



Atributos funcionais hidráulicos de *Avicennia germinans* possibilitam tolerância à hipersalinidade do solo em manguezal perturbado?

Nos ecossistemas terrestres, plantas transportam água pelo gradiente de potencial hídrico da interface solo-plantas e atmosfera, formando um contínuo fisicamente integrado de moléculas (Sperry *et al.*, 2003). A manutenção desse fluxo contínuo de água depende do suprimento hídrico adequado. As plantas estão distribuídas em condições ambientais muito diversas, então nem sempre a demanda de água é atendida. Seja por ação dessecante da atmosfera ou baixo suprimento de água no solo, quando este não dá conta da demanda, a coluna de água fica vulnerável à cavitação, que é uma mudança abrupta do estado líquido da água para vapor (Cruziat *et al.*, 2002). A cavitação leva à embolização dos vasos, o que diminui a condutividade do xilema e pode provocar falha hidráulica (Cruziat *et al.*, 2002).

Mesmo quando o suprimento de água no solo é elevado, a quantidade de soluto presente na água pode alterar consideravelmente a capacidade de absorção hídrica das plantas. Nos manguezais, água disponível é salina, e isso confere às plantas um desafio fisiológico para absorção dela. A salinidade reduz os potenciais hídricos do solo, assim a aquisição de água torna-se menos favorável energeticamente do que em solos não salinos (Reef *et al.*, 2014). Consequentemente, a alta salinidade dos manguezais pode aumentar a suscetibilidade das plantas à cavitação (Sperry *et al.*, 1988). As faixas de salinidade nos solos de manguezais variam, bem como a tolerância de cada espécie, que depende da habilidade das plantas em manter elevada a eficiência no uso da água (Reef *et al.*, 2014).

Dessa forma, o conhecimento sobre arquitetura e funcionamento hidráulico das plantas de mangue é importante para compreensão das adaptações que possibilitam sucesso de certas espécies frente às altas concentrações de soluto no solo dos manguezais. Além disso, compreender o funcionamento hidráulico de plantas é essencial para prever padrões de mortalidade (Choat *et al.*, 2012; Oliveira *et al.*, 2018), especialmente de ecossistemas que estão em constante ameaça devido às interferências antrópicas, como manguezais. Apesar de várias adaptações morfológicas de mangue já serem bem conhecidas, alguns dos atributos funcionais mais importantes usados atualmente para entender o sistema hidráulico de plantas, como o P50, foram pouquíssimos investigados nas plantas desse ecossistema.

Neste trabalho, utilizamos alguns desses atributos funcionais para comparar a segurança e arquitetura hidráulica de *Avicennia germinans* em duas condições distintas de salinidade, de dois fragmentos de uma população de mangue que foi dividida pela construção de uma rodovia há 46 anos. A divisão do manguezal restringiu drasticamente a disponibilidade de água de um dos fragmentos, cuja vegetação foi extinta, e em seguida substituída majoritariamente por *Avicennia germinans*, que é das espécies do gênero (Acanthaceae) mais tolerante à salinidade (López-Hoffmann *et al.*, 2006), além de ser amplamente difundida globalmente. Estudos moleculares nos fragmentos do manguezal demonstraram extrema divergência alélica entre eles (Cruz *et al.*, 2019; Mori *et al.*, 2015). O solo de uma das áreas ficou hipersalino (Pranchai *et al.*, 2017; Vogt *et al.*, 2014) e ocorreu uma rápida evolução no fenótipo, pool genético e perfil de expressão gênica dos indivíduos do local, mesmo sendo possível o fluxo gênico com o fragmento preservado adjacente (Cruz, 2019).

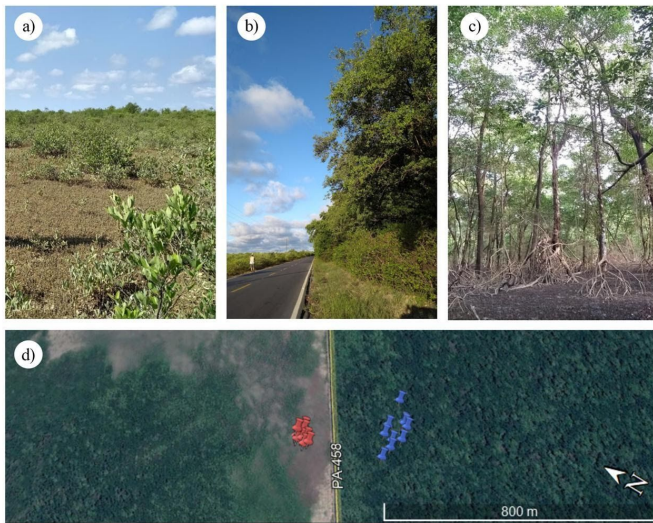


Figura 1. a) Área seca; b) Rodovia PA 458 que divide manguezal; c) Área controle; d) Visão de satélite dos manguezais amostrados (em vermelho, pontos de coleta na área seca e em azul, na área controle).

Aqui demos continuidade à pesquisa sobre os fragmentos do manguezal dividido pela rodovia, a partir de uma perspectiva ecofisiológica. Mais especificamente, buscamos investigar se a divergência evolutiva dos fragmentos da população se revelam também nas características da arquitetura e funcionamento hidráulico dos

manguezais. Utilizamos dois atributos funcionais para discutir o papel da arquitetura hidráulica em *Avicennia germinans*: densidade da madeira e a razão entre área foliar total e área da seção transversal do caule ($A_L:A_S$). Para mensurar a segurança hidráulica dos indivíduos de *Avicennia germinans*, medimos os valores de P50 da folha, através da construção de curvas de perda de condutância em resposta ao potencial hídrico, pelo método pneumático (Pereira *et al.*, 2016).

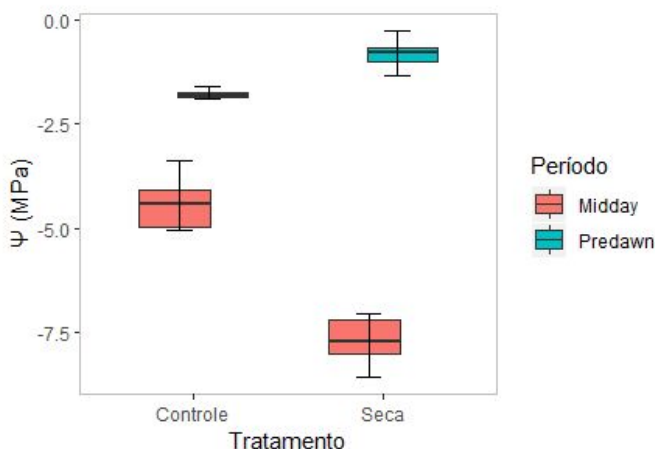


Figura 2. Potenciais hídricos máximo (predawn) e mínimo (midday) dos indivíduos de *Avicennia germinans* da área controle (à esquerda) e da área seca (à direita) ($p < 0,001$).

Os indivíduos de *Avicennia germinans* dos manguezais da Península de Ajuruteua suportam tensões no xilema muito negativas (Fig. 2). Na área controle, os potenciais

hídricos máximos são equiparáveis à média global do P50 de espécies de florestas tropicais (-1,60 MPa) (Oliveira *et al.*, 2018), e os potenciais hídricos mínimos dos indivíduos da área seca alcançam -8MPa. A salinidade dos manguezais, além de expor a vegetação à alta citotoxicidade pelo excesso de sal (Reef and Lovelock, 2014), diminui o potencial hídrico do solo, o que desfavorece a absorção de água e exige regulação osmótica mais eficiente das plantas de mangue (Lambers, 2008). Assim, a interrupção dos ciclos periódicos de inundação, na área seca, levou tanto ao aumento da salinidade como à diminuição da disponibilidade de água do local. Essa nova condição do habitat surgiu abrupta e intensamente, funcionando como uma forte pressão ambiental (Cruz *et al.*, 2019). Nesse sentido, esperávamos encontrar uma faixa de potenciais hídricos mais restrita nas plantas da área seca. Entretanto, indivíduos do fragmento seco operam em uma faixa maior de potenciais, que variam em até 7 MPa (Fig. 2). Os potenciais hídricos máximos dos indivíduos da área seca são inclusive menos negativos do que os do fragmento controle, o que implica que, ao amanhecer, a área está sob maior limitação de água do que fragmento seco. Por outro lado, esse resultado reforça nossa hipótese de que indivíduos da área seca apresentam atributos funcionais que conferem maior segurança hidráulica.

Os valores da densidade da madeira das duas áreas de manguezal estudadas foram semelhantes aos encontrados em *Avicennia germinans* também da Península de Ajuruteua por Virgulino-Júnior, 2019. A densidade da madeira é resultado da combinação e distribuição de vários elementos anatômicos, como parede celular, células parenquimáticas e vasos (Virgulino-Junior *et al.*, 2019). Maiores densidades implicam maior investimento de carbono por volume de caule, por isso plantas com madeira mais densa tendem a crescer mais lentamente (Kraft *et al.*, 2010). E, no geral, plantas com maior densidade da madeira são mais resistentes à cavitação (Cruziat *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2010). Nesse sentido, esperávamos que a madeira dos ramos da área seca fossem mais densas, especialmente porque a densidade da madeira é um atributo que atua no suporte dos vasos de xilema, para evitar que colapsem sob pressões muito negativas, como as da área degradada (Cruziat *et al.*, 2002). Entretanto, se houve ajuste anatômico nos indivíduos de *Avicennia germinans* do fragmento seco, não conseguimos identificar por meio da densidade. A análise de outros atributos da madeira estão em processamento e poderão melhorar o entendimento sobre ajustes anatômicos na arquitetura hidráulica de *Avicennia germinans*. Alternativamente, algumas espécies têm baixa densidade da madeira, mas alta capacitância, e evitam embolismo através da liberação de água armazenada (Meinzer *et al.*, 2009).

A razão entre área foliar total e área da seção transversal da madeira ($A_L:A_S$) é uma das propriedades mais plásticas de plantas diante de distintas disponibilidades de água. A redução de $A_L:A_S$ nos indivíduos da área seca é uma resposta conhecida à limitação hidráulica (McDowell *et al.*, 2002) e contribui na redução da vulnerabilidade à cavitação por diminuir a interface foliar por onde ocorre perda de água.

Alta salinidade pode aumentar a suscetibilidade de plantas à cavitação (Sperry *et al.*,

1988) e como vimos neste trabalho, submete a coluna de água do xilema dos indivíduos de *Avicennia germinans* a altíssimas tensões. Apesar disso, plantas da área seca operam em potenciais hídricos mais negativos do que o P50, o que é curioso, pois a diferença entre P50 e potencial hídrico mínimo costuma ser bem estreita, já que representa quão perto plantas operam do seu limite hidráulico (Johnson *et al.*, 2012). Mas alguns trabalhos já mostraram a ocorrência de margens de segurança hidráulica negativas e como podem revelar recuperação diária (Chochard *et al.*, 2014). Os indivíduos de *Avicennia germinans* da área degradada não só operam com até -8MPa de tensão no xilema, como na manhã seguinte apresentam potenciais máximos próximos a -1MPa. De que maneira, em tão pouco tempo, essas plantas mudam seu status hídrico é uma questão importante ainda a ser respondida, mas nossas observações nos ajudam a ter uma palpite.

Durante coletas de madrugada, observamos as folhas de *Avicennia germinans* da área seca completamente cobertas por água. Apesar da fonte de água não estar clara, acreditamos que sua deposição na folha está relacionada a uma possível ação higroscópica das partículas salinas acumuladas na superfície foliar (Fig 2, b) (Burkhardt, 2010). Ciclos repetitivos de umedecimento e secagem dos sais na superfície das folhas podem desencadear a ativação hidráulica dos estômatos (*HAS*), que leva à formação de um caminho para o fluxo de água e solutos entre apoplasto e superfície foliar (Burkhardt *et al.*, 2010). Esse é um dos principais mecanismos envolvidos na absorção de água pelas folhas (Schereel *et al.*, 2020) e, possivelmente, o que justifica a reidratação diária dos indivíduos de *Avicennia germinans* da área de mangue degradado.

Referências

- CHOAT, B., BRODIBB, T.J., BRODERSEN, C.R. *et al.* **Triggers of tree mortality under drought.** *Nature* 558, 531–539. 2018.
- CRUZ, Mariana V., MORI, Gustavo, *et al.* **Molecular responses to freshwater limitation in the mangrove tree *Avicennia germinans* (Acanthaceae).** *Molecular Ecology*. 29(2):344-362. 2019.
- CRUIZIAT, Pierre, COCHARD, Hervé, AMEGLIO, Thierry *et al.* **Hydraulic architecture of trees: main concepts and results.** *Annals of Forest Science*, Springer Verlag/EDP Sciences, 59 (7), p. 723-752. 2002.
- BURKHARDT, J. **Hygroscopic particles on leaves: nutrients or desiccants?** *Ecological. Monographs* 80, 369–399. 2010.
- JOHNSON, D. M., MCCULLOH, K. A., *et al.* **Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: why are conifers and angiosperms so different?** *Plant Science*. vol. 195 p.48-5. Out. 2012.
- KRAFT, Nathan J. B., METZ, Margaret, *et al.* **The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set.** *New Phytologist* Vol.188, Issue 4, 1124-1136. Dec. 2010.

LAMBERS, Hans; CHAPIN, F. S.; *et al.* **Plant Physiological Ecology**. Plant Water Relations. Springer. 2nd edition. 2008.

LÓPEZ-HOFFMAN, L., ANTEN, N. P., *et al.* **Salinity and light interactively affect neotropical mangrove seedlings at the leaf and whole plant levels**. *Oecologia*. 2006.

MEINZER, Frederick C, JOHNSON, Daniel M., *et al.* **Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance**. Vol. 23, Issue 5, 922-930. Oct. 2009.

MORI, Gustavo M., ZUCCHI, Maria I., SOUZA, Anete P. **Multiple-Geographic-Scale Genetic Structure of Two Mangrove Tree Species: The Roles of Mating System, Hybridization, Limited Dispersal and Extrinsic Factors**. *PLoS ONE*. Fev. 2015.

OLIVEIRA, Rafael S., COSTA, Flávia R. C., *et al.* **Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients**. *New Phytologist*, 1457-1465. Vol. 221, Issue 3.2018.

PEREIRA, Luciano; BITTENCOURT, *et al.* **Plant pneumatics: stem air flow is related to embolism – new perspectives on methods in plant hydraulics**. *New Phytologist*. vol. 211, n. 1, p. 357-370. Jul. 2016.

REEF, Ruth, E. LOVELOCK, Catherine. **Regulation of water balance in mangroves**. *Annals of Botany*, vol. 115, n. 3, Fev. 2015, p. 385–395.

SPERRY John S., DONNELLY J. R. M, TYREE T. **A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem**. *Plant, Cell and Environment*. Jan. 1988.

SPERRY, John S. **Evolution of Water Transport and Xylem Structure**. *International Journal of Plant Sciences*. vol. 164, n. S3, Evolution of Functional Traits in Plants. p. S115-S127. Mai. 2003.

TYREE, Melvin T., EWERS, Frank W. **The hydraulic architecture of trees and other woody plants**. *New Phytologist*. vol.119, n. 3. p 345-360. Nov. 1991.

RODRIGUEZ-ZACCARO, Daniela F., GROOVER, Andrew. **Wood and water: How trees modify wood development to cope with drought**. *Plants. People. Planet*. Vol.1, Issue, 346-355. March. 2019.

VOGT, J., LIN, Y., PRANCHAI, A., *et al.* **The importance of conspecific facilitation during recruitment and regeneration: A case study in degraded mangroves**. *Basic and Applied Ecology*, 15(8), 651–660. Dez. 2014.

VIRGULINO-JÚNIOR, Paulo C. C., GARDUNHO, Danilo C. L., *et al.* **Wood density in mangrove forests on the Brazilian Amazon coast**. *Trees*. Aug. 2019.

WANG W., YAN Z., *et al.* **Mangroves: obligate or facultative halophytes?** A review. *Trees* 25:953–963. 2011.