

Adaptações de plantas submersas à absorção do carbono inorgânico

Sandra Andréa Pierini^{1,3} e Sidinei Magela Thomaz²

Recebido em 03/06/2003. Aceito em 18/02/2004

RESUMO – (Adaptações de plantas submersas à absorção do carbono inorgânico). No presente trabalho são discutidos alguns aspectos teóricos dos mecanismos e adaptações empregados pela vegetação submersa para maximizar o aproveitamento do carbono inorgânico na água. O tipo de estratégia utilizada pelas macrófitas aquáticas submersas deve-se a diferenças genéticas entre as espécies e também às condições ambientais predominantes. Vários mecanismos fisiológicos e morfológicos, como a utilização do metabolismo C₄, do ácido das crassuláceas (CAM), a utilização do bicarbonato (HCO₃⁻), a utilização do CO₂ da água intersticial do sedimento e o desenvolvimento de folhas aéreas foram considerados as principais adaptações para evitar a limitação do carbono no ambiente aquático. De relevância ecológica, a utilização destas diferentes estratégias pode compensar baixas ofertas de CO₂ às taxas fotossintéticas de várias espécies submersas e suprimir a fotorrespiração por garantir altas concentrações intracelulares de CO₂. Assim, estes mecanismos são responsáveis, em parte, pelo sucesso das macrófitas aquáticas submersas em ambientes oligotróficos, com baixas concentrações de CO₂.

Palavras-chave: planta submersa, carbono inorgânico

ABSTRACT – (Adaptations of submerged plants to inorganic carbon uptake). In this paper, the main theoretical aspects of the mechanisms and adaptations used by submerged vegetation to maximize the utilization of inorganic carbon are discussed. The type of strategy used by submerged plants is related to both genetic differences among species and environmental conditions. The use of C₄ metabolism and crassulacean acid metabolism (CAM), uptake of bicarbonate (HCO₃⁻), uptake of CO₂ from interstitial (sediment) water and the development of aerial leaves are considered the main physiological and morphological adaptations to avoid CO₂ limitation. These mechanisms are ecologically important given that their utilization overcome the low CO₂ availability to several submerged species. In addition, they suppress the photorespiration by increasing the intracellular CO₂ concentrations. Thus, these mechanisms are considered among the main reasons to explain the success of submerged plants even in CO₂-poor, oligotrophic aquatic ecosystems.

Key words: submerged plant, inorganic carbon

Introdução

As macrófitas aquáticas apresentam grande plasticidade fisiológica que as tornam capazes de colonizar os ambientes com as mais diversas características físicas e químicas. Representadas por diferentes tipos biológicos, as plantas aquáticas retornaram do ambiente terrestre para o ambiente aquático, durante sua evolução, mostrando marcada gradação nas adaptações associadas com a vida neste último ambiente (Sculthorpe 1967).

Considerando um gradiente de distribuição perpendicular à margem, as macrófitas submersas habitam locais mais profundos do ambiente aquático, sucedidas pelas macrófitas enraizadas com folhas

flutuantes e, por fim, as emergentes que geralmente ocupam a zona marginal dos lagos (Sculthorpe 1967). Desta forma, as maiores adaptações para a sobrevivência no ambiente aquático foram desenvolvidas pelas plantas submersas que, diferentemente das flutuantes e emergentes, encontram seus requerimentos quase que totalmente na água e sedimento.

Vários trabalhos, realizados em diferentes ecossistemas aquáticos, demonstraram que a luminosidade subaquática e os nutrientes inorgânicos, especialmente o nitrogênio e o fósforo, são as principais variáveis correlacionadas com os atributos populacionais (*e.g.* profundidade máxima de colonização, biomassa, percentagem de cobertura) de

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Av. Colombo, 5790, CEP87020-900, Maringá, Paraná, Brasil

² Nupélia, Universidade Estadual de Maringá, Av. Colombo, 5790, CEP 87020-900, Maringá, Paraná, Brasil (smthomaz@nupelia.uem.br)

³ Autor para correspondência: sapierini@nupelia.uem.br

macrófitas aquáticas submersas (Sand-Jensen 1989; Duarte 1991; Bini *et al.* 1999). Contrariamente, poucos trabalhos têm considerado o carbono inorgânico como potencialmente limitante às taxas de fotossíntese de macrófitas aquáticas submersas. De fato, o carbono é geralmente um elemento inesgotável devido à sua contínua oferta da atmosfera e produção considerável durante os processos de decomposição e respiração de organismos aquáticos (Vadstrup & Madsen 1995). Entretanto, a disponibilidade restrita de CO₂ pela zona de interface (“boundary layer”), e baixas taxas de difusão deste gás, devido à viscosidade elevada da água, podem ser considerados os principais fatores que limitam as taxas de fotossíntese e de crescimento de muitas macrófitas aquáticas submersas (Black *et al.* 1981; Sand-Jensen 1983; Maberly & Spence 1983).

Por esta razão, as macrófitas submersas desenvolveram várias adaptações morfológicas e fisiológicas para evitar a limitação do carbono no ambiente aquático. Dentre estas, destacam-se o metabolismo C₄, metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), a utilização do HCO₃⁻, a utilização do CO₂ da água intersticial do sedimento e o desenvolvimento de folhas aéreas. O objetivo do presente trabalho foi apresentar alguns aspectos teóricos de adaptações de macrófitas aquáticas submersas para maximizar o aproveitamento do carbono e algumas implicações ecológicas dessas adaptações para a competição entre estas plantas.

Dinâmica da fixação do CO₂ dissolvido no ambiente aquático

A difusão do CO₂ a partir da atmosfera e a cinética das formas de carbono dissolvido no ambiente aquático são certamente de grande importância para os organismos fotossintetizantes que dependem da disponibilidade de CO₂ neste ambiente (Wetzel 1983). A magnitude de trocas de CO₂ entre a água e a atmosfera é de natureza difusiva, sendo que a pressão parcial e a temperatura são fatores considerados primordiais no fluxo deste gás.

A solubilidade do CO₂ na água segue a regra de Henry. O coeficiente da solubilidade é dependente da temperatura e é alto para o CO₂ (1.019ml CO₂ l⁻¹ na água a 15°C). Este coeficiente é definido como o volume de gás seco, em mililitros, a 0°C e 760mmHg, dissolvido em 1L de água quando a pressão parcial do CO₂ é 760 mmHg. Em outras palavras, a quantidade de CO₂ na água em equilíbrio com a atmosfera é aproximadamente a mesma quantidade em um volume

de ar idêntico (Madsen & Sand-Jensen 1991; Prins & Elzenga 1989).

Em ambientes aquáticos em equilíbrio com o ar, o CO₂ encontra-se em concentrações entre 13 e 27 μmol a aproximadamente 20°C (Maberly & Spence 1983; Sand-Jensen 1983). Nestas concentrações, o CO₂ pode ser suficiente para a manutenção de taxas de fotossíntese de algumas espécies de macrófitas submersas, como por exemplo de *Elodea canadensis* (Vadstrup & Madsen 1995). Entretanto, condições de equilíbrio na natureza são raras e taxas de consumo e produção de gases nos lagos excedem as taxas de trocas com a atmosfera levando a condições de supersaturação ou déficit (Lampert & Sommer 1997).

O CO₂, cujos suprimentos no ambiente aquático provêm principalmente da atmosfera, da respiração e da decomposição, pode apresentar-se sob diferentes formas químicas neste ambiente. Quando o CO₂ reage com a água, uma pequena proporção (menos que 1%) é hidratada para formar ácido carbônico (Wetzel, 1983):

$$\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$$

Uma parte do ácido carbônico formado se dissocia e forma bicarbonato e íons hidrogênio (essa reação diminui o pH):

$$\text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$$

A terceira reação resulta na liberação de outro próton:

$$\text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{CO}_3^{2-} + \text{H}^+$$

As proporções das diferentes formas de carbono inorgânico são dependentes do pH (Wetzel, 1983) e podem ser definidas se os seguintes parâmetros são conhecidos: (1) pH; (2) A concentração de carbono inorgânico dissolvido total: $[\Sigma\text{CO}_2] = [\text{CO}_2] + [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}]$; (3) A alcalinidade do sistema: $[\text{Alk}] = [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] + [\text{OH}^-] - [\text{H}^+]$ (Prins & Elzenga 1989).

Se o pH aumenta (como resultado da absorção do CO₂ pelos organismos fotossintéticos, por exemplo), o equilíbrio move-se para produção de carbonatos. Por outro lado, em valores mais baixos de pH (resultantes de processos de respiração e decomposição, por exemplo) as formas CO₂ e H₂CO₃ predominam. Dentre as diferentes formas de carbono, o HCO₃⁻ apresenta-se em concentrações mais elevadas que o CO₂ a partir do pH 6,35 (Smith & Walker 1980). Embora a maioria dos ecossistemas aquáticos tropicais possua valores de pH levemente ácido, o HCO₃⁻ pode tornar-se a principal forma de carbono disponível à fotossíntese de macrófitas aquáticas. Desta forma, em ambientes produtivos, com valores de pH entre 7 e 8, a capacidade de utilizar o bicarbonato como fonte adicional de carbono deve ser importante para o sucesso competitivo de algumas espécies de

macrófitas aquáticas submersas, embora, preferencialmente e quando disponível, estas utilizam o CO_2 (Keeley & Sandquist 1992).

Em ambientes aquáticos produtivos, as concentrações de carbono inorgânico dissolvido podem apresentar grandes flutuações diárias e sazonais devido às altas taxas metabólicas de microrganismos (algas e bactérias) e de macrófitas submersas, e às lentas trocas físicas com a atmosfera (Sand-Jensen, 1989). Por exemplo, em bancos de *Egeria najas* no reservatório de Itaipu, as concentrações de CO_2 chegam a não ser detectadas especialmente nos meses de verão, quando a temperatura é maior. Nessas ocasiões, os valores de pH podem ser superiores a 9,0 (Fig. 1).

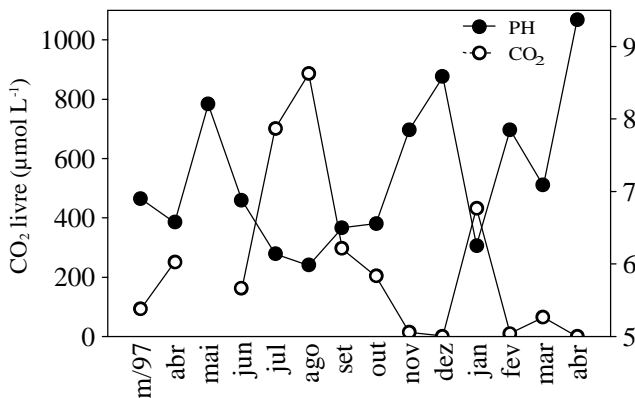


Figura 1. Valores de pH e da concentração do CO_2 obtidos entre 1997 e 1998 no interior de bancos de macrófitas aquáticas submersas (*Egeria najas*) no reservatório de Itaipu.

A disponibilidade de carbono inorgânico no ambiente aquático depende, entre outros fatores, da produtividade e da alcalinidade do sistema (Maberly & Spence 1983; Spence & Maberly 1985; Adams 1985). Em lagos produtivos, as altas concentrações de nutrientes geralmente propiciam elevadas taxas de fotossíntese e conseqüente redução nas concentrações de carbono. No entanto, ambientes altamente alcalinos ($> 2.000 \text{ Eq/l}$) requerem taxas de fotossíntese muito elevadas para causar depleção do carbono e alterar suas concentrações, devido à alta capacidade de tamponamento do sistema (Maberly & Spence 1983).

Resistência da fixação do carbono à fotossíntese

A baixa troca de solutos e gases entre a planta e a água é a principal limitação associada com a vida no ambiente aquático. A resistência de difusão do carbono

inorgânico na água é cerca de 10^4 vezes maior do que no ar (Sand-Jensen 1983), devido à maior viscosidade (Maberly & Spence 1983). Além disso, as forças de atração entre as moléculas de água e a superfície foliar fazem com que o movimento da água tenda a zero na superfície de contato entre esses dois meios. Como resultado, as epidermes de macrófitas aquáticas submersas são cercadas por camadas de água com fluxos lentos e laminares (zona de interface ou "boundary layer") que representam uma barreira à difusão e/ou transporte de carbono inorgânico dissolvido (CID) do meio externo para o cloroplasto (Sand-Jensen, 1989) (Fig. 2). Em decorrência da atividade fotossintética elevada, especialmente encontrada no interior dos bancos de macrófitas aquáticas submersas, esta camada torna-se rapidamente exaurida em CO_2 e com concentrações elevadas de O_2 , condições limitante para a fotossíntese de várias espécies de macrófitas submersas. Nestas condições, a depleção do CO_2 na zona de interface aumenta os valores do pH, causando a conversão de CO_2 em HCO_3^- . Assim, os organismos que utilizam este último podem ter essa limitação aliviada (Helder 1985; Jones *et al.* 2000).

Dois equações, Michaelis-Menten e Hill-Withingham, são frequentemente utilizadas em estudos que relacionam as taxas fotossintéticas de macrófitas submersas e a concentração de carbono inorgânico. A primeira equação é descrita como: $V = V_{max} * S / (S + K_m)$, onde: V = taxa de fotossíntese; S = concentração de CO_2 ; V_{max} = taxa fotossintética máxima; K_m = concentração de CO_2 na qual a fotossíntese atinge metade da taxa fotossintética máxima. Esta equação apresenta a forma de hipérbole como representação gráfica e considera a fixação do CO_2 pela enzima de

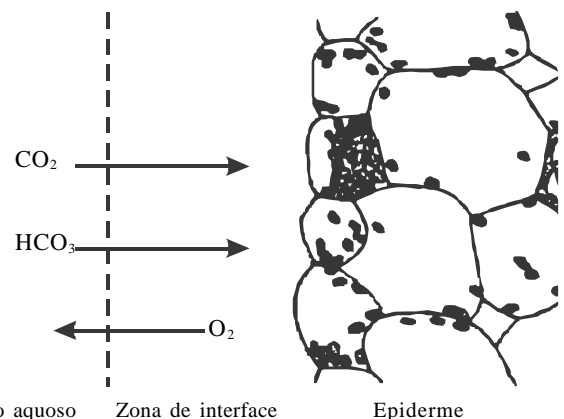


Figura 2. Representação da zona de interface entre a epiderme de macrófita aquática submersa e o meio aquoso (Baseado em Prins & Elzenga 1989).

carboxilação como a principal resistência de absorção deste gás. De acordo com essa afirmação, os movimentos de água mais rápidos aumentam o fluxo de CO₂ para a planta, propiciando maior disponibilidade de CO₂, comparado ao O₂, para o sítio de carboxilação da enzima ribulose 1,5-bifosfato (RuBP carboxilase/oxigenase), freqüentemente chamada de Rubisco (Prins & Elzenga 1989).

A segunda equação é descrita como: $P = \frac{1}{2} \{ (CR^{-1} + K_m R^{-1} + P_{max}) - [(R^{-1} C + K_m R^{-1} + P_{max})^2 - 4R^{-1} C P_{max}]^{1/2} \}$, onde: P= fotossíntese, P_{max} = é a taxa fotossintética máxima, K_m = constante de Michaelis-Menten para a enzima de carboxilação do carbono, R= resistência de transporte (unidade em s cm⁻¹) e C= a concentração de CO₂ no meio externo. Essa equação combina a resistência de transporte do CO₂ pela zona de interface e a reação catalisada pela enzima Rubisco (equação de Michaelis-Menten) através da lei de Fick, tornando a resposta fotossintética aos incrementos do carbono mais linear.

Vários trabalhos realizados em laboratório demonstraram que em macrófitas aquáticas submersas, a relação entre as taxas fotossintéticas e a concentração de carbono inorgânico segue um parâmetro menos gradual do que o apresentado pela equação de Michaelis-Menten, pois as taxas fotossintéticas de macrófitas submersas são somente proporcionais à concentração do carbono quando esta concentração encontra-se reduzida (Smith & Walker 1980). Em outras palavras, quando a resistência de transporte do CO₂ pela zona de interface aumenta, a relação entre as taxas fotossintéticas em condições de baixa concentrações de CO₂ no meio altera-se da forma de hipérbole (Michaelis-Menten) para uma resposta mais linear (Hill-Whittingham) (Fig. 3). Por exemplo, Jones *et al.* (2000) demonstraram que a relação entre as taxas fotossintéticas de *Elodea nuttalli* e as concentrações de CO₂ foi melhor descrita pela equação de Whittingham-Hill (R²= 0.93) comparativamente à equação de Michaelis-Menten (R²= 0.75), evidenciando a maior resistência difusiva do CO₂ pela zona de interface do que a resistência de sua cinética enzimática.

O desvio da cinética de Michaelis-Menten, causado pela alta resistência de transporte do CO₂ pela zona de interface deve refletir no aumento dos valores da constante da saturação média (K_m (CO₂)) (Madsen & San-Jensen 1991). Desta forma, quanto mais espessa for a camada da zona de interface, utilizando a equação de Michaelis-Menten, maiores serão os valores de K_m . Esta constatação apresenta grande implicação

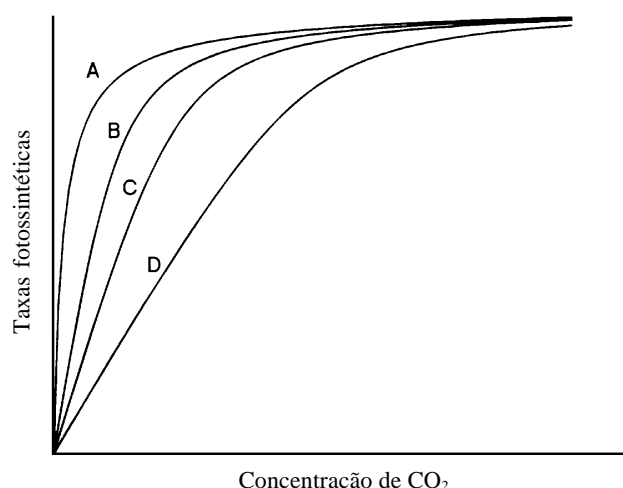


Figura 3. Modelo teórico de curvas de taxas fotossintéticas em função da concentração do CO₂ baseada na equação de Michaelis-Menten (curva A); e na equação de Hill-Whittingham em três resistências de transporte: curva B (250 s cm⁻¹), curva C (500 s cm⁻¹), curva D (750 s cm⁻¹) (Baseado em Madsen & Sand-Jensen 1991).

ecológica, pois os valores de K_m (CO₂), freqüentemente utilizados para comparar a eficiência de utilização do carbono entre as plantas de uma mesma espécie e entre espécies diferentes, podem ser superestimados. Por esta razão, a equação de Michaelis-Menten, para modelar a resposta da fotossíntese aos incrementos de CO₂ deve ser aplicada somente quando esta camada for extremamente reduzida (Smith & Walker 1980). Adicionalmente, comparações das taxas fotossintéticas intra e interespecíficas devem considerar esta variável.

A importância da zona de interface como a principal limitação às taxas de fotossíntese de macrófitas submersas pode ser claramente demonstrada pela manipulação da espessura desta camada. Por exemplo, através de um experimento utilizando *Elodea nuttalli*, Jones *et al.* (2000) demonstraram haver maiores taxas fotossintéticas em fluxos de água mais rápidos (854 μmol O₂ g⁻¹ clorofila min⁻¹) quando comparadas com fluxos mais lentos (583 μmol O₂ g⁻¹ clorofila min⁻¹). De maneira similar, Wetslake (1967) mediu taxas fotossintéticas mais elevadas de *Ranunculus pseudofluitan* e *Potamogeton pectinatus* em fluxos de água também mais rápidos. Assim, pode-se concluir que os valores de K_m (CO₂) e das taxas de fotossíntese de macrófitas submersas dependem da espessura da zona de interface.

Correlações intra e interespecíficas das taxas fotossintéticas de macrófitas submersas com

concentrações de clorofila e com a atividade da enzima Rubisco também têm sido freqüentemente aplicadas como medida da capacidade de extração do carbono da água. Estas relações são importantes para entender a regulação das taxas de fotossíntese da vegetação submersa. De acordo com Madsen *et al.* (1993), as espécies com elevada capacidade de extrair o carbono da água, como por exemplo aquelas que utilizam o HCO_3^- , apresentam menores concentrações de clorofila e menor atividade da enzima Rubisco. Isto corrobora a hipótese mais geral de que plantas submersas que apresentam fontes alternativas de assimilação do carbono, tais como o metabolismo do tipo C_4 , a utilização do HCO_3^- , entre outras, otimizam o processo de carboxilação e por essa razão, reduzem a atividade da enzima e a concentração de clorofila.

O transporte ativo do HCO_3^- pela plasmalema pode ser considerado outro importante regulador das taxas fotossintéticas de várias espécies submersas. Somente algumas espécies de macrófitas aquáticas submersas são capazes de utilizar este íon como fonte alternativa de carbono inorgânico. Alguns detalhes de como ocorre o processo de utilização deste íon pelas plantas submersas serão considerados posteriormente.

Adaptações utilizadas pelas macrófitas submersas para evitar a limitação do carbono no ambiente aquático

Metabolismo C_3 (Ciclo de Calvin)

A redução do carbono na maioria das plantas aquáticas ocorre no cloroplasto por intermédio do ciclo de Calvin. A enzima catalisadora desta reação é a Rubisco, que apresenta atividade oxigenase e carboxilase. Em outras palavras, o oxigênio compete com o CO_2 pelo sítio ativo desta enzima. Na presença de baixas concentrações de CO_2 e de concentrações de O_2 relativamente altas, a enzima Rubisco catalisa a atividade oxigenase para produzir um PGA (3-fosfoglicerato) e uma molécula de fosfoglicolato. Esta atividade, da oxigenase com a Rubisco, consome O_2 e libera CO_2 , propiciando um processo denominado de fotorrespiração (Raven *et al.* 1992).

Ambientes aquáticos produtivos apresentam valores de pH entre 7 e 9, nos quais as concentrações de CO_2 são baixas podendo ser limitantes à fotossíntese (Jones *et al.* 1993; 2000; Prins & Elzenga 1989). As plantas submersas que crescem em tais ambientes freqüentemente experimentam condições adversas como aumento na concentração de O_2 e redução na

concentração do CO_2 , restringindo a assimilação fotossintética e induzindo a atividades fotorrespiratórias (Jones *et al.* 1993). Dessa forma, a fotossíntese de plantas submersas que apresentam o metabolismo C_3 como via de redução do carbono é sempre acompanhada pela fotorrespiração. Este processo reduz a eficiência da fotossíntese porque desvia parte do poder redutor das reações dependentes da luz e não gera nenhum ATP (Raven *et al.* 1992). Além disso, a elevada atividade oxigenase da enzima Rubisco aumenta os valores do ponto de compensação do CO_2 .

Os valores do ponto de compensação variam amplamente entre as espécies de macrófitas aquáticas em respostas a rápidas mudanças ambientais, tais como luz, oxigênio e temperatura (Bowes 1985). Maberly & Spence (1983) elevaram as concentrações de oxigênio em experimento utilizando *Hippuris vulgaris* e observaram aumento no ponto de compensação do CO_2 de $0,7\mu\text{mol L}^{-1}$ em 47% de saturação ($133\mu\text{mol O}_2/\text{L}$) para $2,3\mu\text{mol L}^{-1}$ em 169% de saturação ($479\mu\text{mol O}_2/\text{L}$).

Em ambientes aquáticos com elevados valores de pH, o ponto de compensação do íon HCO_3^- pode apresentar maior importância que o ponto de compensação do CO_2 . Este primeiro pode alterar de 20 a $1.800\mu\text{mol}$ enquanto o ponto de compensação do CO_2 pode variar entre 0 e $10\mu\text{mol}$ (Maberly & Spence 1983). Entretanto, devido à dependência do estado fisiológico das espécies, ambos os pontos de compensação não podem ser considerados como atributos constantes, mas como indicadores da habilidade das espécies de utilizar diferentes formas de carbono inorgânico (Bowes 1985). De relevância ecológica é o fato de que diferentes valores do ponto de compensação estão associados com a razão fotossíntese/fotorrespiração (Bowes 1987). Assim, menores valores do ponto de compensação representam maior afinidade ao carbono que, por sua vez, devem garantir às espécies submersas taxas fotossintéticas mais elevadas. De maneira similar, os valores da constante de saturação média (K_m), que expressa a concentração do CO_2 na qual a fotossíntese atinge metade da taxa fotossintética máxima, também podem alterar-se de acordo com a forma de carbono disponível. Os maiores valores da constante de saturação média do íon HCO_3^- comparado com o CO_2 devem ser explicados pelo alto custo energético envolvido com sua absorção.

Algumas macrófitas submersas apresentam, além de adaptações morfológicas, diferentes mecanismos para aumentar a concentração interna do carbono

inorgânico e reduzir a atividade oxigenase da enzima Rubisco. Dentre estes pode-se destacar o metabolismo C₄, CAM, e a utilização do HCO₃⁻ (Madsen & Sand-Jensen 1991). De maneira geral, essas estratégias devem garantir às espécies submersas baixa atividade fotorrespiratória, indicada pelos baixos pontos de compensação de CO₂ (0-0,1 μmol L⁻¹), e conseqüentemente, taxas fotossintéticas mais elevadas. Adicionalmente, diferentes tipos de estratégias de assimilação do carbono devem permitir a presença de várias espécies de macrófitas submersas através da utilização mais eficiente dos recursos disponíveis no ambiente aquático (Fig. 4).

Metabolismo C₄

Embora o ciclo de Calvin seja o ciclo predominante da redução do CO₂ nas espécies submersas, algumas plantas apresentam a redução do carbono pelo mecanismo C₄. Este mecanismo apresenta a PEPCarboxilase, a qual não reage com o oxigênio, como a enzima inicial catalisadora do CO₂. Posteriormente, o dióxido de carbono é refixado pela Rubisco no Ciclo de Calvin. Dessa forma, este caminho deve aumentar a concentração interna de CO₂ (alta razão CO₂:O₂) e otimizar o processo de carboxilação, reduzindo a atividade oxigenase da enzima Rubisco (Bowes, 1985).

O metabolismo C₄ age como um mecanismo concentrador de CO₂ de maneira análoga ao das plantas

terrestres, mas sem a anatomia Kranz (Bowes & Salvucci 1984; Bowes 1987). Experimentos enzimáticos com *Hydrilla verticillata* demonstraram que em condições de baixas taxas de fotorrespiração, a atividade das enzimas ligadas ao metabolismo C₄, como NAD-enzima málica, NADP-enzima málica, PEP-carboquinase, entre outras, encontra-se aumentada (Bowes & Salvucci 1984). Além disso, estudos de localização enzimática utilizando a mesma espécie indicaram que a Rubisco, ligada à atividade C₃, opera no cloroplasto e a PEPCarboxilase, relacionada com o metabolismo C₄, no citossol de uma mesma célula (Bowes & Salvucci 1984). Dessa forma, o CO₂ fixado pela PEPCarboxilase no citossol é direcionado para o cloroplasto onde ocorre a refixação pelo ciclo de Calvin. Assim, diferentemente de plantas terrestres, as plantas aquáticas apresentam uma separação intracelular no processo de fixação do CO₂ (Bowes 1987).

Dados obtidos em experimentos com *Hydrilla verticillata*, que utilizaram marcação com ¹⁴C, corroboraram os dados obtidos nos experimentos que analisaram a ação enzimática. Em condições de baixas taxas de fotorrespiração, acima de 60% do ¹⁴C foi incorporado em malato e aspartato indicando a presença do metabolismo C₄ (Bowes & Salvucci 1984). Através desses estudos, esses autores também demonstraram que existiu um fluxo de carbono reduzido pelo ciclo de Calvin, embora a atividade das enzimas ligadas ao ciclo não tenha sido reduzida. De acordo com Bowes (1987), estas condições são compatíveis com o mecanismo

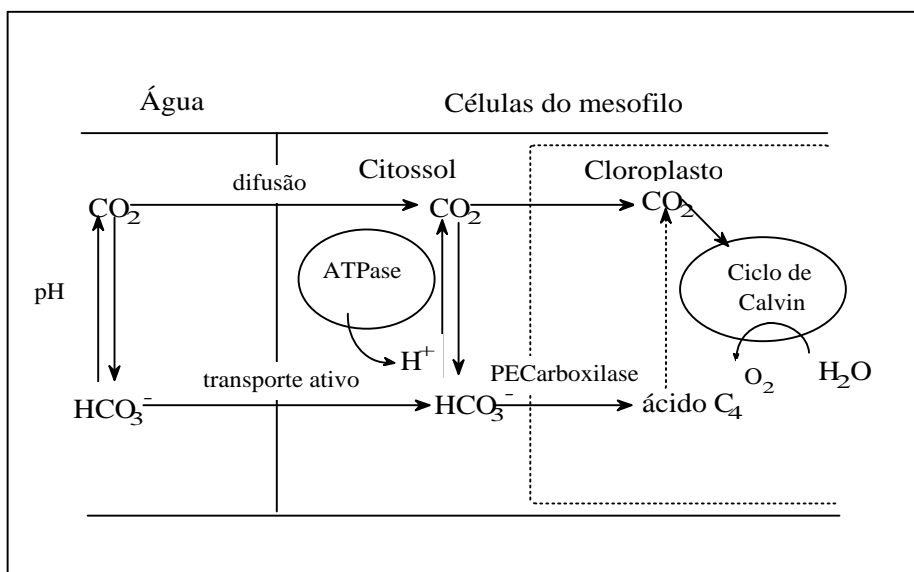


Figura 4. Algumas possibilidades de assimilação de carbono inorgânico por folhas de macrófitas aquáticas submersas (Modificado de Chen & Coughenour 1996).

que concentra o CO₂ e reduz a atividade oxigenase da enzima Rubisco.

As plantas aquáticas que realizam o metabolismo C₄ não o fazem continuamente, devido às correntes alterações entre altos e baixos valores de fotorrespiração. De acordo com Keeley & Sandquist (1992), algumas plantas aquáticas submersas podem substituir o metabolismo C₃ pelo C₄ para diminuir os efeitos da fotorrespiração. Por exemplo, as taxas de fotorrespiração de folhas emersas de *Myriophyllum brasiliense* e *Proserpinaca palustris* são reduzidas quando submersas devido à substituição do metabolismo C₃ pelo metabolismo do tipo C₄ (Salvucci & Bowes 1982). Entretanto, devido à grande variação no ponto de compensação causado pelas flutuações nas taxas de fotorrespiração, as macrófitas aquáticas submersas não devem ser simplesmente classificadas em plantas C₃ ou C₄. Várias outras espécies apresentam assimilação do CO₂ por ambos caminhos, dentre essas destacam-se *Chara contraria*, *Eleocharis aciculares*, *Gloeotrichia* sp. e *Marsilea vestita* (Keeley 1999).

Deve-se ressaltar que o metabolismo C₄ apresenta vantagem energética potencial em relação ao metabolismo C₃, devido à maior afinidade da enzima PEPCarboxilase ao CO₂ permitindo que a planta o utilize mais eficientemente. Entretanto, a utilização do CO₂ via PEPCarboxilase implica em custos adicionais. Por exemplo, para cada molécula de CO₂ fixada nesta via, uma molécula de PEP precisa ser regenerada a um custo de dois grupos fosfato por ATP. Desta maneira, as plantas C₄ necessitam, ao todo, de cinco ATPs para fixar uma molécula de dióxido de carbono, enquanto que as plantas C₃ necessitam de apenas três (Raven *et al.* 1992).

Metabolismo CAM

Outro mecanismo que aumenta a concentração interna de CO₂ é desenvolvido por algumas plantas aquáticas submersas que o fazem de forma semelhante às terrestres CAM. Keeley (1981) foi o primeiro a registrar este mecanismo em macrófitas aquáticas utilizando uma espécie do grupo das isoetáceas, *Isoetes howellii*. De maneira geral, o sistema envolve a absorção do carbono, por meio da elevada atividade da enzima PEPCarboxilase, durante o período noturno (Moore 1999). O malato, formado neste período, é armazenado no vacúolo tornando-o ácido. No período de luz, o malato é descarboxilado e o CO₂ fixado pela enzima Rubisco no ciclo de Calvin.

A separação temporal das reações ligadas ao metabolismo C₃ e C₄ mostra algumas características semelhantes com as plantas terrestres CAM. Entretanto, durante o período de luz, a fixação do CO₂ do meio aquoso via C₃ não é suprimida. A contribuição da fixação do CO₂ no período noturno, evidenciada pela atividade mais elevada da PEPCarboxilase, é sempre relativamente mais alta (> 30%). Neste período a disponibilidade de carbono torna-se mais elevada devido à atividade respiratória dos organismos autótrofos da comunidade aquática. Segundo Madsen *et al.* (2002), a importância quantitativa da fixação de CO₂ pode ocorrer dependentemente das concentrações externas de CO₂ durante o período de luz. Além disso, a baixa razão Rubisco/PEPCarboxilase tem sido a principal característica na identificação de plantas aquáticas que utilizam este metabolismo.

Uma vantagem ecológica freqüentemente destacada pelos estudos é a atividade fotorrespiratória reduzida, pois a Rubisco opera com maior especificidade (taxa de carboxilação por unidade de enzima) durante este mecanismo. Dessa forma, para obter taxas fotossintéticas similares, as plantas aquáticas CAM necessitam, quantitativamente, menos Rubisco comparativamente às plantas que não dispõem desta atividade. De acordo com Madsen *et al.* (2002), acima de 25% do nitrogênio orgânico é destinado para a síntese desta enzima.

A despeito da aclimação fisiológica, a atividade CAM em plantas aquáticas é potencialmente controlada pela disponibilidade de CO₂ e pela intensidade luminosa. De acordo com vários estudos realizados em laboratório e em diferentes condições ambientais, a exposição de plantas em altas concentrações de CO₂ ou em reduzida intensidade luminosa pode inibir a de-acidificação e reduzir a concentração do malato. Algumas respostas de aclimação indicam que a modificação fisiológica, principalmente relacionada aos ajustes da atividade da enzima PEPCarboxilase, pode ocorrer em folhas produzidas durante o período de aclimação e também nas folhas mais velhas, sugerindo um controle em nível celular individual. A regulação da atividade CAM em folhas aéreas de plantas anfíbias também é bastante discutida. Entretanto, parece não haver um padrão com relação à supressão ou não desta atividade quando suas folhas são expostas às condições atmosféricas. Para mais detalhes de fatores controladores do mecanismo CAM, ver Aulio (1986).

A afinidade ao CO₂ de plantas CAM é baixa se comparada a outras espécies de macrófitas aquáticas

submersas. Algumas razões morfológicas e fisiológicas podem ser apontadas, como por exemplo no caso das isoetáceas, cujas folhas são mais espessas e a Rubisco encontra-se em quantidades relativamente mais baixas. *Litorella*, *Crassula* e *Isoetes* são macrófitas que apresentam o caminho fotossintético relacionado com o metabolismo CAM. Dessa forma, as menores taxas de absorção do CO₂ das isoetáceas devem refletir em taxas de crescimento mais lentas (Baattrup-Pedersen & Madsen 1999).

Utilização do bicarbonato

A capacidade de utilizar o bicarbonato como fonte adicional de carbono é bastante difundida entre as macrófitas submersas, embora não exista evidência sobre sua presença em Briófitas e Pteridófitas (Madsen & Maberly 1991). A utilização do HCO₃⁻ envolve gastos metabólicos e investimentos em sistemas de transporte como síntese de enzimas (ATPase, anidrase carbônica) que dependem de custos (gastos metabólicos) e benefícios (ganho de carbono) e do potencial genético de cada espécie. Entretanto, esse mecanismo fornece vantagem adaptativa quando a disponibilidade do CO₂ é baixa (principalmente em valores mais elevados de pH) e quando a razão HCO₃⁻/CO₂ é alta (Sand-Jensen & Gordon 1986).

Considerando que o transporte de CO₂ pela zona de interface ocorre somente por difusão, os processos de transporte deste gás através dessa zona são acompanhados pela mudança do pH (Prins *et al.* 1982). Como já considerado, a assimilação do CO₂ leva ao aumento do pH que altera o equilíbrio do sistema de dióxido de carbono na direção do íon HCO₃⁻. Levando-se em consideração a importância deste íon como fonte alternativa de carbono para algumas espécies de macrófitas submersas, dois mecanismos são propostos para a sua utilização. A conversão extracelular de bicarbonato em CO₂, mediado pelos baixos valores de pH, que por difusão passiva passa para o interior das células (Prins *et al.* 1982) e o cotransporte de H⁺/HCO₃⁻ (Lucas 1985).

Em ambos os mecanismos, um gradiente local de pH faz-se necessário à utilização do íon HCO₃⁻. No primeiro mecanismo, também chamado de polar, a zona de interface e o espaço periplasmático são acidificados pelo bombeamento de íon H⁺ pela atuação da enzima ATPase, localizada na plasmalema da face abaxial das folhas. Esses íons são liberados na face abaxial da folha enquanto na superfície adaxial forma-se uma zona alcalina como resultado da liberação de OH⁻. Esse

mecanismo foi demonstrado em experimentos detalhados realizados entre as décadas de 30 e 50 (Arens 1933; 1946). No segundo mecanismo, o bicarbonato atravessa a plasmalema por meio do auxílio da atividade da enzima ATPase, que fornece um gradiente de prótons (íons hidrogênio) e força motriz para a entrada do bicarbonato associado ao íon H⁺. Por este processo, o CO₂ pode acumular-se no interior das células e alcançar concentrações muito maiores que as de fora da célula (Fig. 5).

Fato importante que deve ser ressaltado é a importância da atividade reversível da enzima anidrase carbônica em ambos mecanismos. No primeiro mecanismo, a presença desta enzima no espaço periplasmático das folhas, principalmente de “elodeides” (uma referência ao gênero *Elodea*), deve facilitar a conversão do HCO₃⁻ em CO₂. No cotransporte, a atividade externa desta enzima pode reduzir o retorno do CO₂ por difusão à zona de interface devido à alta concentração alcançada no interior das células. Assim, através da atuação dessa enzima, o CO₂ liberado nas células é novamente convertido a bicarbonato e reabsorvido na plasmalema via cotransporte HCO₃⁻/H⁺. Pode-se ainda verificar, como nas macrófitas submersas, importância relevante da atividade da anidrase carbônica na fotossíntese de microalgas, como por exemplo em *Chlamydomonas reinhardtii* (Miyachi *et al.* 1985).

As macrófitas aquáticas submersas, restritas ao CO₂, apresentam maior afinidade a este gás do que plantas submersas que apresentam habilidade adicional de usar o íon HCO₃⁻ (Sand-Jensen 1983; 1987; Maberly & Madsen 1998). A diferenciada afinidade é demonstrada pelas taxas de fotossíntese mais elevadas de plantas submersas restritas ao CO₂ em valores de pH abaixo de 7, onde as concentrações perfazem mais de 80% do carbono total (Allen & Spence 1981). De acordo com diversos estudos (Sand-Jensen 1983; Pierini & Thomaz 2004), as taxas mais elevadas estão relacionadas com os reduzidos gastos energéticos envolvidos com sua absorção.

Do ponto de vista ecológico, a utilização do bicarbonato pode conferir à planta vantagem competitiva, principalmente em ambientes léticos produtivos, alcalinos e de intensa atividade fotossintética, nos quais os valores de CO₂ aproximam-se de zero e os de pH são mais altos (entre 9 e 10) levando à conversão do CO₂ livre em HCO₃⁻ no interior da zona de interface (Sand-Jensen & Gordon 1986). De acordo com James *et al.* (1998), *Lagorisiphon major* mostrou-se competitivamente

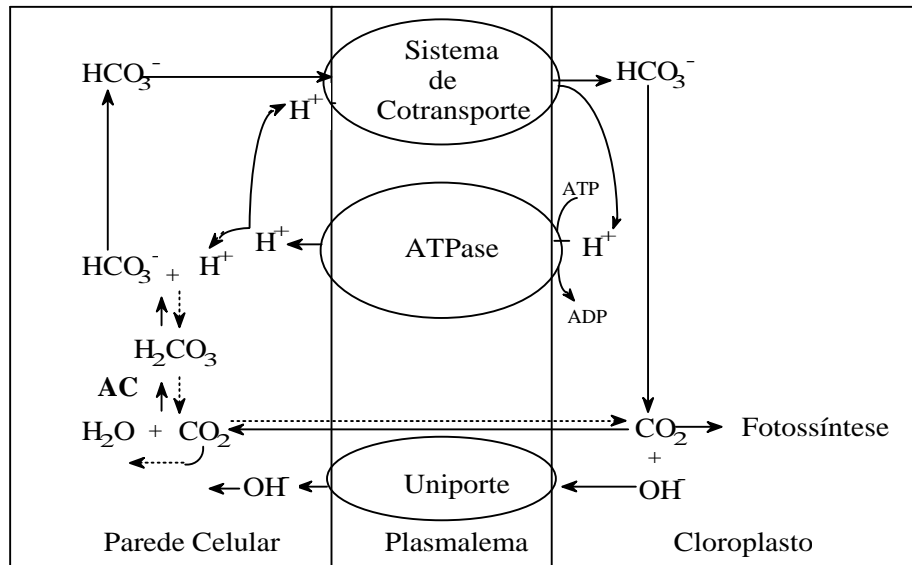


Figura 5. Representação dos mecanismos polar e cotransporte de absorção do bicarbonato por folhas de macrófitas aquáticas submersas. AC: Anidrase carbônica. Note que o mecanismo polar está representado pela conversão extracelular de bicarbonato em CO_2 , pelo bombeamento de íon H^+ e pela atuação da enzima ATPase. Já no sistema de cotransporte, a ação extracelular da anidrase carbônica impede que o CO_2 passe por difusão do interior das células para a zona de interface (Modificado de Lucas 1985).

superior a *Elodea nuttali* por apresentar-se mais tolerante ao estresse causado pelos altos valores de pH. Entretanto, essa vantagem pode ser suprimida em períodos de concentrações de CO_2 mais elevadas (Adamec 1993).

Diversos trabalhos têm relacionado a distribuição de macrófitas aquáticas submersas com a alcalinidade do sistema (Sand-Jensen 1983; Spence & Maberly 1985; Adams 1985; Maberly & Madsen 1998). Os altos custos metabólicos envolvidos com a absorção do bicarbonato devem explicar a ausência de espécies submersas capazes de utilizar este íon em ambientes com baixa alcalinidade (Maberly & Madsen 1998). Desta forma, a avaliação da distribuição de macrófitas aquáticas submersas deve levar em consideração a alcalinidade dos sistemas.

A razão carbono inorgânico total/alcalinidade (C_T/Alc), obtida em experimentos do tipo "pH drift", tem sido freqüentemente utilizada como índice de afinidade ao bicarbonato e da distribuição das espécies de acordo com a química da água (Tab. 1). Nesses experimentos, porções fotossintéticas da planta permanecem em frascos com intensidade não limitante de radiação subaquática. A razão C_T/Alc , medida no final do experimento (horas ou dias), indica sua utilização ou não. Assim, as plantas que utilizam eficientemente este íon apresentam os valores da razão abaixo de 1 e plantas submersas que o utilizam com

Tabela 1. Comparação dos valores da razão C_T/Alc (Carbono total final/Alcalinidade) entre várias espécies de macrófitas aquáticas submersas obtidos de experimentos realizados em laboratório. Alcalinidade ($\mu\text{mol Eq/L}$). (1) Allen & Spence (1981); (2) Maberly & Spence (1983); (3) Spence & Maberly (1985); (4) Pierini & Thomaz (2004); (5) Pierini & Thomaz (dados inéditos). Os valores mais baixos indicam utilização mais eficiente do HCO_3^- .

Espécie/Autor	Alcalinidade ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	C_T/Alc
<i>Nitella furcata</i> (5)	200	1,16
<i>Utricularia foliosa</i> (5)	200	1,02
<i>Nitella furcata</i> (5)	800	1,00
<i>Elodea canadensis</i> (1)	500	1,00
<i>Utricularia foliosa</i> (5)	800	0,99
<i>Hippuris vulgaris</i> (1)	1000	0,97
<i>Hippuris vulgaris</i> (2)	1000	0,97
<i>Nitella flexilis</i> (1)	2000	0,97
<i>Nitella flexilis</i> (1)	2000	0,97
<i>Cabomba furcata</i> (5)	800	0,97
<i>Cabomba furcata</i> (5)	200	0,96
<i>Chara guairensis</i> (5)	200	0,84
<i>Egeria densa</i> (4)	100	0,78
<i>Chara guairensis</i> (5)	800	0,75
<i>Egeria densa</i> (4)	800	0,72
<i>Egeria najas</i> (4)	100	0,72
<i>Chara</i> sp (2)	500	0,73
<i>Elodea canadensis</i> (1)	2000	0,70
<i>Egeria najas</i> (4)	800	0,61
<i>Potamogeton pusillus</i> (3)	1000	0,39
<i>Myriophyllum spicatum</i> (2)	1000	0,30
<i>Myriophyllum spicatum</i> (3)	2000	0,24
<i>Anabaena cylindrica</i> (2)	1000	0,07

menor eficiência apresentam razão próxima de 1. Os valores de pH medidos no final dos experimentos “pH drift” também indicam a utilização ou não do íon HCO_3^- . Em caso positivo, os valores finais do pH superam 9,0 pois as concentrações de CO_2 são muito reduzidas acima deste pH (Fig. 6). Entretanto, é importante lembrar que a eficiência de utilização deste íon em valores de pH elevados é bastante reduzida, devido ao elevado custo energético envolvido com a utilização do íon HCO_3^- .

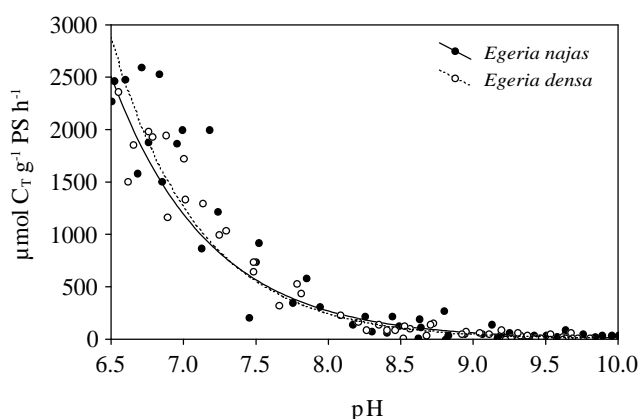


Figura 6. Taxas fotossintéticas de *Egeria najas* e *Egeria densa* em função do pH em alta alcalinidade ($800\mu\text{mol L}^{-1}$) Modificado de Pierini & Thomaz (2004).

Na literatura, comparações da razão CT/Alc entre espécies e entre indivíduos da mesma espécie, demonstraram que uma classificação entre plantas restritas ao CO_2 e capazes de utilizar o bicarbonato não é adequada, visto que, para uma dada alcalinidade, um mesmo indivíduo pode ou não utilizar este íon (Maberly & Spence 1983). Em função disto, tem-se discutido a existência de um gradiente entre as plantas em termos da capacidade de utilizar diferentes formas de carbono inorgânico (Allen & Spence 1981; Spence & Maberly 1985). Desta forma, pode-se concluir que a importância do bicarbonato como fonte alternativa de carbono à fotossíntese e ao crescimento de plantas submersas depende da razão da concentração de $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_2$ na água e do requerimento do carbono pelas plantas (Sand-Jensen & Gordon 1986).

Utilização do CO_2 da água intersticial do sedimento

A habilidade de explorar diferentes fontes de carbono, como o CO_2 da água intersticial do sedimento e da atmosfera, é principalmente relacionada com

várias adaptações morfológicas de plantas submersas. A absorção do carbono da água intersticial do sedimento é vantajosa, pois neste compartimento as concentrações de CO_2 podem ser aproximadamente 50 a 100 vezes superiores às da coluna de água.

A despeito das diferentes características morfológicas, a utilização do carbono da água intersticial do sedimento requer algumas especializações caracteristicamente encontradas no grupo das isoetáceas (“isoetes”). Essas plantas possuem folhas e caules curtos, alta relação biomassa de raízes: biomassa de folhas, grande sistema lacunar com canais longitudinais que ligam as raízes às folhas e cutícula fina para facilitar a fotossíntese e diminuir a perda de CO_2 antes mesmo de ser fixado (Bowes 1987). Nestas plantas, o CO_2 derivado da água intersticial do sedimento pode ser responsável por mais de 90% da absorção total do carbono. Entretanto, a proporção do carbono utilizada da água ou sedimento depende principalmente da permeabilidade e da variação espacial e temporal da concentração do CO_2 próximas à superfície das folhas ou de suas raízes (Madsen & Sand-Jensen 1991).

De relevância ecológica, a utilização do CO_2 da água intersticial do sedimento é especialmente vantajosa em ambientes com baixas concentrações de CO_2 na coluna de água e com baixa alcalinidade (Kelley 1987). Outra vantagem frequentemente apontada pelos estudos é a redução da competição com as espécies “elodeides”, formadoras de dosséis, que se beneficiam de ambientes com elevada oferta de bicarbonato (Vestergaard & San-Jensen 2000). Além disso, considerando a longa distância da raiz até as folhas dessas últimas plantas, a elevada resistência de difusão do CO_2 pode ser considerada outro fator que contribui para a menor eficiência da utilização deste gás do sedimento.

As plantas que dispõem deste mecanismo para evitar a limitação de carbono na coluna de água podem apresentar diferentes vias de redução do carbono. Por exemplo, *Lobelia dortmanna* apresenta a redução do carbono via C_3 . Entretanto, evidências da presença do metabolismo C_4 , pela formação de ácidos de 4 carbonos, em *Litorella uniflora*, indicam que uma mesma espécie pode apresentar ambas estratégias (absorção CO_2 da água intersticial do sedimento e o metabolismo C_4) para aumentar a absorção do CO_2 e minimizar os efeitos inibitórios do O_2 (Bowes 1987). De maneira complementar, deve-se ressaltar que as espécies “isoetáceas” são incapazes de utilizar o bicarbonato como fonte adicional de carbono. Isto faz

com que suas taxas fotossintéticas ocorram independentemente das concentrações de bicarbonato na água. Além disso, sua distribuição está restrita, na maioria das vezes, a ambientes oligotróficos e com baixa alcalinidade.

Desenvolvimento de folhas aéreas

Algumas espécies de macrófitas aquáticas submersas apresentam a habilidade de desenvolver folhas aéreas durante parte de seu ciclo de vida. A despeito de suas modificações fisiológicas, a atividade da PEPCarboxilase e Rubisco de folhas aéreas é mais elevada se comparada com as folhas submersas da mesma planta, tornando-as fotossinteticamente mais eficientes.

Outro fator considerado importante para o desenvolvimento de folhas aéreas em plantas submersas é a maior disponibilidade de CO₂ no ambiente aéreo. De acordo com Madsen & Sand-Jensen (1991), a maior taxa de difusão de CO₂ neste ambiente faz com que sua resistência através da zona de interface seja reduzida. Isto aumenta as taxas fotossintéticas tornando as plantas capazes de desenvolver folhas aéreas competitivamente superiores. Por exemplo, as taxas fotossintéticas de plantas com folhas flutuantes do gênero *Potamogeton* foram superiores ($8,30 \pm 1,45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) às taxas fotossintéticas de plantas que apresentaram suas folhas submersas ($0,80 \pm 0,58 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Frost-Christensen & Sand-Jensen 1995).

De modo complementar, os valores de K_m do CO₂ de macrófitas aquáticas submersas são superiores àqueles encontrados em plantas terrestres e folhas emersas de plantas anfíbias (Bowes 1985). Van *et al.* (1976), utilizando *Hydrilla verticillata*, encontraram valores de K_m em condições não fotorrespiratórias (1% de oxigênio) de 175 μM e 70 μM quando as folhas foram submersas e emersas, respectivamente. Isto corrobora a hipótese de que a maior viscosidade do ambiente aquático aumenta a resistência do CO₂ pela zona de interface.

A utilização do carbono e sua implicação ecológica na competição entre macrófitas submersas

Quando a fotossíntese é limitada pela baixa disponibilidade de carbono, o desenvolvimento de estratégias adaptativas pode compensar a baixa oferta de CO₂ por difusão, reduzir ou suprimir a

fotorrespiração e estabelecer altas concentrações intracelulares de CO₂ (Prins & Elzenga 1989). Nesse sentido, fontes adicionais de carbono inorgânico à fotossíntese podem conferir à planta vantagem competitiva por meio da manutenção da fotossíntese enquanto outras plantas encontram-se em estresse (Jones *et al.* 1993).

Comparativamente, a vantagem competitiva de macrófitas submersas é derivada das taxas fotossintéticas ou de crescimento mais elevados de uma espécie em relação à outra. Por exemplo, em ambientes com alta disponibilidade de CO₂, *Callitriche copocharpa*, incapaz de utilizar o bicarbonato, apresentou taxas de crescimento 60% mais rápidas que as taxas de crescimento de *Elodea canadensis*, capaz de utilizar o HCO₃⁻ como fonte adicional de carbono (Vadstrup & Madsen 1995). Isto capacita a primeira espécie a dominar ambientes em condições com altas concentrações deste gás. Entretanto, ambas plantas podem substituir-se sazonalmente em função da disponibilidade de carbono inorgânico no ambiente aquático.

Considerando a competição pelo carbono entre os organismos autótrofos presentes nas comunidades aquáticas, pode-se considerar que os organismos fitoplanctônicos são os mais eficientes (Spence & Maberly 1985; Allen & Spence 1981). A despeito do menor tamanho, estes organismos apresentam a espessura da zona de interface reduzida e uma distância menor para a difusão e/ou transporte ativo de carbono inorgânico do meio externo para o cloroplasto, tornando-os menos susceptíveis à limitação do carbono em relação às macrófitas submersas (Sand-Jensen 1989). De fato, em condições idênticas de laboratório, *Anabaena cylindrica*, *Microcystis aeruginosa* e *Scenedesmus quadricauda* foram capazes de extrair mais de 90% do carbono total presente na água comparativamente aos 70% de *Myriophyllum spicatum* e *Potamogeton perfoliatus*, consideradas bastante eficientes na utilização do carbono (Maberly & Spence 1983).

Outra explicação para o melhor desempenho fotossintético da comunidade fitoplanctônica foi sugerida por Spence & Maberly (1985). De acordo com esses autores, a utilização mais eficiente do carbono deve-se ao curto tempo de geração destes organismos e, portanto, à rápida capacidade de se adaptarem a flutuações das diferentes formas e concentrações de carbono no ambiente aquático. Pode-se destacar que a utilização do bicarbonato é considerada a estratégia mais difundida entre as espécies de macrófitas aquáticas submersas. De fato,

a utilização desta estratégia foi encontrada em mais de 50% das espécies testadas em laboratório (Sand-Jensen & Gordon 1986). Além das características genéticas, a elevada razão $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_2$ encontrada na maioria dos sistemas aquáticos deve explicar a preferência pela estratégia.

Considerando a grande variação temporal e espacial da disponibilidade do carbono em ambientes aquáticos tropicais, este pode, entre outras variáveis químicas da água, apresentar grande poder de predição da ocorrência de espécies submersas. Particularmente, a utilização mais eficiente do carbono inorgânico por algumas espécies de macrófitas submersas pode oferecer à planta uma capacidade potencial de dominar o ambiente em condições de baixas concentrações ou deficiência de CO_2 , pelo menos em alguma parte do período iluminado. Além disso, as espécies de macrófitas aquáticas que dispõem de mecanismos para superar a limitação do carbono são capazes, em condições de altas concentrações de CO_2 , alocar energia para a obtenção de outros recursos, tais como luz, nutrientes inorgânicos que podem estar limitando seu crescimento.

A despeito de sua importância para a fotossíntese de macrófitas aquáticas submersas, o carbono inorgânico pode ser considerado uma das variáveis chave no controle da composição e distribuição das macrófitas aquáticas submersas. Por fim, pode-se concluir que o ambiente aquático é o hábitat de grande diversidade de caminhos fotossintéticos que controlam a distribuição e a composição da comunidade de macrófitas aquáticas (Moore 1999).

Agradecimentos

Somos especialmente gratos ao Prof. Dr. Carlos Moacir Bonato, Universidade Estadual de Maringá, pelas sugestões e também à CAPES, pela bolsa de Mestrado para a pós-graduanda Sandra Andréa Pierini.

Referências bibliográficas

- Adamec, L. 1993. Rapid inhibition HCO_3^- use by high concentration of free CO_2 in *Elodea canadensis*. **Aquatic Botany** **45**: 311-324.
- Adams, M.S. 1985. Inorganic carbon reserves of natural waters and the ecophysiological consequences of their photosynthetic depletion: (II) Macrophytes. Pp. 421-435. In: W.J. Lucas & J.A. Berry (eds.). **Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms**. Rockville, Maryland.
- Allen, E.D. & Spence, D.H.N. 1981. The differential ability of aquatic plants to utilize the inorganic carbon supply in fresh waters. **New Phytologist** **87**: 269-283.
- Arens, K. 1933. Physiologische polarisierte Messenaustausch und Photosynthese bei submersen Wasserpflanzen. **Na International Journal of Plant Biology** **20**: 621-658.
- Arens, K. 1946. Contribuição para o conhecimento das incrustações calcárias de *Nitella*. **Museu Nacional, Rio de Janeiro. Boletim Nova Série Botanica** **6**: 1-16.
- Aulio, K. 1986. CAM-like photosynthesis in *Littorella uniflora* (L.) Aschers: the role of humidity. **Annals of Botany** **58**: 273-275.
- Baatrup-Pedersen, A. & Madsen, T.V. 1999. Interdependence of CO_2 and inorganic nitrogen on crassulacean acid metabolism and efficiency of nitrogen use by *Littorella uniflora* (L.) Aschers. **Plant, Cell and Environment** **22**: 535-542.
- Bini, L.M.; Thomas, S.M.; Murphy, J.K. & Camargo, A.F.M. 1999. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. **Hidrobiologia** **515**: 147-154.
- Black, M.A.; Maberly, S.C. & Spence, D.H.N. 1981. Resistance to carbon dioxide fixation in four submerged freshwater macrophytes. **New Phytologist** **89**: 557-568.
- Bowes, G. & Salvucci, M.E. 1984. *Hydrilla*: inducible C4-type photosynthesis without Kranz anatomy. **Proceedings of the Sixth International Congress on Photosynthesis** **3**: 829-832.
- Bowes, G. 1985. Pathways of CO_2 fixation by aquatic organisms. Pp. 187-210. In: W.J. Lucas & J.A. Berry (eds.). **Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms**. Rockville: Maryland.
- Bowes, G. 1987. Aquatic plant photosynthesis: strategies that enhance carbon gain. Pp. 79-98. In: R.M.M. Crawford. **Plant life in aquatic and amphibious habitats**. Oxford.
- Chen, D.X. & Coughenour, M.B. 1996. A mechanistic model for submerged aquatic macrophyte photosynthesis: *Hydrilla* in ambient and elevated CO_2 . **Ecological Modelling** **89**(1-3): 133-146.
- Duarte, C.M. 1991. Seagrass depth limits. **Aquatic Botany** **40**: 363-377.
- Frost-Christensen, H. & Sand-Jensen, K. 1995. Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves. **Aquatic Botany** **51**: 121-134.
- Helder, R.J. 1985. Diffusion of inorganic carbon across an unstirred layer: a simplified quantitative approach. **Plant, Cell and Environment** **8**: 399-408.
- James, C.; Eaton, J.W. & Hardwick, K. 1998. Competition between three submerged macrophytes, *Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii* and *Lagarosiphon major*. **10th EWRS Symposium on Aquatic Weeds**, Lisbon.
- Jones, J.I.; Eaton, J.W. & Hardwick, K. 1993. Physiological plasticity in *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. **Journal of Aquatic Plant Management** **31**: 88-94.
- Jones, J.I.; Eaton, J.W. & Hardwick, K. 2000. The effect of changing environmental variables in the surrounding water on the physiology of *Elodea nuttallii*. **Aquatic Botany** **66**: 115-129.

- Keeley, J.E. 1981. *Isoetes howellii*: a submerged aquatic CAM plant. **American Journal of Botany** **68**: 420-424.
- Keeley, J.E. 1987. The adaptative of photosynthetic modes in the genus *Isoetes* (Isoetaceae). Pp. 113-128. In: R.M.M. Crawford. **Plant life in aquatic and amphibious habitats**. Oxford.
- Keeley, J.E. 1999. Photosynthetic pathway diversity in a seasonal pool community. **Functional Ecology** **13**: 106-118.
- Keeley, J.E. & Sandquist, D.R. 1992. Carbon: freshwater plants. **Plant, Cell and Environment** **15**: 1021-1035.
- Lampert, W. & Sommer, U. 1997. **Limnology: The ecology of lakes and streams**. Oxford University Press, New York.
- Lucas, W.J. 1985. Bicarbonate utilization by *Chara*: A re-analysis. Pp. 229-254. In: W.J. Lucas & J.A. Berry (eds.). **Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms**. Rockville: Maryland.
- Maberly, S.C. & Spence, D.H.N. 1983. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. **Journal of Ecology** **71**: 705-724.
- Maberly, S.C. & Madsen, T.V. 1998. Affinity for CO₂ in relation to the ability of freshwater macrophytes to use HCO₃⁻. **Functional Ecology** **12**: 99-106.
- Madsen, T.V. & Maberly, S.C. 1991. Diurnal variation in light and carbon limitation of photosynthesis by two species of submerged freshwater macrophyte with a differential ability to use bicarbonate. **Freshwater Biology** **26**: 175-187.
- Madsen, T.V. & Sand-Jensen, K. 1991. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. **Aquatic Botany** **41**: 5-40.
- Madsen, T.V.; Olesen, B. & Bagger, J. 2002. Carbon acquisition and carbon dynamics by aquatic isoetids. **Aquatic Botany** **73**: 351-371.
- Madsen, T.V.; Sand-Jensen, K. & Beer, S. 1993. Comparison of photosynthetic performance and carboxylation capacity in a range of aquatic macrophytes of different growth forms. **Aquatic Botany** **44**: 373-384.
- Miyachi, S.; Tsuzuki, M. & Yagawa, Y. 1985. Carbonic anhydrase in various microalgae. Pp. 145-154. In: W.J. Lucas & J.A. Berry (eds.). **Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms**. Rockville: Maryland.
- Moore, P.D. 1999. Photosynthesis: Mixed metabolism in plant pools. **Nature** **399**(6732): 109-111.
- Pierini, S.A. & Thomaz, S.M. 2004. Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). **Aquatic Botany** **78**(2): 135-146.
- Prins, H.B.A. & Elzenga, J.T.M. 1989. Bicarbonate utilization: function and mechanism. **Aquatic Botany** **34**: 59-83.
- Prins, H.B.A.; Snel, J.F.H.; Zanstra, P.E. & Helder, R.J. 1982. The mechanism of bicarbonate assimilation by the polar leaves of *Potamogeton* and *Elodea*. CO₂ concentrations at the leaf surface. **Plant, Cell and Environment** **5**: 207-214.
- Raven, P.H.; Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 1992. **Biologia vegetal**. 6 ed. São Paulo: Rio de Janeiro. Guanabara Koogan.
- Salvucci, M.E. & Bowes, G. 1982. Photosynthetic and photorespiratory responses of the aerial and submerged leaves of *Myriophyllum brasiliense*. **Aquatic Botany** **13**: 147-164.
- Sand-Jensen, K. 1987. Environmental control of bicarbonate use among freshwater and marine macrophytes. Pp. 99-112. In: R.M.M. Crawford. **Plant life in aquatic and amphibious habitats**. Oxford.
- Sand-Jensen, K. & Gordon, D.M. 1986. Variable HCO₃⁻ affinity of *Elodea canadensis* Michaux in response to different HCO₃⁻ and CO₂ concentrations during growth. **Oecologia** **70**: 426-432.
- Sand-Jensen, K. 1983. Photosynthetic carbon sources of stream macrophytes. **Journal of Experimental Botany** **34**(139): 198-210.
- Sand-Jensen, K. 1989. Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. **Aquatic Botany** **34**: 5-25.
- Sculthorpe, C.D. 1967. **The biology of aquatic vascular plants**. London: Belhaven Press.
- Smith, F.A. & Walker, N.A. 1980. Photosynthesis by aquatic plants: effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO₂ and HCO₃⁻ and to carbon isotopic discrimination. **New Phytologist** **86**: 245-259.
- Spence, D.H.N. & Maberly, S.C. 1985. Occurrence and ecological importance of HCO₃⁻ use among aquatic higher plants. Pp. 125-143. In: W.J. Lucas & J.A. Berry (eds.). **Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms**. Rockville: Maryland.
- Vadstrup, M. & Madsen T.V. 1995. Growth limitation of submerged aquatic macrophytes by inorganic carbon. **Freshwater Biology** **34**: 411-419.
- Van, T.K.; Haller, W.T. & Bowes, G. 1976. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants. **Plant Physiology** **58**: 761-768.
- Vestergaard, O. & Sand-Jensen, K. 2000. Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. **Aquatic Botany** **67**: 85-107.
- Wetlake, D.F. 1967. Some effects of low-velocity currents on metabolism of aquatic plants. **Journal of Experimental Botany** **18**: 187-205.
- Wetzel, R.G. 1983. **Limnology**. Philadelphia: W.B. Saunders.