

# Plasticidade morfológica de *Salvinia herzogii* (de La Sota) em resposta à densidade populacional

Solana Meneghel Boschilia, Sidinei Magela Thomaz\* e Pitágoras Augusto Piana

Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), Universidade Estadual de Maringá, 87020-900, Maringá, Paraná, Brasil. \*Autor para correspondência, e-mail: smthomaz@nupelia.uem.br

**RESUMO.** A plasticidade é definida como uma variação na expressão fenotípica de um genótipo que ocorre em resposta a condições especiais e que aumenta a capacidade do indivíduo de sobreviver e reproduzir sob essas condições. O presente estudo testou o efeito de diferentes densidades populacionais nas folhas submersas e flutuantes de *Salvinia herzogii*. Indivíduos dessa espécie de macrófita foram retirados de um afluente do rio Paranapanema e trazidos ao laboratório para serem acondicionados em tanques com três densidades diferentes. Transcorrido o tempo do experimento foi evidenciado, através de uma análise de variância de medidas repetidas, uma redução significativa ( $p \leq 0.001$ ) na largura das folhas que estavam sob média e baixa densidades. Com esse resultado, infere-se que *S. herzogii* possui capacidade de alterar a morfologia de suas folhas em função da densidade, refletindo em uma estratégia evolutiva que aumenta a habilidade dos rametes em competir por recursos.

**Palavras-chave:** *Salvinia herzogii*, plasticidade morfológica, estresse de densidade, macrófita aquática

**ABSTRACT. Morphological plasticity of *Salvinia herzogii* (de La Sota) in response to crowding.** Plasticity is defined as a variation in the phenotypic expression of a genotype that occurs in response to special conditions that increase the capacity of an individual to survive and reproduce under those conditions. The present study tested the effect of different population densities on the submerged and free floating leaves of *Salvinia herzogii*. Individuals of this free-floating macrophyte were collected in the Paranapanema River and brought to the laboratory where they were conditioned in tanks with three different densities. A significant reduction in the leaves width that were under medium and low densities was observed. We inferred that *S. herzogii* was able to alter the morphology of the leaves in response to density, contemplating in an evolutionary strategy that increases the ability to compete for resources.

**Key words:** *Salvinia herzogii*, morphological plasticity, density-dependent, aquatic macrophyte.

## Introdução

Dentre as comunidades existentes na biosfera, a de macrófitas é considerada como a mais produtiva (Wetzel, 1989; Moss, 1993), acumulando e armazenando nutrientes em sua biomassa, o que justifica suas altas taxas de produtividade primária e importante participação no fluxo de energia (Camargo *et al.*, 1983). Além dessas funções ecológicas, as macrófitas oferecem abrigo para um vasto número de organismos (Delariva *et al.*, 1994), substrato para a microbiota aderida (Poi de Neiff e Neiff, 1988, 1989) e constituem-se em fonte de alimento e locais para postura de ovos (Pieterse e Murphy, 1990).

Espécies do gênero *Salvinia* ocorrem em

ambientes aquáticos de muitas regiões tropicais. Atualmente são identificadas 10 espécies, todas aquáticas que possuem uma ampla distribuição geográfica, sendo ausentes em regiões frias. Em vários ambientes *Salvinia* tem proliferado indesejadamente causando prejuízos aos usos múltiplos do ecossistema. Essas macrófitas flutuantes se destacam por apresentarem habilidades para colonizar rapidamente muitos ambientes aquáticos, sendo comparáveis ao aguapé *Eichhornia crassipes* (Mitchell e Tur, 1975). O desenvolvimento excessivo dessas espécies se deve às altas taxas de crescimento e capacidade de reprodução, principalmente de forma vegetativa (Fernández *et al.*, 1990), associadas a modificações ambientais, como resultado de atividades humanas, que aumentam a

disponibilidade de nutrientes nos corpos d'água e criam condições favoráveis para o seu desenvolvimento (Gopal, 1990). Vários autores atribuem a elevada taxa de crescimento dessas plantas às altas concentrações de nutrientes (Esteves, 1988; Thomaz *et al.*, 1999), entretanto, outros autores verificaram grandes estandes de *Salvinia* mesmo em ambientes oligotróficos (Camargo e Esteves, 1995).

Visto que os ambientes naturais variam tanto espacial como temporalmente, os organismos que neles vivem alteram seu desenvolvimento, fisiologia e história de vida para sobreviver a essas variações. Essas respostas ambientais representam características evoluídas que variam entre os genótipos, as populações e as espécies (Sultan, 2000).

Assumindo uma simples relação Mendeliana de genótipo para fenótipo, esse modelo nos mostra um mecanismo genético para mudanças fenotípicas adaptativas nas populações. Um único genótipo pode produzir diferentes fenótipos em diferentes ambientes. Essa propriedade fundamental dos organismos é conhecida como plasticidade morfológica (Sultan, 2000). No trabalho de Bradshaw (1965), a plasticidade em plantas é definida como a alteração na expressão do genótipo pelas influências ambientais, podendo manifestar-se tanto morfológica como fisiologicamente. O benefício da plasticidade genotípica é a habilidade de produzir uma melhor combinação fenótipo-ambiente, que varia em diferentes ambientes, ao invés de produzir um único fenótipo em todos os ambientes.

A plasticidade tem sido estudada intensivamente em plantas, as quais tipicamente apresentam respostas do efeito do ambiente (incluindo a presença de competidores intra ou inter-específicos) em seu crescimento e desenvolvimento (Sultan, 2000). A plasticidade morfológica pode ser dramática em organismos sésseis como as plantas, as quais devem tolerar flutuações ambientais (Harvell, 1990). Essa resposta às mudanças ambientais se deve à sua flexibilidade em variar quantitativamente suas estruturas, podendo alocar e realocar recursos para vários tecidos. Características envolvidas na aquisição de recursos freqüentemente mostram padrões funcionais apropriados de plasticidade, como o aumento da alocação de biomassa para as raízes em solos pobres em nutrientes ou aumento da área foliar frente a condições de baixa luminosidade (Sultan, 1987).

Reduções do tamanho ou número de ramos, folhas, inflorescências, flores, frutos e sementes são possíveis respostas por meio das quais os indivíduos

“absorvem” o estresse de densidade na população. *Salvinia* spp é encontrada em diferentes densidades em ambientes naturais e artificiais (represas, por exemplo). Observações “*in situ*” sugerem uma grande plasticidade, refletida na forma, tamanho e peso das folhas aéreas e submersas. Esses atributos foram medidos em lagoas do Pantanal Mato-grossense por Coelho *et al.* (2000), demonstrando que, em situações de elevada densidade populacional os indivíduos pertencentes à espécie *S. auriculata* tiveram seu comprimento e tamanho das folhas submersas e flutuantes alterados. No presente trabalho, foram avaliadas algumas alterações fenotípicas nas folhas (submersas e flutuantes) da macrófita aquática *Salvinia herzogii*, resultantes da aplicação induzida de várias densidades populacionais. Testou-se a hipótese de que os atributos das folhas aéreas (comprimento e largura) e submersas (comprimento) são dependentes da densidade populacional.

### Material e métodos

Exemplares de *Salvinia herzogii* foram coletados no rio Paranapanema e trazidos, juntamente com água, para o experimento no laboratório. Em quatro bandejas de 41 x 60 x 15 cm, os exemplares foram submetidos a três densidades diferentes, em termos de cobertura: 20%, 50% e 100% da área total disponível para cada tratamento.

Esse gênero de pteridófito é caracterizado pelo hábito de vida flutuante livre, tendo como unidade básica o ramete. Cada ramete consiste de um segmento de ramo sustentando três folhas, sendo duas flutuantes e uma submersa. As folhas flutuantes são fotossinteticamente ativas, com aspecto aveludado (Croxdale, 1978), possuindo um complexo de pêlos brancos (tricomos) na superfície superior unidos nas extremidades em forma de pá de bateadeira (Pott e Pott, 2000), os quais permitem sua impermeabilização e, portanto, a flutuação do indivíduo. As folhas submersas não realizam fotossíntese e são particularmente divididas em segmentos filamentosos que se assemelham de forma notável à raízes, principalmente pelo fato de possuírem o papel de absorver água e íons (Sculthorpe, 1967; Cook, 1990).

Os exemplares da espécie foram retirados de um estande denso no reservatório de Rosana (rio Paranapanema) em dezembro de 2002 e, juntamente com a água do ambiente, foram trazidos ao laboratório. Foram selecionados aleatoriamente seis indivíduos para cada tratamento, desde que estes estivessem sadios. As bandejas com as plantas foram mantidas em ambiente externo, estando as mesmas

sujeitas às variações climáticas, mas protegidas das chuvas.

A cada três dias, com o auxílio de uma régua, foram mensurados seis exemplares de cada densidade quanto à largura e comprimento das folhas flutuantes e comprimento das folhas submersas. Simultaneamente, foi realizado um manejo para que as densidades permanecessem constantes. A escolha dos rametes foi feita de modo aleatório no primeiro dia, sendo estes marcados com barbante para que as mensurações fossem efetuadas posteriormente nos mesmos indivíduos. Os valores da largura das folhas flutuantes foram tomados na porção mediana, perpendicularmente ao sentido do alinhamento dos pêlos da superfície adaxial e o comprimento da folha, longitudinalmente. Visto que *Salvinia herzogii* possui uma rápida capacidade de proliferação (Kissmann, 1997), o experimento teve a duração de 33 dias.

No início do experimento não foram observadas diferenças significativas nas médias de cada variável entre os diferentes tratamentos (MANOVA: Wilks lambda = 0,979,  $F_{(6, 134)} = 0,23$ ,  $P = 0,964$ ), podendo assim atribuir as diferenças encontradas aos fatores verificados, sem a necessidade de analisar os dados em valores relativos ao início do experimento (dia 0).

As variações nos comprimentos das folhas submersas, das folhas flutuantes e na largura destas (CR, CF, LF, respectivamente) foram avaliadas através de análises de variância de medidas repetidas (rm-ANOVA) e de covariância (ANCOVA). Não houve a necessidade de transformações nos dados para atingir os pressupostos de homogeneidade de variância e normalidade. Porém, pelo fato de amostras tomadas em datas adjacentes de uma dada unidade experimental possuírem probabilidade de apresentar covariâncias maiores do que aquelas de datas não adjacentes, o pressuposto de esfericidade (referente à rm-ANOVA) pode não ser alcançado. Para evitar erros do tipo I ao examinar o efeito entre tratamentos quando este pressuposto não foi grosseiramente violado ( $0,05 > P > 0$ , as probabilidades ajustadas de Greenhouse-Geiser (G-G) e Huynh-Feldt (H-F) foram checadas (Scheiner e Gurevitch, 1993; Gotelli e Ellison, 2004).

## Resultados

Os resultados foram avaliados através de análise de variância unifatorial de medidas repetidas (rm-ANOVA) e análise de covariância (ANCOVA). Para os valores de CR e de CF, as interações *Densidade X Tempo* não foram significativas ( $F_{(22, 99)} = 0,68$ ,  $P$  (G-G) = 0,68,  $P$  (H-F) = 0,78 para CR e  $F_{(22, 99)} = 1,11$ ,

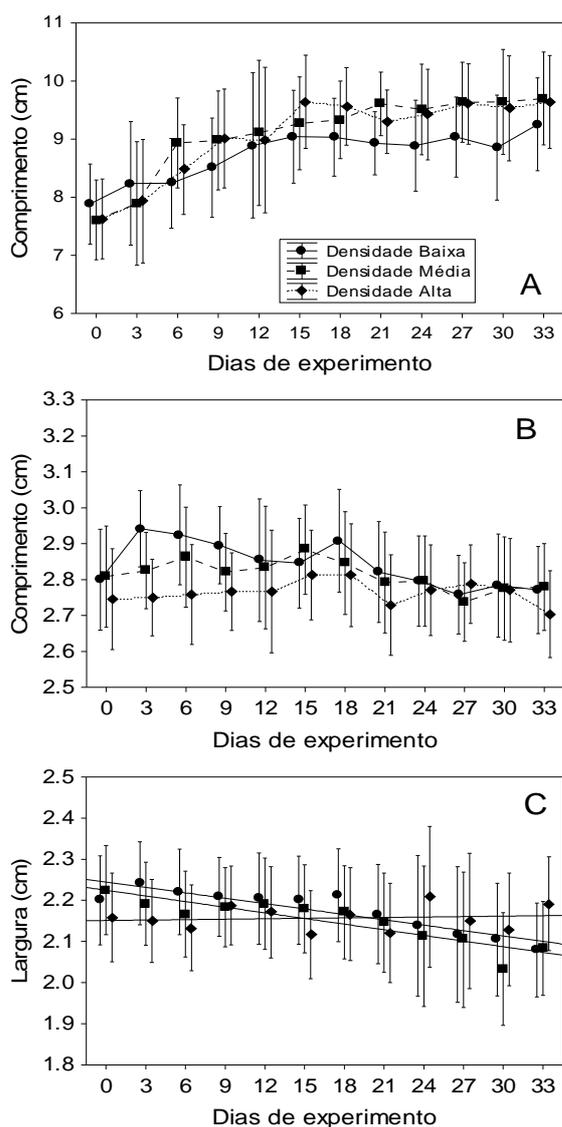
$P = 0,35$  para CF). Os efeitos principais de grupo também não foram significativos ( $F_{(2, 9)} = 0,56$ ,  $P = 0,58$  para CR e  $F_{(2, 9)} = 0,64$ ,  $P = 0,55$  para CF). No entanto, esta análise revelou efeitos significativos de *tempo* ( $F_{(11, 99)} = 14,57$ ,  $P$  (G-G) < 0,0001,  $P$  (H-F) < 0,0001 para CR e  $F_{(11, 99)} = 3,57$ ,  $P < 0,001$  para CF) (Tabela 1; Figura 1). Assim, embora tenha sido constatado um aumento progressivo dos valores de CR e uma queda dos valores do CF, a densidade não afetou de forma significativa esses dois atributos (Figura 1).

**Tabela 1.** Análise de variância de medidas repetidas univariada testando os efeitos da densidade e do tempo (data de amostragem) sobre: A) comprimento da folha submersa (CR); B) comprimento da folha (CF) e C) largura da folha (LF).

A) CR					
A1) Efeitos univariados entre tratamentos					
Fonte de variação	Df	MS	F	P	
Densidade	2	1,96	0,56	0,587	
Resíduo	9	3,47			
A2) Efeitos univariados dentro dos tratamentos					
Fonte de variação	Df	MS	F	P (G-G) <sup>#</sup>	P (H-F) <sup>##</sup>
Tempo	11	4,12	14,57	<0,0001	<0,0001
Tempo X Densidade	22	0,19	0,68	0,684	0,783
Resíduo	99	0,28			
B) CF					
B1) Efeitos univariados entre tratamentos					
Fonte de variação	Df	MS	F	P	
Densidade	2	0,073	0,64	0,549	
Resíduo	9	0,114			
B2) Efeitos univariados dentro dos tratamentos					
Fonte de variação	Df	MS	F	P	
Tempo	11	0,016	3,57	<0,001	
Tempo X Densidade	22	0,005	1,11	0,347	
Resíduo	99	0,005			
C) LF					
C1) Efeitos univariados entre tratamentos					
Fonte de variação	Df	MS	F	P	
Densidade	2	0,008	0,07	0,928	
Resíduo	9	0,107			
C2) Efeitos univariados dentro dos tratamentos					
Fonte de variação	Df	MS	F	P	
Tempo	11	0,015	4,72	<0,0001	
Tempo X Densidade	22	0,006	1,90	0,018	
Resíduo	99	0,003			

<sup>#</sup> Probabilidade ajustada de Greenhouse-Geiser. <sup>##</sup> Probabilidade ajustada de Huynh-Feldt.

Quanto aos valores da LF, a interação *Tempo X Densidade* foi significativa ( $F_{(22,99)} = 1,90$ ,  $P = 0,018$ ), o mesmo sendo constatado para o efeito do *tempo* ( $F_{(11,99)} = 4,72$ ,  $P < 0,0001$ ). Entretanto, essa análise não revelou efeito principal significativo para a *densidade* ( $F_{(2, 9)} = 0,07$ ,  $P = 0,93$ ) (Tabela 1). Como a largura da folha para cada nível de densidade apresentou tendência próxima a linear ao longo do tempo (Figura 1C), a inspeção posterior da interação *Tempo X Densidade* foi realizada por intermédio de ANCOVA. Esta análise identificou tendências decrescentes similares nas densidades média e baixa, porém, significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) da densidade alta que, manteve-se praticamente constante (Tabela 2).



**Figura 1.** Variação temporal dos valores dos comprimentos da folha submersa (A), comprimento (B) e largura das folhas (C) de *S. herzogii*, em diferentes densidades. Valores mostrados indicam média  $\pm$  95% de intervalo de confiança, n = 6.

**Tabela 2.** Análise de covariância testando o efeito da densidade na tendência linear de variação na largura da folha ao longo dos dias de experimento.

Tratamento	Intercepto	Inclinação
Densidade Baixa	2,2446 <sup>a</sup>	-0,0041 <sup>a</sup>
Densidade Média	2,2244 <sup>a</sup>	-0,0046 <sup>a</sup>
Densidade Alta	2,1568 <sup>b</sup>	0,0002 <sup>b</sup>

## Discussão

Interações competitivas, na qual o crescimento de um indivíduo é reduzido pela presença do vizinho, têm sido estudadas extensivamente (Mukuno et al., 1985; Grace e Tillman, 1990; Skálová e Krahulec, 1992). Estudos realizados *in situ*, em lagoas do Pantanal

Matogrossense, mostraram que *Salvinia auriculata* apresenta plasticidade na folha flutuante, aumentando a área foliar em elevadas densidades populacionais (Coelho et al., 2000). No presente trabalho, a interação tempo x densidade foi significativa para a LF. Como a resposta dessa variável para cada densidade apresentou uma tendência próxima à linear, ao longo do tempo, a ANCOVA foi aplicada para avaliar e identificar as diferenças nos efeitos dos tratamentos. De acordo com os resultados dessa análise, as tendências das densidades média e baixa foram similarmente decrescentes, porém, significativamente diferentes da tendência da densidade alta, que se manteve constante, ou seja, sem alterações na morfologia da condição inicial da largura da folha.

De acordo com Sculthorpe (1967), em condições de alta densidade, onde a competição é alta, *Salvinia* exibe um aumento na área foliar. Entretanto, o comprimento das folhas não se alterou no tratamento de alta densidade, diferentemente do que foi registrado por Coelho et al. (2000) e Sculthorpe (1967). Essa contradição pode ser explicada pelas condições iniciais do experimento, pois constatou-se que os indivíduos retirados do ambiente encontravam-se em bancos de macrófitas muito densos, similares ao tratamento que continha 100% de cobertura. Isso provavelmente refletiu em alterações fenotípicas que resultaram na redução da largura das folhas flutuantes, conforme observado ao final do experimento, nos tratamentos de baixa e média densidade, promovendo uma economia energética na competição por espaço e por luz. Porém, o tratamento com elevada densidade apenas se manteve nas condições encontradas *in situ*, não havendo alterações fenotípicas.

Para os comprimentos das folhas submersas, as interações densidade x tempo não foram significativas (Tabela 1). No entanto, para todas as variáveis analisadas, houve efeito significativo do tempo, podendo ser explicada que afetou de forma positiva o CR e negativa o CF. Assim, aparentemente, os exemplares direcionaram mais energia para a formação de folhas submersas durante o experimento. Esse fato pode ser atribuído a uma possível limitação de nutrientes na água, promovendo um crescimento do órgão responsável pela absorção dos nutrientes, através das folhas submersas. Resultados semelhantes foram obtidos em experimentos com as espécies *Brachypodium pinnatum* e *Dactylis glomerata* e dos gêneros *Bromus* e *Poa* (Ryser e Lambers, 1995; Wahl et al., 2001).

A espécie *Salvinia herzogii* mostra-se capaz de alterar a largura da folha, reduzindo sua largura quando em condições de menores densidades populacionais, em microcosmos. Alterações como as aqui observadas evidenciam a grande plasticidade das macrófitas aquáticas e podem auxiliá-las a aumentar a

probabilidade de as populações persistirem por maiores períodos de tempo, através de ajustes morfológicos e /ou fisiológicos.

### Agradecimentos

Somos gratos ao CNPq e Finep por fornecerem recursos para a execução desta pesquisa. S.M. Thomaz é bolsista de Produtividade em Pesquisa do CNPq e agradece a esse órgão pelo constante apoio financeiro.

### Referências

- BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* San Diego, v. 13, p. 115-155, 1965.
- CAMARGO, A.F.M.; ESTEVES, F.A. Influence of water level variation on fertilization oxbow lake of Rio Mogi-Guaçu, State of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia*, Dordrecht, v. 299, p. 185-193, 1995.
- CAMARGO, A.F.M. *et al.* Liberação de compostos orgânicos e inorgânicos para a coluna d'água durante o processo de decomposição de duas espécies de macrófitas aquáticas tropicais. In: SEMINÁRIO REGIONAL DE ECOLOGIA, 3., 1983, São Paulo. *Anais...* São Carlos: UFSCar, 1983. p. 87-99.
- COELHO, F.F. *et al.* Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* Aublet. *Aquat. Bot.*, Amsterdam, v. 66, p. 273-280, 2000.
- COOK, C.D.K. *Aquatic plant book*. Dordrecht: SBP Academic Publishing, 1990.
- CROXDALE, J.G. *Salvinia* leaves. I. Origin and early differentiation of floating and submerged leaves. *Can. J. Bot.*, Ottawa, v. 56, p. 1982-1991, 1978.
- DELARIVA, R.L. *et al.* Ichthyofauna associated to macrophytes in the upper Paraná river floodplain. *Rev. Unimar*, Maringá, v. 16 (Suplemento 3), p. 41-60, 1994.
- ESTEVES, F.A. *Fundamentos de limnologia*. Rio de Janeiro: Interciência/Finep, 1988.
- FERNÁNDEZ, O.A. *et al.* Aquatic weeds problems and management in South and Central America. In: PIETERSE, A.H.; MURPHY, K.J. (Ed.). *Aquatic weeds*. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. New York: Oxford University Press, p. 406-425, 1990.
- GOPAL, B. Nutrient dynamics of aquatic plant communities. In: GOPAL, B. (Ed.). *Ecology and management of aquatic vegetation in the Indian subcontinent*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, cap. 8, p. 177-197, 1990.
- GOTELLI, N.J.; ELLISON, A.M. *A primer of ecological statistics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 2004.
- GRACE, J.B.; TILMAN, D. *Perspectives on plant competition*. San Diego: Academic Press, 1990.
- HARVELL, C.D. The ecology and evolution of inducible defenses. *Q. Rev. Biol.*, Chicago, v. 65, p. 323-340, 1990.
- KISSMANN, K.G. *Plantas infestantes e nocivas*. 2. ed. São Paulo: BASF, 1997.
- MITCHELL, D.S.; TUR, N.M. The rate of growth of *Salvinia molesta* (S. *auriculata* Auct.) in laboratory and natural conditions. *J. Appl. Ecol.*, Oxford, v. 12, p. 213-225, 1975.
- MOSS, B. *Ecology of freshwater. Man and medium*. Oxford: Blackwell Scientific Publishing, 1993.
- MUKUNO, D.R. O. *et al.* Efeito de fatores ambientais na morfologia das plantas de Aguapé. *Rev. Bras. Bot.*, São Paulo, v. 8, p. 231-239, 1985.
- PIETERSE, A.H.; MURPHY, K.J. *Aquatic weeds: The ecology and management of nuisance aquatic vegetation*. Oxford: Oxford University Press, 1990.
- POTT, V.J.; POTT, A. *Plantas aquáticas do pantanal*. Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia: Brasília, 2000.
- POI DE NEIFF, A.; NEIFF, J.J. Decomposition of *Eichhornia crassipes* Solms in a pond of Paraná river valley and colonization by invertebrates. *Trop. Ecol.*, Varanasi, v. 29, n. 2, p. 79-85, 1988.
- POI DE NEIFF, A.; NEIFF, J.J. Dry weight loss and colonization by invertebrates of *Eichhornia crassipes* litter under aerobic conditions. *Trop. Ecol.*, Varanasi, v. 30, n. 2, p. 175-182, 1989.
- RYSER, P.; LAMBERS H. Root and leaf attributes account for the performance of fast and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant Soil*. Dordrecht, v. 1670, p. 251-265, 1995.
- SCHEINER, S.M.; GUREVITCH, J. *Design and analysis of ecological experiments*. New York: Chapman & Hall, 1993.
- SCULTHORPE, C.D. *The biology vascular plants*. London: Edward Arnold Publisher Ltd., 1967.
- SKÁLOVÁ, H.; KRAHULEC, F. The response of three *Festuca rubra* clones to changes in light quality and plant density. *Funct. Ecol.*, Oxford, v. 6, p. 282-290, 1992.
- SULTAN, S.E. Evolutionary Implications of phenotypic plasticity in plants. *Evol. Biol.*, New York, v. 23, p. 127-176, 1987.
- SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.*, Oxford, v. 5, p. 537-542, 2000.
- THOMAZ, S.M. *et al.* Aquatic macrophytes of Itaipu reservoir, Brazil: survey of species and ecological considerations. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, Curitiba, v. 42, n. 1, p. 15-22, 1999.
- WAHL, S. *et al.* Phenotypic plasticity of grass root anatomy in response to light intensity and nutrient supply. *Ann. Bot.*, London, v. 88, p. 1071-1078, 2001.
- WETZEL, R.G. Wetland and littoral interfaces of lakes: productivity and nutrient regulation in the Lawrence lake ecosystem. In: SHARITZ, R.R.; GIBBONS, J.W. (Ed.). *Freshwater wetlands and wildlife*. Oak Ridge, Tennessee: USODE Office of Scientific and Technological Information. p. 263-302, 1989.

Received on July 15, 2005.

Accepted on March 16, 2006.