S. Cipó	Padrão de dispersão de plantas jovens em relação a plantas adultas;

E. Usina: mancha de *P. bromelioides* próxima à Estrada da Usina;

F. Palácio: mancha de *P. bromelioides* próxima à Fazenda Palácio;

F. S.Cipó: mancha de *P. bromelioides* próxima à Fazenda Serra do Cipó;

P. N. S. Cipó: mancha de *P. robustus* próxima à sede do Parque Nacional da Serra do Cipó.

2. Biometria da planta; relação com a "vizinhança":

Para se determinar o tamanho da roseta e a relação entre este e a produção de inflorescências, foram marcadas 100 plantas dentro de uma mancha de *P. bromelioides*, com plaquetas de madeira numeradas, colocadas junto à planta, no solo. Em cada planta foram medidos o diâmetro, altura e número de camadas folhiaras da roseta; o comprimento e a largura da base de uma das folhas da camada mais externa da roseta e contados o número de inflorescências. Além disso, foi medida a distância ao vizinho mais próximo coespecífico de cada planta e também contados o número de vizinhos em círculos centrados na planta, com raios de 1.0, 1.5, 2.0, 2.5 e 3.0 metros.

Usando-se o número de inflorescências como variável de-

pendente e as medidas citadas acima como independentes, foi feita uma regressão múltipla "por exclusão sucessiva" (Backward) resultando na eliminação de 4 das variáveis independentes. O modelo final escolhido mantinha as seguintes: diâmetro (D), número de camadas folhiaras (NCF) e a largura da base da folha da camada folhear mais externa da roseta (L). O produto destas 3 medidas foi usado como um índice do "Tamanho da roseta" ($TR = D \times NCF \times L$).

3. Medidas do termiteiro:

Os termiteiros têm o formato aproximado de um cilindro. Em cada um, mediu-se o diâmetro e a altura. As relações entre o diâmetro e a altura do termiteiro e destas medidas com o tamanho da roseta (TR) foram determinadas por meio de regressão.

4. Formação do termiteiro sob *P. bromelioides*:

Para testar a hipótese de que erosão poderia contribuir para a formação do termiteiro sob *P. bromelioides*, foi usada uma espécie de Velloziaceae (provavelmente do gênero *Barbacenia*), como uma referência para o antigo nível do solo, indicado pelo limite inferior de sua camada de bainhas folhiaras, como será descrito a seguir.

Com o crescimento das velloziáceas há o dobramento sucessivo de folhas sobre o caule. Após a queda das folhas, continuam persistentes suas bainhas, formando uma camada compacta envolvendo o caule. Um limite para a ocorrência deste dobramento de folhas (e consequentemente para a formação da camada de bainhas folhiaras) é o ní-

vel do solo. Como resultado, o que se observa é que a porção aérea do caule é um cilindro de maior diâmetro que a porção subterrânea. O nível do solo impõe um limite abrupto separando estas duas porções. Esta descontinuidade é facilmente observável ao se escavar a base de uma destas plantas.

No campo é comum se encontrar algumas destas plantas com a porção subterrânea do caule exposta acima do nível do solo. A altura da camada de bainhas folhíares funciona como uma "marca" apontando o antigo nível do solo retirado pela erosão. Esta "marca" permitiu testar a hipótese da formação dos termiteiros ser devido, pelo menos em parte, à erosão. Mediu-se altura destas "marcas" nas *velozíáceas*, em relação ao nível do solo e a altura correspondente do termiteiro mais próximo sob *P. bromelioides*. Se o termiteiro fosse na verdade um microrelevo resultante de um processo erosivo, deveria haver uma correspondência entre sua altura e a altura da "marca" nas *velozíáceas*. Foi utilizada correlação para se verificar o relacionamento entre estas duas variáveis.

5. Distribuição espacial de *P. bromelioides*:

Na mancha de *P. bromelioides* da Fazenda Palácio foi montada uma grade de 25x30 m², com linhas trançadas de um em um metro, somando-se um total de 750 unidades de 1m². A seguir, contou-se o número de plantas em cada um destes quadrados. A distribuição do número de plantas por quadrado obtida foi então comparada com uma distribuição ao acaso (Poisson) por meio de um teste qui-quadrado. A

mesma comparação foi feita com a exclusão das plantas jovens da contagem.

Para comparar o padrão de dispersão de plantas adultas com o padrão de dispersão de plantas jovens, foram medidas as distâncias entre plantas jovens e o adulto mais próximo. A distribuição de número de jovens por classes de distâncias resultante foi comparada com a distribuição de número de adultos por classes de distâncias, por meio de um teste qui-quadrado.

6. Proteção contra fogo:

6.1 *Paspalanthus bromelioides*:

Aproveitando uma incêndio ocorrido numa mancha de *P. bromelioides* na região da Fazenda Palácio, fêz-se uma estimativa dos danos causados em 43 plantas, contrastando diferentes alturas da base da roseta em relação ao nível do solo, determinadas pela altura do termiteiro. Mediu-se o tamanho de cada roseta (TR) e a altura do termiteiro correspondente. A seguir, de cada uma das camadas folhíares atingidas pelo fogo foi coletada uma folha. No laboratório, cada folha foi recortada, separando a parte queimada (seca) da não queimada. Estas duas partes foram pesadas separadamente. A razão entre a soma dos pesos das partes queimada e não queimada chamou-se razão de queima da roseta. O relacionamento entre a razão de queima, tamanho da roseta e altura do termiteiro foi verificado por meio de regressão.

6.2 *Paspalanthus robustus*:

Estudou-se uma segunda espécie de *Paepalanthus* (*P. robustus* Silv.), no qual o caule acha-se envolvido por uma camada de bainhas folhíares (como em Velloziaceae), para verificar se a altura da roseta em relação ao nível do solo tem um papel na proteção contra fogo.

Esta segunda espécie foi utilizada porque havia plantas mortas com rosetas situadas a diferentes alturas. Os dados foram coletados no Parque Nacional da Serra do Cipó após um incêndio ocorrido em 1988.

Em 36 plantas foram medidos: o tamanho da roseta (TR, como em *P. bromelioides*), o diâmetro e a altura do caule. O relacionamento destas variáveis foi determinado por regressão múltipla.

Além destes dados, numa outra amostragem, mediu-se a altura do caule de plantas aparentemente mortas (rosetas totalmente secas) e de plantas vivas (partes verdes) ao longo de um percurso aleatório. A hipótese nula previa que as proporções de plantas vivas e mortas, fossem constantes nas diferentes de classes de altura do caule, que foram comparadas por meio de um teste qui-quadrado.

7. Efeito do termiteiro sobre *P. bromelioides*:

7.1 Produção de inflorescências:

Foram marcadas 84 plantas com plaquetas de alumínio numeradas, sendo 44 com termiteiros bem desenvolvidos e 40 sem termiteiro ou com este em início de formação. Como neste local a grande

maioria das plantas estavam associadas a termiteiros, a amostragem foi estendida por uma grande área. Para reduzir erros provavelmente devidos a diferenças de solo, tomaram-se amostras pareadas, isto é, uma planta com termiteiro próxima a uma sem termiteiro. Para cada uma das 84 plantas mediu-se o tamanho da roseta e contou-se o número de inflorescências, das quais 10 foram coletadas ao acaso. A biomassa seca de inflorescências produzidas foi estimada multiplicando-se a média do peso seco por seu número.

O efeito do termiteiro sobre a produção de inflorescências foi verificado pela comparação das retas de regressão obtidas para a biomassa de inflorescências produzida, em função do tamanho da roseta (TR), por plantas crescendo sobre termiteiros e ao nível do solo.

7.2 Crescimento da roseta:

Para verificar se a presença do termiteiro influencia o crescimento da roseta, foram utilizadas 55 das 84 plantas marcadas. As 29 restantes não foram reencontradas devido à grande área usada para esta amostragem (ver item 7.1). Após um período de 7 meses, foram medidos novamente o tamanho das rosetas (TR) das plantas encontradas. Novamente através de regressão múltipla, procurou-se verificar um possível efeito do termiteiro sobre seu crescimento. Como variável dependente, usou-se o tamanho final da roseta. Como independentes foram usados o tamanho inicial, a presença ou ausência do termiteiro (variável binária) e ainda a biomassa seca de inflorescências medida no período anterior.

8. Ocorrência de animais em *P. bromelioides*:

Procurou-se verificar se plantas mais aparentes tem maior ocorrência de animais associados. Entende-se por maior "aparência" maior tamanho de roseta e/ou plantas com maior número de inflorescências. Foram investigadas a presença versus aparência nos seguintes grupos: duas espécies de himenópteros visitantes de inflorescências; uma espécie de coleóptero e três espécies de aranha que se abrigavam nas rosetas.

8.1 Visita de insetos em inflorescências:

Isto foi feito comparando-se as frequências de cada classe de número de inflorescências observadas na população contra as visitadas pelos insetos, por meio de um teste qui-quadrado. Foram escolhidas duas espécies de himenópteros Tiphidae devido a sua fácil identificação visual e por ocorrerem em grande número visitando as inflorescências de *P. bromelioides*, provavelmente à procura de pólen ou néctar. Caminhadas aleatórias eram efetuadas, procurando-se varrer uma extensão representativa da mancha de *P. bromelioides*, a procura dos dois himenópteros. Quando localizados, estimava-se o número de inflorescências da planta sendo visitada. As inflorescências de *P. bromelioides* são compostas, constituindo-se de uma haste de onde saem diversos capítulos. A estimativa fez-se da seguinte forma: escolhia-se uma haste com número médio de capítulos (avaliação visual), que a seguir eram contados. O número obtido era multiplicado pelo número de hastes da planta.

Avaliou-se o que se encontrava na população, por meio de caminhadas ao acaso pela mancha, estimando-se o número de inflorescências da planta mais próxima que se encontrava após um certo número de passos percorridos.

8.2 Ocorrência de aranhas e do coleóptero nas rosetas:

Do mesmo modo que para os himenópteros, procurou-se, por amostragem, comparar as distribuições de um dos coleópteros e de araneídeos que se abrigavam nas rosetas de *P. bromelioides*, visando verificar se a frequência destes animais segue a distribuição de classes de tamanho de roseta (TR) encontrada na população ou se havia preferência por diferentes classes de tamanho.

Três espécies de aranha: *Alpaida quadrilobata* (Aranei-dae), *Latrodectus geometricus* (Teridiidae) e uma espécie de Anyphnidae não identificada foram estudadas por serem abundantes nesta planta, juntamente com um coleóptero Scarabaeidae, este, particularmente, por ser encontrado frequentemente entre as presas de *L. geometricus*. A ocorrência destes artrópodes nas diversas classes de tamanho de roseta foi comparada com o que se encontrava na população, por meio de testes qui-quadrado.

Foi comparada também a distribuição de *Latrodectus geometricus* em função da distribuição do coleóptero-escarabeídeo.

9. Capacidade reprodutiva de *L. geometricus* em *P. bromelioides*:

Procurou-se verificar se a capacidade reprodutiva de *L. geometricus* variava em diferentes tamanhos de roseta. Para tanto, estas aranhas juntamente com suas ootecas foram coletadas em diferentes tamanhos de roseta, as quais foram medidas (TR). Em laboratório, as aranhas e as ootecas foram pesadas individualmente. As ootecas foram separadas em frascos de vidro até a saída da ninhada. As relações entre o peso das aranhas versus o tamanho da roseta (TR), peso das ootecas versus peso das aranhas e tamanho da ninhada versus peso das ootecas foram analisadas por meio de regressão linear e curvilínea.

10. Ocorrência de outros animais em *P. bromelioides*:

Ao longo do trabalho, foram colecionados as espécies de térmitas encontrados nos termiteiros de *P. bromelioides*, bem como animais que se abrigavam sob a roseta ou em seu interior ou que visitavam suas inflorescências. Também foram colecionados animais encontrados presos às teias das aranhas ou que estavam sendo predados por estas ou outros artrópodes.

11. Medidas de temperatura na roseta de *P. bromelioides*:

Procurou-se verificar se diferentes tamanhos de roseta proporcionavam diferentes microclimas, conseqüentemente influenciando a ocorrência de animais na planta.

Escolheram-se 5 plantas de tamanhos diferentes, situa-

das próximas uma da outra. Em cada uma foram colocados dois termômetros de mercúrio que foram posicionados um no interior do "tanque" da roseta e o outro na base de suas folhas externas. Dois outros termômetros registravam as temperatura do ar e do solo. As leituras eram feitas simultaneamente.

As relações entre as temperaturas nas duas regiões da roseta com as temperaturas do ar, solo e o tamanho da roseta, foram determinadas por regressão múltipla.

12. Reflexão de luz ultravioleta pela superfície folhlar de *P. bromelioides*:

O teste para se detectar a presença nas folhas de pigmentos que refletem luz ultravioleta, consistiu em se colocar num recipiente de plástico algumas folhas da planta, juntamente com um algodão embebido em hidróxido de amônio. A mudança de coloração nas folhas de verde para amarelado, indica a presença destes pigmentos na superfície folhlar (Pedro Ivo Braga, comunicação pessoal).

13. Coleta de solo:

Para a coleta de solo usou-se um amostrador cilíndrico de metal com 2.8 cm de diâmetro e 10 cm de altura. As amostras foram coletadas nos seguintes pontos: 1) solo do termiteiro, logo abaixo da roseta folhlar de *P. bromelioides*; 2) solo do termiteiro, na metade de sua altura; 3) solo afastado aproximadamente 5 cm da base do termiteiro; 4) solo afastado aproximadamente 50 cm da base do termiteiro e

5) solo abaixo da roseta folhlar de *P. bromelioides* sem termiteiro.

Foram coletadas 8 amostras em cada um dos pontos de 1 a 4 e 5 amostras no ponto 5. As de um mesmo ponto eram misturadas e homogeneizadas, retirando-se a seguir uma sub-amostra que foi encaminhada para análise no Laboratório de Fertilidade do Solo da EMBRAPA (Sete Lagoas, MG).

14. Medidas de pH:

Utilizou-se um pHmetro de campo. A amostragem foi feita no campo, no final da estação chuvosa, quando os tanques das rosetas estavam cheios de líquido. Para tanto, foram utilizadas 18 plantas, nas quais o eletrodo era mergulhado dentro do tanque.

RESULTADOS

1. Ocorrência de térmitas associados a *P. bromelioides*

P. bromelioides distribui-se em manchas que podem chegar a centenas de indivíduos em alguns trechos da Serra do Cipó. Com uma grande frequência a planta encontra-se crescendo sobre montículos de terra relativamente compactos e de forma aproximadamente cilíndrica. Nestes montículos constantemente podem ser observados térmitas e por isto serão denominados termiteiros neste trabalho. A presença de uma das espécies é facilmente percebida, pois ao rasparem a base das folhas para alimentação, estas acabam caindo em torno do termiteiro.

Em coletas feitas no topo do termiteiro sob a roseta, foram encontrados os seguintes gêneros de térmitas: *Nasutitermes*, com bastante frequência, seguido de *Velocitermes*; *Spinitermes* e *Armitermes* foram encontrados ocasionalmente. A grande maioria dos termiteiros observados não apresentava galerias externas. Estas se encontravam presentes algumas vezes, aparentemente, apenas nos termiteiros de *Velocitermes*. As galerias destes térmitas são feitas de terra, percorrendo a superfície do solo até pedaços de tronco em decomposição, velozíáceas, touceiras de gramíneas e até mesmo ligando-se a outros termiteiros sob *P. bromelioides*.

Em *P. bromelioides*, os térmitas se alimentam de folhas secas na base da roseta e, provavelmente, da porção morta do caule e

raízes mortas, que se encontram imersas dentro do termiteiro.

Em torno da porção morta do caule é comum se encontrar uma camada de matéria orgânica escura e compacta, aparentemente trabalhada pelos térmitas. O que mais chama a atenção nos termiteiros é sua estrutura compacta, com poucas galerias e celas (fig.1). As mesmas espécies de térmitas encontradas em *P. bromelioides* ocorrem também em termiteiros isolados ou envolvendo velozíáceas, touceiras de gramíneas, ciperáceas, etc. Nestas condições, os termiteiros de *Velocitermes* e *Nasutitermes*, são construídos de terra, tendo a forma de uma calota esférica com aspecto de "cérebro", internamente percorrido por uma enorme quantidade de galerias, separadas por paredes finas. É notável também a maior quantidade de indivíduos nestes termiteiros, quando comparados com os de *P. bromelioides*.

No período das chuvas ocorre a revoada. Nesta época, em alguns termiteiros, podem ser construídas "torres" no ápice ou na lateral do cilindro que, aparentemente, servirão para a dispersão dos alados. Na procura de locais para nidificação, os casais de térmitas podem acabar em termiteiros com colônias já estabelecidas ou em plantas sem colônias de térmitas.

2. Relação entre o tamanho do termiteiro e o tamanho da roseta de *P. bromelioides*

As dimensões do termiteiro correlacionam-se diretamente com o tamanho da roseta. A correlação é mais forte com o diâmetro do termiteiro ($r=0.52$) (fig.2) do que com sua altura ($r=0.34$). Estas duas últimas variáveis também são correlacionadas (fig.3). Embora a

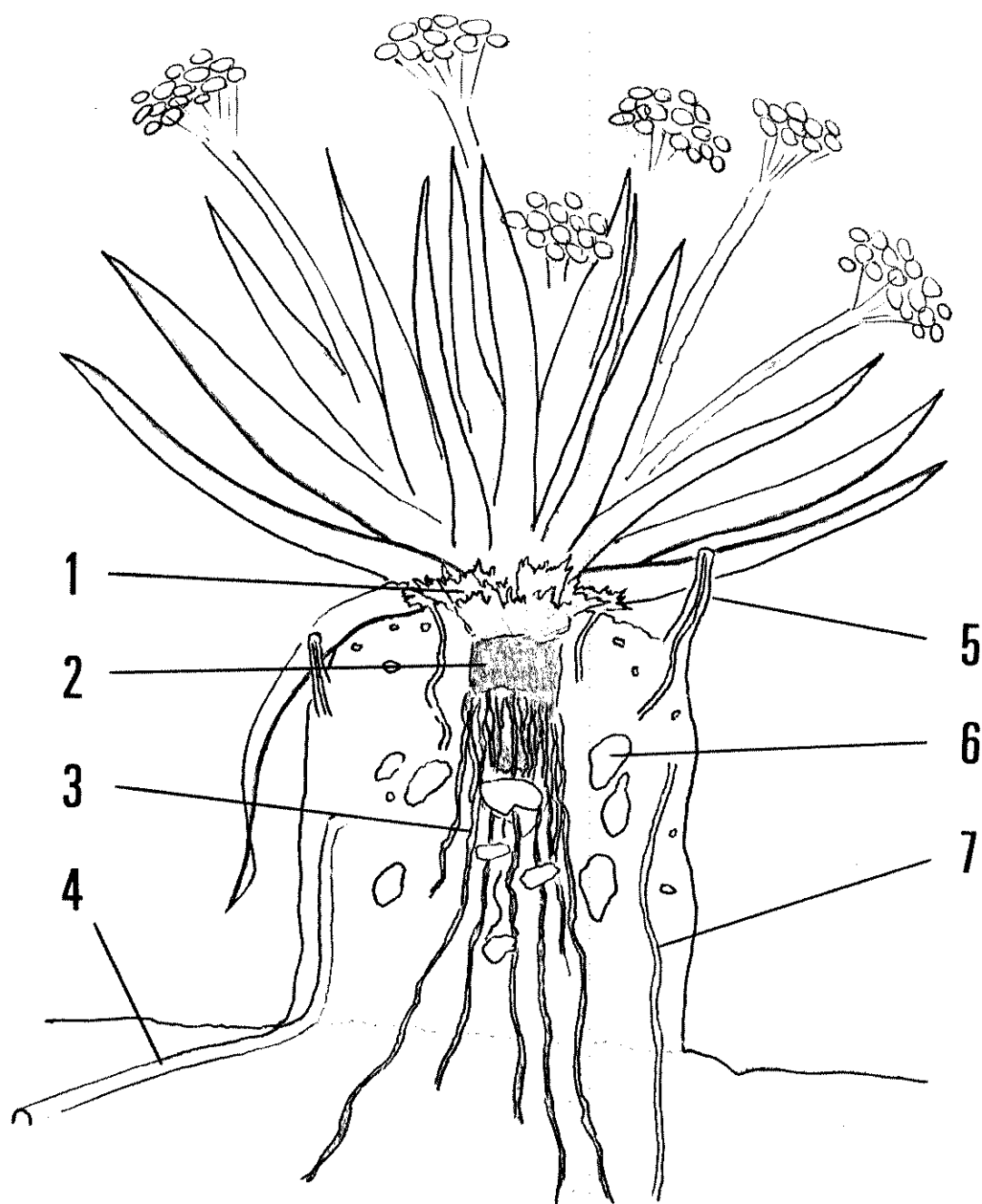


Fig.1 Corte longitudinal do termiteiro, mostrando sua estrutura interna: 1) restos de folhas mortas da base da roseta cortadas pelos térmitas; 2) caule; 3) raízes; 4) galeria externa 5) torre para dispersão dos alados; 6) grandes espaços vazios; 7) galeria interna;

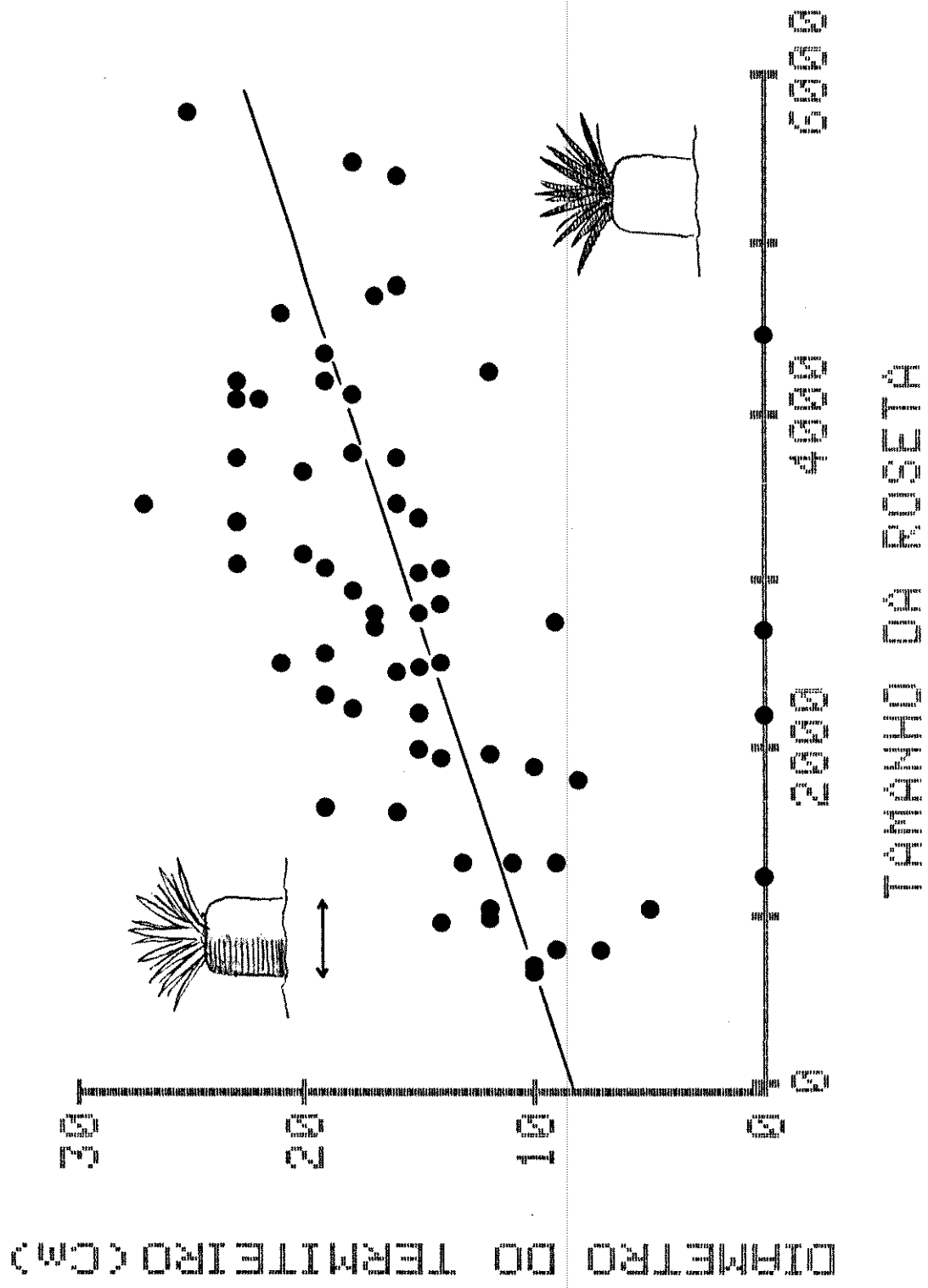


Fig. 2 Relação entre o diâmetro do termiteiro e o tamanho da roseta

(TR) de *B. bromelioides*. Equação de regressão: $Y = 0.0024X + 8.31$,

$r^2 = 0.270$, $p < 0.001$, $\alpha = 2$, $n = 64$.

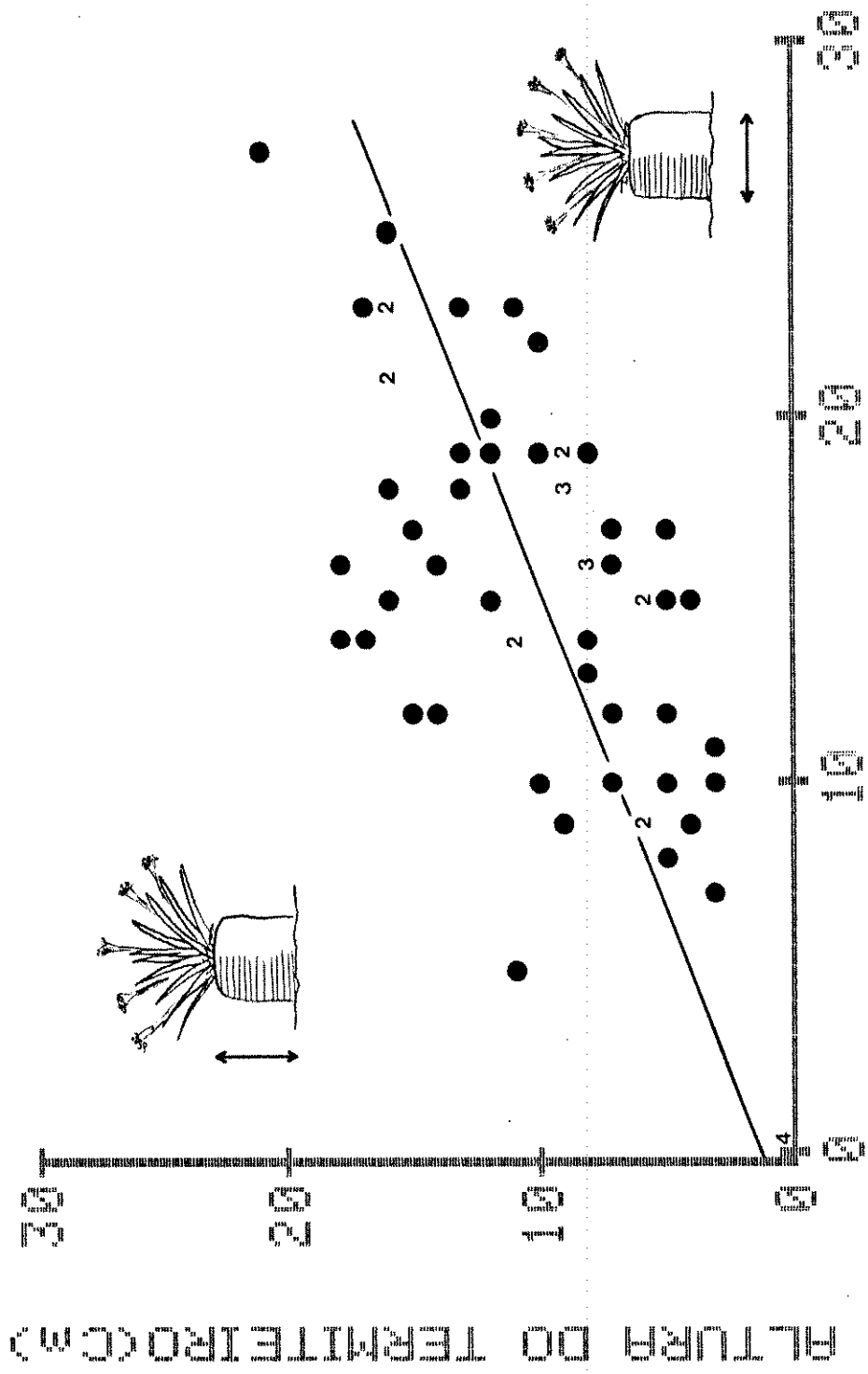


Fig. 3 Relação entre a altura e o diâmetro do termitaio. Equação de regressão: $Y = 0.58X + 1.02$, $r^2 = 0.490$, $p < 0.001$, $\alpha = 2$, $n = 64$.

tendência observada seja que rosetas maiores estejam sobre termiteiros maiores e, portanto, cada vez mais elevadas acima do nível do solo, algumas vezes podem ser encontradas rosetas sem termiteiro, isto é, ao nível do solo. No entanto, estas plantas podem apresentar as folhas raspadas e o solo sob a roseta pode ter galerias, indicando a presença de térmitas.

3. Proteção contra fogo

3.1 Incêndios nos campos rupestres

Periodicamente os campos rupestres são atingidos por incêndios, geralmente durante os meses secos, e provocados por ação do homem, não sendo porém descartada a hipótese de incêndios provocados por causas naturais. Estes incêndios destroem a cobertura de gramináceas, ficando o solo em algumas áreas totalmente exposto. Podem ser encontradas velozíáceas e algumas espécies de *Paspalanthus*, como *P. vellozioides* e *P. robustus*, com a camada de bainhas folhíares do caule parcialmente carbonizada em sua superfície. As rosetas também sofrem danos, queimando as folhas de acordo com seu grau de exposição às chamas e com seu conteúdo de água. Em alguns indivíduos de *P. robustus* as rosetas foram totalmente danificadas, aparentemente matando a planta no incêndio ocorrido em 1988.

3.2 *P. bromelioides*

A razão de queima da roseta correlaciona-se nega-

tivamente com seu tamanho. Foram ajustados tres modelos de regressão aos pontos:

linear: $Y = 0.94 - 0.000094 X$ ($r^2=0.225$, $p<0.002$)

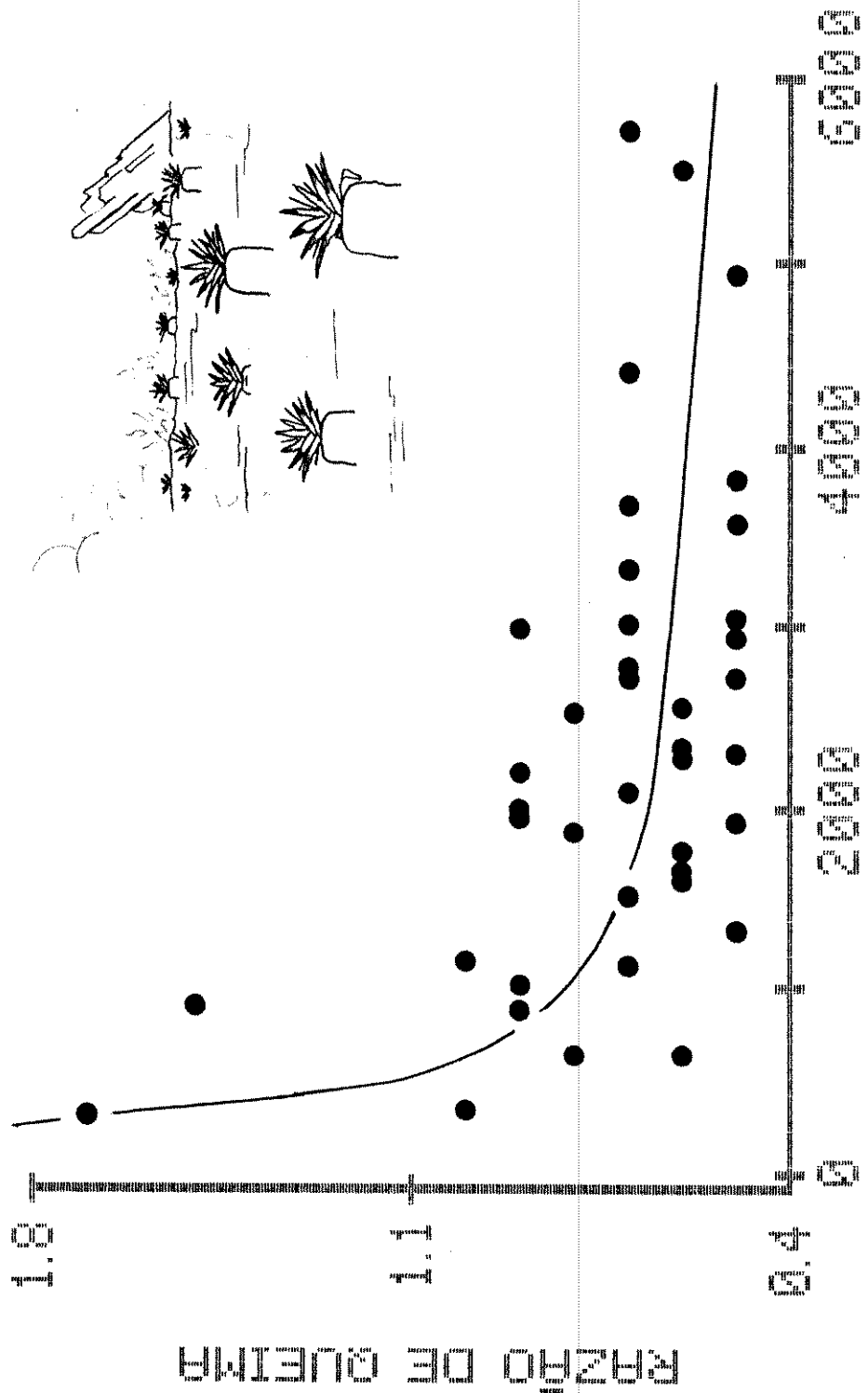
exponencial: $Y = 0.89 e^{-0.00011X}$ ($r^2=0.215$, $p<0.002$) e hiperbólico, com o qual foi conseguido o melhor ajuste (fig.4). Os resíduos desta última regressão foram novamente regredidos contra a altura e diâmetro do termiteiro, para se testar a hipótese de que estas variáveis poderiam influenciar na quantidade de danos causados pelo fogo à roseta. Não foi encontrada correlação entre os resíduos da regressão anterior e estas variáveis.

3.3 *P. robustus*

Em *P. robustus* o tamanho da roseta correlaciona-se diretamente com a altura e o diâmetro do caule ($Y=120Alt+617Diam-2363$, $r=0.83$, $F=37.5$, $P<0.0005$, $\alpha=2$, $n=36$). A distribuição de frequências de plantas encontradas vivas e mortas, em função da altura do caule, evidencia a ocorrência de mortalidade diferencial (fig.5). Plantas com a altura do caule entre 0 e 5 cm sofrem menor mortalidade que o esperado. A partir da segunda classe de altura (6-10 cm), morrem mais plantas que o esperado. A mortalidade é máxima entre 11 e 15 cm e diminui em plantas com a altura do caule maior que 16 cm.

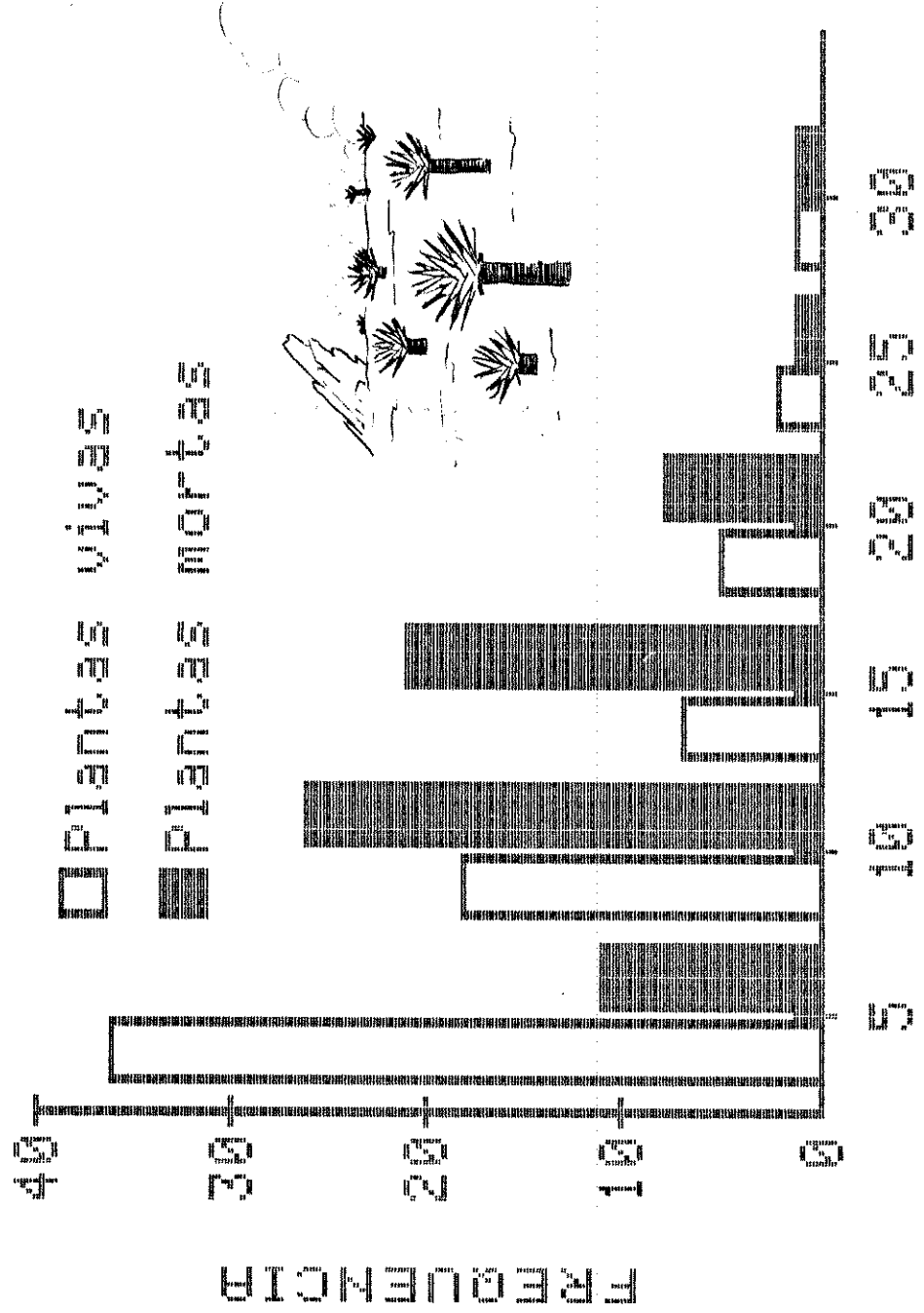
3.4 *P. bromelioides*

No caso de *P. bromelioides*, a altura do termiteiro pareceu não influenciar diretamente a proporção de danos sofridos pela



TAMANHO DA ROSETA APÓS A QUEIMA

Fig.4 Relação entre a razão de queima e o tamanho da roseta (TR) de
 P. bromelioides. Equação de regressão: $Y = 0.54 + 280/X$, $r^2 = 0.441$,
 $p < 0.001$, $\alpha = 2$, $n = 43$.



ALTURA DA ROSETA (CM)

Fig. 5 Mortalidade diferencial de *Paspalum robustus* em função da altura da roseta cada pelo caule. $\chi^2=68.913$, $p<0.001$, $g1=3$.

roseta. No entanto, como sugerido pelos dados de mortalidade de *P. robustus*, a quantidade de danos causados pelo fogo pode não ser função linear da altura da roseta com relação ao nível do solo, dada pelo termiteiro (pelo menos entre 0 e 30cm). Isto é sugerido pela fig.6 (tabela 1), onde foi ajustada uma curva polinomial de segundo grau aos resíduos da regressão entre razão de queima da roseta e o inverso de seu tamanho (fig.4) contra a altura do termiteiro. Esta curva mostra uma tendência correspondente a uma maior quantidade de danos em rosetas situadas em alturas intermediárias, como foi observado em *P. robustus*. No entanto, estes resultados devem ser vistos com cautela. Embora o efeito da altura do termiteiro também apareça nos modelos linear e exponencial, ao serem tirados os dois pontos correspondentes à maior razão de queima (extremo superior esquerdo da fig.4), esse efeito desaparece nos tres modelos ajustados aos pontos restantes.

Tabela 1: Resultados da regressão múltipla entre razão de queima e o inverso do tamanho da roseta contra a altura do termiteiro:

Variável	coef.	err.pad.	t	$\alpha(2)$
Y=resíduos da regressão				
alt. termiteiro	0.035	0.016	2.117	$P < 0.05$
alt. termiteiro ²	-0.0015	0.0006	-2.062	$P < 0.05$
$r=0.318$; $F(2,40)=2.242$, $P > 0.20$				

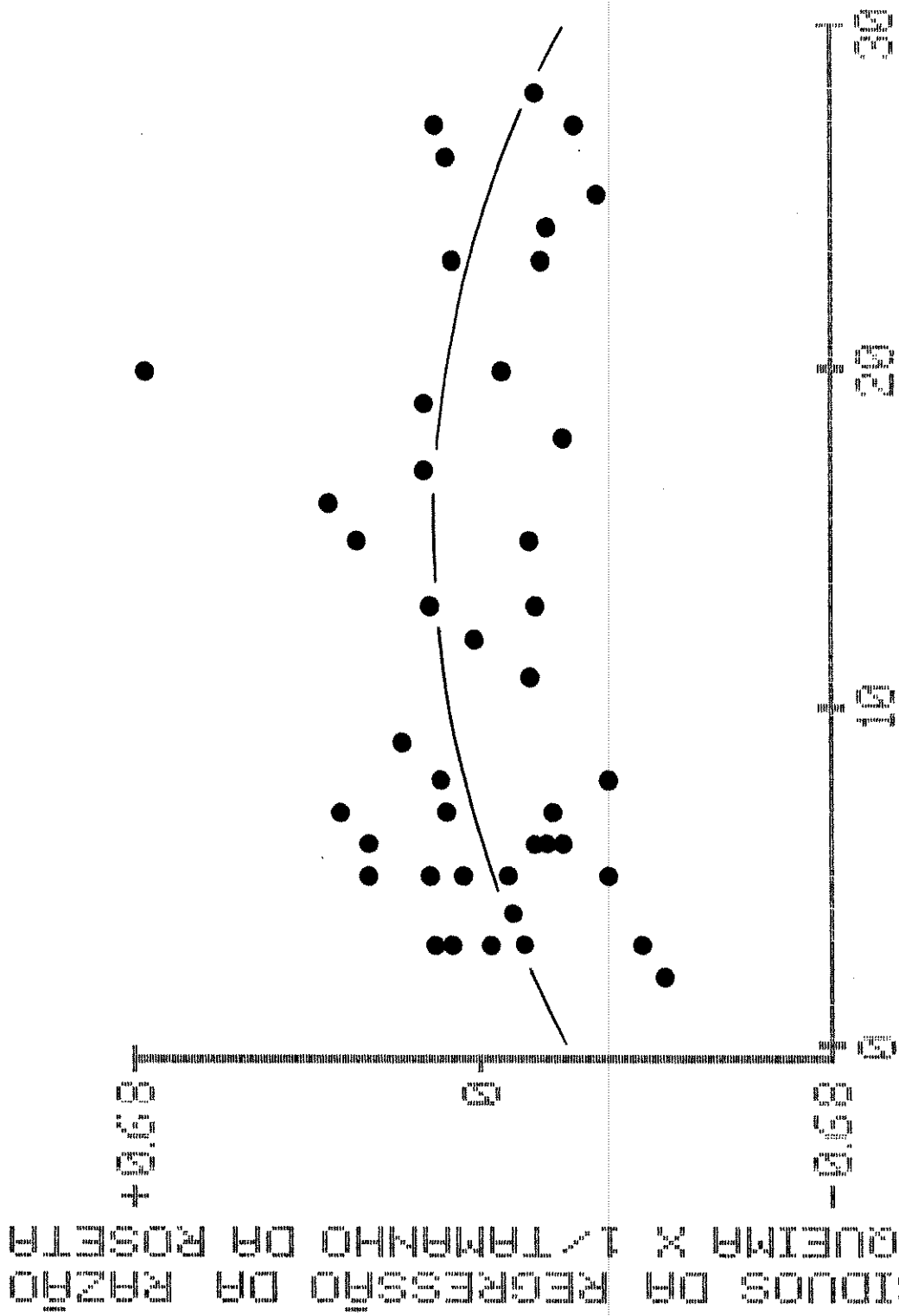


Fig.6 Curva de segundo grau ajustada aos resíduos da regressão entre a razão de queima e o inverso do tamanho da roseta (TR) de P. decumbens contra a altura do terceiro. Equação: $Y=0.03467X-0.00112X^2$, $r^2=0.101$, $F(2,40)=2.242$ ($P<0.50$) (veja explicações no texto).

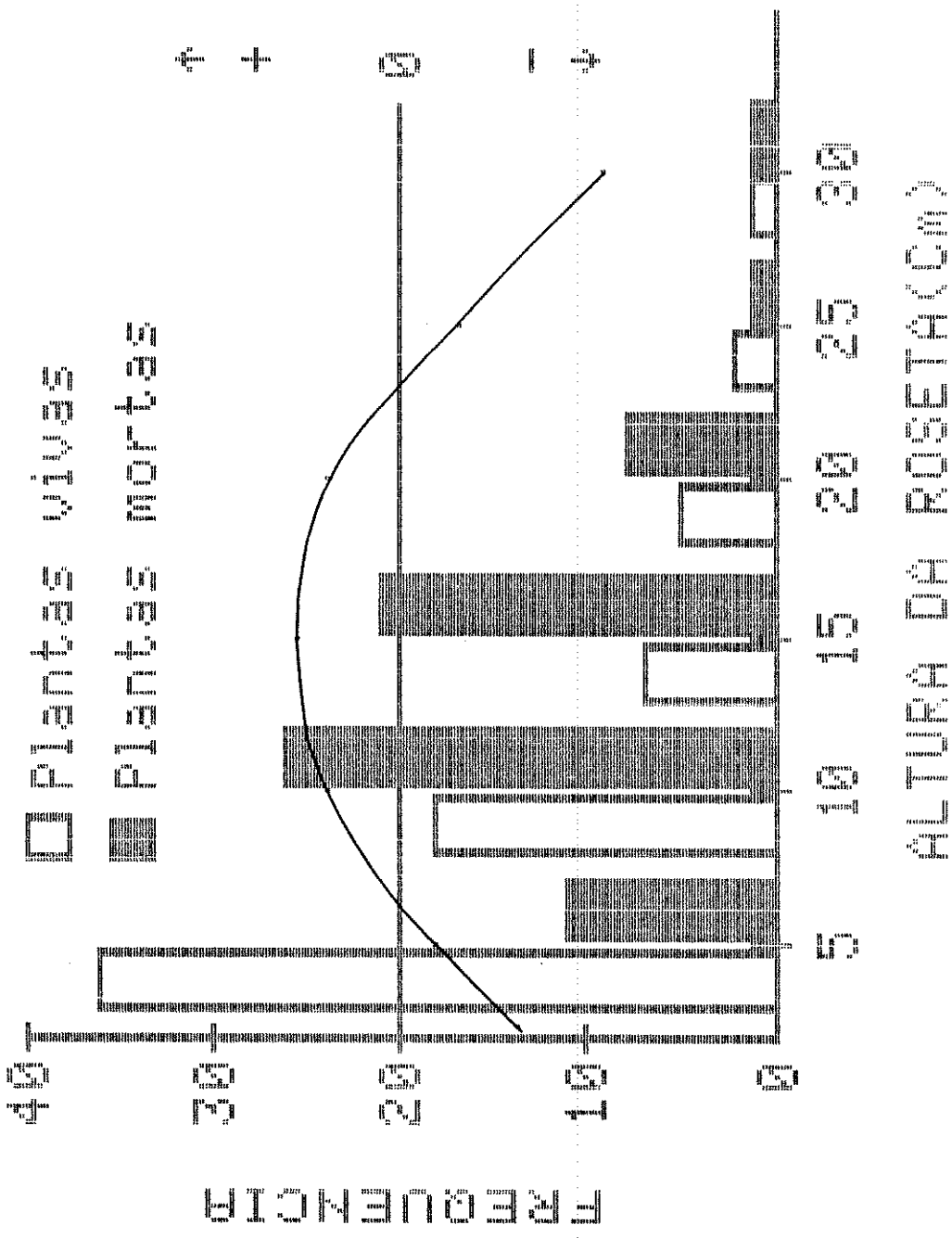
A fig.7 mostra a sobreposição da curva de segundo grau com a fig.5 indicando as regiões onde os resíduos de queima de *P. bromelioides* são positivos ou negativos. Observa-se que a região da curva onde os resíduos são positivos, corresponde às alturas das rosetas de *P. robustus* onde houve maior mortalidade desta planta.

3.5 Comparação entre tamanhos das rosetas e alturas e diâmetros dos caules de *P. robustus* e dos termiteiros de *P. bromelioides*

A fig.8 mostra que para altura e/ou tamanho equivalente de rosetas, *P. bromelioides* tem seu caule e raízes envolvidos por um cilindro de terra (termiteiro) com diâmetro sempre maior que o caule (revestido pela camada de bainhas folhíares) de *P. robustus*, após a passagem do fogo.

4. Formação do termiteiro sob *P. bromelioides*

Existe uma correlação positiva entre a altura do termiteiro e a altura da camada de bainhas folhíares da *velozíacea* mais próxima com relação ao nível do solo (fig.9). A reta traçada no gráfico corresponde a alturas iguais para estas variáveis ($Y=X$). Observa-se que 26 em 34 das medidas de altura do termiteiro situam-se acima da reta. Isto é, a maior parte dos termiteiros tem altura maior que a correspondente nas *velozíaceas*. Um teste qui-quadrado para a igual frequência de pontos acima e abaixo da reta, mostra diferença



CURVA AJUSTADA NOS RESÍDUOS
 DO REGRESSO DO RAZÃO DE
 QUEIMA DE P. BROMELIÓIDES

Fig. 7 Curva ajustada aos resíduos da regressão da razão de queima de
 P. bromelioides (Fig. 6) sobreposta ao histograma de mortalidade de
 P. conustus (Fig. 5).

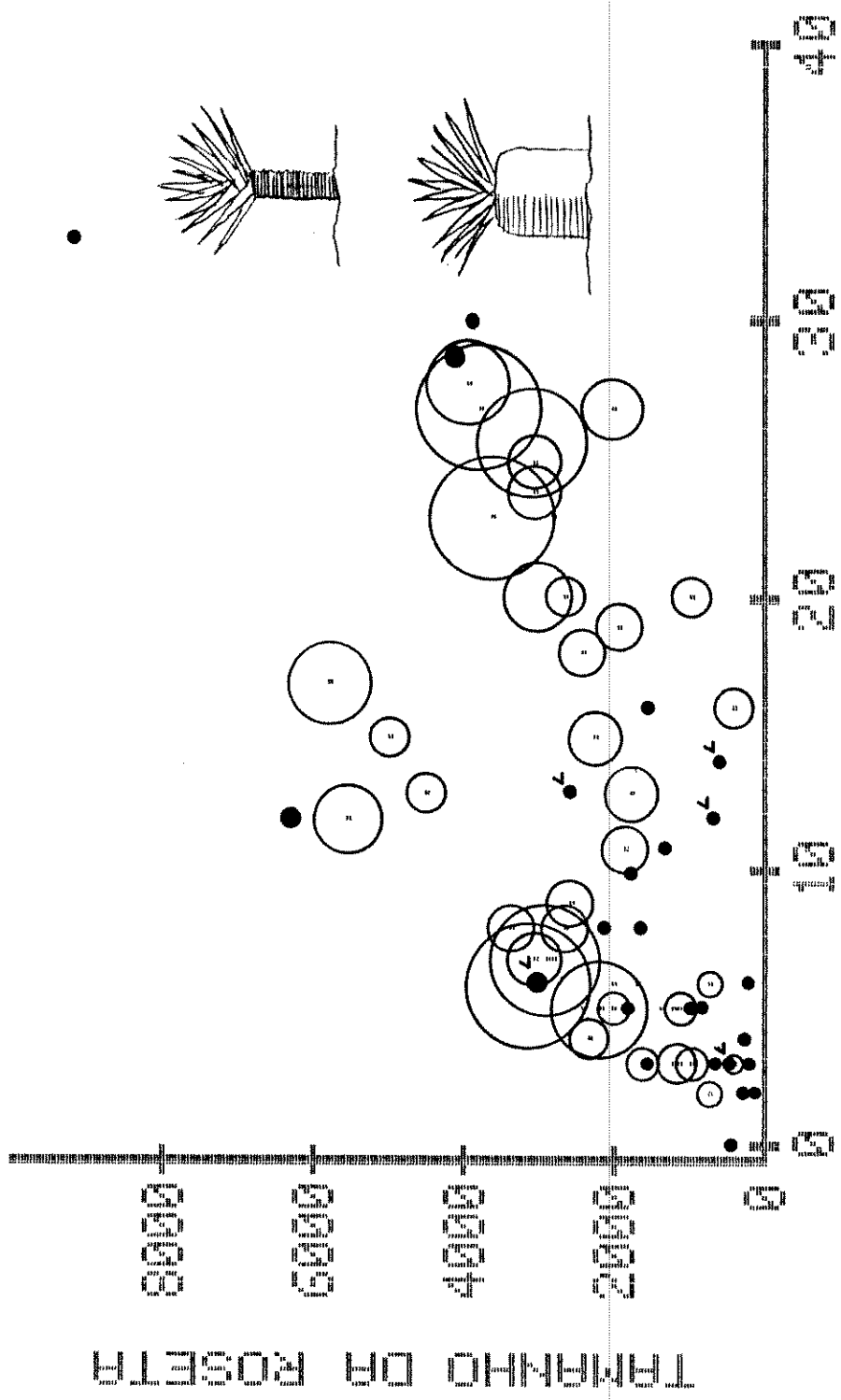
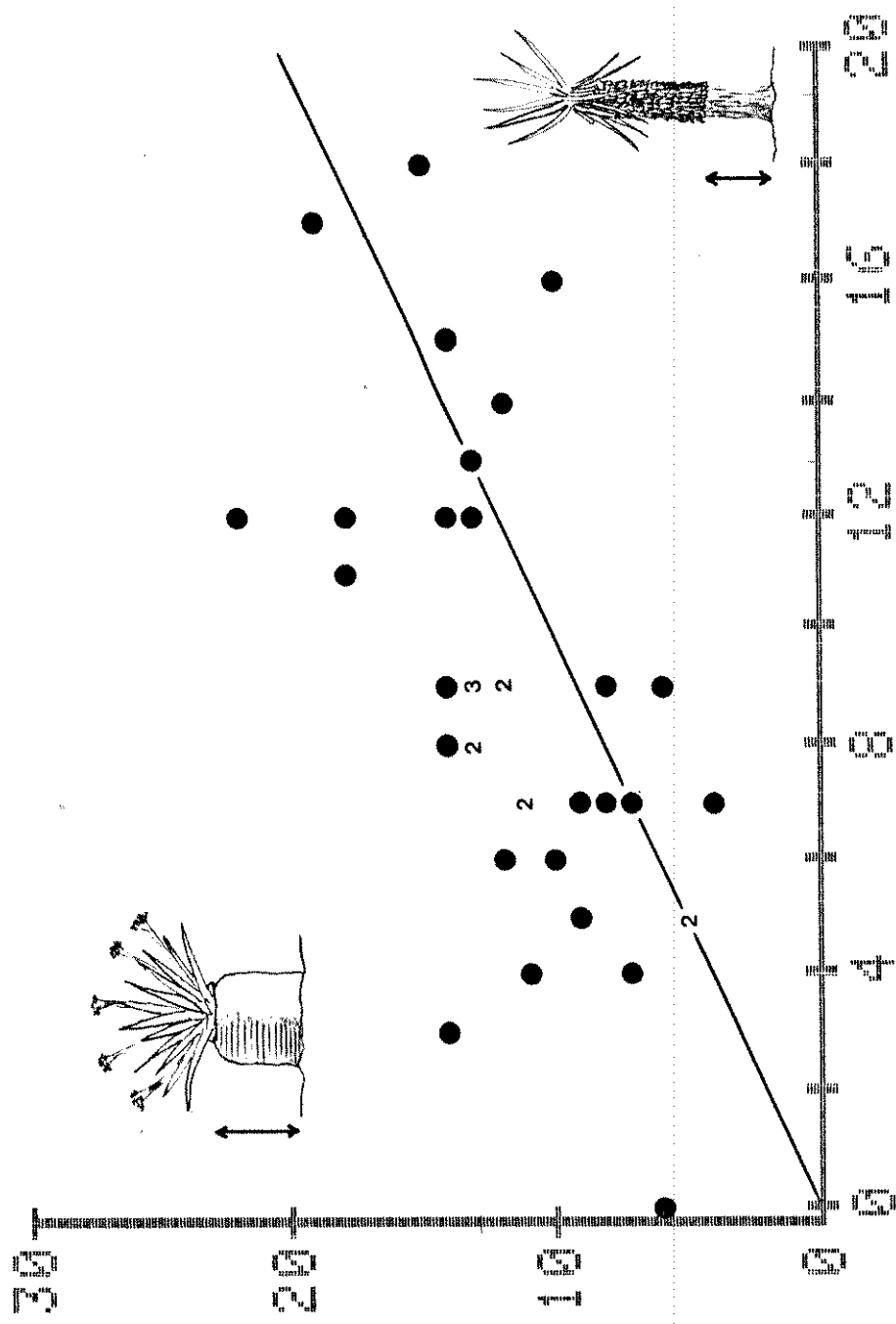


Fig. 8 Comparação entre os diâmetros dos termitérios sob *E. bromelioides* (○) e os caules de *E. cornutus* (●), com relação aos tamanhos (TR) e alturas de suas rosetas com relação ao nível do solo, após a passagem do fogo. As setas (↗) assinalam plantas aparentemente mortas

ALTURA DO TERMITHEIRO (CM)



ALTURA DA CAMADA DE BAINHAS FOLIARES DAS VELOZÍACEAS (CM)

Fig. 9. Relação entre a altura do termitheiro e a altura da camada de bainhas foliares da velocidade mais próxima. Os números indicam o número de pontos coincidentes. Linha retal: altura do termitheiro = altura da camada de bainhas foliares. $r^2=0.914$, $p<0.001$, $\alpha=2$, $n=58$.

significativa ($\chi^2=9.529$, $P<0.005$, $gl=1$).

Estes resultados sugerem ser a origem do termiteiro, pelo menos em parte, devido a erosão e que outros fatores devem atuar conjuntamente. Foi verificado a deposição de sedimentos trazidos por vento no interior da roseta e que provavelmente acabam sendo incorporados ao termiteiro após a queda das folhas.

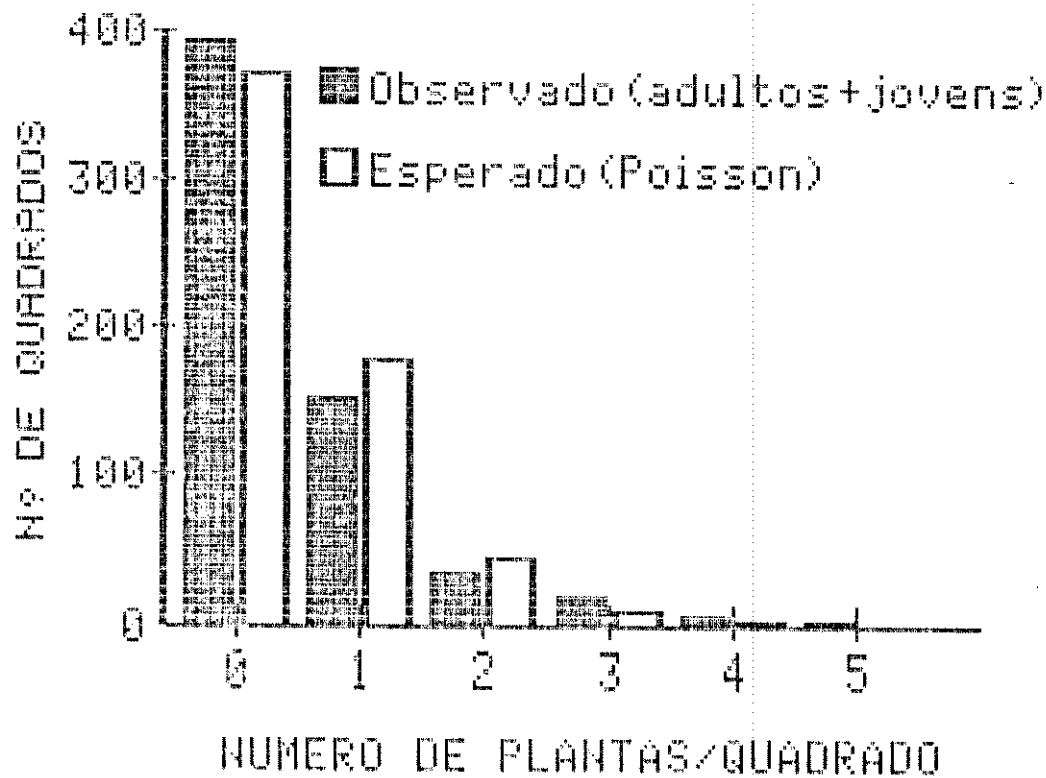
5. Distribuição espacial de *P. bromelioides*

A fig.10 mostra que a distribuição espacial de *P. bromelioides* é agregada. Quadrados vazios são encontrados com maior frequência que o esperado. Quadrados com uma e duas plantas são encontrados com menor frequência e esta situação se inverte em quadrados com tres ou mais de quatro plantas. Isto não se mantém quando são excluídas plantas jovens do cálculo ($\chi^2=5.503$, $p<0.10$, $gl=2$). Neste caso, a distribuição torna-se aleatória.

Esta distribuição poderia estar sendo gerada pela maior queda de sementes próximo à planta mãe, resultando no mesmo padrão para a ocorrência de plântulas (o número de plântulas diminui com o aumento de distância à planta mãe) (fig.11). No entanto, este padrão difere para a distribuição de distâncias entre vizinhos mais próximos medidas entre plantas adultas entre 0 e 1.5m, quando o que se observa é o aumento do número de adultos com a distância (fig.11). A partir de 1.5m, as duas curvas tem o mesmo comportamento.

6. Análise de solo

a



b

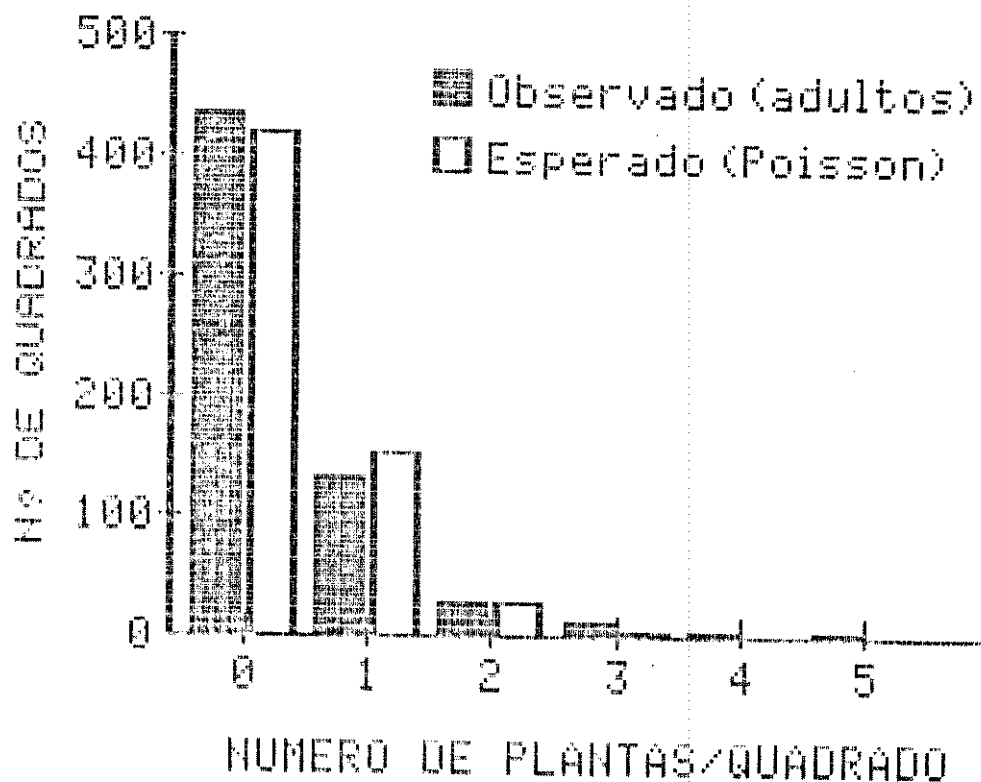


Fig.10 Distribuição espacial observada de *P. bromelioides* (barras cheias), comparada com sua distribuição esperada (aleatória) (barras vazias). a) distribuição de adultos + jovens: $\chi^2=32.715$, $p<0.001$, $gl=3$; b) distribuição de adultos: $\chi^2=5.503$, $p<0.10$, $gl=2$.

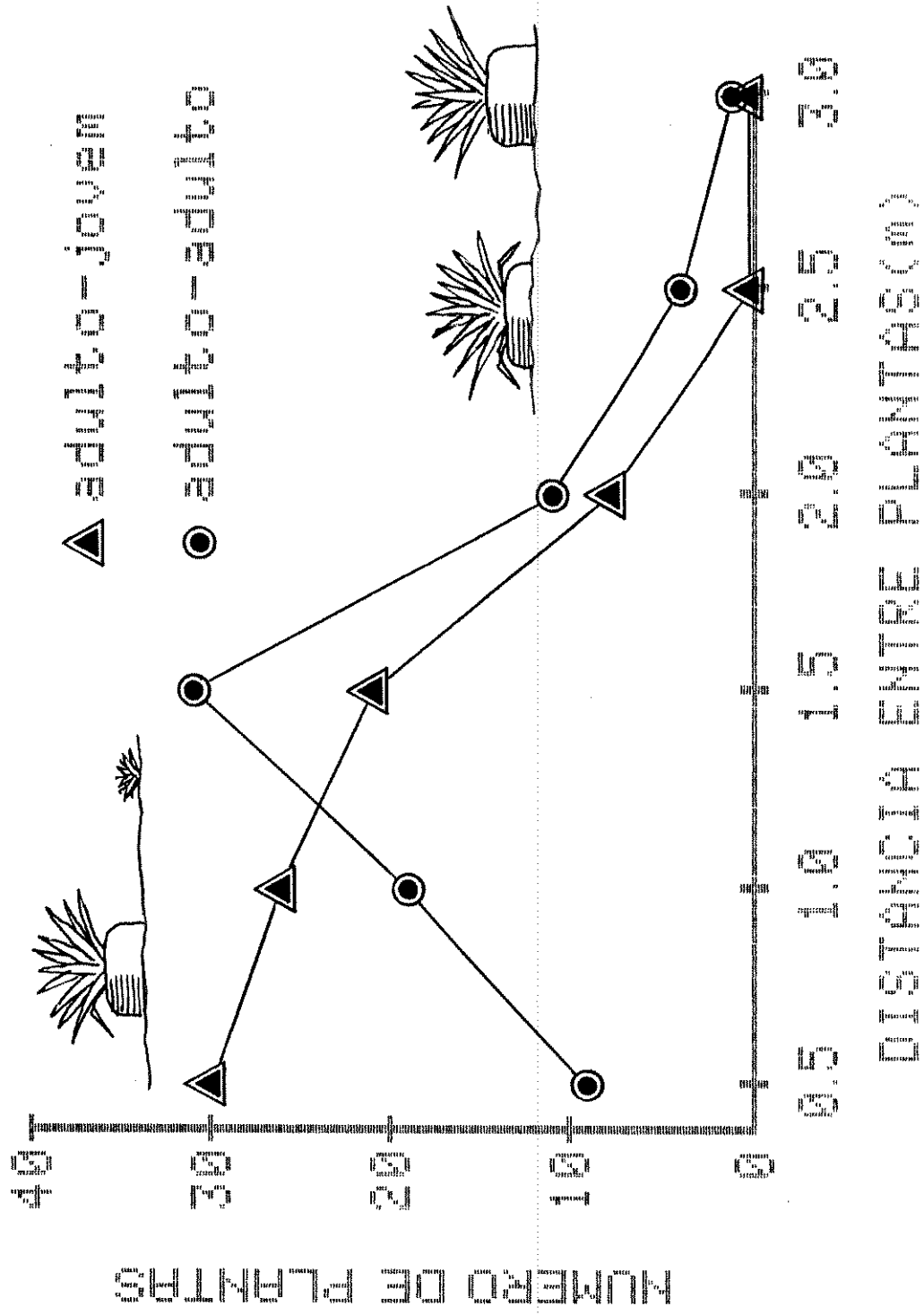


Fig. 11 Distribuição das distâncias entre os vizinhos mais próximos de

B. bromelioides (●) distância adulto-adulto; (▲) distância adulto-jovem.

6.1 Granulometria

Os diagramas de estrela para granulometria (fig.12) mostram algumas diferenças entre os solos do termiteiro e os solos a 5 e 50cm dos mesmos e solos sob rosetas sem termiteiro. Os solos do termiteiro tem menor quantidade de areia fina e areia grossa que os outros solos. As quantidades de silte e argila são, no entanto, mais elevadas nos solos do termiteiro. No solo sob a roseta sem termiteiro, a quantidade de areia fina e argila assemelha-se mais aos solos ao redor do termiteiro que ao solo do termiteiro sob a roseta. Com relação a silte e areia grossa, este mesmo solo, de uma maneira geral, não se distingue, do solo do termiteiro sob a roseta, assemelhando-se pouco com os solos ao redor (tabela 2).

Tabela 2: Resultados das análises granulométricas dos solos do termiteiro, ao redor do termiteiro e sob rosetas sem termiteiro:

local da amostra:	Areia		Silte	Argila	Classificação
	grossa	fina			Textural
	%	%	%	%	
term. sob roseta	15	23	52	10	franco siltoso
metade alt.term.	12	22	55	11	franco siltoso
05 cm base term.	17	31	44	08	franco
50 cm base term.	21	29	44	06	franco arenoso
sob roseta s/term.	17	29	48	06	franco arenoso

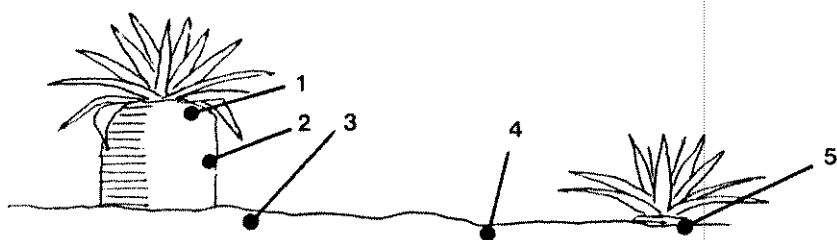
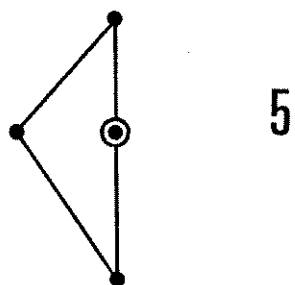
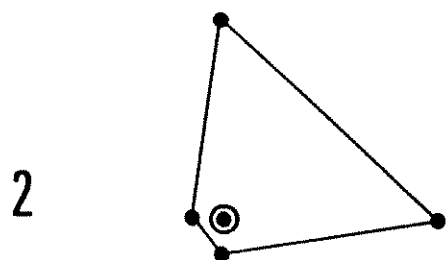
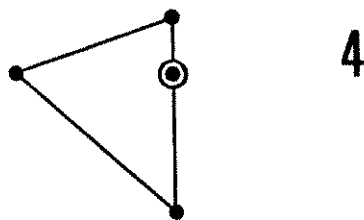
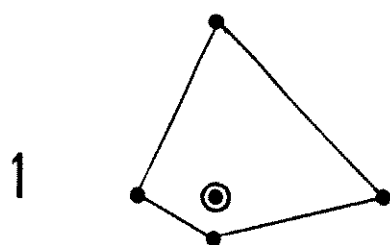
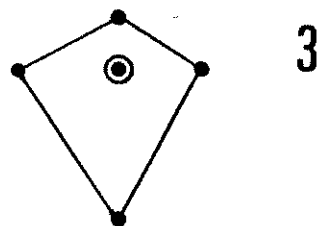
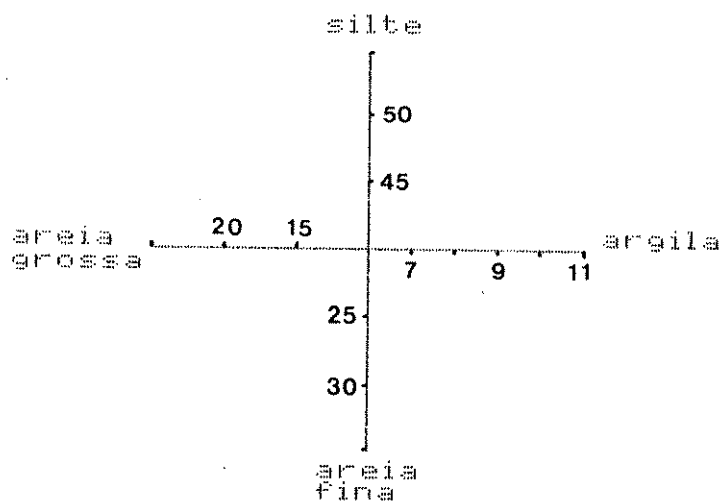


Fig.12 Diagramas de estrela das características granulométricas do solo coletado: (1) no termiteiro sob a roseta; (2) no termiteiro, na metade de sua altura; (3) a 05cm da base do termiteiro; (4) a 50cm da base do termiteiro e (5) sob rosetas sem termiteiro.

6.2 Fertilidade

Analisando-se os diagramas de estrela para fertilidade do solo (fig.13), as diferenças são mais evidentes que as observadas para granulometria. São notáveis as quantidades mais altas de P, K, Mg, Ca e M.O. (Matéria Orgânica) nos solos do termiteiro com relação aos outros solos. A quantidade de Al no solo do termiteiro sob a roseta é mais baixa que nos solos na metade de sua altura e ao seu redor, assemelhando-se mais ao valor encontrado no solo sob a roseta sem termiteiro. A percentagem de saturação de Al é também mais baixa no solo do termiteiro sob a roseta, comparada com os outros solos. Já o pH, tem valores mais elevados sob as rosetas com e sem termiteiro, que nos outros solos.

O comportamento geral observado, é uma diminuição de P, K, Mg, Ca, pH e M.O. desde o solo do termiteiro sob a roseta até o solo sob a roseta sem termiteiro. Neste ultimo, K, Mg, Ca, pH e M.O. são mais elevados. Al e % de saturação de Al apresentam comportamento inverso (tabela 3).

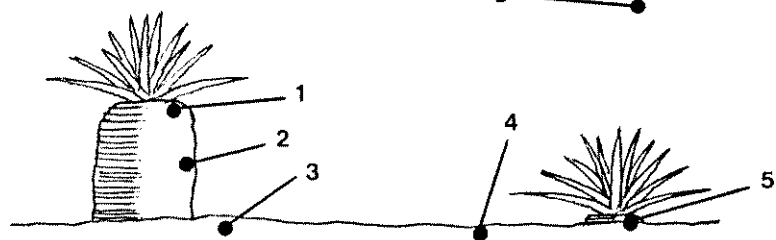
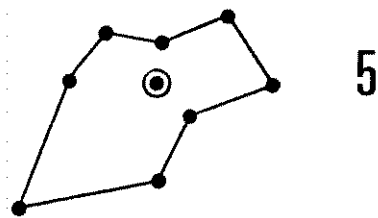
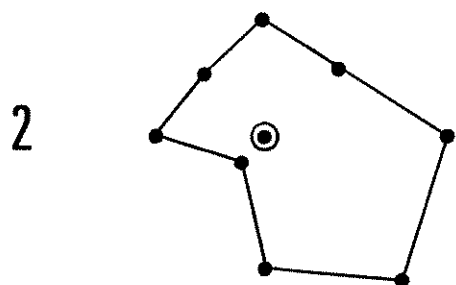
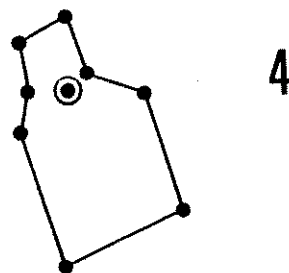
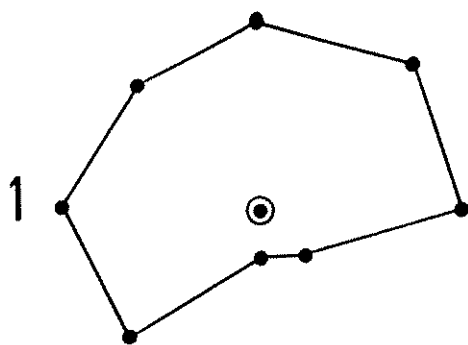
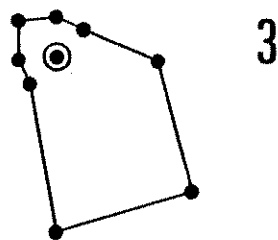
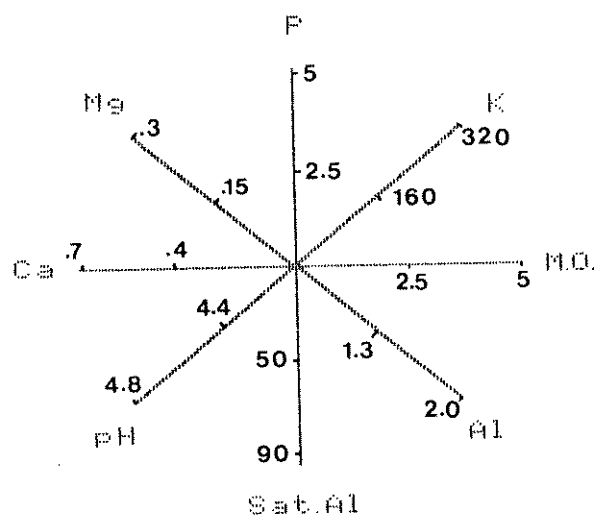


Fig.13 Diagramas de estrela das características químicas do solo coletado: (1) no termiteiro sob a roseta; (2) no termiteiro, na metade de sua altura; (3) a 05cm da base do termiteiro; (4) a 50cm da base do termiteiro e (5) sob rosetas sem termiteiro.

Tabela 3: Resultados das análises de fertilidade dos solos do termiteiro, ao redor do termiteiro e sob rosetas sem termiteiro:

	pH	Al	Ca	Mg	K	P	M.O.	Sat.Al
local da amostra:		eq .mg/100 cc		cc	ppm		%	%
term. sob roseta	4.7	1.00	0.64	0.26	320	5	4.41	37
metade alt.term.	4.2	1.90	0.35	0.12	151	3	4.07	69
05 cm base term.	4.2	1.85	0.12	0.07	63	1	2.17	84
50 cm base term.	4.3	1.70	0.12	0.10	41	2	1.69	84
sob roseta s/term.	4.7	0.90	0.27	0.10	146	1	2.58	55

7. Influência do termiteiro sobre *P. bromelioides*

7.1 Produção de inflorescências

A biomassa de inflorescências produzida pela planta correlaciona-se diretamente com o tamanho da roseta (fig.14), porém não existe diferença significativa entre a biomassa de inflorescências produzida por plantas crescendo sobre o termiteiro e ao nível do solo (Tabela 4).

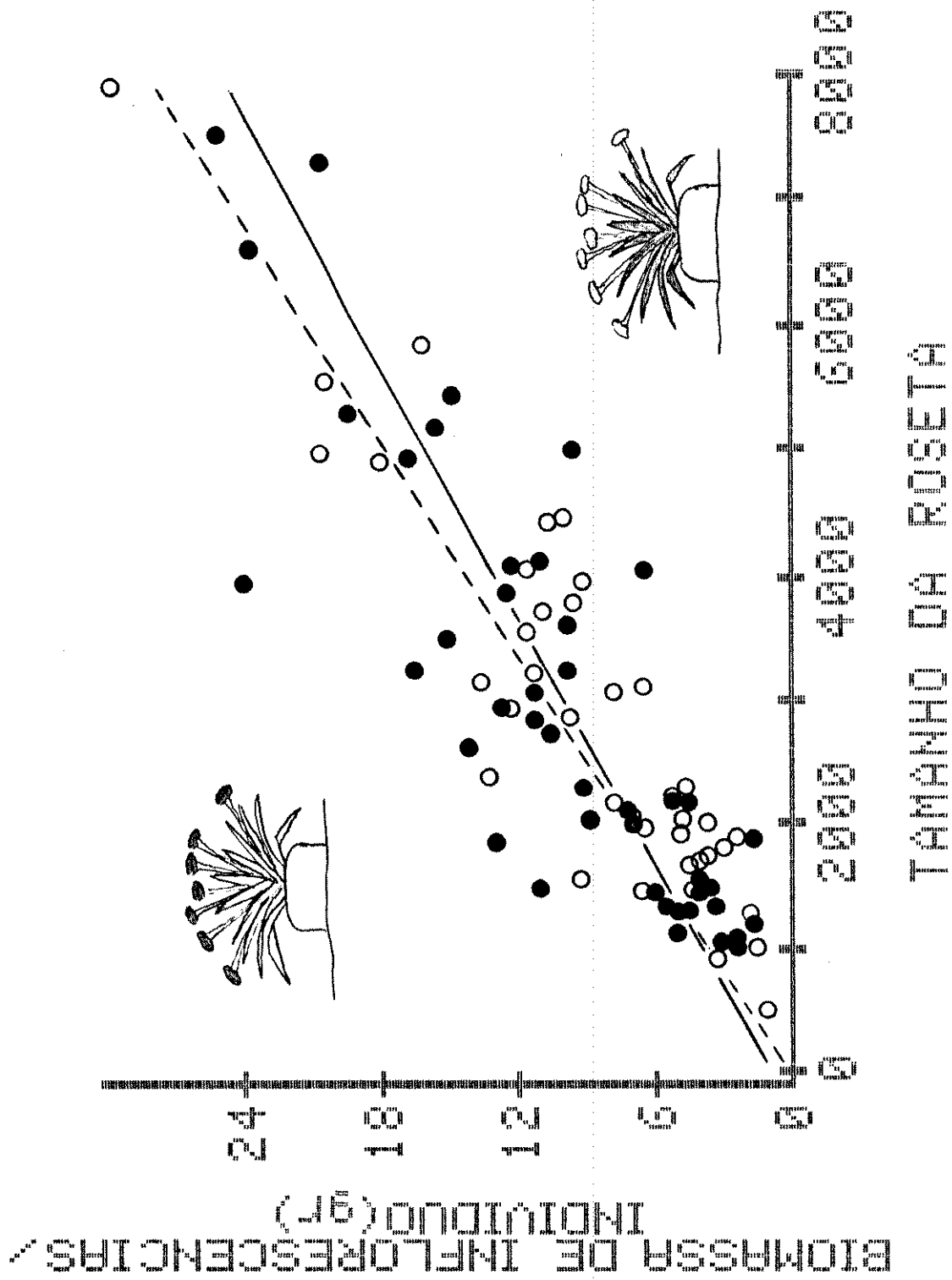


Fig. 14 Relação entre a biomassa de inflorescências produzidas por plantas crescidas sobre o termiteiro (●) e ao nível do solo (○) e respectivas linhas de regressão (—) e (---).

Tabela 4: Comparação entre as equações de regressão relacionando a biomassa de inflorescências (B), com o tamanho da roseta (TR), para plantas crescendo sobre o termiteiro (t) e ao nível do solo (s):

Equação de regressão	r ²	F	$\alpha(2)$
Bt = 0.00306TR + 0.890	0.713	104.288	p < 0.001
Bs = 0.00355TR - 0.171	0.820	172.817	p < 0.001

Comparação entre os coeficientes angulares:

t = 1.180, p < 0.50, gl = 80.

e comparação entre os interceptos:

t = 0.0018, p > 0.50, gl = 80

7.2 Crescimento da roseta

O crescimento da roseta correlaciona-se diretamente com seu tamanho inicial (fig.15), não sendo influenciado pela presença do termiteiro ou pela biomassa de inflorescências produzida na floração anterior (tabela 5).

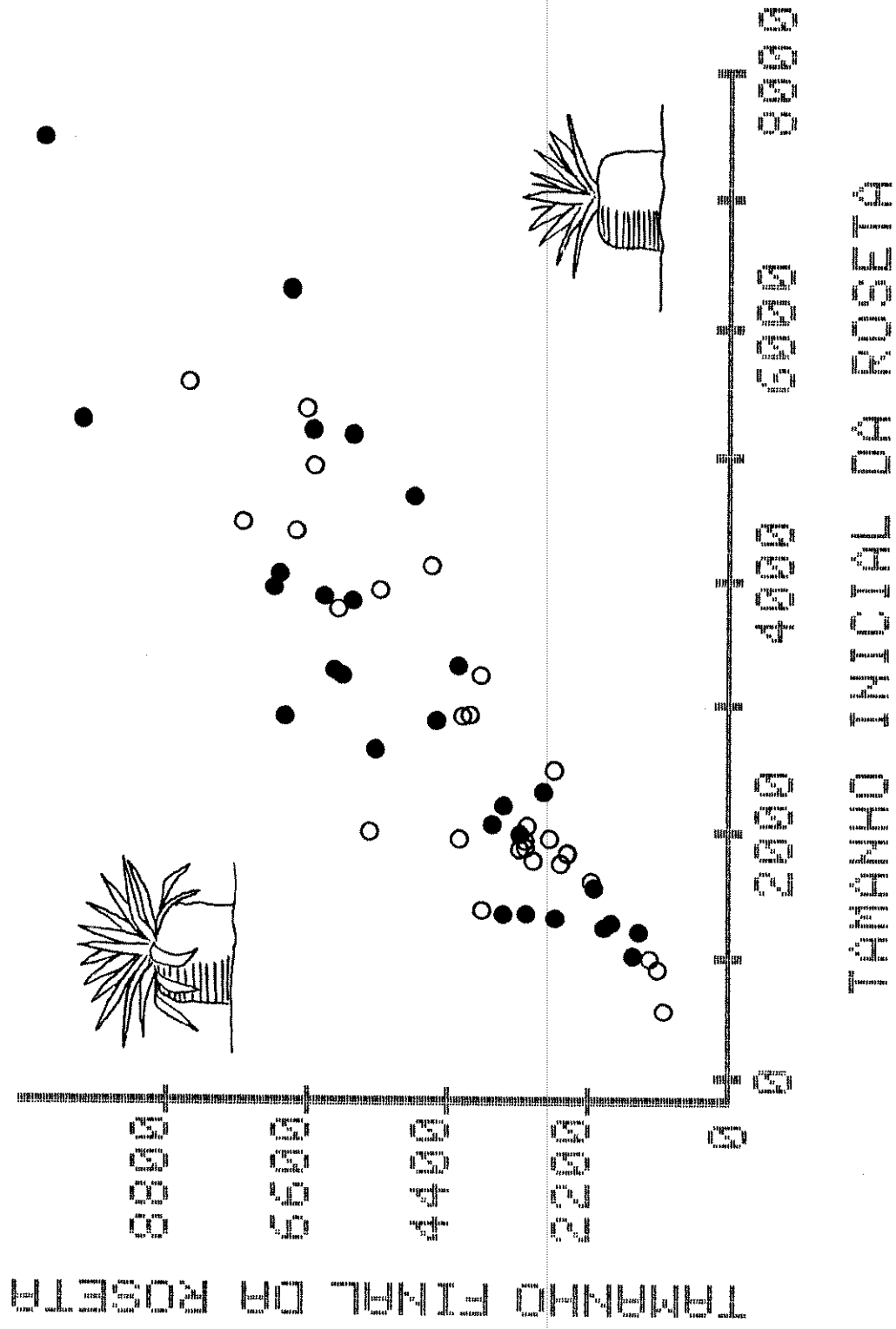


Fig. 15 Relação entre o tamanho final e o tamanho inicial das rosetas de plantas crescendo sobre o termiteiro (●) e no nível do solo (○).
Veja explicações no texto.

Tabela 5: Resultados da regressão múltipla entre tamanho final da roseta, tamanho inicial, presença do termiteiro e biomassa de inflorescências produzida na floração anterior:

variável	coef.	err.pad.	t	$\alpha(2)$
Y=tamanho final da roseta				
tamanho inicial	1.04	0.21	5.014	$p<0.001$
presença do termiteiro	211.33	319.48	0.661	n.s.
biomassa inflorescências	34.44	52.87	0.651	n.s.
$r^2=0.751$, $F(3,54)=54.930$, $p<0.001$, $\alpha=2$				

8. Visitas às inflorescências de *P. bromelioides* por insetos

Indivíduos de *P. bromelioides* apresentam sincronia de floração numa mesma planta. A floração é também sincrônica dentro das manchas, mas não necessariamente entre manchas.

As figs.16 e 17 mostram que a visitação das inflorescências por duas espécies de himenópteros Tiphidae, para obtenção de pólen ou néctar, não se faz ao acaso. Dois fatores aparentemente concorrem para gerar o padrão observado: o número de inflorescências da planta e a frequência relativa deste número na população. Estes himenópteros visitam preferencialmente plantas com grande número de inflorescências, embora sejam menos frequentes na população.

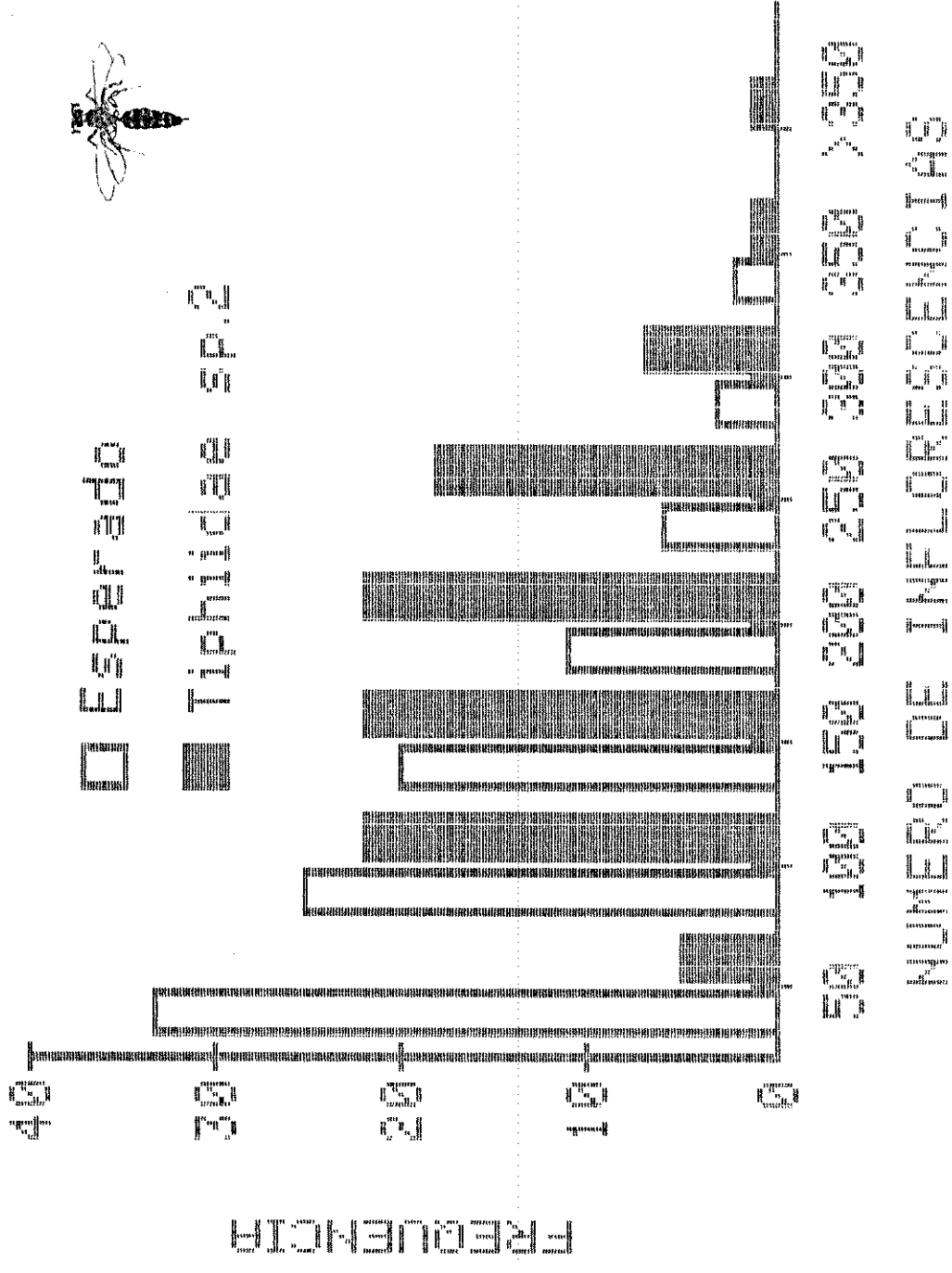


Fig. 16 Seleção de plantas em função da abundância e número de presenças pelo nimenóptero Tipnóptero sp.2 (barras cheias), comparada com a distribuição esperada (barras vazias). $\chi^2=42.756$, $p<0.001$, $g=5$.

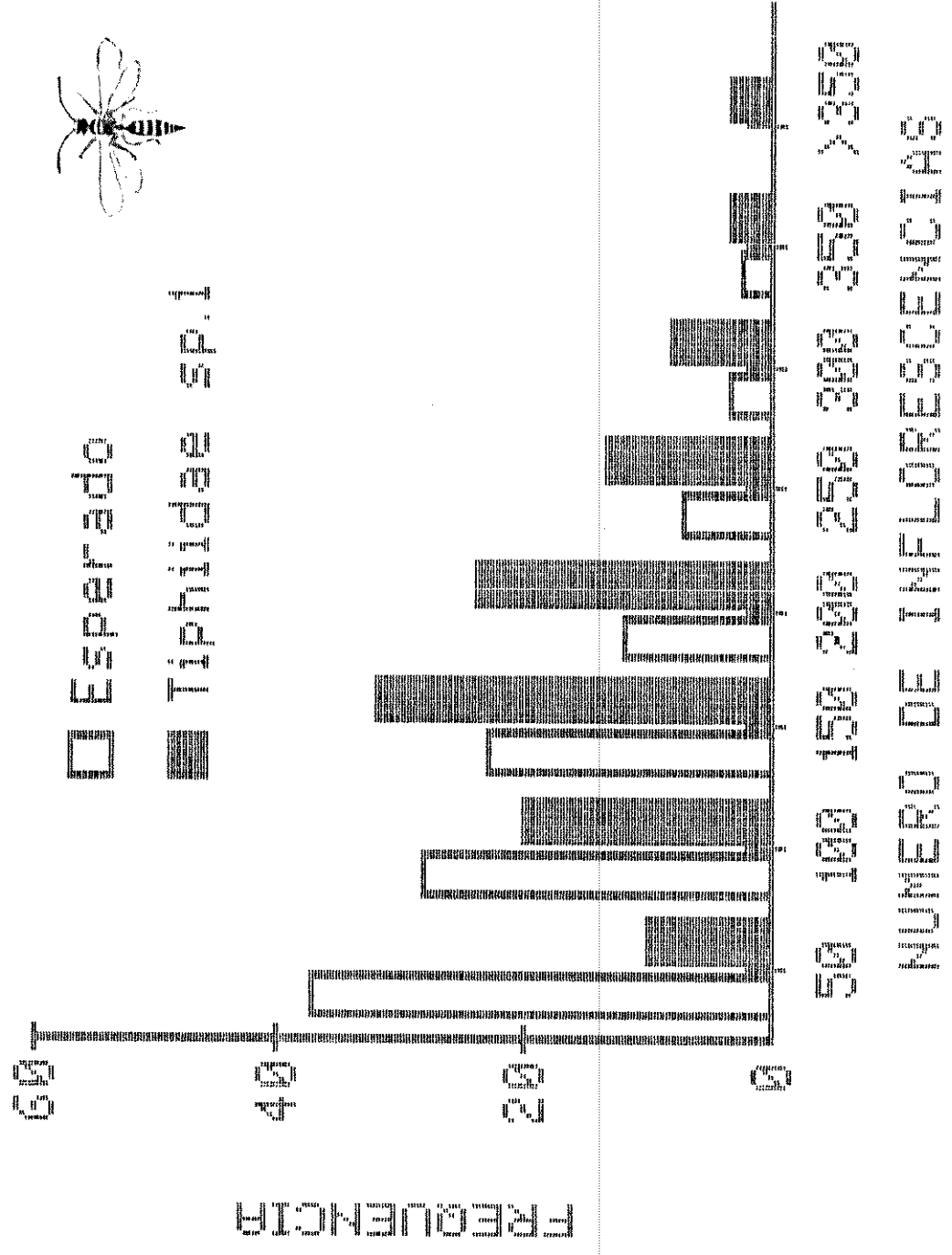


Fig.17 Seleção de plantas em função da abundância e número de inflorescências pelo himenóptero *Tiphiace sp.1* (barras cheias), comparada com a distribuição esperada (barras vazias). $\chi^2=95.653$, $p<0.001$, $gl=5$.

9. Ocorrência de predadores nas inflorescências e na roseta de *P. bromelioides*

Ao visitar as inflorescências de *P. bromelioides*, himenópteros e outros insetos expõem-se a diversos predadores (Tabelas A e E do Apêndice). Entre estes encontram-se hemípteros (Reduviidae), ortópteros (Mantidae), e aracnídeos (Thomisidae e Salticidae). Exceto Salticidae, todos estes predadores empregam a mesma tática de captura, permanecendo imóveis a espera de presas sobre as inflorescências.

Durante o voo entre plantas ou mesmo dentro de uma mesma planta (durante a mudança de uma umbela para outra), estes insetos podem ser capturados por outros dois aracnídeos, *Aleaida quadrilobata* e *Argiope argentata* (Araneidae), que armam suas teias na roseta, entre as folhas ou hastes das umbelas.

As teias de *A. quadrilobata* dispõem-se verticalmente ou em posição inclinada, geralmente situadas sobre o tanque da roseta. Estas aranhas ocupam a posição central da teia. Quando perturbadas soltam-se presa por um fio, mergulhando no interior do tanque, podendo permanecer submersas por alguns minutos, agarradas a folhas jovens que envolvem a gema apical. Esta espécie de aranha foi encontrada quase que exclusivamente em *P. bromelioides* e, excepcionalmente, em plantas com morfologia similar como *P. planifolius* (Bong.) Koern, e uma espécie de Bromeliaceae.

A fig.18 mostra que a ocorrência de *A. quadrilobata* não segue a distribuição de frequências de tamanho de roseta na população de *P. bromelioides*. Esta aranha ocorre preferencialmente em rosetas de tamanhos intermediários e grandes.

As figs.19 e 20 mostram a ocorrência de duas outras aranhas, *L. geometricus* e uma espécie de Anyphenidae em *P. bromelioides*. Estas duas aranhas ocupam rosetas grandes aproximadamente na mesma frequência com que se encontram na população. Rosetas pequenas são ocupadas em menor frequência que o esperado. As classes de tamanho de roseta em que *L. geometricus* atinge seu pico são equivalentes às de *A. quadrilobata* e ambas são superiores às da Anyphenidae.

O padrão de ocorrência destas aranhas nas rosetas parece refletir dois importantes fatores: a) a probabilidade de captura de presas e b) microclima apropriado.

9.1 Relação com a ocorrência de presas

A fig.21 mostra a ocorrência de um coleóptero Scarabaeidae que foi encontrado com bastante frequência entre as presas de *L. geometricus*. A forma das distribuições de *L. geometricus* e do coleóptero, por classes de tamanho de roseta são semelhantes..... ($r^2=0.951$, $p<0.005$, $gl=3$), embora não sejam "aderentes" (fig. 22). *L. geometricus* e o coleóptero atingem frequências praticamente iguais em rosetas com tamanho (TR) entre as classes 2000 e 4000. A diferença se acentua em rosetas pequenas e grandes. As frequências relativas do coleóptero em rosetas com tamanho acima de 4000 são maiores que as correspondentes para *L. geometricus*. Isto sugere que a probabilidade da aranha capturar presas aumenta com o tamanho da roseta.

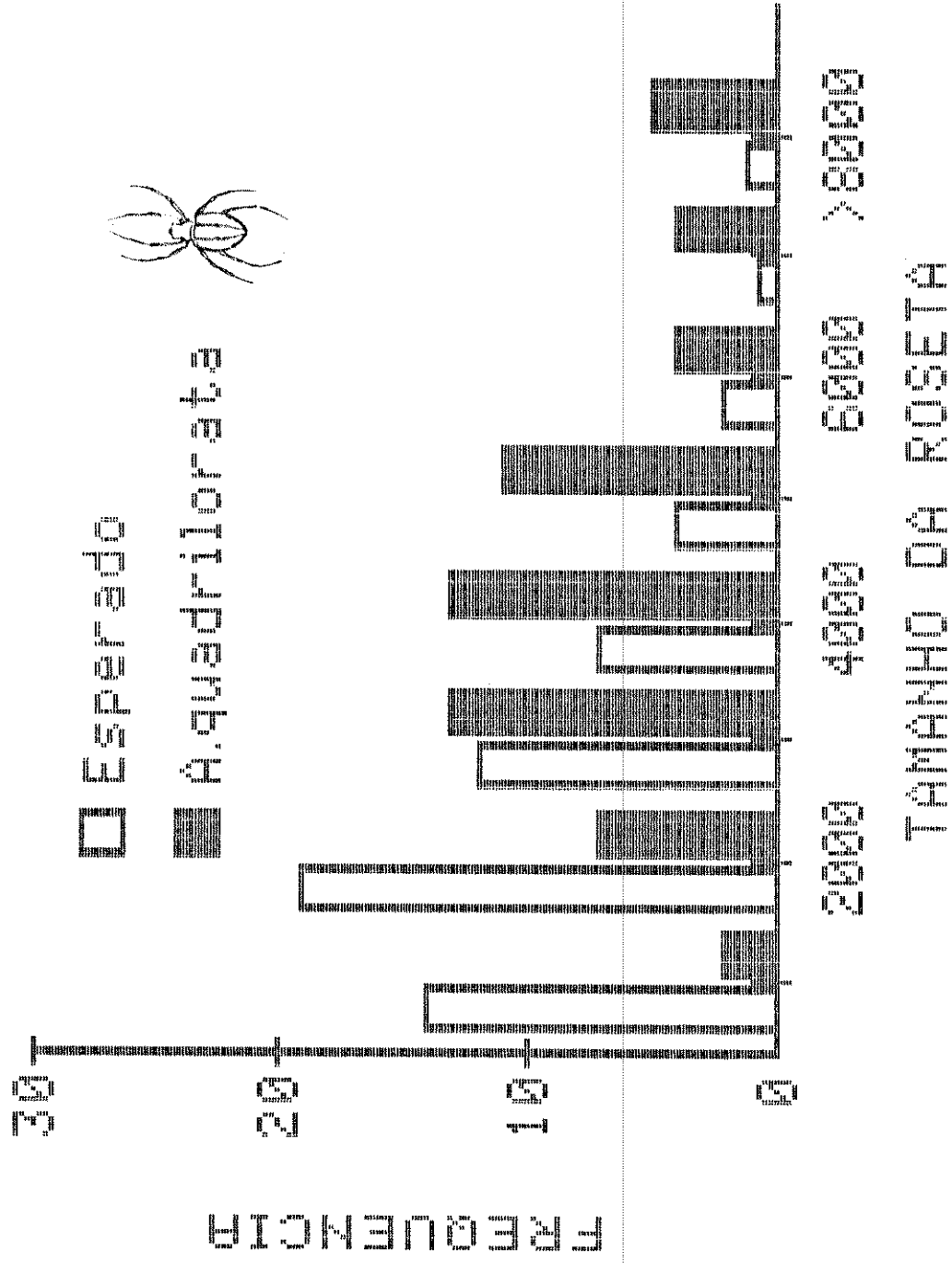


Fig. 18 Seleção de plantas em função da abundância e tamanho de roseta pela aranha *Alpaida quadrilobata* (barras cheias), comparada com a distribuição esperada (barras vazias). $\chi^2=59.348$, $p<0.001$, $g.f.=4$.

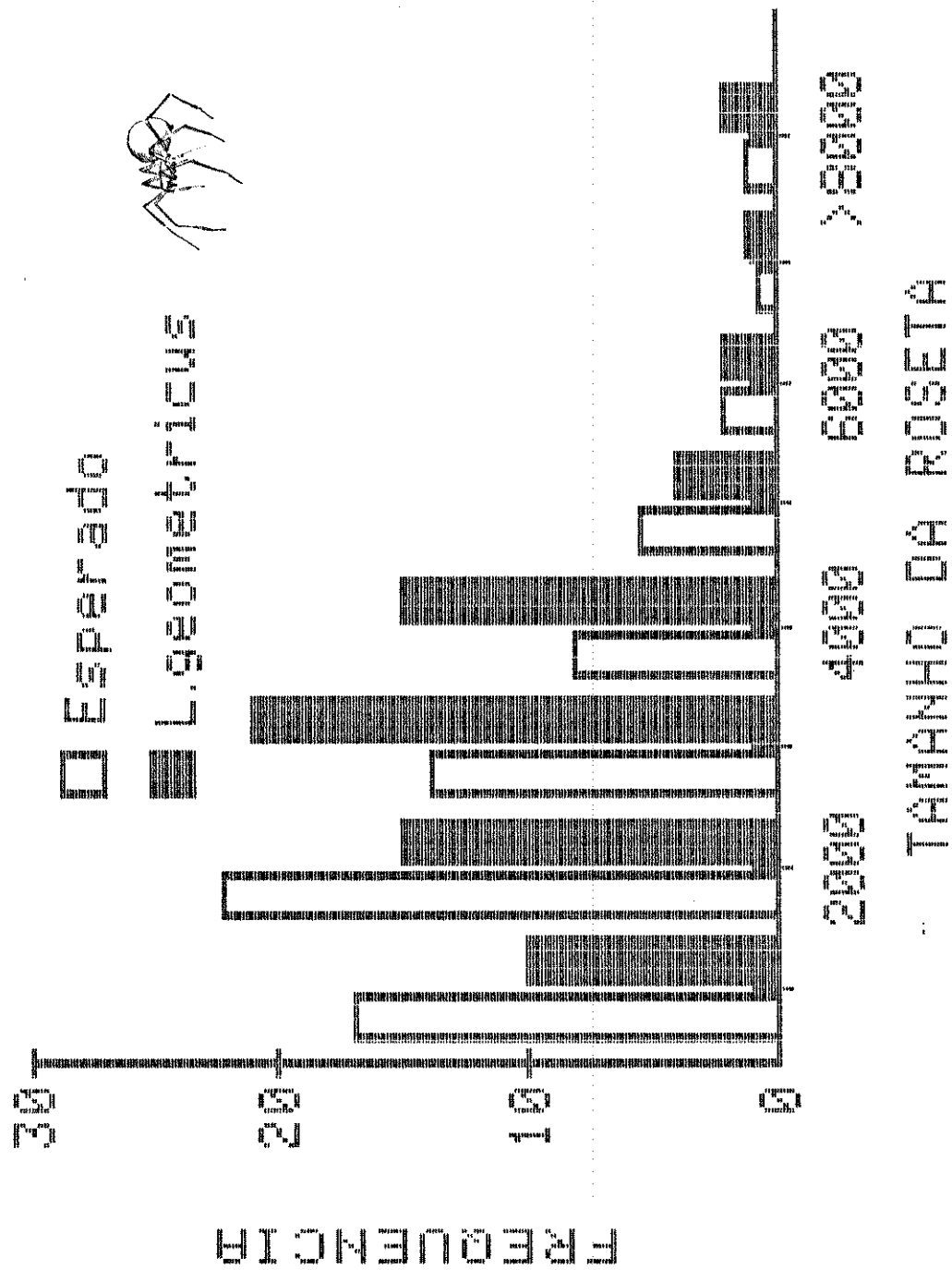
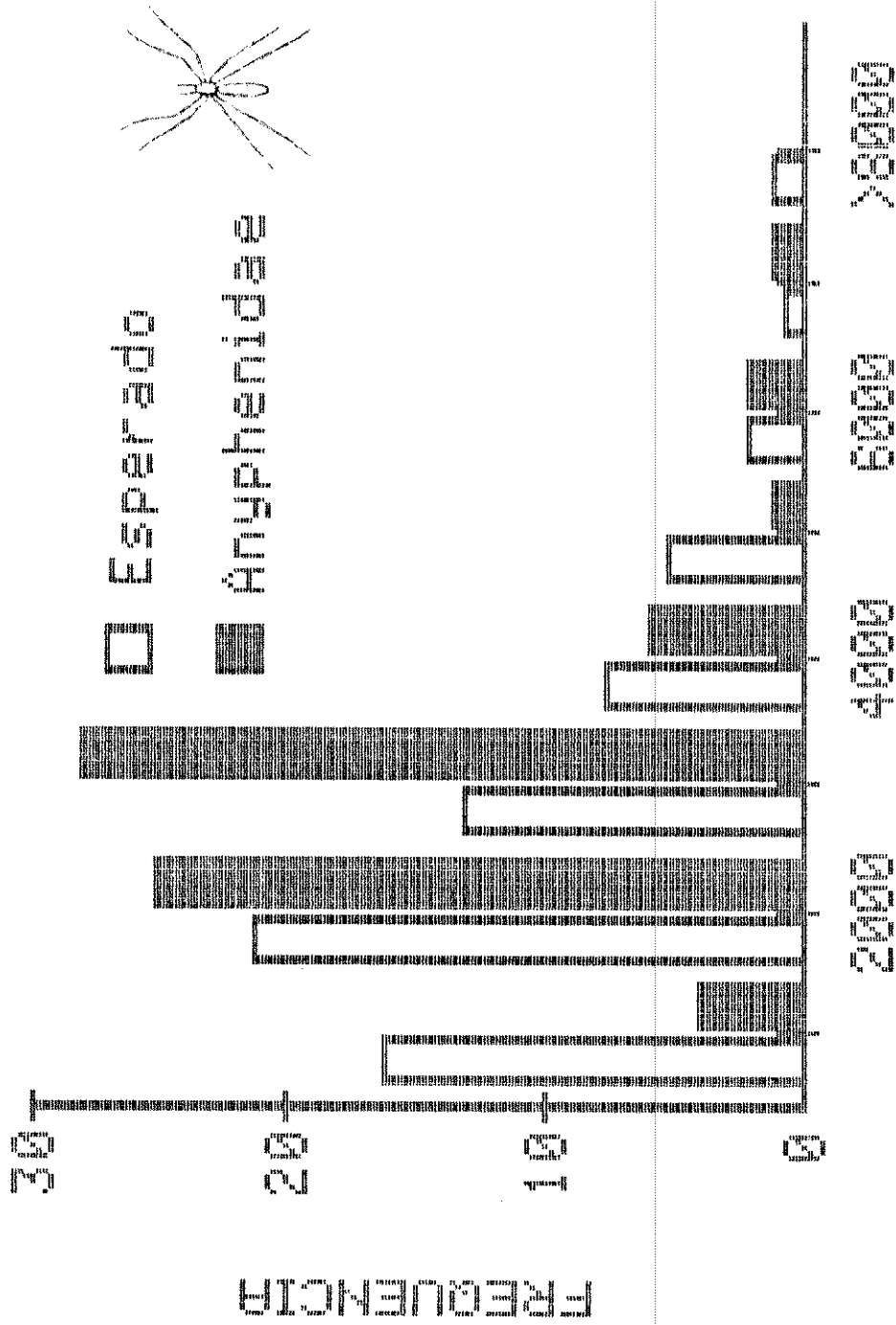
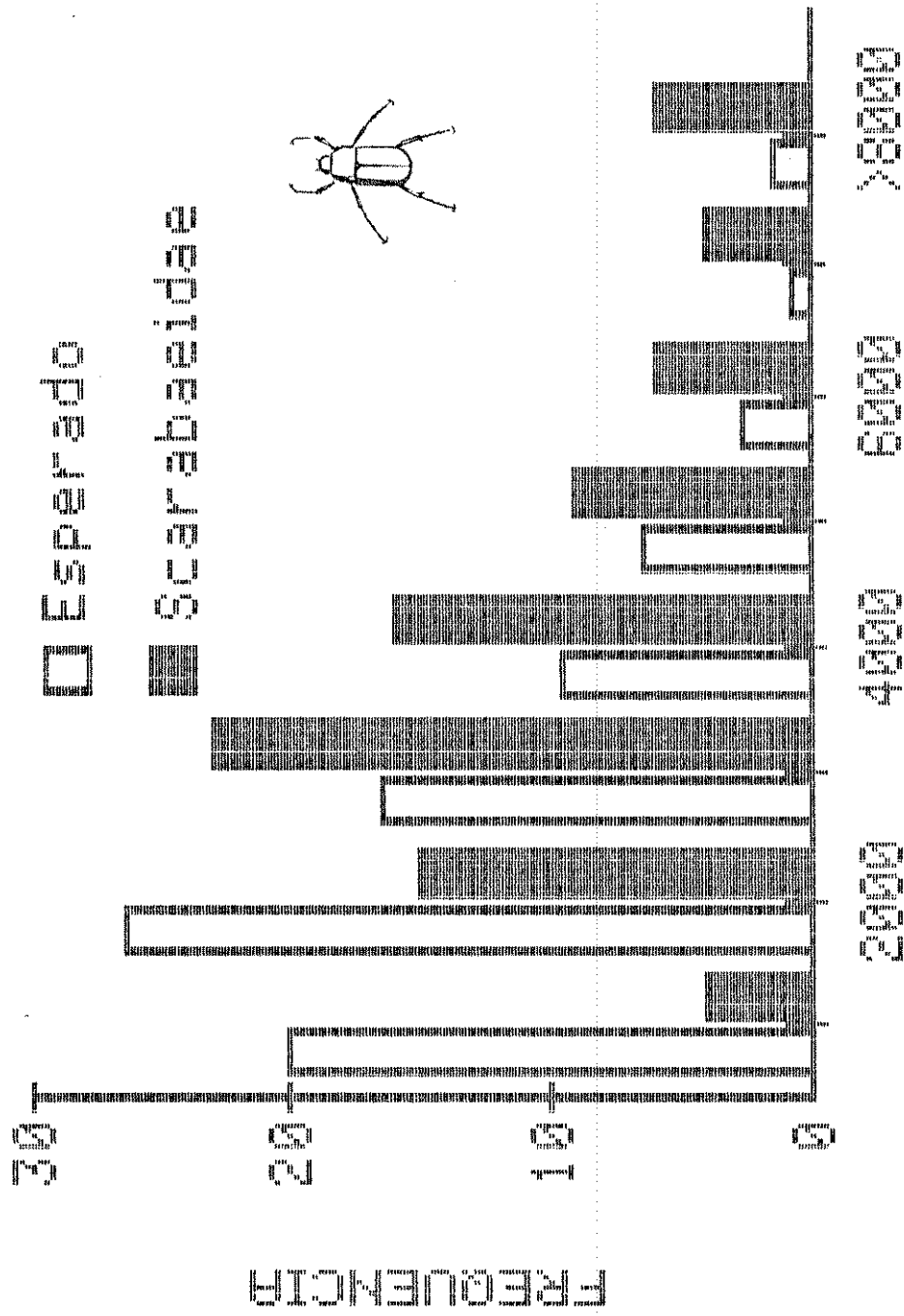


Fig. 19 Seleção de plantas em função da abundância e tamanho de roseta pela aranha *Laticloectus geometricus* (barras cheias), comparada com a distribuição esperada (barras vazias). $\chi^2=15.258$, $p<0.005$, $gl=4$.



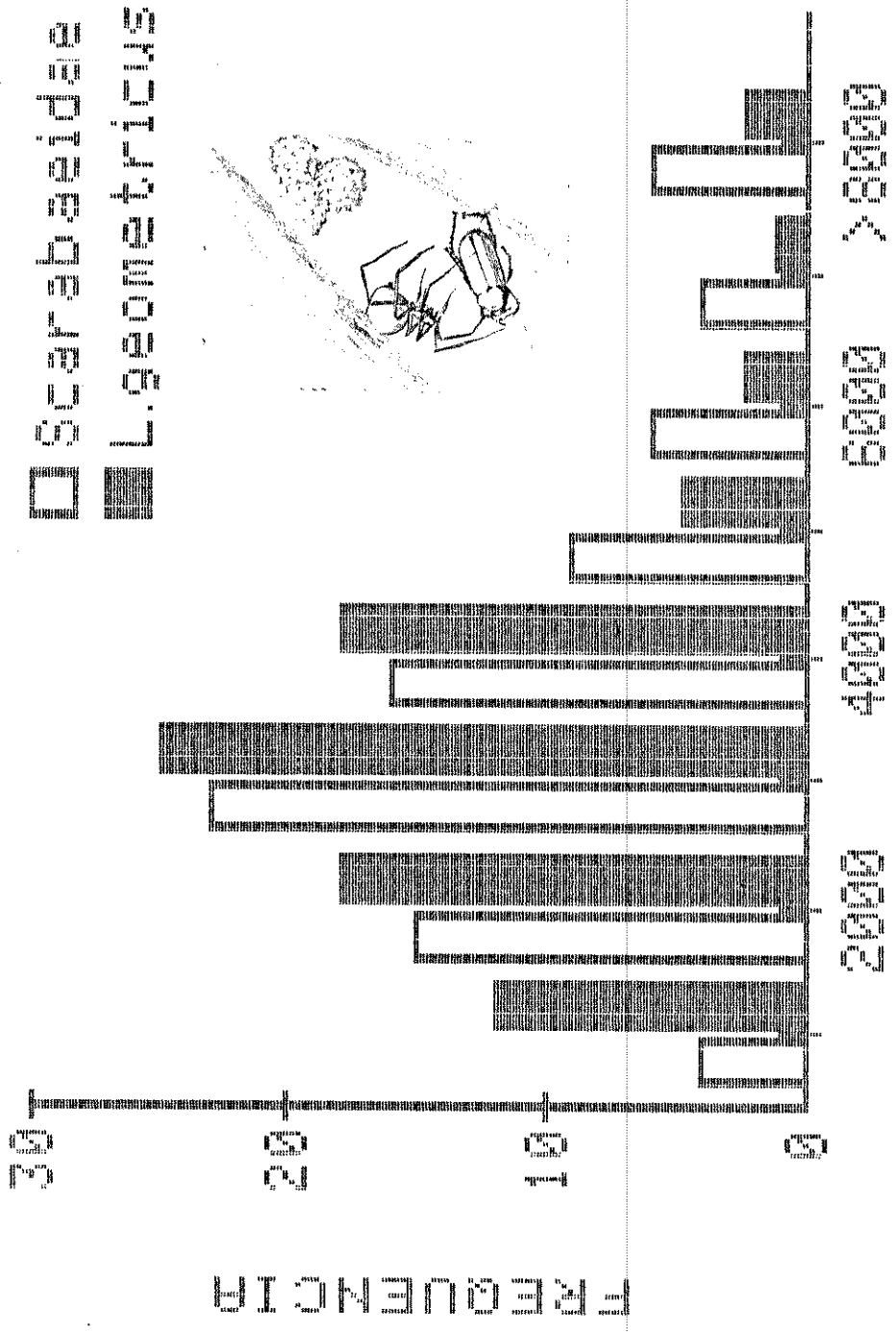
TAMANHO DA ROSETA

Fig. 20 Seleção de plantas em função da abundância e tamanho de roseta por uma espécie de Anyphelidaceae (barras hachuradas), comparada com a população (barras vazias). $\chi^2=29.287$, $p<0.001$, $gl=4$.



TAMANHO DA ROSETA

Fig. 21. Seleção de plantas em função da adunância e tamanho de roseta pelo coleóptero Scarabaeidae (barras cheias), comparada com a distribuição esperada (barras vazias). $\chi^2=52.550$, $p<0.001$ $gl=3$.



TAMANHO DA ROSETA

Fig. 22 Ocorrência da aranha *Latrodectus geometricus* e de uma de suas
 presas, um coleóptero *Scarabaeidae*, em função do tamanho da roseta.
 $\chi^2=26.901$, $p<0.001$, $gl=5$.

9.2 O microclima da roseta

Nas comparações feitas entre plantas grandes e pequenas verificou-se que: a) há uma relação inversa entre a temperatura na roseta e seu tamanho; b) em rosetas pequenas a temperatura alterava-se mais rapidamente; c) havia diferenças de temperatura dentro de uma mesma roseta (figs.23 e 24). Uma regressão múltipla estandardizada tendo como variável dependente a temperatura na roseta e como independentes seu tamanho e a temperatura no solo, mostra o relacionamento destas variáveis (Tabela 6).

Tabela 6: Resultados da regressão múltipla entre temperatura na roseta, seu tamanho e a temperatura no solo:

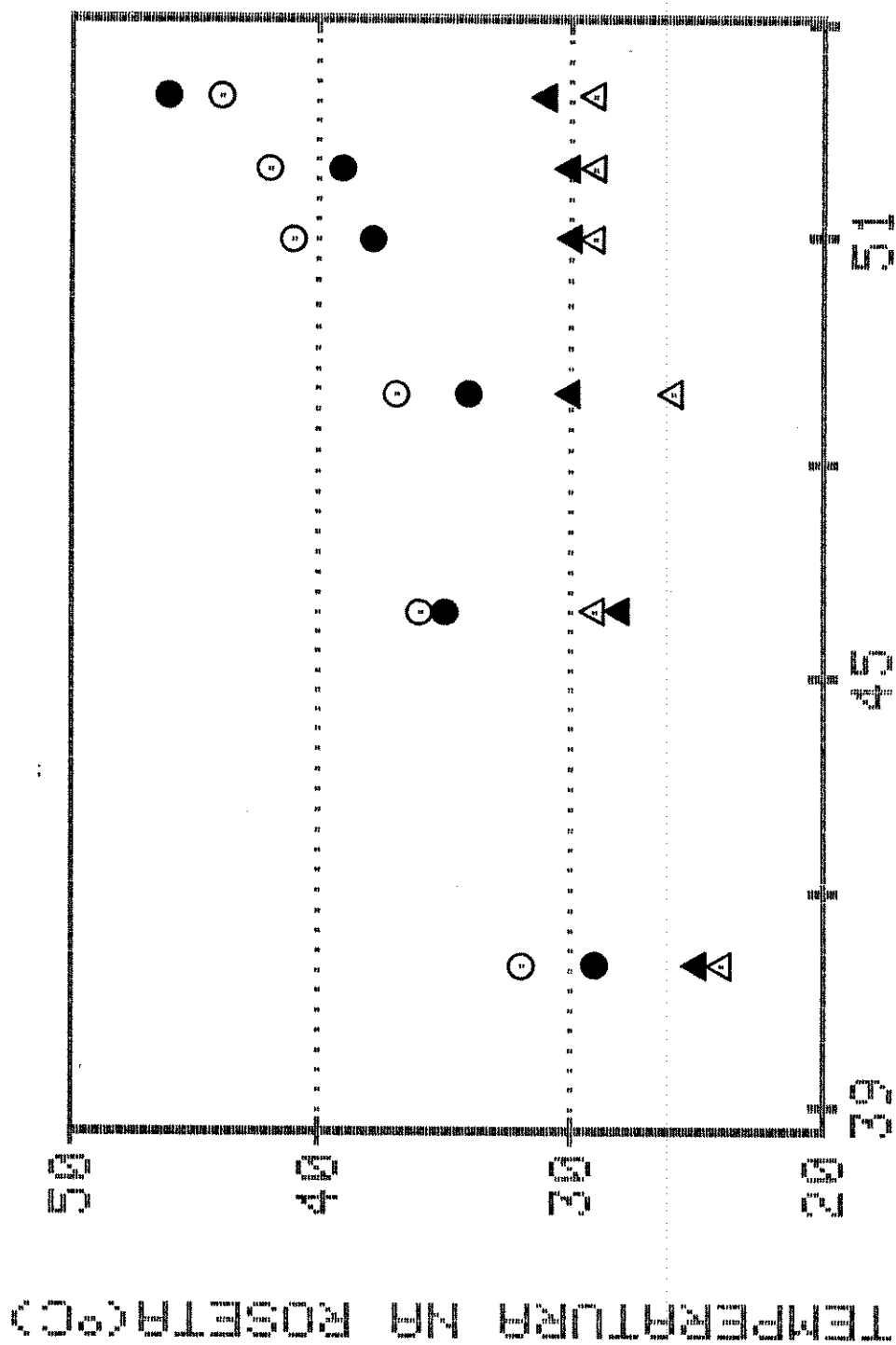
Equação de regressão estandardizada	r ²	F(2,27)	α(2)
$Ttq = 0.500Ts - 0.694TR$	0.732	30.902	$p < 0.001$
$Tfe = 0.569Ts - 0.622TR$	0.711	33.240	$p < 0.001$

Ttq= temperatura no tanque da roseta;

Tfe= temperatura entre as folhas externas da roseta;

Ts= temperatura no solo;

TR= tamanho da roseta.



TEMPERATURA DO SOLO

Fig. 23 Variação da temperatura no tanque central (símbolos vazios) e na base das folhas externas (símbolos cheios) em uma roseta pequena (●) (TR=330) e em uma roseta grande (▲) (TR=8316), em função da temperatura do solo.

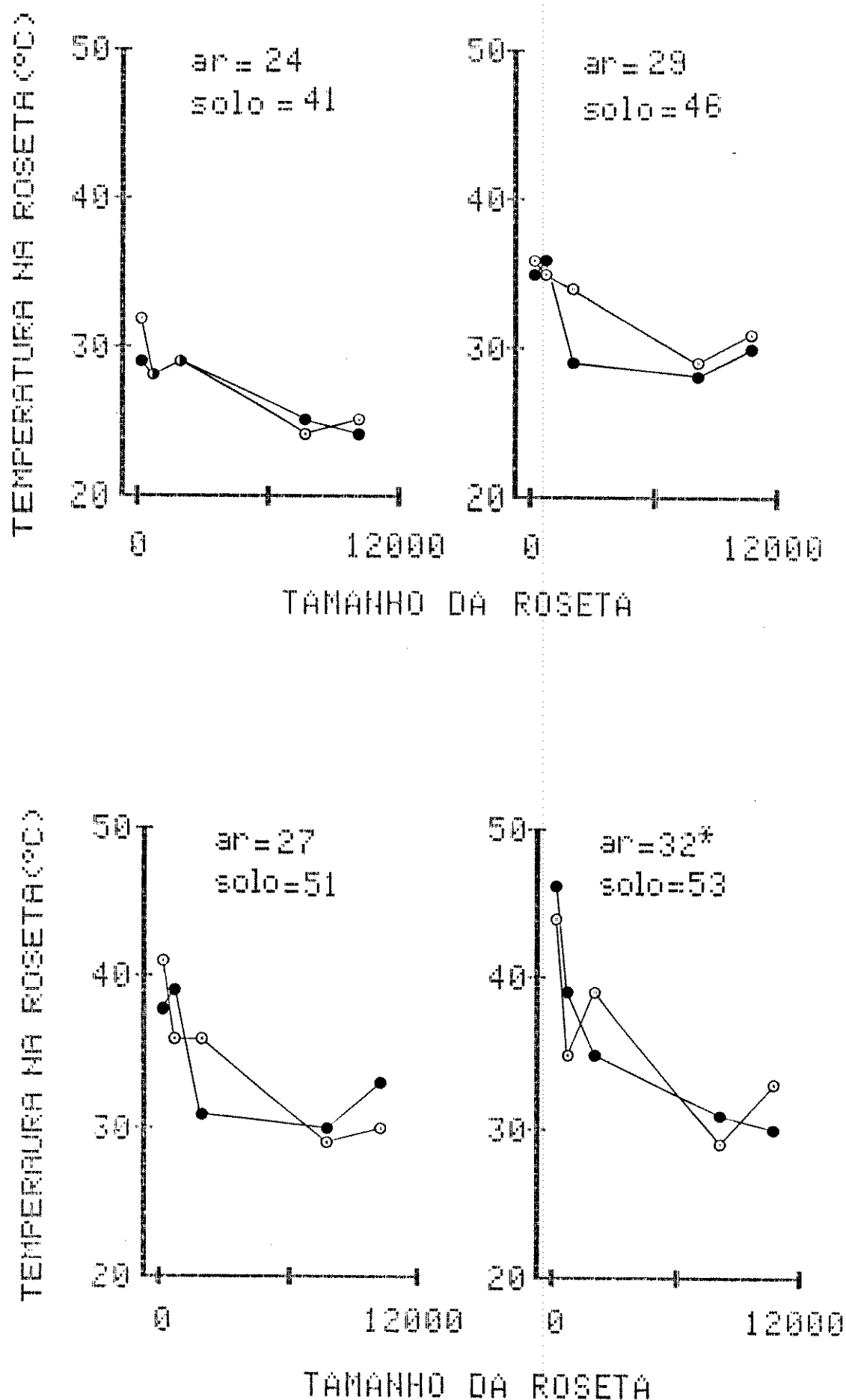


Fig.24 Variação da temperatura no tanque central (símbolos vazios) e na base das folhas externas (símbolos cheios) em rosetas de diferentes tamanhos (TR), em função das temperaturas do ar e do solo.

10.0 Capacidade reprodutiva de *Latrodectus geometricus*
em *P. bromelioides*: relação com o tamanho da roseta

A ocorrência destes predadores em rosetas grandes provavelmente tem, para eles, um importante valor adaptativo. A fig.25 mostra a relação entre o peso de fêmeas de *L. geometricus* e o tamanho da roseta em que foram encontradas. Observa-se uma correlação positiva entre estas duas variáveis. Como foi visto na fig.22, aranhas em rosetas maiores parecem ter maior probabilidade de captura de presas. A fig.25 pode estar refletindo o ganho em biomassa da aranha em função da captura de presas. No entanto, a fig.25 deve ser vista com cautela, devido à instabilidade da correlação linear. Ao se retirar o ponto do extremo superior direito da figura, a correlação torna-se não significativa ($r^2=0.203$, $p<0.10$, $\alpha=2$, $n=21$). No entanto, aos pontos restantes pode ser ajustada a curva $Y = 0.0011 X^{0.5}$ ($r^2=0.242$, $p<0.05$, $\alpha=2$, $n=21$), onde Y = peso da aranha e X = tamanho da roseta (TR).

Um exame mais detalhado da fig.25 pode revelar, ainda, uma outra tendência: a diminuição do peso da aranha a partir de um certo tamanho de roseta. Isto é mostrado na fig.26 onde foi excluído o segundo ponto correspondente à maior roseta com a segunda aranha mais pesada. Aos pontos restantes foi ajustada a seguinte curva:
 $Y = 5.2 \times 10^{-5} X - 7.4 \times 10^{-9} X^2 - 0.011$ ($r^2=0.452$, $F(2,27)=7.026$, $p<0.02$).

Se existir uma correlação positiva entre o peso de

L. geometricus e o tamanho da roseta, aranhas em rosetas maiores podem estar gerando ninhadas maiores. Isto é consequência da correlação positiva entre o peso médio das ootecas e o peso da aranha (fig.27) e entre o tamanho da ninhada e o peso da ooteca (fig.28).

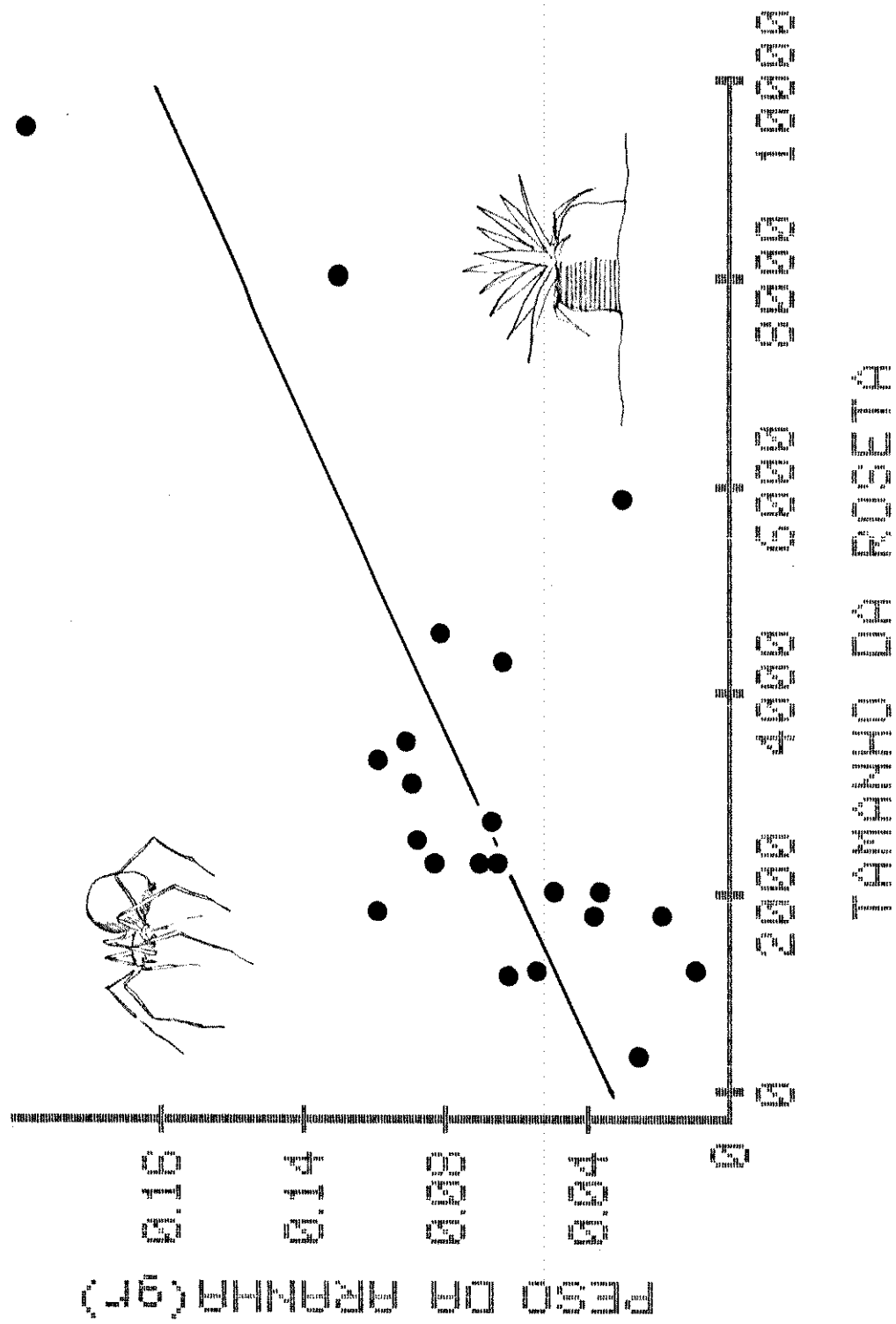


Fig. 25 Relação entre o peso de *L. geometricus* e o tamanho da roseta (TR) na qual foi encontrada. $r^2=0.490$, $p<0.001$, $\alpha=2$.

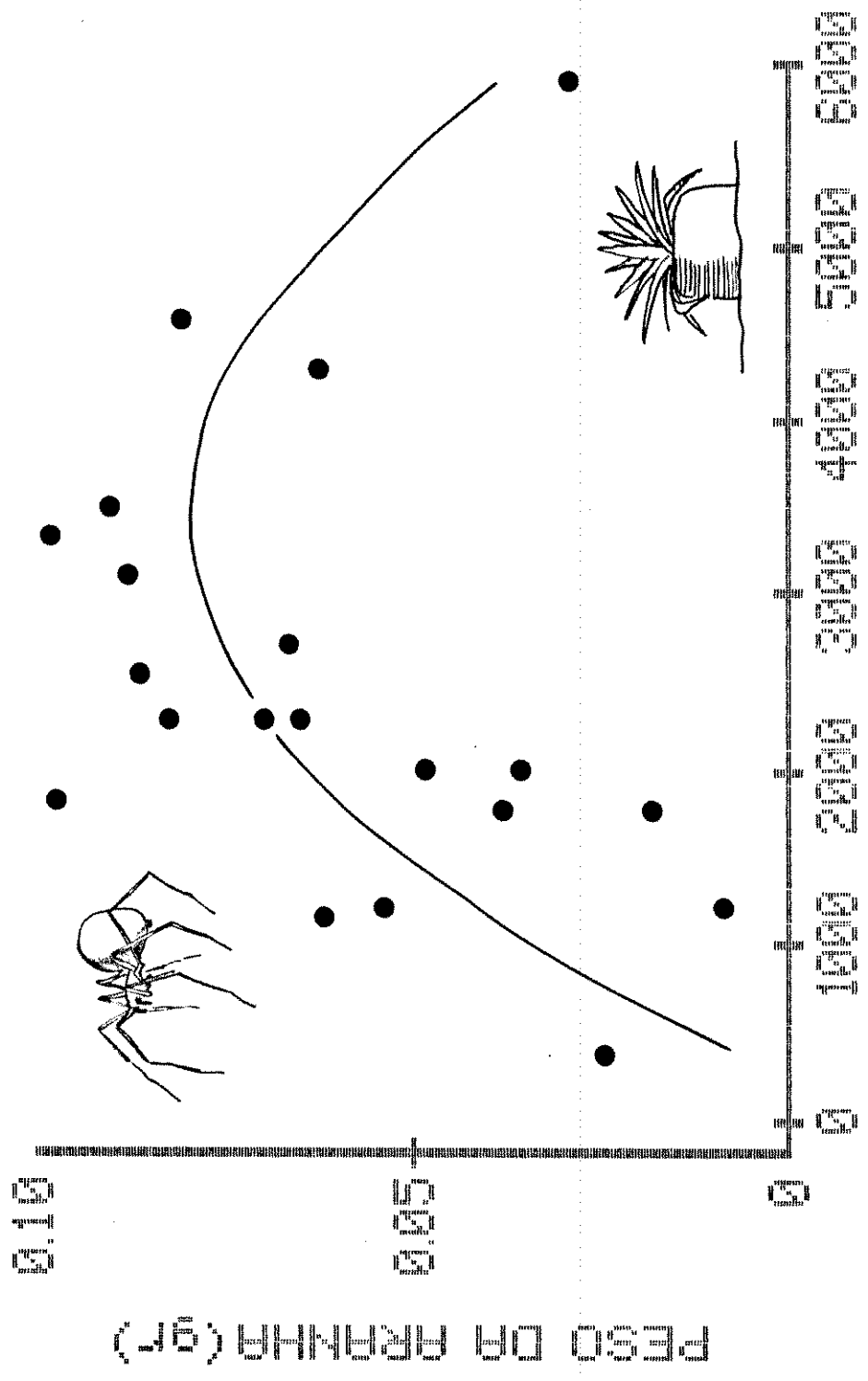


Fig.2.6 Relação entre o peso de *L. geometricus* e o tamanho da roseta (TR) na qual foi encontrada. $r^2=0.452$, $F(2,17)=7.026$, $p<0.002$, $\alpha=2$.
 Veja explicações no texto.

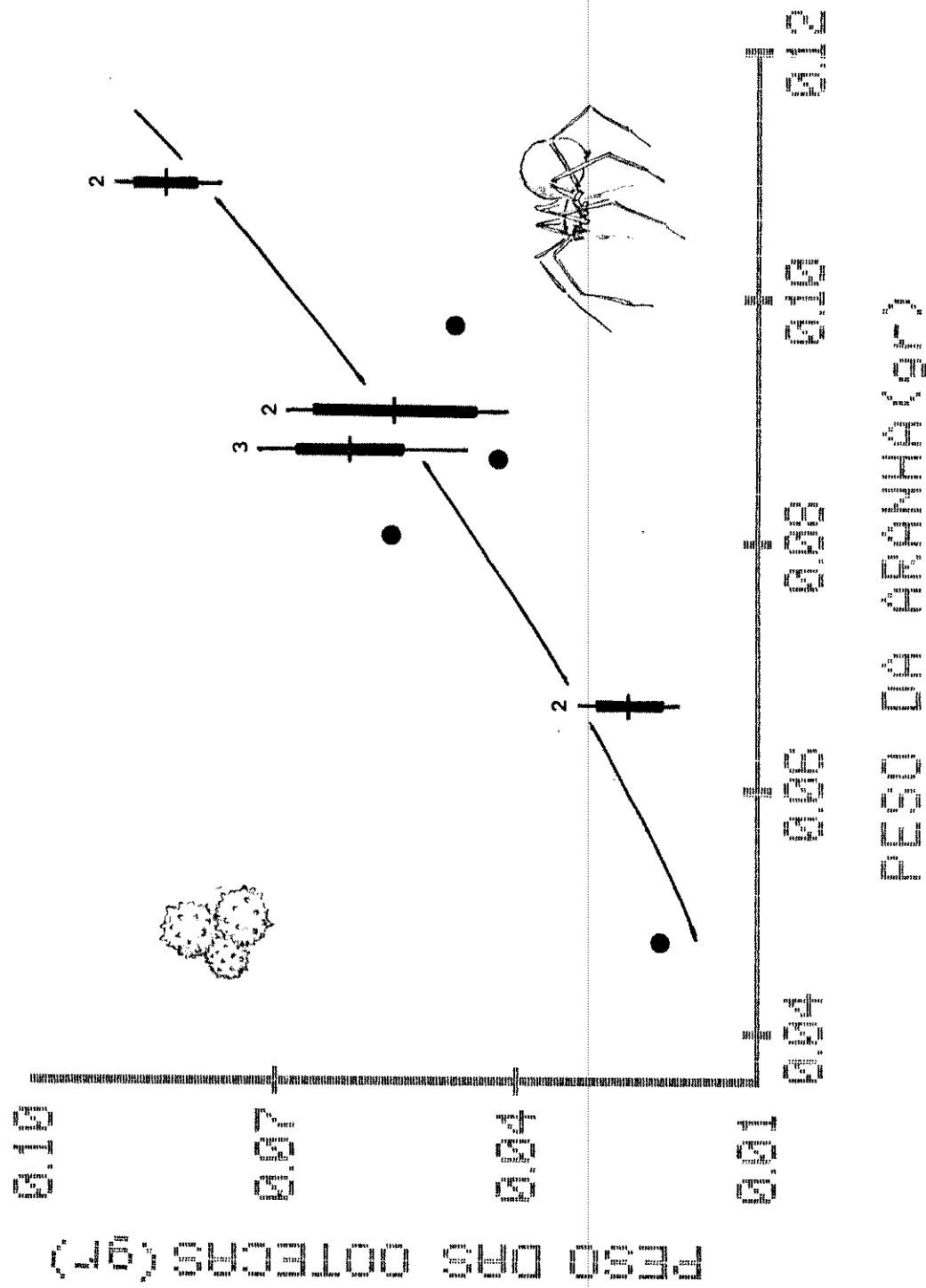


Fig. 27 Relação entre o peso das ootecas e o peso de *L. geometricus*. São mostrados a média, desvio padrão e a faixa de variação do peso das ootecas. Números indicam o número de ootecas pesadas; círculos indicam uma única ooteca. Equação: $Y = 6.50 X^2$, 0.001 , $d=2$, $n=13$.

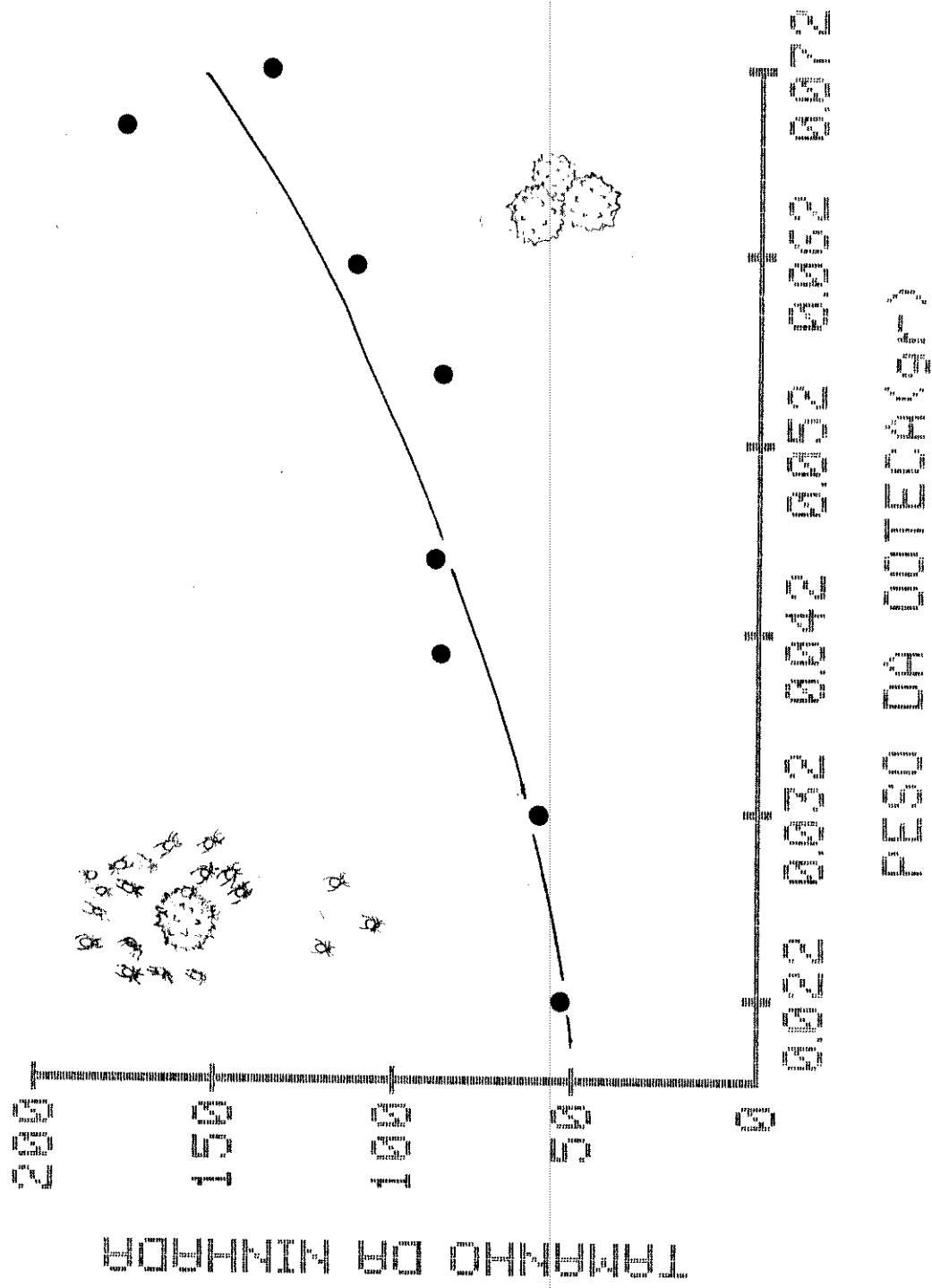


Fig. 28 Relação entre o tamanho da ninhada e o peso da ooteca de *L. t. trochilus geometricus*. Equação: $Y=21.54.7 X^2+41.1$, $r^2=0.826$, $p<0.002$, $\alpha=0$, $n=6$.

Discussão:

1. Ocorrência de térmitas em *P. bromelioides*

Segundo Lee & Wood (1971), tecido vegetal é direta ou indiretamente fonte alimentar para térmitas, sendo importante fator para determinação de sua distribuição e abundância. Para Steyemark (1982), rochas e areia expostas no alto das montanhas geram uma das mais extremas combinações de condições ambientais, condições estas também descritas para os campos rupestres por Giulietti et al, (1987); Giulietti & Pirani (1988) e Rizzini (1976).

Em geral os térmitas são muito susceptíveis a dessecação (Moore, 1969 apud Lee & Wood, 1971). Em climas muito quentes os termiteiros podem ser construídos à sombra de árvores e arbustos (Lee & Wood, 1971); em touceiras de gramíneas onde as flutuações de umidade são menores (Mathews, 1977) ou junto ao tecido vivo de árvores, aparentemente aproveitando a umidade disponível (Kemp, 1955 apud Mathews, 1977). Ao selecionar microambientes apropriados, um organismo pode ser distribuído numa grande variedade de latitudes e altitudes, mantendo virtualmente iguais as condições físicas (Brown, 1983). Harris (1961, apud Lee & Wood, 1971) atribui o sucesso dos térmitas, particularmente nos trópicos à estrutura do ninho no qual o microclima pode ser controlado dentro de certos limites, alimento pode ser estocado e predação pode ser reduzida.

A ocorrência geral de térmitas em *P. bromelioides*, com a associação de algumas espécies (*Nasutitermes rizzini*, Araujo, 1971;

Nasutitermes sp, Domingos e Gontijo, comunicação pessoal), pode estar refletindo condições especiais criadas pela planta, na qual o alimento é constantemente renovado e há um microclima mais ameno que o do ambiente circundante.

2. Crescimento do termiteiro

A correlação positiva entre o tamanho do termiteiro e o tamanho da roseta mostra que o crescimento do termiteiro se faz junto com o da planta (figs. 2 e 3). O crescimento de alguns termiteiros pode envolver o caule de árvores, arbustos e touceiras de gramíneas (Mathews, 1977; Oliveira Filho, 1988).

Fontes (1980), descreveu a correlação positiva entre a dimensão dos termiteiros e o tamanho das árvores em que se localizavam, supondo que o crescimento do ninho estaria condicionado pela disponibilidade de alimento e capacidade de suporte de seu peso. É possível que no caso dos termiteiros sob *P. bromelioides* haja o mesmo tipo de limitação, isto é, a quantidade de alimento (que aumenta com o tamanho da roseta) determinaria a presença dos térmitas e o tamanho do termiteiro. Segundo Araujo (1971), plantas jovens de *P. bromelioides* com caule e manto (camada remanescente de folhas em torno do caule) reduzidos e plantas velhas, com manto muito espesso e em decomposição, não abrigam térmitas. Isto, no entanto, não corresponde ao que foi observado no presente trabalho.

A limitação imposta pela quantidade de alimento a populações de térmitas foi descrita de diversas formas: correlação positiva entre o tamanho do ninho e a área de forrageamento (Banerjee,

1975); correlação entre o tamanho do ninho e a distância ao ninho mais próximo (Lee & Wood, 1971); mudança no padrão de distribuição dos ninhos de agregado para regular acompanhando a diminuição da disponibilidade de alimento (Domingos, 1985).

A liberação de alados durante a estação chuvosa pode estar indicando que os termiteiros atingiram a fase adulta. Nesta fase, o crescimento do termiteiro e de sua população estão estabilizados (Collins, 1981; Wilson, 1972). Isto pode ocorrer como resultado da "diluição" do feromônio produzido pelo casal real (Collins, 1981) que suprime a diferenciação de castas sexuais (Bordereau, 1975). Se o tamanho da colônia é limitado pela quantidade de alimento disponível, o tamanho da planta poderia estar determinando a ocorrência de alados. Entretanto, um efeito de "diluição" de feromônio parece improvável, em vista das pequenas populações de térmitas encontradas nos termiteiros de *P. bromelioides*. Por outro lado, colônias sob "stress" podem liberar alados mais cedo que o usual (Kalshoven, 1930 apud Collins, 1981).

Além de fatores inerentes a uma relação mutualística que podem limitar a extensão dos benefícios proporcionados entre as espécies envolvidas, há também fatores externos (Addicott, 1986). Na relação entre térmitas e *P. bromelioides*, o fogo deve ter um papel importante, limitando indiretamente as populações de térmitas ao queimar as folhas secas da roseta. Benzie (1986) encontrou correlações positivas entre as densidades de ninhos de algumas espécies de térmitas e o período de tempo sem a ocorrência de fogo em diferentes áreas. O fogo agiria por meio da diminuição dos recursos alimentares e de locais sombreados para aninhamento. Espécies que forrageavam

protegidas do fogo não apresentaram declínio. Como os campos rupes-
tres estão sujeitos periodicamente a incêndios nas épocas de seca, os
térmitas associados a *P. bromelioides* poderiam ter uma vantagem so-
bre espécies forrageando em campo aberto, devido à possibilidade de
se alimentarem de partes mortas do caule e restos de folhas, protegi-
das pelo termiteiro.

3. Proteção contra fogo

Em *P. bromelioides* a proporção de danos causados pelo
fogo à roseta, diminui com seu tamanho (fig.4). A gema desta planta
encontra-se envolta por camadas de folhas que emergem durante seu
crescimento, aumentando continuamente o tamanho da roseta. As folhas
vivas não sustentam a combustão, tornando a proteção mais efetiva em
rosetas maiores. Num incêndio de baixa intensidade, as folhas secas,
situadas externamente à roseta, são totalmente queimadas. Folhas vi-
vas sofrem danos de acordo com a quantidade de água que retém, se-
cando proporcionalmente menos (devido à maior quantidade de água e à
proteção das folhas mais externas) quanto mais próximas à gema. Giv-
nish et al. 1986) descreveram para *Nebelinaria celiae* (Theaceae),
(planta endêmica dos tepuís (Venezuela) e semelhante morfológicamente
a *P. robustus* Silv.) a proteção à gema conferida por suas rosetas
maciças. Nesta planta, a água de chuva acumulada diminuiria a combus-
tão e o aquecimento do núcleo da roseta. As rosetas das duas espé-
cies de *Paepalanthus* acumulam água e, no caso de *P. bromelioides*, ve-
rifica-se constantemente a presença de mucilagem. Esta mucilagem cer-
tamente auxilia na proteção contra fogo (Giulietti et al., 1987).

Isto provavelmente ocorreria em parte devido à viscosidade (como sugerido por Smith & Young, 1987, para outras plantas de roseta caulescentes) que diminuiria a convecção do líquido no interior da roseta e, conseqüentemente, a transferência de calor.

O fato de terem sido encontrados vivos dois indivíduos de *Alseidsa quadrilobata* no interior de duas rosetas grandes de *P. bromelioides* após um incêndio evidencia sua capacidade isolante. Com relação à porção da planta sob a roseta, existem duas diferenças fundamentais entre *P. bromelioides* e *P. robustus*. A primeira é que o termitário em torno das raízes e caule de *P. bromelioides* é sempre maior em diâmetro que o caule revestido pela camada de bainhas foliares de *P. robustus*. A segunda é que provavelmente muitos indivíduos de *P. robustus* mantinham, antes da queima, folhas secas atadas ao caule. Essas folhas funcionariam como combustível durante a queima. Conseqüentemente, considerando-se rosetas de mesmo tamanho a alturas iguais do solo, *P. bromelioides* deve ser menos danificado pelo fogo que *P. robustus*.

Um fator que deve ser levado em consideração é que a intensidade do incêndio de 1988 deve ter sido maior na área do Parque Nacional da Serra do Cipó, que na mancha de *P. bromelioides* da Fazenda Palácio. A área vinha sendo mantida sem fogo por alguns anos, acumulando maior quantidade de matéria orgânica que as áreas não protegidas ao redor. Este pode ter sido um dos motivos causadores da mortalidade em *P. robustus* o que não foi observado em *P. bromelioides*.

Em *P. robustus* a maior mortalidade em plantas, cujas rosetas situavam-se em alturas intermediárias (entre 10 e 20 cm), su-

gere maior exposição da roseta e caule às chamas e/ou temperaturas mais elevadas. Segundo Daubenmire (1968), quando uma cobertura de graminéas queima, a temperatura atinge seu valor máximo frequentemente bem acima do nível do solo, algumas vezes a 20 cm, explicando a sobrevivência de sementes e brotos após a passagem do fogo. Nas queimadas em campos todas as ervas desaparecem e apenas as mais baixas, de 4 a 5 cm de altura, costumam ficar (Warming, 1982, p.88). A alta sobrevivência de plantas com rosetas pequenas de *P. robustus*, e situadas próximas ao nível do solo (entre 0 e 5 cm) (fig.5), reforça esta idéia.

Em *Nehlinaria celiae* (Theaceae) a mortalidade diminui acentuadamente com a altura da roseta em relação ao nível do solo (Givnish et al., 1986). Embora os dados de *N. celiae* e de *P. robustus* sejam pouco comparáveis (devido às diferentes classes de altura adotadas nos dois estudos), verificou-se que a partir de 15cm, a mortalidade de *P. robustus* cai acentuadamente (fig.5). A evidência para a queima dependente de altura observada em *P. bromelioides* é coerente e similar à queima de *P. robustus* (fig.7). A tendência sugerida é que estas plantas queimem proporcionalmente menos quanto mais elevadas estiverem suas rosetas, ou quando estas se encontrarem próximas ao nível do solo.

A camada de bainhas folhíares envolvendo o caule de *P. robustus* certamente o protege contra a queima. Isto também é verificado em *Espeletia schulzii* (Compositae dos páramos andinos) e *Senecio keniodendron* (Compositae das montanhas do leste da África), pois a camada de bainhas folhíares é um eficiente protetor térmico dos sistemas condutores destas plantas de rosetas caulescentes (Hedberg &

Hedberg, 1979). O mesmo ocorre em *Vellozia* (Velloziaceae) (Givnish et al., 1986) e em outras famílias de plantas que ocorrem nos campos rupestres, nos quais o caule é geralmente muito delgado (Giulietti et al., 1987). Bainhas folhíares quando muito juntas excluem o oxigênio, não permitindo a queima (Lemon, 1949 apud Daubenmire, 1968). No entanto, a presença de cavidades de ar aumenta a capacidade de isolamento térmico (Givnish et al., 1986). Algumas gramíneas e ervas escapam ao fogo porque folhas mortas formam uma túnica protetora ao redor da gema (Daubenmire, 1968).

Em *P. robustus* com o crescimento da planta aumenta a espessura da camada de bainhas folhíares e, conseqüentemente, sua capacidade de isolamento térmico. O aumento da probabilidade de sobrevivência com o aumento da espessura da casca de árvores foi verificado por Harmon (1984) e por Givnish et al. (1986) em *Neblinaria celiae*, na qual plantas sobreviventes ao fogo apresentavam o diâmetro da casca e do caule mais espessos. Ao contrário, em espécies de *Stipa* (Graminae), a quantidade de danos sofridos aumentava com o diâmetro basal, provavelmente, devido a um aumento no volume de material disponível para a queima (Wright & Klemmedson, 1965 apud Daubenmire, 1968).

A existência da camada de bainhas folhíares persistentes em algumas espécies de *Paepalanthus* torna estas plantas, neste aspecto, convergentes com Velloziaceas e com plantas de roseta caulescentes (veja Hedberg & Hedberg, 1979; Smith, 1979; Smith & Young, 1987). Interessante considerar o termitreiro sob *P. bromelioides*, resultando em "morfologia" e "função" análogas à camada de bainhas folhíares de velloziáceas e de plantas de roseta caulescentes, com propriedades térmicas isolantes certamente ainda mais eficientes.

4. Formação do termiteiro

O processo de formação do termiteiro parece ser mais complexo do que suposto por Araujo (1971) e Rizzini (1976), envolvendo outros fatores, além do trabalho dos térmitas. Um destes fatores seria erosão (fig.9). Neste processo, o principal agente erosivo seria a chuva através do impacto direto sobre o solo, desgastando-o fora da área sob proteção da roseta (como sugerido pela maior correlação entre o diâmetro do termiteiro e o tamanho da roseta comparada com a correlação existente entre a altura do termiteiro e tamanho da roseta) e por escoamento superficial, formando "canais anostomosados" varrendo o solo em cursos constantemente em mudança (Alauá Saadi, comunicação pessoal).

Este processo de erosão teria início na primeira estação chuvosa, após o estabelecimento das plântulas no solo. O desgaste acompanharia o crescimento da roseta. Rosetas maiores e, presumivelmente mais velhas, teriam sido submetidas mais tempo ao processo erosivo, resultando em cilindros de terra mais altos. Ao mesmo tempo, com o crescimento da roseta, aumentaria o anteparo para as gotas de chuva e o volume do solo atravessado pelo feixe de raízes da planta, resultando no aumento do diâmetro do cilindro (figs.2 e 3).

Se o processo erosivo fosse o único responsável pela formação deste microrrelevo, provavelmente a forma resultante para o mesmo não seria a cilíndrica como se observa, mas a cônica, isto porque a área sob proteção da roseta acompanharia o aumento em altura do cilindro de terra. Conclui-se que deve estar ocorrendo acúmulo de se-

dimentos sob a roseta, aumentando este microrrelevo em diâmetro e, como sugerido pela fig.9, em altura.

A sedimentação ocorreria por: a) impacto das gotas de chuva sobre o solo, projetando partículas de terra e areia (veja Ploey & Savat, 1968) contra as paredes do microrrelevo e seu topo, abaixo da roseta; b) vento, depositando areia, terra e detritos no interior e sob a roseta (em regiões desérticas e semi-desérticas, arbustos perturbam o fluxo de ar, promovendo a deposição de sedimentos, que acabam por envolver suas raízes e ramos mais baixos (Twidale, 1976)) e c) trabalho dos térmitas.

Com relação ao crescimento vertical deste microrrelevo, outro fator contribuindo seria a própria forma de crescimento da roseta, criando um novo espaço potencial para deposição de sedimentos, com o aparecimento de novas camadas foliares.

Os térmitas teriam importância adicional, devido à deposição de material trabalhado com propriedades cimentantes, importante para a coesão deste microrrelevo (veja Mathews, 1977; Lee & Wood, 1971).

No processo hipotetizado para a formação dos murundus, Diniz de Araujo Neto et al., (1986) e Oliveira Filho (1988) consideram como fatores integrantes: erosão diferencial, trabalho dos térmitas e a proteção conferida pela cobertura vegetal. No entanto, estes autores discordam entre si sobre a importância relativa destes fatores. Diniz de Araujo Neto et al., consideram erosão diferencial como o processo dominante. A ocupação pelos térmitas, seria posterior à formação do microrrelevo (Furley, 1986 apud Oliveira Filho, 1988). Oliveira Filho (1988), por outro lado, considera que os térmitas desempe-

nam papel fundamental. Em comum, estes autores atribuem à vegetação a diminuição do potencial erosivo das águas de chuva, seja por impacto direto sobre o solo ou por escoamento superficial.

No caso de *P. bromelioides*, a evidência de erosão (fig.9) e o fato de serem encontradas plantas aparentemente jovens (rosetas pequenas) e mesmo plantas com rosetas desenvolvidas sobre cilindros de terra sem a presença de térmitas ou com apenas alguns indivíduos, sugere que a erosão é o agente responsável pela formação inicial deste microrrelevo e que a ocupação dos térmitas acontece posteriormente. No entanto, a erosão, sedimentação e o trabalho dos térmitas são processos que certamente ocorrem juntos. Podem ser encontradas plantas ao nível do solo com térmitas sob a roseta. As estruturas erigidas por estes seriam protegidas pela roseta à medida que o desgaste erosivo (principalmente o causado pelo impacto das gotas de chuva) se processasse. A atividade potencial destes insetos torna-se mais evidente durante o período reprodutivo, quando são erguidas torres para dispersão dos alados.

O fato de serem encontradas rosetas sobre termiteiros próximas a rosetas ao nível do solo e também a falta de uma correspondência precisa entre a altura do termiteiro e a altura da camada de bainhas foliares das velozíáceas (fig.9), sugere diferentes texturas do solo resultando num "mosaico" no qual erosão não atua uniformemente. Há também que se considerar que plantas de mesmo tamanho de roseta, mas a diferentes elevações do solo, podem ter idades diferentes.

5. Distribuição espacial de *P. bromelioides*

Distribuição espacial regular ou progressão com o tempo no padrão de distribuição de uma população de agregado para ao acaso, e deste para regular, correlação positiva entre o tamanho da planta e a distância ao vizinho mais próximo, correlação negativa entre tamanho e/ou fecundidade da planta e a densidade de vizinhos, são tomadas como evidências de competição (veja Connor & Bowers, 1987; Fowler, 1986; Harper, 1981 e Silander & Pacala, 1985).

Em *P. bromelioides*, a tendência observada na mudança da distribuição espacial de agregada para distribuição ao acaso, quando são excluídas plantas jovens do cálculo, sugere competição intraespecífica (fig.10), embora não seja notado nenhum efeito da vizinhança sobre o tamanho da roseta e sobre a produção de inflorescências. A aparente mortalidade de plântulas que se acentua com a proximidade aos adultos (fig.11) poderia ser devido a efeitos alelopáticos, pois as rosetas e inflorescências de *P. bromelioides* possuem compostos fenólicos que podem funcionar como inibidores de crescimento (Antônio Salatino, comunicação pessoal).

Se o habitat favorável para determinada espécie ocorre em manchas, indivíduos tentando colonizar habitats exteriores às manchas não seriam bem sucedidos (Feller, 1943 apud McNaughton, 1973). Segundo Gadgil, 1971 (apud Begon et al., 1987), um organismo deveria se dispersar somente se a chance de atingir um sítio melhor exceder as perdas por mortalidade durante a dispersão ou exceder a chance de atingir um ambiente desfavorável.

P. bromelioides ocorre em manchas de solos pobres em nutrientes e provavelmente com escassez hídrica, aparentemente sem

mecanismos especiais para a dispersão de sementes (no entanto veja Giulietti et al., 1988) embora exista evidência de competição intra-específica. Isto sugere uma perfeita adaptação da planta a aquelas condições, nas quais teria otimizada sua "eficácia biológica" (Pianka, 1982). Nestas condições, outras formas de obtenção de nutrientes e/ou água para compensar as deficiências do ambiente, poderiam ser vantajosas para a planta. A primeira seria o enriquecimento do solo pelos térmitas e pela fauna de predadores que se abriga sob a roseta; a segunda seria por "via aérea": captação de água de chuva, detritos trazidos por vento, produtos e restos de animais que cairiam, seriam decompostos e posteriormente absorvidos no interior da roseta.

6. O solo dos termiteiros e o efeito sobre *P. bromelioides*

Os valores mais altos de pH, matéria orgânica e nutrientes no solo do termiteiro, além da composição granulométrica diferente dos solos ao redor (figs. 12 e 13, tabelas 2 e 3) de uma maneira geral, correspondem às características encontradas por Egler (1984 e referências incluídas), Lee & Wood (1971 e referências incluídas), Mathews (1977) e Oliveira-Filho (1988), e é atribuída à atividade de forrageamento dos térmitas fora do termiteiro e à seleção de partículas usadas para sua construção. O enriquecimento seria devido a sais minerais, detritos orgânicos e tecido vegetal acumulados nas paredes do termiteiro misturadas a partículas de solo (revisão de Oliveira-Filho, 1988). Por outro lado, o transporte por vento seleciona partículas, resultando em sedimentos com composição granulométrica diferenciada dos solos ao redor (Alauá Saade, comunicação pessoal, Twidale, 1976).

Como a maioria dos termiteiros sob *P. bromelioides* não tem galerias externas, este enriquecimento do solo deve ser originado da decomposição da própria planta, como sugerido por Araujo (1971), ou devido a concentração de nutrientes por predadores que se abrigam sob ou entre folhas mortas na base da roseta. Entre estes predadores encontram-se escorpiões, pseudo-escorpiões, opiliões, aranhas, mirípodas e formigas, alguns dos quais certamente buscam seu alimento nas imediações da planta ou mesmo capturam outros invertebrados que a utilizam como abrigo (Tabelas C e E do Apêndice). Todos estes animais estariam se beneficiando do microclima criado pela roseta e não do

termiteiro, ao contrário do que é descrito em Domingos (1983) e Matthews (1977). Segundo este último autor, animais alimentando-se fora do termiteiro tenderiam a aumentá-lo devido à adição de nova matéria orgânica. No caso de *P. bromelioides*, pH, matéria orgânica e nutrientes são encontrados com valores mais baixos no solo sob rosetas sem termiteiro do que no solo sob rosetas com termiteiro (fig.13, Tabela 3). Esta diminuição poderia estar sendo ocasionada por lixiviação, principalmente por águas de escoamento superficial, o que não aconteceria ou aconteceria em menores proporções com o solo do termiteiro sob a roseta, elevado até 30 cm do horizonte superficial. Os térmitas poderiam ter um papel importante por diminuir a ciclagem de nutrientes e perdas por lixiviação, ao se alimentarem de partes mortas das plantas, usando suas excretas misturadas a solo para a construção de galerias e estruturas do termiteiro (Veja Matthews, 1977). Segundo Egler, (1984) os nutrientes dos ninhos de *Proconitermes araujoi* seriam utilizados pelas plantas que atravessam os ninhos com suas raízes, antes mesmo de sua desintegração.

A maior quantidade de nutrientes presente nos solos do termiteiro, comparada com os solos ao redor, e que poderia ser utilizada com vantagem por *P. bromelioides*, aparentemente não resulta em maior investimento em reprodução (medido pela biomassa de inflorescências) ou no maior crescimento da roseta (figs.14 e 15).

O maior desenvolvimento da vegetação sobre termiteiros ou nos solos em suas proximidades foi atribuído a seu maior teor de nutrientes (Lee & Wood, 1971; Spain & McIvor, 1988 e referências incluídas). A inibição do crescimento também pode ocorrer provavelmente devido à dureza do solo, resistência a penetração de água e substâncias excretadas pelos térmitas (revisão de Lee & Wood, 1971).

7. Associação entre térmitas e *P. bromelioides*: conclusão

Considerando-se que parte da formação do termiteiro sob *P. bromelioides* deve-se a processos abióticos (erosão e acúmulo de sedimentos trazidos por vento e chuva), qualquer efeito que possa existir na diminuição dos danos causados por fogo e de perdas de nutrientes por águas de escoamento superficial (como consequência da elevação da altura da roseta em relação ao nível do solo), não se deve ao trabalho dos térmitas. Estes, além de ocorrerem em pequeno número nestes termiteiros, raramente forrageiam fora e, portanto, pouco contribuem para o acúmulo de sedimentos e nutrientes, embora provavelmente ajudem a compactar o solo do termiteiro, reduzindo, assim, perdas de nutrientes por lixiviação. O termiteiro funcionaria como local onde essas perdas seriam diminuídas, elevando a concentração de nutrientes relativamente ao solo vizinho, à medida que a planta se decompusesse. A maior concentração de nutrientes resultante deste processo não chega a alterar o crescimento da planta e nem seu investimento em reprodução. Portanto, a associação com os térmitas não traz benefícios mensuráveis à planta. Os térmitas, por outro lado, obtêm alimento e provavelmente um microclima mais estável quando associados à planta, embora o tamanho de suas populações seja menor.

Podemos concluir que a associação de térmitas com *P. bromelioides* não se trata de mutualismo. Mutualismo é um processo gerando benefícios mútuos para duas espécies quando estas se associam, resultando em aumento de aptidão para estas espécies, com relação àquelas não associadas (veja Addicott, 1986).

No comensalismo, os pré-requisitos para a existência de uma espécie são mantidos ou fornecidos por uma segunda, que não sofre efeitos adversos da primeira (Begon & Mortimer, 1987).

Neste aspecto a associação entre térmitas e *P. bromelioides* seria do tipo comensal (veja também Rizzini, 1976).

7. Utilização da roseta e inflorescências pela *P. bromelioides* pela fauna

Segundo Frank (1983), a utilização de bromeliáceas de tanque por organismos faz-se de 3 formas: a) alimento para fitófagos (folhas, flores, nectar, frutos, sementes ou pólen); b) umidade, abrigo e presas para animais terrestres; c) ambiente líquido para o desenvolvimento de animais aquáticos. A forma convergente da roseta de *P. bromelioides* com bromeliáceas possibilita as mesmas formas de utilização, das quais as duas primeiras serão descritas a seguir.

A floração em massa e sincrônica de *P. bromelioides* atrai grande número de insetos à procura de pólen ou néctar. Isto provavelmente resulta em maior eficiência de polinização (veja Augspurger, 1981).

As frequências de visitas de insetos nas inflorescências de *P. bromelioides* provavelmente refletem, além da "aparência" da planta (que influencia a probabilidade de ser descoberta - veja Courtney, 1985), o balanço energético entre os ganhos com obtenção de alimento e os gastos com o voo. Isto resulta nos padrões observados nas figs. 16 e 17, nas quais se observa que os himenópteros visitam proporcionalmente mais plantas com maior biomassa de inflorescências,

embora não sejam as mais frequentes na população (veja Heinrich & Raven, 1972; Morse, 1986; Pike, 1978).

Por sua vez, em resposta à ocorrência destes insetos em *P. bromelioides* deve haver um ajuste na distribuição de seus predadores, de modo a proporcionar maior probabilidade de captura de presas. Segundo Varley et al., (1975), muitos predadores não caçam ao acaso e mostram uma resposta acentuada à distribuição espacial de suas presas, usualmente permanecendo mais tempo em locais nos quais estas tem maiores chances de serem atacadas (p.73).

Aranhas da família Thomisidae fazem parte da guilda de predadores de *P. bromelioides* que caçam nas inflorescências (tabelas A e E do Apêndice). Em asclepiadáceas, aranhas desta família mostraram a tendência de abandonar umbelas menos produtivas em favor das mais produtivas (Morse & Fritz, 1982), onde o sucesso de captura de presas era também maior (Morse, 1985; Morse & Fritz, 1982).

A distribuição de *Alpaida quadrilobata* nas rosetas de *P. bromelioides* reflete a seleção de habitat que pode proporcionar maior captura de presas. Estas aranhas ocorrem preferencialmente em rosetas grandes que, quando floridas, atraem maior número de visitantes (figs.16 e 17). As ocorrências de *L. geometricus* e da Anyphenidae obedecem o mesmo padrão observado para *A. quadrilobata* (figs.19 e 20).

A disposição das teias de *A. quadrilobata* sobre as rosetas de plantas, algumas vezes em floração, proporciona a esta aranha a captura de insetos que voam e que podem estar visitando as inflorescências. Estes insetos encontram-se também representados entre as presas de Thomisidae e *Argiope argentata* (Tabela F do Apêndice).

Alguns destes insetos como Pompilidae, Sphecidae, Reduviidae e Mantidae também são predadores. Mantidae e Reduviidae podem esperar suas presas sobre as inflorescências. Outros como Pompilidae as procuram nas inflorescências ou no interior da roseta. As presas de *A. quadri-lorata* diferem bastante das presas de *L. geometricus* (Tabela F do Apêndice).

As teias de *L. geometricus* são irregulares, construídas na roseta frequentemente no interior e no ápice do tanque central ou junto à base das folhas externas. Esta aranha captura principalmente insetos que também são encontrados no interior da roseta.

Esta diferença de composição de presas pode ser explicada pela interação de diversos fatores (veja Frohlich, 1976; Joel et al., 1985; Nentwig, 1980; Olive, 1980; Riechert & Tracy, 1975; Turnbull, 1973).

A seleção de rosetas de *P. bromelioides* de diferentes tamanhos assim como a seleção de distintos locais dentro de uma mesma roseta, proporciona a estes animais diferentes microclimas que se tornam progressivamente mais distintos do ambiente externo à roseta, com o aumento de seu tamanho (figs. 23 e 24).

Parte da heterogeneidade térmica encontrada no interior da roseta de *P. bromelioides* deve-se, sem dúvida, à sua forma. A orientação das folhas de uma planta determina o ângulo de incidência da radiação solar e, conseqüentemente, a temperatura em suas superfícies (Willmer, 1986).

Através de sua movimentação em ambientes térmicamente heterogêneos, insetos (Willmer, 1986) e aranhas (Riechert & Tracy, 1975) podem regular suas temperaturas. Em aranhas, além de movimenta-

ção, a escolha do local onde é construída a teia e seu posicionamento, a limitação do período de atividades e a postura do animal, devem ajudar a manter sua temperatura corporal dentro de uma faixa favorável (Riechert & Tracy, 1975).

O microclima apropriado é um dos requisitos fundamentais na escolha de locais para a construção de suas teias pelas aranhas. O local deve, além disso, prover suportes para a teia e quantidade e formas apropriadas de presas de acordo com os requerimentos energéticos da aranha. Quando os dois primeiros critérios são satisfeitos, pode ser que o terceiro o seja automaticamente (Turnbull, 1973). *Agelenopsis aperta* (Agelenidae) mostrou-se capaz de seleção de microhabitat para a construção de sua teia. Neste processo, parece estar envolvida a experiência adquirida em sítios previamente ocupados (Riechert, 1976).

A distribuição de *L. geometricus* do escarabeídeo em rosetas de diferentes tamanhos parece conformar com esta idéia (fig. 22). O escarabeídeo é encontrado com maior frequência em rosetas maiores e, em consequência, a probabilidade de captura por *L. geometricus* nestas rosetas também pode ser maior. Entretanto, tamanhos crescentes de roseta proporcionam também um microambiente espacialmente cada vez mais complexo, dentro do qual os organismos encontram maior quantidade de opções para sua localização. Isto levaria, à diminuição da densidade de organismos relativamente ao tamanho da roseta. Consequentemente, a ocorrência do escarabeídeo e de outras presas em rosetas muito grandes deve reduzir a probabilidade de entrarem em contato com seus predadores. Rosetas grandes funcionariam assim como "refúgios parciais" para a população de presas (veja Begon et al., 1987, pp.

330-3) e aranhas ocorrendo nas mesmas teriam reduzidas suas chances de captura de presas. Note-se que *L. geometricus* ocorre em frequência sempre menor à do escarabeídeo em grandes rosetas (fig.22). Se a densidade das presas diminui com o tamanho da roseta, a distribuição de frequência de *L. geometricus* com relação à distribuição do escarabeídeo sugere que a aranha evita grandes rosetas nas quais teria maior dificuldade para capturar suas presas.

Por outro lado, em grandes rosetas *L. geometricus* e outros predadores teriam aumentado seus períodos de atividade, devido ao fato de poderem permanecer por mais tempo em faixas de temperatura mais condizentes com seus requerimentos fisiológicos.

A temperatura de *Agelenopsis*, por exemplo, influenciava o tipo de presa capturada: em horas quentes do dia as capturas eram limitadas a insetos requerendo apenas alguns segundos de atividade da aranha em teias com partes expostas ao sol (Riechert & Tracy, 1975).

A combinação do período de atividade da aranha com a probabilidade de encontro das presas deve concorrer para determinar a quantidade de presas capturadas e, portanto, a taxa de consumo de alimento pela aranha.

Em *Agelenopsis potteri* (Agelenidae) (Turnbull, 1965) e *Linyphia triangularis* (Linyphiidae), Turnbull (1973) achou que baixo consumo de alimento inibia a taxa de crescimento e o tamanho absoluto, isto porque uma certa quantidade deve ser alocada somente para manutenção e, a menos que seja excedida, crescimento e reprodução estarão comprometidos (Begon et al., 1987, p.303). Este limite imposto ao crescimento da aranha pela quantidade de alimento consumido, poderia explicar a correlação positiva entre o peso de *L. geometricus* e o

tamanho da roseta (fig.26). Aparentemente, quando *L. geometricus* se encontra em rosetas onde presas tem maior probabilidade de serem capturadas, podem alocar maior quantidade de energia para crescimento. Se grandes rosetas podem funcionar como "refúgios parciais" para as presas, isto poderia se refletir no peso de *L. geometricus*. O peso desta aranha não aumentaria continuamente com o tamanho da roseta (fig.26).

Este resultado é similar aos obtidos por Fritz & Morse (1985), que encontraram pesos maiores de *Misumena vatia* (Thomisidae) em locais de caça mais produtivos e também com os obtidos por Riechert & Tracy (1975), que em diversos casos verificaram pequenos indivíduos de *Agelenopsis aperta* (Agelenidae) em locais com baixa ocorrência de presas.

Pode parecer estranha a permanência de aranhas em locais com presas pouco frequentes. No entanto, a capacidade das aranhas em tolerar baixa disponibilidade de alimento torna desnecessária a emigração de locais momentaneamente improdutivos (Greenstone & Bennett, 1980), e pode ser compensada por um breve aumento na disponibilidade de presas, quando então a aranha acelera seu desenvolvimento e crescimento (Anderson, 1973; Turnbull, 1973).

Acompanhando o aumento em peso de *L. geometricus* estão também o peso de suas ootecas (fig.27) e, acompanhando o aumento destas, o tamanho da ninhada (fig.28). Isto sugere que rosetas maiores propiciam uma maior captura de presas e que o excedente deste recurso pode ser alocado de forma crescente para reprodução. Assim, aranhas que selecionarem rosetas grandes deixarão ninhadas maiores.

Resultado similar foi descrito para *Misumena vatia* caçando em umbelas mais ou menos produtivas, medida em função da atração de polinizadores. A taxa de crescimento destas aranhas (proporcional à entrada de energia), mostrou-se correlacionada com seu sucesso reprodutivo, medido pelo número de ovos produzidos. A escolha de umbelas com menos flores pela aranha resultava em ninhadas menores (Fritz & Morse, 1985). Da mesma forma, experimentos com a adição de presas suplementares a teias de *Linyphia marginata* (Linyphiidae), *Mecynogea lemniscata* e *M. labyrinthica* (Araneidae), resultaram no aumento da produção de ovos (Wise, 1975; 1979).

Provavelmente outro fator que favorece a seleção de rosetas grandes por *L. geometricus*, por outras aranhas e por insetos, é o perigo de dessecação de seus ovos em rosetas pequenas. Quando a temperatura do solo é 53°C, numa roseta grande a temperatura atinge a faixa de 30°C no interior do tanque central e na base das folhas externas enquanto que numa roseta pequena pode chegar a 45°C nestes mesmos locais (figs. 23 e 24). Os ovos de insetos tem alta relação superfície/volume e não podem repor a água perdida (Strong et al., 1984, p.19). O mesmo presumivelmente é válido para os ovos de aranhas, embora protegidos pelas ootecas.

Em *Alpaida quadrilobata* a ocorrência em grandes rosetas deve favorecer a fuga de possíveis predadores. Isto, devido a seu comportamento de mergulhar e permanecer submersa por alguns minutos no líquido acumulado no tanque da roseta, quando perturbada. Este mesmo comportamento foi descrito para esta aranha em umbelíferas Levi (1988). Segundo este autor, *A. quadrilobata* parece ser a única aranha do gênero que assim responde, mas *Misumenopsis nepenthiicola*,

que também constroi sua teia sobre o reservatório de *Nepenthes* (Nepenthaceae), reage da mesma forma (Beaver, 1983).

A ocorrência preferencial de *A. quadrilobata* em grandes rosetas juntamente com seu comportamento de mergulho, possivelmente favorecem a sobrevivência destas aranhas durante as queimadas. Grandes rosetas além de sofrerem proporcionalmente menor queima (fig.4), acumulam maior volume de líquido, resultando, provavelmente, num menor aquecimento.

Uma explicação alternativa para o padrão de distribuição de *A. quadrilobata*, outras aranhas e insetos em *P. bromelioides*, seria a mortalidade diferencial em função do tamanho da roseta ao invés da seleção de tamanho apropriado de roseta (com relação ao microclima e captura de presas). Se a dispersão de aranhas jovens se dá por "balonismo" (carregadas por correntes de ar presas a fios de seda) e se os adultos se locomovem precariamente no solo, utilizando teias lançadas entre plantas (veja Turnbull, 1973), provavelmente jovens e adultos cairiam com maior frequência em rosetas pequenas, que são as mais abundantes. Nestas haveria maior mortalidade, devido aos fatores já discutidos. A sobrevivência seria deslocada em direção a rosetas de maior tamanho, gerando padrões semelhantes aos encontrados (figs.18, 19 e 20). No entanto, as duas explicações não são mutuamente exclusivas.

8. Captação de nutrientes por *P. bromelioides* através da roseta

Em função da atividade destes predadores caçando no interior da roseta e sobre as inflorescências, há a entrada periódica de restos de presas que caem ou aí são deixadas. A estes, juntam-se carcaças de animais, geralmente artrópodes (Tabela D do Apêndice), que morrem por outros fatores além de predação, detritos trazidos por vento (inflorescências de outras plantas, galhos, etc), casulos de insetos, ootecas de aranhas e ainda as excretas de toda esta pequena comunidade. Algumas vezes são encontrados Anura do gênero *Hyla* ocupando e fechando com seu corpo o tanque central da roseta, para onde certamente são liberadas excretas. O mesmo é descrito por Benzing (1986) em bromeliáceas de tanque.

Segundo Benzing (1986), membros da família Bromeliaceae conseguiram independência do solo como fonte de água e nutrientes. Devido a forma coletora da roseta e a capacidade de absorção por tricomas, esta família foi capaz de colonizar e irradiar por habitats áridos e inférteis.

As fontes de nutrientes para a roseta são as mais diversas: minerais lixiviados das árvores (Benzing, 1986; Frank, 1983), material particulado, litter, nutrientes em água de chuva, detritos de ninhos de formigas (Benzin, 1986), minerais trazidos por vento (Frank, 1983) e carcaças de animais (Benzing, 1987; Givnish et al., 1984).

A convergência morfológica de *P. bromelioides* com membros da família Bromeliaceae, sugere que pressões seletivas

impostas pela escassez de água e nutrientes tenham levado ao reforço de características que permitem a esta planta a obtenção destes recursos, por outra via que não as raízes. Isto deveria representar uma vantagem em vista da pobreza nutricional e escassez de água dos solos onde ocorre.

A forma e disposição das folhas de *P. bromelioides* permite o acúmulo de água de chuva e neblina no interior da roseta. A existência de tricomas e outras estruturas epidérmicas concentradas na base das folhas indicam que tais tricomas talvez possam absorver água (Castro, 1986) e provavelmente nutrientes (função que também poderia ser desempenhada pelas folhas). Todas as superfícies vivas são pelo menos moderadamente permeáveis a nutrientes (Benzing, 1986) e virtualmente qualquer superfície das plantas é capaz de absorver moléculas (Benzing, 1973; Juniper, 1986).

Estas adaptações encontram-se presentes em outros membros das Eriocaulaceae, (veja Giullietti, 1978; Castro, 1986). Duas outras características verificadas em *P. bromelioides* ocorrem em plantas carnívoras onde estão ligadas a atração e captura de presas: reflexão de luz ultra-violeta pela roseta e a camada cerosa envolvendo as superfícies folhíares.

A evolução de plantas que utilizam diretamente nutrientes derivados de animais (carnívoras e mimercófitas) deu-se através da seleção de características que permitem sua obtenção, em ambientes de baixa disponibilidade. O aparecimento independente e repetido destas duas estratégias (carnivoria e mimercofilia) no reino vegetal, sugere que o número potencial de soluções evolutivas

para o problema da baixa disponibilidade de nutrientes é limitado (Thompson, 1981).

As inovações evolutivas requerem dos tipos ancestrais forma e função apropriadas, além da fundação genética responsável pelas características em questão (Benzing, 1987).

Luz ultra-violeta é um importante componente espectral do sistema de orientação visual dos insetos (Silberglied, 1979). Segundo Joel et al. (1985), a existência de diferentes padrões em plantas carnívoras que podem ser discriminados por insetos com sensibilidade a estes comprimentos de onda, sugere atração seletiva de presas por estas plantas. O recrutamento de presas em *Catopsis berteroniana* (Bromeliaceae) é supostamente encorajado pela reflexão de ultra-violeta pela cutícula folhlar (Fish, 1976 in Benzing, 1986).

Flores que refletem ultra-violeta formam padrões que juntamente com outros sinais visuais ajudam a identificação e a orientação de insetos (Silberglied, 1979). Flores que absorvem ultra-violeta podem ser esperadas em locais onde a paisagem de fundo reflete estes comprimentos de onda, como por exemplo, solos arenosos (Frohlich, 1976). Esta forma de contraste ocorre em *P. bromelioides* cujas inflorescências absorvem U.V. (Antônio Salatino, comunicação pessoal) sobre o fundo formado pela roseta que reflete estes comprimentos de onda. A ocorrência de *P. bromelioides* em solos arenosos e praticamente sem cobertura vegetal sugere que a reflexão de luz ultra-violeta pela roseta tem outra função que não a atração e/ou orientação de insetos.

Cutícula e células epidérmicas com paredes espessas são características xeromórficas encontradas em *P. bromelioides* e presentes em outras Eriocaulaceas estudadas por Castro (1986). Estas características estão relacionadas a ambientes secos, provavelmente protegendo as folhas contra transpiração e luminosidade excessivas (Pyykko, 1966 apud Castro, 1986). A camada de cera envolvendo as folhas de *P. bromelioides* e a capacidade de reflexão de ultra-violeta, certamente tem a mesma função de proteção.

Regiões montanhosas nos trópicos estão sujeitas a alta incidência de radiação ultra-violeta. A atenuação da recepção de ultra-violeta pelos tecidos vegetais, constitui a melhor forma de proteção de estruturas fisiologicamente sensíveis, de seus efeitos nocivos (Robberecht et al., 1980). A maior parte desta radiação é retida por ceras, cutícula e camadas suberizadas da epiderme (Larcher, 1980). Isto pode ocorrer devido a presença de substâncias nos tecidos da epiderme que absorvem parte desta radiação, como flavonoides e alcaloides, e através da reflexão, influenciada pelas características da superfície folhlar, como ceras e pêlos (Robberecht et al., 1980).

Além da camada cerosa, a superfície das folhas mais próximas ao tanque central de *P. bromelioides*, são cobertas por uma camada de mucilagem que chega a secar e descamar durante a época seca. Esta mucilagem pode dificultar o escape de pequenos animais que eventualmente caem em seu interior, como observado uma vez com um himenóptero Scoliidæ. O mesmo acontece de forma acentuada com as bromeliaceas carnívoras ou, pelo menos carnívoras rudimentares,

respectivamente, *Brocchinia reducta* (Givnish et al., 1984) e *Catopsis berteroniana* (Fish, 1976 apud Benzing, 1986) e também com carnívoras de vaso como *Nepenthes* (Juniper, 1986), devido aos efeitos lubrificantes da cera revestindo as paredes de seus tanques ou vasos.

Uma vez caídos no interior do líquido que se acumula no tanque de *P. bromelioides*, estes animais, depois de mortos, começam a se degradar. Neste processo deve ser importante a ação de enzimas autolíticas e bactérias endógenas, liberadas dos corpos das próprias presas (veja Bradshaw & Creelman, 1984). Além disso, o processo de degradação deve ser facilitado em presas de hemípteros e aracnídeos devido a inoculação de enzimas proteolíticas em seus corpos (veja Turnbull, 1973).

O líquido do tanque de *P. bromelioides* torna-se muito denso e gelatinoso, apresentando restos microscópicos de exoesqueletos de insetos e, algumas vezes, densidades extremamente elevadas de algas como *Chlorococcus*. Seu pH ácido (≈ 4.5) deve ser resultante, pelo menos em parte, da decomposição de detritos orgânicos e restos de animais (veja Benzing et al., 1972). O pH descrito para *Brocchinia reducta* situa-se entre 2.8 e 3.0, o mais extremo já encontrado em bromeliáceas (Givnish et al., 1984). O pH de algumas bromeliáceas de tanque da Jamaica, que utilizam humus derivado da queda de detritos e material vegetal do interior de florestas, variou entre 4.0 e 5.8. pH's consideravelmente abaixo de 4.0 foram verificados em reservatórios pouco associados a detritos orgânicos (Laessle, 1961). Castro (1986), não descreve

glândulas na superfície das folhas de *B. bromelioides*, mas a presença de cera e mucilagem indica que elas podem existir.

Segundo Givnish et al., (1980), a invasão do ambiente estéril e ensolarado da Gran Sabana (Venezuela) pelos ancestrais de *Brocchinia reducta*, teria favorecido a evolução de folhas com cutícula cerosas com grande capacidade reflexiva, altamente inclinadas e dispostas em torno do tanque destas bromeliáceas. Estas preadaptações poderiam, coincidentemente, atrair e impedir o escape de insetos, resultando em um ganho extra de nutrientes para a planta num ambiente onde suas baixas disponibilidades limitariam a fotossíntese. Segundo estes autores, carnivoría deveria evoluir em ambientes estéreis, úmidos e ensolarados.

Nos ambientes secos do dossel das matas seria favorecida a evolução de mimercofilia. No interior das câmaras (domaceas), a maior umidade permitiria a degradação mais rápida dos detritos acumulados pelas formigas, (Thompson, 1981). Além disso a planta teria vantagem sobre epífitas que passivamente interceptam detritos que caem (Janzen, 1974). Segundo Benzing (1986), bromeliáceas com rosetas fechadas parecem associadas a utilização de nutrientes de origem animal, os quais, devido a sua forma, são eficientes em conservar tornando-se progressivamente menos dependentes de humus. As formas abertas são sensíveis a seca, sendo eficazes em ambientes continuamente úmidos, onde funcionam bem na interceptação de luz e humus, sendo vulneráveis a perda de nutrientes por transbordamento.

Se outros fatores ambientais, além da escassez de nutrientes, como seca ou sombreamento, comprometem a fotossíntese,

a seleção deveria encorajar hábitos ou características fisiológicas que permitissem maior eficiência de aquisição de luz e umidade ao invés da captação de nutrientes (Benzing, 1987).

A forma aberta da roseta de *P. bromelioides* pode estar refletindo maior pressão seletiva para captação de água e/ou nutrientes, em oposição a estratégias para minimizar interceptação de luz, através de roseta fechada. No entanto, em outras plantas a orientação das folhas parece secundária para atenuar os efeitos de radiações ultra-violeta (Robberecht et al., 1980).

A forma aberta também deve sujeitar *P. bromelioides* a perdas de nutrientes. A presença de mucilagem deve dificultar parte desta perda, formando uma superfície viscosa que preenche os espaços gerados pela sobreposição de camadas folhíares. Segundo Benzing et al., (1972), as águas de chuva não deslocam completamente o líquido previamente contido no interior da roseta de *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae). Isto decorre da presença de diversos compartimentos formados pelas folhas, provocando diluição incompleta do líquido e, conseqüentemente, perdas de solutos e partículas.

Se parte do líquido acumulado no interior da roseta de *P. bromelioides* é perdido para o solo, ainda assim, a planta poderia obter algum ganho absorvendo os nutrientes pelas raízes. Ressalta-se aqui novamente a importância do termiteiro, que interceptaria este líquido a alturas fora do alcance das águas de escoamento superficial. Ao nível do solo, certamente estes nutrientes seriam perdidos.

10. Associação entre aranhas e *P. bromelioides*:
conclusão

Devido a sua ocorrência em campos limpos com predominância de gramíneas, os solos em torno de *P. bromelioides* podem atingir altas temperaturas, como consequência do pouco sombreamento. Além disso, a planta se destaca da vegetação circundante devido a seu porte e à sua floração sincrônica (na mesma planta e dentro da população). Isto resulta na atração de grande número de insetos que vem a procura de microclimas favoráveis, pólen, néctar e até mesmo em busca de presas nas inflorescências e no interior da roseta. A presença de aranhas associadas a *P. bromelioides* reflete tanto as condições favoráveis para captura de presas como a procura, por estes animais, deste mesmo microclima. *P. bromelioides* pode estar funcionando assim como local de concentração de animais que podem se tornar presas das aranhas. Aranhas ocupando a planta poderiam ter vantagem relativa àquelas na vegetação vizinha e teriam um papel importante na concentração de nutrientes para a planta, colocando-a em vantagem relativamente àquelas que passivamente interceptam detritos (veja Janzen, 1974). Seja através de morte natural destes predadores e suas presas ou como consequência de predação, os restos animais seriam decompostos e os nutrientes liberados, provavelmente, absorvidos pela planta. Esta entrada extra de nutrientes estaria condicionada à atividade dos predadores (certamente dependente do microclima da roseta) e da própria capacidade da planta em atrair presas. Porém, a captura eventual de polinizadores poderia impor um limite aos benefícios ganhos (veja Louda, 1982; Addicott, 1986).

P. bromelioides poderia estar seguindo um caminho evolutivo análogo ao das bromeliáceas, inicialmente ocupando ambientes áridos e oligotróficos nos quais conseguiria uma certa independência nutricional. Nas bromeliáceas, estes passos permitiram a planta o "salto" para o hábito epifítico.

Conclusões

1. Pelo menos quatro gêneros de térmitas ocorrem associadas a *P. bromelioides*: *Nasutitermes*, *Vellocitermes*, *Armitermes* e *Seinitermes*. Os dois primeiros gêneros, em maior frequência.
2. A maior parte dos termiteiros não tem galerias externas. Estas estão presentes algumas vezes em termiteiros de *Vellocitermes*. Os térmitas alimentam-se de folhas mortas e provavelmente raízes e partes mortas do caule da planta.
3. O crescimento do termiteiro acompanha o crescimento da planta, porém parte de sua formação deve-se a erosão que desgasta o solo fora da área de proteção da roseta.
4. Durante incêndios a quantidade de danos causados pelo fogo à roseta diminuem com o seu tamanho.
5. Aparentemente o crescimento em altura do termiteiro altera o grau de exposição da roseta ao fogo.
6. A distribuição espacial da planta é agregada, quando se consideram adultos e jovens e ao acaso quando se consideram apenas adultos.
7. Há evidências de mortalidade diferencial de plântulas situadas próximas aos adultos.

8. Como a maior parte dos térmitas não constrói galerias extremas, a maior concentração de nutrientes no solo dos termiteiros deve ser resultante da decomposição da própria planta.
9. A elevação da roseta sobre os termiteiros deve ajudar a evitar perdas de nutrientes por lixiviação.
10. O crescimento da roseta e a produção de inflorescências da planta não aumenta quando esta se encontra crescendo junto ao termiteiro.
11. A associação entre térmitas e *P. bromelioides* não se trata de mutualismo, mas sim de comensalismo, desde que os térmitas obtêm alimento e abrigo, sem que isto traga qualquer benefício mensurável à planta.
12. A produção de inflorescências pela planta influencia a visita de himenópteros e outros insetos à procura de pólen e/ou néctar.
13. O tamanho da roseta influencia o microclima em seu interior. Rosetas maiores proporcionam microclimas mais distintos com relação ao ambiente externo.
14. Quatro espécies de aranha ocorre com bastante frequência na planta: *Aleaida quadricolorata*, *Latrodectus geometricus*, uma espécie de Anyphenidae e uma espécie de Thomisidae.

15. *A. quadrilocata* e as Thomisidae geralmente caçam insetos que procuram a planta em busca de pólen e/ou néctar; *L. geometricus* e a espécie de Anyphenidae geralmente caçam insetos que buscam abrigo na roseta.
16. Aranhas que selecionam rosetas de tamanho apropriado (com relação ao microclima e ocorrência de presas) podem estar maximizando seu potencial reprodutivo, como verificado em *L. geometricus*.
17. Como resultado de predação, morte de presas e predadores, juntamente com suas excretas, a planta recebe periodicamente nutrientes extras que poderiam suprir as deficiências dos solos oligotróficos onde se desenvolve.

Resumo

Paepalanthus bromelioides parece ser uma planta endêmica dos campos rupestres da Serra do Cipó, Minas Gerais. Ocorre em manchas de terrenos oligotrófico, de indivíduos as quais podem conter centenas com distribuição espacial agregada.

Morfologicamente esta planta apresenta convergência com bromeliaceas, tendo as folhas em forma de canaleta, dispostas em roseta, formando um tanque onde acumula-se água. A existência de tricomas e outras estruturas epidérmicas concentradas na base das folhas sugere que tais tricomas possam absorver água.

Grande parte das plantas está associada a pelo menos quatro gêneros de térmitas que constroem seus ninhos envolvendo as raízes e o caule. A planta é utilizada como alimento e abrigo.

O crescimento do termiteiro acompanha o da planta, resultando em rosetas maiores cada vez mais elevadas com relação ao nível do solo e com caule e raízes envoltos por um cilindro de terra com diâmetro crescente. Termiteiros mais altos aparentemente conferem à roseta uma certa proteção contra fogo. Além disso, o cilindro de terra deve ser um eficiente isolante térmico.

Parte da formação do termiteiro deve-se a erosão. O solo dos termiteiros tem maiores concentrações de nutrientes que os solos ao redor e que o solo sob rosetas sem termiteiro. Como a maior parte das espécies de térmitas não forrageia fora do termiteiro, estas não devem ter um papel importante na concentração de nutrientes para a planta. Maiores concentrações de nutrientes no solo do termiteiro devem ser resultados da decomposição das partes mortas da roseta, enriquecido com excretas dos térmitas. O

termiteiro provavelmente ajuda a evitar perda de nutrientes por lixiviação, por deslocar a roseta do nível do solo cujos horizontes superficiais são levados por erosão. A maior concentração de nutrientes do termiteiro não aumenta o crescimento e nem a produção de inflorescências da roseta em relação a plantas sem termiteiro.

A visita de insetos nas inflorescências obedecem a um padrão comum, sendo preferencial a plantas com maior produção de inflorescências, cujas rosetas são também maiores. Por sua vez, os predadores procuram rosetas maiores pelo maior número de presas (tanto nas inflorescências quanto na roseta) e por seu microclima mais favorável. Nestas rosetas estes predadores podem estar gerando ninhadas também maiores, como observado em *Latrodectus geometricus*. Como resultado de predação, morte de presas e predadores, juntamente com suas excretas, a roseta recebe periodicamente nutrientes extras, que provavelmente são absorvidos pela planta através de tricomas e superfícies folhíares.

Summary

Paepalanthus bromelioides is probably endemic to the high altitude rocky-substrate vegetation of the Serra do Cipó, Minas Gerais. It has a clumped distribution, occurring in small patches of oligotrophic soils. Each patch can contain some hundreds of individuals.

Morphologically this plant shows convergence with the Bromeliaceae, having channelled leaves arranged in a rosette which accumulates water, probably absorbed by trichomes and other epidermal structures at the base of the leaves.

A large number of plants are associated with at least four genus of termites, which construct their nests around the roots and stems. They use the plant for shelter and food.

The growth of the termite nest accompanies that of the plant, with the larger rosettes gradually being displaced in relation to the soil, and the stems and roots surrounded by an ever larger cylinder of earth. It seems that tallest mounds provide the plant some protection against fire. Besides this, the cylinder of earth probably is an efficient insulator against excessive heat.

The formation of the termite mound is in part determined by erosion. The termite mound has higher concentrations of nutrients than the surrounding soil, as well as the soil under plants lacking termite mounds. However, as the majority of the termite species involved do not forage outside of the nest, they may not play an important role in concentrating nutrients for the plant. The high concentrations of nutrients originate, in this case, from the decomposition of the dead and decaying plant parts,

enriched by the faeces of the termites. The termites probably help to reduce loss of nutrients through leaching because they raise the rosettes above ground level where the leaching processes are occurring. These higher nutrient levels associated with the termite mounds do not, however, result in higher growth rates nor a higher rate of production of inflorescences.

Visits by insects follows a typical pattern, where a preference is shown for the larger rosettes, which have a higher inflorescence production. As a result of this, predators also seek out the larger rosettes where prey are more abundant (both in inflorescences and rosettes) and microclimates are more favourable. In these rosettes, some predators, like *Latrodectus geometricus*, may be laying larger litters.

As a result of predation, the death of predators and prey, and their excreta when alive, extra nutrients are occasionally available to, and probably absorbed by, the plant, through trichomas and leaf surfaces.

Bibliografia

- Addicott, J.F. (1981). Stability properties of 2-species models of mutualism: simulation studies. *Oecologia* 49:42-49
- (1986). On the populations consequences of mutualism. (pp.425-36) in Diamond, J. & T.J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, New York.
- Anderson, J.F. (1973). Responses to starvation in the spider *Lycosa lenta* Hentz and *Eilistata hibernalis* (Hentz). *Ecology* 55:576-85
- Araujo, R.L. (1971). A new species of *Nasutitermes* from Brazil (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Rev. Bras. Biol.* 31:507-11
- Augsburger, C.K. (1981). Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62:775-88
- Banerjee, B. (1975). Growth of mounds and foraging territories in *Odonotermes redemani* (Wasmann) (Isoptera: Termitidae). *Ins. Soc.* 22:207-12
- Beaver, R.A. (1983). The communities living in *Nepenthes* pitcher plants: fauna and food webs in Frank, J.H. & L.P. Lounibos (eds.) *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus Publishing Inc. U.S.A.

Begon, M., J.H. Harper & C.R. Townsend (1987). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Begon, M. & M. Mortimer (1987). *Population Ecology - A unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Bell, W.J. & R.T. Cardé (eds.) (1984). *Chemical ecology of insects*. Sinauer Assoc., Inc. Publishers

Benson, W.W. (1985). Amazon ant-plants in Prance, G.T. & T.E. Lovejoy (eds.). *Key Environments. Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.

Benzie, J.A.H. (1986). The distribution, abundance, and the effects of fire on mound building termites (*Iridomyrmex* and *Cubitermes* spp., Isoptera: Termitidae) in northern guinea savana West Africa. *Oecologia* 70:559-67

Benzing, D.H. (1973). The monocotyledons: their evolution and comparative biology. I. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *Q. Rev. Biol.* 48:277-90

----- (1986). Foliar specializations for animal-assisted nutrition in Bromeliaceae in Juniper, B.E. & T.R.E. Southwood (eds.). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold,

----- (1987). The origin and rarity of botanical carnivory. *Trends. Ecol. Evol.* 2:364-9

-----; J.A.Derr & J.E.Titus(1972). The water chemistry of microcosms associated with the bromeliad *Aechmea bracteata*. *Am. Midl. Nat.* 87:60-70

C.Bordereau(1975). Déterminisme des castes chez les termites supérieurs: Mise en évidence d'un contrôle royal dans la formation de la caste sexuée chez *Macrotermes bellicosus* Smeathman (Isoptera, Termitidae). *Ins. Soc.* 22, 363-74

Bradshaw, W.E. & R.E.Creelman(1984). Mutualism between the carnivorous Purple pitcher plant and its inhabitants. *Am. Midl. Nat.* 112:294-304

Brown, J.H. & A.C.Gibson(1983). *Biogeography*. The C.V.Mosby Company, St. Louis

Castro, N.M.de(1986). Estudos morfológicos dos órgãos vegetativos de espécies de *Paspalanthus* Kunth(Eriocaulaceae) da Serra do Cipó(Minas Gerais). Dissertação de Mestrado. Inst. de Bioc. da Univ. de São Paulo. São Paulo

Cody, M.L.(1986). Structural niches in plant community in Diamond, J.M. & T.J.Case(eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, New York.

Cody, M. & J.Diamond(eds.)(1975). *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press. Cambridge.

- Connor, E.F. & M.A. Bowers (1987). The spatial consequences of interspecific competition. *Ann. Zool. Fennici* 24:213-26
- Collins, N.M. (1981). Populations, age structure and survivorship of colonies of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae). *J. Anim. Ecol.* 50:293-311
- Courtney, S.P. (1985). Apparency in coevolving relationships. *Oikos* 44:91-8
- Darlington, J.P.E.C. (1982). The underground passages and storage pites used in foraging by a nest of a termite *Macrothermes michaelsoni* in Kaijiado, Kenya. *J. Zool.* 198: 237-47
- Daubenmire, R. (1968). Ecology of fire in grasslands. *Adv. Ecol. Res.* 5:209-66
- Diamond, J. & T.J. Case (eds.) (1986). Community Ecology. Harper & Row. New York
- Diniz de Araujo Neto, M.; P.A. Furley; M. Haridasan & C.E. Johnson (1986) The murundus of the cerrado region of central Brazil. *J. Trop. Ecol.* 2:17-35
- Dodson, C.H. (1975). Coevolution of orchids and bees in Gilbert, L.E. & P.H. Raven (eds.). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press. Austin.

Domingos, D.J. (1983). O ninho de *Armitermes enamignathus* (Isoptera, Termitidae). Características gerais, crescimento e associações. *Cienc. Cult.* 35:783-89

----- (1985). Densidade e distribuição espacial de ninhos de duas espécies de *Armitermes* (Isoptera, Termitidae) em cinco formações vegetais do cerrado. *Rev. Bras. Biol.* 45:233-40

Egler, I. (1984). Importância dos cupinzeiros de *Proconitermes araujoi* (Isoptera, Termitidae) na ciclagem de nutrientes em um cerrado de Brasília. Dissertação de Mestrado. Depto. de Biol. Vegetal da Univ. de Brasília. Brasília

Ehrlich, P.R. & P.H. Raven (1965). Butterflies and plants: a study in Coevolution. *Evolution* 8:586:608

Fontes, E.G. (1980). Estudos ecológicos sobre o termita arbóreo *Constrictotermes cyphergaster* em áreas de cerrado. Dissertação de Mestrado. Inst. de Ciênc. Biol. da Univ. de Brasília. Brasília

Fowler, N. (1986). The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:89-110

Frank, J.H. (1983). Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes in Frank, J.H. & L.P. Lounibos (eds.). *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus Publishing, Inc., U.S.A.

Fritz, R.S. & D.H. Morse (1985). Reproductive Success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*. *Oecologia* 65:194-200

Frohlich, M.W. (1976). Appearance of vegetation in ultraviolet light: absorbing flowers, reflecting backgrounds. *Science* 194:839-41

Futuyma, D.J. & M. Slatkin (1983) (eds.). *Coevolution*. Sinauer Assoc. Inc. Publishers. Sunderland.

Gilbert, L.E. (1975). Ecological consequences of coevolved mutualism between butterflies and plants in Gilbert, L.E. & P.H. Raven (eds.). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press. Austin.

Giulietti, A.M. (1978). Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiotrix* Ruhl. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Doutorado. Inst. de Biol. da Univ. de São Paulo. São Paulo

-----, A.M.; N.L. de Menezes; J.R. Pirani; M. Meguro & M. das G.L. Wanderley (1987). Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Caracterização e lista de espécies. *Boim. Bot.* 9:1-151

----- W.R. Monteiro; S.J. Mayo & J. Stephens (1988). A preliminary survey of testa sculpture in Eriocaulaceae. *Beitr. Biol. Pflazen.* 62:189-209

----- & J.R. Pirani (1988). Patterns of geographic distribu-

tions of some plant species from the Espinhaço range Minas Gerais and Bahia, Brazil in Heyer, W.R. & P.E. Vanzolini (eds.). Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro

Givnish, T.J.; E.L. Burkhardt; R.E. Rappel & J.D. Weintraub (1984). Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient poor habitats. *Am. Nat.* 124:479-97.

----- R.W. McDiarmid & W.R. Buck (1986). Fire adaptation in *Nephrolepis caldasii* (Theaceae), a high-elevation rosette shrub endemic to a wet equatorial tepui. *Decologia* 70:481-5

Greenstone, M.H. & A.F. Bennett (1980). Foraging strategy and metabolic rate in spiders. *Ecology* 61:1255-9

Gunst, R.F. & R.L. Mason (1980). Regression analysis and its applications. Marcel Dekker, Inc., New York

Harmon, M.E. (1984). Survival of trees after low-intensity surface fires in Great Smoky Mountains National Park. *Ecology* 65:796-802

Harper, J.L. (1981). The concept of population in modular organisms in May, R.M. (ed.) *Theoretical Ecology - principles and applications*. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Hedberg, I. & O. Hedberg (1979). Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33:297-307

Heinrich, B. & P. H. Raven (1972). Energetics and pollination ecology. *Science* 176:597-602

Janzen, D. H. (1966). Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 24:9-25

----- (1974). Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6:237-59

----- (1980). When is it coevolution? *Evolution* 34(3):611-12

Joel, D. M.; B. E. Juniper & A. Dafni (1985). Ultraviolet patterns in the trap of carnivorous plants. *New Phytol.* 101:585-93

Joly, A. B. (1983). Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. Cia. Editora Nacional e Editora de USP. São Paulo.

Juniper, B. E. (1986). The path to plant carnivory (pp. 195-218) in Juniper, B. E. & T. R. E. Southwood (eds.). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold

Kleinbaum, D. G. & L. L. Kupper (1978). *Applied regression analysis and other multivariable methods*. Duxbury Press, Boston

- Laessle, A.M. (1961). A microlimnological study of Jamaican bromeliads. *Ecology* 42:499-517
- Larcher, W. (1980). *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag, Berlin
- Lee, K.E. & T.G. Wood (1971). *Termites and soils*. Academic Press, London
- Levi, H.W. (1988). The neotropical orb-weaving spiders of the genus *Alpaida* (Araneae: Araneidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 151:365-487
- Levings, B.C. & E.S. Adams (1984). Intra and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera, Termitidae) in Panamanian mangrove forest. *J. Anim. Ecol.* 53(3):705-14
- Louda, S.M. (1982). Inflorescence spiders: a cost/benefit analysis for the host plant, *Haploerappus venetus* Blake (Asteraceae). *Oecologia* 55: 185-91
- Lubin, Y.D.; Montgomery, G.G. & O.P. Young (1977). Food resources of ant-eaters (Edentata: Myrmecophagidae) I. A Year's census of arboreal nests of ants and termites on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Biotropica* 9(1):26-34
- MacNaughton, S.J. & L.L. Wolf (1973). *General Ecology*. Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York
- Mathews, A.G.A. (1977). *Studies on termites from Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciência, Rio de Janeiro.

Meinzer, F.C.; G.H. Goldstein & P.W. Rundel (1985). Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an andean giant rosette plant. *Oecologia* 65:278-83

Menezes, N.L. de & A.M. Giuliatti (1986). Campos rupestres. *Ciência Hoje* 5(25):38-47

Morse, D.H. (1985). Foraging behavior of Crab Spiders (*Misumena vatia*) hunting on inflorescences of different quality. *Am. Midl. Nat.* 116: 341-7

----- (1986). Inflorescence choice and time allocation by insects foraging on milkweed. *Oikos* 46:229-36

----- & R.S. Fritz (1982). Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumen vatia*. *Ecology* 63:172-82

Nentwig, W. (1980). The selective prey of Linyphiid-Like Spiders and their space webs. *Oecologia* 45:236-43

Olive, C.W. (1980). Foraging specializations in orb-weaving spiders. *Ecology* 61:1133-44

Oliveira Filho, A.T. (1988). A vegetação de um campo de murundus - microrrelevo associados a cupins na região de Cuiabá (MT). Dissertação de Doutorado, UNICAMP, Campinas, São Paulo

Pianka, E.R. (1982). *Ecologia Evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona

Ploey, J. & J. Savat (1968). Contribution a l'étude de erosion par le splash. *Zeitschrift für Geomorphologie* 174-93

Pyke, G.H. (1978). Optimal foraging in hummingbirds: testing the marginal value theorem. *Amer. Zool.* 18:739-52

Pretwich, G.D. (1985). Communication in insects. II. Molecular communication of insects. *Quat. Rev. Biol.* 60(4):437-56

Price, P.W. (1984). *Insect ecology*. John Wiley & Sons, New York.

Regal, P.J. (1977). Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196:622-29

Ricklefs, R.E. (1979). *Ecology*. Chiron Press, Nelson.

Riechert, S.E. (1976). Web-site selection in the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Oikos* 27:311-15

----- & C.R. Tracy (1975). Thermal balance and prey availability: bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology* 56:265-84

Rizzini, C.T. (1976). *Tratado de fitogeografia do Brasil*. Editora da U-

niversidade de São Paulo, São Paulo

Robberecht, R.; M.M.Caldwell & W.D.Billings(1980). Leaf ultraviolet optical properties along a latitude gradient life zone. *Ecology* 61: 612-19

Roughgarden, J.(1975). Evolution of marine symbiosis - a simple cost-benefit model. *Ecology* 56:1201-8

Salick, J.; Herrera, R. & C.F.Jordan(1983). Termitaria: nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forests. *Biotropica* 15(1):1-7

Schaefer, D.A. & W.G.Whitford(1981). Nutrient cycling by the subterranean termite *Gnathamitermes tubiformans* in a Chihuahuan desert ecosystem. *Oecologia* 48:277-83

Silander, J.A. & S.W.Pacala(1985). Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* 66:256-63

Silberglied, R.E.(1979). Communication in the ultraviolet. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:373-98

Smith, A.P.(1979). Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae) an Andean caulescent rosette species. *Biotropica* 11:43-7

-----& T.P.Young(1987). Tropical Alpine plant ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:137-58

Spain, A.V. & J.G. McIvor (1988). The nature of herbaceous vegetation associated with termitaria in north-eastern Australia. *J. Ecol.* 76: 181-91

Stegemark, J.A. (1982). Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras in prance, G.T. (ed.). *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York

Strong Jr., D.R.; J.H. Lawton & R. Southwood (1984). *Insects on plants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass

-----; Simberloff, D.; Abele, L.G. & A.B. Thistle (eds.) (1984). *Ecological communities*. Princeton University Press, Princeton.

Thompson, J.H. (1981). Reversed plant-animal interactions: The evolution of insectivorous and ant-fed plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 16: 147-55

Thompson, J.N. (1982). *Interaction and coevolution*. John Wiley & Sons, New York.

Turnbull, A.L. (1965). Effects of prey abundance on the development of the spider *Agelenopsis potteri* (Blackwell) (Arachae: Agelenidae). *Can. Entomol.* 97: 141-7

----- (1973). Ecology of true spiders (Araneomorphae). *Ann. Rev. Entomol.* 305-48

- C.R.Twidale(1986).Analysis of landforms. John Wiley & Sons. Australasia Pty Ltd. Sydney
- Varley,G.C.; G.R.Gradwell & M.P.Hassel(1975). Insect population ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Vickery,M.L.(1984). Ecology of tropical plants. John Wiley & Sons, Chichester
- Warming,E.(1892) in Warming,E. & M.G.Ferri(1973). Lagoa Santa e a vegetação dos cerrados brasileiros. Livraria Itatiaia Editora, Belo Horizonte
- Willmer,P.(1986). Microclimatic effects on insects at the plant surface in Juniper,B. & Sir R.Southwood(eds.). Insects and the plant surface. Edward Arnold, London
- Wilson,E.O.(1972). The insect societies. Harvard University Press, Cambridge.Mass
- Wise,D.H.(1975). Food limitation of the spider *Lyoniophia marginata*: experimental field studies. *Ecology* 56:637-46
- (1979). Effects of an experimental increase in prey abundance: Araneidae). *Oecologia* 41:289-300

Wonnacott, T.H. & R.J. Wonnacott (1980). *Introdução à estatística*. Livros Técnicos e Científicos Editora, Rio de Janeiro

Zar, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey

Tabela A: Animais que utilizam as inflorescências de *P. bromelioides* para alimentação(Al), para caça(Ca), abrigo(Ab) e atividades não determinadas(?):

Insecta	Hymenoptera	Tiphiidae	Al
		Andrenidae	Al
		Scoliidae	?
		Apidae	Al
		Pompilidae	Al, Ca
		Sphecidae	Al
	Diptera	Bibionidae	?
		Tachinidae	?
		Tabanidae	?
	Hemiptera	Reduviidae	Ca
	Orthoptera	Mantidae	Ca
	Blattaria	Blattidae	Al
	Coleoptera	Elaterridae	Al
Arachnida		Salticidae	Ca
		Thomisidae	Ab, Ca
		outras	Ab, Ca
		Acarina	?

Tabela 8: Animais que utilizam a roseta de *P. bromelioides* para alimentação (Al), para caça (Ca), abrigo (Ab) e atividades não determinadas (?):

	Hymenoptera	Pompilidae	Ca
			Ab
		Formicidae	Ab
	Orthoptera	Pseudophyllidae	Ab
		Blattidae	Ab
		Copiphoridae	Ab
		Acrididae	Ab
		Romaliidae	Ab
Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae	Ab
		Cerambycidae	Ab
		Curculionidae	Ab
	Hemiptera	Reduviidae	Ab
		Pentatomidae	Ab
		Coreidae	Ab
	Diptera	Culicidae	Ab
	Lepidoptera		Ab, Al
Arachnida	Phalangida		Ab, Ca
	Aranae	Araneidae	Ab, Ca
		Theridiidae	Ab, Ca
		Philodromidae	Ab, Ca
Chilopoda			Ab
Amphibia	Anura	Hylidae	Ab

Tabela C: Animais que utilizam a região da base da roseta de *E. bromelioides* para alimentação(A1), para caça(Ca), abrigo(Ab) e atividades não determinadas:

Thysanura		Ab
Coleóptera	Curculionidae	Ab
	Staphylinidae	Ab
	Carabidae	Ab
	outros	Ab
Hymenoptera	Mutillidae	?
Isoptera	Termitidae	Ab, A1
Scorpionida		Ab
Pseudoscorpionida		Ab
Aranae	Theridiidae	Ab, Ca
	outras	Ab, Ca

Tabela D: Animais encontrados mortos dentro da roseta de *P. bromelioides*, por predação e outras causas indeterminadas:

	Lepdoptera	
	Orthoptera	Acrididae Copiphoridae
	Coleoptera	Scarabaeidae Curculionidae outros
Insecta		
	Hymenoptera	Andreniidae Tiphidae Formicidae outros
	Diptera	Bibionidae Tachinidae

Arachnida	Aranae	

Reptilia	Lacertilia	Iguanidae

Tabela E: Guildas de predadores encontrados em *P. bromelioides*:

INFLORESCENCIAS:

Arachnida	Aranae	Thomisidae Salticidae outras
	Orthoptera	Mantidae
Insecta	Hemiptera	Reduviidae

ROSETA FOLHEAR:

Arachnida	Aranae	Araneidae Theridiidae Philodromidae outras
	Phalangida	

SOB A ROSETA FOLHEAR:

Arachnida	Aranae	Theridiidae outras
	Scorpionida	
	Pseudoscorpionida	
	Phalangida	
	Chilopoda	

Tabela F: Presas das aranhas encontradas em *P. bromelioides*:Presas de *Latrodectus geometricus* (teia armada dentro da roseta):

Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae
		Curculionidae
		Elaterridae
		Cerambycidae
		Carabidae
		outros
	Hymenoptera	Formicidae
		outros
	Orthoptera	Acrididae
	Blattaria	Blattidae
	Hemiptera	Pentatomidae
		Coreidae
	Diptera	
	Lepidoptera	
	Araneae	Theridiidae
		Araneidae
		outras
	Scorpionida	
	Phalangida	

Presas de Alpaida guacilorata (teia armada sobre a roseta):

Hymenoptera	Pompilidae(?) outros
Diptera	Bibionidae
Coleoptera	Curculionidae Cerambycidae(?) outros

Presas de Argiope argentata (teia armada sobre a roseta):

Hemiptera	Reduviidae
Diptera	Bibionidae
Hymenoptera	Tiphiidae

Presas de Thomisidae (local de caça: inflorescências):

Hymenoptera	Tiphiidae Apidae
Orthoptera	Mantidae
