

Relações hídricas de duas espécies de angiospermas com arquiteturas hidráulicas contrastantes.

BERGAMO, P. J.; BRITTO, P.; CABRAL, J.; KENJI R.; MARTINS C.

RESUMO

A arquitetura hidráulica das plantas influencia o movimento de água das raízes para as folhas e isto pode ter importantes conseqüências para o desempenho ecológico das plantas. O objetivo desse trabalho foi comparar o uso da água em duas angiospermas com arquiteturas hidráulicas contrastantes, usando como modelos *Miconia chamissois*, uma angiosperma com elementos de vaso, e *Drimys brasiliensis*, uma angiosperma com traqueídes, analisando características anatômicas e fisiológicas como: condutância estomática, potencial hídrico e transpiração. Medimos o potencial hídrico antes do amanhecer e ao meio-dia e a condutância estomática e a transpiração ao longo do dia. Por meio de cortes transversais de xilema e cortes paradérmicos das folhas, calculamos a condutância específica do xilema, densidade de elementos condutores e a densidade estomática. *D. brasiliensis* apresentou maior densidade de conduítes com menor diâmetro, potencial hídrico mais negativo e menor controle da transpiração que *M. chamissois*. O sistema hidráulico de *M. chamissois* apresenta maior potencial de condução de água, mas seus estômatos são mais sensíveis a elevados DPV. O forte controle estomático e potenciais hídricos menos negativos sugerem que *M. chamissois* é menos tolerante a déficits hídricos que *D. brasiliensis*. O funcionamento estomático de *D. brasiliensis* é pouco comum em angiospermas e semelhante ao padrão recentemente descrito para licófitas e pteridófitas.

INTRODUÇÃO

O conjunto das estruturas condutoras de água de uma planta é chamado arquitetura hidráulica. Segundo Tyrees & Ewers (1991), o design hidráulico das árvores influencia o movimento de água das raízes para as folhas e esses diferentes designs podem ter diferentes conseqüências no uso de água para as espécies de plantas. É possível estabelecer diferenças entre os sistemas condutores dos grandes grupos de traqueófitas. Em angiospermas, em geral, o tecido xilemático é formado por elementos de vaso, enquanto em gimnospermas o mesmo tecido é composto por traqueídes.

Em geral, elementos de vaso têm maior diâmetro e placas de perfuração especializadas, o que proporciona uma condutância hidráulica mais eficiente do que os traqueídes, que têm menor diâmetro e não possuem placas de perfuração (Zimmerman, 1983; Tyree & Ewers, 1991; 1996; Sperry, 1995 *apud* Feild & Holbrook, 2000). O maior diâmetro dos elementos de vasos poderia ser um dos fatores para explicar a distribuição mais ampla de angiospermas em todo o mundo. A maior capacidade em transporte de água dos vasos do xilema viabilizou a ocupação de ambientes mais secos ou perturbados, favorecendo o desenvolvimento de folhas mais resistentes à dissecação e com melhores taxas de trocas gasosas (Carlquist, 1975; 1996; Young, 1991; Doyle & Donogue, 1986; Bond, 1989 *apud* Feild & Holbrook, 2000).

Plantas com um sistema hidráulico formado por traqueídes podem fazer uso da água de maneira diferente das plantas com sistema hidráulico formado por elementos de vaso. Essa

diferença pode estar associada à condutância hidráulica, que está intimamente ligada à arquitetura hidráulica da planta (Andrade et al. 1998; Erwes, Oren & Sperry, 2000; Hacke *et al.* 2000; Schäfer, Oren & Tenhunen, 2000; Maherali & DeLucia, 2001; Mencuccini, 2003 *apud* Addington *et al.* 2006). A diferença nas condutâncias hidráulicas entre traqueídes e elementos de vaso pode gerar variações em algumas características fisiológicas das plantas, como condutância estomática, já que esta está relacionada com a condutância hidráulica ao longo do caminho do solo até as folhas (Sperry, Alder & Eastlack, 1993; Saliendra, Sperry & Comstock, 1995; Bond & Kavanagh, 1999; Meinzer *et al.* 1999; Hubbard *et al.* 2001 *apud* Addington *et al.* 2006), potencial hídrico e transpiração.

O objetivo desse trabalho foi comparar o uso da água em duas angiospermas com arquiteturas hidráulicas contrastantes, usando como modelos *Miconia chamissois*, uma angiosperma com elementos de vaso, e *Drimys brasiliensis*, uma angiosperma com traqueídes, analisando características anatômicas e fisiológicas como: condutância estomática, potencial hídrico e transpiração.

Era esperado que os indivíduos de *M. chamissois* apresentassem menor condutância estomática ao longo do dia e, por conseqüência, menor variação do potencial hídrico, pois, devido ao maior diâmetro de seus elementos condutores, estariam mais propensos à perda de água que os indivíduos de *Drimys*.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado no município de Itirapina, SP, no mês de fevereiro de 2011, em uma floresta paludícola na Estação Ecológica de Itirapina, onde coletamos as espécies *Drimys brasiliensis*, espécie com traqueídes e *Miconia chamissois*, espécie com elementos de vaso. Cinco indivíduos de cada espécie foram marcados e um ramo de cada indivíduo foi coletado para as preparações anatômicas.

Para as medidas do diâmetro e densidade dos vasos os ramos foram seccionados transversalmente à mão livre com auxílio de gilete, clarificados com hipoclorito de sódio 5%, corados com Safrablau e montados em gelatina (Kraus & Arduim, 1997), entre lâmina e lamínula, para observação da área de xilema.

Para as medidas de densidade estomática foram feitos cortes paradérmicos nas folhas, clarificados com hipoclorito de sódio 5%, corados com Safrablau e montados em gelatina (Kraus & Arduim, 1997), entre lâmina e lamínula, para a visualização dos estômatos. A fim de remover parte dos depósitos de cutina e ceras na superfície das folhas de *Drimys*, que dificultavam a visualização dos estômatos, após clarificação, as secções foram mantidas em acetona por cinco minutos, posteriormente lavadas em água, coradas e montadas. Fotografamos as lâminas em microscópio com máquina fotográfica digital e utilizamos como padrão para fotografar os ramos o aumento de 10 vezes, e para as folhas o aumento de 40 vezes.

O diâmetro e a densidade dos elementos condutores no ramo foram calculados mediante a análise das fotos no programa ImageJ. Com base nesses dados, foram realizados os cálculos da condutância específica do xilema para os cinco indivíduos de cada espécie, a partir da lei de Poiseuille: $k_{\eta} = (\pi\rho/128\eta) \sum_{i=1}^n (d_i^4)$, onde k_{η} é a condutância hidráulica, ρ é a densidade do fluido, η é a viscosidade do fluido e d é o diâmetro do vaso.

Nas folhas, contamos o número de estômatos para o cálculo da densidade estomática. A escala para conversão das medidas tomadas foi baseada num traço de tamanho conhecido.

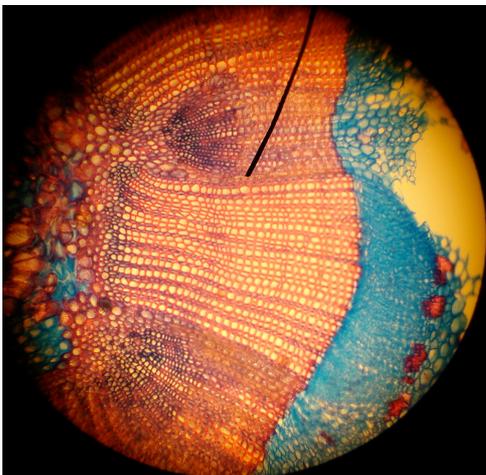
No período entre 7:20 e 16:20 medimos, a cada hora, a resistência estomática, transpiração de cada indivíduo, além da umidade relativa e temperatura do ar com o auxílio de um porômetro (Steady-state Porometer Li-cor). Os valores obtidos de umidade relativa e temperatura foram

utilizados para o cálculo do DPV. Medimos o potencial hídrico de cada indivíduo antes do nascer do sol e ao meio dia com o auxílio de uma câmara de Scholander.

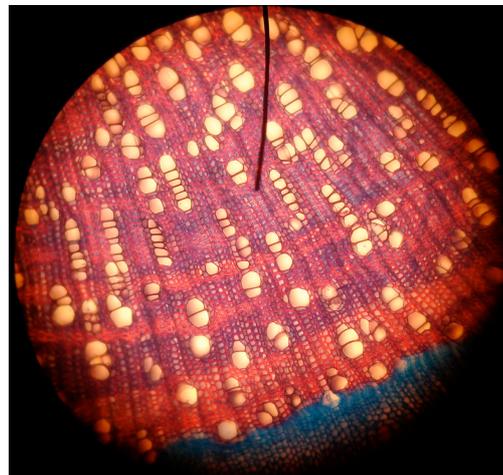
Os diâmetros médios dos vasos, a densidade de estômatos e a condutância específica do xilema foram comparados utilizando o teste de Mann-Whitney, enquanto foram feitas análises de correlação para os dados fisiológicos e para o DPV.

RESULTADOS

O diâmetro médio (Figuras 1 e 3) e a condutância específica dos traqueídes (Figura 4) de *Drimys brasiliensis* foram menores que dos elementos de vaso de *Miconia chamissois* (teste Mann-Whitney U: $Z = -23,264$, $p=0,00$ e $Z = -2,611$, $p=0,009$, respectivamente). A densidade média (Figuras 1 e 5) dos traqueídes de *D. brasiliensis* foi maior do que a dos elementos de vaso de *M. chamissois* (teste Mann-Whitney U: $Z = 2,611$, $p=0,009$).

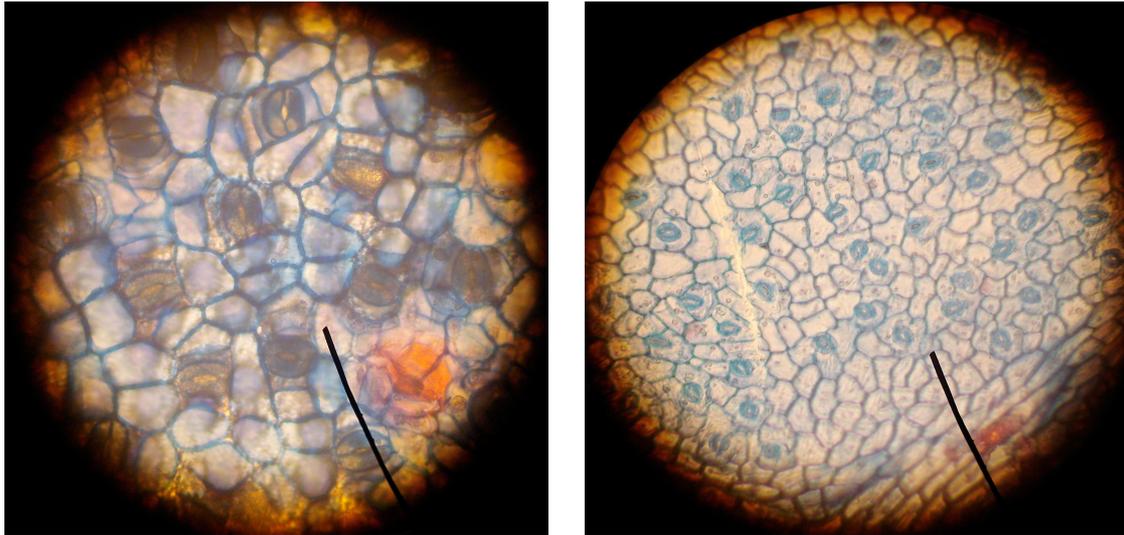


(a)



(b)

Figura 1 – Cortes transversais do ramo de *Drimys brasiliensis* (a) e de *Miconia chamissois* (b) evidenciando o xilema. Aumento de 10x.



(a)

(b)

Figura 2 - Cortes paradérmicos de folhas de *D. brasiliensis* (a) e de *M. chamissois* (b), evidenciando estomatos. Aumento de 40x.

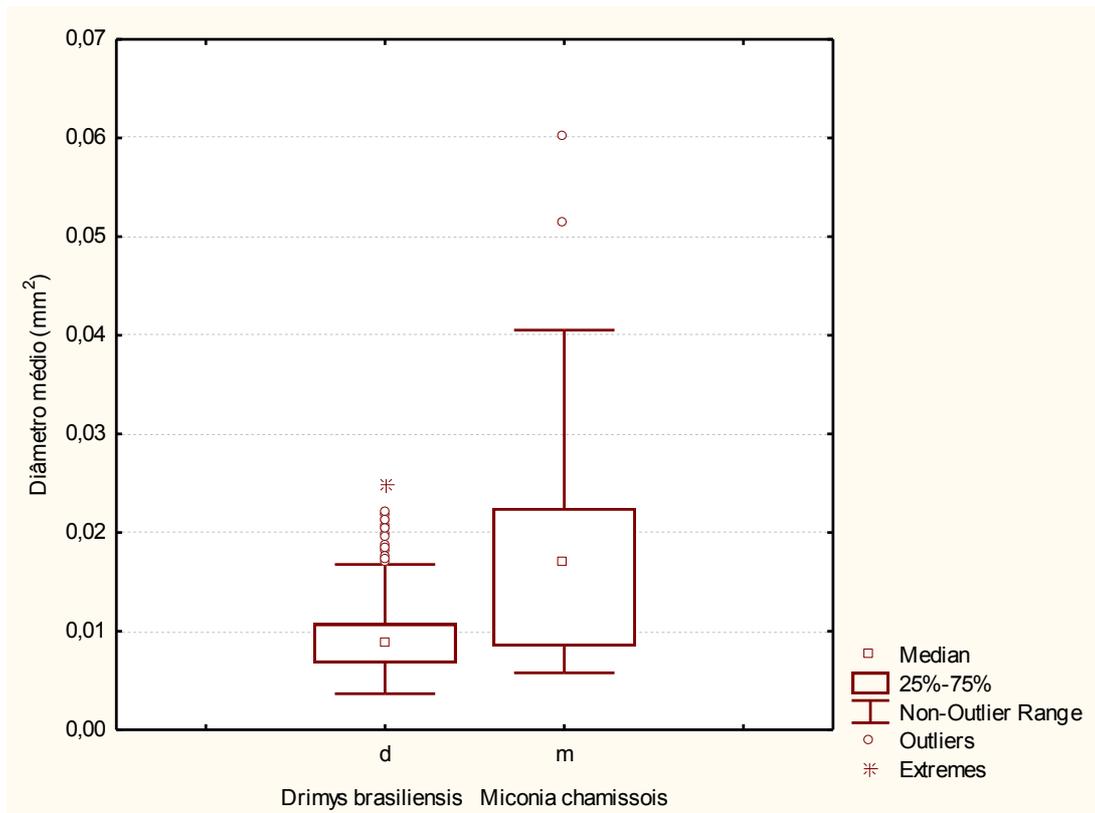


Figura 3 – Diâmetros médios dos elementos condutores de *D. brasiliensis* (n = 2479 traqueídes) e *M. chamissois* (n = 723 elementos de vaso).

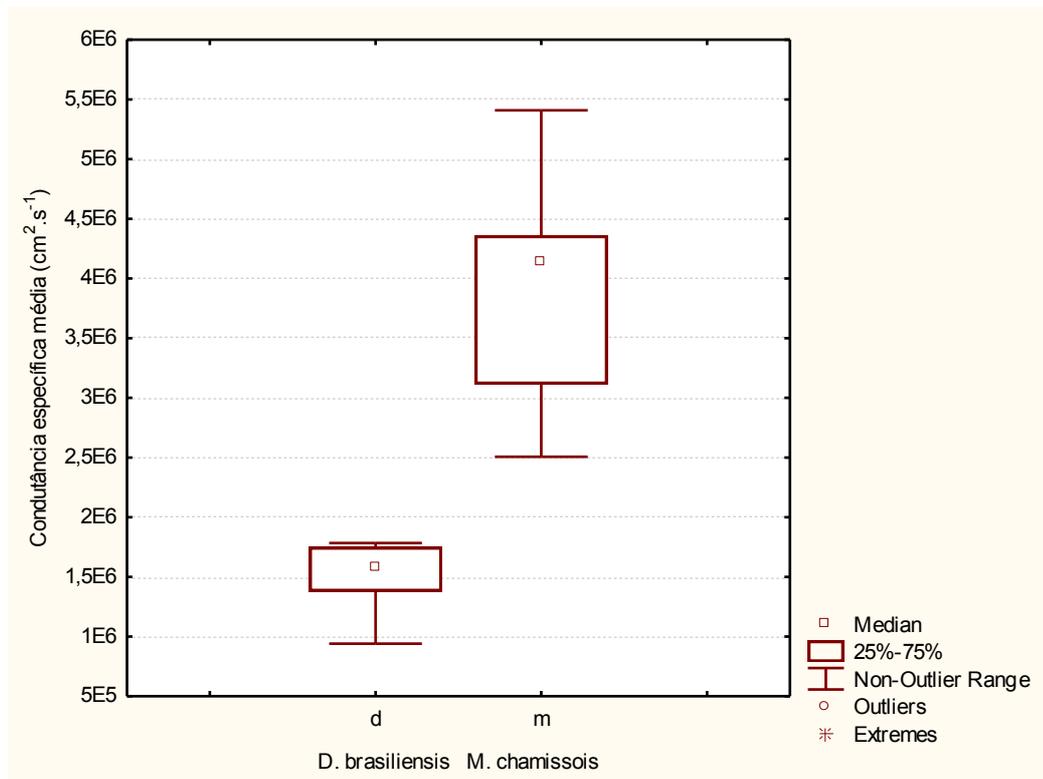


Figura 4 – Conduâncias específicas de *D. brasiliensis* (n = 5) e *M. chamissois* (n = 5).

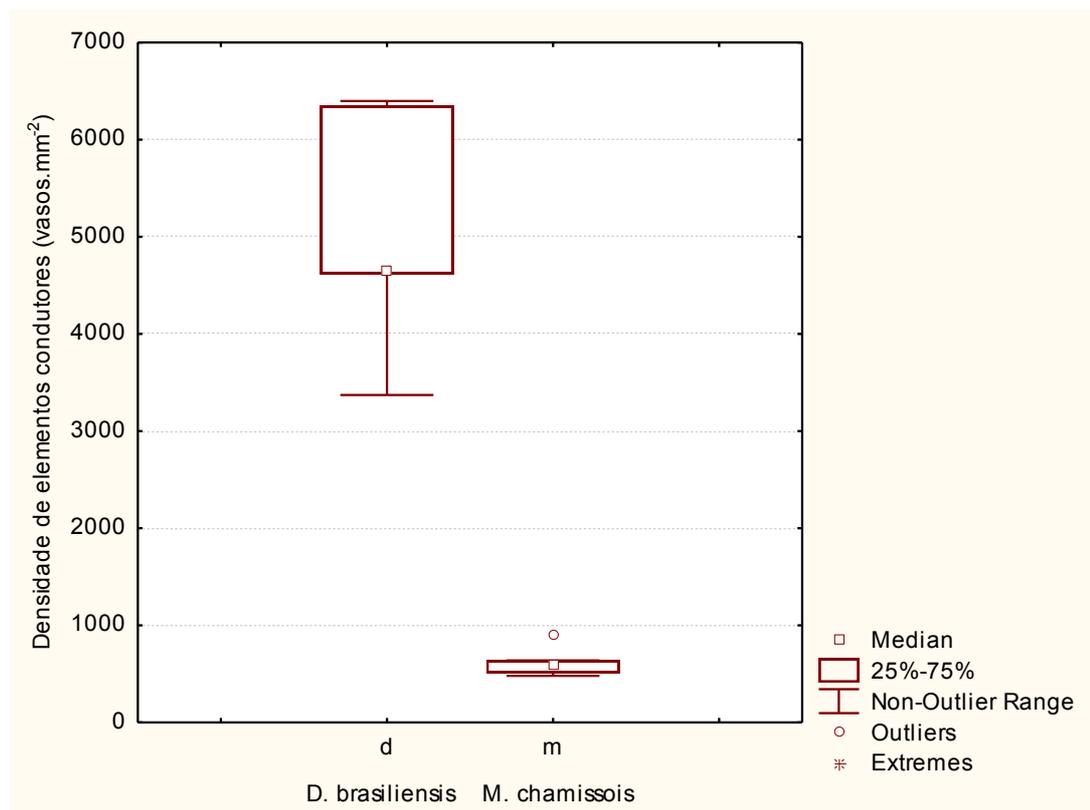


Figura 5 – Densidades médias de elementos condutores de *D. brasiliensis* (n = 5) e *M. chamissois* (n = 5).

O DPV aumentou continuamente até as 15:20 e diminuiu após este horário. A variação na condutância estomática média de *M. chamissois*, durante as medições, foi maior que a de *D. brasiliensis* (Figura 6). A condutância de *M. chamissois* seguiu o mesmo padrão do DPV até o meio do dia e diminuiu quando o DPV ultrapassou 1,6KPa. *D. brasiliensis* já começou o dia com condutância alta e a manteve assim durante todo o dia.

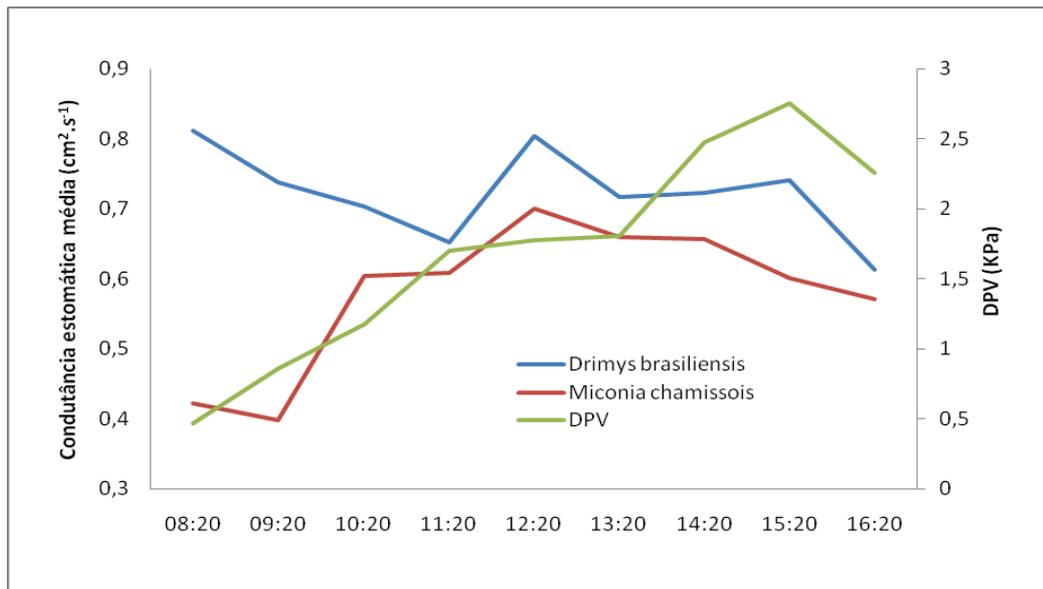


Figura 6 - DPV e condutâncias estomáticas médias de *D. brasiliensis* (n = 5) e *M. chamissois* (n = 5). Para cada horário, estão representadas as médias dos cinco indivíduos de ambas as espécies. Em vermelho, a condutância estomática de *M. chamissois* acompanha o aumento do DPV, até 12:20 onde seu potencial hídrico parece ter alcançado seu limite.

Houve correlação entre DPV e transpiração tanto para *M. chamissois* (Figura 7) quanto para *D. brasiliensis* (Figura 8).

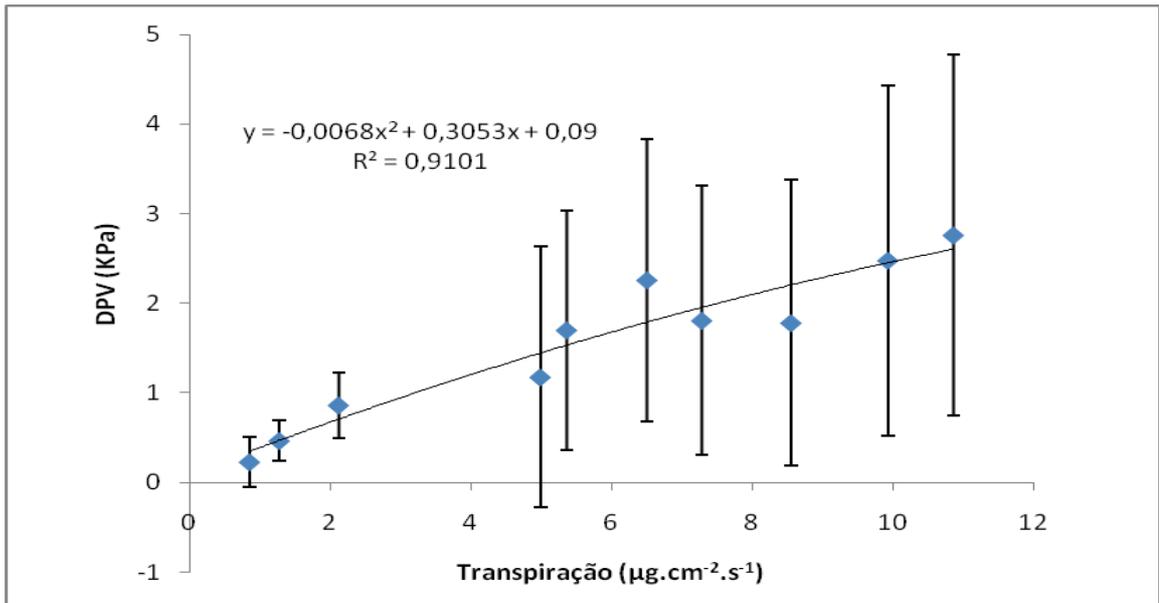


Figura 7 – Correlação entre DPV e transpiração de *M. chamissois*. Cada ponto representa a média dos cinco indivíduos medidos em um horário; as barras verticais, os erros padrão.

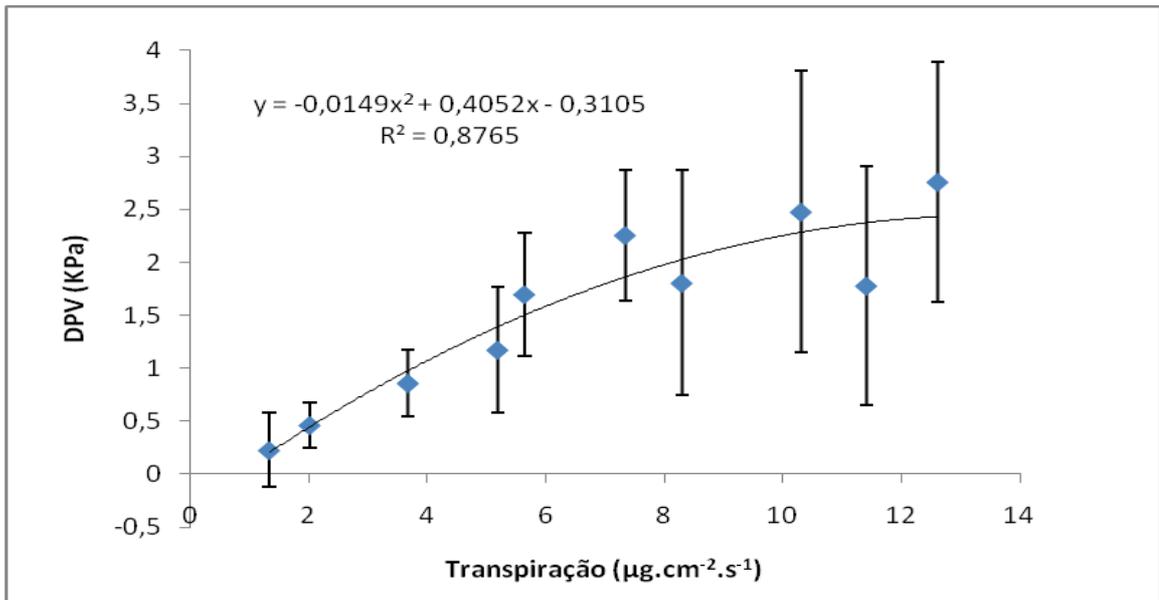


Figura 8 – Correlação entre DPV e transpiração de *D. brasiliensis*. Cada ponto representa a média dos cinco indivíduos medidos em um horário; as barras verticais, os erros padrão.

Foi encontrada correlação entre condutância estomática média e transpiração para *M. chamissois* (Figura 9), mas não para *D. brasiliensis* (Figura 10).

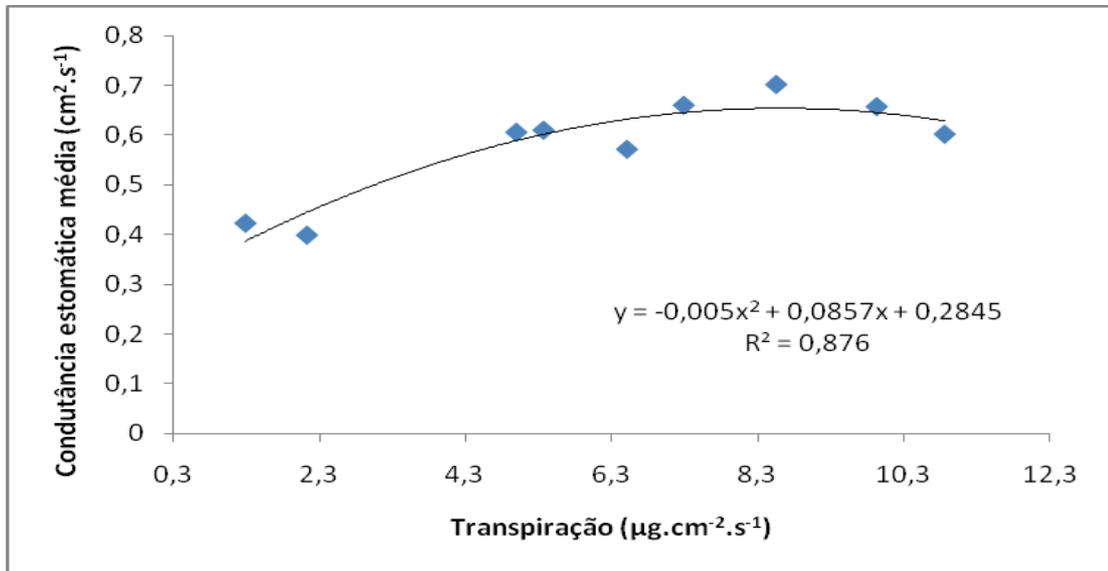


Figura 9 – Correlação entre condutância estomática média e transpiração de *M. chamissois*.

Cada ponto representa a média dos cinco indivíduos medidos em um horário.

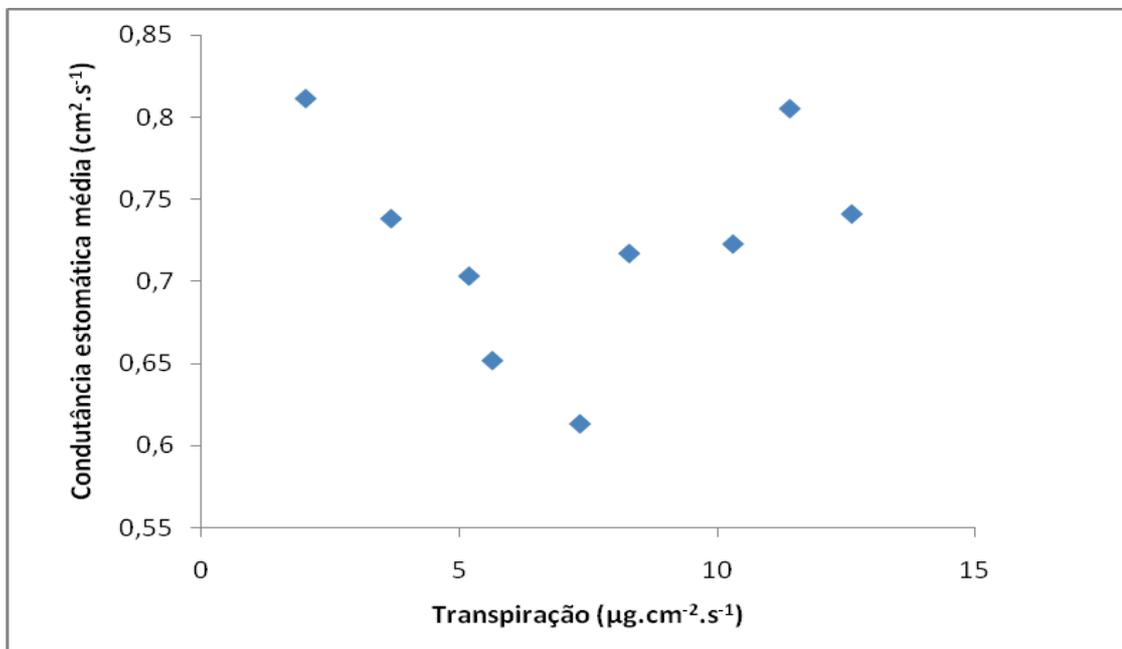


Figura 10 – Correlação entre condutância estomática média e transpiração de *D. brasiliensis*.

Cada ponto representa a média dos cinco indivíduos medidos em um horário.

O potencial hídrico medido as 12:20 foi mais negativo para *D. brasiliensis* (Teste t, $p=0,014$) (Figura 11).

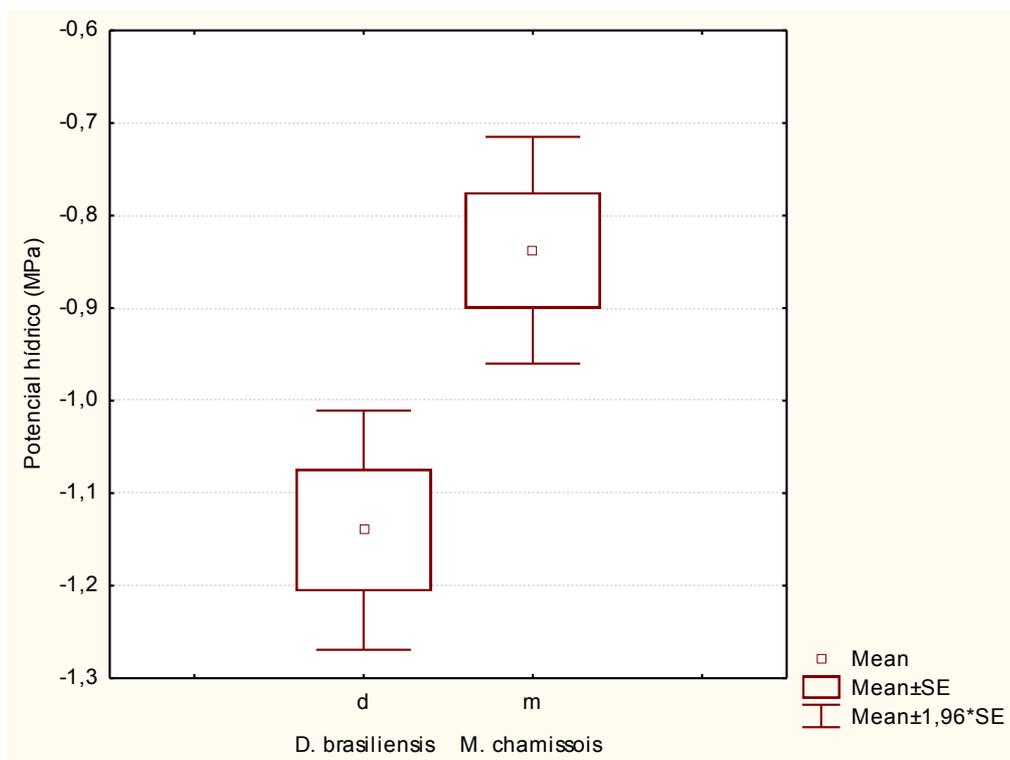


Figura 11 – Potenciais hídricos, medidos ao 12:20, de *D. brasiliensis* (n = 5) e *M. chamissois* (n = 5).

Não houve correlação entre o potencial hídrico ao meio dia e a condutancia estomática dos indivíduos de *Drimys brasiliensis* (Figura 12), mas houve correlação para *Miconia chamissois* (Figura 13).

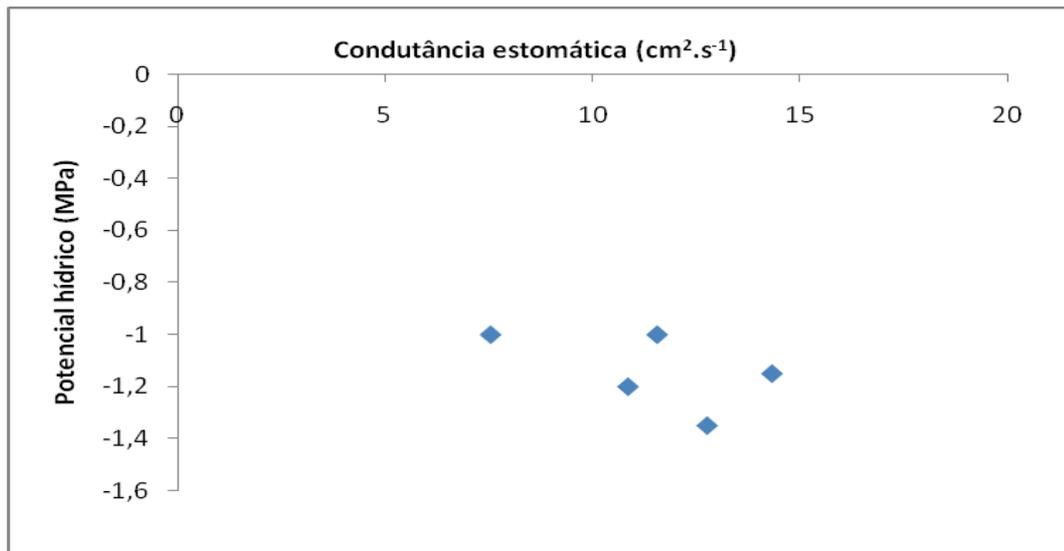


Figura 12 – Correlação entre potencial hídrico e condutância estomática dos indivíduos de *D. brasiliensis*. Cada ponto representa a medição de um indivíduo tomada ao 12:20.

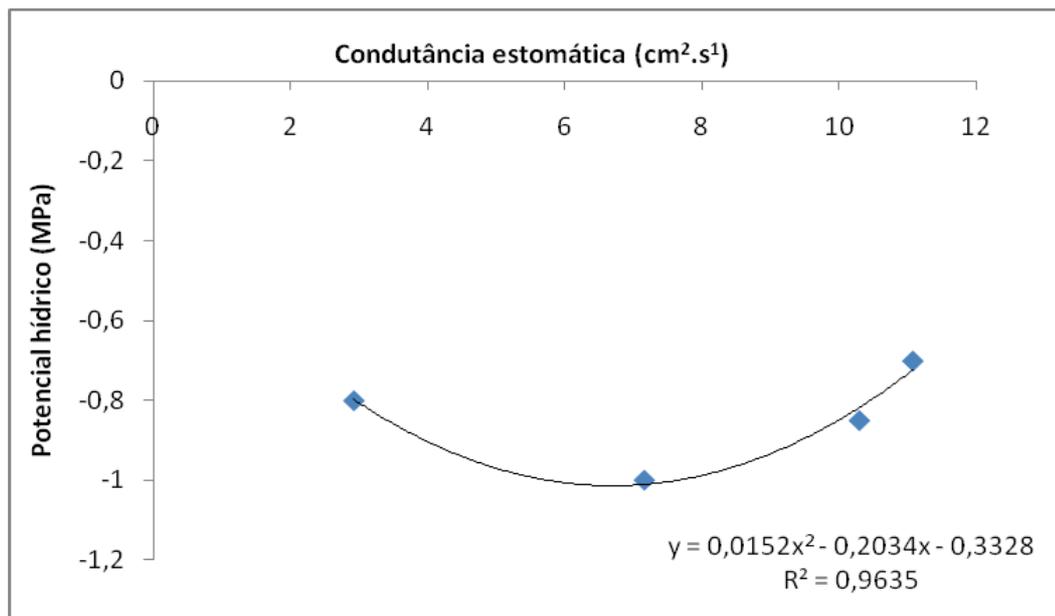


Figura 13 – Correlação entre potencial hídrico e condutância estomática dos indivíduos de *M. chamissois*. Cada ponto representa a medição de um indivíduo tomada ao 12:20.

Houve correlação entre DPV e condutância estomática média para *Drimys brasiliensis* (Figura 14) mas não houve correlação para *Miconia chamissois* (Figura 15).

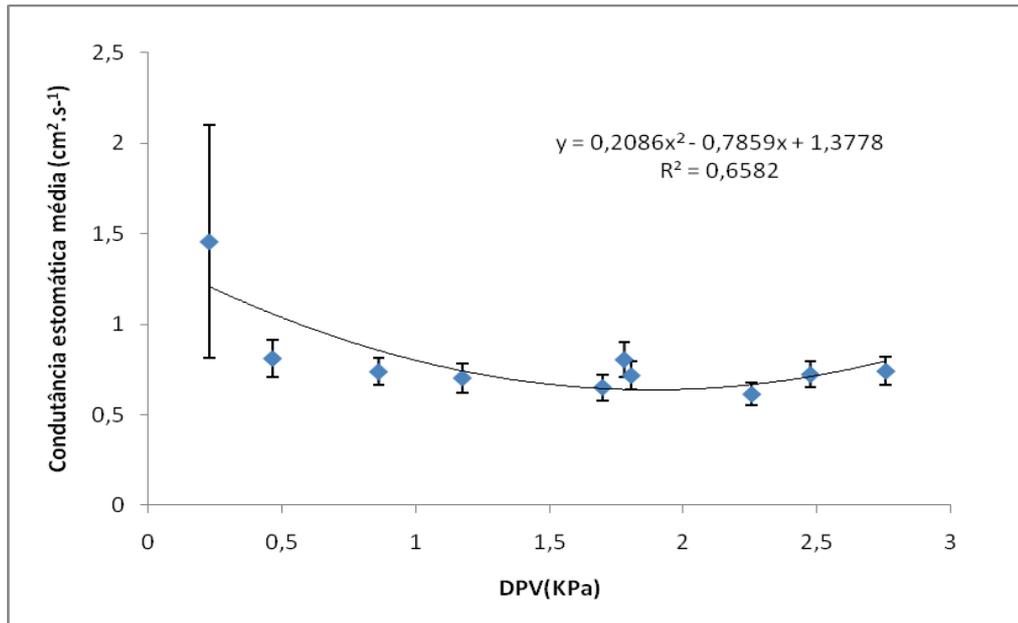


Figura 14 – Correlação entre condutância estomática média e DPV de *D. brasiliensis*. Cada ponto representa a média dos cinco indivíduos medidos em um horário; as barras verticais, os erros padrão.

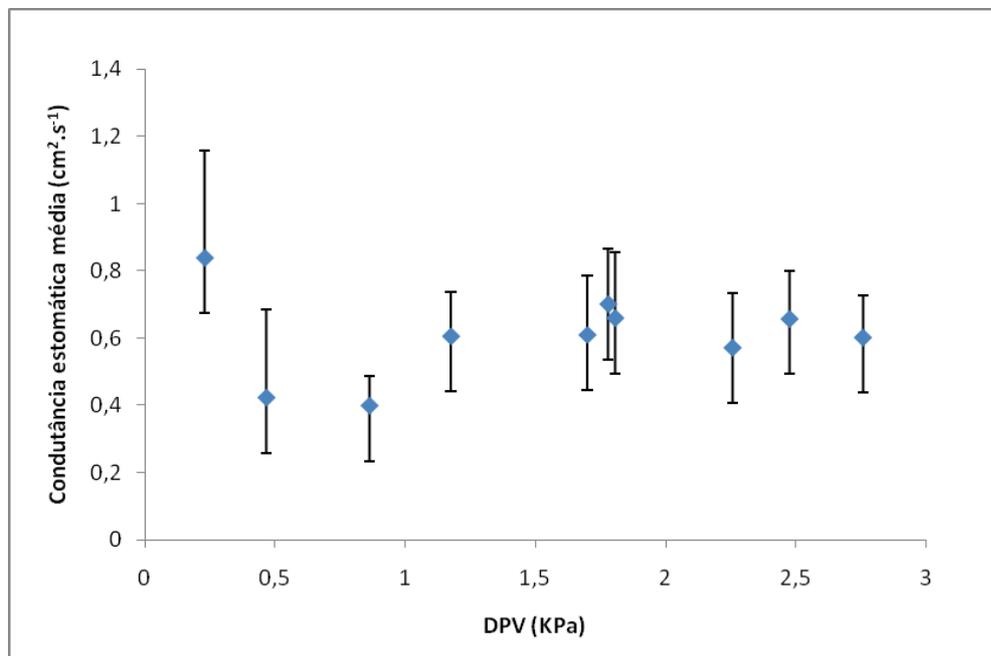


Figura 15 - Correlação entre condutância estomática média e DPV de *M. chamissois*. Cada ponto representa a média dos cinco indivíduos medidos em um horário; as barras verticais, os erros padrão.

Foi encontrada correlação entre a razão densidade estomática/densidade de vasos e a raiz quadrada da resistência estomática dos indivíduos para *M. chamissois* (Figura 16), mas não foi encontrada correlação para *D. brasiliensis* (Figura 17).

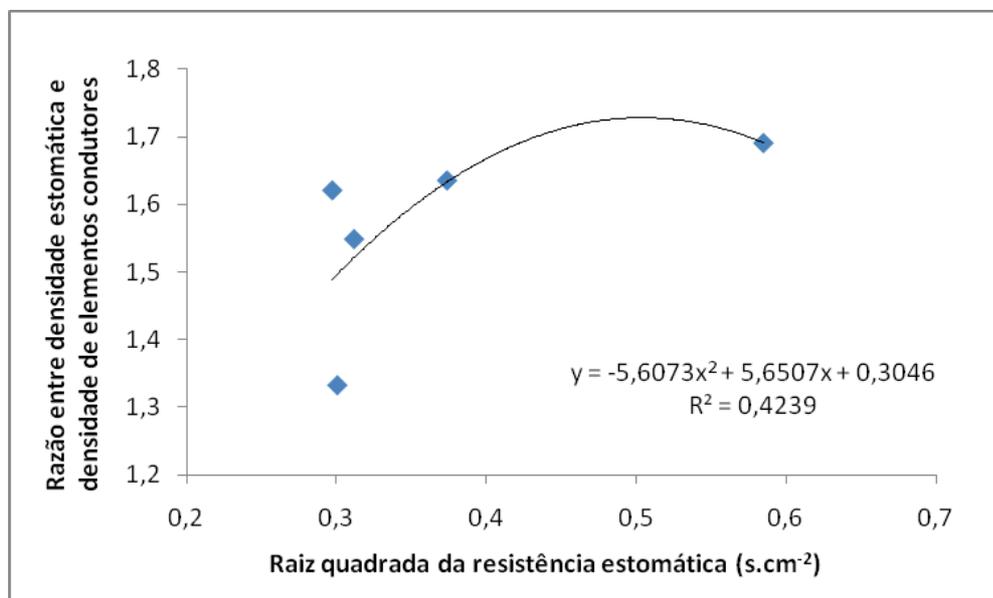


Figura 16 – Correlação entre a razão densidade estomática/densidade de elementos condutores e a raiz quadrada da resistência estomática para *M. chamissois*. Cada ponto representa a média dos cinco indivíduos.

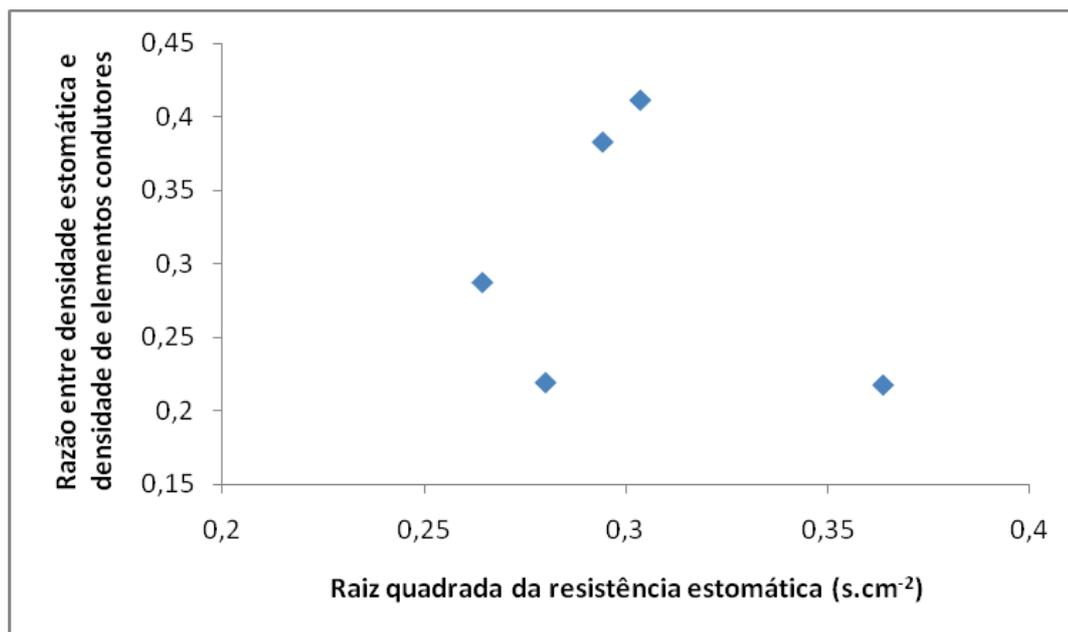


Figura 17 – Correlação entre a razão densidade estomática/densidade de elementos condutores e a raiz quadrada da resistência estomática para *D. brasiliensis*. Cada ponto representa a média dos cinco indivíduos.

DISCUSSÃO

A diferença encontrada na arquitetura hidráulica entre as espécies implica em diferentes condutividades de acordo com as características encontradas em cada elemento condutor. O xilema de *Miconia chamissois* é formado por elementos de vaso, que possuem maior diâmetro que os traqueídes de *Drymis* (Figura 3) e menor densidade de elementos condutores (Figura 5). O maior calibre do elemento de vaso implica num fluxo maior de água pela planta, já que um aumento de uma ordem no diâmetro do vaso provoca um aumento de quatro ordens na condutância, como mostram Tyree & Ewers (1991) (Figura 4). O maior fluxo de água aumenta a propensão à transpiração, e isso requer um controle mais rígido da abertura e fechamento dos estômatos. Portanto, *M. chamissois* é mais sensível à perda de água por transpiração, e apresenta maior variação na condutância estomática por fechar seus estômatos nos períodos de maior DPV (Figura 6). O ganho fotossintético em manter os estômatos abertos neste período não compensaria a perda de água por transpiração.

Com a queda do potencial hídrico, *M. chamissois* teve uma maior resistência estomática (Figura 13). O contrário também aconteceu, quando o potencial hídrico atingiu valores mais altos, a resistência estomática foi menor, o que indica que os estômatos estavam abertos. Essa correlação entre resistência estomática e potencial hídrico de *M. chamissois* indica que o status hídrico dos indivíduos influenciam no fechamento estomático.

Para os indivíduos de *Drimys brasiliensis*, não houve variação significativa da condutância estomática ao longo do dia. A pequena variação observada está relacionada à variação do DPV (Figura 14). Essa relação mostra que *D. brasiliensis* possui um menor controle da abertura e do

fechamento dos seus estômatos, pois a condutância estomática nesses indivíduos respondia ao DPV. O baixo controle estomático de *D. brasiliensis* pode ser evidenciado pelo potencial hídrico mais negativo em relação à *M. chamissois* (Figura 11), que indica uma permanência da abertura estomática, em resposta à demanda atmosférica de água. A relação direta entre variação no potencial hídrico e condutância estomática foi estabelecida ao assumirmos a premissa que os sistemas radiculares das duas espécies tinham a mesma capacidade de absorção de água nas condições de solo alagado, pois o potencial hídrico do solo era igual para ambas.

A transpiração de ambas as espécies varia de acordo com o DPV (Figuras 7 e 8), mas apenas em *M. chamissois* a transpiração varia de acordo com a condutância estomática (Figura 9). Isso mostra que quanto maior o DPV maior a transpiração para as duas espécies, mas apenas em *M. chamissois* esta variação é controlada pela resistência estomática. A curva de transpiração de *M. chamissois* acompanhou a variação do DPV até o valor de 1,6 KPa, quando começou a diminuir, indicando que este pode ser seu limite de capacidade do sistema hidráulico em suprir água para as folhas.

Por se tratar de uma angiosperma basal e possuir elementos condutores iguais aos de gimnospermas, é possível que *D. brasiliensis* tenha um controle passivo dos estômatos. Em um estudo recente, Brodribb & McAdam (2011) mostraram que os estômatos de licófitas e pteridófitas não respondiam ao tratamento com o hormônio ABA, responsável pelo fechamento estomático, enquanto angiospermas apresentavam rápido fechamento dos estômatos. À falta de resposta dos estômatos de licófitas e pteridófitas, Brodribb & McAdam (2011) hipotetizaram a existência de um controle passivo, determinado pelo turgor das células-guarda.

O controle estomático apresentado por *M. chamissois* pode também diminuir o risco de cavitação. Porém, o risco da cavitação dos elementos de vaso de *M. chamissois* é maior se comparado aos traqueídes, em decorrência de seu maior diâmetro, ou seja, um aumento na

eficiência hidráulica aparentemente vem acompanhado a um aumento da vulnerabilidade a cavitação (McElrone *et al*, 2004). Além disso, o custo da perda de um vaso para plantas com elementos de vaso também é maior, visto que essas plantas possuem menor densidade de elementos condutores que plantas com traqueídes. Portanto, controlar a abertura e o fechamento dos estômatos promoveria uma menor variação do potencial hídrico, o que reduz a tensão nos vasos.

A falta de controle estomático observada, com um possível controle passivo, em *D. brasiliensis* indica que a água é um fator limitante para esta espécie, ou seja, que ela deve estar restrita a lugares com abundância na disponibilidade de água, como locais alagados e florestas nebulares.

CONCLUSÃO

Os fatores relacionados ao controle estomático das duas espécies são diferentes: a variação na condutância estomática de *D. brasiliensis* responde à variação do DPV, enquanto em *M. chamissois*, a resposta é dada pela variação do potencial hídrico. O controle estomático de *D. brasiliensis* é menos fino, e, por isso, sua variação no potencial hídrico foi maior.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADDINGTON R. N., DONOVAN L. A., MITCHELL R. J., VOSE J. M., PECOT S. D., JACK S. B., HACKE U. G., SPERRY J. S., OREN R. (2006). Adjustments in hydraulic architecture of *Pinus palustris* maintain similar stomatal conductance in xeric and mesic habitats. *Plant, Cell and Environment* (2006) 29, pp. 535–545.

BRODRIBB T. J., McADAM S. A. M. (2011) Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science* 331 (2011), pp.582-585.

FEILD T. S., HOLBROOK N. M. (2000) Xylem sap flow and stem hydraulics of the vesselless angiosperm *Drimys granadensis* (Winteraceae) in Costa Rican elfin forest. *Plant, Cell and Environment* (2000) 23, pp.1067-1077.

KRAUS, J. E. & ARDUIM, M. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Editora da Universidade Rural, RJ.

MELVIN T. T., FRANK W. E. (1991). The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist*, Vol. 119, No. 3. (Nov., 1991), pp. 345-360.