

UNIDADE III
RELAÇÕES HÍDRICAS

RELAÇÕES HÍDRICAS

INTRODUÇÃO

A água executa papéis cruciais na vida da planta. Para cada grama de matéria orgânica feita pela planta, cerca de 500 gramas de água são absorvidas pelas raízes, transportada através do corpo da planta e perdida para a atmosfera. Ela representa de 80 a 95% da massa dos tecidos em crescimento, sendo, portanto, o principal constituinte do protoplasma. É neste ambiente aquoso que as reações metabólicas ocorrem, com a água sendo reagente ou produto de muitas destas reações.

A alta capacidade da água de absorver calor (alto calor específico) contribui para que as plantas não sofram tanto com as flutuações de temperatura do ambiente. É também o solvente em que os nutrientes minerais penetram nas raízes e são transportados através da planta e em que os fotoassimilados e outros compostos orgânicos são translocados. A entrada de água na célula é responsável pela manutenção da turgescência e, portanto, do crescimento e, também, pela forma e estrutura dos tecidos que não possuem rigidez.

De todos os recursos que a planta necessita para o seu desenvolvimento, a água é o mais abundante e, ao mesmo tempo, o mais limitante para a **PRODUTIVIDADE AGRÍCOLA**. Isto torna de grande importância a prática da irrigação, principalmente nas regiões de climas árido e semi-árido. Além disso, a disponibilidade de água também limita a **PRODUTIVIDADE DE ECOSSISTEMAS NATURAIS**. Assim, o entendimento dos mecanismos de absorção, transporte e perda de água pelas plantas tornam-se muito importante.

PARTE I – A ÁGUA E A CÉLULA VEGETAL

1. Estrutura e Propriedades da Água

A molécula de água consiste de um átomo de oxigênio covalentemente ligado a dois átomos de hidrogênio. As duas ligações O – H formam um ângulo de 105° (Figura 1). O oxigênio é fortemente eletronegativo e tende a atrair em sua direção os elétrons dos átomos de hidrogênio. Conseqüentemente, o oxigênio adquire uma carga negativa parcial (δ^-), enquanto que os dois átomos de hidrogênio se tornam positivamente carregados (δ^+). Esta distribuição assimétrica de cargas, torna a água uma molécula dipolar. Essa separação de cargas positivas e negativas gera uma forte atração mútua entre moléculas de água adjacentes e entre moléculas de água e algumas macromoléculas. Nestes casos, as ligações predominantes são as pontes de hidrogênio.

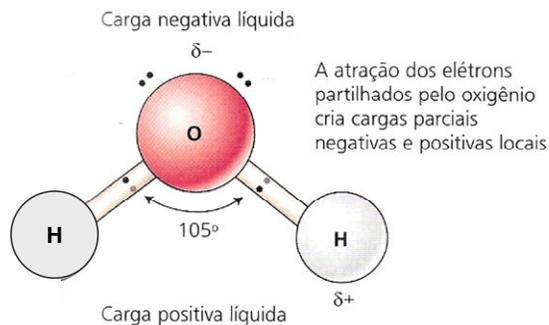


Figura 1 – Diagrama da molécula de água (Taiz & Zeiger, 1998)

Muitas das propriedades físicas e químicas da água dependem do arranjo espacial dos átomos de hidrogênio e oxigênio. Algumas serão apresentadas abaixo:

a) Temperatura e estado físico

A propriedade mais simples e, talvez, a mais importante da água, é que ela é líquida na faixa de temperatura compatível com a vida. Em geral, os pontos de fusão e ebulição se relacionam com o tamanho molecular e, as mudanças de estado físico para pequenas moléculas ocorrem em temperaturas menores do que para as grandes. Isto é observado em algumas moléculas, como amônia e hidrocarbonetos (metano e etano), as quais são agrupadas através das fracas forças de Van der Waals e a energia requerida para mudança de estado é relativamente pequena. Estas moléculas são encontradas como gases em temperaturas ambientes. Com base somente no seu tamanho, era de se esperar que a água também ocorresse na forma de vapor nas temperaturas encontradas na maior parte da terra, o que não ocorre na realidade. Estas diferenças estão associadas à presença do oxigênio na molécula de água, o qual introduz a polaridade e a oportunidade de formação de pontes de hidrogênio. Outras moléculas que contêm oxigênio, como etanol e metanol, também possuem pontos de ebulição próximos ao da água (Tabela 1).

Tabela 1 – Algumas propriedades físicas da água e de outras moléculas de similar tamanho molecular (Hopkins, 2000).

Molécula	Massa Molecular (Da)	Calor Específico (J/g/°C)	Ponto de fusão (°C)	Calor de fusão (J/g)	Ponto de Ebulição (°C)	Calor de vaporização (J/g)
Água	18	4,2	0	335	100	2452
Amônia	17	5,0	-77	452	-33	1234
CO ₂	44	-	-57	180	-78	301
Metano	16	-	-182	58	-164	556
Etano	30	-	-183	96	-88	523
Metanol	32	2,6	-94	100	65	1226
Etanol	46	2,4	-117	109	78	878

b) Absorção e dissipação de calor

As ligações de hidrogênio entre as moléculas de água lhe conferem, também, um alto calor específico, ou seja, a água requer um montante relativamente alto de energia para alterar a sua temperatura. O calor específico da água é 4,184 J/g x °C, sendo maior do que o de algumas substâncias, exceto amônia líquida (Tabela 1). Para as plantas isso é particularmente importante, pois reduz os danos relacionados às flutuações de temperatura do ambiente.

c) Calor de fusão e de vaporização

O montante de energia requerido para converter uma substância do estado sólido para o líquido é conhecido como calor de fusão. No caso da água, 335 J são requeridos para converter 1 grama de gelo para 1 grama de água líquida em 0°C (Tabela 1). Este alto calor de

fusão da água é atribuído à grande quantidade de energia necessária para sobrepujar as forças intermoleculares associadas às pontes de hidrogênio.

A densidade do gelo é outra importante propriedade da água. Em 0°C, a densidade do gelo é menor do que a da água líquida. Assim, a água, diferente de outras substâncias, alcança sua máxima densidade no estado líquido (cerca de 4°C) e não no estado sólido. Isto ocorre por que as moléculas de água no estado líquido estão mais agrupadas (cada molécula é circundada por cinco ou mais moléculas) do que no estado sólido (cada molécula é circundada por quatro outras, formando um tetraedro) (Figura 2). Conseqüentemente, o gelo flutua na superfície de lagos ao invés de descer para o fundo. Isto é extremamente importante para a sobrevivência de organismos aquáticos de todos os tipos.

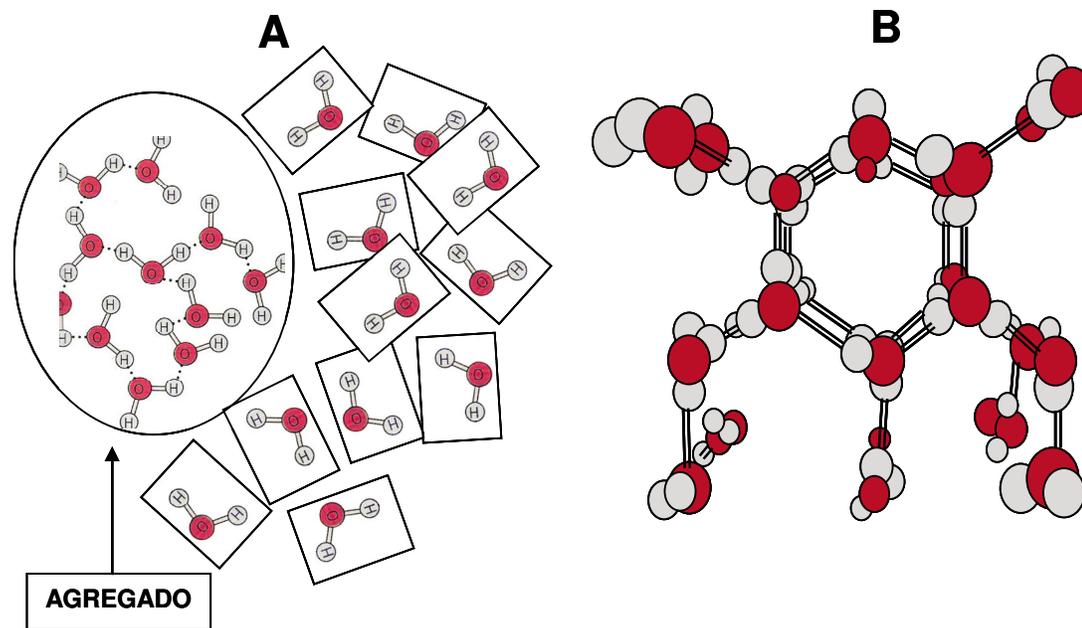


Figura 2 – Representação esquemática da estrutura da água nos estado líquido (A) e sólido (B) (Ferreira, 1992)

Assim como as pontes de hidrogênio aumentam a energia requerida para fundir o gelo, elas também aumentam a energia requerida para evaporar a água. O calor de vaporização da água, ou seja, a energia requerida para converter 1 mol de água líquida para um mol de água na forma de vapor, é cerca de 44 kJ mol⁻¹ em 25°C. Este alto calor de vaporização da água significa que as plantas podem perder uma substancial quantidade de calor quando a água se evapora das superfícies foliares. Tal perda de calor é um importante mecanismo para regulação da temperatura em folhas de plantas terrestres que estão expostas, freqüentemente, à luz do sol intensa.

d) Água como solvente

A água pode dissolver um número de substâncias bem maior do que qualquer outro líquido comum. Isto se deve ao caráter dipolar de suas moléculas, evidenciada pela elevada constante dielétrica (os valores da constante dielétrica da água, metanol, etanol e benzeno, em 25°C, são 78,4, 33,6, 24,3 e 2,3, respectivamente). Esta constante dielétrica mede a capacidade de uma substância para neutralizar a atração entre cargas elétricas. Assim, as

camadas de hidratação (uma ou mais camadas de moléculas de água orientadas) que circundam os íons (ou moléculas) em solução, reduzem a possibilidade de que os íons se recombinem para formar cristais (Figura 3).

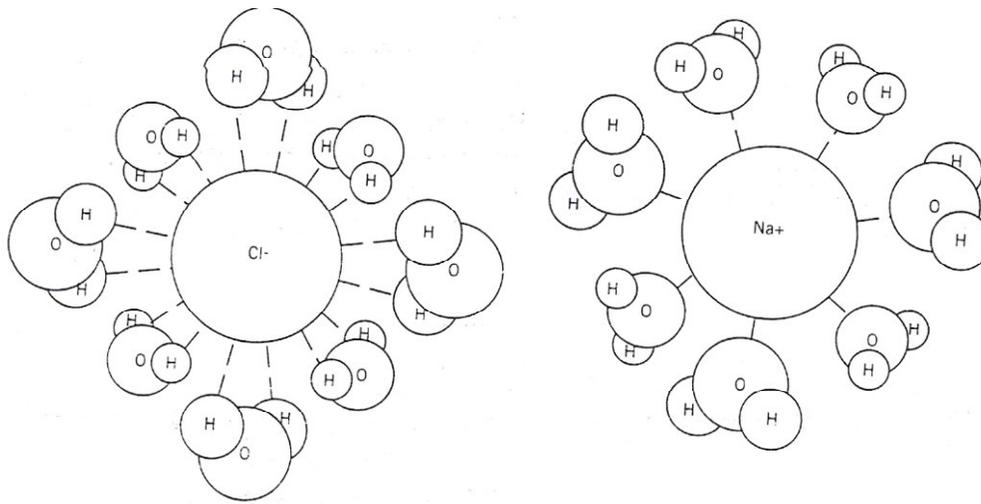


Figura 3 – A orientação das moléculas de água em torno dos íons sódio e cloreto (Hopkins, 2000)

e) Coesão e aderência

A forte atração mútua entre moléculas de água resultante das ligações de hidrogênio, é também conhecida como coesão. Uma consequência da coesão é que a água tem uma elevada tensão superficial, a qual é mais evidente nas interfaces entre a água e o ar. A tensão superficial surge por que as forças coesivas entre as moléculas de água são muito mais fortes do que a interação entre a água e o ar (Figura 4). O resultado é que as moléculas de água na superfície são constantemente “puxadas” para dentro da massa de água. A alta tensão superficial explica a forma esférica das gotas de água e, também, o fato de que a superfície da água pode suportar o peso de pequenos insetos. A coesão é diretamente responsável, também, pela capacidade de colunas de água de resistirem (sem quebrar) a elevadas tensões (pressão negativa).

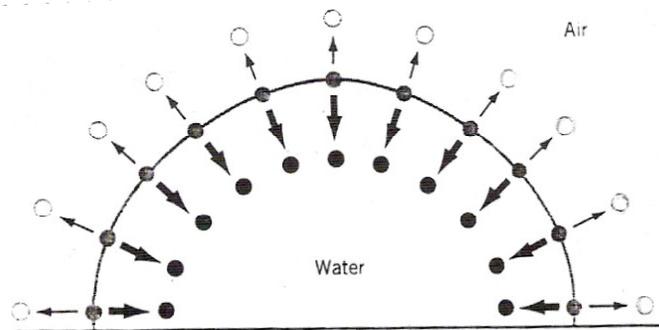


Figura 4 – Demonstração esquemática da tensão superficial em uma gota de água (Hopkins, 2000)

As mesmas forças que atraem as moléculas de água entre si, também atraem as moléculas de água para superfícies sólidas, um processo conhecido como aderência. A água possui grande aderência por outras substâncias que têm em sua molécula grande quantidade de átomos de oxigênio e nitrogênio (vidro, celulose, argila, proteínas, etc.).

As propriedades de coesão e aderência, combinadas, são excepcionalmente importantes na manutenção da continuidade de colunas de água nas plantas. Elas também explicam por que a água ascende em tubos capilares.

2. Processos de Transporte de Água

O principal foco dos estudos sobre a economia de água em plantas e em células de plantas relaciona-se a fatores que controlam o movimento de água de célula para célula ou entre células e o meio ambiente. O movimento de água no estado líquido pode ser impulsionado por diferença de pressão (fluxo em massa) ou por diferença de concentração (difusão). O entendimento desta dinâmica da água é um dos principais objetivos da Fisiologia Vegetal.

a) Fluxo em Massa

O fluxo em massa ocorre quando uma força externa, tal como gravidade ou pressão, é aplicada. Como resultado, todas as moléculas da substância se movem como uma massa única. Um exemplo clássico é a água que recebemos nas torneiras de nossas casas, nas quais a água flui em resposta a uma pressão hidrostática estabelecida pela gravidade. Como veremos posteriormente, movimento de água por fluxo em massa é comum nos solos e no xilema de plantas.

O fluxo em massa (vazão) é explicado pela equação de Poiseuille:

$$\text{Vazão (m}^3 \cdot \text{s}^{-1}\text{)} = \frac{\pi r^4}{8\eta} \times \frac{\Delta P}{\Delta x}, \quad \text{e a velocidade do fluxo (m} \cdot \text{s}^{-1}\text{)} = \frac{r^2}{8\eta} \times \frac{\Delta P}{\Delta x}$$

Em que: r = raio da tubulação; η = viscosidade do líquido; ΔP = gradiente de pressão e Δx = diferença em altura ou distância

b) Difusão

A difusão pode ser interpretada como um movimento de uma substância, de uma região de alta concentração para uma região de baixa concentração, acompanhado de movimentos ao acaso de moléculas individuais. Assim, enquanto o fluxo em massa é impulsionado pela pressão, a difusão é impulsionada pela diferença de concentração. Por exemplo, o cheiro de um perfume ou de éter poderá se espalhar rapidamente em uma sala, se o recipiente for deixado aberto. Isto ocorre por diferença de concentração.

A difusão é explicada pela Lei de Fick:

$$J_s = A \cdot D_s \cdot \Delta C_s / \Delta x$$

Em que, A = área transversa, J_s = fluxo difusivo ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) D_s = coeficiente de difusão; ΔC_s = diferença de concentração; e Δx = distância a ser percorrida

O movimento de água líquida, por diferença de concentração, é lento, de modo que a difusão somente se torna importante para as plantas, quando se trata de transporte a curta distância (dentro da célula ou, quando muito, de uma célula para outra). Em particular, a difusão é um importante fator no suprimento de CO₂ para a fotossíntese bem como para a perda de vapor d'água durante a transpiração na folha.

c) Osmose

Um terceiro processo responsável pelo transporte de água é a osmose, a qual se refere ao movimento de um solvente, tal como a água, através de uma membrana. Como vimos no fluxo em massa, o transporte é impulsionado por um gradiente de pressão; na difusão por um gradiente de concentração; já na osmose, os dois tipos de gradiente influenciam no transporte. Portanto, neste processo, a direção e a taxa de fluxo de água através da membrana são determinados pela soma destas duas forças (gradiente de pressão e de concentração).

$$\text{Osmose} = f(\text{gradiente de pressão} + \text{gradiente de concentração})$$

Estas observações sobre osmose levam ao desenvolvimento de um conceito de uma força total, representando o gradiente de energia livre associado com a água. Na prática, esta força que impulsiona o movimento da água é expressa como um gradiente de potencial químico ou, como estabelecido pelos fisiologistas de planta, como um gradiente de potencial hídrico.

Para entendermos o conceito de osmose, imagine um sistema (osmômetro) composto por um recipiente dividido ao meio por uma membrana com permeabilidade seletiva (Figura 5). Se a água pura é colocada de um lado da membrana (A) e alguma solução for colocada no outro lado (B), naturalmente que a água pura por ter maior potencial hídrico se difundirá em direção à solução, elevando o seu nível. Esta tendência é contrabalançada e o equilíbrio é estabelecido devido a pressão hidrostática desenvolvida pelo peso da coluna da solução, sendo chamada de pressão osmótica. Assim, qualquer solução colocada num osmômetro, terá, por conseguinte, a capacidade para desenvolver uma pressão osmótica. Esta explicação pode ser utilizada para o entendimento da PRESSÃO RADICULAR (GUTAÇÃO) que será apresentada posteriormente.

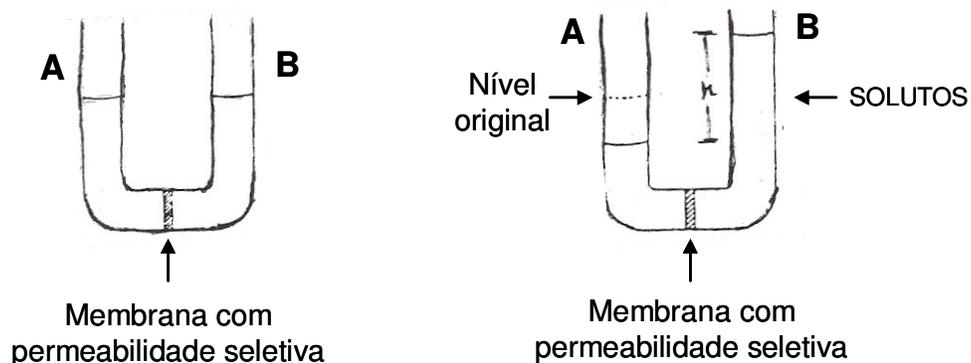


Figura 5 – Movimento de água como resultado do processo de osmose (Ferreira, 1992)

Portanto, podemos definir OSMOSE como o movimento de água através de uma membrana com permeabilidade seletiva devido a um gradiente de potencial hídrico.

OBS: Em geral, dizemos que o transporte de água ocorre a favor de um gradiente, ou seja, de uma região de maior pressão e, ou concentração para uma de menor. O transporte a favor de um gradiente é denominado de transporte passivo.

3. O Potencial Hídrico

a) Definição

A água no sistema solo-planta-atmosfera busca constantemente o equilíbrio termodinâmico obedecendo à tendência universal de se mover de locais onde apresenta maior energia para aqueles onde os níveis energéticos é mais baixo (Ferreira, 1988). A energia associada ao sistema água-planta-atmosfera é de natureza cinética e potencial. A contribuição do componente cinético é normalmente insignificante devido à baixa velocidade do movimento da água líquida na planta. Entretanto, a água neste sistema possui energia potencial desde que se desloca em resposta a certas forças inerentes ao organismo vegetal. Esse estado de energia é descrito pela função **energia livre de Gibbs** da Termodinâmica.

Em termos termodinâmicos, a energia livre representa o potencial para realizar trabalho. Nós observamos, no entanto, que um grande volume de água possui mais energia livre do que um pequeno volume de água, sob condições idênticas. Por exemplo, uma barragem, como a de Sobradinho, tem mais energia livre quando está cheia, e isso tem reflexo direto na produção de energia elétrica. Portanto, como estamos querendo entender o transporte de água através de compartimentos de diferentes volumes (solo, células de plantas, atmosfera, etc.), torna-se mais conveniente medirmos a energia livre da água em relação a uma quantidade unitária dessa substância, no caso um mol. A quantidade de energia livre por mol é conhecida como Energia Livre Molal Parcial de Gibbs (G_w) e pode também ser referida como potencial químico da água (μ_w). Esse potencial químico, como a concentração e a temperatura, é independente da quantidade da substância sob consideração.

O valor absoluto do potencial químico ou da energia livre associada com a água está entre aquelas quantidades que não são convenientemente mensuráveis. Torna-se mais interessante a medida da diferença de energia livre molal (ΔG_w) ou de potencial químico ($\Delta \mu_w$), pois ela nos dará a direção do transporte de água. Para obtermos essa diferença usamos como referencial o potencial químico da água pura (μ_w^0) na condição normal de pressão atmosférica. Assim, temos a equação:

$$\Delta G_w = \Delta \mu_w = \mu_w - \mu_w^0$$

em que: $\Delta \mu_w$ = diferença de potencial químico ou diferença em energia livre molal parcial de Gibbs (ΔG_w), dado em erg/mol; μ_w = potencial químico de água na solução; μ_w^0 = potencial químico da água pura à mesma temperatura.

Na década de 1960, Slayter (Austrália) e Taylor (EUA) propuseram que o potencial químico da água poderia ser usado como base para importantes propriedades da água no sistema solo-planta-atmosfera. Esse potencial químico, como mostrado acima, expressa a quantidade de energia por mol (erg/mol). Taylor e Slatyer propuseram a divisão do termo

potencial químico pelo volume de um mol de água (V_w = volume molal parcial da água). Isso permitiu transformar a unidade para pressão, a qual é mais facilmente mensurável.

$$\Delta\mu_w = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w} = \frac{\text{erg} \times \text{mol}^{-1}}{\text{cm}^3 \times \text{mol}^{-1}} = \frac{\text{erg}}{\text{cm}^3} = \frac{\text{dina} \times \text{cm}}{\text{cm}^3} = \text{dina} \times \text{cm}^{-2}$$

$$10^6 \text{ dina} \times \text{cm}^{-2} = 1 \text{ bar} = 0,987 \text{ atm (atmosfera)} = 0,1 \text{ MPa (megapascal)}$$

Os autores acima mencionados introduziram, então, o termo potencial hídrico (representado pela letra grega Ψ = psi), definido como:

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w}$$

O potencial hídrico é o potencial químico da água no sistema (μ_w), expresso em unidade de pressão, e comparado com o potencial químico da água pura (μ_w^0) em pressão atmosférica e mesma temperatura. O potencial hídrico da água pura foi estabelecido como zero (convencionou-se). Portanto, os valores de Ψ_w nas células são quase sempre negativos.

Na maioria dos sistemas biológicos, o fluxo de água é controlado pelo potencial hídrico (Ψ_w), com a água se movendo de regiões de maior para regiões de menor potencial hídrico. Uma exceção importante é o fluxo da seiva floemática que é controlado pela pressão.

b) Componentes do Potencial Hídrico

Em geral, a energia livre da água pode ser influenciada por quatro principais fatores: concentração, pressão, forças de superfície e coloidais e gravidade. Assim, podemos representar o potencial hídrico (Ψ_w) com os seguintes componentes:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$$

Os termos Ψ_s , Ψ_p , Ψ_m e Ψ_g denotam os efeitos de solutos, pressão, forças de superfície e coloidais e gravidade, respectivamente, sobre a energia livre da água. O estado de referência ou potencial hídrico padrão foi estabelecido como zero. Assim, os fatores acima podem aumentar ou diminuir o potencial hídrico, ou seja, a energia livre capaz de realizar trabalho.

Solutos – O termo Ψ_s , conhecido como potencial de soluto ou potencial osmótico, representa o efeito dos solutos dissolvidos sobre o potencial hídrico. As moléculas dipolares da água são atraídas e retidas pelos solutos (cátions e ânions), induzindo um decréscimo na atividade da água. Assim, o potencial osmótico tem quase sempre valor negativo. Ele é zero quando a água é pura.

Pressão – O termo Ψ_p corresponde ao potencial de pressão. Quando a pressão for positiva há aumento do Ψ_w , quando negativa (tensão) há diminuição do Ψ_w . Quando nos referimos à pressão positiva dentro da célula, Ψ_p é usualmente denominado de potencial de turgescência. A pressão positiva em solos inundados (com lâmina de água acima do solo) é comumente referida como pressão hidrostática. O Ψ_p pode ser positivo, como ocorre nas células túrgidas, podendo alcançar também valores negativos, o que ocorre nos vasos do

xilema de plantas transpirando, ou pode ser igual a zero, como nas células em estado de plasmólise incipiente.

Mátrico – O potencial mátrico (Ψ_m) é o componente do potencial hídrico que define as influências que as forças superficiais e espaços intermicelares exercem sobre o potencial químico da água. O potencial mátrico é devido primariamente à pressão negativa local, causada pela capilaridade, e pela interação da água com as superfícies sólidas (partículas do solo, macromoléculas coloidais, etc.). O Ψ_m é, em geral negativo, podendo ser zero em sistemas isentos de partículas coloidais. Seu valor é desprezível em células diferenciadas que apresentam grandes vacúolos. O Ψ_m é importante na caracterização do processo de embebição de sementes e nas relações hídricas de solos. A tensão negativa formada nas paredes celulares e transmitida aos vasos do xilema é também referida como potencial mátrico.

Gravidade – O Ψ_g representa o potencial gravitacional e expressa a ação do campo gravitacional sobre a energia livre da água. Ele é definido como o trabalho necessário para manter a água suspensa em determinado ponto em relação a atração da gravidade. O efeito da gravidade sobre o Ψ_w depende da densidade da água (ρ_w), da aceleração da gravidade (g) e da altura (h) em relação a um ponto de referência. Pode ser calculado pela equação:

$$\Psi_g = \rho_w \cdot g \cdot h$$

Normalmente, a superfície do solo é tomada como referência, $h = 0$ e, portanto, $\Psi_g = 0$. O potencial gravitacional (Ψ_g) é positivo acima e negativo abaixo da superfície do solo (ponto de referência).

É importante destacar que o potencial hídrico representa a força total que determina a direção do movimento da água. Isto quer dizer que a direção do movimento de água é determinada somente pela diferença de Ψ_w entre dois pontos (células adjacentes, por exemplo), e não pela diferença de um dos seus componentes isolado (Figura 6).

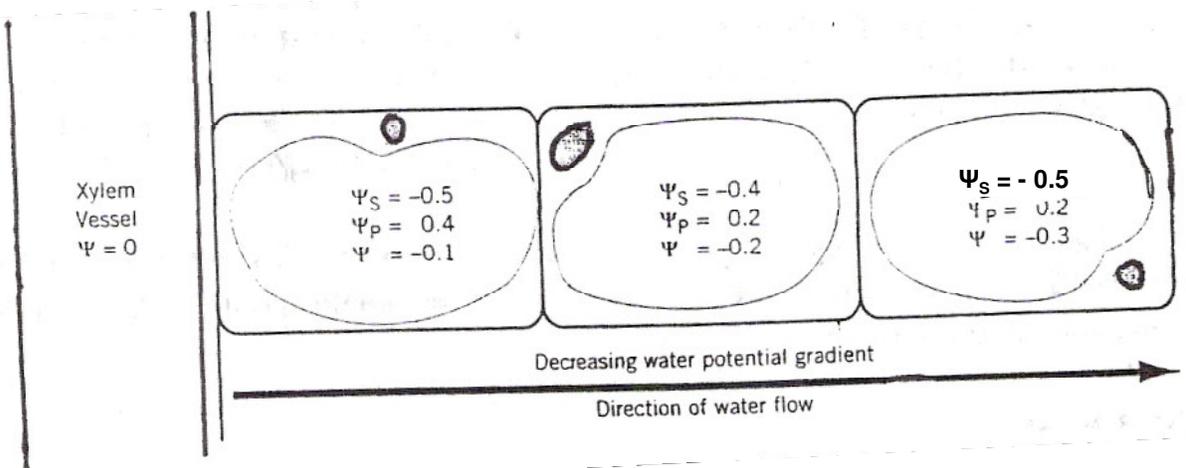


Figura 6 - Diagrama ilustrando a contribuição do potencial hídrico e de seus componentes para o movimento de água entre células (Hopkins, 2000)

OBS 1: Em muitas situações o valor do Ψ_g é desprezível e o Ψ_w pode ser expresso como:

$$\Psi_w = \Psi_p + \cdot s$$

Nestes casos, podemos também escrever:

$$\Psi_w = P - \pi \quad \text{em que: } P = \text{pressão hidrostática e } \pi = \text{pressão osmótica}$$

OBS 2: Quando uma solução tem $\Psi_s = - 0,5 \text{ MPa}$ a $\pi = 0,5 \text{ MPa}$, ou seja, o potencial osmótico é negativo e a pressão osmótica é positiva.

4. Potencial Hídrico na Célula Vegetal

a) Componentes

Quando estuda - se o transporte de água em células vegetais, podemos simplificar a equação do potencial hídrico para:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$$

Neste caso, o componente gravitacional é ignorado porque ele é desprezível quando as distâncias verticais são pequenas. O potencial mátrico (Ψ_m), embora exista dentro da célula, é considerado desprezível. Ele deve ser considerado em tecidos meristemáticos (que possuem densos citoplasmas) e em sementes e outros tecidos desidratados (que possuem macromoléculas e espaços intermicelares). No caso de células diferenciadas (com grandes vacúolos), os únicos componentes significativos do Ψ_w são: o potencial osmótico e o potencial de pressão. Vale salientar que os valores do Ψ_w e dos seus componentes podem variar dependendo das condições do ambiente e do tipo de planta. Dentro da planta, pode ocorrer alteração na contribuição de cada componentes para o potencial hídrico total.

Em células de plantas bem irrigadas, o Ψ_s pode ser alto (- 0,5 MPa), embora valores de - 0,8 a -1,2 sejam mais típicos. Em plantas crescendo em condições de estresse hídrico, plantas que acumulam compostos orgânicos solúveis (sacarose na cana de açúcar, por exemplo) e em halófitas crescendo em ambientes salinos, o valor de Ψ_s é bem menor.

Embora o Ψ_s dentro da célula seja bem negativo, no apoplasto (paredes celulares e espaços intercelulares) a concentração de solutos é bem menor, assim, o Ψ_s é bem maior, sendo comum valores em torno de - 0,1. É importante destacar, que os valores mais negativos do potencial hídrico nas paredes celulares, espaços intercelulares e no xilema devem-se à pressão negativa formada em consequência da transpiração e não devido ao acúmulo de solutos.

Valores de Ψ_p dentro da célula de plantas bem irrigadas varia de 0,1 a 1,0 MPa, dependendo do valor do Ψ_s também dentro da célula. Um potencial de turgescência positivo é importante por duas principais razões:

- Para o crescimento celular

$$TC = m (P - Y)$$

TC = taxa de crescimento; m = módulo de elasticidade da parede celular; P ou Ψ_p representa o potencial de turgescência e Y representa a pressão limite.

Para que ocorra crescimento a diferença P – Y tem que ser positiva.

- Para manter a rigidez das células e a forma dos tecidos não lignificados. Por exemplo, as folhas podem murchar se a pressão de turgescência for igual a zero.

Enquanto a solução dentro da célula pode ter um valor positivo de pressão, fora dela pode ter valor negativo. Por exemplo, no xilema de plantas transpirando, desenvolve-se uma pressão negativa que pode atingir valores de $-1,0$ MPa ou menor. A magnitude dessa pressão negativa nas paredes celulares e no xilema varia consideravelmente, dependendo da taxa de transpiração e da altura da planta. Ao meio dia, quando a transpiração é máxima, a pressão negativa no xilema alcança o menor valor (mais negativo). Durante a noite, quando a transpiração é baixa e a planta se reidrata, o valor tende a ser relativamente maior.

Em relação ao potencial hídrico em células de folhas maduras, podemos resumir:

- dentro da célula: $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$
- fora da célula: $\Psi_w = \Psi_m$ (aproximadamente, visto que se despreza o Ψ_s)

b) Diagrama de Höfler

Em 1920, o fisiologista austríaco K. Höfler mostrou em um diagrama como variam Ψ_w , Ψ_s e Ψ_p quando uma célula sai da situação de célula em plasmólise incipiente até completa turgescência (Figura 7).

Para facilitar a compreensão dos conceitos de potencial hídrico e de seus componentes ao nível celular, consideremos, então, as alterações sofridas por uma célula hipotética cujas paredes sejam totalmente rígidas e que esteja em contato com uma solução. Esta célula encontra-se em plasmólise incipiente ($\Psi_p = 0$ MPa) e o $\Psi_s = -0,4$ MPa. O potencial mátrico será desprezado por considerarmos que esta célula tem reduzido volume de citoplasma e as alterações do teor de água das paredes celulares causarem mudanças insignificantes no valor deste componente do potencial hídrico. O potencial gravitacional é igual a zero ($h = 0$). Assim, o Ψ_w da célula será:

$$\begin{aligned}\Psi_w &= \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g \\ \Psi_w &= -0,4 + 0 + 0 + 0\end{aligned}$$

$$\Psi_w = -0,4 \text{ MPa}$$

A solução externa na qual a célula está submersa tem um potencial osmótico de $-0,1$ MPa. O Ψ_m será igual a zero em virtude de ser uma solução verdadeira e não apresentar partículas coloidais. Por ser uma solução aberta, está necessariamente em equilíbrio com a pressão atmosférica reinante, e $\Psi_p = 0$. Assim o Ψ_w da solução externa será:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$$

$$\Psi_w = -0,1 + 0 + 0 + 0 \text{ logo: } \Psi_w = -0,1 \text{ MPa}$$

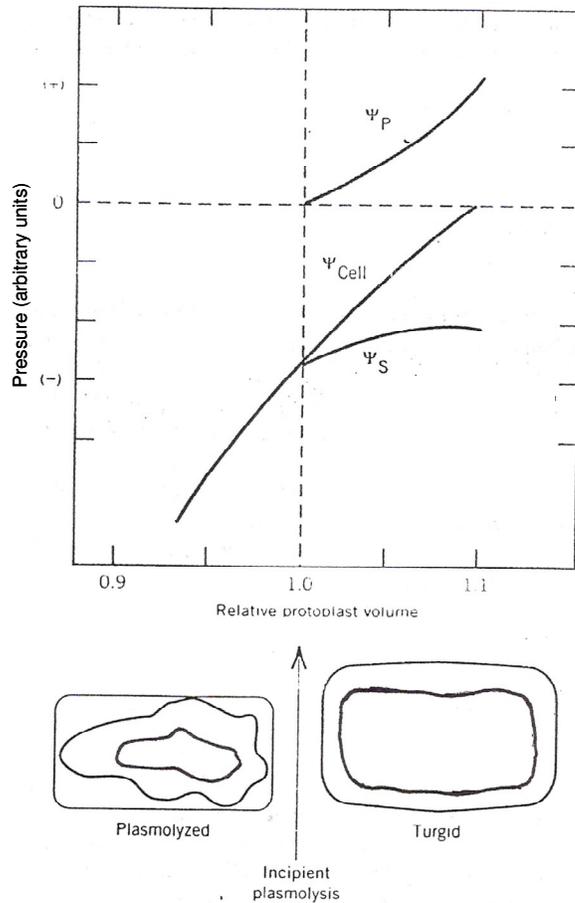


Figura 7 – Diagrama de Höfler mostrando as relações entre Ψ_w , Ψ_s e Ψ_p com a mudança no volume do protoplasto. A curva do potencial osmótico (Ψ_s) foi determinada a partir da relação: $\Psi_{s1} \cdot V_1 = \Psi_{s2} \cdot V_2$

Quando a célula entra em contato com a solução, a água desloca-se para o seu interior seguindo o gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) favorável. A entrada de água induz um aumento do Ψ_p até que o Ψ_w da célula seja igual ao da solução externa, alcançando o equilíbrio dinâmico. O Ψ_s da célula não será modificado em virtude desta célula hipotética ter paredes totalmente rígidas e não experimentar qualquer modificação de volume e, portanto, nenhuma alteração na concentração da solução celular. O volume da solução externa é considerado como sendo muito grande em relação ao volume celular, de tal maneira que o Ψ_s não sofre alteração com o movimento de água.

Na situação de equilíbrio, a célula terá um $\Psi_w = -0,1$ MPa, o mesmo da solução externa. Como o Ψ_s da célula não se altera, temos:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$$

$$-0,1 = -0,4 + \Psi_p$$

$$\Psi_p = 0,3 \text{ MPa}$$

É importante destacar que as discussões acima tratam de uma célula hipotética. As paredes celulares, na realidade, não são totalmente rígidas, mas elásticas, o que implica numa variação de volume celular em função da pressão de turgescência. A modificação no volume celular induz uma variação no Ψ_s , uma vez que há entrada de água e a concentração da solução da célula é alterada.

c) Exercícios envolvendo potencial hídrico em células e soluções

Para entendermos as relações entre o potencial hídrico e seus componentes e compreendermos o transporte de água, vejamos os exercícios abaixo:

a) Uma célula em estado de plasmólise incipiente ($\Psi_p = 0$ MPa) com o volume igual a 1,0 é colocada em água pura, alcançando posteriormente o equilíbrio, e ficando com o volume final igual a 1,5. Considerando o $\Psi_s = -0,9$ MPa, calcule:

- O Ψ_w inicial.

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p \Rightarrow \Psi_w = -0,9 + 0 \Rightarrow \Psi_w = -0,9 \text{ MPa}$$

- O Ψ_s final

$$(\Psi_s)_i \cdot V_i = (\Psi_s)_f \cdot V_f \Rightarrow (-0,9) \cdot (1,0) = (\Psi_s)_f \cdot 1,5 \Rightarrow (\Psi_s)_f = -0,6 \text{ MPa}$$

- O Ψ_p da célula no equilíbrio

Como a célula está em equilíbrio dinâmico com a água pura, o Ψ_w da célula deverá ser igual a zero. Assim,

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p \Rightarrow 0 = -0,6 + \Psi_p \Rightarrow \Psi_p = 0,6 \text{ MPa}$$

b) Duas células, A e B, estão em contato, e têm os seguintes potenciais:

- Célula A $\Psi_s = -0,4$ MPa e $\Psi_p = 0,1$ MPa

- Célula B $\Psi_s = -0,7$ MPa e $\Psi_p = 0,5$ MPa

- Qual será a direção do transporte de água?

Resposta: O que determina a direção do transporte é o gradiente de potencial hídrico.

$$\text{Célula A } \Psi_w = \Psi_s + \Psi_p \Rightarrow \Psi_w = -0,4 + 0,1 \Rightarrow \Psi_w = -0,3 \text{ MPa}$$

$$\text{Célula B } \Psi_w = \Psi_s + \Psi_p \Rightarrow \Psi_w = -0,7 + 0,5 \Rightarrow \Psi_w = -0,2 \text{ MPa}$$

Como: $(\Psi_w)_B > (\Psi_w)_A$ a direção da difusão é de B para A

- c) Uma célula com $\Psi_s = -1,5 \text{ MPa}$ e $\Psi_p = 0,1 \text{ MPa}$ foi imersa em uma solução de volume infinito, cujo $\Psi_s = -0,3 \text{ MPa}$. No momento do equilíbrio a célula havia aumentado de $\frac{1}{4}$. Qual era o Ψ_p da célula no momento do equilíbrio?

RESOLVA:

d) Métodos de determinação do potencial hídrico em tecidos vegetais

- Método baseado na mudança do peso do tecido

O potencial hídrico de alguns tecidos pode ser estimado equilibrando-se amostras de tecido, previamente pesadas, em soluções de potencial osmótico conhecido. O objetivo é determinar qual solução tem um potencial osmótico equivalente ao potencial hídrico do tecido. Se o Ψ_s da solução externa é mais negativo do que o Ψ_w do tecido ocorre saída de água do tecido e, conseqüente perda de peso; se o Ψ_s da solução externa é menos negativo do que o Ψ_w do tecido ocorre entrada de água no tecido e, conseqüente ganho de peso; aquela solução na qual o tecido não ganha nem perde peso tem um potencial osmótico equivalente ao Ψ_w do tecido (Figura 8)

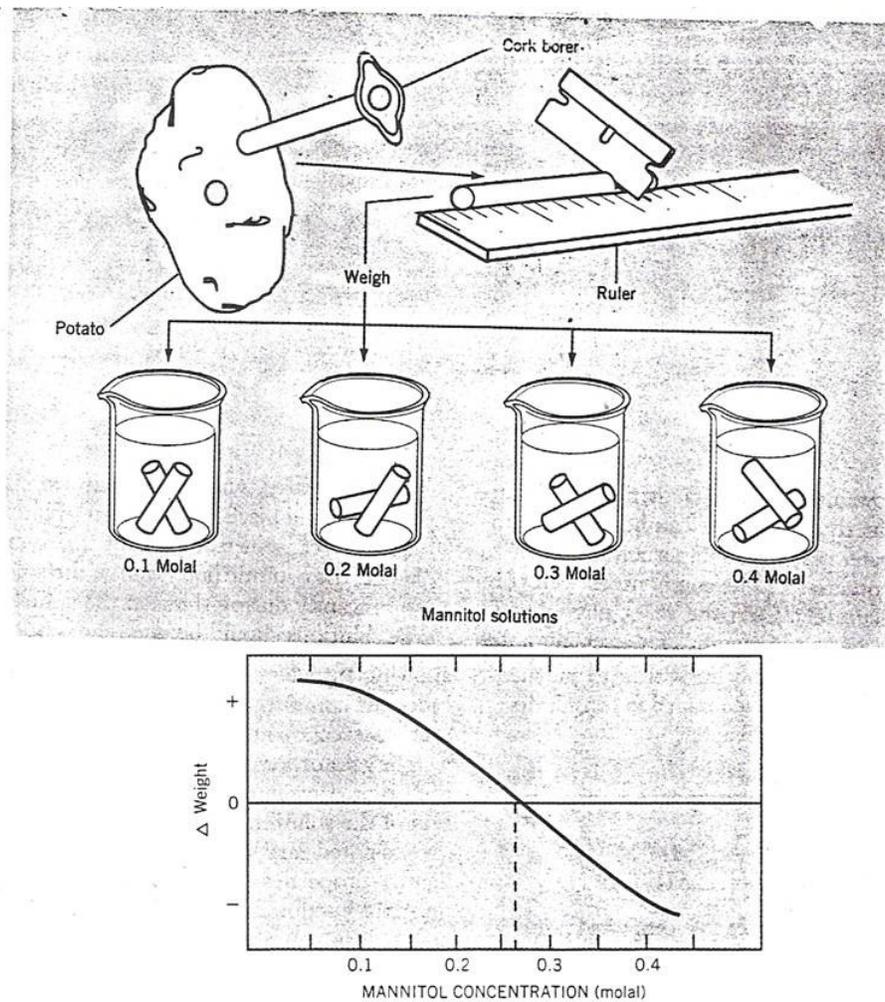


Figura 8 – Medição do potencial hídrico pelo método de mudança no peso do tecido (Hopkins, 2000).

Na prática, amostras de tamanho uniforme são preparadas, pesadas, e colocadas em soluções de conhecida molalidade (Figura 8A). Preferencialmente, devem-se utilizar solutos que não sejam absorvidos pelas células (sorbitol, polietileno glicol, manitol, etc) para que não ocorram alterações significativas do potencial osmótico do tecido. Após suficiente tempo para que ocorra o equilíbrio entre o tecido e a solução, os tecidos são retirados, secos com papel e novamente pesados. O ganho ou perda de peso é calculado como uma porcentagem do peso inicial e relacionado graficamente com a concentração da solução (Figura 8B).

O Ψ_s da solução pode ser calculado pela equação de van't Hoff:

$$\Psi_s = - C.R.T$$

Em que: C = concentração molal (moles por kg de água); R = constante universal dos gases ($0,00831 \text{ kg MPa mol}^{-1} \text{ }^\circ\text{K}^{-1}$); e T = temperatura absoluta ($^\circ\text{C} + 273$).

- Método da bomba de pressão

Um método relativamente rápido para estimar o Ψ_w de tecidos, como folhas ou ramos inteiros, é o da bomba de pressão (Figura 9). A bomba de pressão (tipo Scholander) mede a pressão hidrostática negativa (tensão) que existe no xilema de muitas plantas. Neste caso é assumido que o Ψ_w do xilema é igual ao Ψ_w médio de todo o órgão. Isto é provavelmente válido, pois: 1- em muitos casos o potencial osmótico do xilema é desprezível, assim o principal componente do potencial hídrico no xilema é a pressão hidrostática negativa (tensão) na coluna do xilema; 2 – o xilema está em contato íntimo com a maioria das células do órgão e até mesmo de toda a planta.

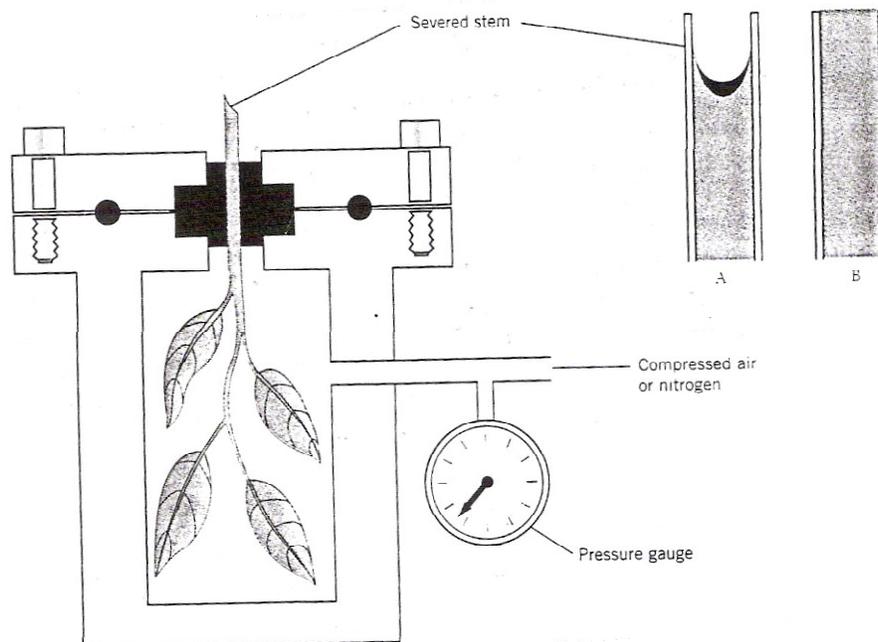


Figura 9 – Diagrama da bomba de pressão para determinação do potencial hídrico de tecidos (Hopkins, 2000)

Nesta técnica, o órgão a ser medido tem que ser cortado e colocado na câmara, de acordo com a figura 9. Antes do corte, a coluna de água no xilema está sob tensão. Quando a coluna de água é cortada, a água é puxada para dentro dos capilares do xilema (Figura 9A). Para fazer a medição, a câmara é pressurizada com gás comprimido até que a água retorne para a superfície do corte (Figura 9B). O observador, quando notar o umedecimento da superfície do corte, deve parar a pressurização e anotar a pressão marcada no manômetro. Este valor negativo corresponde ao Ψ_w do órgão. Esta determinação deve ser feita, preferencialmente, nas primeiras horas do dia.

e) Métodos de determinação do potencial osmótico

Existem, basicamente, dois tipos de métodos para a determinação do potencial osmótico (Ψ_s) de uma célula ou tecido: "in situ", pelos métodos celulares ou pela obtenção do suco dos tecidos e a determinação do seu Ψ_s por métodos diretos ou indiretos.

Nos métodos celulares, normalmente o Ψ_s é medido após as células ou tecidos terem alcançado o equilíbrio osmótico, em soluções testes de Ψ_s conhecido. Naqueles em que se usa o suco celular é assumido que o potencial osmótico do suco liberado dos tecidos, após a destruição da semipermeabilidade das membranas, é o mesmo da solução vacuolar, que estava "in situ", em equilíbrio dinâmico com as estruturas citoplasmáticas, todas elas sob a mesma pressão de turgescência.

Os métodos mais comuns para a obtenção do suco celular baseiam-se na ruptura do tecido vegetal mediante baixas temperaturas (congelamento a -20°C), altas temperaturas (60 minutos em banho-maria) ou maceração com uma posterior centrifugação (2000 g durante 5 minutos). Estes métodos de extração do suco celular apresentam uma desvantagem bastante conhecida em todos os estudos de fisiologia vegetal, ou seja, as dificuldades em medir ou estudar propriedades de órgãos e tecidos sem alterar a estrutura e função das amostras. Mediante a ruptura das membranas os solutos de vacúolos, citosol e diversas organelas misturam-se possibilitando inúmeras reações com a conseqüente formação de diversos complexos.

Um dos métodos mais utilizados para medição do Ψ_s é através da determinação do ponto de congelamento do suco celular pelo método crioscópico. Este método permite determinar, com muita precisão, o ponto de congelamento de uma solução.

O ponto de congelamento (PC) de uma solução aquosa contendo solutos não voláteis dissolvidos é menor do que 0°C . A magnitude da depressão do PC abaixo de 0°C é diretamente proporcional ao número de partículas do soluto dissolvido (Lei de BLADGEN). Uma solução 1,0 osmol de um soluto não ionizável congela a $-1,858^\circ\text{C}$ (Lei da depressão constante de RAOULT). Tal solução possui um Ψ_s de $-2,27\text{ MPa}$. Esta relação quantitativa entre o PC de uma solução de concentração conhecida e seu Ψ_s , permite determinar o Ψ_s de uma amostra (suco celular) baseado no seu PC.

$$\frac{-2,27\text{ MPa}}{1,86^\circ\text{C}} = \frac{\Psi_s}{\Delta_f}$$

$$\text{Assim, } \Psi_s = 1,22 \times \Delta_f \quad \Delta_f = \text{abaixamento do ponto de congelamento, em } ^\circ\text{C}$$

Um dos aparelhos utilizados nas determinações do Ψ_s , baseado nos fundamentos descritos acima, é o microscópio de DRUCKER-BURIAN com termômetro para crioscopia. Este aparelho permite a obtenção dos pontos de congelamento das amostras e, com o uso de tabelas aliadas ao conhecimento da relação descrita por RAOULT (ver Cramer & Boyer,

1995), é possível se calcular o Ψ_s do órgão ou tecido. Medições menos trabalhosas podem ser obtidas com aparelhos mais modernos (osmômetros), os quais permitem a determinação direta da osmolalidade da solução. Neste caso, o Ψ_s pode ser calculado por uma regra de três simples.

f) Determinação do déficit de saturação hídrica e do teor relativo de água

O déficit de saturação hídrica (Δw_{sat}) é um excelente indicador do balanço hídrico da planta, pois representa a quantidade de água que ela precisa para alcançar a saturação. O teor relativo de água (\emptyset) expressa o conteúdo de água em relação ao observado na saturação, em um dado tempo. Estas duas variáveis são determinadas de forma idêntica, e os seus resultados são complementares. Assim, se o teor relativo de água em um dado órgão for 80%, o déficit de saturação hídrica será 20%.

As metodologias empregadas na determinação do teor relativo de água e do déficit de saturação hídrica baseiam-se nas obtenções dos pesos frescos, secos e túrgidos (peso máximo). Os dois primeiros pesos são facilmente obtidos em laboratório, porém, a obtenção do peso túrgido consiste na principal limitação apresentada pelos diferentes métodos. Estas dificuldades relacionam-se, principalmente, com o tempo de saturação, o qual varia de espécie para espécie, e com as condições do meio (umidade relativa do ar, temperatura, iluminação, etc.). Estas dificuldades podem ser contornadas, trabalhando-se com amostras de tamanho pequeno e sob condições controladas.

As determinações podem ser feitas com folhas inteiras ou com discos de folhas. Na determinação em folha inteira, três folhas maduras, aproximadamente com a mesma idade fisiológica, são rápida e individualmente pesadas para a obtenção do peso fresco (PF). Após a pesagem, cada folha, é identificada e colocada em um tubo de ensaio com o pecíolo submerso em água, e levada a uma câmara úmida (umidade relativa de 90%; temperatura de 30°C; e intensidade luminosa próxima do ponto de compensação luminoso) onde permanece por 24 horas (nos estudos com discos foliares o tempo para saturação é consideravelmente menor). Após este tempo as folhas são enxugadas e pesadas novamente para a obtenção do peso máximo (PM). Em seguida, estas folhas são colocadas para secar em estufa, a uma temperatura em torno de 80°C, até a obtenção do peso seco constante (PS). Com estes dados calcula-se o teor relativo de água (\emptyset) e o déficit de saturação hídrica (Δw_{sat}) utilizando-se as seguintes fórmulas matemáticas:

$$\emptyset = \frac{\text{PF} - \text{PS}}{\text{PM} - \text{PS}} \times 100 (\%) \quad (\text{Teor relativo de água})$$

$$\Delta w_{\text{sat}} = \frac{\text{PM} - \text{PF}}{\text{PM} - \text{PS}} \times 100 (\%) \quad (\text{Déficit de saturação hídrica})$$

PARTE II - RELAÇÃO HÍDRICA NO SISTEMA SOLO-PLANTA-ATMOSFERA

1. Água no Solo

Como no caso do Ψ_w de célula de plantas, o Ψ_w do solo úmido pode ser expresso em dois componentes, Ψ_s e Ψ_p

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p (\Psi_m)$$

O potencial osmótico (Ψ_s) de solos é geralmente desprezível, isso por que a concentração sais na solução do solo é baixa. Um típico valor é - 0,02 MPa. Para solos salinos, no entanto, a elevada concentração de sais produz Ψ_s da ordem de -0,2 ou menores. Já o Ψ_p de solos úmidos é próximo de zero. Quando o solo desidrata, a pressão torna-se negativa e é referida como potencial mátrico (Ψ_m).

Na prática, o Ψ_w dos solos normais é geralmente medido como sendo aproximadamente igual ao Ψ_m , desprezando-se o Ψ_s .

$$\Psi_w = \Psi_m \text{ (com sinal negativo)}$$

OBS: Em geral, para a determinação do potencial hídrico no solo, mede-se o potencial mátrico do solo e considera-o igual ao Ψ_w , desprezando-se a contribuição do componente osmótico (em geral, a solução do solo é muito diluída). A determinação do Ψ_m pode ser feita em laboratório (utilizando-se o Extrator de Richards) ou no campo (utilizando-se tensiômetros). Detalhes destas determinações poderão ser obtidos nas disciplinas Física do Solo e Irrigação e Drenagem.

Como já destacamos, o potencial mátrico é consequência dos efeitos de capilaridade e da interação da água com as superfícies sólidas do solo (principalmente a argila). Veja a explicação que se segue:

A água, como sabemos, possui uma alta tensão superficial que tende a minimizar as interfaces ar-água (Figura 4). À medida que o solo desidrata, a água é, inicialmente removida do centro dos maiores espaços entre as partículas. Por causa das forças de adesão, a água tende a se prender às superfícies das partículas do solo, de forma que uma grande área de superfície entre a água do solo e o ar do solo se desenvolve. À medida que o teor de água do solo decresce, a água retrocede para os interstícios entre partículas do solo e a superfície ar-água desenvolve interfaces ar-água curvas. A água sob tais superfícies curvas desenvolve uma pressão negativa que pode ser expressa como:

$\Psi_m = - 2T/r$, em que T é a tensão superficial da água ($7,28 \times 10^{-8}$ MPa x m) e r é o raio de curvatura do menisco (m).

Em solos secos, o valor de Ψ_m na água do solo torna-se completamente negativo por que o raio de curvatura na superfície ar-água torna-se muito pequeno.

O conteúdo de água no solo depende, também, da textura e da estrutura do solo. Em solos de textura arenosa, os espaços entre partículas são grandes e a água tende a drenar

facilmente entre eles, permanecendo somente nas superfícies das partículas e nos interstícios entre partículas. Nos solos de textura argilosa, os canais são estreitos e a água não drena facilmente. Este fenômeno é refletido na capacidade de retenção de umidade ou capacidade de campo. A **capacidade de campo** é o conteúdo de água do solo após ele ter sido saturado com água e o excesso ter sido drenado pela ação da gravidade. Ela é maior em solos argilosos e solos que possuem alto conteúdo de húmus e muito menor nos solos arenosos.

O movimento de água no solo, por sua vez, ocorre predominantemente por fluxo em massa, ou seja, por diferença de pressão aqui representada por diferença no potencial mátrico ($\Psi_m = -\Psi_p$). Quando a planta absorve água do solo, ocorre uma redução no Ψ_m próximo à superfície da raiz, ficando estabelecido um gradiente de pressão em relação às regiões vizinhas. Como os poros estão cheios de água e são interconectados, a água move-se para a superfície da raiz por fluxo em massa, através dos canais a favor do gradiente de pressão.

A taxa de fluxo de água no solo depende do tamanho do gradiente de Ψ_m estabelecido e, também, da condutividade hidráulica do solo (mede a facilidade com que a água se move no solo). A condutividade hidráulica depende do tipo de solo (é maior em solos arenosos) e é grandemente influenciada pelo conteúdo de água do solo. Quando o conteúdo de água decresce a condutividade hidráulica decresce drasticamente, em decorrência da substituição da água pelo ar nos poros do solo (Figura 10). Por essa e outras razões, não se deve esperar muito tempo para aplicar água às plantas.

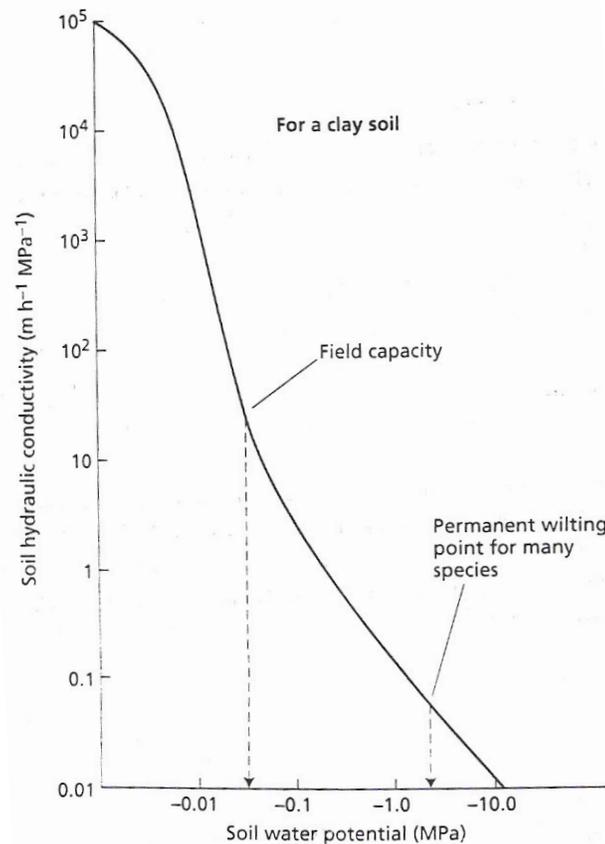


Figura 10 – Condutividade hidráulica do solo em função do potencial hídrico do solo (Taiz & Zeiger, 1998).

Em solos muito secos, o Ψ_w pode cair até o conhecido valor do ponto de murcha permanente, quando não existe mais água disponível para as plantas. Neste ponto, o Ψ_w do solo é tão baixo que a planta não pode manter a turgescência, mesmo que toda a transpiração seja parada. A planta permanece murcha mesmo à noite, quando a transpiração cessa quase inteiramente. Isso significa que o Ψ_w do solo é igual ao Ψ_s da folha (neste caso $\Psi_p = 0$ e $\Psi_w = \Psi_s$). Em muitos estudos considera-se o valor de $-1,5$ MPa para o potencial hídrico do solo, correspondente ao ponto de murcha permanente. No entanto, visto que o Ψ_s varia com a espécie vegetal, o ponto de murcha permanente (PMP) depende não apenas do solo, mas, também, da espécie em estudo. Então, o **PMP é a situação em que o Ψ_w do solo = Ψ_w da folha = Ψ_s da folha** (Tabela 2).

Tabela 2 – Variações no ponto de murcha permanente em três espécies de plantas cultivadas no mesmo tipo de solo (Slayter, R. O. *Aust. J. Biol. Sci.*, 1957).

Espécie	Observações no Ponto de Murcha Permanente (valores em MPa)		
	Ψ_s na folha	Ψ_w na folha	Ψ_w no solo
Tomate	-1,8	-1,9	-2,0
<i>L. japonicum</i> (Alfena)	-4,7	-4,5	-4,8
Algodão	-3,8	-4,3	-3,8

OBS: não confundir Ponto de Murcha Permanente com Ponto de Murcha Temporário ou Incipiente. Este último ocorre em algumas espécies durante o meio dia, quando a quantidade de água transpirada excede a absorvida. Neste caso, a planta se recupera já no final da tarde, pois o Ψ_w do solo é maior do que o Ψ_w da folha.

2. Absorção de Água pelas Raízes

O contato entre a superfície das raízes e o solo fornece a área superficial para a absorção de água, a qual é maximizada pelo crescimento das raízes e dos pêlos radiculares dentro do solo (Figura 11). O íntimo contato entre o solo e as raízes é facilmente rompido quando o solo é revolvido. É por esta razão que plântulas transplantadas precisam ser protegidas da perda de água nos primeiros dias do transplante. As novas raízes crescendo restabelecem o contato solo-raiz, e a planta pode melhor resistir ao estresse hídrico.

A água penetra nas raízes principalmente na parte apical que inclui a zona dos pêlos radiculares. Regiões mais maduras das raízes freqüentemente têm uma camada externa protetora, exoderme ou hipoderme, que contém materiais hidrofóbicos nas suas paredes que são relativamente impermeáveis à água (suberina).

OBS 1: Os pêlos radiculares são microscópicas extensões das células epidérmicas que aumentam grandemente a superfície de absorção de íons e de água.

No solo, a água move-se predominantemente por fluxo em massa (gradiente de potencial mátrico) embora a difusão (gradiente de concentração) possa também ser verificada. No entanto, quando a água atinge a superfície da raiz, a natureza do transporte torna-se mais complexa. Da epiderme até a endoderme, a água pode seguir três vias distintas (Figura 12):

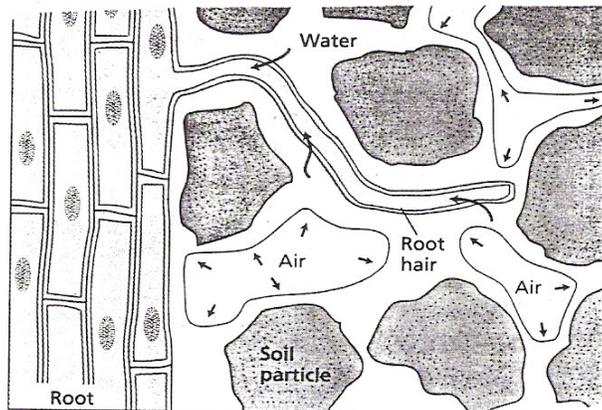


Figura 11 – Desenho dos pêlos radiculares em íntimo contato com as partículas do solo (Taiz & Zeiger, 1998).

- Via apoplasto – a água move-se continuamente na região das paredes celulares e nos espaços intercelulares até a endoderme.
- Via simplasto – o simplasto consiste de uma rede contínua de citoplasmas de células interconectados pelos plasmodesmas. Neste caso, a água move-se de célula em célula, através dos plasmodesmas.
- Via transmembranar – neste caso, a água move-se de célula em célula cruzando a membrana plasmática e podendo cruzar, também, a membrana do vacúolo (tonoplasto). O transporte de água através das membranas pode ocorrer pela bicamada fosfolipídica ou através de canais. As proteínas que formam canais para o transporte de água são chamadas de AQUAPORINAS.

OBS 2: Apesar da importância relativa destas três rotas não ter sido ainda completamente estabelecida, experimento com sonda de pressão indicam que a rota apoplástica é particularmente importante em raízes jovens de milho.

Na endoderme, o movimento de água através do apoplasto pode ser obstruído pelas estrias de Caspary. Estas consistem de deposição de uma substância hidrofóbica, conhecida como suberina, nas paredes radiais das células da endoderme. Esta suberina age como uma barreira ao movimento de água e de íons. A entrada de água no cilindro central se dá, então, via simplasto ou pela via transmembranar.

OBS 3: Uma outra forma de tratar o movimento de água através da raiz é considerá-la como uma rota única, tendo uma única condutividade hidráulica. Tal abordagem levou ao desenvolvimento do conceito de Condutividade hidráulica radicular.

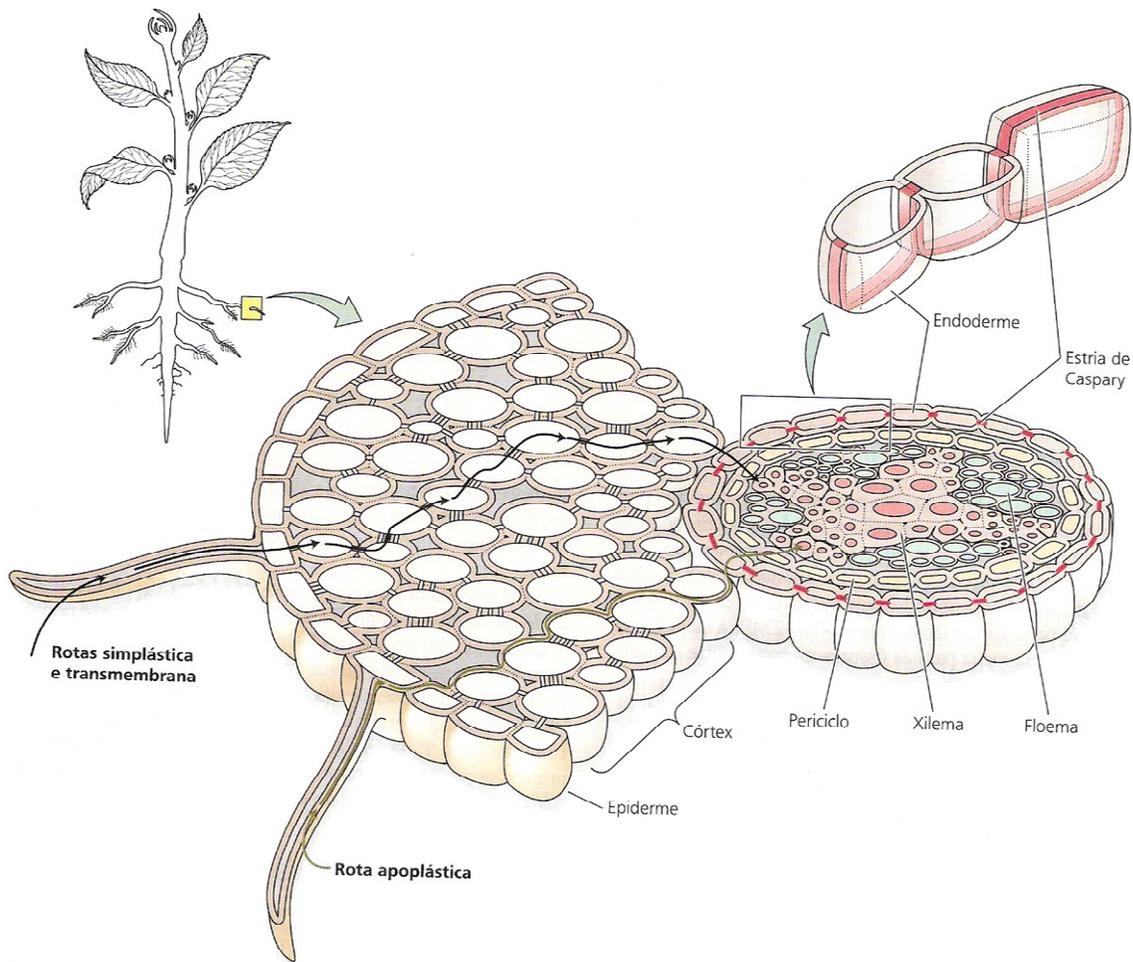


Figura 12 – Movimento de água nas raízes via apoplasto, simplasto e transmembranar (Taiz & Zeiger, 1998)

3. Transporte de Água para a Parte Aérea

Na maioria das plantas, o xilema constitui o principal local de transporte de água (Figura 13). As células condutoras do xilema têm uma anatomia especializada que possibilita o transporte de grande quantidade de água com alta eficiência. Este tecido é constituído de fibras, células do parênquima e os elementos traqueais: traqueídes e elementos de vaso. As fibras são células muito longas, com parede secundária lignificada e que funcionam como suporte estrutural para a planta. As células do parênquima, por sua vez, são importantes no armazenamento de reservas nutritivas e estão relacionadas com a transferência lateral de água e de solutos. Estas células são vivas.

Os elementos dos vasos e traqueídes são células longas que estão envolvidos diretamente com o transporte de água. Estas células são mortas quando funcionais, com paredes secundárias lignificadas e não apresentam membranas e organelas (Figura 13). Os elementos de vaso são encontrados nas Angiospermas e em um pequeno grupo de

Gimnospermas; e os traqueídes estão presentes tanto nas Angiospermas como nas Gimnospermas.

O movimento de água das raízes para a folha, via xilema, pode ocorrer devido a uma pressão positiva na sua base (raiz) ou a uma pressão negativa (tensão) desenvolvida na parte aérea (folha)

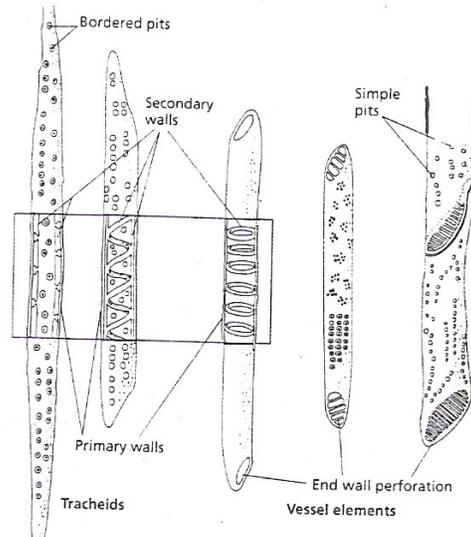


Figura 13 – Elementos traqueais e suas interconexões (Taiz & Zeiger, 1998)

a) Pressão Radicular (explica a gutação)

Algumas plantas exibem um fenômeno conhecido como pressão radicular. Esta pressão radicular pode ser entendida como uma pressão hidrostática positiva no xilema. As raízes absorvem íons da solução diluída do solo e os transportam para dentro do xilema. O acúmulo de solutos no xilema produz um decréscimo no potencial osmótico e conseqüentemente, no potencial hídrico do xilema. Este Ψ_w menor no xilema produz a força que impulsiona a absorção de água. A entrada de água, por sua vez, produz uma pressão positiva no xilema. Esta pressão positiva na raiz provoca a ascensão da seiva para a parte aérea. VER FIGURA 5, SOBRE OSMOSE.

A pressão radicular é mais proeminente em plantas de pequeno porte bem irrigadas e sob condições de alta umidade relativa do ar, quando a transpiração é muito baixa. A pressão radicular assume valores entre 0,05 e 0,2 MPa. Sob condições de alta demanda evaporativa do ar, quando as taxas de transpiração são altas, a água é absorvida e transportada tão rapidamente para as folhas e perdida para a atmosfera que uma pressão positiva no xilema nunca se desenvolve.

Plantas que desenvolvem pressão radicular frequentemente exibem exsudação de líquido da folha, um fenômeno conhecido como **gutação**. A pressão positiva no xilema provoca exsudação da seiva através dos hidatódios, estruturas localizadas nas extremidades das nervuras na margem das folhas. As gotas de água da gutação podem ser vistas nos ápices de folhas, principalmente quando a umidade relativa do ar é alta, tal como ocorre durante as primeiras horas do dia. **OBS: cuidado para não confundir com Orvalho.**

b) Pressão Negativa (explica a transpiração)

Quando as plantas estão transpirando, o fluxo de água desde o solo, através da planta, para a atmosfera é diretamente proporcional ao gradiente de Ψ_w e inversamente proporcional ao somatório das resistências. Utilizando-se valores típicos de Ψ_w para os diversos compartimentos envolvidos (solo, raiz, caule, folha e atmosfera), obtém-se que a resistência ao movimento de água das paredes celulares (na folha) para a atmosfera exterior é bem maior que o somatório das demais resistências. Na realidade, a maior resistência coincide com a maior diferença de potencial hídrico que existe entre as paredes das células do mesofilo foliar e o ar exterior (Figura 14).

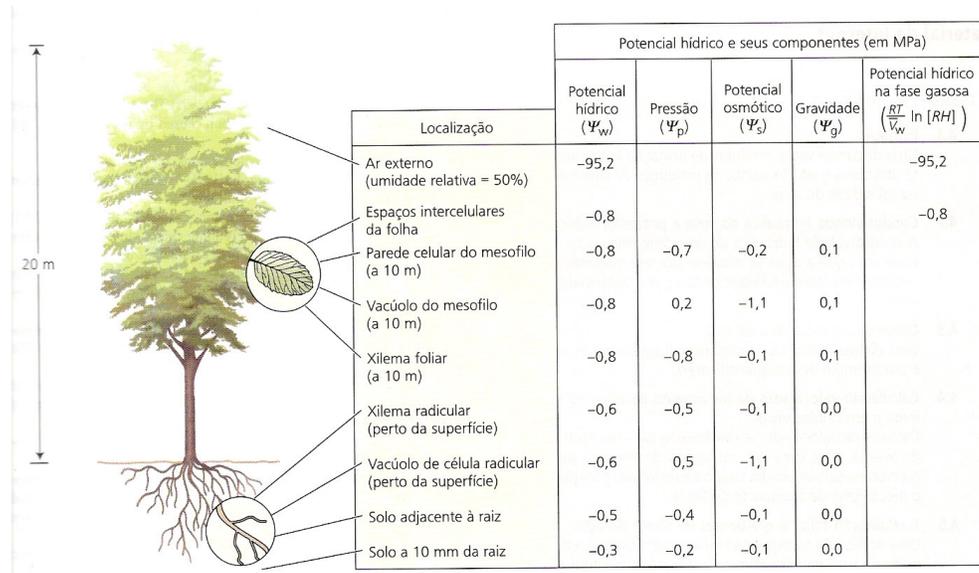


Figura 14 – Sistema solo-planta-atmosfera, mostrando os valores de Ψ_w e de seus componentes em diferentes pontos do sistema (Taiz & Zeiger, 1998)

Do exposto acima, conclui-se que o fator limitante para o movimento de água através da planta é a resistência ao movimento de água das paredes celulares para os espaços intercelulares, câmara sub-estomática, ostíolo e camada de vapor d'água adjacente à folha. Portanto, a transpiração (perda de água na forma de vapor) deve desempenhar papel fundamental no movimento de água através do sistema solo-planta-atmosfera.

As idéias expostas acima levaram à teoria de coesão-tensão, proposta originalmente por Dixon & Joly (1894). De acordo com essa teoria, a evaporação da água das paredes celulares, devido ao gradiente de Ψ_w entre a folha e o ar exterior, torna a superfície ar-água curvada nos poros das paredes celulares, formando meniscos microscópicos, e a tensão superficial da água produz uma tensão, ou pressão negativa, no sistema (Figura 15). Quanto maior for a retirada de água, menor será o raio de curvatura do menisco e mais negativa é a pressão ($P = -2T/r$). Como consequência disto, as células do mesofilo (principalmente o apoplasto), retiram água do xilema, deixando-o, então, sob tensão. Esta tensão na parte superior do xilema é transmitida até o xilema das raízes devido às propriedades de coesão da água em vasos de dimensões capilares. Este Ψ_w bastante negativo é transferido, finalmente, para as raízes e solo, fazendo com que as raízes absorvam mais água.

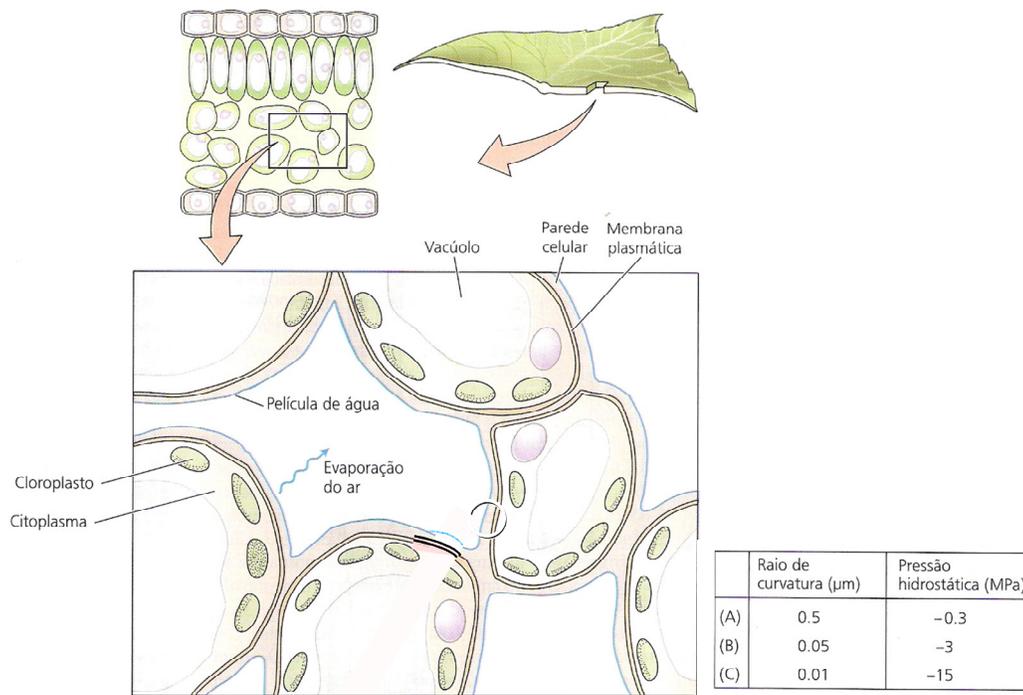


Figura 15 – Diagrama ilustrando a formação de tensão superficial pela evaporação da água e redução no raio de curvatura do menisco (Taiz & Zeiger, 1991)

A existência de uma pressão negativa no xilema tem sido confirmada experimentalmente (Sholander et al, 1965). As paredes lignificadas dos elementos dos vasos e traqueídes do xilema parecem resistir a esta tensão. No entanto, a quebra da coluna de água e, conseqüente formação de bolhas, têm sido verificadas em plantas, um fenômeno conhecido como cavitação ou embolia (Figura 16). Porém, os poros (pequenos) das placas de perfuração que une dois elementos de vaso, parecem evitar a expansão das bolhas de ar. As bolhas podem ser eliminadas, também, durante a noite, quando a transpiração é baixa.

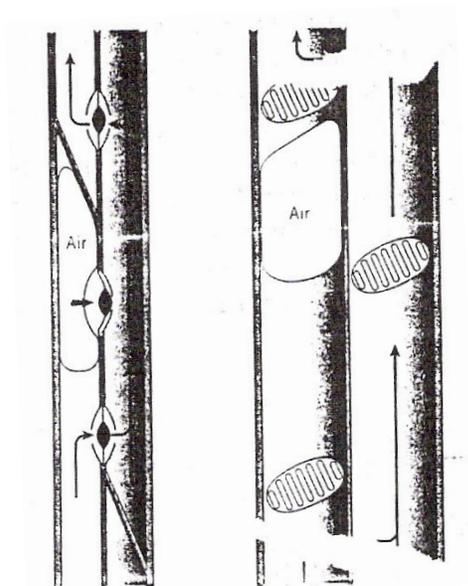


Figura 16 – Diagrama para ilustrar a formação de bolhas de ar nos vasos do xilema (Hopkins, 2000).

4. Transferência de Água da Folha para a Atmosfera

4.1. Transpiração

A trajetória final do movimento de vapor de água através da folha até a atmosfera denomina-se transpiração, a qual pode ser definida, também, como a evaporação da água das superfícies celulares para os espaços intercelulares e destes, através dos estômatos, para a atmosfera. Tem sido estimado que somente cerca de 5% da perda de água da folha ocorre através da cutícula. O restante da perda de água ocorre por difusão através dos poros do aparelho estomático, os quais são geralmente mais abundantes na superfície abaxial (inferior) da folha (Tabela 3).

A cutícula que cobre a superfície exposta da planta serve como uma barreira efetiva para evitar a perda de água e, assim, protege a planta da dessecação (Figura 17). Os estômatos, por sua vez, acoplam a absorção de CO₂ (fotossíntese) com a perda de água na forma de vapor (transpiração).

A perda de água, entretanto, torna-se mais expressiva devido a três principais causas:

- 1) O gradiente de concentração que controla a perda de água para a atmosfera é cerca de 50 vezes maior do que aquele que controla a absorção de CO₂;
- 2) O CO₂ difunde-se 1,6 vezes mais lentamente do que a água;
- 3) O CO₂ tem um mais longo caminho (membrana plasmática, citoplasma, e a dupla membrana do cloroplasto) a percorrer do que a água, aumentando, desta maneira, a resistência para a difusão de CO₂.

Tabela 3 – Frequência de estômatos nas superfícies superior (adaxial) e inferior (abaxial) da folha (Hopkins, 2000)

Gêneros	Número de Estômatos por mm ²	
	Superfície Superior	Superfície Inferior
Monocotiledôneas		
<i>Allium</i> (cebola)	175	175
<i>Hordeum</i> (cevada)	70	85
<i>Triticum</i> (trigo)	50	40
Dicotiledôneas Herbáceas		
<i>Helianthus</i> (girassol)	120	175
<i>Medicago</i> (alfafa)	169	188
<i>Pelargonium</i> (gerânio)	29	179
Dicotiledôneas Arbóreas		
<i>Aesculus</i> (castanha-da-índia)	-	210
<i>Quercus</i> (carvalho)	-	340
<i>Tilia</i>	-	370

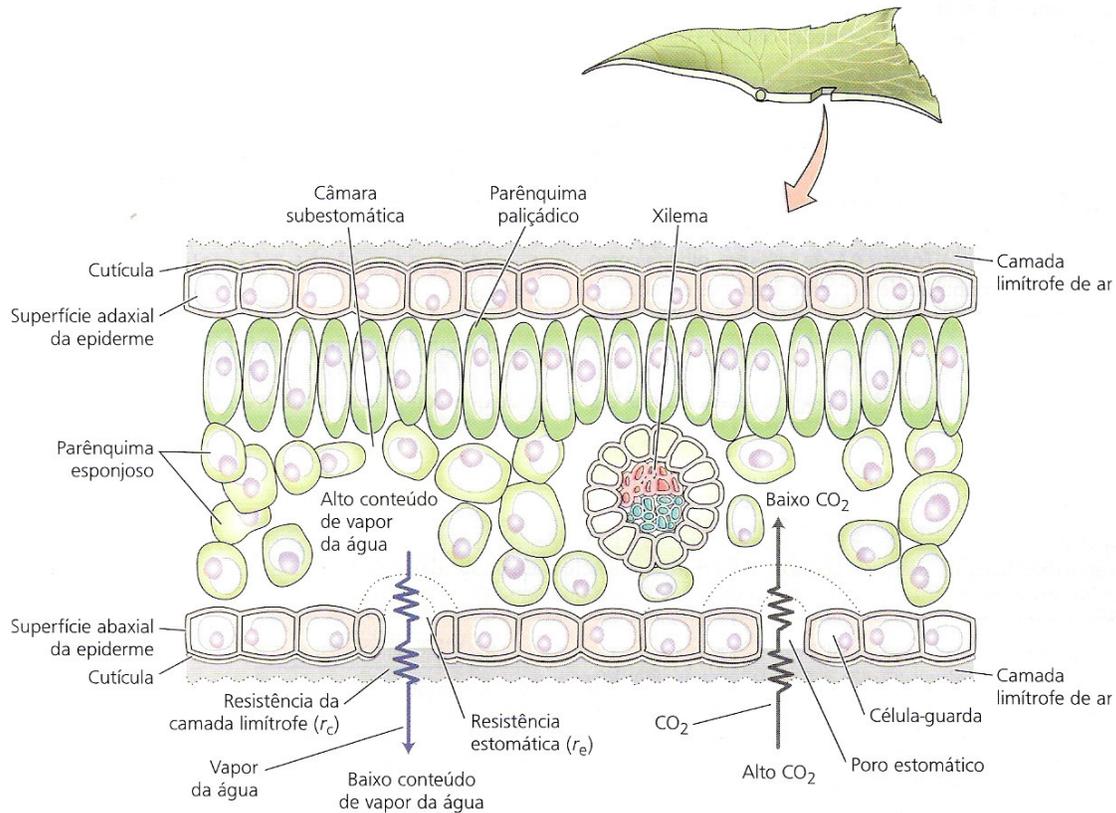


Figura 17 – A estrutura da folha mostrando a presença da cutícula e de estômatos na superfície abaxial (Taiz & Zeiger, 1998).

A taxa de transpiração depende de dois principais fatores: a diferença na concentração de vapor entre a folha e o ar e a resistência à difusão (r). Esta resistência pode ser dividida em resistência estomática (r_s) e resistência devido à camada de ar sem turbulência na superfície da folha, a conhecida camada de ar limítrofe (r_b). Assim, a taxa de transpiração (E), em $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, é relacionada à diferença de concentração de vapor (mol m^{-3}) e às resistências ao fluxo de vapor (s m^{-1}), pela seguinte equação:

OBS: r_s = stomatal resistance; r_b = boundary layer resistance

$$E = (C_{wv \text{ folha}} - C_{wv \text{ ar}})/(r_s + r_b)$$

A força determinante da perda de água por transpiração é a diferença na concentração de vapor (C_{wv}) entre a folha e o ar. Em muitos casos, utiliza-se a PRESSÃO DE VAPOR medida em quilopascal (kPa), a qual é proporcional à concentração de vapor d'água. Nestes casos, a diferença de pressão de vapor é chamada de DÉFICIT DE PRESSÃO DE VAPOR DE ÁGUA. A concentração de vapor de água (C_{wv}), a pressão de vapor de água (e), a umidade relativa (RH) e o potencial hídrico estão intimamente relacionados (Tabela 4).

Tabela 4 – Relação entre a concentração de vapor de água (C_{wv}), a pressão de vapor d'água (e), a umidade relativa (RH) e o potencial hídrico (Taiz & Zeiger, 1998)

C_{wv} (mol m ⁻³)	e (kPa)	RH (%)	Ψ_w (MPa) ¹
0,961	2,34	1,00	0,00
0,957	2,33	0,996	-0,54
0,951	2,32	0,990	-1,36
0,923	2,25	0,960	-5,51
0,865	2,11	0,900	-14,20
0,480	1,17	0,500	-93,60
0	0	0	-infinito

¹ O Ψ_w foi calculado de acordo com a equação: $\Psi_w = \frac{RT}{V_w} \ln (RH)$

A concentração de vapor de água no ar é facilmente mensurável, porém a da folha é bem mais difícil. Esta última pode ser estimada, assumindo que o potencial hídrico do ar dentro da folha está em equilíbrio com o potencial hídrico das superfícies das paredes celulares, de onde a água está evaporando. O potencial hídrico do ar pode ser obtido pelas seguintes equações:

$$\Psi_w = \frac{RT}{V_w} \ln (RH) \quad \text{ou} \quad \Psi_w = \frac{RT}{V_w} \ln (e/e^0) \quad \text{e} \quad RH = \frac{(C_{wv})}{C_{wv}(\text{sat})}$$

Em que R = constante universal dos gases; T = temperatura absoluta; V_w = volume molal parcial da água; e = pressão de vapor no sistema; e^0 = pressão de vapor na saturação e $C_{wv}(\text{sat})$ = concentração de vapor de água na saturação.

OBS: A temperatura do ar afeta consideravelmente a concentração de vapor de água na saturação. A temperatura tende a aumentar o gradiente de pressão de vapor entre a folha e o ar exterior e, conseqüentemente, a taxa de transpiração.

O segundo fator que controla a perda de água por transpiração é formado pelas resistências ao fluxo de vapor. A primeira, e mais importante, é a resistência associada à difusão através dos estômatos, a RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA (r_s). A segunda resistência está associada a uma camada de ar saturado e não sujeito a turbulências que surge na interface da folha. Esta camada é conhecida como camada limítrofe e, por conseguinte, diz-se a RESISTÊNCIA DA CAMADA DE AR LIMÍTROFE (r_b). A espessura dessa camada é definida, principalmente, pelo tamanho da folha, pela velocidade do vento e pela umidade. Ela aumenta com o aumento do tamanho da folha e com o aumento da umidade e diminui quando a velocidade do vento aumenta.

Em geral, os estômatos se abrem durante o dia quando a absorção de CO₂ é necessária para a fotossíntese e, paralelamente, a perda de água por transpiração é elevada. No entanto, um número considerável de espécies vegetais desenvolveu mecanismos que promovem a concentração de CO₂ (plantas C₄, como milho, sorgo e cana-de-açúcar), que permite o funcionamento normal da fotossíntese com uma menor condutância estomática (menor abertura) e, portanto, menor perda de água. Já as plantas CAM (plantas que apresentam o metabolismo ácido das crassuláceas, como as próprias Crassuláceas e as Cactáceas), abrem os

estômatos e armazenam o CO₂ durante a noite, prevenindo as perdas de água durante o dia, quando os estômatos permanecem fechados.

A comparação das plantas em relação às perdas de água via transpiração pode ser obtida calculando-se a razão de transpiração (RT) dada por:

$$RT = \text{g de água perdida/g de matéria seca produzida}$$

As plantas C₃, exemplos são o feijão, a soja, arroz, etc., são as menos eficientes, com valores de RT variando de 450 a 950; nas plantas C₄ a RT varia de 250 a 350 e nas plantas CAM de 18 a 125.

A FUNÇÃO da transpiração tem sido questionada. A evaporação de um grama de água da folha absorve de 2,4 a 2,5 KJ de energia da folha. Assim, acredita-se que a transpiração pode contribuir para reduzir a temperatura da folha (resfriar), o que é fundamental durante o dia. Também, como mostramos anteriormente, a transpiração é fundamental para o transporte de água e de íons para a parte aérea.

4.2. Mecanismos de Abertura e Fechamento Estomático

As células-guarda, as células subsidiárias e o poro (ostíolo) formam o complexo estomático (Figura 18). As células-guarda são células epidérmicas que mostram organização especializada da estrutura da parede celular, as quais são importantes no mecanismo de abertura e fechamento estomático. Por exemplo, as extremidades das células-guarda de gramíneas possuem paredes delgadas, enquanto, a região mediana possui parede bem espessa. Em adição, as células-guarda de mono e dicotiledôneas possuem as chamadas **micelas radiais**, cintas de microfibrilas de celulose, que envolvem as células-guarda. Estas células são menores e, também, são mais ricas em organelas (cloroplastos, retículo endoplasmático, mitocôndrias, etc.), do que as demais células da epiderme. Todas estas características parecem contribuir para o movimento estomático.

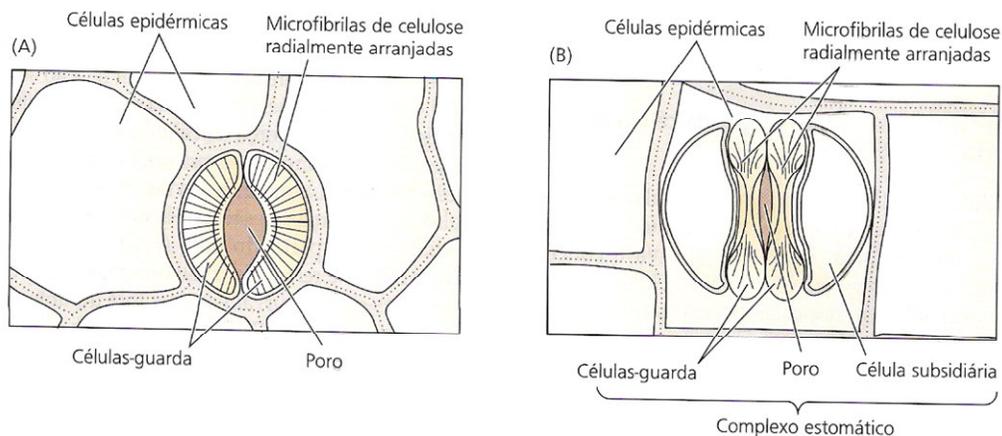


Figura 18 – Um diagrama mostrando dois tipos de células-guarda (Taiz & Zeiger, 1998)

As células-guarda funcionam como uma válvula hidráulica multi-sensorial. Fatores ambientais, tais como, intensidade e qualidade de luz, temperatura, velocidade do vento, umidade do solo, umidade relativa do ar e concentração interna de CO₂, são sentidos por estas células e, estes sinais, são integrados em uma resposta estomática bem definida. A figura 19 resume os efeitos dos fatores ambientais sobre a abertura estomática.

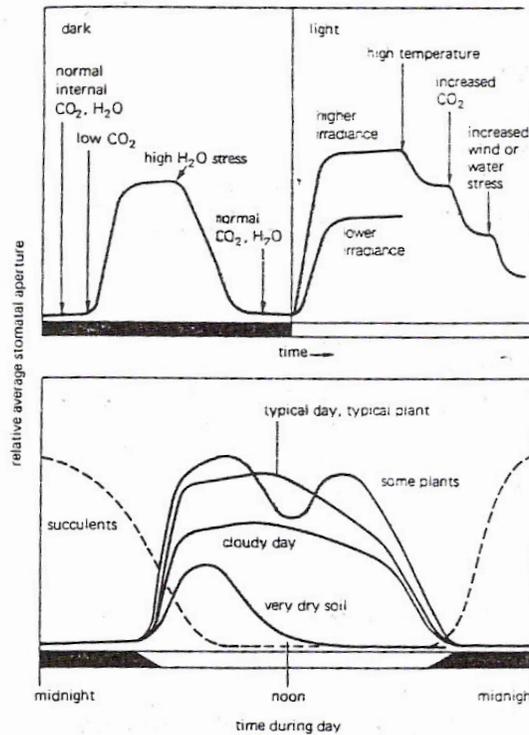


Figura 19 – Diagrama resumindo as respostas dos estômatos a alguns fatores ambientais (Salisbury & Ross, 1991)

Quando a temperatura e o suprimento de água são adequados, a luz induz a abertura dos estômatos (exceto nas plantas CAM - suculentas) e o escuro, seu fechamento:

Luz → Fotossíntese → Queda na concentração interna de CO₂ → Abertura Estomática

Assim, para esta e outras respostas, a abertura estomática parece depender da concentração interna de CO₂. Por exemplo, no escuro, ar livre de CO₂ causa abertura e, na luz, alta concentração de CO₂ causa o fechamento estomático.

O mecanismo fisiológico que provoca a abertura estomática está ligado diretamente à absorção de água pelas células-guarda. Quando as folhas são expostas à luz ou ao ar livre de CO₂, ocorre um aumento significativo na concentração de K⁺ nestas células (Figura 20). Paralelamente, outros solutos, inclusive solutos orgânicos sintetizados nestas células, também se acumulam. Isto causa um decréscimo no Ψ_s e, conseqüentemente no Ψ_w . Com isso, a água move-se para dentro das células-guarda provocando aumento na sua turgescência. O aumento na turgescência, associado ao espessamento diferenciado das paredes celulares e ao arranjo radial das microfibrilas de celulose, leva à abertura estomática.

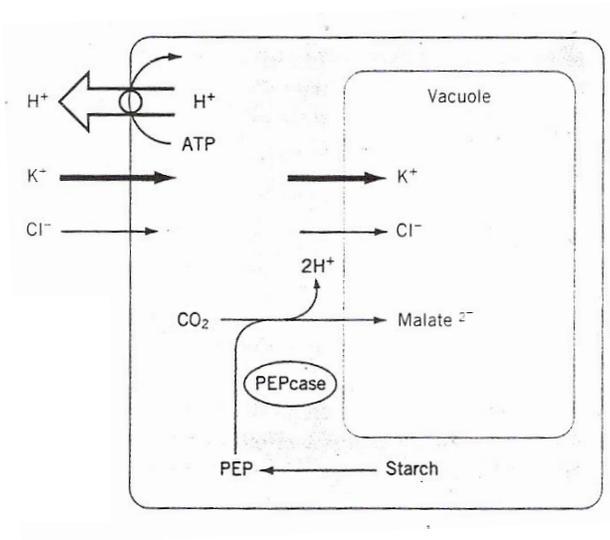


Figura 20 – Um modelo simplificado para o fluxo de íons associado com as células-guarda durante a abertura do estômato (Hopkins, 2000)

De modo contrário, quando as plantas são submetidas a estresse hídrico, ocorre o efluxo (saída) de K⁺ e de outros íons das células-guarda, produzindo um aumento no Ψ_s e, conseqüentemente no Ψ_w destas células. Com isso, as células-guarda perdem água para a sua vizinhança levando a um decréscimo na sua turgescência e, finalmente, o estômato fecha. Este processo parece ser regulado pelo ácido abscísico (hormônio vegetal). O papel do ABA no fechamento estomático, em plantas sob deficiência hídrica, será discutido na unidade IX deste curso.

5. Déficit Hídrico

a) Ocorrência de déficit hídrico diário

Na natureza ocorrem flutuações diárias no “status” interno de água das plantas. Isto acontece mesmo quando as plantas estão com suas raízes mergulhadas em um solo com bastante umidade.

Em 1937, Paul J. Kramer demonstrou o que acabamos de afirmar. Durante o dia, embora a taxa de absorção de água seja alta ela é menor que a taxa de transpiração, ou seja, a planta experimenta um déficit hídrico durante o dia. Isto também indica que a alta taxa de transpiração é que está sendo responsável pela absorção durante o dia, como já discutimos anteriormente (Figura 21).

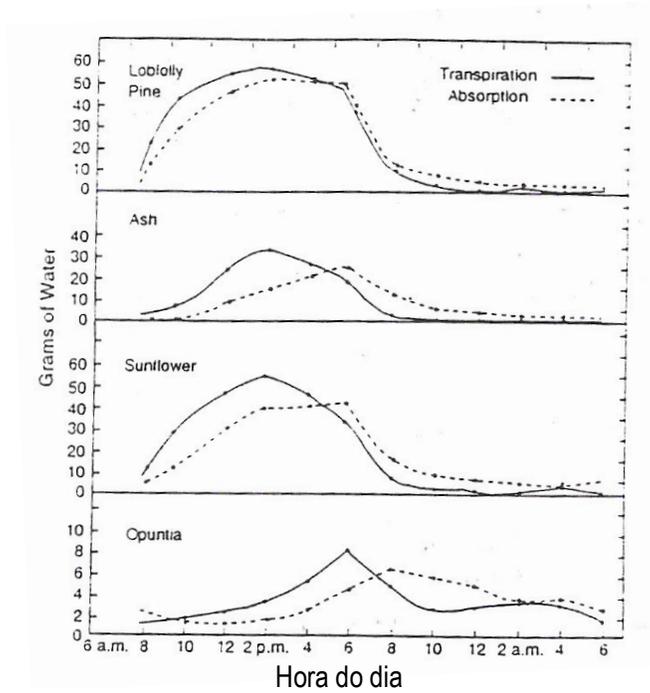


Figura 21 – A relação entre a absorção de água e a transpiração em diferentes espécies, durante um período de 24 horas. Note que as taxas de absorção de água e de transpiração variam com a espécie e com a hora do dia. Em Opuntia, uma planta CAM, as maiores taxas ocorrem no final da tarde e no início da noite. (Kramer & Boyer, 1995)

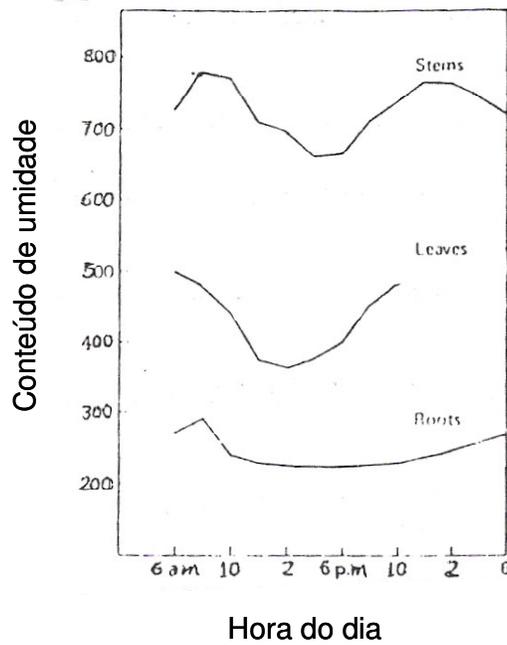


Figura 22 – Flutuação no conteúdo de umidade de caules, folhas e raízes de girassol, durante um claro dia de verão (Wilson et al., 1953)

Durante a noite a planta praticamente não transpira e a taxa de absorção de água, embora seja pequena, mantém-se maior que a transpiração, promovendo a re-hidratação dos tecidos. Isto é aparentemente confirmado nos resultados mostrados na figura 22. Note que o conteúdo de água nos caules, folhas e raízes variam durante o dia, sendo menor nas horas mais quentes e maior durante a noite e início do dia.

b) Água Disponível – demanda *versus* suprimento

Muitos estudiosos consideram que a capacidade de campo representa o conteúdo ideal de água no solo, para atender as necessidades das plantas. De acordo com este conceito, um solo na capacidade de campo possui os microporos ocupados por água e boa quantidade de macroporos ocupados por ar. Neste aspecto, a capacidade de campo representa o conteúdo máximo de água disponível para a planta. De modo contrário, em solos muito secos, o Ψ_w pode cair até o conhecido valor do ponto de murcha permanente, quando a água não está mais disponível para as plantas. De acordo com estes conceitos, a água contida entre a capacidade de campo e o ponto de murcha permanente é usualmente referido como **ÁGUA DISPONÍVEL**.

Esta definição de água disponível (CC – PMP) é não somente estática como também arbitrária. Do ponto de vista da planta, a disponibilidade de água no solo depende da taxa na qual a água pode ser suprida para as raízes em relação à demanda de água pela planta, sendo que tanto o suprimento como a demanda é altamente variável.

A demanda de água pela planta depende primariamente da taxa de transpiração, a qual varia amplamente, dependendo do tamanho da planta e das condições meteorológicas. O suprimento de água, por sua vez, depende da densidade de raízes, da eficiência das raízes na absorção de água e da condutividade hidráulica do solo (como já mostramos anteriormente, esta varia de acordo com o tipo de solo, ver Figura 10). Assim, o conteúdo de água adequado para suprir a demanda em um dia frio e nublado, pode tornar-se completamente inadequado em um dia quente e ensolarado, considerando um mesmo tipo de solo.

Por fim, devemos lembrar que o ponto de murcha permanente é uma característica da espécie vegetal (ver tabela 2). Assim, o valor de 1,5 MPa (15 atm) utilizado em muitos estudos e laboratórios de análise de solo, não é representativo para todas as espécies.

BIBLIOGRAFIA

FERREIRA, L. G. R. **Fisiologia Vegetal: Relações Hídricas**. 1st ed. Fortaleza: Edições UFC, 1992, 138p.

FERRI, M. G. (Coord.) **Fisiologia Vegetal**, v. 1. 2nd ed. São Paulo: EPU, 1985, 361p.

HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology**. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000, 512p.

SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. **Plant Physiology**. 4th ed. Califórnia: Wadsworth Publishing Company, Inc., 1991, 682p.

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3^a edição. Editora Artmed, 2004.719p.

ESTUDO DIRIGIDO Nº 02

ASSUNTO: RELAÇÕES HÍDRICAS

- 1 – Quais são os componentes do potencial hídrico (Ψ_w)? Analise o significado de cada um.
- 2 – Duas células A e B estão em contato. A célula A tem $\Psi_s = - 0,4$ MPa e $\Psi_p = 0,1$ MPa. A célula B tem $\Psi_s = - 0,7$ MPa e $\Psi_p = 0,5$ MPa. Qual a direção da difusão da água?
- 3 – Uma célula com $\Psi_s = - 1,5$ MPa e $\Psi_p = 0,1$ MPa foi imersa em uma solução de volume infinito, cujo $\Psi_w = - 0,3$ MPa. No momento do equilíbrio, o volume da célula havia aumentado de $\frac{1}{4}$. Qual era o Ψ_p da célula no momento do equilíbrio?
- 4 – Duas células A e B estão em contato. A célula A tem $\Psi_s = - 0,8$ MPa e $\Psi_p = 0,3$ MPa. A célula B tem $\Psi_s = - 1,2$ MPa e $\Psi_p = 0,4$ MPa. As duas células foram colocadas em um recipiente contendo 2,0 litros de uma solução de sacarose cujo potencial osmótico (Ψ_s) era de $- 0,2$ MPa. No momento do equilíbrio, a célula A teve seu volume aumentado de $\frac{1}{6}$, enquanto a célula B teve seu volume aumentado de $\frac{1}{3}$. Qual o Ψ_p das células A e B no momento do equilíbrio?
- 5 – Quais as regiões anatômicas observadas em um corte longitudinal e transversal de uma raiz?
- 6 – Como ocorre a absorção de água e seu movimento desde o solo até o xilema radicular?
- 7 – A absorção de água pelas plantas pode ser reduzida pela adição ao solo de grandes quantidades de sais. Qual será a causa deste fenômeno?
- 8 – Explique o mecanismo de abertura e fechamento do estômato e descreva através de um esquema a sua estrutura.
- 9 – Descreva as interações da água com as partículas do solo. Explique o que significa ponto de murcha permanente (PMP) e capacidade de campo (CC).
- 10 – O que significa transpiração? Como ocorre no vegetal?