

Unidade II – Água e células vegetais

1. **Introdução**
2. **A água na vida das plantas**
3. **A estrutura e as propriedades da água**
4. **Difusão e Osmose**
5. **Potencial hídrico**
6. **Potencial hídrico das células vegetais**
7. **Propriedades da parede celular e da membrana plasmática**
8. **O status hídrico da planta**
9. **Aplicações de potencial hídrico**

Introdução

- **A água desempenha um papel fundamental na vida da planta.**
- **A fotossíntese exige que as plantas retirem CO_2 da atmosfera e ao mesmo tempo as expõem à perda de água e à ameaça de desidratação.**
- **Para impedir a dessecação das folhas, a água deve ser absorvida pelas raízes e transportada ao longo do corpo da planta.**

- **Pequenos desequilíbrios entre a absorção e o transporte de água e a perda de água para a atmosfera podem causar déficits hídricos e funcionamento ineficiente de inúmeros processos celulares.**
 - **Portanto, equilibrar a absorção, o transporte, e a perda de água representa um importante desafio para as plantas terrestres.**
-
- **As paredes celulares permitem às células vegetais estabelecer grandes pressões hidrostáticas internas, denominadas pressões de turgor.**
 - **A pressão de turgor é essencial para muitos processos fisiológicos, incluindo expansão celular, abertura estomática, transporte no floema e vários processos de transporte através de membranas.**
 - **A pressão de turgor também contribui para a rigidez e a estabilidade mecânica de tecidos vegetais não lignificados.**

A água na vida das plantas

De todos os recursos que as plantas necessitam para crescer e funcionar, a água é o mais abundante e, frequentemente o mais limitante.

A prática da irrigação de culturas reflete o fato de que a água é um recurso chave que limita a produtividade agrícola. A disponibilidade de água, da mesma forma, limita a produtividade de ecossistemas naturais.

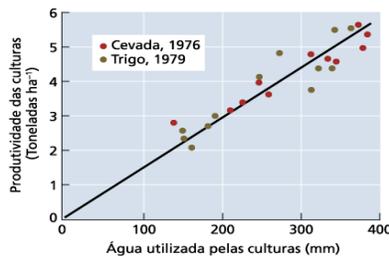


FIGURA 3.1 Produtividade de grãos, em função da água utilizada em uma gama de tratamentos de irrigação para cevada em 1976 e trigo em 1979 no sudeste da Inglaterra (segundo Jones, 1992; dados de Day et al., 1978 e Innes & Blackwell, 1981).

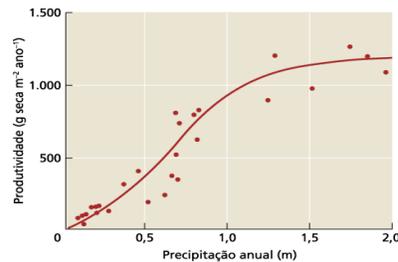


FIGURA 3.2 Produtividade de vários ecossistemas em função da precipitação anual. A produtividade foi estimada pelo acúmulo líquido de matéria orgânica acima do solo durante o crescimento e a reprodução (segundo Whittaker, 1970).

- A perda de água para a atmosfera parece ser uma **consequência inevitável** da realização da fotossíntese em ambiente terrestre.
- A absorção de CO₂ está acoplada à perda de água por meio de uma rota de difusão comum: à medida que o CO₂ difunde-se para dentro das folhas, o vapor de água difunde-se para fora (**transpiração**).
- O gradiente motor da perda de água é muito maior que o da absorção de CO₂, cerca de 400 moléculas de água são perdidas para cada molécula de CO₂ obtida.
- Este intercâmbio desfavorável teve grande influência na evolução da forma e função da planta e explica por que a água desempenha um papel-chave na fisiologia vegetal.

A estrutura e as propriedades da água

A distribuição assimétrica de cargas torna a água uma molécula dipolar.

A água é uma molécula que forma pontes de hidrogênio.

Isto gera uma forte atração mútua entre moléculas de água adjacentes e entre moléculas de água e algumas moléculas.

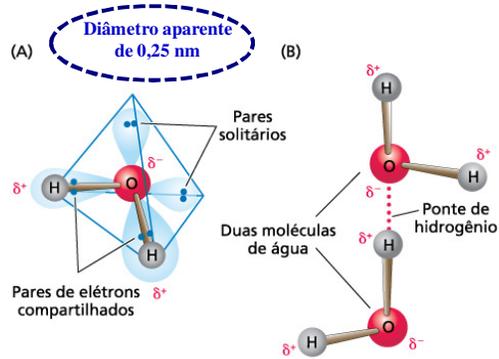


FIGURA 3.3 Estrutura da molécula de água. (A) A forte eletronegatividade do átomo de oxigênio significa que os dois elétrons que formam a ligação covalente com o hidrogênio são compartilhados desigualmente, de modo que cada átomo de hidrogênio tem uma carga parcial positiva. Os dois pares solitários de elétrons do átomo de oxigênio produzem um polo com carga parcial negativa. (B) As cargas parciais opostas (δ^- e δ^+) na molécula de água levam à formação de pontes de hidrogênio intermoleculares com outras moléculas de água. O oxigênio tem seis elétrons nos orbitais externos; cada hidrogênio tem um.

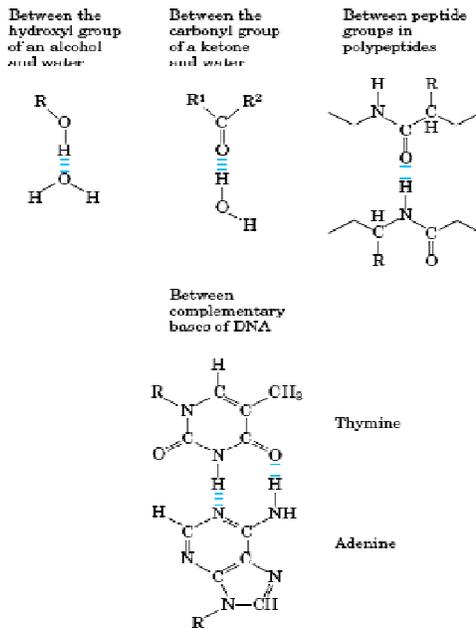


FIGURE 2.4 Some biologically important hydrogen bonds.

A polaridade das moléculas de água gera as ligações de hidrogênio entre as moléculas de água e entre a água e outras moléculas (com N e O).

Forças de van der Waals:

4 kJ/mol;

Ligação de Hidrogênio:

20 kJ/mol;

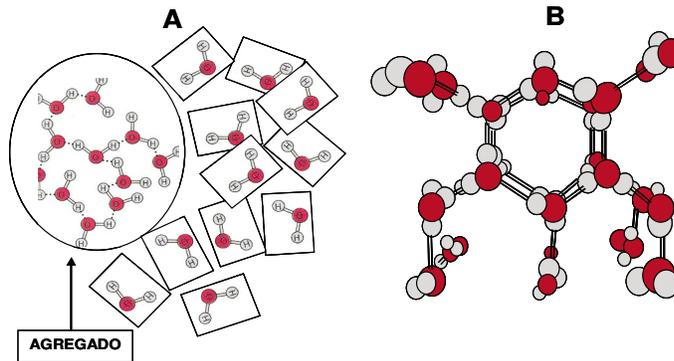
Ligações iônica e covalente:

160 a 400 kJ/mol

Obs: A duração de uma

ligação de hidrogênio é de 1 a 20 ps (1 ps = 10^{-12} s).

- A água é um excelente solvente.
- Com o congelamento a água aumenta de volume e diminui de densidade;



O gelo é menos denso do que a água líquida

A água tem propriedades térmicas características em relação ao seu tamanho

- Tem alto calor específico ($4,18 \text{ J g}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$), devido à grande atração intermolecular.

CONSEQUÊNCIA: Ajuda a manter a temperatura das plantas mais ou menos estável;

- Tem alto ponto de ebulição ($100 \text{ } ^\circ\text{C}$) e alto calor latente de vaporização (44 kJ mol^{-1} a $25 \text{ } ^\circ\text{C}$), devidos à forte atração existente entre as moléculas de água.

CONSEQUÊNCIA: causa o resfriamento das folhas das plantas com a transpiração;

As moléculas de água são altamente coesivas

As moléculas de água na interface ar-água são atraídas pelas moléculas de água vizinhas por pontes de hidrogênio, e essa interação é muito mais forte do que qualquer interação com a fase gasosa adjacente.

Como consequência, a configuração de menor energia é aquela que minimiza a área de superfície da interface ar-água.

A energia necessária para aumentar a área de superfície de uma interface gás-líquido é conhecida como tensão superficial ($\text{J m}^{-2} = \text{N m}^{-1}$, onde: $\text{J} = \text{N m}$).

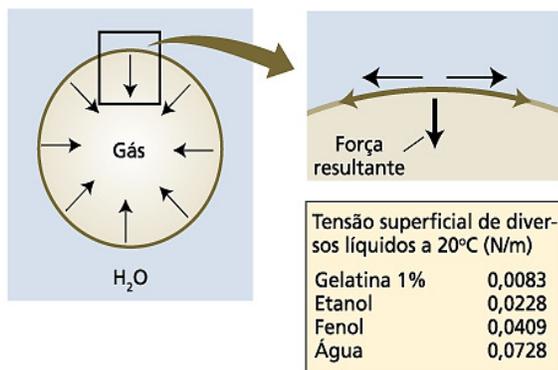


FIGURA 3.4 Uma bolha de gás suspensa dentro de um líquido assume a forma esférica, de modo que sua área superficial é minimizada. Devido ao fato de a tensão superficial atuar tangencialmente em relação à interface gás-líquido, a força (líquida) resultante será direcionada para o centro, levando à compressão da bolha. A magnitude da pressão (força/área) exercida pela interface é igual a $2T/r$, onde T é a tensão superficial do líquido (N/m) e r é o raio da bolha (m). A água tem uma tensão superficial extremamente alta comparada a outros líquidos a mesma temperatura.

A tensão superficial e a adesão nas superfícies de evaporação nas folhas geram as forças físicas que puxam a água pelo sistema vascular das plantas.

A grande formação de pontes de hidrogênio na água também dá origem à propriedade de coesão, que é a atração mútua entre moléculas.

Uma propriedade relacionada, denominada adesão, é a atração da água a uma fase sólida, como uma parede celular ou a superfície de um vidro pela formação de pontes de hidrogênio.

Coesão, adesão e tensão superficial originam um fenômeno conhecido como capilaridade e são importantes na manutenção da continuidade de colunas de água no xilema das plantas.

Estudos demonstram que a água em pequenos capilares (vasos do xilema) pode resistir a tensões mais negativas do que - 20 MPa.

Para um vaso do xilema com raio de 25 μm , a ascensão capilar é de cerca de 0,6 m. Esta distância é muito pequena para ser significativa para o transporte de água em árvores altas.

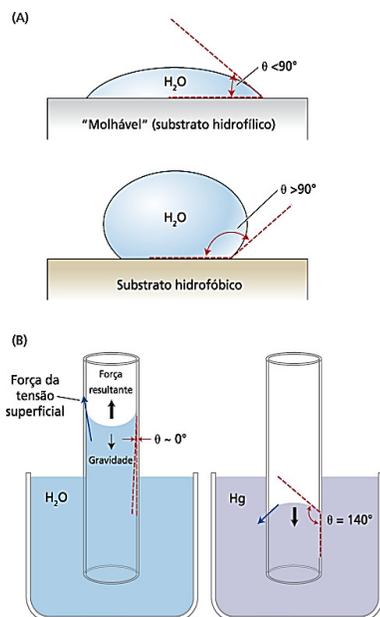


FIGURA 3.5 (A) A forma de uma gotícula colocada sobre uma superfície sólida reflete a atração relativa do líquido em relação ao sólido e em relação a si mesmo. O ângulo de contato (θ), definido como o ângulo entre a superfície sólida passando pelo líquido e a interface gás-líquido, é usado para descrever esta interação. Superfícies "molháveis" têm ângulos de contato menores que 90°; uma superfície (como água em vidro limpo ou em paredes celulares primárias) altamente molhável (i.e., hidrofílica) tem um ângulo de contato próximo a 0°. A água se espalha, formando uma fina película em superfícies altamente molháveis. Em contraste, superfícies não molháveis (i.e., hidrofóbicas) têm ângulos de contato maiores que 90°. A água forma gotas nessas superfícies. (B) A capilaridade pode ser observada quando um líquido é fornecido à base de tubos capilares orientados verticalmente. Se as paredes são altamente molháveis (p. ex., água sobre um vidro limpo), a força resultante será para cima. A coluna de água subirá até que a força ascendente seja equilibrada pelo peso da coluna de água. Em contraste, se o líquido não "molhar" as paredes (p. ex., Hg em vidro limpo tem um ângulo de contato de aproximadamente 140°), o menisco se curvará para baixo, e a força resultante da tensão superficial abaixa o nível do líquido no tubo.

A água tem uma grande resistência à tensão (força máxima por unidade de área que uma coluna de água pode suportar antes de quebrar).

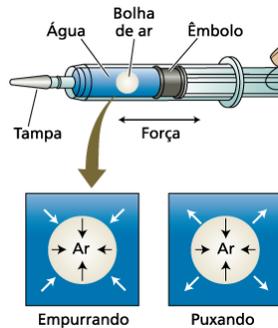


FIGURA 3.6 Uma seringa selada pode ser usada para criar pressões positivas e negativas em fluidos como a água. Empurrar o êmbolo ocasiona no fluido o desenvolvimento de uma pressão hidrostática positiva (setas brancas), que age na mesma direção que a força interfacial resultante da tensão superficial (setas pretas). Assim, uma pequena bolha de ar aprisionada dentro da seringa irá encolher à medida que a pressão aumenta. Puxar o êmbolo causa no fluido o desenvolvimento de uma tensão, ou pressão negativa. Bolhas de ar na seringa irão se expandir, se a força direcionada para fora exercida pelo fluido sobre a bolha (setas brancas) exceder a força para dentro resultante da tensão superficial da interface gás-líquido (setas pretas).

A expansão de bolhas de gás devido à tensão é conhecida como cavitação. A cavitação pode ter um efeito devastador sobre o transporte de água ao longo do xilema.

TABELA 3.1 Comparação de unidades de pressão

1 atmosfera	= 14,7 libras por polegada quadrada = 760 mm Hg (ao nível do mar, 45° de latitude) = 1,013 bar = 0,1013 MPa = 1,013 x 10⁵ Pa
--------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Um pneu de carro é geralmente inflado a cerca de 0,2 MPa.

A pressão da água em encanamentos domésticos é, em geral, 0,2-0,3 MPa.

A pressão da água a 5 m (15 pés) de profundidade é de aproximadamente 0,05 MPa.

Difusão e osmose

Os processos celulares dependem do transporte de moléculas tanto para dentro como para fora da célula.

A difusão é o movimento espontâneo de substâncias de regiões de concentração mais alta para regiões de concentração mais baixa.

Na escala celular, a difusão é o modo de transporte dominante.

A difusão de água por meio de uma barreira seletivamente permeável é referida como osmose.

➤ Difusão é o movimento líquido de moléculas por agitação térmica aleatória.

A difusão é explicada pela 1ª lei de Fick (1850):

$$J_s = - D_s \cdot \Delta c_s / \Delta x$$

Em que:

J_s : taxa de transporte que é expressa como densidade de fluxo ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$);

D_s : (coeficiente de difusão) é uma constante de proporcionalidade que mede a facilidade pela qual a substância s se move por um determinado meio;

Δc_s : a diferença de concentração da substância; e

Δx : a distância a ser percorrida pelo soluto.

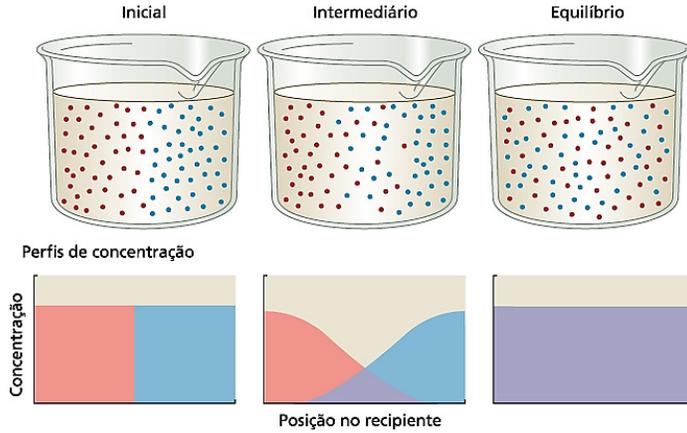


FIGURA 3.7 O movimento térmico de moléculas leva à difusão – à mistura gradual de moléculas e consequente dissipação de diferenças de concentração. Inicialmente, dois materiais contendo moléculas diferentes são postos em contato. Esses materiais podem ser sólidos, líquidos ou gasosos. A difusão mais rápida ocorre em gases, sendo mais lenta em líquidos e mais lenta ainda em sólidos. A separação inicial das moléculas é visualizada graficamente nos painéis superiores e os perfis de concentração correspondentes são mostrados nos inferiores, em função da posição. Com o tempo, a mistura e a aleatorização das moléculas diminuem o movimento líquido. Na situação de equilíbrio, os dois tipos de moléculas estão aleatoriamente (uniformemente) distribuídos.

A difusão é mais efetiva para curtas distâncias

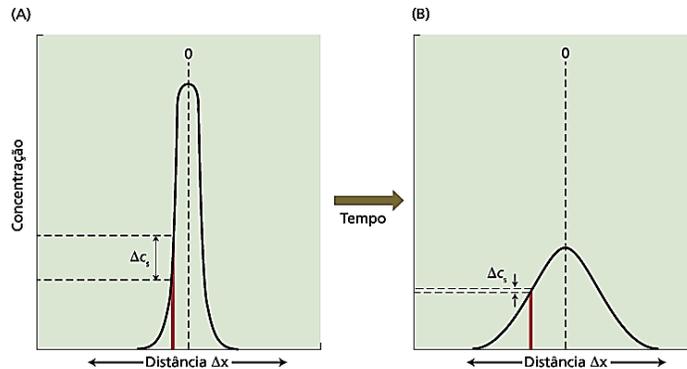


FIGURA 3.8 Representação gráfica do gradiente de concentração de um soluto que se difunde de acordo com a lei de Fick. As moléculas de soluto foram inicialmente colocadas no plano indicado no eixo x ("0"). (A) A distribuição das moléculas de soluto logo após o posicionamento no plano de origem. Observe que a concentração

cai abruptamente à medida que a distância da origem, x , aumenta. (B) A distribuição do soluto em um ponto de tempo mais tarde. A distância média das moléculas em difusão em relação à origem aumentou e a inclinação do gradiente tornou-se bem menos acentuada (segundo Nobel, 1999).

O tempo médio necessário para uma substância se difundir a certa distância aumenta com o quadrado da distância (L^2).

$$T_{\text{m\u00e9dio}} = K \cdot L^2 / D_s$$

K \u00e9 a constante que depende da geometria do sistema ($K=1$);
 D_s : coeficiente de difus\u00e3o de uma subst\u00e2ncia em determinado meio.

1. EM MEIO L\u00cdQUIDO:

O coeficiente de difus\u00e3o de glicose em \u00e1gua \u00e9 cerca de $10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$

- Di\u00e2metro da c\u00e9lula: 50 μm ($50 \times 10^{-6} \text{ m}$)
 $T_{\text{m\u00e9dio}} = (50 \times 10^{-6} \text{ m})^2 / 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} = \underline{2,5 \text{ segundos.}}$
- Dist\u00e2ncia de 1 m:
 $T_{\text{m\u00e9dio}} = (1 \text{ m})^2 / 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} = 10^9 \text{ s} = \underline{32 \text{ anos.}}$

$$T_{\text{m\u00e9dio}} = K \cdot L^2 / D_s$$

K \u00e9 a constante que depende da geometria do sistema ($K=1$);
 D_s : coeficiente de difus\u00e3o de uma subst\u00e2ncia em determinado meio.

2. EM MEIO GASOSO:

O coeficiente de difus\u00e3o de vapor de \u00e1gua \u00e9 $2,4 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$

- Epiderme foliar: 1 mm (10^{-3} m)
 $T_{\text{m\u00e9dio}} = (10^{-3} \text{ m})^2 / 2,4 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} = \underline{0,042 \text{ segundos.}}$

A osmose descreve o movimento líquido da água através de uma barreira seletivamente permeável

As membranas das células vegetais são seletivamente permeáveis, ou seja, permitem que a água e outras substâncias pequenas, sem carga, movam-se através delas mais rapidamente que solutos maiores e solutos com cargas (Stein, 1986).

Se a concentração de solutos é maior dentro da célula do que na solução que a envolve, a água irá se difundir para o interior da célula, porém os solutos são incapazes de se difundir para fora da célula.

O movimento resultante da água através de uma barreira seletivamente permeável é denominado *osmose*.

Na osmose, o volume disponível ao movimento do soluto é restringido pela membrana, e, portanto, a maximização da entropia é realizada pelo volume do solvente difundindo-se através da membrana para diluir os solutos.

Pode-se imaginar o que acontece quando se coloca uma célula vegetal viva em um béquer com água pura.

A presença de uma membrana seletivamente permeável significa que o movimento resultante da água irá continuar até que a expansão do volume celular **seja restringido mecanicamente pela presença de uma parede celular** de modo que a força que governa a entrada da água na célula é contrabalançada pela pressão exercida pela parede celular.

A resistência das paredes celulares à deformação origina uma força para dentro que aumenta a pressão hidrostática dentro da célula.

Osmose (origem da palavra grega para impulsionar) é uma expressão da pressão positiva gerada quando os solutos são confinados.

Em seguida, será visto como a osmose regula o movimento de água para dentro e para fora das células vegetais.

Será discutido, primeiramente, o conceito de uma força propulsora composta ou total, que representa o gradiente de energia livre da água.

Potencial hídrico

Todos os seres vivos, incluindo as plantas, requerem uma adição contínua de energia livre para manter e reparar suas estruturas altamente organizadas, assim como para crescer e se reproduzir.

Processos como reações bioquímicas, acúmulo de solutos e transporte em longa distância são movidos por um aporte de energia livre na planta.

O potencial químico da água representa o *status* de sua energia livre

Potencial químico é uma expressão quantitativa da energia livre associada a uma substância.

Em termodinâmica, energia livre representa o potencial para realizar trabalho, força x distância. A unidade do potencial químico é energia por mol da substância (J mol^{-1}).

O potencial químico representa a diferença entre o potencial de uma substância em um determinado estado e o potencial químico da mesma substância em um estado-padrão (uma grandeza relativa).

O potencial químico da água representa a energia livre associada com a água.

A água flui espontaneamente a partir de regiões de maior potencial químico para outras de menor potencial químico.

Historicamente, os fisiologistas vegetais têm usado um parâmetro relacionado, denominado potencial hídrico, definido como o potencial químico da água dividido pelo seu volume molal parcial (o volume de 1 mol de água: $18 \times 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$).

Essas unidades são equivalentes a unidades de pressão como o pascal, que é a unidade de medida comum para potencial hídrico.

$$\Psi_w = (\mu_w - \mu_w^0) / \bar{V}_w = \Delta\mu_w / \bar{V}_w$$

1 atmosfera = 14,7 libras por polegada quadrada
= 760 mm Hg (ao nível do mar, 45° de latitude)
= 1,013 bar
= 0,1013 MPa
= $1,013 \times 10^5$ Pa

0,987 atm = 1 bar = 0,1 MPa

1 bar = 10^6 bária

1 MPa (megapascal) = 10^6 pascal

Em geral, o potencial hídrico (Ψ_w) pode ser influenciado por três principais fatores: a pressão (Ψ_p), a concentração de solutos (Ψ_s) e a gravidade (Ψ_g).

O potencial hídrico de soluções pode ser dividido em componentes individuais, sendo escrito pelo seguinte somatório:

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

Nas discussões sobre água em solos secos e tecidos vegetais com conteúdos hídricos muito baixos, como sementes e paredes celulares, encontra-se frequentemente referência ao potencial mátrico, Ψ_m .

Sob essas condições, a água ocorre como uma camada muito delgada, talvez uma ou duas moléculas de profundidade, ligada a superfícies sólidas por interações eletrostáticas.

Essas interações não são facilmente separadas em seus efeitos sobre o Ψ_s e Ψ_p , sendo às vezes, combinadas em um único termo, o Ψ_m .

Níveis energéticos precisam ser definidos em relação a um referencial.

O estado de referência mais comumente utilizado para definir potencial hídrico é água pura sob temperatura ambiente e pressão atmosférica padrão.

A altura de referência é geralmente estabelecida ou na base da planta (em estudo de plantas inteiras), ou no nível do tecido sob exame (para estudos de movimento de água em nível celular).

SOLUTOS

O potencial de solutos ou osmótico representa o efeito de solutos dissolvidos sobre o potencial hídrico. Os solutos reduzem a energia livre da água por diluição desta.

O potencial de solutos pode ser estimado aproximadamente por:

$$\Psi_s = - RTc_s$$

R: constante dos gases ($8,32 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$);

T: temperatura absoluta (em graus Kelvin ou K);

c_s : concentração de solutos da solução (osmolalidade, mol L^{-1}).

Obs: o sinal negativo indica que os solutos dissolvidos reduzem o potencial hídrico da solução em relação ao estado de referência da água pura.

PRESSÃO

O termo Ψ_p é a pressão hidrostática da solução ($\Psi_p = \rho_w g h$), às vezes denominada de potencial de pressão.

A pressão hidrostática positiva dentro da célula é aquela que se refere à pressão de turgor.

O valor de Ψ_p também pode ser negativo, tal como ocorre no xilema e nas paredes entre as células, onde uma tensão ou pressão hidrostática negativa pode se desenvolver.

Pressões negativas são muito importantes para o movimento de água de longa distância na planta.

GRAVIDADE

A gravidade faz a água mover-se para baixo, a não ser que uma força igual e oposta se oponha à força da gravidade.

O termo Ψ_g depende da altura (h) da água acima do estado de referência dela, da densidade da água (ρ_w) e da aceleração da gravidade (g). Escreve-se como:

$$\Psi_g = \rho_w g h$$

em que $\rho_w g$ tem um valor de $0,01 \text{ MPa m}^{-1}$.

A componente gravitacional é geralmente omitida em considerações do transporte de água ao nível celular, porque diferenças neste componente entre células vizinhas são desprezíveis, se comparadas às diferenças no potencial osmótico e à pressão hidrostática.

Potencial hídrico das células vegetais

Em geral, as células vegetais têm potenciais hídricos ≤ 0 MPa.

Um valor negativo indica que a energia livre da água dentro da célula é menor do que aquela da água pura à temperatura ambiente, pressão atmosférica e mesma altura.

À medida que o potencial hídrico da solução circundante da célula muda, a água entrará ou deixará a célula por osmose.

Veremos cinco exemplos do comportamento osmótico da água em células vegetais.

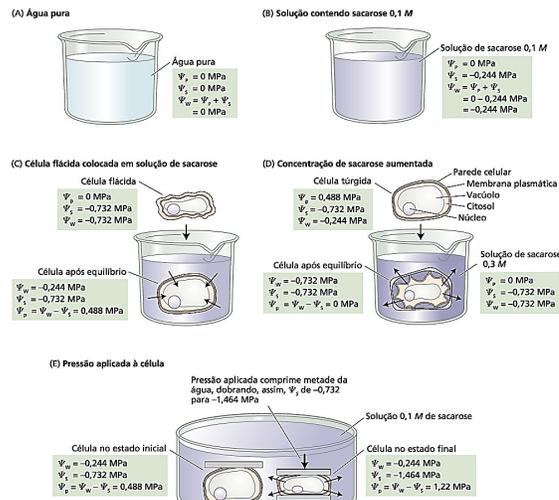
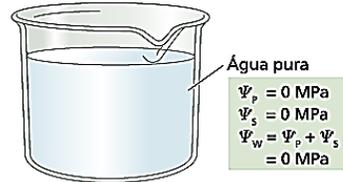


FIGURA 3.9 Cinco exemplos ilustram o conceito de potencial hídrico e seus componentes. (A) Água pura. (B) Uma solução contendo 0,1 M de sacarose. (C) Uma célula flácida (sem ar) é mergulhada em uma solução 0,1 M de sacarose. Uma vez que o potencial hídrico inicial da célula é menor do que o potencial hídrico da solução, a célula absorve água. Após o equilíbrio, o potencial hídrico da célula aumenta, igualando o potencial hídrico da solução, e o resultado é uma célula com uma pressão de turgor positiva. (D) O aumento da concentração de sacarose na solução faz a célula perder água. O aumento da concentração de sacarose baixa o potencial hídrico da solução, retira água da célula e, portanto, reduz a pressão de turgor celular. No caso, o protoplasto é capaz de se afastar da parede celular (i.e., a célula plasmolítica), pois moléculas de sacarose são capazes de passar pelos poros relativamente grandes das paredes celulares. Quando isto ocorre, a diferença de potencial hídrico entre o citoplasma e a solução ocorre ineiramente ao longo da membrana plasmática, e, assim, o protoplasto encolhe independentemente da parede celular. Por outro lado, quando uma célula seca ao ar (p. ex., a célula flácida em C), a plasmólise não ocorre, uma vez que a água retida por forças capilares na parede celular faz a membrana plasmática permanecer comprimida contra a parede celular mesmo quando o protoplasto perde volume. Assim, a célula (citoplasma + parede) encolhe como um todo, resultando na deformação mecânica da parede à medida que a célula perde volume. (E) Outra forma de fazer uma célula perder água é pressioná-la lentamente entre duas placas. Neste caso, metade da água celular é removida, de forma que o potencial osmótico aumenta por um fator 2.

A água entra na célula ao longo de um gradiente de potencial hídrico.

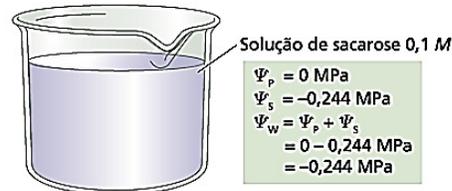
Primeiro, imagine um béquer aberto, cheio de água pura a 20 °C.

(A) Água pura



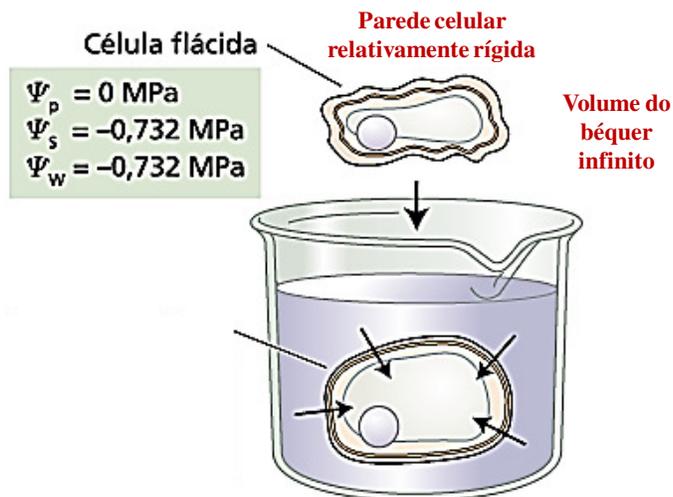
Agora, imagine dissolver sacarose na água até uma concentração de 0,1 M.

(B) Solução contendo sacarose 0,1 M



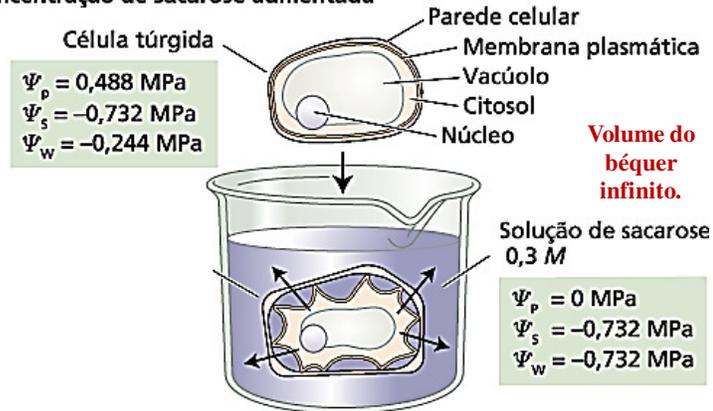
(C) Agora, considere uma célula flácida com uma concentração de solutos de 0,3 M colocada em uma solução de sacarose 0,1 M. O que acontecerá?

(Concentração interna de solutos de 0,3 M)



A água pode sair da célula por osmose em resposta a um gradiente de potencial hídrico.

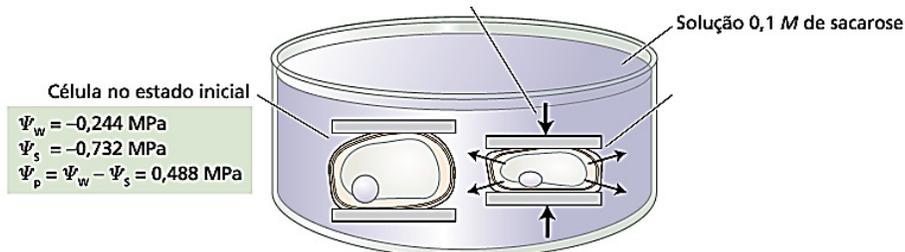
(D) Concentração de sacarose aumentada



Uma outra forma de fazer a célula perder água é pressioná-la entre duas placas.

(E) Pressão externa aplicada à célula

Pressão aplicada expulsa metade da água diminuindo, assim, o Ψ_s de -0,732 para -1,464 MPa.



Obs: Isto é análogo ao processo industrial de osmose reversa, no qual uma pressão aplicada externamente é usada para separar a água de solutos dissolvidos, forçando sua passagem por uma barreira semipermeável.

O Ψ_w e seus componentes variam com as condições de crescimento e sua localização dentro da planta

- Em folhas de plantas bem hidratadas, Ψ_w varia de -0,2 a cerca de -1,0 MPa em plantas herbáceas e a -2,5 MPa em árvores e arbustos.
- Folhas de plantas em climas áridos podem ter Ψ_w muito menores, caindo abaixo de -10 MPa sob as condições mais extremas.

Os valores de Ψ_s também podem variar consideravelmente com as condições de crescimento e sua localização dentro da planta

CÉLULAS	Ψ_s	Ψ_p
Dentro da célula	MPa	MPa
Células típicas bem irrigadas	-0,5 (-0,8 a -1,2 são mais típicos)	0,1 a 3,0 (dependendo do valor de Ψ_s)
Células de halófitas e de plantas que acumulam solutos orgânicos	Valores bem mais baixos (-2,5)	0,1 a 3,0 (dependendo do valor de Ψ_s)
Paredes celulares e no xilema	-0,1 a 0	-3,0 (tensão)

CÉLULAS	Potencial de solutos (Ψ_s)	Potencial de pressão (Ψ_p) (tensão)
Fora da célula	-0,1 a 0	-3,0

Em relação ao potencial hídrico de folhas maduras, pode-se resumir:

- **Dentro da célula: $\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$**
- **Fora da célula: $\Psi_w = \Psi_p$ ($-P = -2T r^{-1}$), aproximadamente, já que se despreza o Ψ_s .**

Tensão superficial (T) = $7,28 \times 10^{-8}$ MPa . m

Propriedades da parede celular e da membrana plasmática

Os elementos estruturais fazem importantes contribuições para as relações hídricas das células vegetais.

A elasticidade da parede celular define a relação entre pressão de turgor e volume celular, enquanto a permeabilidade à água da membrana plasmática e do tonoplasto influenciam a taxa na qual as células trocam água com suas vizinhanças.

Pequenas mudanças no volume da célula vegetal causam grandes variações na pressão de turgor (Ψ_p), que depende do grau de rigidez da parede celular que é dado pelo módulo volumétrico de elasticidade celular (ϵ). O ϵ representa a rigidez relativa da parede celular.

$$\epsilon = \Delta\Psi_p \cdot (\Delta V/V)^{-1}$$

onde $\Delta V/V$ é o volume celular relativo

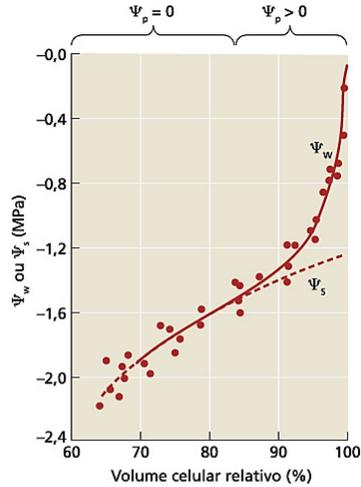


FIGURA 3.10 Relação entre os potenciais hídrico (Ψ_w) e osmótico (Ψ_s) e o volume celular relativo ($\Delta V/V$) em algodão (*Gossypium hirsutum*). Observe que o potencial hídrico (Ψ_w) decresce pronunciadamente com a redução inicial no volume celular relativo. Em comparação, o potencial osmótico (Ψ_s) muda pouco. À medida que o volume celular decresce abaixo de 90% neste exemplo, a situação se inverte: a maior parte da mudança no potencial hídrico é devida a uma queda no Ψ_s celular, acompanhada por uma mudança relativamente pequena na pressão de turgor (segundo Hsiao & Xu, 2000).

Uma comparação das relações hídricas celulares no interior de caules de cacto ilustra o importante papel das propriedades da parede.

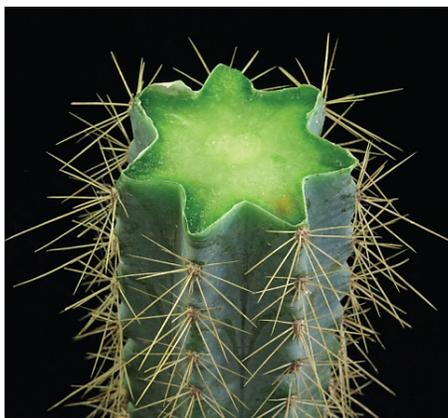


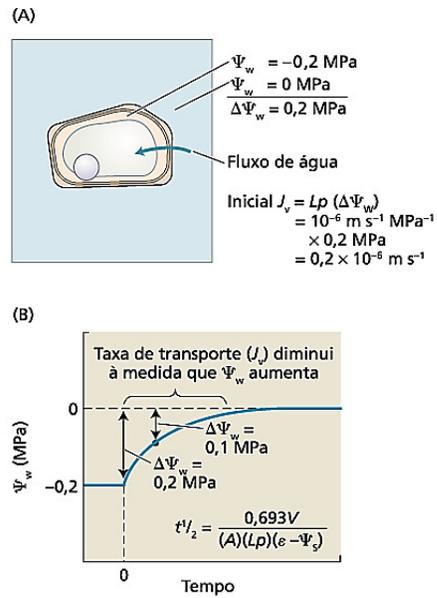
FIGURA 3.11 Corte transversal de um caule de cactos, mostrando uma camada fotossintética externa e um tecido não fotossintético interno, que funciona no armazenamento de água. Durante a seca, a água é perdida preferencialmente das células não fotossintéticas; assim, o status hídrico do tecido fotossintético é mantido (fotografia de David McIntyre).

Em cactos, a combinação de paredes celulares mais flexíveis e um decréscimo na concentração de solutos durante a seca permite que a água seja retirada preferencialmente das células de estocagem de água, assim ajudando a manter a hidratação dos tecidos fotossintéticos.

A taxa na qual as células ganham ou perdem água é influenciada pela condutividade hidráulica da membrana celular (L_p).

$$I_w = L_p (\Delta\Psi_w)$$

FIGURA 3.12 A taxa de transporte de água para dentro de uma célula depende da diferença de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) e da condutividade hidráulica da membrana celular (L_p). (A) Neste exemplo, a diferença de potencial hídrico inicial é 0,2 MPa e L_p é $10^{-6} \text{ m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$. Esses valores geram uma taxa de transporte inicial (J_v) de $0,2 \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1}$. (B) À medida que a água é absorvida pela célula, a diferença de potencial hídrico decresce com o tempo, levando a uma redução na taxa de absorção de água. Este efeito segue um curso temporal de decaimento exponencial, com um tempo de meia-vida ($t_{1/2}$) que depende dos seguintes parâmetros celulares: volume (V), área de superfície (A), condutividade (L_p), módulo volumétrico de elasticidade (ϵ) e potencial osmótico celular (Ψ_s).



A velocidade de transporte de água depende da força condutora ($\Delta\Psi_w$) e da condutividade hidráulica (L_p).

$$\text{Fluxo } (I_w) = L_p (\Delta\Psi_w) = \text{m s}^{-1}$$

L_p ($\text{m}^3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$) – Expressa a facilidade com que a água se move em um sistema.

O potencial de solutos é proporcional à concentração:

$$\Psi_{S_i} \cdot V_i = \Psi_{S_f} \cdot V_f$$

As aquaporinas facilitam o movimento de água através das membranas celulares

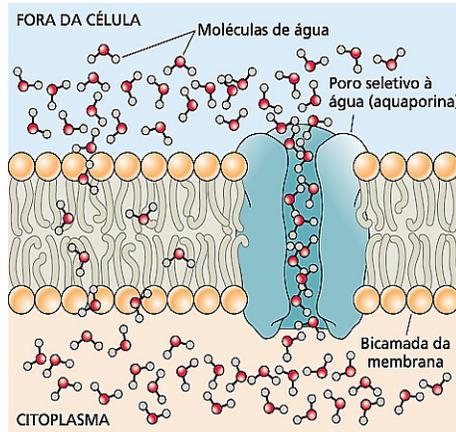


FIGURA 3.13 A água pode atravessar membranas vegetais por difusão de suas moléculas individuais por meio da bicamada lipídica da membrana, conforme mostrado à esquerda, e pela difusão linear de moléculas de água por meio de poros seletivos para a água, formados por proteínas integrais de membrana, como as aquaporinas.

As aquaporinas aumentam a velocidade do transporte de água, mas não a direção (a favor de um $\Delta\Psi_w$).

São reversivelmente reguladas em resposta a parâmetros fisiológicos, como os níveis intracelulares de pH e Ca^{2+} , além da fosforilação proteica, EROs e heteromerização.

O status hídrico da planta

O conceito de Ψ_w tem dois usos principais:

- 1. O Ψ_w controla o transporte de água através das membranas;**
- 2. O Ψ_w é comumente utilizado para determinar o status hídrico de uma planta.**

Os processos fisiológicos são afetados pelo *status* hídrico da planta

Devido à perda de água por transpiração, as plantas raramente estão em plena hidratação.

Durante períodos de seca, elas sofrem déficits hídricos que levam à inibição do crescimento e da fotossíntese.

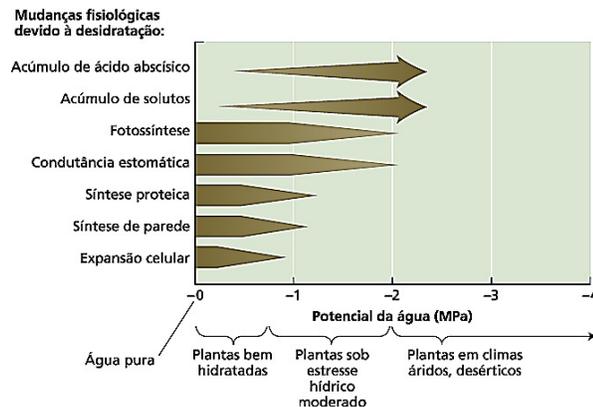


FIGURA 3.14 Sensibilidade de vários processos fisiológicos a alterações no potencial hídrico sob várias condições de crescimento. A intensidade da coloração da barra corresponde à magnitude do processo. Por exemplo, a expansão celular decresce à medida que o potencial hídrico cai (torna-se mais negativo). O ácido abscísico é um hormônio que induz o fechamento estomático durante o estresse hídrico (ver Capítulo 23) (segundo Hsiao & Acevedo, 1974).

A acumulação de solutos auxilia a manter a pressão de turgor e o volume das células

A capacidade de manter atividade fisiológica à medida que a água se torna menos disponível implica alguns custos.

A planta pode gastar energia para:

- acumular solutos para manter a pressão de turgor;
- investir no crescimento de órgãos não fotossintéticos, como raízes para aumentar a capacidade de absorção de água;
- ou formar vasos (xilema) capazes de suportar altas pressões negativas.

Portanto, as respostas fisiológicas à disponibilidade de água refletem um compromisso entre os benefícios advindos da capacidade de executar processos fisiológicos (p. ex.: crescimento) ao longo de uma vasta gama de condições ambientais e os custos associados com essa capacidade.

As halófitas têm valores muito baixos de Ψ_s . Um baixo Ψ_s reduz o Ψ_w celular o suficiente para permitir às células da raiz extraírem água da solução salina sem permitir que níveis excessivos de sais entrem ao mesmo tempo.

As plantas também podem exibir Ψ_s bastante negativos sob condições de seca.

O estresse hídrico, em geral, conduz a uma acumulação de solutos no citoplasma e no vacúolo das células vegetais, deste modo permitindo às células manter a pressão de turgor a despeito dos baixos potenciais hídricos.

Uma pressão de turgor positiva é importante por diversas razões.

1. O crescimento de células vegetais requer pressão de turgor para distender as paredes celulares: $TC = m (\Psi_p - Y)$;
2. Aumenta a rigidez mecânica de células e tecidos;
3. Manter a forma da célula;
4. Movimento de solutos no floema;
5. Movimento de folíolos, flores e estômatos.

Para facilitar a compreensão dos conceitos de Ψ_w e de seus componentes ao nível celular, vejamos o exemplo abaixo:

Uma célula com $\Psi_s = - 1,5$ MPa e $\Psi_p = 0,1$ MPa foi imersa em uma solução de volume infinito, cujo $\Psi_s = - 0,3$ 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?

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s \quad \text{e} \quad \Psi_{s_i} \times V_i = \Psi_{s_f} \times V_f$$