

Tudo que sobe, desce: estômatos de plântulas submersas de várzea permanecem abertos na vazante do rio

Camila Vieira, Bruno Cid, João Capurucho, Laura Carolina Leal & Thallita Grande

Introdução

A inundação permanente ou temporária de planícies alagáveis por água doce ocorre como resultado da elevação do nível de rios em diversas regiões no mundo (Tockner *et al.* 2000). Este alagamento é comum em regiões que apresentam elevados índices pluviométricos, onde as planícies passam por ciclos de enchente e vazante em resposta às variações na pluviosidade (Parolin 2009). Estas planícies apresentam elevado endemismo de espécies e são ricas em árvores que conseguem sobreviver a longos períodos sob completa submersão (Whittman *et al.* 2006).

As plantas submersas experimentam uma redução de oxigênio disponível para raízes e folhas e de carbono e radiação, que são recursos essenciais para a realização da fotossíntese. Essas condições limitantes podem afetar negativamente o desempenho desses vegetais (Parolin 2009, Parolin & Wittmann 2010). Assim, apenas espécies que têm adaptações morfológicas e fisiológicas à inundação são selecionadas e

conseguem sobreviver em planícies alagadas. Para sobreviver às planícies alagáveis os vegetais apresentam duas estratégias contrastantes. Essas estratégias são a tolerância ao alagamento, caracterizada pela dormência e redução da atividade metabólica e a evitação ao alagamento, caracterizada pelo alongamento dos ramos para garantir o contato aéreo com a atmosfera (Lambers *et al.* 2008).

Em planícies com rápida vazante, ajustes fisiológicos rápidos permitem que plantas respondam prontamente a variação no nível dos rios, podendo retomar suas taxas ótimas de crescimento. A rápida retomada do crescimento é fundamental para a aptidão das espécies, uma vez que na maioria das planícies alagáveis, a inundação ocorre no período cujas condições microclimáticas, como temperatura e incidência luminosa, são ideais para o crescimento (Parolin 2009).

A manutenção de folhas verdes em plantas totalmente submersas é uma estratégia energeticamente custosa. Isto porque o ganho líquido de carbono

proveniente da fotossíntese é relativamente baixo comparado ao gasto de carbono pela respiração quando a plântula está alagada. Contudo, o custo dessa manutenção pode ser compensado pelos benefícios de uma rápida retomada do metabolismo foliar quando ocorre redução do nível de alagamento (Mommer & Visser 2005, Parolin 2009). A regulação estomática é a primeira e mais rápida resposta das folhas à redução do alagamento, pois é o que permite à planta realizar trocas gasosas com a atmosfera e retomar sua produção de biomassa (Taiz & Zeiger 2002).

Na Amazônia, várzeas são planícies que sofrem pulsos de inundação unimodal por rios de água branca, que são ricos em nutrientes e sólidos em suspensão (Sioli 1985). Este tipo de habitat possui a maior diversidade dentre todas as florestas alagáveis do mundo e possui elevada riqueza de espécies de árvores que mantêm suas folhas verdes mesmo quando submersas (Parolin & Whittman 2010). Nosso objetivo foi verificar como plântulas submersas de várzea respondem ecofisiologicamente a diferentes níveis de emersão. Nossa hipótese é que as trocas gasosas das plântulas aumentam com o grau de

exposição das plântulas a atmosfera com a vazante do rio. Esperamos que plântulas reduzam a resistência estomática e aumentem a transpiração foliar à medida que o nível de emersão aumenta.

Métodos

Realizamos o trabalho no lago do Catalão (3°9'47"S, 59° 54'29"O), uma região sob regime de água mista, formada pela mistura de água preta do rio Negro com água branca do rio Solimões. Apesar dessa mistura, a vegetação e condições químicas e físicas (como pH e salinidade) são características de várzea. Escolhemos uma área de floresta de várzea inundada e com presença de plântulas de espécies arbóreas com folhas submersas.

Selecionamos nove plântulas completamente submersas e três plântulas completamente emersas (controle) de uma espécie de Rubiaceae. Removemos as plântulas com solo, colocamos as nove totalmente submersas em baldes plásticos contendo água e protegidas contra entrada de luz. Mantivemos as três plântulas emersas em baldes sem adição de água, mas também protegidas contra incidência luminosa para que todas estivessem na

mesma condição de radiação no início do experimento.

Submetemos as nove plântulas submersas a três tratamentos distintos, com três plântulas cada: plântulas submersas, parcialmente submersas e completamente emersas. Utilizamos estes níveis de emersão para simular o alagamento das folhas e raízes separadamente, uma vez a submersão destas estruturas influenciam as trocas gasosas nos vegetais. No primeiro tratamento mantivemos as plântulas totalmente submersas. No segundo tratamento (parcialmente submersas) apenas as raízes ficaram submersas. No último, removemos toda a água, deixando a plântula totalmente emersa. Usamos as plântulas emersas coletadas em campo como grupo controle que permitiu a comparação das atividades fisiológicas foliares das plântulas recentemente expostas à atmosfera com as atividades de plântulas que estão livres da inundação por mais tempo.

Expusemos concomitantemente as plântulas de todos os tratamentos à incidência solar. Após vinte minutos de exposição solar, medimos os valores de resistência estomática (R) e transpiração (E) das folhas usando um porômetro de equilíbrio dinâmico Li 1600 (Licor, NE, USA). Realizamos as medidas em

folhas completamente expandidas e sob luz plena. Usamos o teste de Kruskal-Wallis para analisar o efeito dos tratamentos de inundação na resistência estomática e transpiração foliar. Consideramos como variáveis resposta a resistência estomática e a transpiração foliar e como variável explanatória os diferentes níveis de alagamento.

Resultados

Resistência estomática (R) e transpiração foliar (E) foram semelhantes entre os três tratamentos e o controle ($Z_{(3)} = 4,51$; $p = 0,21$ e $Z_{(3)} = 5,15$; $p = 0,16$, respectivamente; Figura 1). Apesar da ausência de influência do nível de alagamento na resistência estomática e na transpiração foliar, observamos grande semelhança entre as medidas de R e E do controle e o tratamento emerso e do tratamento parcialmente submerso e o submerso. Baseados neste padrão, formulamos a hipótese *a posteriori* que o alagamento da raiz seria o fator que mais influenciaria a resistência estomática e a transpiração foliar. Para testar essa nova hipótese, unimos o controle com o tratamento emerso (plantas sem parte alguma alagada) e os tratamentos parcialmente submerso e submerso

(plantas com pelo menos a raiz alagada) e comparamos as médias desses grupos.

Plântulas alagadas e não alagadas apresentaram resistência estomática similar ($t_{(10)} = 2,03$; $p =$

$0,07$; Figura 2A). Contudo, folhas de plântulas não alagadas transpiraram mais que as de plântulas alagadas ($t_{(10)} = 3,23$; $p < 0,01$; Figura 2B).

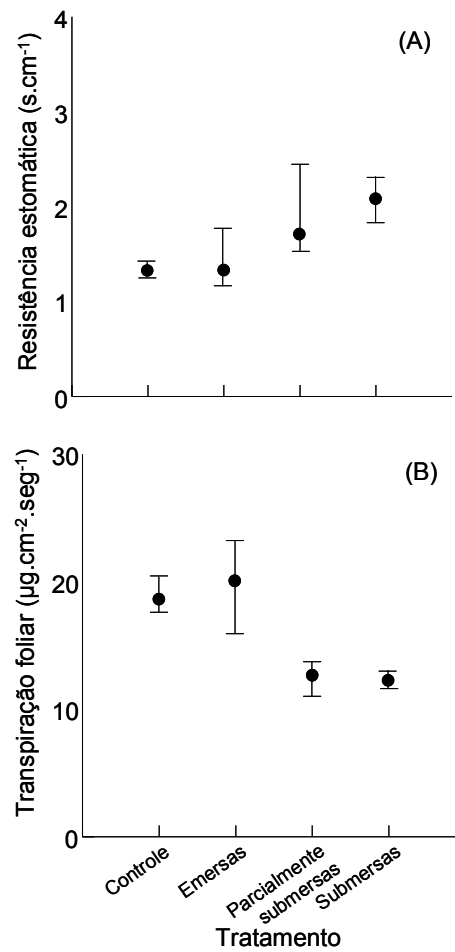


Figura 1. Resistência estomática (A) e transpiração foliar (B) de plântulas de uma espécie de Rubiaceae submetidas a diferentes níveis de alagamento. O controle refere-se às plântulas encontradas totalmente emersas no ambiente. Os pontos representam as medianas e as barras representam os quartis inferior e superior.

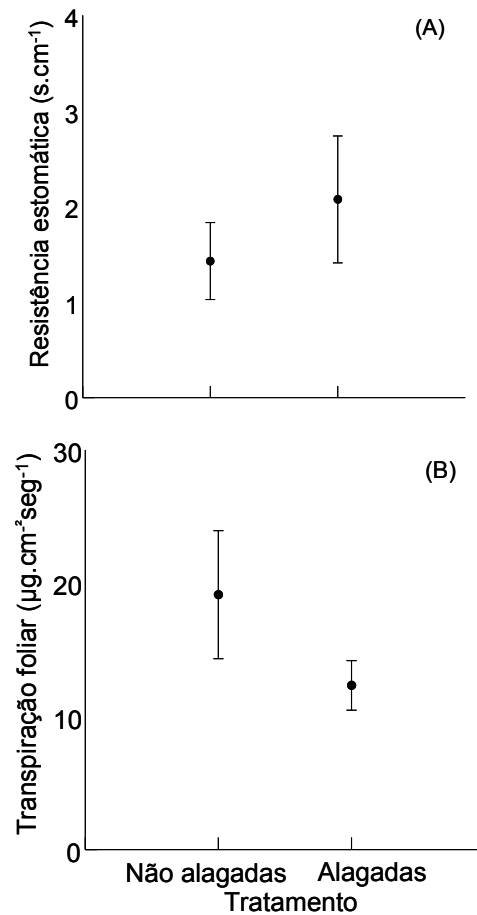


Figura 2. Resistência estomática (A) e transpiração foliar (B) de plântulas de uma espécie de Rubiaceae com e sem alagamento total da raiz. Os pontos representam as médias e as barras representam os erros padrão.

Discussão

O nível de alagamento não interferiu nas respostas fisiológicas das plântulas de várzea. A ocorrência de abertura estomática e transpiração nas plântulas submersas indicam que estas continuam ativas metabolicamente mesmo quando completamente submersas. Desta forma, manter as folhas verdes e ativas durante o alagamento, sem o fechamento

completo dos estômatos, é uma estratégia que garante a rápida retomada do crescimento durante o período de emersão.

A manutenção das funções fisiológicas sob condições de inundação não é uma resposta usualmente observada em plantas submetidas a condições limitantes/estressantes. Sob estas condições, as plantas normalmente entram em dormência, perdem suas

folhas e retomam o crescimento quando as condições se tornam favoráveis (Parolin & Wittmann 2010, Taiz & Zeiger 2002). No entanto, observamos uma diferente estratégia em plantas da família Rubiaceae em que as folhas se mantêm ativas mesmo quando submersas. Desta forma, pulsos de inundação podem não ser uma fonte de estresse para esses vegetais que estão adaptados aos regimes de inundação.

É importante ressaltar que a altura da coluna d'água na área estudada pode ter influenciado as respostas fisiológicas das plantas frente aos níveis de alagamento adotados no experimento. As folhas dos indivíduos coletados estavam próximas à superfície da lâmina d'água, onde a penetração de luz é maior comparado a regiões mais profundas. Algumas espécies de plantas apresentam taxas de crescimento positivas no início e fim dos períodos de alagamento por terem acesso à luz quando a coluna d'água é inferior a um metro (Parolin 2009). No entanto, em período de cheia, a altura da coluna d'água é maior, reduzindo a penetração de luz. Assim, as diferenças fisiológicas entre plântulas alagadas e não alagadas devem ser mais acentuadas no auge da cheia.

O alagamento das raízes parece ser um dos fatores que regula a abertura estomática dessa espécie. Este fato pôde ser evidenciado pela diferença na transpiração entre plântulas com raízes alagadas e emersas. Plantas com raízes submersas enfrentam resistência hidráulica à absorção de água, reduzindo suas trocas gasosas com o meio (Larcher 1986).

Concluimos que as plântulas em áreas de várzea apresentam elevada plasticidade aos pulsos de inundação. A espécie de Rubiaceae estudada mantêm suas folhas verdes, com estômatos abertos no final do período de submersão. Isso permite à planta uma rápida retomada do crescimento com a redução no nível dos rios.

Referências

- Lambers, H., F.S. Chapin III & T.L. Pons 2008. Plant physiological ecology. New York: Springer.
- Larcher, W. 1986. Ecofisiologia vegetal. São Paulo: Editora Pedagógica e Universitária LTDA.
- Mommer, L. & E.J.W. Visser. 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Annals of Botany*, 96:581-589.

- Parolin, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, 103:359-376.
- Parolin, P. & F. Wittmann. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants*, plq003, doi: 10.1093 / aobpla /plq003.
- Sioli, H. 1985. Amazônia: fundamentos da ecologia da maior região de florestas tropicais. Petrópolis: Editora Vozes.
- Taiz, L. & E. Zeiger. 2002. Fisiologia vegetal. Porto Alegre: Artmed.
- Tockner, K., F. Malard & J.V. Ward. 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes*, 14:2861-2883.
- Wittmann, F., J. Schongart & J.C. Montero. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 33:1334–1347.