



Relação entre repelência hídrica foliar e inclinação das folhas de plantas de sub-bosque

Paula Sicsu, Simone Ximenez, Tiago Henrique Chaves Santos Evangelista & Sheina Koffler

RESUMO: O excesso de vapor d'água no sub-bosque de florestas tropicais pode ser condensado nas folhas das plantas, obstruindo os estômatos e, assim, comprometendo a fotossíntese. O grau de repelência hídrica foliar e a inclinação foliar são dois atributos funcionais que influenciam a de retenção de água nas folhas. Devido aos custos de manter estes atributos, deve haver um investimento preferencial em apenas um dos mecanismos que geram a mesma função. Portanto, testamos se existe uma relação negativa entre o grau de repelência hídrica foliar e a inclinação foliar de 20 morfotipos vegetais coletados no sub-bosque da Mata Atlântica. Não detectamos relação entre os atributos avaliados. Encontramos alta variação na inclinação foliar intra-específica, que pode resultar da competição por luz. Já a baixa variação encontrada no grau de repelência foliar pode decorrer de uma convergência desse atributo funcional nas plantas sujeitas à condição ambiental do sub-bosque.

PALAVRAS-CHAVE: atributo funcional, grau de repelência hídrica foliar, inclinação foliar, Mata Atlântica, retenção hídrica foliar

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais têm alta precipitação média anual e possuem alta diversidade de espécies vegetais. Neste bioma são encontrados organismos com diversas estratégias de vida, como espécies arbóreas de diferentes portes, arbustivas, epífitas, lianas e herbáceas (Lüttge, 1997). Devido à estratificação do ambiente das florestas tropicais, a intensidade e qualidade de luz decaem do dossel até o solo da floresta e, portanto, apenas uma pequena fração da luz disponível no dossel alcança o sub-bosque das florestas tropicais (Lüttge, 1997). Além da luz difusa que alcança a vegetação nos estratos inferiores, o chão da floresta pode receber luz na forma direta, pelos feixes de luz, devido ao movimento das folhas do dossel ou à variação no ângulo do sol. Essa luz direta que penetra até o solo em períodos intermitentes é muito importante para produtividade fotossintética, principalmente nos estratos inferiores das florestas úmidas tropicais (Lüttge, 1997). A forma como a luz alcança as camadas da floresta influencia diretamente a arquitetura das plantas. A distribuição angular das folhas influencia a interceptação da luz direta e a distribuição na copa influencia a interceptação da luz difusa (Valadares & Niinemets, 1999). Plantas de sub-bosque sofrem de sombreamento do dossel e das próprias folhas e, por estarem sujeitas à influência da luz difusa e de alguns feixes de luz, têm folhas da copa em variados ângulos

de inclinação e distribuídas de modo a minimizar sua sobreposição (Horn, 1971; Valadares & Niinemets, 1999).

A altura e a porcentagem de cobertura da copa das árvores também determinam um gradiente vertical de temperatura e umidade do ar (Lüttge, 1997). Neste gradiente vertical, a temperatura diminui enquanto a umidade do ar aumenta do dossel até o solo da floresta. Como a umidade está relacionada com a temperatura, o déficit de pressão de saturação de vapor da água (DPV) diminui do dossel até o solo, sendo um importante fator ecofisiológico para as plantas. O DPV da atmosfera determina a força da transpiração das plantas, sendo assim, um menor DPV nos estratos inferiores da floresta pode limitar a transpiração e absorção de gás carbônico pelas folhas, de forma que uma maior condensação do vapor d'água ocorra nessas camadas (Lüttge, 1997).

A precipitação de água por chuvas, formação de orvalho e neblina pode levar ao acúmulo de água nas folhas das plantas durante boa parte do dia (Brewer *et al.*, 1991). Esta água líquida na superfície das folhas pode ser prejudicial à fotossíntese, visto que pode levar a oclusão dos estômatos pelo acúmulo de água (Smith & McClean, 1989). Como a difusão do gás carbônico é até 10^4 vezes mais lenta na água que no ar (Nobel, 1991), a retenção hídrica foliar

(*leaf wettability*, Smith & McClean, 1989; Aryal & Neuner, 2010) pode reduzir muito a troca gasosa fotossintética. Devido a esse e outros problemas associados à retenção hídrica foliar, como a infecção por patógenos, muitas plantas terrestres tem atributos morfológicos que diminuem o excesso de água líquida acumulado na superfície de suas folhas (Aryal & Neuner, 2010).

A repelência hídrica foliar é um atributo funcional, que pode ser medido através do grau de contato de uma gota de água com a superfície foliar (Aryal & Neuner, 2010). Esse atributo funcional depende de diferentes características estruturais da folha, como rugosidade, tricomas e ceras (Neinhuis & Barthlott, 1997). Outro atributo utilizado na avaliação da retenção hídrica foliar é a inclinação da folha, que afeta o escoamento hídrico, e consiste no ângulo da folha em relação ao plano horizontal (Aryal & Neuner, 2010). Existe, entretanto, um custo destes atributos funcionais. Os custos da retenção hídrica foliar são principalmente devido ao gasto energético envolvido na construção de estruturas morfológicas que reduzem a retenção de água, como ceras e tricomas. Já o custo da inclinação da folha é a redução de fotossíntese realizada por folhas com alto ângulo de inclinação, que recebem pouca incidência de luz em suas superfícies. (Larcher, 1995).

Devido às características de estruturação vertical das florestas tropicais, existe uma forte competição pela luz entre as plantas do sub-bosque e uma baixa demanda evapotranspirativa (Lüttge, 1997). Para reduzir a água acumulada nas folhas, plantas de sub-bosque podem investir em características que conferem repelência hídrica foliar, bem como em folhas inclinadas. Devido ao custo do investimento em diferentes atributos com a mesma função, deve haver uma otimização energética, de forma que, para diminuir a retenção de água nas folhas, a planta invista em um atributo funcional e não no outro. Logo, se existem duas possibilidades para suprir uma mesma demanda e ambas as opções demandam gasto energético, supõe-se que o investimento deve ocorrer prioritariamente em uma delas. Portanto, perguntamos se, para plantas do sub-bosque, existe uma relação entre a inclinação da folha e o grau de repelência hídrica foliar. Nossa hipótese é que, devido a uma alocação energética preferencial para um dos atributos da retenção hídrica foliar, o grau de repelência hídrica foliar será negativamente relacionado com a inclinação média das folhas.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo no Núcleo Arpoador (24°38'71"S; 47°01'73"O), Estação Ecológica Juréia-Itatins, localizada no município de Peruíbe, litoral sul do estado de São Paulo. A área possui clima regional subtropical úmido sem estação seca bem definida. O total anual médio de pluviosidade na Mata Atlântica é cerca de 2.300 mm, com o trimestre menos chuvoso estendendo-se em junho, julho e agosto. Nesse período, o resfriamento de outono-inverno reduz as médias de temperatura para valores entre 20,2 °C (maio), sendo o mês mais frio julho, com 17,8 °C (Tarifas, 2004). As amostragens foram realizadas no sub-bosque de uma área de Mata Atlântica situada do lado esquerdo da Trilha do Fundão, que possui diversas espécies de fanerófitas com arquitetura de copa variada. O ponto de amostragem foi estipulado arbitrariamente levando em consideração o fácil acesso e a variedade de morfotipos de plantas.

Coleta de dados

Escolhemos, arbitrariamente, 20 indivíduos de morfotipos diferentes de fanerófitas do sub-bosque, de forma a maximizar a variação de inclinação nas folhas entre os morfotipos. O critério de altura adotado para amostragem foi somente indivíduos que se encontravam na faixa de altura viável para coleta (de 0,5 e 2,0 m). Para cada indivíduo selecionamos 10 folhas, também de forma arbitrária, tentando representar a variação de inclinações foliares existentes para cada planta. Medimos o ângulo de inclinação foliar dessas 10 folhas de cada morfotipo, consideramos o menor ângulo (α) da folha em relação a uma linha perpendicular ao solo, utilizando um clinômetro (Figura 1).

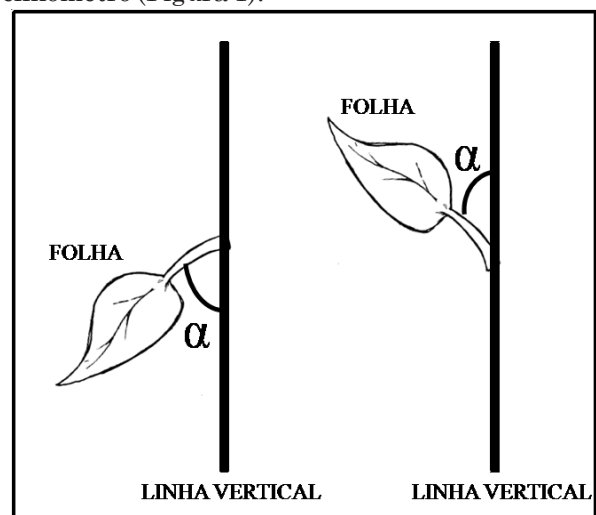


Figura 1. Medida do ângulo de inclinação foliar (α) em relação a linha vertical. O ângulo α foi sempre menor que 90° uma vez que, para o escoamento da água, não importa se a folha aponta para cima ou para baixo.

Para avaliar o grau de repelência hídrica foliar,

coletamos, arbitrariamente, quatro folhas de cada morfotipo. As folhas foram selecionadas de forma a representar a variação do grau de repelência hídrica foliar de cada morfotipo. Seguimos o procedimento utilizado em diversos estudos para medir esse atributo pelo ângulo de repelência hídrica (Holder, 2007b; Aryal & Neuner, 2010; Rosado *et al.*, 2010) Um pedaço de cada folha foi disposto horizontalmente sobre uma superfície de apoio, com a face abaxial voltada para cima. Analisamos somente a face abaxial, pois é a região de maior concentração de estômatos. Em seguida, adicionamos à folha uma gota de água de 10 μ L utilizando uma micropipeta, para representar uma gota de chuva (Holder, 2007a). Fotografamos a gota de água com câmera digital no modo macro e analisamos a foto no software gratuito ImageJ versão 1.37, (National Institutes of Health, USA, www.rsd.info.nih.gov/ij). Traçamos uma linha paralela à superfície de contato da gota de água com a folha e outra linha tangente à base da gota de água (a linha tangente foi ancorada no ponto de contato da superfície da gota com o plano e rotacionada até encostar na gota de água). O ângulo formado por essas duas linhas é o grau de repelência hídrica foliar (Figura 2).

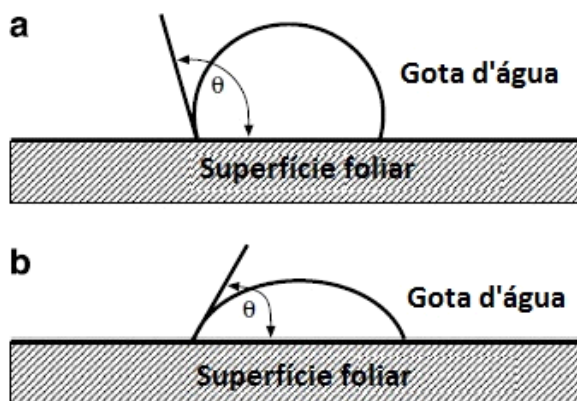


Figura 2. Cálculo da repelência hídrica foliar mensurada através do ângulo de contato (θ) entre a superfície foliar e a linha tangente à gota d'água. (a) representa uma superfície foliar com alta repelência e (b) uma superfície foliar com baixa repelência. Adaptação de Holder (2007b).

Um maior ângulo indica que a gota de água é mais esférica e, portanto, apresenta uma menor superfície de contato com a folha. Logo, a superfície foliar é mais repelente quando a gota é mais esférica (Smith & McClean, 1989). Segundo Aryal & Neuner, (2010) as plantas podem ser categorizadas quanto ao grau de repelência hídrica foliar em super hidrofílicas (0-40°), altamente molháveis (40-90°), molháveis (90-110°), não molháveis (110-130°), altamente não molháveis (130-150°) e super hidrofóbicas (150-180°).

Análise estatística

Para testar se existe relação negativa entre o ângulo de inclinação foliar e o ângulo de repelência hídrica foliar, usamos o coeficiente de correlação de Pearson (r) entre as médias dos ângulos de inclinação e as médias dos graus de repelência de cada morfotipo. Consideramos o coeficiente de correlação como nossa estatística de interesse. Por meio do método de permutação, aleatorizamos os valores médios de repelência hídrica e mantivemos constantes os valores médios do ângulo de inclinação foliar, gerando uma distribuição de freqüências de coeficientes de correlação sob a hipótese nula de que não há relação entre as médias (10.000 permutações). Computamos a freqüência de valores maiores ou iguais a nossa estatística de interesse encontrada no cenário nulo e a dividimos pelo valor total de permutações, obtendo, assim, o valor de significância do teste. Esperávamos que o ângulo de inclinação foliar e o ângulo de repelência hídrica fossem negativamente correlacionados.

RESULTADOS

Observamos uma grande amplitude de variação no ângulo médio foliar entre os morfotipos amostrados, (de 7,50° a 86,10°). Também observamos uma grande amplitude entre o coeficiente médio do grau de repelência hídrica foliar para cada indivíduo amostrado (de 0,04 a 0,94). O grau médio (\pm desvio padrão) de repelência hídrica foliar encontrado foi de 65° \pm 17,06. Não houve correlação entre a repelência hídrica foliar e o ângulo de inclinação foliar ($r = -0,315$; $p=0,903$; Figura 3). Portanto, a hipótese de que a inclinação das folhas está negativamente relacionada com o grau de repelência hídrica foliar foi refutada.

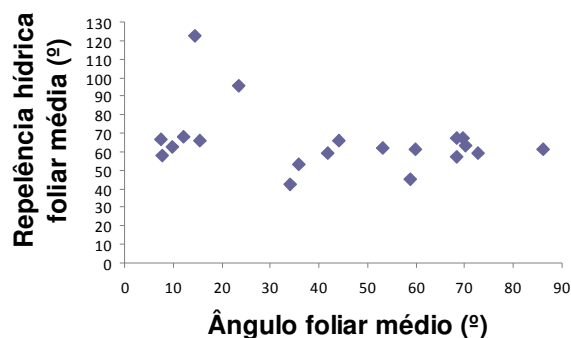


Figura 3. Diagrama de dispersão entre a média do ângulo foliar (°) dos indivíduos e a média do grau de repelência foliar (°). Não houve correlação significativa ($r = -0,32$; $p = 0,903$).

DISCUSSÃO

Ao contrário do esperado, não verificamos relação entre a inclinação foliar e o grau de repelência

hídrica, sendo que o grau de repelência hídrica foliar foi bastante semelhante entre os morfotipos amostrados. A alta variação na inclinação foliar de cada planta indica que possivelmente essa característica não está relacionada exclusivamente com o escoamento de água nas folhas. Portanto, sugerimos que, para as plantas estudadas, o grau de repelência hídrica deve ser a função mais relacionada com a diminuição da retenção hídrica foliar.

Embora esperássemos que as plantas apresentassem alto investimento em mecanismos de diminuição da retenção hídrica nas folhas, os valores médios de repelência hídrica foliar que obtivemos foram característicos de folhas com alta retenção hídrica (*highly wettable*, Aryal & Neuner, 2010). A partir disso, sugerimos que a ocorrência de certa quantidade de água nas folhas pode não ser prejudicial se os valores de repelência encontrados ainda possibilitarem as trocas gasosas e, conseqüentemente, a manutenção da fotossíntese. Além disso, é possível que a alta incidência de chuvas e a umidade relativa do ar características da Mata Atlântica façam com que a retenção hídrica seja inevitável. Foi demonstrado que em ambientes com alta precipitação, o impacto físico da chuva é capaz de remover ceras presentes nas folhas (Brewer & Nuñez, 2007). Dessa forma, não deve ser vantajoso para as plantas de sub-bosque investir muita energia em uma proteção que será constantemente removida, o que justificaria a baixa repelência hídrica encontrada. Assim, seria mais vantajoso direcionar o investimento energético para outras características importantes para plantas de sub-bosque, como crescimento em altura e aumento da área fotossintética.

O padrão relativamente constante observado do grau de repelência hídrica foliar pode ser explicado pelo fato das plantas do sub-bosque estarem sujeitas a condições hídricas e restrições de recursos similares (Lüttge, 1997; Aryal & Neuner, 2010). Além disso, os valores de repelência hídrica obtidos foram condizentes com os valores de plantas situadas abaixo do dossel de florestas tropicais da região do Nepal (Aryal & Neuner, 2010). Com isso, sugerimos que existe um investimento ótimo em diminuição da retenção hídrica pela repelência hídrica foliar como resposta das plantas em relação ao ambiente em que se encontram.

Outros fatores podem explicar a alta variação encontrada nas inclinações foliares de cada morfotipo. A competição pela luz pode ser mais importante que os benefícios de uma inclinação adequada para o escoamento hídrico, explicando a maneira como as

plantas do sub-bosque dispõem suas folhas. De fato, encontramos uma ampla variação na inclinação foliar para cada morfotipo. Sendo assim, folhas dispostas em diversas camadas e com diferentes ângulos de inclinação (Horn, 1971) geram a arquitetura das plantas de sub-bosque. A arquitetura das plantas de sub-bosque pode ser determinada de forma a otimizar a captação de luz, principal recurso limitante no sub-bosque (Tilman, 1985; Lüttge, 1997).

Concluimos que a retenção hídrica foliar não tem grande influência para as plantas de sub-bosque da Mata Atlântica. Dessa forma, os atributos que influenciam a retenção hídrica foliar são possivelmente relacionados a outros fatores além do acúmulo de água nas folhas. Portanto, sugerimos que a repelência hídrica foliar e a inclinação das folhas sejam avaliadas com plantas de uma mesma espécie em ecossistemas em que a retenção hídrica pode ser mais importante, como a caatinga, para testar se existe uma relação desses atributos.

REFERÊNCIAS

- Aryal, B. & G. Neuner. 2010. Leaf wettability decreases along an extreme altitudinal gradient. *Oecologia*, 162:1-9.
- Brewer, C.A.; W.K. Smith & T.C. Vogelmann. 1991. Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets. *Plant, Cell and Environment*, 14:955-962.
- Brewer, C.A & C.I. Nuñez. 2007. Patterns of leaf wettability along an extreme moisture gradient in western Patagonia, Argentina. *International Journal of Plant Science*, 168:555-562.
- Gurevitch, J.; S.M. Scheiner & G.A. Fox. 2006. *The ecology of plants*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Holder, C. 2007a. Leaf water repellency as an adaptation to tropical montane cloud forest environments. *Biotropica*, 39:767-770.
- Holder, C. 2007b. Leaf water repellency of species in Guatemala and Colorado (USA) and its significance to forest hydrology studies. *Journal of Hydrology*, 336:147-154.
- Horn, H.S. 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology - ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer, New York.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer, New York.

- Neinhuis, C. & W. Barthlott. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. *Annals of Botany*, 79:667-677.
- Nobel, P.S. 1991. *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, San Diego.
- Rosado, B.H.P.; R.S. Oliveira & M.P.M. Aidar. 2010. Is leaf water repellency related to vapor pressure deficit and crown exposure in tropical forests? *Acta Oecologica* 36:645-649.
- Smith, W.K. & T.M. McClean. 1989. Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. *American Journal of Botany*, 76:465-469.
- Tarifas, J.R. 2004. Unidades climáticas dos maciços litorâneos da Juréia-Itatins. pp. 42-50. Em: *Estação Ecológica Juréia-Itatins, ambiente físico, flora e fauna* (O. A. V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 125:827-852.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the structure and dynamics of plant communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Valadares, F. & U. Niinemets. 1999. The architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance, pp 101-150. Em: *Functional plant ecology* (F. Pugnaire & F. Valadares, eds.). CRC Press, Boca Raton.

Orientação: Bruno Henrique Pimentel Rosado