

NOVAS OBSERVAÇÕES SÔBRE A OCORRÊNCIA DO “EFEITO  
DE DE SASSURE” E SUAS RELAÇÕES COM A SUCULÊNCIA,  
A TEMPERATURA FOLHEAR E OS MOVIMENTOS  
ESTOMÁTICOS

Leopoldo Magno Coutinho



*NOVAS OBSERVAÇÕES SÔBRE A OCORRÊNCIA DO “EFEITO DE DE SAUSSURE” E SUAS RELAÇÕES COM A SUCULÊNCIA, A TEMPERATURA FOLHEAR E OS MOVIMENTOS ESTOMÁTICOS.*

LEOPOLDO MAGNO COUTINHO

Departamento de Botânica da Faculdade de Filosofia,  
Ciências e Letras da Universidade de São Paulo.

INTRODUÇÃO

A fixação e acumulação de gás carbônico durante o período noturno, fenômeno este conhecido como “Efeito de De Saussure” e do ponto de vista metabólico como CAM (Crassulacean Acid Metabolism), tem sido extensivamente estudada particularmente em espécies da família das Crassuláceas\*.

Embora se saiba da ocorrência deste tipo de metabolismo em espécies de outras famílias, pouca atenção lhes tem sido devotada todavia. Além disto, nas plantas que apresentam aquele efeito, diversos outros fenômenos, como transpiração, movimentos estomáticos, estrutura folhear, temperatura do órgão assimilador, floração etc., parecem estar relacionados com a fixação e acumulação noturna de CO<sub>2</sub>, merecendo, pois, estudos mais detalhados.

As espécies que apresentam este tipo de metabolismo frequentemente cerram seus estômatos durante o dia, reabrindo-os durante a noite (6) (9) (15). A importância ecológica do “Efeito de De Saussure”, especialmente sobre o balanço hídrico das plantas, parece, pois, bastante óbvia para deixarmos de tecer aqui maiores considerações.

Em trabalhos anteriores (3) (4) pudemos observar que algumas epífitas e herbáceas terrestres de matas úmidas tropicais apresentam este tipo de comportamento quanto à assimilação do gás carbônico; em tais plantas encontramos uma nítida periodicidade da capacidade

---

\* Vejam-se as revisões sobre o assunto (11) (12) (20).

de fixação de CO<sub>2</sub> no escuro e em *Epidendrum ellipticum* Grah. verificamos que tal fixação está relacionada com o acúmulo de ácidos orgânicos no suco celular das fôlhas. Recentemente, Válio et al. (17) publicaram uma nota sôbre a fixação noturna de CO<sub>2</sub> em plantas de cerrado.

No presente trabalho procuramos estender nossas observações a espécies de diversos tipos de vegetação brasileiros, bem como obter dados quanto às relações do referido efeito com a suculência, a temperatura folhear e os movimentos estomáticos.

### MATERIAL E MÉTODOS

A ocorrência do "Efeito de De Saussure" foi investigada em um certo número de espécies, de diferentes tipos de vegetação brasileiros: cerrado, caatinga, mata tropical úmida, manguesal e vegetação de dunas marinhas, por ocasião de diversas excursões por nós realizadas às regiões de Pirassununga (Est. São Paulo), Cruz das Almas, Castro Alves e Jequié (Est. Bahia), Paranapiacaba (Est. São Paulo) e Itanhaem (Est. São Paulo). Em tais casos as determinações foram feitas em condições de campo, portanto, à temperatura ambiente. Em condições de laboratório, a 20°C, foram feitas diversas observações com espécies de bromeliáceas e orquidáceas cultivadas em nossos ripados. Quanto à técnica empregada, usamos sempre o método colorimétrico, já descrito por nós num trabalho anterior (3). Para cada espécie foram feitas dez provas paralelas, com duas ou três repetições.

As curvas de temperatura e umidade relativa do ar foram obtidas por meio de um termohigrógrafo. A intensidade luminosa ao longo do período diurno foi estabelecida por meio de um fotômetro da firma Dr. B. Lange, Berlim, com escala até 100.000 Lux.

Para um grupo de plantas de *Epidendrum ellipticum*, cultivado em nossos jardins, foram traçadas curvas de andamento diário do grau de abertura estomática, ocorrência de fixação e acumulação de CO<sub>2</sub> no escuro a 20°C, pressão osmótica do suco celular e temperatura folhear. O grau de abertura estomática foi avaliado pelo método de infiltração com xilol. A ocorrência do "Efeito de De Saussu-

re” foi determinada pelo método colorimétrico. Para o cálculo da pressão osmótica foram feitas medidas do abaixamento crioscópico do suco celular das folhas, convertendo-se os valores obtidos para atmosferas, por meio da tabela de Walter (18). As temperaturas folheares foram estabelecidas por meio de um termômetro eletrônico da firma Tri R Instruments, Jamaica, U.S.A., com sensibilidade até de 0,5°C. Em algumas outras espécies foram feitas também observações quanto à temperatura folhear, porém, apenas em quatro períodos do dia: 9.00, 12.00, 18.00 e 24.00 horas. Os valores de temperatura folhear apresentados representam a média de cinco determinações em folhas diversas, todas plenamente expostas.

A velocidade dos movimentos estomáticos de fechamento hidroativo de *Epidendrum ellipticum*, foi estabelecida durante a noite, quando seus estômatos se achavam bem abertos, tanto pelo método das pesagens rápidas quanto pelo de infiltração com xilol ou éter de petróleo.

A estrutura anatômica dos órgãos assimiladores foi estudada em três espécies: *Acantostachis strobilacea* (Schult. f.) Kl., *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer e *Tillandsia usneoides* (L.) L.. Para tanto foram empregados os métodos usuais em microscopia.

## RESULTADOS

### A — Ocorrência do “Efeito de De Saussure”.

Neste teste de natureza meramente qualitativa, um bom número de espécies foi investigado, cerca de 133, distribuídas por diferentes tipos de vegetação brasileiros. Os resultados obtidos estão expressos na lista que apresentamos pouco adiante.

Dentre as 49 espécies que apresentaram capacidade de fixação de CO<sub>2</sub> no escuro, durante o período noturno, 20 pertencem à família das *Bromeliaceae*, distribuídas em 11 gêneros diferentes; as 29 espécies restantes pertencem à família das *Orchidaceae*, compreendendo 10 gêneros diversos. Entre as 84 espécies que apresentaram resultados negativos, encontramos 77 gêneros, pertencentes a 46 famílias distintas.

Pode-se observar que a ocorrência daquele efeito aparece em espécies dos mais diferentes tipos de vegetação, porém, apenas naquelas pertencentes às famílias *Bromeliaceae* e *Orchidaceae*. No caso de algumas espécies de *Cactaceae* que investigamos, é possível que os resultados negativos que obtivemos tenham sido em parte resultantes de um mascaramento do efeito acima, conseqüente de fermentação ocorrida na grande massa de tecidos lesados pela retirada de um segmento do caule.

Note-se que a ocorrência do “Efeito de De Saussure” é relativamente freqüente naquelas duas famílias. Com certa prática já podemos prever um resultado positivo pela simples observação da morfologia folhear. Fôlhas de aspecto coriáceo, mais ou menos crassas, de um verde quase sempre carregado, geralmente apresentam aquele efeito.

Ocorrência do "Efeito de De Saussure"

Espécies com "Efeito de De Saussure"	Espécies sem "Efeito de De Saussure"
<i>Aechmea distichanta</i> Lem. (Bromeliaceae)	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng) M. Arg. (Euphorbiaceae)
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb. var. <i>cuspidata</i> Baker (Bromeliaceae)	<i>Alstroemeria insignis</i> Krzl. (Amaryllidaceae)
<i>Aechmea pectinata</i> Bak. (Bromeliaceae)	<i>Anthurium</i> sp. (Araceae)
<i>Bilbergia amoena</i> (Lodd.) Ldl. (Bromeliaceae)	<i>Begonia lanceolata</i> Vell. (Begoniaceae)
<i>Canistrum cyathiforme</i> (Vell.) Mez (Bromeliaceae)	<i>Besleria selloana</i> Kl. & Hanst. (Gesneraceae)
<i>Encyclia flabellifera</i> Hoehne & Schltr. (Orchidaceae)	<i>Clusia</i> sp. (Guttiferae)
<i>Epidendrum ellipticum</i> Grah. (Orchidaceae)	<i>Codonanthe gracilis</i> (Mart.) Hnst. (Gesneraceae)
<i>Quesnelia humilis</i> Mez (Bromeliaceae)	<i>Elaphoglossum liagua</i> Brack. (Polypodiaceae)
<i>Quesnelia testudo</i> Lindm. (Bromeliaceae)	<i>Gomesa crispa</i> Kl. & Reichb. f. (Orchidaceae)
	<i>Hypocyrtia radicans</i> Kl. & Hnst. (Gesneraceae)
	<i>Maxillaria picta</i> Hook (Orchidaceae)
	<i>Hypocyrtia fritschii</i> Hoehne (Gesneraceae)
	<i>Nidularium</i> sp. (Bromeliaceae)
	<i>Peperomia</i> sp. (Piperaceae)
	<i>Philodendron</i> sp. (Araceae)
	<i>Vriesia allodaserrae</i> L. B. Smith (Bromeliaceae)
	<i>Vriesia inflata</i> (Wawra) Wawra (Bromeliaceae)
	Cerrado
<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker (Bromeliaceae)	<i>Anacardium pumilum</i> St. Hil. (Anacardiaceae)
<i>Ananas ananassoides</i> (Baker) L. B. Smith (Bromeliaceae)	<i>Andira humilis</i> Mart. (Leguminosae)
<i>Dyckia</i> sp. (Bromeliaceae)	<i>Anemia</i> sp. (Schisocaceae)
<i>Tillandsia</i> sp. (Bromeliaceae)	<i>Anemopaegma</i> sp. (Bignoniaceae)

*Annona coriacea* Mart. (Annonaceae)  
*Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae)  
*Aristolochia gilberti* Hook. (Aristolochiaceae)  
*Byrsonima coccolobifolia* Kunth (Malpighiaceae)  
*Byrsonima intermedia* Juss. (Malpighiaceae)  
*Cochlospermum insigne* St. Hil. (Cochlospermaceae)  
*Collaea decumbens* Benth. (Leguminosae)  
*Conarus suberosus* Planch. (Connaraceae)  
*Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae)  
*Cranioalaria integrifolia* Cham. (Martiniaceae)  
*Didymopanax vinosum* E. March. (Araliaceae)  
*Erythroxylum suberosum* St. Hil. (Erythroxylaceae)  
*Erythroxylum tortuosum* Mart. (Erythroxylaceae)  
*Gesnera allagophylla* Mart. (Gesneraceae)  
*Hyptis* sp. (Labiatae)  
*Kielmeyera coriacea* Mart. (Guttiferae)  
*Machaerium acutifolium* Vog. (Leguminosae)  
*Neea theifera* Oerstedt (Nictaginaceae)  
*Ouratea spectabilis* (Mart.) Engl. (Ochnaceae)  
*Palicourea rigida* H. B. K. (Rubiaceae)  
*Pavonia speciosa* H. B. K. (Malvaceae)  
*Qualea grandiflora* Mart. (Vochisiaceae)  
*Roupala* sp. (Proteaceae)  
*Smilax* sp. (Smilacaceae)  
*Stryphnodendron adstringens* Mart. (Leguminosae)  
*Styrax camporum* Pohl (Styracaceae)  
*Sweetia elegans* Benth. (Leguminosae)



*Bromelia arenaria* Ule (Bromeliaceae)  
*Tillandsia streptocarpa* Baker (Bromeliaceae)

#### Caatinga

*Tocoyena formosa* Schum. (Rubiaceae)  
*Vitis* sp. (Vitaceae)  
*Xylophia grandiflora* St. Hil. (Annonaceae)  
*Usnea* sp. (Usneaceae)

*Astronium fraxinifolium* Schott (Anacardiaceae)  
*Bumelia sartorum* Mart. (Sapotaceae)  
*Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Leguminosae)  
*Capparis jacobinae* Moric. (Capparidaceae)  
*Capparis yca* (Mart.) Mart. et Eichl. (Capparidaceae)  
*Cassia* sp. (Leguminosae)  
*Celtis brasiliensis* Planch. (Ulmaceae)  
*Cereus jamacaru* P. DC. (Cactaceae)  
*Erythrina mulungu* Mart. (Leguminosae)  
*Jatropha* sp. (Euphorbiaceae)  
*Licania rigida* Benth. (Rosaceae)  
*Lonchocarpus* sp. (Leguminosae)  
*Maytenus rigida* Mart. (Celastraceae)  
*Mclocactus bahiensis* (Brit. et Rose) Wandern (Cactaceae)  
*Mimosa v rrucosa* Benth. (Leguminosae)  
*Mimosa* sp. (Leguminosae)  
*Opuntia inamoena* K. Schum. (Cactaceae)  
*Philodendron* sp. (Araceae)  
*Schinopsis brasiliensis* Engl. (Anacardiaceae)  
*Selaginella convoluta* (Walk et Arnoff) Spring (Selaginellaceae)  
*Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae)  
*Zizyphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae)

## Manguesal

- Acrostichum aureum* Linn. (Polypodiaceae)
- Avicennia schaueriana* Stapf & Leechman ex Moldenke (Verbenaceae)
- Hibiscus tiliaceus* Linn. (Malvaceae)
- Laguncularia racemosa* Gaertn. (Combretaceae)
- Rhizophora mangle* Linn. (Rhizophoraceae)

## Dunas marítimas

- Cyrtopodium paranaensis* Schlechter (Orchidaceae)
- Hydrocotyle umbellata* Linn. (Umbelliferae)
- Iresine portulacoides* Moq. (Amarantaceae)
- Sophora tomentosa* Linn. (Leguminosae)

## Outras espécies (cultivadas)

- Dyckia encholirioides* (Gaud.) Mez (Bromeliaceae)
- Epidendrum moseri* Reichb. f. (Orchidaceae)
- Quesnelia arvensis* (Vell.) Mez (Bromeliaceae)

- Acanthostachis strobilacea* (Schult. f.) Kl. (Bromeliaceae)
- Aechmea marmorata* (Lem.) Mez (Bromeliaceae)
- Brassavola ferrini* Lindl. (Orchidaceae)
- Cochleya autumnalis* Lindl. (Orchidaceae)
- Cattleya bicolor* Lindl. (Orchidaceae)
- Cattleya forbesii* Lindl. (Orchidaceae)
- Cattleya gutata* Lindl. (Orchidaceae)
- Cattleya intermediae* R. Grah. (Orchidaceae)
- Cattleya lodigesii* Lindl. (Orchidaceae)
- Cattleya mossiae* Park ex Hook (Orchidaceae)
- Cattleya skinneri* Batem. (Orchidaceae)
- Cattleya trianaei* Lindl. et Reichb. f. (Orchidaceae)

*Catleya walkeriana* Gardn. (Orchidaceae)  
*Catleya warnerii* Moore ex Warner (Orchidaceae)  
*Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Bromeliaceae)  
*Encyclia odoratissima* Schltr. (Orchidaceae)  
*Epidendrum floribundum* H. B. K. (Orchidaceae)  
*Laelia cinnabarina* Batem. (Orchidaceae)  
*Laelia crispa* Reichb. f. (Orchidaceae)  
*Laelia flava* Lindl. (Orchidaceae)  
*Laelia milleri* Blum. (Orchidaceae)  
*Laelia perrini* Batem. (Orchidaceae)  
*Laelia purpurata* Lindl. (Orchidaceae)  
*Laelia xanthina* Ldl. (Orchidaceae)  
*Lanium avicula* Lindl. ex Benth. (Orchidaceae)  
*Neoregelia concentrica* (Vell.) L. B. Smith (Bromeliaceae)  
*Oncidium pumilium* Ldl. (Orchidaceae)  
*Orthophytum* (?) sp. (Bromeliaceae)  
*Schomburgkia crispa* Ldl. (Orchidaceae)  
*Sophranitis cernua* Lindl. (Orchidaceae)  
*Tillandsia usneoides* (L.) L. (Bromeliaceae)  
*Yarella* sp. (Orchidaceae)

B — Andamento diário do grau de abertura estomática, pressão osmótica do suco folhear e da capacidade de fixação de CO<sub>2</sub> no escuro em *Epidendrum ellipticum*.

Nos gráficos da Fig. 1 podemos acompanhar o andamento diário da luminosidade, umidade relativa e temperatura do ar, paralelamente com o grau de abertura estomática, capacidade de fixação de CO<sub>2</sub> no escuro e pressão osmótica do suco de fôlhas de *Epidendrum ellipticum*, em três dias diversos do período de inverno. Nos dois primeiros dias as observações se estenderam por 33 horas consecutivas.

Pode-se observar que o grau de abertura estomática apresenta uma nítida periodicidade, sendo máximo durante o período noturno e nas primeiras horas da manhã (entre 21.00 e 9.00 horas). Logo em seguida apresenta uma rápida queda, para atingir valores mínimos, ou mesmo nulos, entre 11.00 e 14.00 horas, quando a luminosidade é máxima. As menores aberturas estomáticas não coincidem exatamente com o período de menor umidade relativa do ar e maior temperatura. Ocorre uma pequena defazagem de aproximadamente uma hora.

As observações concomitantes da capacidade de fixação e acumulação de CO<sub>2</sub> no escuro, feitas pelo método colorimétrico, mostraram, como já havíamos descrito em um trabalho anterior (4), um perfeito periodismo. Num período de 24 horas ela ocorre durante cerca de 18, portanto, dois terços do dia. Entre 9.00 e 15.00 horas aproximadamente, esta capacidade é perdida, havendo eliminação de gás carbônico pela fôlha. Apenas neste período de 6 horas a planta não consegue fixar CO<sub>2</sub> no escuro.

As medidas crioscópicas da pressão osmótica do suco folhear mostraram também visível periodicidade, sincrônica com os movimentos estomáticos e a capacidade de fixação no escuro. À noite e de manhã cedo foram observados os maiores valores (entre 4 e 5 at.). Os valores mais baixos (entre 2.5 e 3 at.) foram observados à tarde, entre 14.00 e 18.00 horas. De um modo geral os valores de pressão osmótica foram baixos, o que condiz com as observações de Walter (19) para plantas suculentas.

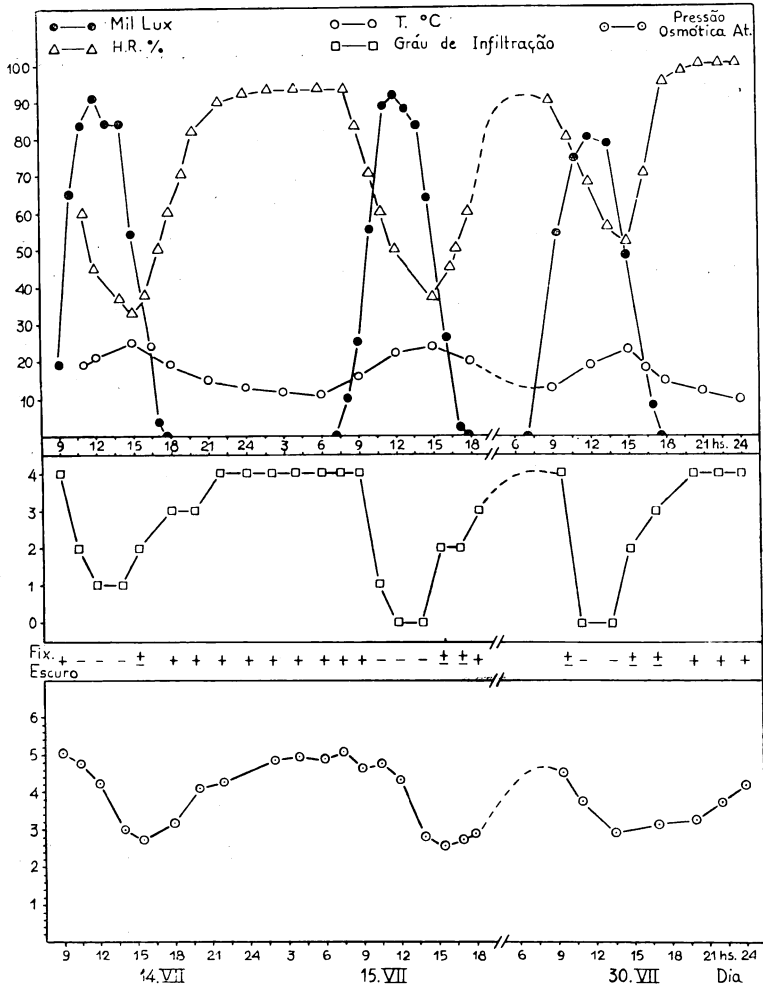


Fig. 1 — Andamento diário das condições ambientais (temperatura do ar, umidade relativa e luminosidade), do grau de abertura estomática, da capacidade de fixação de CO<sub>2</sub> no escuro e da pressão osmótica do suco folhear de *Epidendrum ellipticum*.

Uma pequena defasagem se nota entre os valores de pressão osmótica e abertura estomática. Esta diferença poderia ser explicada se atentássemos para o fato de que no primeiro caso os dados se referem a uma grande massa de tecidos, enquanto que no segundo apenas ao comportamento de certas células, as estomáticas. Não fizemos observações de pressão osmótica diretamente sobre as células- guarda por ser difícil a observação de plasmólise. Em *Epidendrum ellipticum* tais células possuem bordos extremamente espessados, o que dificulta a observação do lúmen celular (2).

C — Andamento diário da temperatura folhear.

Enquanto realizávamos nossas observações relatadas no ítem anterior, notamos que as fôlhas de *Epidendrum* expostas ao sol apresentavam-se bastante aquecidas. Resolvemos, então, efetuar algumas determinações da temperatura folhear, num período contínuo de 24 horas, comparando-as com a temperatura do ar circundante.

Os resultados obtidos acham-se expostos no gráfico da Fig. 2. Podemos notar que já às 7.30 horas a temperatura das fôlhas de *Epidendrum*, expostas ao sol, é bem mais elevada que a temperatura ambiente. Neste dia, a temperatura máxima do ar ocorreu por volta das 14.00 horas, atingindo 30°C. A temperatura folhear máxima foi observada às 12.30 horas, quando chegou a 44°C. Neste exato momento a temperatura do ar era de apenas 29°C, sendo de 15°C a diferença entre a fôlha e o ar.

Desde cêdo até aproximadamente 14.00 horas, o dia em que fizemos estas observações apresentou-se límpido, ensolarado e sem grande ventilação. A partir de então a intensidade do vento aumentou e às 15.30 horas o céu ficou encoberto por nuvens. A seta no gráfico indica esta ocorrência.

Se calcularmos as temperaturas relativas das fôlhas (Temp. Rel. = temp. folhear/temp. do ar X 100) durante as várias horas do dia, verificaremos que entre 7.30 e 10.00 horas os valores oscilaram entre 130 e 141%, com uma média de 136%. Às 10.30 horas êste valor se elevou bruscamente para 151%, oscilando entre êste e 137% até aproximadamente 13.00 horas, com uma média de 145%.

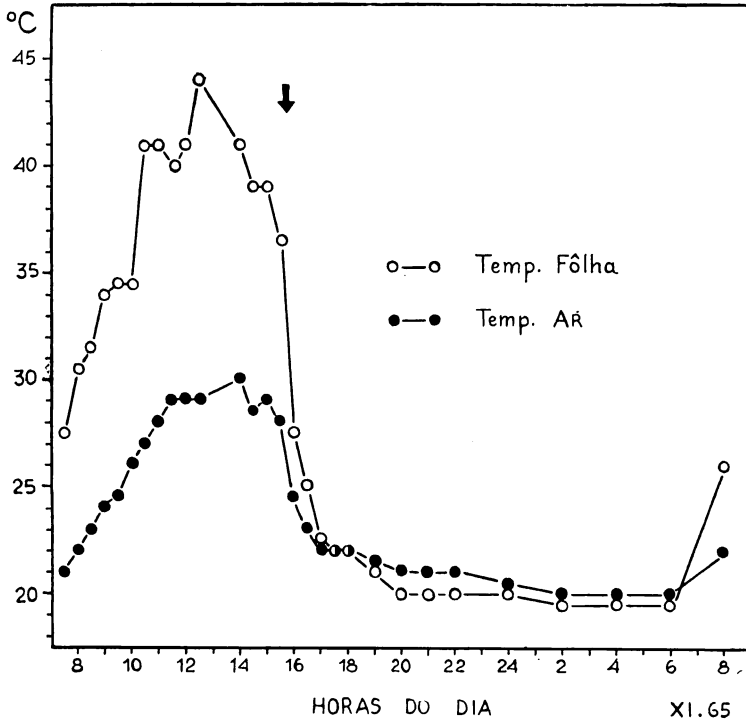


Fig. 2 — Andamento diário da temperatura do ar e das fôlhas de *Epidendrum ellipticum*. A seta indica o momento a partir do qual o céu ficou encoberto.

Entre 14.00 e 15.30 horas caiu para valores em torno de 134% e depois para perto ou abaixo de 100%.

Êstes cálculos denotam uma perfeita concordância da mais rápida elevação da temperatura folhear ocorrida às 10.30 horas, com o fechamento dos estômatos, mostrando assim, o efeito da transpiração sobre a temperatura folhear. À tarde o efeito da reabertura estomática foi mascarado pelo efeito da ventilação mais intensa e cobertura do céu pelas nuvens, que então ocorreu.

Além destas observações de temperatura folhear realizadas com *Epidendrum ellipticum*, resolvemos estender as medidas a mais algumas espécies que apresentassem o “Efeito de De Saussure”. Escol-

Ihemos, então, onze espécies, entre as plantas cultivadas em nossos ripados. No dia das determinações, os vasos foram retirados do ripado e as plantas foram colocadas a plena exposição solar. Os dados obtidos acham-se reunidos na tabela abaixo.

Temperatura folhear

Espécies	Horas do Dia			
	9.00	12.00	18.00	24.00
<i>Aechmea distichanta</i>	26.0	36.5	23.0	20.0
<i>Aechmea nudicaulis</i>	26.0	36.0	23.0	20.0
<i>Billbergia amoena</i>	27.5	34.5	23.5	19.5
<i>Cattleya forbesii</i>	30.0	35.0	23.5	20.0
<i>Cattleya trianaei</i>	27.0	33.5	23.5	20.0
<i>Cattleya warnerii</i>	29.0	35.5	23.5	20.0
<i>Laelia purpurata</i>	29.0	33.5	23.5	20.0
<i>Neoregelia concentrica</i>	31.0	34.5	23.5	19.5
<i>Quesnelia humilis</i>	27.5	34.0	23.0	19.5
<i>Quesnelia testudo</i>	27.0	32.5	23.0	19.5
<i>Schomburgkia crispa</i>	30.0	34.0	23.5	20.0
AR	23.5	26.5	23.5	20.0

#### D — Velocidade dos movimentos estomáticos hidroativos de *Epidendrum ellipticum*.

Em vista dos dados obtidos e apresentados até aqui, pareceu-nos interessante observar se os estômatos de *Epidendrum* teriam reação hidroativa de fechamento ou se seus movimentos eram dependentes apenas da periodicidade da fixação de gás carbônico.

Para tanto, tivemos que realizar nossas observações à noite, quando os estômatos se achavam abertos. Nos gráficos da Fig. 3 encontramos os dados obtidos pelo método de pesagens rápidas para quatro fôlhas destacadas da planta em diferentes horas da noite. Podemos aí observar que os valores transpiratórios, inicialmente mais elevados, caem rapidamente (cêrca de cinco minutos), atingindo o nível da transpiração cuticular, aí permanecendo por mais de uma hora de observação. Em três das quatro curvas apresentadas, observa-se uma queda inicial brusca até transpiração nula, seguida de uma pequena elevação, cujo nível é, então, mantido.



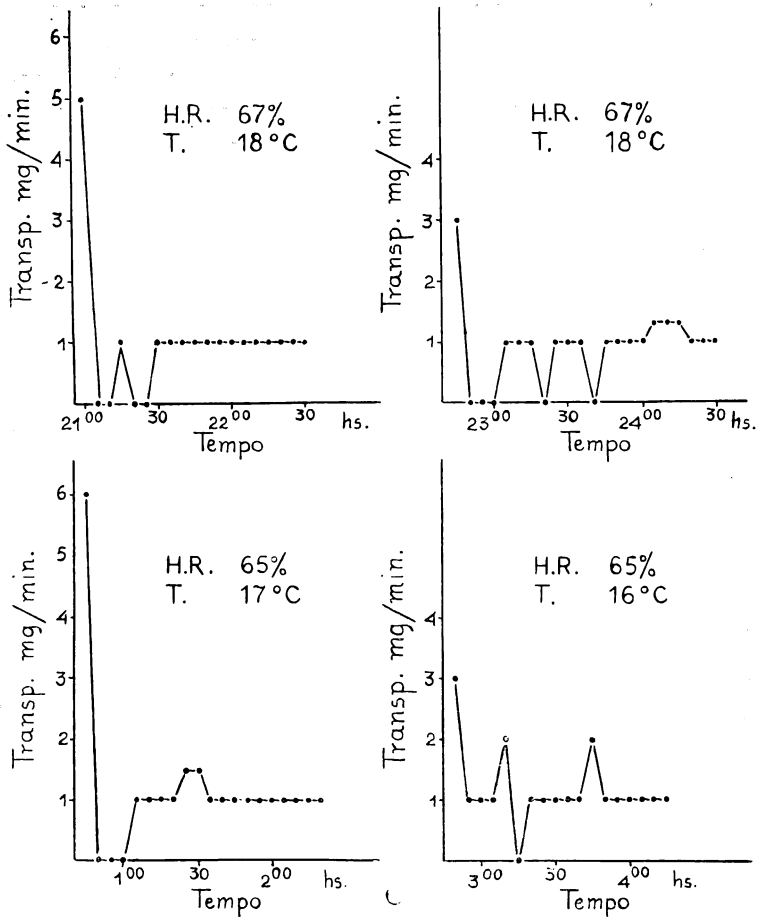


fig. 3 — Velocidade dos movimentos estomáticos hidroativos de fechamento de *Epidendrum ellipticum* em diferentes horas da noite. Observações feitas pelo método de pesagens rápidas.

Temendo que os primeiros valores das curvas, mais elevados, não correspondessem realmente a um efeito transpiratório, mas à evaporação de água imperceptivelmente condensada sôbre as superfícies folheares (orvalho), procuramos realizar, concomitantemente com as medidas de transpiração, determinações de velocidade de fechamento hidroativo pelo método de infiltração com xilol e éter de petróleo. Os gráficos da Fig. 4 vieram confirmar as observações já

descritas, isto é, um rápido fechamento hidroativo, reduzindo consideravelmente as aberturas estomáticas, seguido de uma pequena reabertura. E' interessante notar que êste tipo de movimento, rápido inicialmente e com parcial reabertura posterior, já fôra por nós encontrado em outras epífitas da mata pluvial tropical (2).

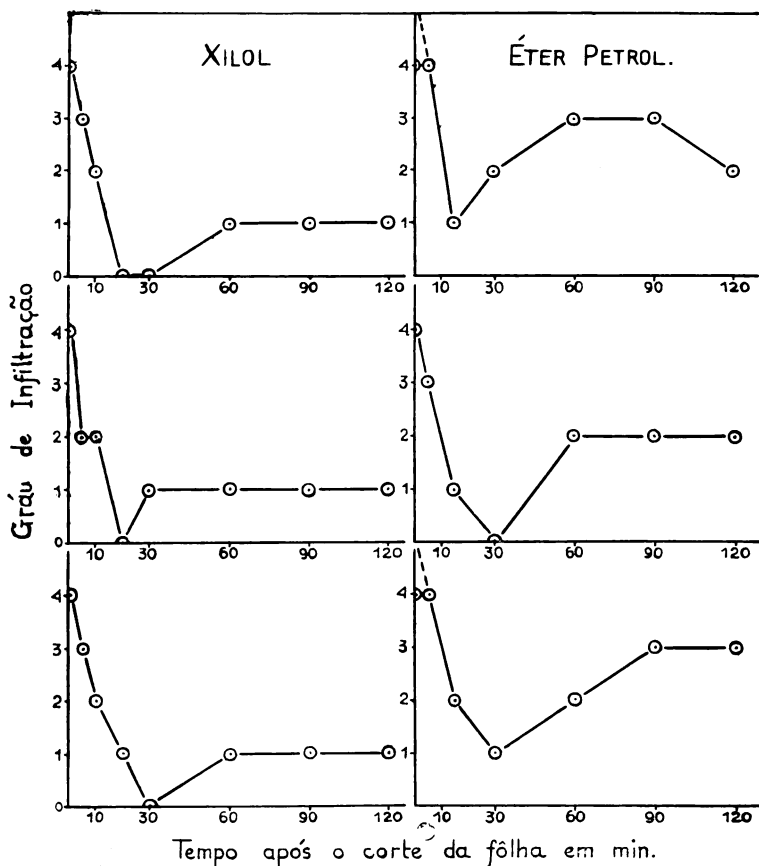


Fig. 4 — Velocidade dos movimentos estomáticos hidroativos de fechamento de *Epidendrum ellipticum* em diferentes horas da noite. Observações feitas pelo método de infiltração com xilol ou éter de petróleo.

No presente caso, dados os baixos valores transpiratórios, o método de infiltração pareceu-nos mais interessante, pois, permitiu uma melhor apreciação dos movimentos.

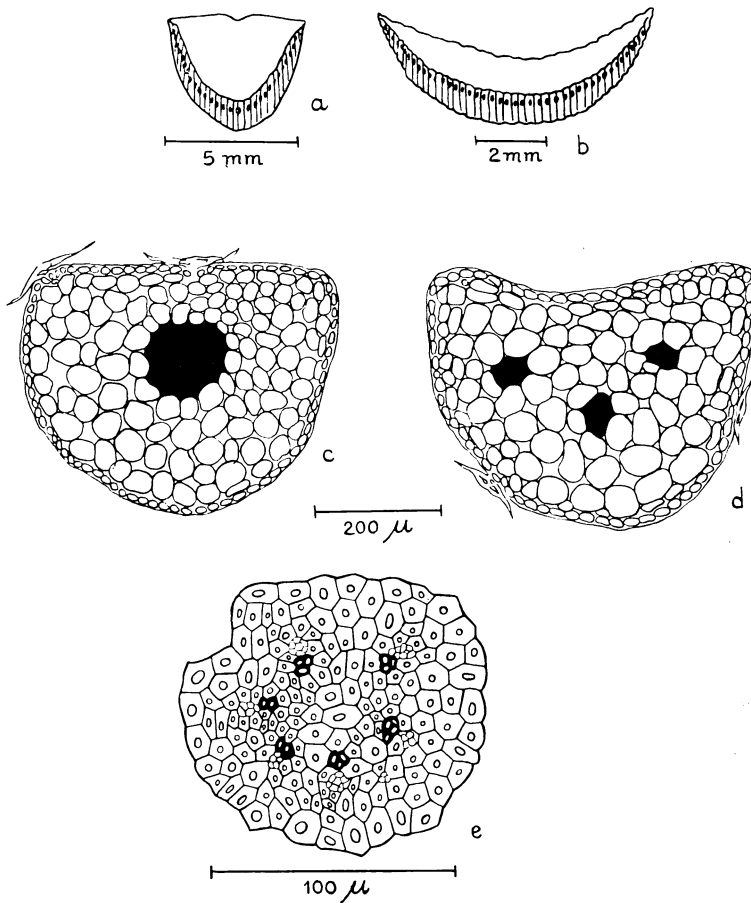


Fig. 5 — Estrutura microscópica de: a — corte transversal à fôlha de *Acantostachis strobilaceae*, b — corte transversal à fôlha de *Dykia tuberosa*, c — corte transversal ao caule de *Tillandsia usneoides*, d — corte transversal à fôlha de *Tillandsia usneoides*, e — detalhe de um corte transversal ao conjunto de feixes líbero-lenhosos do caule de *Tillandsia usneoides*. Note-se aí a diminuta quantidade de elementos condutores e a abundância de elementos mecânicos. Nos desenhos a e b o espaço branco corresponde aos tecidos aquíferos; a porção achureada corresponde aos tecidos clorofilianos, onde são também encontrados numerosos feixes líbero-lenhosos. Nos desenhos c e d as porções em negro correspondem às regiões fibro-vasculares.

### E — Suculência folhear.

Um dos problemas relativos à capacidade de fixação e acumulação de CO<sub>2</sub> no escuro é a essencialidade ou não da suculência dos órgãos assimiladores. No presente trabalho procuramos investigar este aspecto em três espécies distintas de *Bromeliaceae*: *Acantostachis strobilacea*, *Dickia tuberosa* e *Tillandsia usneoides*. Nos desenhos a e b da Fig. 5 podemos observar que a maior parte da suculência folhear das primeiras duas espécies acima é devida ao grande desenvolvimento de um tecido aquífero incolor na parte superior do mesófilo. Todavia, os tecidos clorofilianos também apresentam um certo grau de suculência.

O caso de *Tillandsia usneoides* parece-nos bastante interessante. Pelos conceitos atuais de suculência não cremos que esta espécie possa ser considerada como suculenta. Determinações da relação pêso sêco/pêso fresco, deram como resultados valores da ordem de 32%. Cálculos da relação pêso sêco/conteúdo d'água indicaram valores ao redor de 48%. Este último dado significa que a proporção entre matéria sêca e água, nesta planta, é da ordem de 1:2. E' sabido que nas suculentas esta proporção é muito menor. Os desenhos c e d da Fig. 5 representam, com certo detalhe, a anatomia do caule e da fôlha de *Tillandsia usneoides*. Não encontramos, também aí, quaisquer características anatômicas de suculência. Todavia, esta espécie apresenta o "Efeito de De Saussure", o que vem lançar certa dúvida sobre os conceitos morfológicos e anatômicos até aqui admitidos para as plantas com aquêlo tipo de comportamento em relação ao gás carbônico.

## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

De acôrdo com as observações que fizemos, o "Efeito de De Saussure" pode ocorrer em espécies dos mais diversos tipos de vegetação brasileiros. Todavia, dentre as 133 espécies investigadas, abrangendo 48 famílias diferentes, apenas entre aquelas pertencentes às *Bromeliaceae* e *Orchidaceae* é que pudemos encontrar o efeito acima. No caso das *Cactaceae*, é possível que os resultados negativos que obtivemos tenham sido conseqüência de um mascaramento do "Efeito de De Saussure" pela fermentação dos tecidos lesados. Desta forma,

a maior ou menor frequência dêste mecanismo de fixação de CO<sub>2</sub>, dentro dos nossos tipos de vegetação, irá depender, em boa parte, da maior ou menor frequência de espécies daquelas duas ou três famílias.

As espécies por nós estudadas, que demonstraram possuir capacidade de fixação de CO<sub>2</sub> no escuro, ocorrem, de um modo geral, em ambientes que, do ponto de vista macroclimático, microclimático ou edáfico, podem estar sujeitos a sêca.

Conforme já tivemos oportunidade de demonstrar em algumas das espécies aqui investigadas, a capacidade de fixação de CO<sub>2</sub> no escuro obedece a um ritmo de aproximadamente 24 horas (4). Em *Epidendrum ellipticum* pudemos constatar que tal ritmo também é seguido pelos movimentos estomáticos e pela pressão osmótica do suco folhear. Ao que parece, os estômatos desta planta não reagem fôticamente. Seus movimentos não só se encontram em defasagem com os períodos de transição dia-noite-dia, como também a reação estomática é inversa à do mecanismo fotoativo, isto é, abertura à noite e fechamento durante o dia. A concordância dos ritmos de fixação de CO<sub>2</sub>, acúmulo de ácidos orgânicos (4), pressão osmótica do suco folhear e movimentos estomáticos, bem como a perfeita adequação das fases, permitem-nos afirmar que êste tipo de movimento estomático não se pode explicar seja pelo mecanismo fotoativo, seja pelo hidroativo, mas sim pelo próprio ritmo da fixação do gás carbônico. Pelo acúmulo de ácidos orgânicos a pressão osmótica se eleva, fazendo a fôlha absorver mais água, tornar-se mais turgescete. Com êste aumento de turgor celular os estômatos se abrem. Cessado o período de fixação, o consumo dos ácidos orgânicos leva a uma queda da pressão osmótica, perda de turgor pela fôlha e fechamento estomático. A concordância dos ritmos nos faz supor que as próprias células-guarda tenham capacidade de fixar CO<sub>2</sub> na obscuridade e que tal capacidade não é constante mas periódica. Em várias crassuláceas, Nishida (9) observou os mesmos movimentos estomáticos periódicos e conseguiu demonstrar que as próprias células-guarda eram capazes de fixar CO<sub>2</sub> no escuro, aumentando sua pressão osmótica à noite e diminuindo-a durante o dia. Verificou ainda que o teor de amido decrescia à noite e aumentava de dia. No abacaxí, bromeliácea de grande interêsse econômico, Joshi e col. (5) também puderam obser-

var abertura estomática noturna, coincidindo, assim, com o período de fixação.

Se do ponto de vista ecológico a capacidade de fixação noturna de CO<sub>2</sub> pode trazer, de um lado, algumas vantagens, quais sejam a possibilidade de absorver gás carbônico sem grande despesa hídrica, dispor, em certos casos, de uma atmosfera mais rica naquele gás, de outro ela pode criar certos problemas, como por exemplo, o aquecimento do órgão assimilador. Nossos dados mostram que no período diurno a temperatura folhear se torna bem mais elevada que a do ar. Acreditamos que uma parte significativa desta elevação térmica, embora não muito grande, se deva ao fechamento dos estômatos durante o dia, o que impede em parte a perda de energia calorífica pela fôlha. Ansari e col. (1) atribuem pequena importância à transpiração na determinação da temperatura folhear. Segundo eles a temperatura do ar, a radiação térmica pela fôlha, o vento e a massa folhear são os principais fatores responsáveis. Mellor e col. (8), Salisbury e Parke (14), embora admitam que a transpiração não seja essencial à remoção de calor da fôlha, calculam que 10 a 40% da sua energia térmica possa ser dissipada pela transpiração. A maior parte é perdida pela radiação da própria fôlha e pequena parcela por convecção. Walter (19), mencionando diversos autores, salienta a importância do suprimento hídrico e da transpiração na determinação da temperatura folhear. Raschke (13) faz uma revisão sobre o problema da transferência de calor entre a fôlha e o ambiente. A questão do aquecimento dos órgãos assimiladores nas plantas com "Efeito de De Saussure" parece-nos bastante interessante e digna de um estudo mais detalhado. Segundo Lomagin e Antropova (7), o aquecimento das fôlhas de *Tradescantia fluminensis* a 47°C inibe a sua fotossíntese até por dois dias. A exposição da fôlha à luz logo após 5 minutos de aquecimento provoca injúrias e sua morte parcial ou total. Segundo os autores, a energia luminosa absorvida pela clorofila, não podendo ser utilizada na fotossíntese em consequência da inibição desta, é usada na foto-oxidação do próprio pigmento e de outras partes da célula. Nas espécies por nós estudadas, em que a temperatura folhear pode elevar-se 10, 15°C, ou mais, acima da temperatura do ar, é de se esperar que o seu processo fotossintético seja bem mais resistente a tempera-

turas elevadas, isto é, que a inibição térmica mencionada por Lomagin e Antropova (1.c.) só ocorra a temperaturas mais altas. E' nossa intenção analisar êste problema num próximo trabalho.

Embora não reagindo, aparentemente, à presença ou ausência de luz, os estômatos de *Epidendrum ellipticum* apresentam reação hidroativa de fechamento relativamente rápida. Após uma redução drástica inicial, que limita a infiltração a valores muitas vêzes nulos, ocorre uma pequena reabertura. Êste fato já fôra observado por nós em outras espécies (2). Segundo Stalfelt (16), no mecanismo hidroativo de fechamento estomático, o aparecimento de um déficit supra-ótimo desencadeia não só o fechamento estomático como também uma queda do valor osmótico das células-guarda. Êste abaixamento da pressão osmótica é mais lento que o próprio fechamento e não seria a causa e sim um mecanismo estabilizador dêste. Poderíamos, portanto, interpretar aquela reabertura posterior ao fechamento rápido inicial, como sendo conseqüência, talvez, de uma imperfeita estabilização do movimento, o que ocorreria se a queda da pressão osmótica das células-guarda fôsse muito lenta.

Quanto ao problema da essencialidade de tecidos suculentos para a ocorrência do "Efeito de De Saussure", ou do CAM, Ranson e Thomas (12), embora fazendo uma pequena ressalva, afirmam: "It is doubtful whether this form of metabolism is shown by plants that do not possess some degree of succulence. . .". Nuernbergk (10) assim se expressa na página 29: "Damit die nächtliche Kohlendioxidbindung zustande kommt, müssen mindestens 3 Bedingungen erfüllt sein: 1. . . . . 2. eine genügende succulenz der assimilierenden Gewebe, d.h. eine ausreichende Speichermöglichkeit für die Äpfelsäure; . . .". Num trabalho anterior (3), ao analisarmos a anatomia folhear de algumas epífitas e herbáceas terrestres da mata pluvial tropical que apresentavam o "Efeito de De Saussure", corroboramos com a opinião dos autores acima. No presente trabalho, diante dos resultados obtidos com *Tillandsia usneoides* somos obrigados a reformular nossa opinião, discordando daqueles autores no que diz respeito à necessidade de tecidos suculentos para a ocorrência daquele efeito.

## SUMMARY

In this paper the author analyses the occurrence of the "De Saussure effect", i. e., dark fixation of carbon dioxide, in 133 different species of plants found in various vegetation types of Brazil. The relations between dark fixation of CO<sub>2</sub> and succulence, leaf temperature and stomatal movements are also investigated.

The following conclusions are presented:

- 1) The "De Saussure effect" is found very frequently in species of *Bromeliaceae* and *Orchidaceae*.
- 2) The stomatal movements of *Epidendrum ellipticum* follow the daily periodicity of the dark fixation of CO<sub>2</sub>. They open during the night and close during the day. Nevertheless, they react to increasing water deficits during the night.
- 3) The leaf temperature of some plants with the "De Saussure effect" goes during the day 10-15°C above that of the surrounding air.
- 4) Leaf succulence is not essential to the occurrence of the "De Saussure effect". *Tillandsia usneoides* (spanish moss), a non succulent plant, presents a very intense dark fixation of CO<sub>2</sub>.

## AGRADECIMENTOS

Desejamos consignar aqui nossa profunda gratidão à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, a qual nos proporcionou fundos para a aquisição de drogas e instrumentos utilizados na presente pesquisa; aos Srs. Dr. Geraldo Pereira Pinto e Oswaldo Handro pela identificação de algumas espécies; à Da Maria José Guimarães pela confecção a nanquim dos gráficos e desenhos apresentados neste trabalho.

Aos meus alunos Sra. Marina André de Alvarez, Srta. Anita Mendonça Lemos, Sr. Marcel Bouquet e Sr. Bayardo Baptista Torres agradeço a colaboração prestada durante nossa viagem e estadia em Cruz das Almas, Bahia.



## BIBLIOGRAFIA

- 1 — Ansari, A. Q. and W. E. Loomis — 1959 — Leaf Temperatures. *Am. Jour. Bot.* 46: 713-717.
- 2 — Coutinho, L. M. — 1962 — Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. *Bol. Fac. Fil. Ciên. Letr. U.S.P. Nº 257, Botânica* 18: 1-219.
- 3 — Coutinho, L. M. — 1963 — Algumas informações sôbre a ocorrência do "Efeito de De Saussure" em epífitas e herbáceas terrestres da mata pluvial. *Bol. Fac. Filos. Ciên. Letr. U.S.P. Nº 288, Botânica* 20: 81-98.
- 4 — Coutinho, L. M. — 1965 — Algumas informações sôbre a capacidade rítmica diária da fixação e acumulação de CO<sub>2</sub> no escuro em epífitas e herbáceas terrestres da mata pluvial. *Bol. Fac. Filos. Ciên. Letr. U.S.P. Nº 294, Botânica* 21: 395-408.
- 5 — Joshi, M. C., J. S. Boyer and P. J. Kramer — 1965 — Growth, carbon dioxide exchange, transpiration and transpiration ratio of Pineapple. *The Botanical Gazette* 126: 174-179.
- 6 — Lottfield, J. V. G. — 1921 — The Behavior of Stomata. *Carnegie Institution of Washington*.
- 7 — Lomagin, A. G. and T. A. Antropova — 1965 — The injurious effect of visible light on leaves subsequent to heating. *Doklady Botanical Sciences* 165: 163-165.
- 8 — Mellor, R. S., F. B. Salisbury and K. Raschke — 1964 — Leaf Temperatures in Controlled Environments. *Planta* 61: 56-72.
- 9 — Nishida, K. — 1963 — Studies on Stomatal Movements of Crassulacean Plants in relation to the Acid Metabolism. *Physiologia Plantarum* 16: 281-298.
- 10 — Nuernbergk, E. L. — 1961 — Endogener Rhythmus und CO<sub>2</sub>-Stoffwechsel bei Pflanzen mit diurnalen Säurerhythmus. *Planta* 56: 28-70.
- 11 — Ranson, S. L. — 1965 — The plant acids. Em: *Plant Biochemistry*, pág. 493-525. Ed. por J. Bonner and J. E. Varner, Academic Press, N. Y.
- 12 — Ranson, S. L. and M. Thomas — 1960 — Crassulacean Acid Metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiology* 11: 81-110.
- 13 — Raschke, K. — 1960 — Heat transfer between the plant and the environment. *Ann. Rev. Plant Physiology* 11: 111-126.

- 14 — Salisbury, F. B. and R. V. Parke — 1965 — *Vascular Plants: Form and Function*. Ed. por W. A. Jensen and L. G. Kavaljian. Wadsworth Publ. Co. Inc. Belmont, California.
- 15 — Shreve, E. B. — 1916 — An analysis of causes of variations of the transpiring power of cacti. *Physiol. Res.* 2: 73 (citado por Loftfield).
- 16 — Stafelt, M. G. — 1957 — The water output of the guard cells of the stomata. *Physiol Plantarum* 10 (4): 752-773.
- 17 — Válio, I. F. M. e V. Moraes — 1966 — Nota sôbre a fixação noturna de CO<sub>2</sub> em plantas do cerrado. *Arq. Bot. Est. São Paulo*, Vol. IV, fasc. II: 101-104.
- 18 — Waite, H. — 1931 — *Die Hydratur der Pflanzen*. Gustav Fischer, Jena.
- 19 — Walter, H. — 1960 — Einführung in die Phytologie. III — Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Teil: Standortlehre. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- 20 — Wolf, J. — 1960 — Der Diurnale Säurerhythmus. Em: *Handbuch der Pflanzenphysiologie* Vol. XII, band 2: 809-889. Ed. por W. Ruhland, Springer Verlag, Berlin.