



Plasticidade fenotípica na alocação de recursos para excreção de sal em uma planta de manguezal

Adrian David González Chaves, Bruno Sano, Carolina de Almeida Caetano & Gabriela de Lima Marin

RESUMO: Diferenças ambientais modulam a expressão do genótipo resultando em variações fenotípicas em indivíduos de uma mesma população. Uma variável ambiental que interfere na expressão do fenótipo de plantas é salinidade do solo. Plantas de manguezais possuem estruturas especializadas que as permitem excretar o excesso de sal. Para testar se há diferença na alocação de recursos para excreção de sal entre indivíduos que ocupam ambientes com diferenças de salinidade, utilizamos *Avicennia schaueriana*. Amostramos uma área de manguezal com maior e outra com menor salinidade. Estimamos o número total de glândulas excretoras levando em consideração a densidade de glândulas por folha, a área foliar e a quantidade total de folhas por indivíduo. O número total de folhas e o número total de glândulas foram maiores na área mais salina. Portanto, indivíduos em ambientes muito salinos alocam mais recursos para excretar o excesso de sal aumentando a quantidade total de folhas.

PALAVRAS-CHAVE: *Avicennia schaueriana*, glândulas excretoras, plantas halófitas, plasticidade fenotípica, salinidade.

INTRODUÇÃO

Diferenças ambientais modulam a expressão do genótipo, resultando em variações morfo-fisiológicas entre indivíduos da mesma espécie (Luttge, 1997). A possibilidade de um genótipo expressar diferentes fenótipos em diferentes ambientes é conhecida como plasticidade fenotípica (Begon et al., 2006). Como plantas são organismos sésseis e não têm a possibilidade de selecionar o ambiente em que vivem, a plasticidade fenotípica é bastante comum (Briggs & Walters, 1997). Um exemplo de plasticidade fenotípica pode ser observado em indivíduos de *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), que alocam mais recursos para sustentação quando presentes em áreas de manguezal com solo mais instável (Prado et al., 2013).

As regiões costeiras de manguezal apresentam variações na salinidade dependendo da distância do mar, pois são influenciadas tanto pela água salgada do mar como pela água doce de rios que desembocam no estuário (Esteves, 1988). Espécies que ocorrem em áreas de manguezal possuem estratégias para lidar com o excesso de sal oriundo da necessidade de absorver água e nutrientes em um ambiente que possui alta salinidade (Luttge, 1997). Plantas que ocorrem em ambientes salínicos são conhecidas como halófitas de, acordo com a estratégia utilizada para lidar com o excesso de

sal, são classificadas em exclusoras e inclusoras. A estratégia das plantas exclusoras é produzir solutos orgânicos alternativos para criar um gradiente de potencial hídrico do ambiente para o seu interior e conseguir absorver água do ambiente. Por outro lado, a estratégia das plantas inclusoras é armazenar o sal em seus tecidos a fim de criar um gradiente de potencial hídrico e assim conseguir absorver água do ambiente. Algumas plantas inclusoras possuem glândulas excretoras de sal por onde expelem o sal em excesso acumulado em seus tecidos (Luttge, 1997).

Avicennia schaueriana é uma espécie halófito inclusora que utiliza glândulas nas folhas para excretar o excesso de sal. A espécie ocorre quase exclusivamente em áreas de manguezal e suas glândulas excretoras de sal permitem que os indivíduos tolerem altos níveis de salinidade (Carter, 1988; Nascimento et al., 2008). Dado que há um gradiente salínico no manguezal causado pela distância do mar e que *A. schaueriana* possui glândulas excretoras de sal, testamos a hipótese de que haverá uma maior alocação de recursos para excreção de sal em indivíduos que ocupam ambientes com maior salinidade do que em indivíduos que ocupam ambientes com menor salinidade.

MATERIAL & MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em uma região de mangue associada ao Rio Una do Prelado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra de Una, localizada no litoral sul do estado de São Paulo. Nessa região, a salinidade da água do rio é influenciada tanto pela ação das correntes de maré quanto pelas chuvas. Nas regiões próximas do mar, a influência da água do mar é grande e, consequentemente, a salinidade é alta. Por outro lado, nas regiões mais afastadas do mar, a influência da água dos rios aumenta, diminuindo assim a salinidade (Figura 1). Com base no gradiente de salinidade, foram escolhidas duas áreas de manguezal: uma próxima ao mar e uma distante do mar (Figura 1). INTRODUÇÃO Diferenças ambientais modulam a expressão do genótipo, resultando em variações morfo-fisiológicas entre indivíduos da mesma espécie (Luttge, 1997). A possibilidade de um genótipo expressar diferentes fenótipos em diferentes ambientes é conhecida como plasticidade fenotípica (Begon et al., 2006). Como plantas são organismos sésseis e não têm a possibilidade de selecionar o ambiente em que vivem, a plasticidade fenotípica é bastante comum (Briggs & Walters, 1997). Um exemplo de plasticidade fenotípica pode ser observado em indivíduos de *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), que alocam mais recursos para sustentação quando presentes em áreas de manguezal com solo mais instável (Prado et al., 2013).

As regiões costeiras de manguezal apresentam variações na salinidade dependendo da distância do mar, pois são influenciadas tanto pela água salgada do mar como pela água doce de rios que desembocam no estuário (Esteves, 1998). Espécies que ocorrem em áreas de manguezal possuem estratégias para lidar com o excesso de sal oriundo da necessidade de absorver água e nutrientes em um ambiente que possui alta salinidade (Luttge, 1997). Plantas que ocorrem em ambientes salínicos são conhecidas como halófitas de, acordo com a estratégia utilizada para lidar com o excesso de sal, são classificadas em exclusoras e inclusoras. A estratégia das plantas exclusoras é produzir solutos orgânicos alternativos para criar um gradiente de potencial hídrico do ambiente para o seu interior e conseguir absorver água do ambiente. Por outro lado, a estratégia das plantas inclusoras é armazenar o sal em seus tecidos a fim de criar um gradiente de potencial hídrico e assim conseguir absorver água do ambiente. Algumas plantas inclusoras possuem glândulas excretoras de sal por onde expelem o sal em excesso acumulado em seus

tecidos (Luttge, 1997).

Avicennia schaueriana é uma espécie halófito inclusora que utiliza glândulas nas folhas para excretar o excesso de sal. A espécie ocorre quase exclusivamente em áreas de manguezal e suas glândulas excretoras de sal permitem que os indivíduos tolerem altos níveis de salinidade (Carter, 1988; Nascimento et al., 2008). Dado que há um gradiente salínico no manguezal causado pela distância do mar e que *A. schaueriana* possui glândulas excretoras de sal, testamos a hipótese de que haverá uma maior alocação de recursos para excreção de sal em indivíduos que ocupam ambientes com maior salinidade do que em indivíduos que ocupam ambientes com menor salinidade.

MATERIAL & MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em uma região de mangue associada ao Rio Una do Prelado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra de Una, localizada no litoral sul do estado de São Paulo. Nessa região, a salinidade da água do rio é influenciada tanto pela ação das correntes de maré quanto pelas chuvas. Nas regiões próximas do mar, a influência da água do mar é grande e, consequentemente, a salinidade é alta. Por outro lado, nas regiões mais afastadas do mar, a influência da água dos rios aumenta, diminuindo assim a salinidade (Figura 1). Com base no gradiente de salinidade, foram escolhidas duas áreas de manguezal: uma próxima ao mar e uma distante do mar (Figura 1).



Figura 1: (a) Imagem aérea da parte baixa do rio Una. (b) Esquema da área de estudo, indicando as variações de salinidade (superfície/fundo) em diversas partes do estuário durante a maré enchente (segundo Duleba et al., 2004). Os pontos laranjas representam os dois locais de amostragem.

COLETA DE DADOS

Em cada uma das duas áreas amostradas foram delimitadas três parcelas de 10 x 10 m (Figura 1). Para minimizar as variações relacionadas à consistência do solo, condições de sombreamento e influência da maré, as parcelas em cada uma das áreas amostradas foram estabelecidas a 3 m da borda do rio e mantendo um espaçamento de 5 m entre elas. Em cada parcela, foram amostrados

todos os indivíduos de *A. schaueriana* que eram menores do que 1,5 m de altura e apresentavam ao menos uma ramificação do fuste. Foram descartados os rebrotos de árvores caídas. Considerando que o aumento na quantidade total de glândulas excretoras pode ser gerado por um aumento na quantidade de glândulas por folha, no tamanho das folhas ou na quantidade de folhas por indivíduo, o número total de glândulas de cada indivíduo amostrado foi estimado levando em consideração a densidade de glândulas por folha, a área foliar e a quantidade total de folhas.

Para estimar o número total de folhas de cada indivíduo, a parte aérea dos indivíduos foi dividida em módulos, i.e., um conjunto de ramos nos quais o número total de folhas é similar (Figura 2). Em seguida, a quantidade de módulos por indivíduo foi contada e um módulo foi sorteado para ser coletado. Para cada módulo coletado, foi contabilizado o número de folhas para depois estimar a quantidade total de folhas por indivíduo multiplicando o número de folhas dentro do módulo pelo número de módulos por indivíduo. No sorteio dos módulos, só foram considerados aqueles com ao menos quatro folhas totalmente expandidas e, quando possível, sem evidências de herbivoria. Para estimar a área foliar por indivíduo, foram sorteadas duas folhas do total de folhas do módulo coletado. Para calcular a área foliar, utilizou-se a fórmula da elipse, dada por $A = \pi Rr$, onde R = raio maior e r = raio menor da folha. Por fim, para estimar a densidade de glândulas por folha, foi determinado o número de glândulas por cm^2 utilizando as mesmas folhas sorteadas para o cálculo da área foliar. Para cada folha, uma área de 1 cm^2 foi fotografada. Utilizando-se o programa Paintbrush (Microsoft®), a área de 1 cm^2 foi subdividida em quatro quadrantes de mesma área. Um dos quadrantes foi sorteado para contagem do número de glândulas, que são facilmente reconhecíveis como pequenos tubérculos brancos no limbo foliar. O número de glândulas no quadrante foi multiplicado por quatro para determinar assim a densidade (número de glândulas/ cm^2).

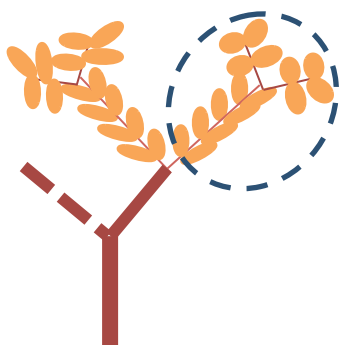
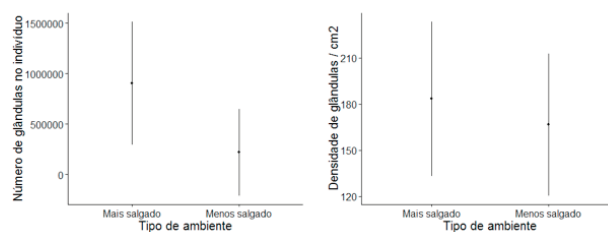


Figura 2. Esquema representativo de dois módulos de um indivíduo de *Avicennia schaueriana*. O círculo azul tracejado indica um módulo.

Análise de dados As médias das variáveis resposta (total de glândulas por indivíduo, densidade de glândulas, área foliar e número total de folhas) do ambiente com maior salinidade foram comparadas com as médias do ambiente com menor salinidade. A estatística de interesse foi a diferença entre as médias de cada ambiente. O cenário nulo era que não existiria diferença entre a média das variáveis em cada ambiente. Esse cenário nulo foi testado aleatorizando os valores de cada indivíduo entre os ambientes e recalculando as estatísticas de interesse. Esse procedimento foi repetido 10.000 vezes gerando uma distribuição nula das estatísticas de interesse. Por fim, foi calculado a proporção de valores gerados pelo cenário nulo que foram maiores ou iguais ao do valor observado da estatística de interesse para cada variável. Caso essa proporção fosse menor do que 5%, a hipótese nula era rejeitada. A previsão é que os indivíduos de *A. schaueriana* tenham maior número total de glândulas, densidade de glândulas por folha, área foliar e números de folhas por indivíduos em ambientes com maior salinidade (perto do mar) do que em ambientes de menor salinidade (longe do mar).

RESULTADOS

No total, foram amostrados 23 indivíduos na área de maior salinidade e 19 na área de menor salinidade. A média do número total de glândulas por indivíduo no ambiente de maior salinidade foi mais que quatro vezes maior do que no ambiente de menor salinidade (Figura 3a; $p < 0,001$). A densidade média de glândulas foi similar nos indivíduos do ambiente de maior e de menor salinidade ($p = 0,148$; Figura 3b). Não encontramos diferença na área foliar média dos indivíduos do ambiente de maior salinidade e de menor salinidade (Figura 3c; $p = 0,662$). No entanto, o número médio de folhas por indivíduo no ambiente de maior salinidade foi mais de cinco vezes maior do que no ambiente de menor salinidade ($p < 0,001$; Figura 3d).



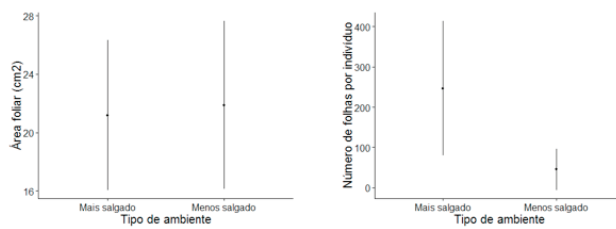


Figura 3. Média e desvio padrão (a) do número total de glândulas excretoras de sal por indivíduo, (b) da densidade de glândulas nas folhas, (c) da área foliar e (d) do número total de folhas por indivíduo de *Avicennia schaueriana* em áreas de manguezal com maior e menor salinidade.

DISCUSSÃO

No presente estudo, encontramos que a alocação de recursos para excreção de sal em *A. schaueriana* é influenciada pela salinidade do solo, de modo que quanto maior a salinidade, maior o número total de glândulas excretoras por indivíduo. Não houve diferença na quantidade de glândulas por folha e no tamanho da folha entre os ambientes de maior e menor salinidade. Portanto, a plasticidade fenotípica está expressa na quantidade total de folhas dos indivíduos. Como fatores ambientais como luz e nutrientes do solo foram controlados no delineamento amostral, pode-se dizer que a salinidade deve ser o principal fator que influencia a quantidade total de folhas e, conseqüentemente, a diferença do número total de glândulas por indivíduo entre os ambientes de maior e menor salinidade.

Uma estratégia possível para aumentar o número total de glândulas nos indivíduos é aumentar a quantidade de glândulas por área de folha. No entanto, não foi essa a estratégia adotada pelos indivíduos de *A. schaueriana*. Uma possível explicação para não aumentar a densidade de glândulas nas folhas é que o aumento na quantidade de glândulas excretoras por área poderia implicar na diminuição do número de estômatos e da capacidade fotossintética da folha (Luttge, 1997). Dessa forma, é possível que exista uma seleção estabilizadora na quantidade de glândulas por área foliar, em que a necessidade de excretar o sal em excesso exerce uma força para aumentar a quantidade de glândulas e a necessidade de fazer fotossíntese exerce uma força para diminuir a quantidade de glândulas por área.

A área foliar de diferentes espécies de plantas pode variar dentro de um limite mínimo e máximo de área pré-definido geneticamente. O tamanho mínimo da folha é determinado pela menor área necessária para que a planta mantenha o seu metabolismo. Já o tamanho máximo é determinado pelo balanço positivo entre capacidade fotossintética da folha e perda de água por transpiração

para o ambiente. Para cada unidade de área que a folha aumenta, a planta perde proporcionalmente mais água para o ambiente via transpiração do que ganha em energia pelo aumento da sua área fotossinteticamente ativa (Luttge, 1997). Considerando que as áreas de manguezal possuem alta disponibilidade de água, mas essa água não está fisiologicamente disponível para as plantas, evitar a perda de água por transpiração deve ser uma estratégia vantajosa para a planta. Portanto, em ambientes de maior salinidade, aumentar a quantidade de glândulas via aumento do número de folhas é uma estratégia mais vantajosa para a planta do que aumentar a área foliar, dado a alta perda de água associada ao aumento da área de cada folha.

Em ambientes de maior salinidade, o investimento em glândulas excretoras ocorre por meio do aumento no número total de folhas por indivíduo. Considerando que o aumento do número de folhas aumenta o investimento da planta no crescimento vegetativo e que existe uma demanda conflitante entre investir em crescimento vegetativo e reprodução (Roff, 1992), seria interessante avaliar se os indivíduos de *A. schaueriana* alocam menos recursos para reprodução no ambiente de maior salinidade. Estudos futuros, portanto, poderiam comparar a massa dos frutos em indivíduos crescendo em ambientes com maior e menor salinidade.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos nossos orientadores Cris e Tiago pelo auxílio no desenvolvimento do projeto, ajuda em campo e pelos inúmeros conselhos, ao Glauco e todos os professores e monitores que contribuíram enormemente para o desenvolvimento do projeto e a todos aqueles que ajudaram a contar as glândulas no Paintbrush. A todo o curso de campo, muito obrigado!

REFERÊNCIAS

- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell Science, Oxford.
- Briggs, D. & S.M. Walters. 1997. Plant variation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carter, R.W.G. 1988. Coastal environments. Academic Press Limited, Londres.
- Duleba, W.; J. Debenay & S.H. Melo e Sousa. 2004. Caracterização ambiental dos estuários dos rios Guaraú e Una, a partir de análises sedimen-

- tológicas e das associações de foraminíferos e tecamebas, pp. 68-85. Em: Estação Ecológica Juréia-Itatins, ambiente físico, flora e fauna (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Roff, D.A. 1992. The evolution of life histories. Chapman & Hall, Londres.
- Esteves, F.A. 1988. Fundamentos de liminologia. Editora Interciências, Rio de Janeiro.
- Luttge, U. 1997. Physiological ecology of tropical plants. Springer, Berlim.
- Nascimento, E.R.; L.X. Lokschin; M.E. Lapate & P.H. Valdujo. 2008. Distribuição de espécies arbóreas no gradiente de inundação no manguezal. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Por, F.D. 2004. Hidrobiologia da Juréia e da baixada do Ribeira — rios e manguezais, pp. 51-57. Em: Estação Ecológica Juréia-Itatins, ambiente físico, flora e fauna (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Prado, A.; Gomes, C.C.; Librán, F. & Oricchio, F. 2013. Variações na morfologia de sustentação em *Rizophora mangle* (Rizophoraceae) em diferentes condições de inundação do solo. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.

Orientação: Cristiane H. Millán