



SOFÍA IGNACIA RAMOS BASULTO

**INVESTIMENTO EM ESTRUTURAS REPRODUTIVAS
EM TRÊS ESPÉCIES DE SALVINIACEAE
(POLIPODIOPSIDA), COM TAMANHO CORPORAL
CONTRASTANTES**

**LAVRAS-MG
2018**

SOFÍA IGNACIA RAMOS BASULTO

**INVESTIMENTO EM ESTRUTURAS REPRODUTIVAS EM TRÊS ESPÉCIES DE
SALVINIACEAE (POLIPODIOPSIDA), COM TAMANHO CORPORAL
CONTRASTANTES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

Orientadora
Dra. Flávia de Freitas Coelho

**LAVRAS-MG
2018**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Ramos, Sofia Ignacia.

Investimento em estruturas reprodutivas em três espécies de
Salviniaceae (Polipodiopsida), com tamanho corporal contrastantes. / Sofia
Ignacia Ramos. - 2018.

46 p.

Orientador(a): Flávia de Freitas Coelho.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras,
2018.

Bibliografia.

1. Macrófitas aquáticas. 2. Salvinia. 3. Alocação reprodutiva. I.
Coelho, Flávia de Freitas. II. Título.

SOFÍA IGNACIA RAMOS BASULTO

**INVESTIMENTO EM ESTRUTURAS REPRODUTIVAS EM TRÊS ESPÉCIES DE
SALVINIACEAE (POLIPODIOPSIDA), COM TAMANHO CORPORAL
CONTRASTANTE**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 26 de Abril de 2018

Dra. Grazielle Sales Teodoro

UFPA

Dr. Guilherme Ramos Demetrio Ferreira

UFAL

Dra. Flávia de Freitas Coelho
Orientadora

**LAVRAS-MG
2018**

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer à OEA pela oportunidade de fazer o mestrado no Brasil. Ao Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada por me aceitar. Ao CNPq pela concessão da bolsa de estudos, sem a qual seria inviável a realização deste trabalho.

A minha orientadora Flávia Coelho, por me ensinar a ser uma profissional melhor, uma pessoa mais competente e por me mostrar o fantástico mundo das plantas aquáticas. Obrigado por nossas conversas, por compartilhar intimidades e por ser minha amiga.

Aos meus pais, Maritza e René por me formarem a pessoa que sou hoje em dia, me mostrar valores de vida, pela confiança depositada e pela força e apoio para seguir meus sonhos. Amo muito vocês! Obrigada por amar e cuidar sempre do meu filho e amá-lo até mais do que vocês me amam!

Aos meus irmãos, Ignácio e Renata. Obrigada por serem vocês mesmos, por serem tão distintos de mim e me ensinarem muitas coisas. Sempre vou cuidar de vocês!

À minha Yaya que sempre me cobra meus títulos, e por estar presente em toda minha vida. Espero podermos ter mais tempo para desfrutarmos! Perdão por te abandonar, mas já estou voltando!

À toda minha família, tios, tias, primos e primas, por acreditarem em mim e se sentirem orgulhosos!

Ao meu filho Tomás Gaspar, por ser minha grande inspiração. Desde que você chegou na minha vida, você me faz ser uma pessoa melhor. Teu amor é tudo pra mim, teu sorriso e teu olhar. A mamãe faz tudo por nós dois. “Te amo hasta el infinito y mas allá”

A Yojana, por entrar em contato comigo e me orientar antes da minha chegada em Lavras. Obrigado por me apresentar a bela família que você formou aqui!

Ao Juan, obrigada por me acompanhar nessa etapa da minha vida, pelo amor entregue. Obrigada por ter sido meu companheiro, meu amor!

À minha família de estrangeiros, Lorena, Victor, Richard, foi muito bom morar com vocês e nos conhecermos, vocês são pessoas muito lindas!

As minhas amigas, Mayra, Silvia, vocês são demais, eu adoro nossas loucuras!

Aos meus amigos, Diego e Max, meus peruanos lindos, obrigado pela amizade e pela entrega do amor por mim e pelo Tomás!

As amigas Dayana e Janet, mesmo nos conhecendo mais tarde, agora fazem parte da minha vida, lindas mulheres, corajosas. Tenho muito orgulho de vocês!

À minha amiga Nancy, obrigada por tantos momentos, conversas e loucuras! Espero que consiga tudo que você realmente quer!

À minha madrinha Mirian, obrigada por tudo, se eu colocasse aqui tudo que você representa pra mim, eu não conseguiria acabar os agradecimentos. Obrigado por tantos almoços, cafés da tarde e falas! Obrigada pelo seu amor com minha família!

Ao Beto e Andrés, pela amizade, por serem verdadeiros amigos e lindas pessoas!

Aos meus amigos brasileiros,

Elias, vou sentir sua falta, nossa amizade é daqui para frente. Não vai se livrar tão fácil de mim. Amo você!

Wilson (Lau), nosso feeling é desde o começo. Sempre soubemos que seríamos super amigos. Temos um pensamento bastante parecido, futuro marido!

Natth, gata linda, lindeza do meu coração. Momentos de rock e novidades. Você é demais. Amei nosso passeio com Fred e Lau, esse momento no meu coração!

Aos meus amigos do herbário,

Antônio foi um prazer te conhecer, você é um cara que sempre tem algo pra ensinar. Adoro sua família (Bruna e Nina). Obrigado pelos belos momentos e te aguardo novamente no Chile!

Daniel Quedes, você é um moção! Adoro nossas conversas, nossos encontros depois de um tempo que ficam cheios de saudade e juntos matamos elas!

Iago espero daqui um tempo você consiga falar pra fora, para nos entendermos melhor, hehe! Você tem um coração muito puro e cheio de amor pra entregar. Gostei muito dos dias na fogueira com nossas viagens para entender o mundo!

Michel, obrigada por sempre me defender do Bullying por causa da minha fala! Você é um chato com bons sentimentos. Obrigada pelo carinho e por me deixar te conhecer. A Carol por ser uma bonita e carinhosa. Agradeço muito a vocês dois. Vocês foram demais com Tomás e comigo!

Eduardo, te conheci tarde, mas já compartilhamos muitos momentos. Espero que consiga o que você tanto deseja!

Cauê, sempre enchendo meu saco. Você sabe quão agradecida eu estou. Você me conhece e eu te conheço. Devemos nos organizar para nosso restaurante vegano. Até logo!

William, por tantos momentos de risos, conversas, filmes, cafés...Foi super morar com você. Você foi um pilar fundamental para acabar esse desafio! Amo você!

Larissa, pelo apoio, pela ajuda na dissertação, por nossos momentos de violão. Encontramos-nos no Chile! Estamos no começo de nossa amizade.

Cris, por me permitir te conhecer mesmo que por pouco tempo, porém muito nutritivo! Você vai conseguir alcançar seus objetivos. Continue vivendo a vida assim!

Eridani, obrigada por todos os momentos deste último período. Adoro sua maneira de enxergar a vida. Você me ensinou muitas coisas. Só boas lembranças!

Obrigada a todas as pessoas e fazem o possível para que a gente cresça e seja uma porta para a sociedade. Sem vocês a gente não conseguiria!

Muito Obrigada!!!

RESUMO

As plantas respondem ao estresse ambiental a través da plasticidade fenotípica. Muitos trabalhos comparativos entre taxos filogeneticamente próximos amostam que a plasticidade fenotípica pode variar consideravelmente no padrão e na quantidade da variação exibida. A teoria de alocação ótima prediz que o padrão de alocação de recursos resulta de mudanças do ambiente para otimizar a captura de recursos essenciais à sobrevivência, crescimento e reprodução. Além disso, a alocação de biomassa pode ser limitada por restrições arquiteturais, as quais mudam com o tamanho da planta. O principal objetivo deste trabalho foi por meio da análise de biomassa de estruturas reprodutivas de 3 espécies da família Salviniaceae, com tamanho corporal contrastantes, diferenciar as estratégias na alocação de recursos destas três espécies congênicas para compreender se a alocação muda simplesmente com o tamanho da planta ou ela reflete uma função na vida da planta. Os resultados mostraram que *S. oblongifolia* a espécie de maior tamanho corporal investiu mais biomassa em estruturas reprodutivas de alto custo (megasporângios) do que em microsporângios. Assim, podemos concluir que as espécies com tamanhos corporais maiores investirão mais em estruturas reprodutivas de alto custo como são os megasporângios.

Palavras-chave: Alocação de recurso, Alocação reprodutiva, Megasporângio, Microsporângio, Soróforo, Soros, *Salvinia*

ABSTRACT

Plants respond to environmental stress through phenotypic plasticity. Many comparative studies between phylogenetically close taxa show that phenotypic plasticity can vary considerably in the pattern and amount of variation displayed. The optimal allocation theory predicts that the pattern of resource allocation results from changes in the environment to optimize the capture of essential resources to survival, growth, and reproduction. In addition, biomass allocation may be limited by architectural constraints, which change with plant size. The main objective of this work was to analyze the biomass of reproductive structures of 3 species of the Salviniaceae family, with contrasting body size, to differentiate the strategies in the allocation of the resources of these three congeneric species to understand if the allocation changes simply with the size of the plant or it reflects a function in the life history of the plant. The results showed that *S. oblongifolia* the largest body size species invested more biomass in high cost reproductive structures (megasporeangia) than in microsporeangia. Thus, we can conclude that species with larger body sizes will invest more in high-cost reproductive structures such as megasporeangia.

Key-words: Resource allocation, Reproductive allocation, Megasporeangia, Microsporeangia, Sorophore, Soros, *Salvinia*.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE.....	11
1	INTRODUÇÃO GERAL.....	11
	SEGUNDA PARTE - ARTIGO	13
	INVESTIMENTO EM ESTRUTURAS REPRODUTIVAS EM TRÊS	
	ESPÉCIES DE SALVINIACEAE (POLIPODIOPSIDA), COM TAMANHO	
	CORPORAL CONTRASTANTES	14

PRIMEIRA PARTE

INTRODUÇÃO GERAL

As planícies de inundação são áreas que durante a cheia dos transcurso de água são naturalmente inundadas. Os regimes hidrológicos nessas planícies, ou seja, a alternância entre períodos de seca e cheia é bem marcada e se torna o principal controlador da distribuição de espécies o qual determina quando os ambientes aquáticos estarão ou não conectados entre si. Além disso, as planícies de inundação são ambientes ecologicamente férteis, devido à troca de matéria orgânica e sedimentos durante e após as inundações. O período da seca dura cerca de 10 meses e a cheia, só dois meses por ano. Em Minas Gerais tem uma grande área de inundação, conhecida como Pântano do Rio Pandeiros, o qual possui uma área alagável que varia aproximadamente de 3000 (estação seca) a 5000 há (estação chuvosa). Ela se caracteriza por ser uma região pantanosa, envolta por matriz de vegetação xerófila responsável pela reprodução de diversas aves migratórias e peixes da bacia do Rio São Francisco. São encontrados na região diversos tipos de ambientes aquáticos, como a calha principal do Rio Pandeiros, planícies alagáveis, vazantes, lagoas marginais, veredas e o pântano. As características que possui esse corpo de água levaram as autoridades legais a instituírem unidades de conservação a fim de garantir a manutenção e a preservação de seus atributos e sendo o Rio Pandeiros uma área reconhecida de Proteção Ambiental-APA com 210.000 hectares, e a foz do rio, um Refúgio de Vida Silvestre-RVS.

A mais alta diversidade de plantas aquáticas do mundo é encontrada em planícies de inundação. De um ponto de vista ecológico, as plantas aquáticas são importantes no ecossistema, devido a que elas são usadas como matéria prima para muitas atividades como fonte de alimento, de maneira ornamental, medicinal, no tratamento de águas residuais ou como um bioindicador de metais pesados ou de condições de luminosidade.

Nas plantas aquáticas existe uma família de samambaias, as Salviniaceae, com dois gêneros, *Azolla* e *Salvinia*, divididas em 20 espécies aproximadamente. Os indivíduos pertencentes a esta família são heterospóricos, ou seja, apresentam esporos dimórficos que possuem tamanhos e funções distintas. No gênero *Salvinia*, os indivíduos são conhecidos como

flutuantes livres que podem formar esteiras grossas sobre a superfície da água. A planta consiste de rametes conectados por rizomas formando colônias. Cada ramete é compreendido de um nó onde surgem frondes dimórficas que consistem de dois folíolos aéreos flutuantes, os quais são diferentes entre espécies, e uma fronde hemidimórfica dividida em laminas férteis chamadas de trofóforos e soróforos. Os trofóforos correspondem a uma porção estéril e os soróforos são eixos portadores de soros envolvidos por indúcio. Os soros são esféricos e homosporangidos, apresentando assim megasporângios ou microsporângios, os quais darão origem a esporos femininos e masculinos respectivamente. Além disso, os soros são estruturas resistentes e suas produções ocorrem durante o período seco, quando o crescimento clonal não é favorável. Durante os períodos de inundações, a reprodução assexuada é favorável por formação de papilas. Ambas estratégias reprodutivas permitem que a espécie sobreviva em sítios com padrões estacionais, como as regiões alagáveis que estão sujeitas a períodos de inundação e seca.

A presente dissertação está dividida em dois capítulos. O primeiro apresenta uma introdução geral da dissertação. O segundo trata-se do investimento em estruturas reprodutivas em 3 espécies de Salviniaceae com tamanho corporal contrastantes coletadas no “Pantanal de Minas Gerais”, com o fim de verificar se existem diferenças na alocação de biomassa para megasporângios e microsporângios entre as espécies de *Salvinia*, a maior delas *S. oblongifolia*, seguida de *S. auriculata* e *S. minima*. Além disso, compararemos as três espécies quanto ao investimento em biomassa vegetativa total (folíolos aéreos, folíolos submersos e rizoma), e biomassa reprodutiva total (megasporângios e microsporângios). Dessa forma, obtivemos dados a respeito das estratégias reprodutivas de três espécies aparentadas e, com isso, obtivemos informações a respeito do quanto de um padrão de alocação deve ser atribuído à história e à linhagem e o quanto a processos ecológico-evolutivos que operam dentro da população.

SEGUNDA PARTE

For Botanical Journal of the Linnean Society

**INVESTIMENTO EM ESTRUTURAS REPRODUTIVAS EM TRÊS ESPÉCIES DE
SALVINIACEAE (POLIPODIOPSIDA), COM TAMANHO CORPORAL
CONTRASTANTES**

Sofia Ramos Basulto, Flávia Freitas Coelho, Guilherme Ramos Demetrio

Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, CampusUniversitário, s/n, CEP 37200-000 Lavras, Minas Gerais, Brasil.

* Corresponding author: Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, CampusUniversitário, s/n, CEP 37200-000 Lavras, Minas Gerais, Brasil.

E-mail addresses: sofia.ramos.basulto@gmail.com (S.R. Basulto), gramosedmetrio@gmail.com (G.R. Demetrio), flaviafcoelho@gmail.com (F.d.F. Coelho).

RESUMO

Este trabalho teve como objetivo comparar a alocação reprodutiva em três espécies de Salviniaceae da planície de inundação do Rio Pandeiros, no período de seca. Para isso, foram testadas as seguintes hipóteses: (1) a alocação para megasporângio e microsporângio em *Salvinia oblongifolia*, *S. auriculata* e *S. minima* é uma função do tamanho corporal vegetativo. Os indivíduos com maior biomassa vegetativa investirão mais em megasporângios do que em microsporângios, pois o embrião será formado dentro do megásporo; (2) Quanto maior a biomassa vegetativa de folíolos aéreos e folíolos submersos do indivíduo, maior será o investimento em biomassa reprodutiva total (megasporângios e microsporângios). No total, foram coletados 150 rametes de *S. oblongifolia*, 191 rametes de *S. auriculata* e 135 rametes de *S. minima*, a fim de obter no mínimo 100 soróforos por espécie. Os resultados mostraram que *S. oblongifolia* a espécie de maior tamanho corporal investiu mais biomassa em estruturas reprodutivas de alto custo (megasporângios) do que em microsporângios. *Salvinia oblongifolia*, apresenta uma maior proporção de megasporângios comparada às outras duas espécies. Os resultados também indicam que a alocação de recurso responde às características morfológicas próprias de cada espécie, sendo limitadas por restrições arquiteturas. Assim, podemos concluir que as espécies com tamanhos corporais maiores investirão mais em estruturas reprodutivas de alto custo como são os megasporângios. Entretanto, não foi possível corroborar nossa hipótese de que as três espécies estudadas investirão, cada uma especificamente, mais nesta estrutura. Afinal, aparentemente, a produção dos microsporângios depende mais do tamanho do folíolo submerso do que do tamanho da planta como um todo.

Palavras- chave: Alocação de recurso, Alocação reprodutiva, Megasporângio, Microsporângio, Soróforo, Soros, *Salvinia*

ABSTRACT

The objective of this work was to compare the reproductive allocation in three species of Salviniaceae from the Pantanal of Minas Gerais during the dry season. For this, the following hypotheses were tested: (1) the allocation for megasporangia and microsporangia in *S. oblongifolia*, *S. auriculata* and *S. minima* is a function of vegetative body size. Individuals with higher vegetative biomass will invest more in megasporangia than in microsporangia, because the embryo will be formed within the megaspore; (2) The greater the vegetative biomass of aerial leaflets and submerged leaflets, the greater will be the investment in total reproductive biomass (megasporangia and microsporangia). In total, 150 rameters of *S. oblongifolia*, 191 of *S. auriculata* and 135 of *S. minima* were collected in order to obtain at least 100 sorophores per species. The results showed that the larger body size species invested more biomass in high cost reproductive structures (megasporangia) than in microsporangia. *Salvinia oblongifolia*, has a higher proportion of megasporangia compared to the other two species. The results also indicate that the resource allocation responds to the morphological characteristics of each species, being limited by architectural constraints. Thus, we can conclude that species with larger body sizes will invest more in high-cost reproductive structures such as megasporangia. However, it was not possible to corroborate our hypothesis where the three studied species would each invest more specifically in this structure. After all, apparently, the production of microsporangia depends more on the size of the submerged leaflet than on the size of the plant as a whole.

Key-words: Resource allocation, Reproductive allocation, Megasporangia, Microsporangia, Sorophore, Soros, *Salvinia*.

1. INTRODUÇÃO

Plantas podem responder ao estresse ambiental através de plasticidade fenotípica. As mais bem sucedidas serão aquelas com plasticidade suficiente em suas estratégias de história de vida, para adquirir e utilizar os recursos disponíveis de maneira ótima (Barret, Eckert & Husband, 1993). Embora tenha sido dada muita atenção à repostas de um único taxa, trabalhos comparativos de taxa filogeneticamente próximos mostraram que a plasticidade fenotípica pode variar substancialmente no padrão e na quantidade da variação exibida (Barret & Wilson, 1981; Schlichting & Levin, 1984).

Os padrões de alocação de recursos refletem as estratégias plásticas, que são resultados de diferentes pressões seletivas do ambiente (Weiner, 2004). A teoria da alocação ótima prediz que o padrão de alocação de recursos resulta de mudanças do ambiente, e otimiza a captura de recursos essenciais à sobrevivência, crescimento ou reprodução (Bloom, Chapin & Mooney, 1985).

Entretanto, a alocação de biomassa pode ser limitada por restrições arquiteturais, e estas mudam com o tamanho da planta (Barstusková *et al.*, 2015). Nesta perspectiva, a alocação é alométrica, ou seja, é dependente do tamanho corporal (Muller, Schmid & Weiner, 2000). Assim, para compreensão das estratégias na alocação de recursos em plantas é necessário separar a contribuição desses dois componentes: a alocação muda simplesmente com o tamanho da planta, ou ela reflete a demanda de uma função na vida da planta (Barstusková *et al.*, 2015). Como os recursos alocados para uma função ou órgão não se encontram disponíveis para outros, a variação nos padrões de alocação tem implicações importantes para a adaptação da planta e para o fitness através do ambiente (Luo *et al.*, 2016), a qual se dá por meio de *trade-offs* (Weiner, 2004; Guo *et al.*, 2012). *Trade-offs* são considerados como um tipo de restrição que implica em relações negativas entre duas ou mais características de história de vida, levando em consideração o custo-benefício do investimento (Stearns, 1992; Weih, 2003).

As plantas são organismos altamente plásticos e, no grupo das plantas, as plantas aquáticas são extremamente plásticas. Dentre as plantas aquáticas, encontra-se uma família de samambaias, Salviniaceae, a qual possui aproximadamente 20 espécies divididas entre dois gêneros, *Azolla* e *Salvinia* (Nagalingum, Schneider & Pryer, 2006). Os indivíduos pertencentes a esta família apresentam esporos dimórficos - uma condição referida como heterosporia. A heterosporia tem sido considerada a inovação chave mais iterativa na evolução das plantas (Bateman & DiMichele, 1994), onde as plantas desses grupos produzem esporos de tamanhos e de funções distintas (Klekowsky, 1969). No caso do gênero *Salvinia*, as estruturas reprodutivas são chamadas de soros (Nagalingum, Schneider & Pryer, 2007). Cada um deles é um agrupamento de tecidos produtores de esporos circundados por um indúcio globoso, que partem das frondes submersas da planta. O soro, então, é esférico e homosporangiado, ou seja, apresenta megasporângios ou microsporângios (Nagalingum, Schneider & Pryer, 2006; Miranda & Schwartzburd, 2016), os quais darão origem a esporos femininos e masculinos, respectivamente (Miranda & Schwartzburd, 2016).

A formação desses soros é um aspecto central da história de vida das samambaias heterosporadas (Hoffman & Stokey, 1994). A heterosporia é vantajosa devido ao fato de que o gametófito germina dentro da parede do esporo, chamado desenvolvimento endospórico, retirando a sua energia da fase esporofítica. Assim, ele se torna um melhor ponto de partida para o novo embrião, comparado a um prótalo verde, independente do esporófito, que tem que fabricar seu próprio alimento (Nagalingum, Schneider & Pryer, 2006). O desenvolvimento endospórico do gametófito pode ter sido determinante para a sobrevivência das samambaias aquáticas em poças temporárias, local onde, segundo Wagner (1973), elas se originaram. De fato, em lagoas temporárias do Pantanal Sul-Matogrossense, a produção abundante de soros em indivíduos de *Salvinia auriculata*

ocorre em períodos de seca, e estes são considerados estruturas de resistência (Coelho, Lopes & Sperber, 2005). Em regiões alagáveis que sofrem inundações, a reprodução vegetativa garante a colonização rápida de áreas que estão disponíveis às plantas, por causa da subida das águas. Entretanto, este desenvolvimento é interrompido quando o nível da água diminui, e a grande maioria das plantas sobrevive à época seca em forma de sementes (angiospermas) ou esporos (samambaias) (Junk, 1980; Coelho, Lopes & Sperber, 2005).

Samambaias heterosporadas têm sido estudadas com respeito a suas relações filogenéticas (Nagalingum, Schneider & Pryer, 2007; Nagalingum, Nowak & Pryer, 2008), quanto à estrutura e morfologia dos esporos e esporocarpos (Lupia *et al.*, 2000; Schneider & Pryer 2002; Nagalingum, Schneider & Pryer, 2006), e quanto à função dos soros (Coelho, Lopes & Sperber, 2005). Entretanto, não existem trabalhos que comparam a produção de megasporângios e microsporângios entre espécies congenéricas, mas com tamanho corporal diferente. Assim, neste trabalho, buscamos verificar se existem diferenças na alocação de biomassa para megasporângios e microsporângios entre espécies de *Salvinia* com tamanhos corporais bastante distintos, a maior delas *S. oblongifolia*, seguida de *S. auriculata* e *S. minima*. Além disso, compararemos as três espécies quanto ao investimento em biomassa vegetativa total (folíolos aéreos, folíolos submersos e rizoma), e biomassa reprodutiva total (megasporângios e microsporângios). Dessa forma, obtivemos dados a respeito das estratégias reprodutivas de três espécies aparentadas e, com isso, obtivemos informações a respeito do quanto de um padrão de alocação deve ser atribuído à história e à linhagem e o quanto a processos ecológico-evolutivos que operam dentro da população (Stearns & Hoekstra, 2003). Baseados na teoria alométrica, hipotetizamos que: (1) a alocação para megasporângio e microsporângio em *S. oblongifolia*, *S. auriculata* e *S. minima* será uma função do tamanho corporal vegetativo, e assim os indivíduos com maior biomassa vegetativa investirão mais em megasporângios do que em microsporângios, pois o embrião será formado dentro do megásporo; (2) Quanto maior a biomassa vegetativa de folíolos aéreos e

folíolos submersos, maior será o investimento em biomassa reprodutiva total (megasporângios e microsporângios).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área do estudo

Em Minas Gerais existe uma grande área de inundação, conhecida como pântano do Rio Pandeiros, ou “Pantanal de Minas Gerais” (15°40'3.37"S 44°38'5.17"O), com uma área alagável que varia de aproximadamente 3.000 (estação seca) a 5.000 ha (estação chuvosa) (Pivari & Viana, 2009) (Fig.1). O Rio Pandeiros é um afluente da margem esquerda do rio São Francisco, localizado no extremo norte de Minas Gerais, com uma extensão de 145 km (Fonseca *et al.* 2008). As planícies de inundação são ambientes ecologicamente férteis, devido à alta troca de matéria orgânica e sedimentos durante e após as inundações entre o rio, e os demais canais fluviais e a planície de inundação propriamente dita. Estas formas são as resultantes das interações entre o clima, geologia, as coberturas vegetais e os processos fluviais que ocorrem no corredor fluvial (Oliveira, 2016).



Figura 1. Planície de Inundação do Rio Pandeiros (Retirada de Souza 2016).

Na região de Pandeiros são encontrados diversos tipos de ambientes aquáticos, como a calha principal do Rio Pandeiros, planícies alagáveis, vazantes, lagoas marginais, veredas e o pântano (Pivari & Viana, 2009). As amostragens foram feitas em duas lagoas temporárias da planície de inundação do Rio Pandeiros que são susceptíveis a flutuações sazonais naturais, na região conhecida como 'pântano' de Pandeiros ($15^{\circ}40'3.37''S$ $44^{\circ}38'5.17''O$; $15^{\circ}41'44.65''S$ $44^{\circ}34'20.60''W$) (Fig. 2).

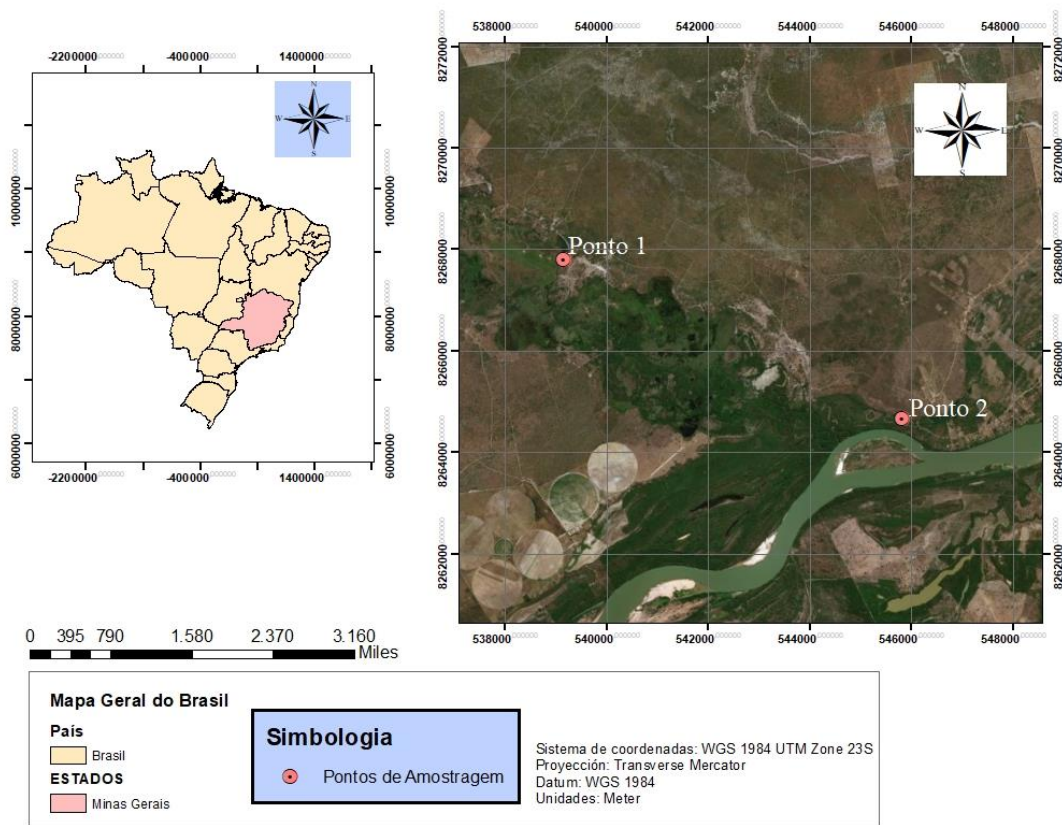


Figura 2. Pontos da amostragem da planície de inundação do Rio Pandeiros, região conhecida como 'pântano' de Pandeiros ($15^{\circ}40'3.37''S$ $44^{\circ}38'5.17''O$; $15^{\circ}41'44.65''S$ $44^{\circ}34'20.60''W$).

2.2. Espécies de Estudo

Salvinia pertence à classe Polypodiopsida (Smith *et al.*, 2006), ordem Salviniaceae, família Salviniaceae (Miranda & Schwartsburd, 2016). São plantas flutuantes livres que podem formar extensos tapetes sobre a superfície da água, por meio de ramificações do rizoma. Possuem ramificações longas com duas folhas flutuantes e uma folha submersa,

finamente dissecada, com função de raiz (Sculthorpe, 1967; Nagalingum, Schneider & Pryer, 2006).

As plantas consistem de rametes conectados por rizomas, formando colônias. (Sculthorpe, 1967). Cada ramete é composto por um nó, de onde surgem frondes dimórficas e hemidimórficas (Miranda & Schwartzburd, 2016). As frondes dimórficas consistem em dois folíolos verdes aéreos flutuantes, os quais diferem na forma entre as espécies. Em cada nó se encontra um folíolo longo submerso, o qual absorve água e nutrientes funcionando como raízes (Sculthorpe, 1967). As frondes hemidimórficas são divididas em laminas férteis que são chamadas trofóforos e soróforos. Os trofóforos são marrons, com tricomas conspícuos, os eixos primários podem ser bem desenvolvidos ou não, dependendo da espécie (Miranda & Schwartzburd, 2016). Os soróforos são os eixos portadores de soros envolvidos por indúcio, os quais partem das frondes submersas (Miranda & Schwartzburd, 2016).

Salvinia oblongifolia (Fig. 3A) é endêmica do Brasil, e na região sudeste, sua distribuição se restringe ao norte do estado de Minas Gerais (Sota, 1962). Apresentam frondes flutuantes desiguais, as duas que compõem o par possuem tamanhos diferentes (uma fronde maior e outra menor), as lâminas são extremamente oblongas, comprimento cerca de três vezes maior do que a largura. Frondes submersas com até 10 cm de comprimento, trofóforos altamente divididos, formando eixo primário, e soros grandes, esferoidais (Miranda, 2017). *Salvinia auriculata* (Fig. 3B) ocorre em todo o Brasil e possivelmente no Paraguai, Uruguai e nordeste da Argentina. Frondes flutuantes com pecíolos curtos e lâminas sub-orbiculares. Frondes submersas com até 20 cm de comprimento, trofóforos altamente divididos, sem formar eixo primário, soros grandes, globosos e unissexuados (Miranda, 2017). *Salvinia minima* (Figura 3C) é amplamente distribuída na região Neotropical. Frondes flutuantes com pecíolo curto e lâminas orbiculares diminutas. Frondes submersas com até 4,5 cm de comprimento. Trofóforos

altamente divididos, sem formar eixo primário e soros ovóide-apiculados (Miranda, 2017).



Figura 3. Morfologia externa das espécies de *Salvinia*. **A.** *S. oblongifolia* Martius (Retirada de Falling Water Gardens Plants, **B.** *S. auriculata* Aublet (Retirada de Pivari, Viana & Leite., 2013) e **C.** *S. mínima* Baker (Retirada de Oregon Aquatics, 2017)

2.3. Amostragem e medidas das plantas

No período de seca do 'pântano' de Pandeiros, foram coletados 150 rametes de *S. oblongifolia*, 191 rametes de *S. auriculata* e 135 rametes de *S. minima*, a fim de obter no mínimo 100 soros por espécie. No laboratório, as plantas foram lavadas para que fosse retirado o excesso de matéria orgânica. Após este procedimento, foram contabilizados os

megasporângios e microsporângios presentes em todos os rametes. Posterior a isso, foram selecionados 34 rametes de *S. oblongifolia*, 40 de *S. auriculata* e 56 de *S. mínima*. Estes foram mantidos em estufa, a 60°C por 48h para a obtenção da matéria seca. Para cada ramete, das três espécies, foram medidos separadamente, rizoma, folíolo aéreo e folíolo submerso. Foram também contados e pesados os megasporângios e os microsporângios presentes. Obtivemos, posteriormente, a biomassa total vegetativa (folíolo aéreo, folíolo submerso e rizoma), e a biomassa total reprodutiva (megasporângios e microsporângios) para cada uma das espécies.

2.4. Análise dos dados

Para comparar a biomassa seca dos microsporângios, megasporângios, a biomassa total reprodutiva, o número total de megasporângios, microsporângios e o total reprodutivo entre espécies, foi realizado o teste não paramétrico Kruskal-Wallis, onde espécie foi a variável preditora categórica e a biomassa e os números reprodutivos foram as variáveis resposta. Para verificar a diferença das medidas par a par, foi realizado o teste a posteriori de comparação Múltiplo de Dunn.

Para comparar a frequência dos megasporângios e microsporângios entre as espécies foi realizado um teste de Qui-quadrado, onde as espécies foram as variáveis preditoras categóricas e o número de megasporângios e microsporângios as variáveis resposta.

Para avaliar o investimento da biomassa reprodutiva em relação à biomassa total vegetativa, foi realizado um modelo de regressão beta, com uma posterior validação a traves dos parâmetros de máxima verossimilhança entre as espécies.

Todos os dados foram testados a priori para verificar a distribuição dos mesmos, e as análises foram realizadas através do Programa R studio (versão 2015).

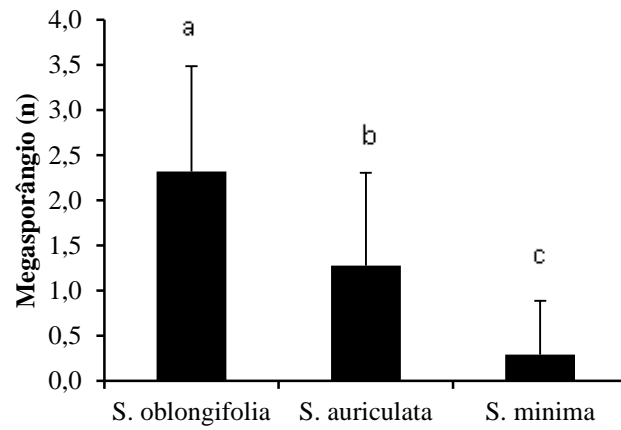
3. RESULTADOS

3.1. Investimento na produção de megasporângios e microsporângios entre espécies

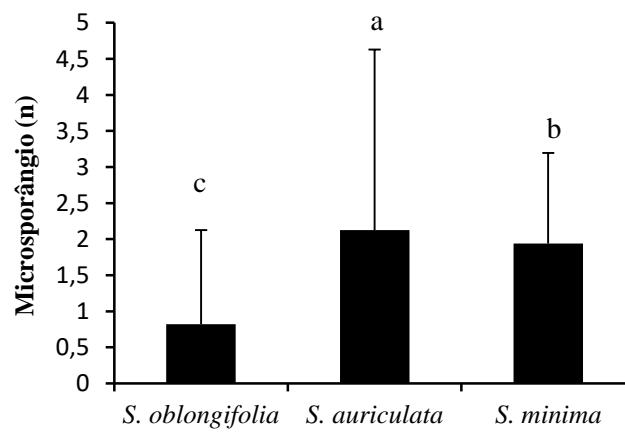
Houve diferença no número de megasporângios produzidos entre as espécies (KW = 56.179; $p < 0.0001$). A espécie com maior tamanho corporal, *S. oblongifolia*, apresentou maior número de megasporângios, que *S. auriculata*, espécie de tamanho corporal intermediário (Dunn = -7.133; $p < 0.0001$), e que *S. mínima*, espécie de menor tamanho corporal (Dunn = -14.403; $p < 0.0001$). Também, houve diferença entre a produção de megasporângio entre *S. auriculata* e *S. minima* (Dunn = 8.275; $p < 0.0001$) (Fig. 4A). Já a produção de microsporângios também se diferenciou entre as espécies (KW = 45.236; $p < 0.05$). (Figura 4B). A espécie de tamanho intermediário, *S. auriculata*, produziu mais que *Salvinia oblongifolia* (Dunn = 6.445; $p < 0.0001$) e maior que *S. mínima* (Dunn = -1.853; $p < 0.05$). Esta última também foi maior que *Salvinia oblongifolia* (Dunn = 7.683; $p < 0.0001$).

No investimento reprodutivo total (produção de megasporângios + microsporângios) não foram encontradas diferenças entre as espécies (KW = 16.642; $p > 0.05$) (Fig. 4C).

A.



B.



C.

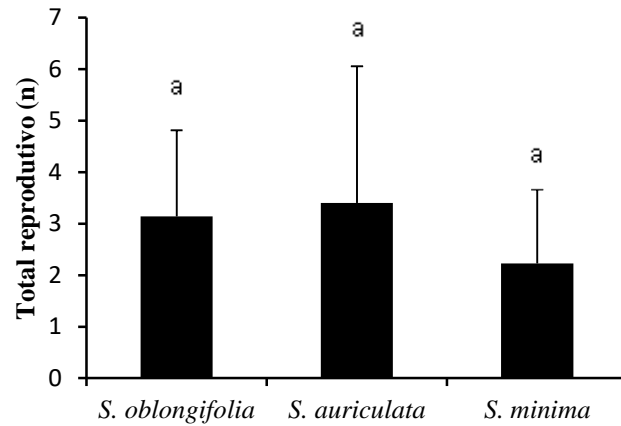


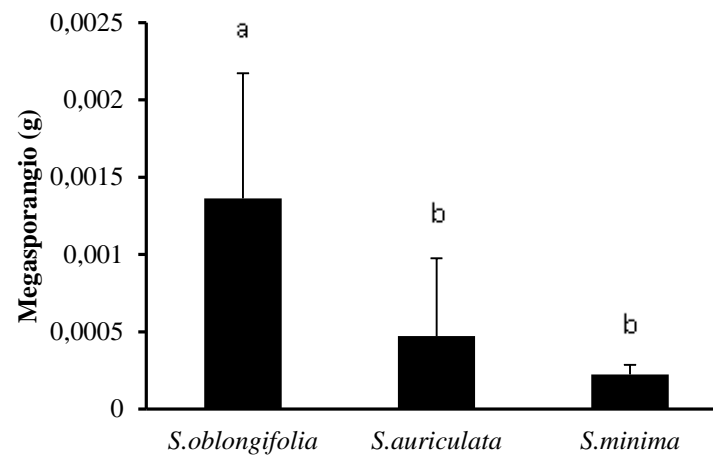
Figura 4 A. Número de megasporângios para cada espécie (*S. oblongifolia*, média ± = 2.32 ± 1.17 ; *S. auriculata* média ± = 1.28 ± 1.03 e *S. minima* média ± = 0.90 ± 0.29). B. Número de microsporângios para cada espécie (*S. oblongifolia* média ± = 0.80 ± 1.30 , *S. auriculata*, média ± = 2.13 ± 2.50 e *S. minima*, média ± = 1.94 ± 1.25). C. Total reprodutivo em cada uma das espécies (*S. oblongifolia*, média ± = 3.14 ± 1.67 , *S. auriculata*, média ± = 3.40 ± 2.65 e *S. minima*, média ± = 2.23 ± 1.43).

3.2. Alocação de biomassa para megasporângios e microsporângios dependente do tamanho corporal.

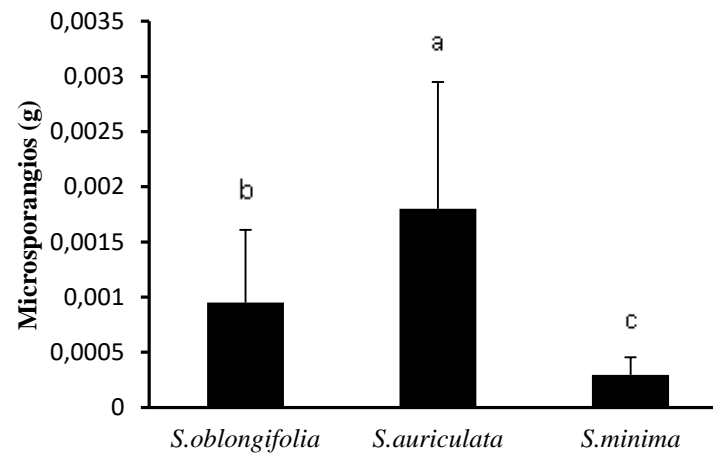
Houve diferença na alocação de biomassa dos megasporângios entre as espécies (KW = 46.177; $p < 0.05$) (Fig. 5A). A biomassa de megasporângios foi maior em *S. oblongifolia* comparada à *S. auriculata* (Dunn = -4.770; $p < 0.0001$) e *S. minima* (Dunn = 4.312; $p < 0.0001$). Entretanto, não houve diferença na alocação de biomassa para megasporângios entre *S. auriculata* e *S. minima* (Dunn = 0.085; $p > 0.05$). A alocação de biomassa para os microsporângios também foi diferente (KW = 65.665; $p < 0.05$) entre as seguintes espécies *S. oblongifolia* e *S. auriculata* (Dunn = 2.867; $p < 0.05$), *S. auriculata* e *S. minima* (Dunn = 5.313; $p < 0.0001$). Entretanto não houve diferença entre *S. oblongifolia* e *S. minima* (Dunn = -1.599; $p > 0.05$) (Fig. 5B). A alocação de biomassa para total reprodutivo megasporângios + microsporângios, também foi diferente entre as

espécies (KW = 68; $p < 0.05$) (Fig. 5C). *S. oblongifolia* diferenciou-se comparando cada par de espécies, *S. oblongifolia* e *S. auriculata* (Dunn = -2.596; $p < 0.05$), *S. auriculata* e *S. minima* (Dunn = 2.614; $p < 0.05$), e para *S. oblongifolia* e *S. minima* (Dunn = -5.275; $p < 0.0001$).

A.



B.



C.

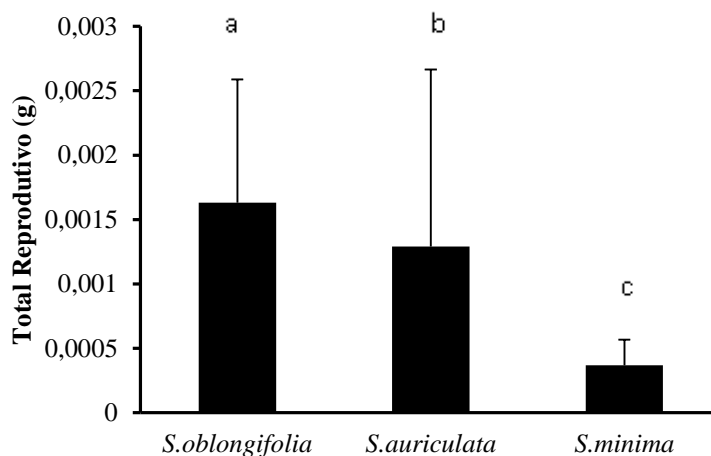


Figura 5. A. Biomassa seca de megasporângios para cada espécie (*S. oblongifolia*, média± =0.0013±0.00081 *S. auriculata*, média±0.0013±0.0014± e *S. minima*, média±= 0.0002±0.00006). B. Biomassa seca de microsporângios em cada uma das espécies (*S. oblongifolia*, média± 0.00095±0.0006, *S. auriculata*, média± 0.0018±0.0011 e *S. minima*, média± 0.00030±0.0001). C. Biomassa seca do total reprodutivo em cada uma das espécies (*S. oblongifolia*, média± 0.00163±0.0010, *S. auriculata*, média± 0.00129±0.0014, e *S. minima*, média± 0.00037±0.0002).

3.3. Diferenças na proporção entre a produção de microsporângios e megasporângios em cada espécie

Salvinia oblongifolia investe mais na produção de megasporângios do que em microsporângios (Qui-quadrado= 13.22, $p < 0,001$) (Fig. 6; Tabela 1). Os rametes da espécie, também apresentaram tanto no número de megasporângio como de microsporângio um máximo 5 (Tabela 1). Também foram encontradas diferenças entre a frequência de microsporângios e megasporângios em *S. auriculata*, onde ela produziu maior número de microsporângios que megasporângios (Qui-quadrado = 0.505, $p < 0.05$) (Fig. 6; Tabela 1). Além disso, apresentou 5 megasporângios como número máximo por ramete e até 16 microsporângios por ramete. Entretanto, no caso de *S. minima*, os rametes investem mais em microsporângios do que em megasporângios (Qui-quadrado = 79.39,

$p < 0,001$) (Figura 6). Esta espécie teve como número máximo 4 megasporângios por ramete e até 7 microsporângios por ramete (Tabela 1).

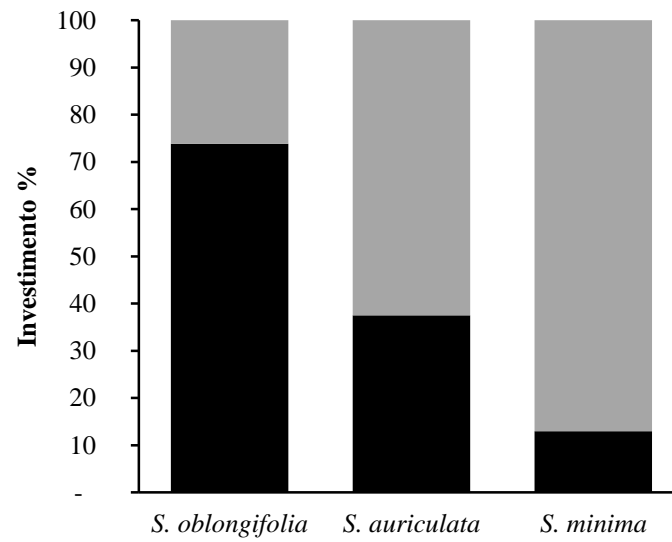


Figura 6. Investimento (%) na produção de microsporângios e megasporângios em cada uma das espécies do estudo (preto = megasporângios, cinza = microsporângios).

Tabela 1. Frequência no número de microsporângios e megasporângios nas espécies

Espécie	Estrutura reprodutiva	Nº	Frequência	Máximo	Mínimo
<i>S. oblongifolia</i>	Megasporângio	0	6		
		1	30		
		2	55		
		3	34		
		4	19		
	Microsporângio	Nº rametes	150	5	0
		0	95		
		1	18		
		2	19		
		3	9		
<i>S. auriculata</i>	Megasporângio	4	5		
		5	4		
		Nº rametes	150	5	0
		0	48		
		1	66		
	Microsporângio	2	61		
		3	9		
		4	6		
		5	1		
		Nº rametes	191	5	0
0		58			
1		36			
2		40			
3		15			
4		16			
<i>S. minima</i>	Megasporângio	5	11		
		6	6		
		7	2		
		8	2		
		9	1		
	Microsporângio	10	1		
		12	1		
		13	1		
		16	1		
		Nº rametes	191	16	0
Megasporângio	0	103			
	1	27			
	2	4			
	4	1			
	Microsporângio	Nº rametes	135	4	0
		0	7		
		1	56		
		2	35		
		3	17		
	Microsporângio	4	17		
5		2			
7		1			
	Nº rametes	135	7	0	

3.4. Investimento reprodutivo

A biomassa reprodutiva total (megasporângios + microsporângios) de cada uma das espécies não é dependente da biomassa vegetativa total (fólios aéreos, fólios submersos e rizoma) ($\text{Chisq} = 0.274$, $p = 0.871$) (Fig. 7). Porém o análise de regressão beta amostrou que as espécies investem de forma distinta más não relacionadas à biomassa vegetativa (Tabela 2).

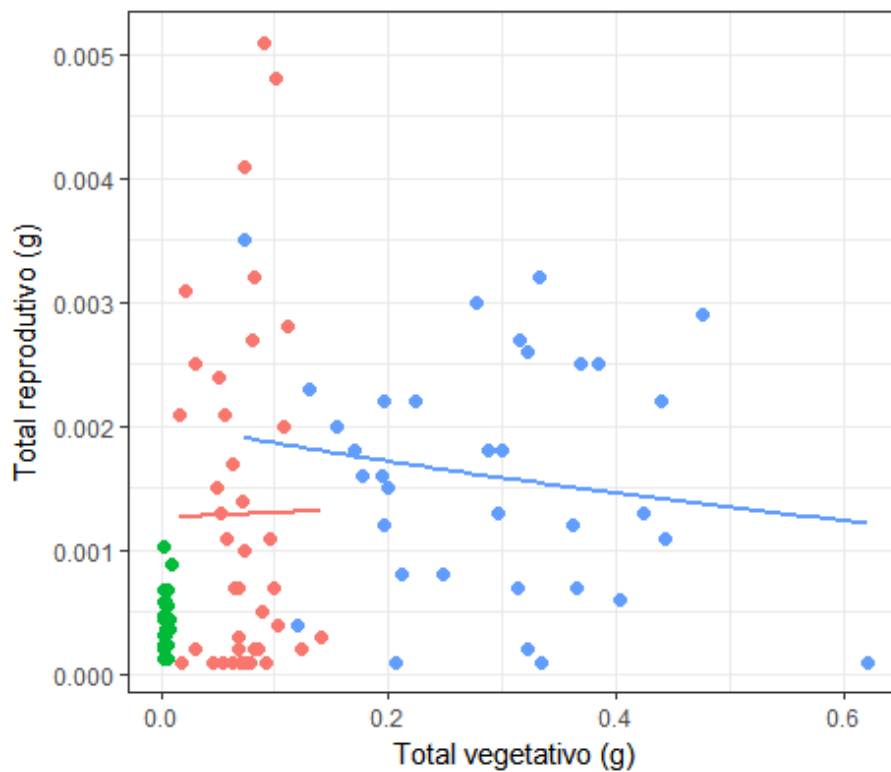


Figura 7. Relação entre o total reprodutivo e o total vegetativo em *S. oblongifolia* (azul), *S. auriculata* (vermelho) e *S. mínima* (verde).

Tabela 2. Coeficientes de análises de regressão beta

Anova(modbeta1,type="II")
Resposta: Total reprodutivo

	Df	Chisq	Pr(>Chisq)
Total vegetativo	1	1.6700	0.1962520
Espécie	2	17.5337	0.0001558
Total vegetativo* Espécie	2	0.2744	0.8717809

4. DISCUSSÃO

Os resultados mostram que a alocação no número de megasporângios está associada ao tamanho corporal vegetativo específico de cada espécie. Isto reforça a premissa de que as plantas com maior tamanho corporal investirão mais recursos em reprodução do que aquelas com tamanhos corporais menores (Barstusková *et al.*, 2015). Embora, quando se avaliou o efeito do total de biomassa reprodutiva, a hipótese de maior alocação de biomassa reprodutiva em espécies com maior tamanho corporal foi corroborada apenas para *S. oblongifolia*, a espécie com tamanho corporal maior das três estudadas. Somente ela investiu mais em biomassa de megasporângios que *S. auriculata* e *S. minima*. Já o investimento no número de microsporângios as três espécies se diferenciaram, não sendo corroborada nossa hipótese da maior biomassa vegetativa, devido a que a espécie de tamanho corporal intermediário (*S. auriculata*) apresentou maior número de microesporângios que *S. oblongifolia* (espécie de tamanho corporal maior) e que *S. minima* (espécie de tamanho corporal menor), assim como esta última também apresentou maior número de microsporângios que *S. oblongifolia*. Portanto, a hipótese da maior biomassa vegetativa também não foi corroborada, sendo a espécie com tamanho intermediário (*S. auriculata*) apresentou maior biomassa de microsporângios que as outras espécies.

Macrófitas aquáticas usualmente apresentam uma alocação de recursos para a fase reprodutiva correlacionada proporcionalmente com seu tamanho total (Li, 2014). Contudo, *S.auriculata* apesar de tamanho seu corporal intermediário, apresenta alta alocação de recursos para a produção de microesporângios, produzindo maior quantidade e biomassa do que a espécie com maior tamanho corporal (*S. oblongifolia*). Provavelmente a alocação de recursos para microesporângios na espécie *S. auriculata*, está relacionada a característica de produzir estruturas reprodutivas de baixo custo (Nagalingum,

Schneider & Pryer, 2006). Adicionalmente, *S. auriculatda* apresenta um folíolo submerso maior quando comparada com *S. oblongifolia* (Miranda, 2017), o que poderia estar relacionado com a alta produção de microesporângios.

Salvinia mínima, a espécie de menor tamanho corporal apresentou maior número de microsporângios comparada a *S. oblongifolia*, porem *S. oblongifolia* apresentou maior biomassa dos microsporangios que *S. mínima*. Esse resultado é corroborado nas amostras, onde em quase todos os rametes de *S. minima* foi registrado pelo menos um microsporângio comparado *S. oblongifolia* onde muitos dos rametes não apresentavam nenhum microsporângio e outros chegando a produzir até cinco. A maior biomassa dos microsporângios presentes em *S. oblongifolia* comparado a *S. mínima* responde a uma alocação alométrica (Muller, Schmid & Weiner, 2000), sendo a maior produção desta estrutura proporcional a um tamanho corporal maior um comprimento maior do folíolo submerso comparado *S. mínima* (Miranda, 2017). Deve-se levar em consideração que na análise dos dados, a ausência de microsporângios foi determinada pelo como um valor (zero), podendo alterar os nossos resultados no momento de trabalhar como médias, cedendo a presença de microsporângios a rametes que não possuem esta estrutura. Além disso, a constante produção de microsporângios na espécie *S. minima* comparada à produção de megasporângios estaria associado ao tamanho da planta e ao recurso disponível dela (biomassa), produzindo estruturas reprodutivas de baixo custo (Nagalingum , Schneider & Pryer, 2006) e sendo limitada ou restrita na produção das estruturas pela arquitetura da planta (Muller, Schmid & Weiner, 2000; Barstusková *et al.*, 2015).

Muitos padrões de alocação são em função de trajetórias alométricas, portanto qualquer fator que afete o tamanho do organismo será refletido na alocação para as diferentes estruturas e em suas funções. Isto está associado a uma “plasticidade passiva” (Wright & McConnaughay, 2002), que a diferença de uma plasticidade fenotípica ativa,

onde o organismo precisa de um sistema de transdução de percepção de sinal específico, para que as plantas respondam modificando ou alterando seu próprio desenvolvimento (van Kleunen & Fischer, 2005), as respostas fenotípicas ao estresse ambiental podem se observar por reduções passivas no crescimento devido à limitações de recursos (Dorn, Pyle & Schmitt, 2000), e assim considerando a este tipo de alocação um tipo de plasticidade passiva, devido a que não é realmente plasticidade (McConnaughay & Coleman, 1999).

No caso do número total reprodutivo (megasporângios e microsporângios) os resultados mostraram que as espécies não se diferenciaram. Isto pode ser explicado devido ao fato de que as plantas possuem um tamanho mínimo para se reproduzir. Portanto, quando a planta aloca seus recursos para estruturas reprodutivas, o esforço reprodutivo aumenta de forma assintótica com o tamanho da planta. As diferenças disso, as espécies sim se diferenciaram na biomassa do total reprodutivo e isto, explica porque plantas com diferentes tamanhos corporais alocam de maneira distinta, devido a que a biomassa que ela possui sempre vai repercutir na alocação de seus recursos tanto em estruturas reprodutivas com em outras (Weiner, 2004). Outra forma possível de explicar estes resultados ou testar novamente eles seria através do estudo da concentração dos nutrientes em cada uma das espécies e não por uma relação alométrica, como foi no caso de um estudo realizado em *S. auriculata*, onde as plantas com maior concentração de nitrogênio investiram mais em estruturas de reprodução (Teixeira, 2013), más relacionando essa concentração ao investimento em biomassa reprodutiva e não á quantidade de estruturas reprodutivas produzidas.

Nosso estudo mostra que a alocação não pode ser explicada apenas pelo tamanho da planta. Porém, é possível afirmar que cada espécie apresenta uma estratégia reprodutiva que melhor favoreça a sua permanência em ambientes onde a seca drástica é frequente. Isto pode ser explicado pela história de vida destas espécies (Barstusková *et*

al., 2015), onde a seleção favorecerá a reprodução em ambientes hostis (Li *et al.*, 2017), uma vez que a única forma de persistência dos indivíduos residentes nestes locais é a produção de estruturas de resistência, como são os soros, os quais garantem a manutenção das populações em ambientes sazonais (Coelho, Lopes & Sperber, 2005).

Cabe mencionar que existe um ajuste na alocação dos recursos, que corresponde a uma resposta homeostática aos desequilíbrios na disponibilidade de recursos (Mooney, Winner & Pell, 1991). Assim, em ambientes com diferenças na disponibilidade de recursos há plantas com diferentes padrões de alocação, sendo que um padrão flexível de alocação permite que uma planta se adapte às limitações de recursos causadas por vizinhos, estresses ambientais ou mudanças climáticas, produzindo-se limitações. Por exemplo, tem sido reportado que limitações de luz e carbono resultam em aumento na biomassa dos caules em relação à biomassa da raiz, assim como limitações hídricas ou de nutrientes poderiam aumentar a alocação na raiz (Bloom, Chapin & Mooney, 1985; Mooney, Winner & Pell, 1991; Lacoïnte, 2000). Dessa mesma forma, o estresse hídrico que ocorre nas lagoas do Pantanal de Minas Gerais, na época de seca, submete as espécies a realocações de seus recursos para partes da planta que favoreçam a sua sobrevivência.

A alocação, como todos os processos biológicos, é um produto da evolução. Assim, ela está ligada a todos os outros processos fisiológicos e ao comportamento integrado da planta inteira, os quais são submetidos à seleção ou otimização dos recursos. Devido à complexidade do processo evolutivo, seus efeitos devem ser simplificados para evidenciar as consequências para a alocação em uma forma que pode ser aplicada para fins preditivos, por exemplo, para prever a plasticidade da alocação em resposta à variáveis ambientais. Esta forma de derivar a alocação elimina a necessidade de estimativa empírica dos fatores de alocação e as dificuldades e incertezas associadas (Franklin *et al.*, 2012). Ou seja, para entender a alocação de recurso neste estudo, é necessário entender e simplificar os efeitos para saber se é consequência do tamanho

corporal da planta, do tamanho ou a biomassa do folíolo submerso, se é uma resposta pelas restrições arquiteturas da espécie respondendo assim à história de vida de cada uma das espécies em estudo.

Entretanto, não se pode negligenciar os aspectos filogenéticos que refletem na morfologia, por exemplo. Isto é evidenciado quando se verifica a frequência de produção de megasporângios e microsporângios. *S. auriculata* foi a espécie que produziu o maior número de megasporângios por ramete, frequentemente. Este fato realmente poderia estar associado ao tamanho do folíolo submerso, onde *S. auriculata* possui um comprimento quase duas vezes o maior comparado à *S. oblongifolia*, e quase três vezes maior comparado ao comprimento de *S. mínima* (Miranda, 2017). Dessa forma, a quantidade máxima de estruturas reprodutivas pode ser simplesmente proporcional ao tamanho dos folíolos submersos. Porém isto é um dado adicional encontrado neste trabalho, pois não foi testado, o qual poderia ser estudado futuramente.

5. CONCLUSÃO

As espécies de *Salvinia* pertencentes ao Pantanal de Minas Gerais e analisadas neste estudo indicam que a alocação de recurso para estruturas reprodutivas (megasporângios e microsporângios) respondem à aspectos filogenéticos, refletidos na morfologia, mais que à aspectos ambientais, sendo limitadas por restrições arquiteturas principalmente. Também, é possível afirmar que as espécies com tamanhos corporais maiores investirão mais em estruturas reprodutivas de alto custo como são os megasporângios. Entretanto, não foi possível corroborar nossa hipótese de que as três espécies estudadas investirão, cada uma especificamente, mais nesta estrutura. Afinal, aparentemente, a produção dos microsporângios depende mais do tamanho do folíolo submerso do que do tamanho da planta como um todo.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Barrett, S. C. H., Wilson, B. L. 1981. Colonizing ability in the *Echinochloa crusgalli* complex (barnyard grass). 1. Variation in life history. *Can. J. Bot.* **59 (1)**: 844-60.

Barrett, S. C. H., Eckert, C. G. & Husband, B. C. 1993. Evolutionary process in aquatic plant population. *Aquatic Botany*, **44**: 105-145.

Bartusková, A., Dolezal, J., Janecek, S., Lanta, V., Klimesová, J., 2015. Changes in biomass allocation in species rich meadow after abandonment: ecological strategy or allometry. *Perspectives in Plant Ecology. Evol. Syst.* **17**: 379–387.

Bateman, R. M., & DiMichele, W. A. 1994. Heterospory: the most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom. *Biological Reviews*, **69(3)**: 345-417.

Bloom, A. J., Chapin III, F. S., & Mooney, H. A. 1985. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual review of Ecology and Systematics*, **16(1)**: 363-392.

Coelho, F. F., Lopes, F. S., & Sperber, C. F. 2005. Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquatic Botany*, **81(4)**: 343-352.

De la Sota, ER 1962. Contribución al conocimiento de las Salviniaceae tropicales. II. *Salvinia auriculata* Aublet. *Darwiniana* **12**: 499-513.

Dorn, L.A., Pyle, E.H. & Schmitt, J. 2000. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution* **54**: 1982–1994.

Falling Waters Gardens Plants
 2018.<http://www.fallingwaterdesigns.com/plants/?product=salvinia-oblongifolia>

Fonseca, E. M. B., Grossi, W. R., Fiorine, R. A., & Prado, N. J. S. 2008. PCH Pandeiros: uma complexa interface com a gestão ambiental regional. *VI Simpósio Brasileiro Sobre Pequenas e Médias Centrais Hidrelétricas*.

Franklin O, Johansson J, Dewar RC, Dieckmann U, McMurtrie RE, Brännström Å, Dybzinski R. 2012. Modeling carbon allocation in trees: a search for principles. *Tree Physiology*, **32**: 648–666.

Guo, H., Weiner, J., Mazer, S. J., Zhao, Z., Du, G., & Li, B. 2012. Reproductive allometry in *Pedicularis* species changes with elevation. *Journal of ecology*, **100(2)**: 452-458.

Hoffman, G. L., & Stockey, R. A. 1994. Sporophytes, megaspores, and massulae of *Azolla stanleyi* from the Paleocene Joffre Bridge locality, Alberta. *Canadian Journal of Botany*, **72(3)**: 301-308.

Junk W. J. 1980. Áreas inundáveis- Um desafio para Limnologia. *Acta Amazonica*, **10**: 775-795.

Klekowski, J. R, 1969. The genetics and reproductive biology of ferns. In: DYER, A. F. (Ed.). *The Experimental Biology of Ferns*. London: Academic Press, 133-169.

Lacointe A. 2000. Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional–structural models. *Annals of Forest Science* **57**: 521–534.

Li W. 2014. Environmental opportunities and constraints in the reproduction and dispersal of aquatic plants. *Aquat. Bot.*, **118**: 62-70.

Luo, X., Mazer, S. J., Guo, H., Zhang, N., Weiner, J., & Hu, S. 2016. Nitrogen: phosphorous supply ratio and allometry in five alpine plant species. *Ecology and evolution*, **6(24)**: 8881-8892.

Lupia R, H Schneider, GM Moeser, KM Pryer, PR Crane, 2000 Marsileaceae sporocarps and spores from the Late Cretaceous of Georgia, U.S.A. *Int J Plant Sci* **161**: 975–988.

McConnaughay KDM & Coleman JS 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Oecologia* **113**: 447–455.

Miranda, C. V. 2017. *Salvinia* (Salviniaceae) nas regiões sul e sudeste do Brasil; 2017; Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal de Viçosa, 58 p.

Miranda, C. V., & Schwartsburd, P. B. 2016. Aquatic ferns from Viçosa (MG, Brazil): Salviniiales (Filicopsida; Tracheophyta). *Brazilian Journal of Botany*, **39(3)**: 935-942.

Mooney, H. A., W. E. Winner, and E. J. Pell. (eds.). 1991. Response of plants to multiple stresses. Academic Press, San Diego, CA.

Müller, I., Schmid, B., & Weiner, J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, **3(2)**: 115-127.

Nagalingum NS, Schneider H, Pryer KM. 2006. Comparative morphology of reproductive structures in heterosporous water ferns and a reevaluation of the sporocarp. *International Journal of Plant Sciences* **167**: 805–815.

Nagalingum, N.S., Schneider, H. & Pryer, K.M. 2007. Molecular phylogenetic relationships and morphological evolution in the heterosporous fern genus *Marsilea*. *Syst. Bot.* **32**: 16-25.

Nagalingum NS, Nowak MD, Pryer KM 2008. Assessing phylogenetic relationships in extant heterosporous ferns (Salviniales), with a focus on *Pilularia* and *Salvinia*, *Botanical Journal of the Linnean Society*, **157(4)**: 673–685.

Oliveira, A. M. D. 2016. *Geocologia do baixo curso do rio Piancó-Piranhas-Açu* (Bachelor's thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Norte).

Oregón Aquatics. 2017.
http://www.oregonaquatics.com/shop/images/salvinia_minima_9-21-03_061.jpg

Pivari, M. O.; Viana, P. L. 2009. Macrófitas aquáticas do Refúgio Estadual de Vida Silvestre do Rio Pandeiros. *MG Biota*, Belo Horizonte, **2(3)**: 42-44.

Pivari, M. O. D., Viana, P. L., & Leite, F. S. F. 2013. The Aquatic macrophyte flora of the Pandeiros river wildlife sanctuary, Minas Gerais, Brazil. *Check List*, **9(2)**: 415-424.

RStudio Team. 2015. *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Schlichting, C., & Levin, D. 1984. Phenotypic Plasticity of Annual Phlox: Tests of Some Hypotheses. *American Journal of Botany*, **71(2)**: 252-260.

Schneider, H. & Pryer, K. M. 2002. Structure and function of spores in the aquatic heterosporous fern family Marsileaceae. *Int. J. Pl. Sci.* **163**: 485–505.

Sculthorpe, CD. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. London: Edward Arnold, **610 p.**

Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., & Wolf, P. G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon*, **55(3)**: 705-731.

Sota ER. 1962. Contribución al conocimiento de las Salviniaceae neotropicales, I. *Salvinia oblongifolia* Martius. *Darwiniana* **12**: 465–485

Souza, M. A. 2016. Relações entre a ictiofauna e macrófitas aquáticas em lagoas do rio Pandeiros, Minas Gerais.

Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of life history*. Oxford University Press.

Stearns, S. C., & Hoekstra, R. F. 2003. *Evolução: uma introdução*, Vol. **379**. Atheneu.

Teixeira E. 2013. Influência do nível da água e da disponibilidade de nutrientes na alocação reprodutiva e vegetativa de *S. auriculata* Aublet (SALVINIACEAE)

Van Kleunen, M. & Fischer, M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* **165**: 49–60.

Wagner, W.H. 1973. Some future challenges of fern systematics and phylogeny. In *The phylogeny and classification of the ferns*. Edited by A.C. Jermy, J.A. Crabbe, and B.A. Thomas. *Bot. J. Linn. Soc.* **67(1)**: 245 -256.

Weih, M. 2003. Trade-offs in plants and the prospects for breeding using modern biotechnology. *New Phytologist*, **158(1)**: 7-9.

Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, **6(4)**: 207-215.

Wright SD & McConnaughay KDM. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* **17**: 119