

MECANISMO ESTOMÁTICO DE *ALOCASIA MACRORHIZA*
VARIEGATA EM RELAÇÃO À ANATOMIA FOLIAR E AO
PAPEL DESEMPENHADO PELO PARÊNQUIMA
CLOROFILADO

Paulo de T. Alvim
Berta Lange de Morretes

MECANISMO ESTOMÁTICO DE *ALOCASIA MACRORHIZA*
VARIEGATA EM RELAÇÃO À ANATOMIA FOLIAR E AO
PAPEL DESEMPENHADO PELO
PARÊNQUIMA CLOROFILADO

PAULO DE T. ALVIM
Centro de Pesquisa do Cacau
Itabuna

BERTA LANGE DE MORRETES
Faculade de Filosofia, Ciências e Letras,
Universidade de São Paulo

O movimento de abertura dos estômatos pela ação da luz está aparentemente associado a uma diminuição na concentração de CO_2 nas células guarda em consequência da fotossíntese. Kümmler (1922) e Scarth (1932) observaram que nas partes brancas das folhas variegadas onde o mesófilo não possui clorofila, a abertura dos estômatos é aparentemente mais lenta e menos acentuada do que nas partes verdes. Segundo Scarth, a atividade fotossintética das células clorofiladas do mesófilo seria o principal fator responsável pelo decréscimo na concentração de CO_2 associado com a abertura dos estômatos. Alvim (1952), valendo-se da técnica de pesagens rápidas comumente utilizada para o estudo da transpiração de folhas destacadas da planta, comparou o movimento estomático de folhas verdes e folhas inteiramente brancas de geranio variegado (*Pelargonium zonale*) e obteve resultados que aparentemente contrariam as observações de Kümmler e Scarth, pois as folhas brancas, quando completamente desenvolvidas, abriram os estômatos com a mesma velocidade que as folhas verdes e alcançaram praticamente a mesma intensidade transpiratória após 90-100 minutos de exposição à luz. Alvim observou também que o geranio possui cloroplastos nas células comuns da epiderme, tanto nas folhas verdes como nas brancas, constituindo assim uma exceção relativamente rara entre as plantas superiores, e concluiu que a atividade fotossintética das células da epiderme (células guarda e células comuns) seria aparentemente suficiente para acionar o mecanismo de abertura dos estômatos pela luz, com o concurso do mesófilo clorofilado.

No presente trabalho procura-se reexaminar o problema, utilizando-se uma planta variegada destituída de clorofila nas células comuns da epiderme e avaliando a abertura estomatal pelo método do porômetro.

MATERIAL E MÉTODOS

Plantas adultas de *Alocasia macrorrhiza variegata* (fig. 1), em condições de campo, foram utilizadas no presente estudo. As folhas desta espécie apresentam zonas totalmente brancas (BB), totalmente



Fig. 1 — *Alocasia macrorrhiza variegata*

verdes (VV), brancas na face ventral e verdes na face dorsal (BV) e verdes na face ventral e brancas na face dorsal (VB).

De início foi feito um estudo anatômico da folha, incluindo contagem de estômatos por unidade de superfície e medições do comprimento e largura das células guarda nas diferentes zonas.

Para avaliar o grau de abertura dos estômatos foi utilizado o porômetro de Alvim (1962), ilustrado na figura 2. O instrumento compõe-se de uma pinça "tira língua" na qual se adapta o copo do porômetro (anéis de borracha), um manômetro aneróide do tipo comumente usado por médicos, uma válvula de três saídas e um reservatório de ar cujo volume varia conforme a espécie em estudo (400 a 500 cm³

para espécies de folhas muito porosas ou que oferecem pouca resistência à passagem do ar, como no caso presente, e 50 a 100 cm³ para espécies de folhas menos porosas, como café e outras plantas homobáricas com estômatos apenas na face dorsal). Para se utilizar o aparelho, enche-se primeiramente o depósito de ar até se obter uma pressão pré-estabelecida no manômetro (200 mm/Hg no presente estudo). Adapta-se então o copo do porômetro na área da folha a ser es-

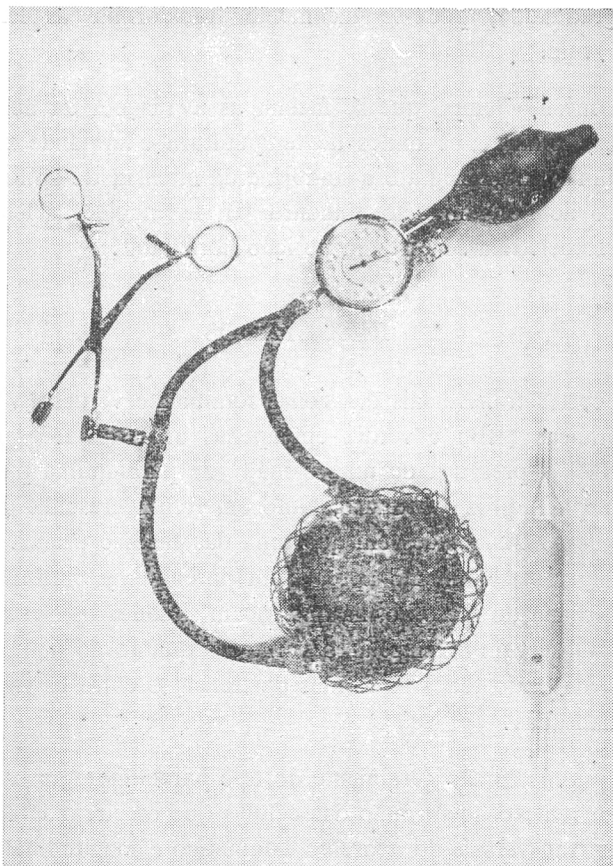


Fig. 2 — Porômetro utilizado no trabalho (Para espécies que oferecem maior resistência a passagem de ar através dos estômatos, recomenda-se substituir o reservatório de borracha pelo bulbo de vidro ilustrado na fotografia ou outro recipiente de pequeno volume).

tudada, fechando-se a pinça com suficiente pressão para evitar qualquer vasamento de ar. Abre-se a seguir a válvula de três saídas para que o ar contido no reservatório passe por dentro da fôlha, medindo-se com o auxílio de um cronômetro a queda de pressão por unidade de tempo. Neste estudo as leituras foram geralmente feitas em 5 segundos. Conectando-se a área do copo do porômetro (0,69 cm² no presente caso) e a relação entre queda de pressão e volume de ar liberado (previamente determinada por deslocamento de água em uma pipeta graduada), pode-se facilmente transformar as leituras em cm³/cm²/min.

Ao mesmo tempo que se faziam as avaliações da abertura dos estômatos, tomaram-se dados de temperatura e umidade relativa do ar com um termohigrógrafo à sombra e da intensidade da luz com um luxômetro de Lang modelo Standard III, fazendo-se as leituras com a célula fotoelétrica sempre em posição horizontal.

RESULTADOS

Os cortes transversais das zonas totalmente verdes (VV), totalmente brancas (BB) e verdes em apenas uma das faces revelaram (VB e BV) a presença de uma camada de parênquima paliádico e várias de parênquima lacunoso, tanto em fôlhas crescidas ao sol como à sombra. As regiões em que uma das faces é branca e a outra verde (Fig. 3) geralmente apresentam parênquima clorofilado até a região mediana do mesófilo, na qual ficam situados os elementos condutores. Observam-se entretanto variações quanto ao limite das duas camadas, havendo tôdas as formas de transição entre os três tipos de zonas analisadas.

Os estômatos são geralmente do tipo paracítico e apresentam variação em relação ao formato das células que os circundam (Fig. 4). Os cortes transversais do aparelho estomático e longitudinal das células guarda (Fig. 5) revelam a presença de apenas pequena área reforçada na região mediana das células consideradas. Não se constatou nenhuma diferença apreciável entre as zonas verdes e brancas no que se refere à quantidade de cloroplastos nas células guarda.

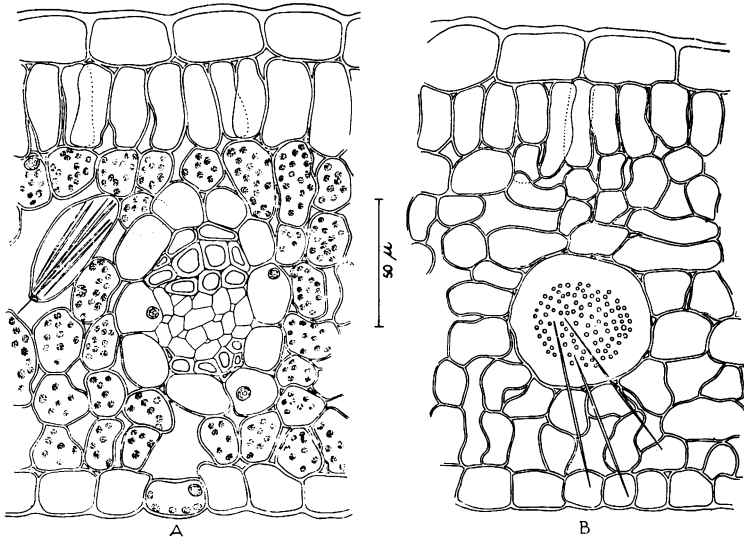


Fig. 3 — Cortes transversais da folha de *Alocasia macrorrhiza variegata*.

A: Zona BV mostrando parênquima paliádico típico representado por uma só camada de células desprovidas de cloroplastos. Idioblasto em corte longitudinal, contendo ráfides. Na face dorsal, uma célula-guarda em corte longitudinal mediano.

B: Estrutura da folha na área aclorofilada. Idioblasto com ráfides, em corte transversal.

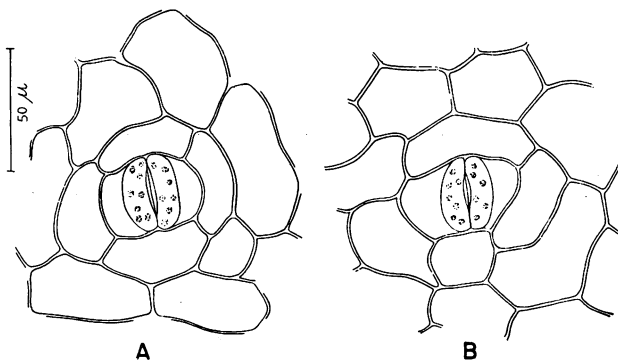


Fig. 4 — *Alocasia macrorrhiza variegata*. Estômatos em vista frontal. Em A, estômato da face ventral e em B, da dorsal. Os estômatos apresentam o mesmo aspecto nas áreas clorofiladas e aclorofiladas.

O quadro I resume os resultados das mensurações e contagens dos estômatos nas diferentes zonas da fôlha.

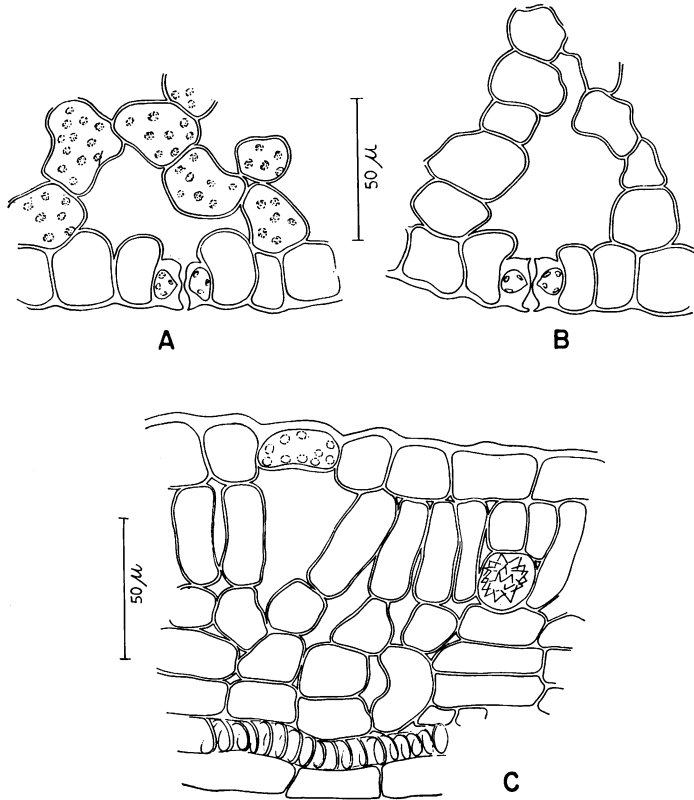


Fig. 5 — Aparêlho estomático de *Alocasia macrorrhiza variegata*.

A — corte transversal da face dorsal verde; B — corte transversal da face branca; C — corte longitudinal da face ventral branca.

Comparando-se as zonas totalmente brancas (BB) com as totalmente verdes (VV), nota-se que o número de estômatos em BB é 27% maior que em VV na face ventral (6.430 vs. 5.065) e 48% maior na face dorsal (14.677 vs. 9.832). Nas zonas VB e BV, nota-se também que o número de estômatos é maior nas faces verdes em relação a VV e menor nas faces brancas em relação a BB. Em outras

palavras, a presença de tecido variegado em uma das faces aparentemente estimula a formação de estômatos na face verde e, esta por sua vez parece exercer um efeito inibitório sobre a formação de estômatos na face branca que lhe é oposta.

QUADRO I

Dimensões (em micra) e número de estômatos por cm² em diferentes zonas da fôlha de *Alocasia macrorrhiza variegata* (médias de 20 leituras)

Zonas da fôlha	N.º de estômatos por cm ²	Dimensões (μ)	
		Comprimento	Largura
Zona VV			
Face ventral (verde)	5.065 ± 90	32,3 ± 0,31	28,2 ± 0,24
Face dorsal (verde)	9.832 ± 60	33,9 ± 0,59	29,5 ± 0,32
Zona VB			
Face ventral (verde)	8.122 ± 58	31,4 ± 0,42	26,1 ± 0,28
Face dorsal (branca)	14.167 ± 78	31,6 ± 0,47	26,4 ± 0,34
Zona BV			
Face ventral (branca)	5.651 ± 99	31,8 ± 0,77	26,6 ± 0,30
Face dorsal (verde)	11.159 ± 230	31,5 ± 0,38	25,6 ± 0,51
Zona BB			
Face ventral (branca)	6.430 ± 73	29,5 ± 0,37	25,0 ± 0,34
Face dorsal (branca)	14.677 ± 69	29,3 ± 0,43	25,4 ± 0,37

O quadro I também revela que o tamanho dos estômatos varia em proporção inversa com o número de estômatos por cm², sendo menor em BB, intermediário em VB e BV, e maior em VV. Não se notou diferença apreciável entre as dimensões dos estômatos de VB e BV. É interessante observar que em tôdas as zonas estudadas, inclusive nas VB e BV, os estômatos apresentam sempre as mesmas dimensões nas faces ventral e dorsal de uma mesma zona da fôlha, revelando assim que o contato direto da epiderme com o mesófilo branco ou clorofilado não é condição indispensável para se observar as alterações de tamanho relacionadas com o tipo de mesófilo.

A figura 6 apresenta os resultados das medições de abertura dos estômatos conjuntamente com os dados de intensidade de luz, temperatura e umidade relativa. Cada ponto do gráfico corresponde a uma média de pelo menos 3 medições, obtendo-se um total de 200

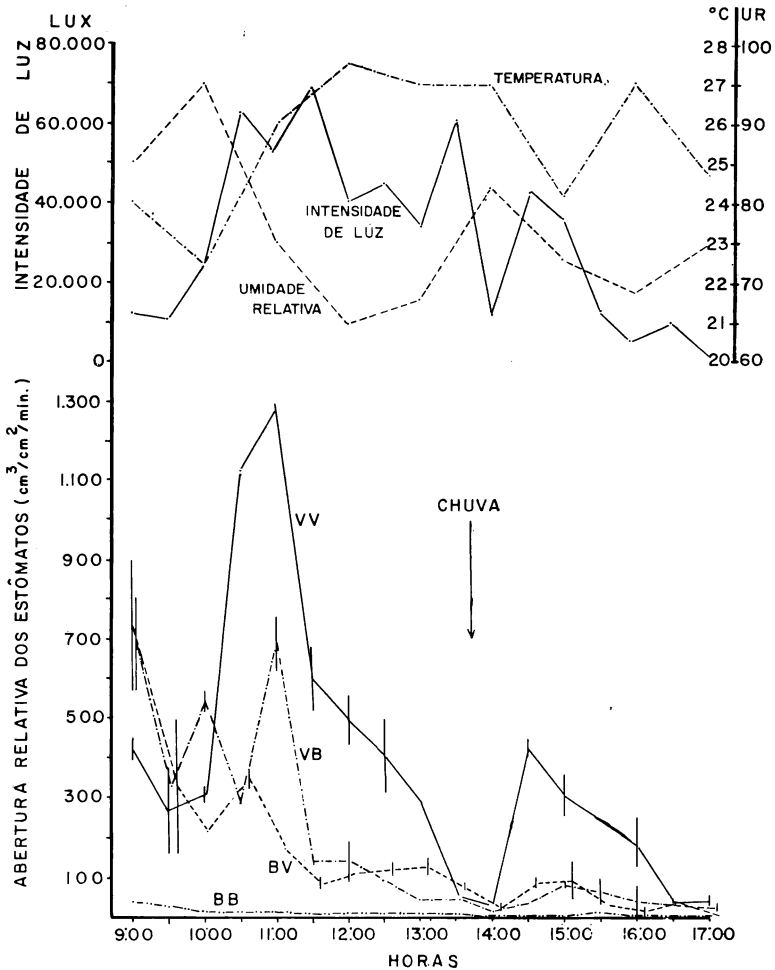


Fig. 6 — Abertura relativa dos estômatos de *Alocasia macrorrhiza variegata*, em confronto com dados de iluminação, temperatura e umidade relativa. VV = zona totalmente verde; BB = totalmente branca; VB = face ventral verde e dorsal branca; BV = face ventral branca e dorsal verde.

leituras durante o dia ou seja aproximadamente 50 dados para cada tipo de zona. Os valores médios obtidos correspondem a 384,0, 200,3, 150,7 e 10,6 $\text{cm}^3/\text{cm}^2/\text{min}$ para as zonas VV, VB, BV e BB, respectivamente. Em um dia mais luminoso foram obtidos valores bem mais

elevados, ou seja, respectivamente, 604,6, 441,9, 317,7 e 26,7cm³/cm²/min.

Estes dados mostram que os estômatos se abrem mais nas zonas VV, seguindo-se em ordem decrescente VB e BV e finalmente BB. Os valores relativos foram, respectivamente, 100:53:39:3 para os dados representados na Fig. 5 e 100:73:53:4 para o dia de maior luminosidade. Estes valores indicam que a maior intensidade de luz aparentemente favorece mais a abertura dos estômatos nas zonas variegadas do que nas zonas totalmente verdes. Em outras palavras, a ação da intensidade de luz como fator limitante para a abertura dos estômatos parece manifestar-se de forma mais acentuada nos tecidos variegados, isto é, deficientes em clorofila. As diferenças entre VB e BV não se devem provavelmente ao grau de abertura dos estômatos, mas sim, principalmente, à grande diferença em número de estômatos por cm² entre as duas zonas. Conforme se nota no Quadro I o número de estômatos nas zonas VB é cêrca de 33% superior ao das zonas BV.

Nota-se na Fig. 6 que os estômatos abriram mais na parte da manhã, entre 10 e 11 horas, quando a intensidade de luz alcançou um valor médio de 60.000 lux.

A partir das 11:30, com o aumento de temperatura e diminuição tanto da umidade relativa como da intensidade de luz, observou-se acentuado decréscimo na abertura dos estômatos. Nas zonas VV, êste decréscimo foi particularmente acentuado durante o período de chuva entre 13:30 a 14:00, quando a intensidade de luz apresentou valores inferiores a 20.000 lux. O aumento na abertura dos estômatos após êste período de chuva está sem dúvida relacionado com o aumento do teor de umidade das fôlhas, coadjuvado pela elevação de luminosidade entre 14:30 e 15:30 horas.

CONCLUSÕES

Os resultados do presente trabalho corroboram as observações de Kümmler (1922) e Scarth (1932) sôbre a importância do mesófilo clorofilado no mecanismo da abertura dos estômatos pela ação da luz e aparentemente contrariam os resultados anteriormente obtidos por Alvim (1952) com fôlhas variegadas de *Pelargonium zonale*.

Não se pode precisar se essa disparidade de resultados realmente traduz uma diferença na fisiologia dos estômatos de *Pelargonium* e *Alocasia* ou apenas reflete a diferença dos métodos utilizados nos dois trabalhos. O autor reconhece que o método das pesagens rápidas com folhas destacadas da planta, utilizado com *Pelargonium zonale* (Alvim, 1952), é sujeito a erros que talvez tivessem prejudicado o estudo com a referida planta. Não se pode, entretanto, descartar a hipótese de uma possível diferença entre as duas espécies tendo em vista o fato de o gerânio apresentar cloroplastos nas células comuns da epiderme, os quais exerceriam sobre os estômatos um efeito similar ao dos cloroplastos do mesófilo.

Comparando-se a abertura dos estômatos nas diferentes zonas da folha de *Alocasia* pode-se concluir que o mecanismo do movimento de abertura pela ação da luz depende fundamentalmente da quantidade de mesófilo clorofilado na região em que se localizam os estômatos. Este mecanismo é, portanto, predominantemente do tipo "indireto" (Heath, 1959), isto é, associado com a fotossíntese das células do mesófilo. É provável que este mecanismo indireto não opere somente através da remoção de CO_2 pela fotossíntese, mas talvez seja coadjuvado por algum estímulo químico ou elétrico (Heath, 1959), também relacionado com a fotossíntese, o qual limitaria a abertura dos estômatos nas zonas parcialmente destituídas de clorofila. Com efeito, se a abertura dos estômatos dependesse apenas da concentração de CO_2 no interior da folha, seria difícil justificar as diferenças em grau de abertura entre as zonas totalmente verdes de *Alocasia* e as zonas com uma das faces brancas, pois estas últimas, em condições de boa iluminação, devem reduzir tanto quanto às primeiras a concentração de CO_2 no interior da folha. Podemos assim admitir que as diferenças entre as zonas VV e VB ou BV dão uma medida relativa do "segundo efeito indireto" proposto por Heath (1959).

A maior passagem de ar nas zonas VB em relação a BV pode ser atribuída principalmente ao maior número de estômatos das primeiras. Admite-se, entretanto, que o grau de abertura dos estômatos em VB talvez supere ao de BV, pois as primeiras apresentam a face clorofilada voltada para o lado que recebe maior iluminação,

condição que sem dúvida lhes permite realizar mais fotossíntese do que as segundas, em igualdade de intensidade de luz.

Finalmente, a julgar pela pequena abertura dos estômatos nas zonas totalmente brancas (BB), pode-se concluir que o mecanismo "direto", isto é, dependente da fotossíntese das próprias células guarda, apenas pode contribuir para uma abertura de 3 a 4% com relação às zonas com o mesófilo inteiramente clorofilado (VV).

RESUMO

Os autores analisam a estrutura anatômica da lâmina foliar, o número, as dimensões e o movimento dos estômatos de *Alocasia macrorrhiza variegata*, dando-se especial atenção ao papel desempenhado pelo mesófilo clorofilado no mecanismo da abertura dos estômatos pela ação da luz.

Utilizando um porômetro de Alvim, foi feito um estudo comparativo de abertura dos estômatos em zonas totalmente verdes (VV), totalmente brancas (BB), verdes na face ventral e brancas na dorsal (VB) e brancas na face ventral e verdes na dorsal (BV). Os resultados revelaram que os estômatos se abrem mais em VV, seguindo-se em ordem decrescente VB e BV e finalmente BB. Nestas últimas, a abertura dos estômatos alcança apenas 3 a 4% de abertura nas zonas VV. Estes resultados demonstram claramente que o mesófilo clorofilado desempenha preponderante papel no mecanismo de abertura dos estômatos. Os autores discutem os resultados à luz de recentes conhecimentos sobre os efeitos diretos e indiretos da luz sobre o movimento dos estômatos.

SUMMARY

The authors analysed the anatomic structure of a leaf blade, and the number, the dimensions and the movement of the stomata of *Alocasia macrorrhiza variegata*, giving special attention to the part played by the mesophyll on the mechanism of stomata opening by the action of light.

Using Alvim's porometer, a comparative study was made of stomata opennings in zones all green (VV), all white (BB), green

on upper face and white on the lower (VB), and white on the upper face and green on the lower (BV). The results revealed that the stomata open more in VV following in decreasing order by VB and finally BB. In the latter the stomata aperture reached only 3 to 4% of the openings in the VV zones. These results clearly demonstrate the importance of the green mesophyll on the mechanism of stomata movement. The authors discuss the results in light of recent knowledge about direct and indirect effects of light on stomata movement.

AGRADECIMENTOS

Os autores expressam seus agradecimentos aos Eng. Agro. Antônio Dantas Machado e Maria Bernadeth Machado Santana, assistentes do Setor de Fisiologia Vegetal do Centro de Pesquisas do Cacau, pela colaboração prestada nos estudos sobre contagem e avaliação da abertura dos estômatos.

LITERATURA CITADA

1. Alvim, P. de T. The influence of the green mesophyll in stomatal movement. *Plant Physiology* 27: 206-209. 1952.
2. Heath, O.V.S. Light and carbon dioxide in stomatal movements. *In* Ruhland, W. et al. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Berlin, Springer, 1959. v. 17/1, p. 472-491.
3. Kümmler, A. Über die funktion der Spaltöffnungen weissbunter Blätter. *Jahrb. Wiss. Bot.* 61: 610-669. 1922.
4. Scarth, G.W. Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. *Plant Physiology* 7: 481-504. 1932.