

UNIDADE III - Balanço hídrico das plantas

1. Introdução
2. A água no solo
3. Absorção de água pelas raízes
4. Transporte de água através do xilema
5. Movimento de água da folha para a atmosfera
6. Transpiração: Conceito, vantagens e desvantagens, trocas de energia, difusão de vapor através dos estômatos
7. Abertura e fechamento dos estômatos; Fatores que afetam: suprimento de água, umidade relativa (U.R.) do ar, temperatura, luz e CO₂
8. Forças responsáveis pelo movimento de água através da planta
9. Déficit hídrico
 - 9.1. Ocorrência de déficit hídrico diário
 - 9.2. Murcha incipiente e permanente
10. Visão geral: o *continuum* solo-planta-atmosfera

Introdução

A vida na atmosfera da Terra apresenta um formidável desafio para as plantas terrestres.

Por um lado, a atmosfera é fonte de CO₂, necessário para a fotossíntese. Por outro, a atmosfera é bastante seca, levando a uma perda líquida de água devido à evaporação.

Como as plantas carecem de superfícies que permitam a difusão para seu interior de CO₂ e que ao mesmo tempo impeçam a perda de água, a absorção de CO₂ expõe as plantas ao risco de desidratação.

Esse problema é aumentado porque o gradiente de concentração para a absorção de CO_2 é muito menor (50 vezes) do que o gradiente que regula a perda de água.

Para satisfazer às demandas contraditórias de maximizar a absorção de CO_2 enquanto limitam a perda de água, as plantas desenvolveram adaptações para controlar a perda de água das folhas e repor a água perdida para a atmosfera.

Em seguida, serão examinados os mecanismos e as forças motoras que atuam no transporte de água dentro da planta e entre a planta e seu ambiente.

Movimento de água do solo até a atmosfera através da planta

Para o entendimento do movimento de água através do SSPA, se faz necessário conhecer:

1. Os componentes do Ψ_w nos diferentes meios através dos quais a água irá se movimentar;
2. O caminho que a água deverá percorrer em cada um destes meios;
3. As forças responsáveis pelo movimento de água.

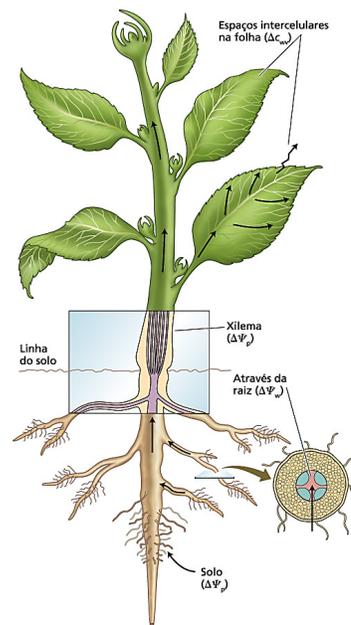


FIGURA 4.1 Principais forças propuloras do movimento de água do solo através da planta para a atmosfera: diferenças em concentração de vapor de água (ΔC_w), pressão hidrostática ($\Delta\Psi_p$) e potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$).

A água no solo

O conteúdo de água e sua taxa de movimento no solo dependem em grande parte do tipo e da estrutura do solo.

Solo	diâmetro das partículas (μm)	área superficial (m^2/g de solo)
Arenoso	1.000 ou mais	< 1 - 10
Argila	Menores que 2	100 - 1.000

CARACTERÍSTICAS

- ARENOSO**
- Grandes canais entre as partículas;
 - Pequena área superficial das partículas;
 - **Baixa capacidade de retenção de água.**
- ARGILOSO**
- Pequenos canais entre as partículas;
 - Grande área superficial das partículas;
 - Grande capacidade de retenção de água.

Com o auxílio de substâncias orgânicas como o húmus, as partículas de argila podem agregar-se em “torrões”, possibilitando a formação de grandes canais que ajudam a melhorar a aeração e a infiltração de água no solo.

Em solos arenosos, os espaços entre as partículas são tão grandes que a água tende a drenar (ação da gravidade) a partir deles e a permanecer somente nas superfícies das partículas ou nos interstícios entre elas.

Em solos argilosos, os canais são tão pequenos que muita água é retida contra a força gravitacional.

Poucos dias após ser saturado pela chuva ou irrigação, um solo argiloso pode reter 40% da água por unidade de volume.

Por outro lado, os solos arenosos, em geral, retêm somente 15% de água por volume depois de completamente molhado.

Uma pressão hidrostática negativa na água do solo diminui o potencial hídrico do solo

Da mesma forma que o Ψ_w nas células vegetais, o Ψ_w dos solos pode ser decomposto em 3 componentes:

$$\Psi_w (\text{solo}) = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g$$

O potencial osmótico (Ψ_s) da água do solo é geralmente desprezível, pois, excetuando os solos salinos, as concentrações de solutos são baixas; um valor típico pode ser -0,02 MPa. Em solos que contêm uma concentração substancial de sais, o Ψ_s pode ser **significante, talvez até -0,2 MPa (solos salinos).**

O segundo componente do Ψ_w é a pressão hidrostática (Ψ_p). Para solos úmidos, Ψ_p é muito próximo de zero. À medida que o solo seca (desidrata), o Ψ_p decresce e pode tornar-se muito negativo. ➡

De onde vem a pressão negativa da água do solo?

Lembre-se da discussão sobre capilaridade, em que a água tem uma alta tensão superficial que tende a minimizar as interfaces ar-água.

No entanto, devido às forças de adesão, a água também tende a se prender às partículas do solo. ☆

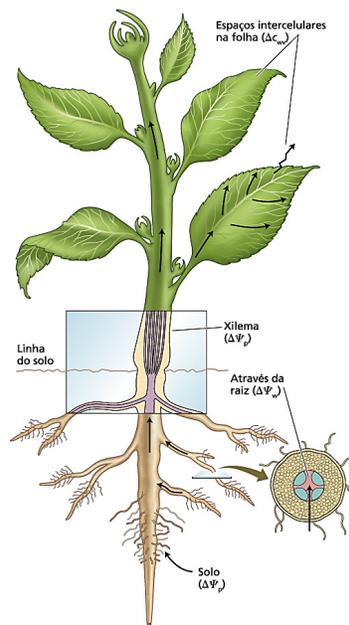


FIGURA 4.1 Principais forças propulsoras do movimento de água do solo através da planta para a atmosfera: diferenças em concentração de vapor de água (Δc_w), pressão hidrostática ($\Delta \Psi_p$) e potencial hídrico ($\Delta \Psi_s$).

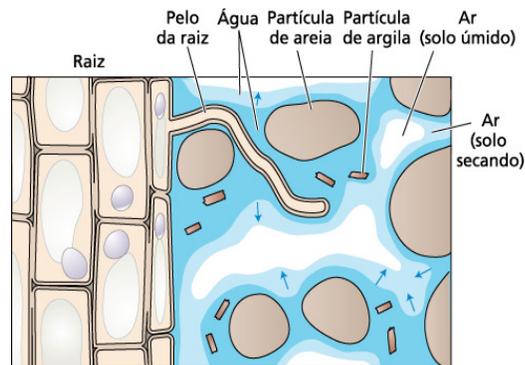


FIGURA 4.2 Os pelos da raiz fazem um contato íntimo com as partículas do solo e amplificam grandemente a área de superfície utilizada para a absorção de água pela planta. O solo é uma mistura de partículas (areia, argila, silte e material orgânico), água, solutos dissolvidos e ar. A água é adsorvida à superfície das partículas do solo. À medida que a água é absorvida pela planta, a solução do solo recua para pequenos compartimentos, canais e fissuras entre as partículas do solo. Nas interfaces ar-água, este recuo faz a superfície da solução do solo desenvolver um menisco côncavo (interfaces curvas entre ar e água, marcadas na figura por flechas), desenvolvendo uma tensão (pressão negativa) na solução por meio da tensão superficial. À medida que mais água é removida do solo, a curvatura dos meniscos ar-água aumenta, gerando tensões maiores (pressões mais negativas).

A água em uma superfície curva desenvolve uma pressão, negativa, que pode ser estimada pela fórmula:

$$\Psi_p = \frac{-2T}{r}$$

Onde:

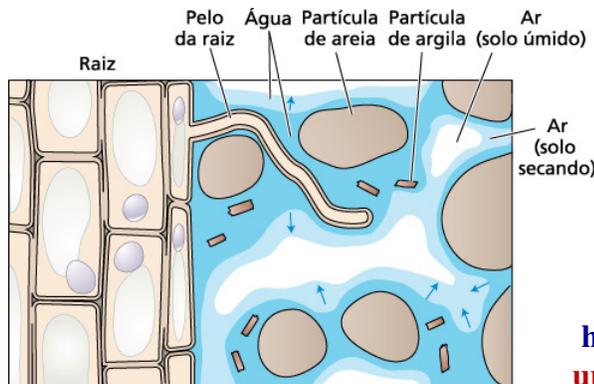
T é a tensão superficial da água ($7,28 \times 10^{-8}$ MPa m);

r é o raio de curvatura da interface ar-água.

Uma curvatura de $r = 1 \mu\text{m}$ (mais ou menos o tamanho das maiores partículas de argila) originará Ψ_p de -0,15 MPa.

O Ψ_p pode atingir facilmente valores de -1 a -2 MPa à medida que a interface ar-água recuar para o interior dos espaços menores entre as partículas de argila.

A água move-se pelo solo por fluxo de massa



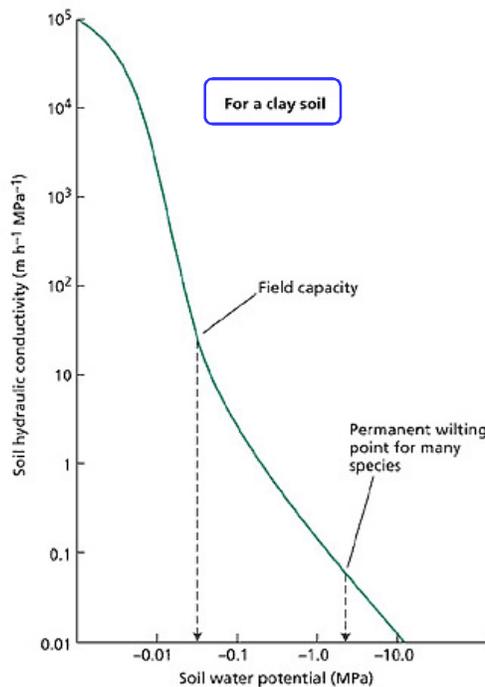
$$I_{w(\text{solo})} = L_p (\Delta\Psi_p)$$

desde que no solo o

$$\Psi_w \cong \Psi_p$$

A condutividade hidráulica (L_p) do solo é uma medida da facilidade com que a água se move pelo solo, e varia com o tipo de solo e com seu conteúdo de água.

Logo, a água se movimentando no solo, na maior parte das vezes, por fluxo de massa.



Condutividade hidráulica do solo em função do potencial hídrico do solo.

A diminuição da condutividade quando o solo seca é devida primariamente à circulação de ar no solo que substitui a água.

À medida que o ar move-se, os caminhos para o fluxo de água entre as partículas do solo tornam-se menores e mais tortuosos, e o fluxo se torna mais difícil.

A forma geral desta curva é representativa de muitos solos, mas a forma de um determinado solo pode ser influenciada pelo tamanho das partículas e pelo teor de matéria orgânica.

- **Capacidade de campo (CC)** é o conteúdo de água de um solo após ter sido saturado com água e permitida a drenagem do excesso de água (força gravitacional).
- Ela é maior em solos argilosos e com alto teor de húmus (poucos dias após terem sido saturados, eles podem reter 40% da água por unidade de volume) e menor em solos arenosos (retêm somente 15% de água por volume após a saturação).
- **Ponto de murcha permanente (PMP)** é o valor do potencial hídrico do solo no qual as plantas não podem manter a turgescência mesmo à noite, na ausência da transpiração.
- Isto significa que o Ψ_w do solo = Ψ_s da folha = Ψ_w da folha (neste caso o Ψ_p da folha é zero).
- Visto que o Ψ_s varia com a espécie vegetal, o PMP depende não apenas do solo, mas, principalmente, da espécie vegetal.

Absorção de água pelas raízes

O contato entre a superfície das raízes e o solo fornece a área superficial para a absorção de água, que é maximizada pelo crescimento das raízes e produção dos pelos radiculares no solo. A água penetra mais prontamente na raiz próximo da região apical.

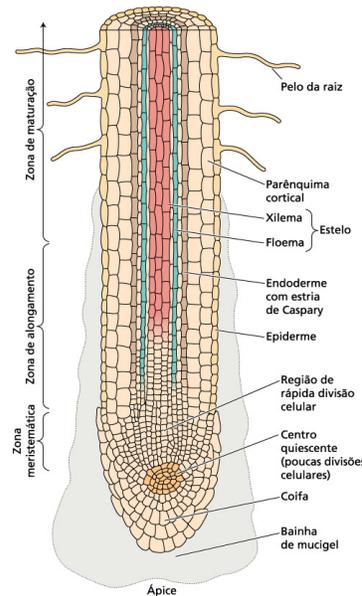
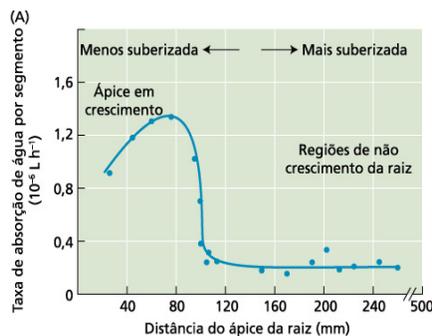


FIGURA 5.9 Seção longitudinal diagramática da região apical da raiz. As células meristemáticas estão localizadas próximas ao ápice da raiz. Essas células geram a coifa e os tecidos superiores da raiz. Na zona de alongamento, as células se diferenciam para produzir xilema, floema e córtex. Os pelos da raiz, formados em células epidérmicas, aparecem primeiro na zona de maturação.



Taxa de absorção de água em várias posições ao longo de uma raiz de abóbora

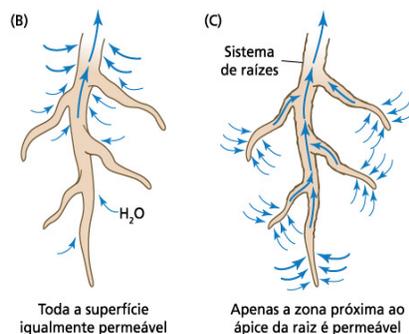


FIGURA 4.3 Taxa de absorção de água em várias posições ao longo de uma raiz de abóbora (*Curcubita pepo*) (A). Diagrama da absorção de água, onde toda a superfície da raiz é igualmente permeável (B) ou é impermeável em regiões mais velhas devido à deposição de suberina (C). Quando as superfícies das raízes são igualmente permeáveis, a maior parte da água entra junto ao topo do sistema de raízes, com as regiões mais distais sendo hidraulicamente isoladas à medida que a sucção no xilema é aliviada devido ao influxo de água. A diminuição da permeabilidade das regiões mais velhas da raiz permite que as tensões no xilema se estendam além no sistema de raízes, permitindo a absorção de água pelas suas regiões distais (A, segundo Kramer & Boyer, 1995).

O contato íntimo entre a superfície das raízes e o solo é facilmente rompido quando este é perturbado, razão pela qual as plantas e as plântulas recentemente transplantadas precisam ser protegidas da perda de água durante os primeiros dias após o transplante.

A partir daí, o novo crescimento das raízes no solo restabelece o contato solo-raiz e a planta pode suportar melhor o estresse hídrico.

A água se move na raiz pelas rotas apoplástica, simplástica e transmembrana

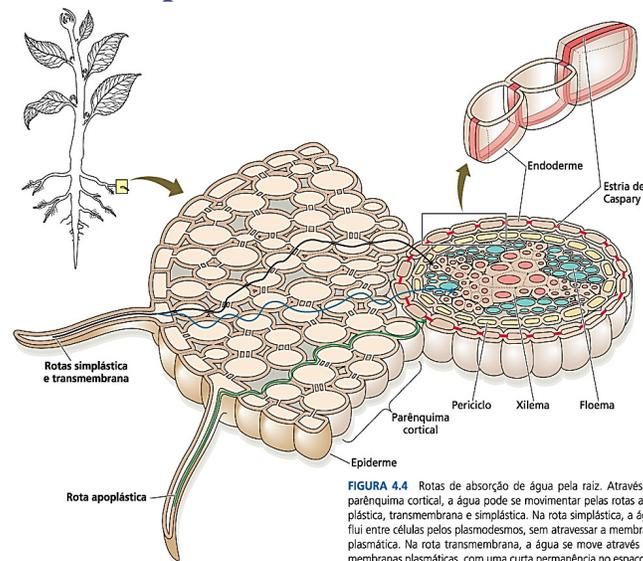


FIGURA 4.4 Rotas de absorção de água pela raiz. Através do parênquima cortical, a água pode se movimentar pelas rotas apoplástica, transmembrana e simplástica. Na rota simplástica, a água flui entre células pelos plasmodesmos, sem atravessar a membrana plasmática. Na rota transmembrana, a água se move através das membranas plasmáticas, com uma curta permanência no espaço da parede celular. Na endoderme, a rota apoplástica é bloqueada pela estria de Caspary.

Apesar da importância relativa das três rotas não ter sido ainda completamente estabelecida, experimentos com a técnica da sonda de pressão indicam um papel importante para as membranas celulares no movimento de água através do parênquima cortical de raízes (Bramley et al., 2009).

E apesar de existirem três rotas, a água não se move de acordo com um único caminho escolhido, mas onde quer que os gradientes e resistências a dirijam.

Na endoderme, o movimento de água através do apoplasto é obstruído pela estria de Caspary.

A estria de Caspary quebra a continuidade da rota apoplástica, forçando a água e os solutos a passarem pela membrana a fim de atravessarem a endoderme.

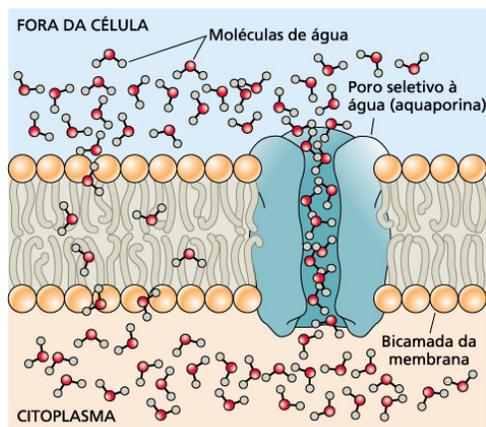


FIGURA 3.13 A água pode atravessar membranas vegetais por difusão de suas moléculas individuais por meio da bicamada lipídica da membrana, conforme mostrado à esquerda, e pela difusão linear de moléculas de água por meio de poros seletivos para a água, formados por proteínas integrais de membrana, como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

A repressão gênica de aquaporinas reduz a condutividade hidráulica de raízes e pode resultar na fácil murcha das plantas (Siefritz et al. 2002) ou que compensam pela produção de sistemas de raízes maiores (Martre et al. 2002).

A necessidade da água em se mover simplasticamente através da endoderme ajuda a explicar por que a permeabilidade das raízes à água depende tão fortemente da presença de aquaporinas.

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

A absorção de água decresce quando as raízes são submetidas a baixas temperaturas ou condições anaeróbicas ou tratadas com inibidores respiratórios.

Até recentemente não havia explicação para a conexão entre respiração da raiz e absorção de água, ou para a murcha de plantas em locais alagados.

Sabe-se agora que a permeabilidade de aquaporinas pode ser regulada em resposta ao pH intracelular (Tournaire-Roux et al., 2003).

Taxas reduzidas de respiração, em resposta à baixa temperatura ou a condições anaeróbicas, podem levar a aumentos de pH intracelular.

Esse aumento no pH citoplasmático altera a condutância das aquaporinas nas células da raiz, resultando em raízes menos permeáveis à água.

O fato das aquaporinas poderem ser abertas ou fechadas em resposta ao pH proporciona um mecanismo pelo qual as raízes podem alterar ativamente sua permeabilidade à água em resposta a seu ambiente local.

O acúmulo de solutos no xilema pode gerar “pressão de raiz”.

A pressão de raiz pode ter valores que variam entre 0,05 a 0,2 MPa (tipicamente ela é menor que 0,1 MPa).

Ela origina o processo de gutação (hidatódios).



FIGURA 4.5 Gutação em folhas de morangueiro (*Fragaria grandiflora*). De manhã cedo, as folhas secretam gotículas de água pelos hidatódios, localizados nas margens das folhas. Flores jovens também podem exibir gutação (cortesia de R. Aloni).

A probabilidade de ocorrência de pressão de raiz é maior quando os potenciais hídricos do solo são altos e as taxas de transpiração são baixas.

A gutação é mais evidente quando a transpiração é suprimida e a umidade relativa é alta, como à noite.

A existência de pressões positivas no xilema à noite pode ajudar a dissolver bolhas de gás anteriormente formadas e, assim, desempenhar uma função importante na reversão de efeitos deletérios da cavitação.

Transporte de água através do xilema

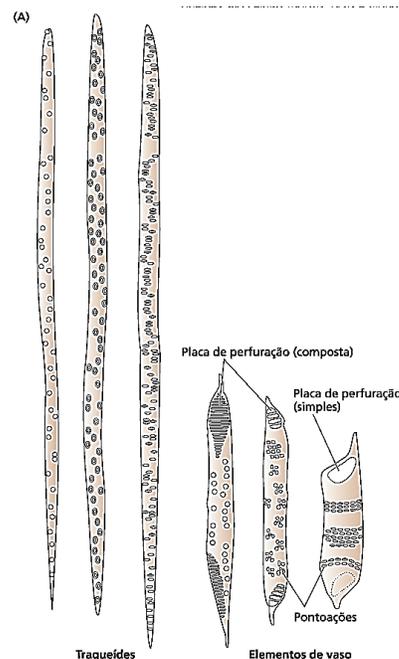
Na maioria das plantas o xilema constitui a parte mais longa da rota de transporte de água. Em uma planta de 1 m de altura, mais de 99,5% da rota de transporte de água encontra-se dentro do xilema; em árvores altas, o xilema representa uma fração maior da rota.

Comparado com o movimento de água por camadas de células vivas, o xilema é uma rota simples, de baixa resistência.

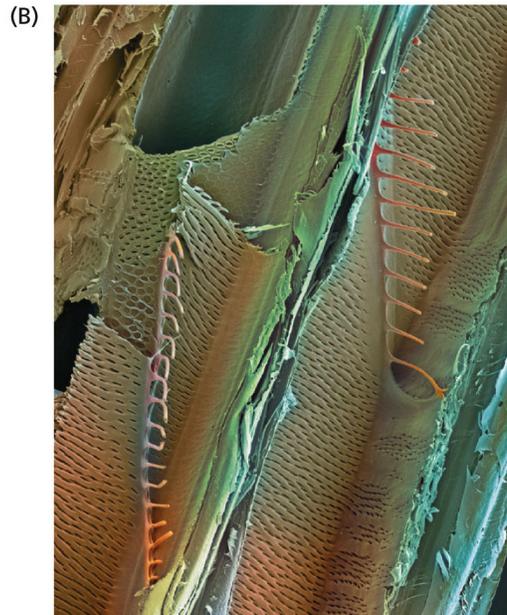
O xilema consiste em dois tipos de elementos traqueais.

As células condutoras no xilema têm uma anatomia especializada que lhes permite transportar grandes quantidades de água com grande eficiência.

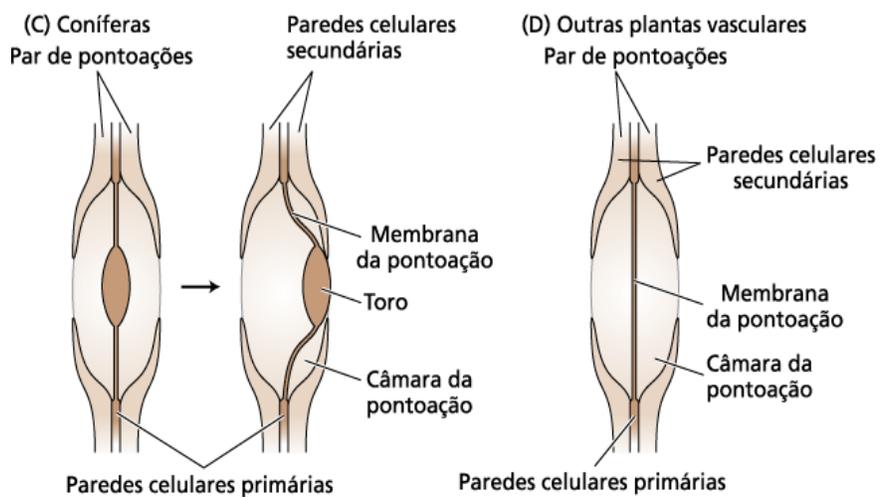
Os traqueídes e elementos de vaso (encontrados somente em angiospermas, em um pequeno número de gimnospermas chamado *Gnetales* e em algumas pteridófitas).

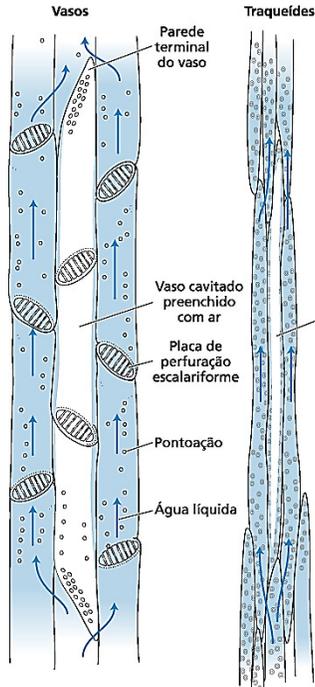


Elementos traqueais:
eletromicrografia
de varredura de
madeira de
carvalho
mostrando dois
elementos de vaso e
pontuações.



Elementos traqueais: Pontuações





As paredes terminais perfuradas permitem que os elementos de vaso sejam empilhados pela extremidades para formar um conduto denominado **vaso**.

As plantas minimizam as consequências da cavitação do xilema.

FIGURA 4.7 Vasos (esquerda) e traqueídes (direita) de uma série de rotas paralelas e interconectadas para o movimento de água. A cavitação bloqueia o movimento de água por causa da formação de condutos cheios de ar (embolizados). Uma vez que os condutos do xilema são interconectados por aberturas ("pontoações areoladas") em suas paredes secundárias espessas, a água pode desviar do vaso bloqueado, movendo-se para elementos traqueais adjacentes. Os poros muito pequenos nas membranas das pontoações ajudam a impedir que embolismos se espalhem entre os condutos do xilema. Assim, no diagrama da direita, o gás está contido dentro de uma única traqueíde cavitada. No diagrama da esquerda, o gás preencheu todo o vaso cavitado, aqui mostrado como composto por três elementos de vaso, separados por placas de perfuração escalariformes (parecendo os degraus de uma escada). Na natureza, os vasos podem ser muito longos (até vários metros de comprimento) e, portanto, compostos por vários elementos de vaso.

A água se move através do xilema por fluxo de massa acionado por pressão

- O fluxo de massa acionado por pressão da água é responsável pelo transporte a longa distância de água no xilema.
- Ele também é responsável pelo fluxo de água através do solo e pelas paredes celulares dos tecidos vegetais.
- Em contraste à difusão de água através de membranas semipermeáveis, o fluxo de massa acionado por pressão é independente do gradiente de concentração de solutos, visto que variações na viscosidade são desprezíveis.

O fluxo de massa (vazão) é explicado pela equação de Poiseuille (1797-1869):

$$\text{Taxa do fluxo de volume (m}^3 \text{ s}^{-1}) = (\pi r^4 / 8\eta) (\Delta\Psi_p / \Delta x)$$

Em que:

r é o raio da tubulação;

η (eta) é a viscosidade do líquido;

$\Delta\Psi_p / \Delta x$ é o gradiente de pressão.

$$\text{Velocidade do fluxo (m s}^{-1}) = (r^2 / 8\eta) (\Delta\Psi_p / \Delta x)$$

OBS: πr^2 é a área transversal do tubo.

O movimento de água através do xilema requer um $\Delta\Psi_p$ menor do que através de células vivas

O xilema proporciona uma rota de baixa resistividade ao movimento de água. Alguns valores numéricos ajudarão a apreciar a extraordinária eficiência do xilema.

Para fins de comparação, será usado:

➤ velocidade de transporte = $4 \text{ mm s}^{-1} = 4 \times 10^{-3} \text{ m s}^{-1}$;

➤ raio do vaso = $40 \text{ }\mu\text{m} = 4 \times 10^{-5} \text{ m}$ (uma velocidade alta para um vaso desta dimensão).

❖ ATRAVÉS DO XILEMA (via apoplástica):

Utilizando a equação de Poiseuille modificada,

$I_t = (r^2 / 8\eta) (\Delta\Psi_p / \Delta x)$ (onde $\eta = 10^{-3} \text{ Pa s}$), então:

$$\Delta\Psi_p = 0,02 \text{ MPa m}^{-1} = \underline{2 \times 10^{-2} \text{ MPa m}^{-1}}$$

❖ ATRAVÉS DA CÉLULA (via transmembranar):

- utilizando a equação $I_t = L_p (\Delta\Psi_p)$, onde:
 $L_p = 4 \times 10^{-7} \text{ m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$;
 Comprimento da célula = $100 \mu\text{m} = 10^{-4} \text{ m}$, então:
- $\Delta\Psi_p = 4 \times 10^{-3} \text{ m s}^{-1} / 4 \times 10^{-7} \text{ m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$
- $\Delta\Psi_p = 10^4 \text{ MPa} \times 2 \text{ membranas}$,
- $\Delta\Psi_p = 2 \times 10^4 \text{ MPa} / 10^{-4} \text{ m} = \underline{2 \times 10^8 \text{ MPa m}^{-1}}$, então:

$$R = 2 \times 10^8 \text{ MPa m}^{-1} / 2 \times 10^{-2} \text{ MPa m}^{-1} = 10^{10}$$

$R = 10^{10}$

O gradiente de pressão desenvolvido no xilema como resultado da transpiração deve ser suficiente para mover a água nas velocidades observadas

De acordo com a literatura, tem-se que, para suportar a coluna de água contra a força da gravidade em um caule na vertical deve existir um gradiente de pressão de $0,01 \text{ MPa m}^{-1}$;

De acordo com os dados existentes de diâmetro de vasos, de velocidade de fluxo e de permeabilidade da madeira, vimos que deve existir um gradiente de pressão de $0,01 \text{ MPa m}^{-1}$ para que a água possa movimentar-se contra a gravidade;

Portanto, para elevar a coluna de água contra a gravidade precisa-se de um gradiente de pressão de pelo menos $0,02 \text{ MPa m}^{-1}$.

A diferença de pressão necessária para elevar a água ao topo de uma árvore de 100 m é de 2 MPa .

A teoria da coesão-tensão explica o transporte de água no xilema

Em teoria, os gradientes necessários para mover água através do xilema poderiam resultar da geração:

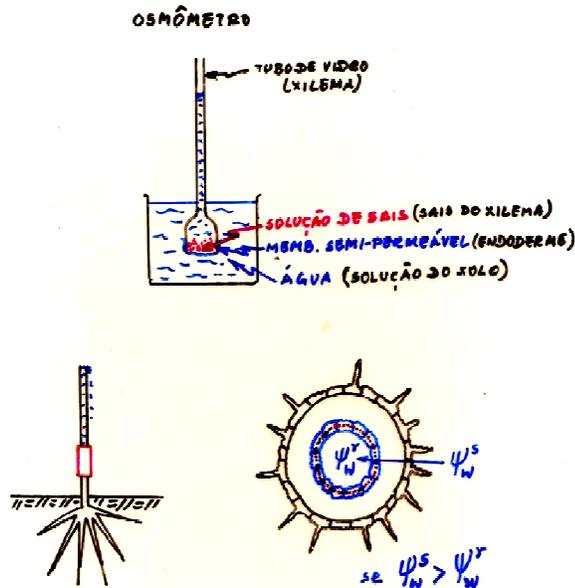
- de pressões positivas na base da planta (**pressão radicular - gutação**); ou
- de pressões negativas (**tensão**) desenvolvidas no topo da planta (em função da **transpiração**).

Forças responsáveis pelo movimento de água através da planta

Como vimos, a água movimenta-se do solo para o cilindro central **através do apoplasto e do simplasto**, sendo a força responsável por este movimento o gradiente de Ψ_w entre o solo e o cilindro central.

Como este gradiente é mantido? Ou seja, por que $\Psi_w^{\text{solo}} > \Psi_w^{\text{raiz}}$?

Qual a força responsável pelo movimento de água do cilindro central até as folhas?



Por que o Ψ_W^R é mantido baixo?

$$\Psi_W^R = \Psi_S^R + \Psi_P^R$$

Ψ_S^R é função do acúmulo de sais na raiz;

Ψ_P^R é função da transpiração.

Em 1948 o fisiologista holandês von den Honert descreveu o movimento de água através do SSPA como um processo catenário (analogia com o transporte da corrente elétrica através de um condutor com várias resistências).

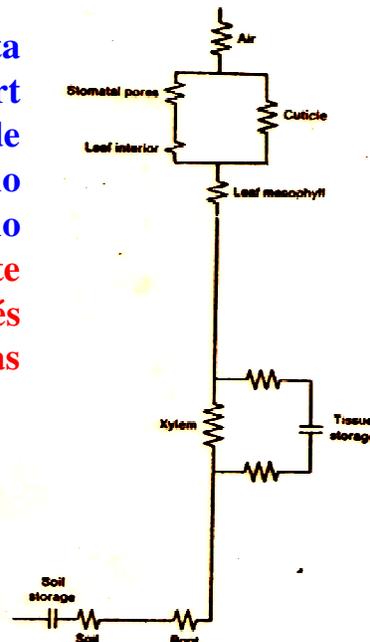
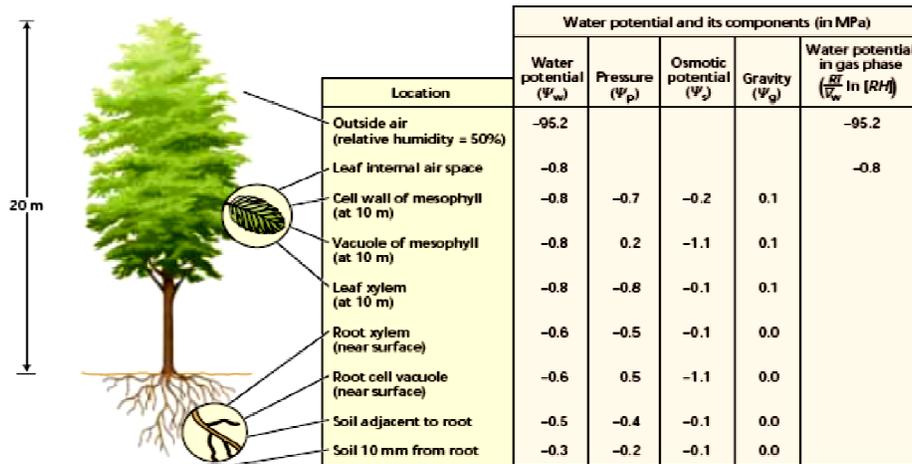


Figure 9-1. Diagram comparing the flow of water through the soil-plant-atmosphere continuum (SPAC) with the flow of an electrical current along a potential gradient and through a series of resistances and capacitances. [After P. J. Kramer, *Plant and Soil Water Relations*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1969]



$$F_t = \Delta\Psi_w / \Sigma r$$

A maior resistência coincide com a maior diferença de Ψ_w que existe entre as paredes das células do mesofilo e o ar exterior.

Fluxo de água através da planta

$$F_t = \Delta\Psi_w / \Sigma r \text{ (Equilíbrio dinâmico)}$$

$$F_t = \Psi_w^s - \Psi_w^r / R_r = \Psi_w^r - \Psi_w^f / R_x = \Psi_w^f - \Psi_w^a / R_f \therefore$$

$$F_t = -0,3 - (-0,6) / R_r = -0,6 - (-0,8) / R_x = -0,8 - (-95,2) / R_f$$

$$F_t = 0,3 / R_r = 0,2 / R_x = 94,4 / R_f \therefore$$

$$R_f = 472 R_x \text{ , } R_f = 315 R_r \text{ e } R_r = 1,5 R_x$$

Desde que r_f é o fator limitante ao transporte de água, façamos uma subdivisão de r_f em r_r e r_a , onde:

r_r é a resistência ao movimento de água dentro da folha até as paredes celulares (estado líquido);

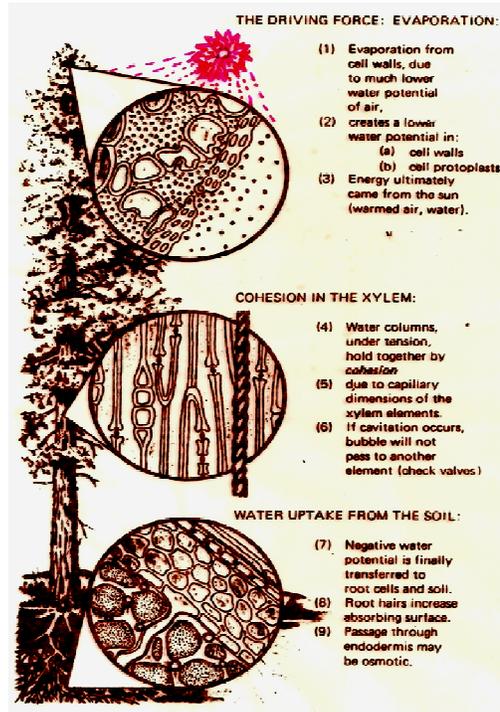
r_a é a resistência ao movimento de água das paredes celulares para a atmosfera exterior (vapor de água).

$$\frac{\Psi_w^s - \Psi_w^f}{r_r + r_x + r_{f'}} = \frac{\Psi_w^{f'} - \Psi_w^a}{r_a} = \frac{-0,3 - (-0,8)}{r_r + r_x + r_{f'}} = \frac{-0,8 - (-95,2)}{r_a} \therefore$$

$$r_a = 94,4 (r_r + r_x + r_{f'})$$

Conclui-se, portanto, que o fator limitante para o movimento de água através da planta é a resistência dada pelas paredes celulares, espaços intercelulares, câmara subestomática, estômatos e camada de vapor de água adjacente à folha.

A consequência lógica do que acabamos de discutir é a teoria da coesão-tensão de ascensão da seiva proposta por Dixon & Joly em 1894, mas ganhou popularidade somente em 1914.



A existência de uma pressão negativa no xilema tem sido confirmada experimentalmente por Scholander *et al.* (1965).

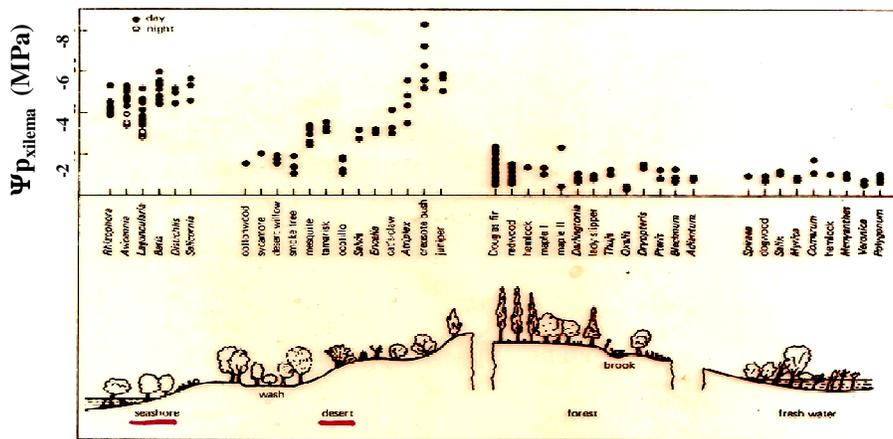


Figure 4-15 Negative sap pressures in a variety of flowering plants, conifers, and ferns. Most measurements were taken with a pressure bomb during the daytime in strong sunlight. Night values in all cases are likely to be several tenths of megapascals higher (less negative). (From Scholander *et al.*, 1965, used by permission.)

A pressão negativa que causa a ascensão da água através do xilema desenvolve-se na superfície das paredes celulares da folha.

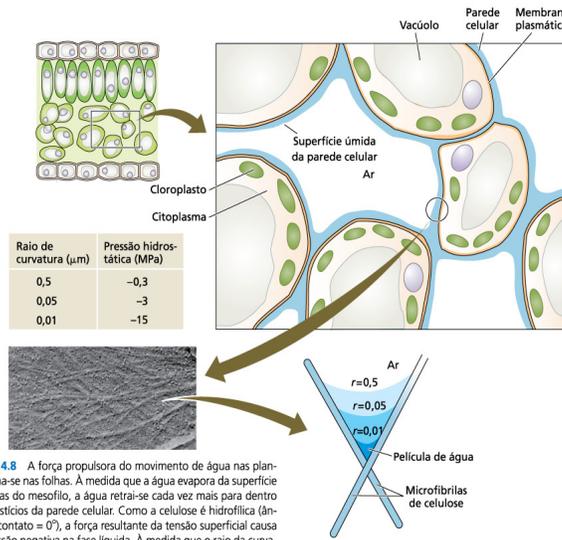


FIGURA 4.8 A força propulsora do movimento de água nas plantas origina-se nas folhas. A medida que a água evapora da superfície das células do mesófilo, a água retrai-se cada vez mais para dentro dos interstícios da parede celular. Como a celulose é hidrofílica (ângulo de contato = 0°), a força resultante da tensão superficial causa uma pressão negativa na fase líquida. A medida que o raio da curvatura dessas interfaces ar-água decresce, a pressão hidrostática torna-se mais negativa, conforme cálculo pela Equação 4.1 (micrografia de Gunning & Steer, 1996).

$$\Psi_p = - 2T / r$$

T é a tensão superficial da água (7,28 x 10⁻⁸ MPa x m);

r é o raio de curvatura da interface ar-água.

Movimento de água da folha para a atmosfera

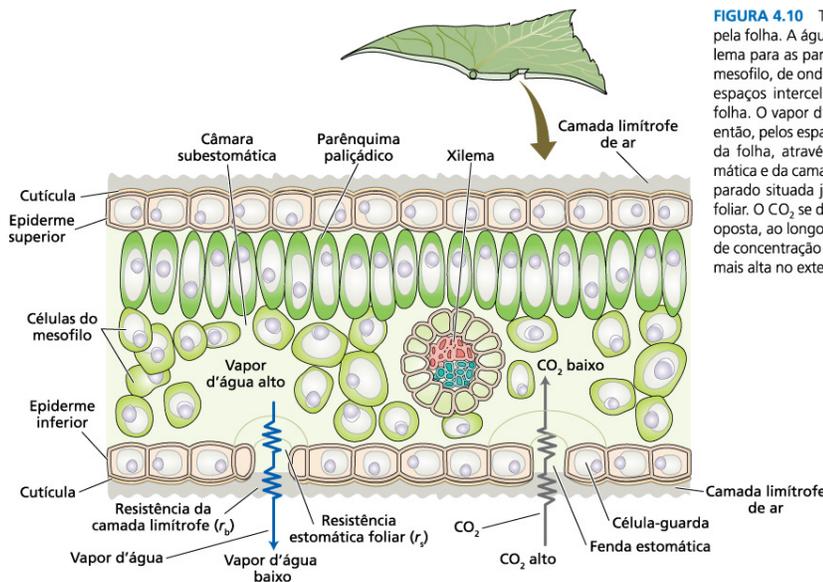


FIGURA 4.10 Trajetória da água pela folha. A água é puxada do xilema para as paredes celulares do mesófilo, de onde evapora para os espaços intercelulares dentro da folha. O vapor d'água se difunde, então, pelos espaços intercelulares da folha, através da fenda estomática e da camada limitrofe de ar parada situada junto à superfície foliar. O CO₂ se difunde na direção oposta, ao longo de seu gradiente de concentração (baixa no interior, mais alta no exterior).

Transpiração

A trajetória final de movimento de água através da folha denomina-se transpiração.

A transpiração pode ser definida como a evaporação da água das superfícies celulares para os espaços intercelulares e destes, através dos estômatos e da camada de vapor de água adjacente à epiderme, para a atmosfera.

A razão de transpiração mede a relação entre perda de água e ganho de carbono (RT)

$$\bullet \text{ RT} = \frac{\text{água perdida pela planta (g)}}{\text{matéria seca produzida (g)}}$$

RT na maioria das plantas é ≥ 500 .

- $C_3 \Rightarrow 450-950 \text{ g de H}_2\text{O/ g de MS};$
- $C_4 \Rightarrow 250-350 \text{ g de H}_2\text{O/ g de MS};$
- $\text{CAM} \Rightarrow 18-125 \text{ g de H}_2\text{O/ g de MS};$

❖ **RT mostra a eficiência no uso de água pela planta.**

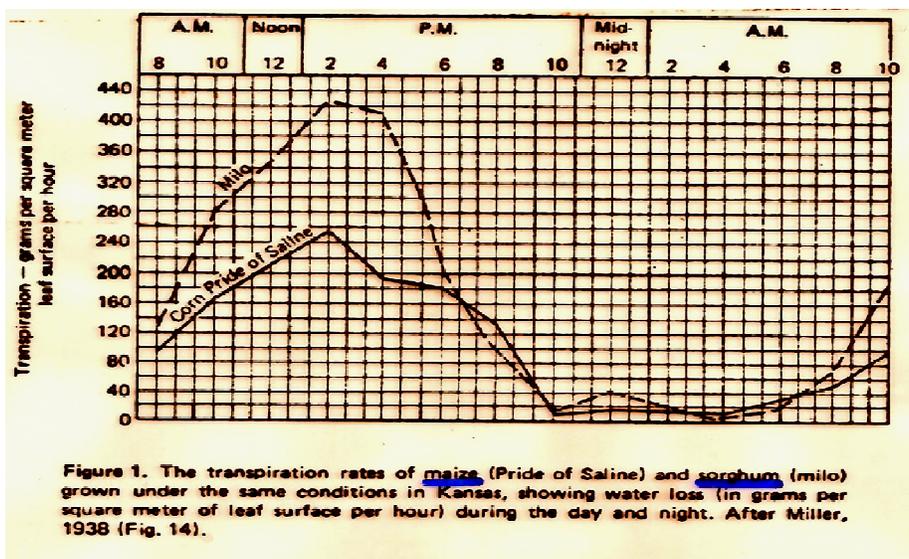
A grande razão entre efluxo de H₂O e influxo de CO₂ resulta de três fatores:

- **O gradiente de concentração** que controla a perda de H₂O é cerca de 50 vezes maior que aquele que controla o influxo de CO₂;
- **O CO₂ difunde-se na proporção de 1,6 mais lentamente pelo ar que a H₂O;**
- **O CO₂ precisa atravessar a membrana plasmática, o citoplasma e o envoltório do cloroplasto antes de ser assimilado no estroma. Tais membranas aumentam a resistência da rota de difusão do CO₂.**

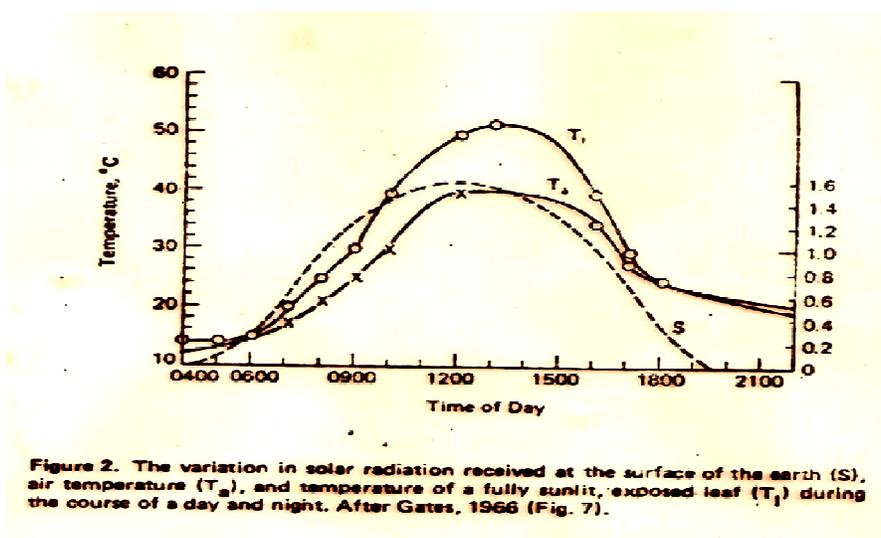
A transpiração pode ocorrer em qualquer parte da planta que esteja exposta à atmosfera.

Porém, cerca de 95% da água perdida pela planta atravessa os estômatos e somente 5% ocorre através da epiderme.

Variações da transpiração durante um ciclo de 24 horas (em um dia de verão nos Estados Unidos)



Estas variações na velocidade de transpiração acompanham as variações em radiação solar que atinge a superfície terrestre.



Quais seriam as vantagens seletivas da transpiração?

- Em várias situações as plantas podem crescer bem transpirando quase nada, mas quando elas transpiram este fenômeno parece resultar em benefícios.
- Alguns autores têm afirmado que a **TRANSPIRAÇÃO É UM MAL NECESSÁRIO (difusão de CO₂)** sendo suas principais funções:
 - a) Transportar íons e certas substâncias para as partes aéreas;
 - b) Transportar água para as partes aéreas;
 - c) Resfriar as folhas.

Planta da caatinga (Pau branco)

Problema?
 Plantas de regiões áridas e semiáridas transpiram pouco e não tem temperatura da folha muito alta. Além disto, as horas em que a temperatura do ar é mais elevada é justamente quando a transpiração é mais baixa.

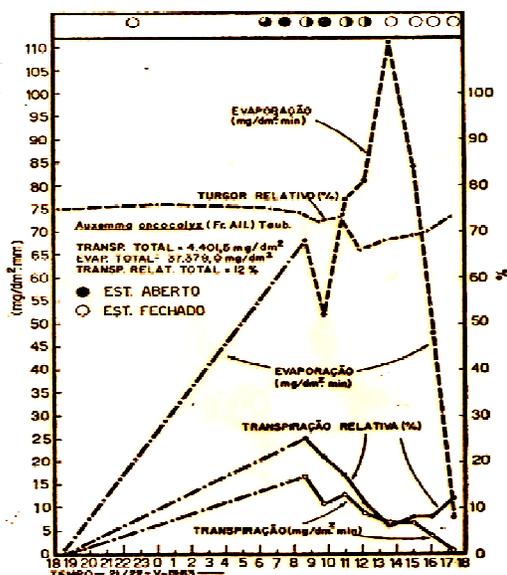


Figura 5 — Andamento diário da transpiração absoluta, evaporação, abertura dos estômatos, transpiração relativa e do turgor relativo (21/22-V-1963).

Se por um lado acontece isto com as plantas de regiões áridas, por outro, verifica-se que plantas cultivadas em ambientes com U.R. elevada (próxima de 100%), portanto, transpiração praticamente nula apresentam temperatura foliar bem mais alta que a temperatura do ar, indicando que a **TRANSPIRAÇÃO CONTRIBUI PARA O RESFRIAMENTO DA FOLHA.**

Como pode a transpiração “resfriar” as folhas?

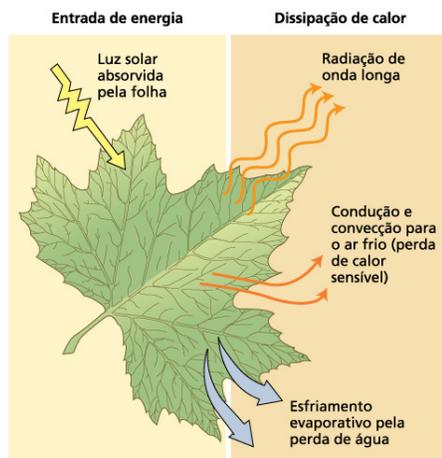


FIGURA 9.15 Absorção e dissipação de energia da luz solar pela folha. A carga de calor imposta deve ser dissipada, a fim de evitar dano à folha. A carga de calor é dissipada pela emissão de radiação de ondas longas, pela perda de calor sensível para o ar que circunda a folha e pelo esfriamento evaporativo causado pela transpiração.

Através da troca de energia entre a folha e o ambiente

$$I_c = \Delta t / r_c$$

r_c é proporcional à espessura da camada de vapor de ar adjacente à superfície foliar.

$$\text{Bowen ratio} = \frac{\text{Sensible heat loss}}{\text{Evaporative heat loss}}$$

Baixa ⇒ calor evaporativo alto ⇒ bom crescimento ⇒ ⇒ cultivo bem irrigado;

Alta ⇒ calor evaporativo baixo ⇒ crescimento lento ⇒ indica fechamento estomático.

Espectros de absorção, reflexão e transmissão de radiação da folha.

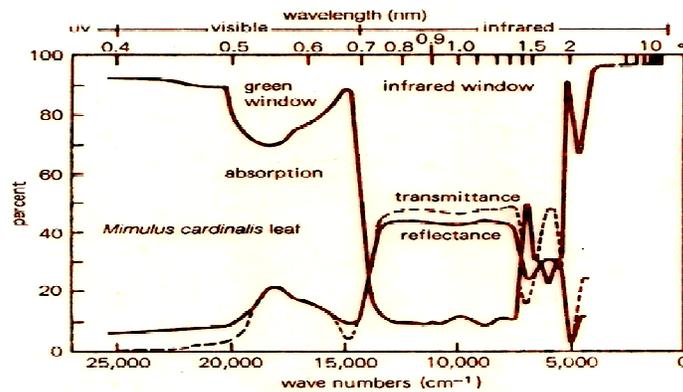


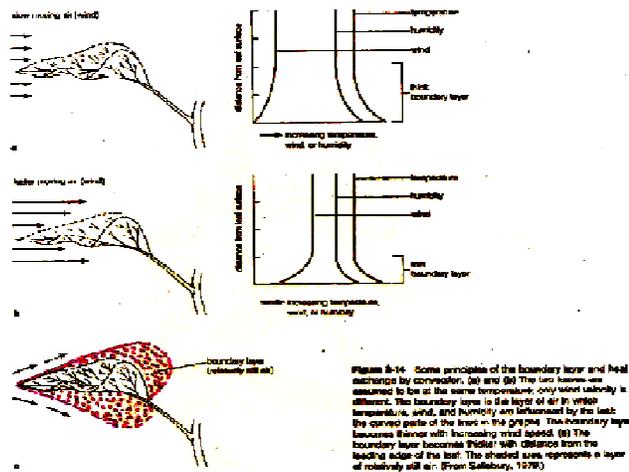
Figure 3-13 Absorption, transmission, and reflection spectra of a leaf. Note especially the "windows" in the green and in the near-infrared portions of the spectra. The leaves are thin and light green. (From Gates et al., 1965; used by permission.)

Para finalizar as trocas de energia entre a folha e o ambiente, convém salientar que a condução e convecção de calor é feita em função da diferença de temperatura entre a folha e a atmosfera.

Portanto, a força responsável pelo movimento de calor é o gradiente de temperatura.

$$I_{\text{calor}} = \Delta t / r_c$$

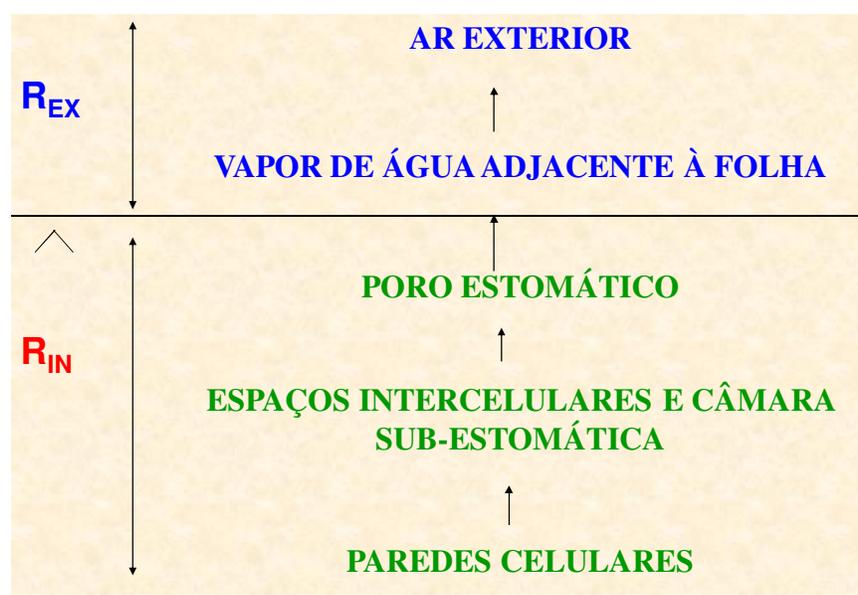
onde, r_c é a resistência à transferência de calor que é proporcional à espessura da camada de vapor de ar adjacente à superfície foliar.



Pode-se, então, afirmar que:

- quanto maior for a velocidade do vento mais rápida será a transferência de calor (**camada delgada**);
- Quanto menor for a folha mais eficiente será a transferência de calor (**camada delgada**).

Difusão de vapor de água através dos estômatos

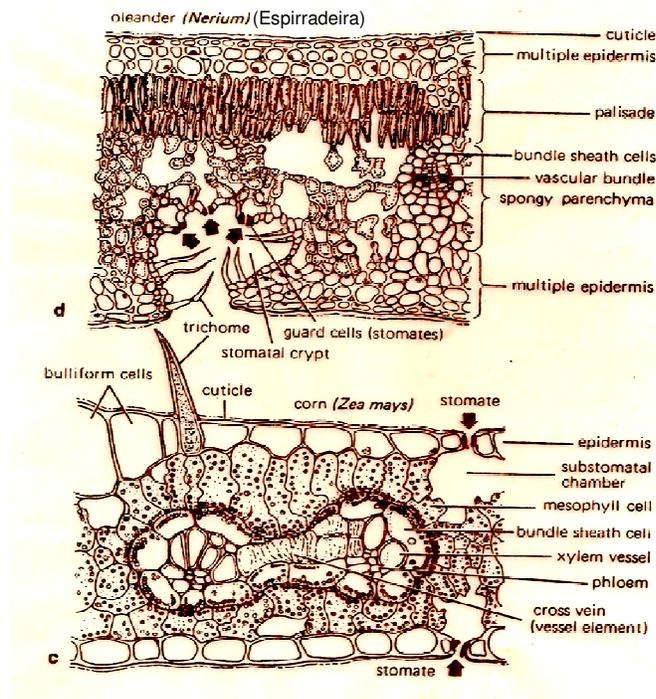


Se isto existe, pode-se afirmar que quanto maior a resistência menor será o fluxo transpiratório. Como veremos $R_{IN} > R_{EX}$, na maioria dos casos.

Por sua vez, dos componentes da R_{IN} a maior é a resistência oferecida pelo estômatos.

Ela será função do grau de abertura dos estômatos e em termos de folha a densidade (n° de estômatos/área foliar) é muito importante.

Um outro ponto importante no controle do fluxo de transpiração é a anatomia da folha.



A força propulsora da transpiração é a diferença de concentração de vapor de água

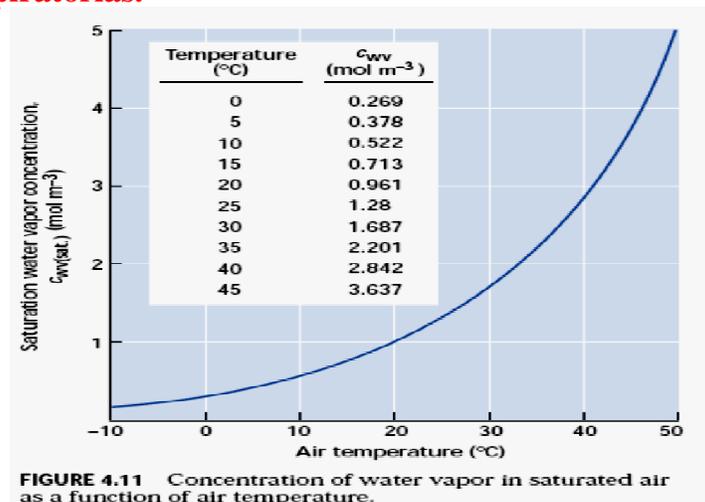
$$I_{FT} (\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}) = (C_{wv_F} - C_{wv_{AR}}) / (r_{IN} + r_{EX})$$

como $r_{IN} \cong r_{ES}$, então:

$$I_{FT} = (C_{wv_F} - C_{wv_{AR}}) / (r_{ES} + r_{EX})$$

- $C_{wv_F} \Rightarrow$ concentração de vapor de água na câmara sub-estomática (mol m^{-3});
- $C_{wv_{AR}} \Rightarrow$ concentração de vapor de água no ar exterior;
- $r_{ES} \Rightarrow$ resistência estomática (s m^{-1});
- $r_{EX} \Rightarrow$ resistência da camada de vapor de água adjacente á superfície foliar.

O conteúdo de saturação de vapor de água do ar aumenta exponencialmente com a temperatura, portanto a temperatura foliar tem um impacto marcante sobre as taxas transpiratórias.



A concentração do vapor de água (C_{wv}) muda em vários pontos ao longo da rota de transpiração. A C_{wv} decresce em cada etapa da rota, indicando que a força propulsora para a perda de água da folha é a diferença na concentração absoluta de vapor de água (mol m^{-3}).

TABLE 4.1

Representative values for relative humidity, absolute water vapor concentration, and water potential for four points in the pathway of water loss from a leaf

Location	Relative humidity	Water vapor	
		Concentration (mol m^{-3})	Potential (MPa) ^a
Inner air spaces (25°C)	0.99	1.27	-1.38
Just inside stomatal pore (25°C)	0.97	1.21	-7.04
Just outside stomatal pore (25°C)	0.47	0.60	-103.7
Bulk air (20°C)	0.50	0.50	-93.6

Source: Adapted from Nobel 1999.

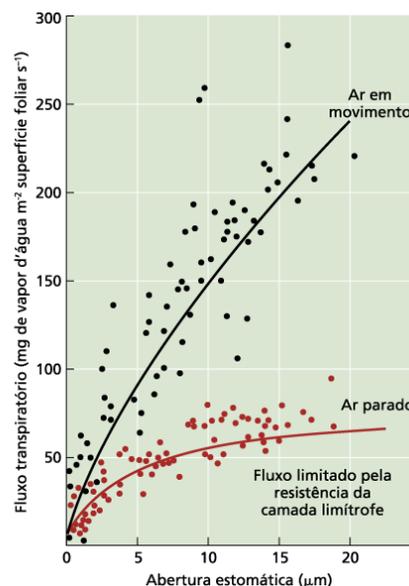
Note: See Figure 4.10.

^aCalculated using Equation 4.5.2 in Web Topic 4.4, with values for RT/\bar{V}_w of 135 MPa at 20°C and 137.3 MPa at 25°C.

$$\Psi_w = RT/\bar{V}_w \ln (RH)$$

A perda de água também é regulada por resistências do trajeto

Então, qual das duas resistências (estomática ou externa) é mais importante no controle da transpiração?



Dependência do fluxo de transpiração em relação à abertura estomática de *Zebrina pendula*, sob ar parado e sob ar em movimento. A camada limítrofe é maior e mais limitante no ar parado que no ar em movimento. Como resultado, a abertura estomática tem menos controle sobre a transpiração no ar parado (Bange, 1953).

Abertura e fechamento dos estômatos

Sabe-se há mais de um século que os movimentos de abertura e fechamento dos estômatos são simplesmente o resultado do **FLUXO DE ÁGUA** para dentro e para fora das células-guardas.

O que são as células-guardas?

Por que os estômatos abrem-se como resultado do fluxo de água para dentro das células-guardas?

Por que os estômatos fecham-se como resultado do fluxo de água para fora das células-guardas?

As paredes celulares das células-guardas têm características especializadas

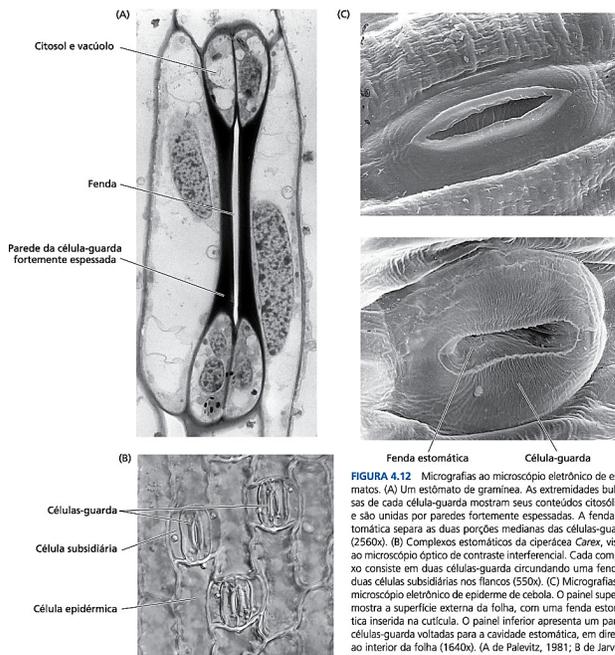


FIGURA 4.12 Micrografias ao microscópio eletrônico de estômatos. (A) Um estômato de graminea. As extremidades bulbosas de cada célula-guarda mostram seus conteúdos citosólicos e são unidas por paredes fortemente espessadas. A fenda estomática separa as duas porções medianas das células-guarda (2560x). (B) Complexos estomáticos da ciperácea *Carex*, vistos ao microscópio óptico de contraste interferencial. Cada complexo consiste em duas células-guarda circundando uma fenda e duas células subsidiárias nos flancos (550x). (C) Micrografias ao microscópio eletrônico de epiderme de cactos. O painel superior mostra a superfície externa da folha, com uma fenda estomática inserida na cutícula. O painel inferior apresenta um par de células-guarda voltadas para a cavidade estomática, em direção ao interior da folha (1640x). (A de Palevitz, 1981; B de Jarvis & Mansfield, 1981; A e B, cortesia de B. Palevitz, C, de Zeiger & Hepler, 1976 [em cima] e E. Zeiger & N. Burnstein [embaixo]).

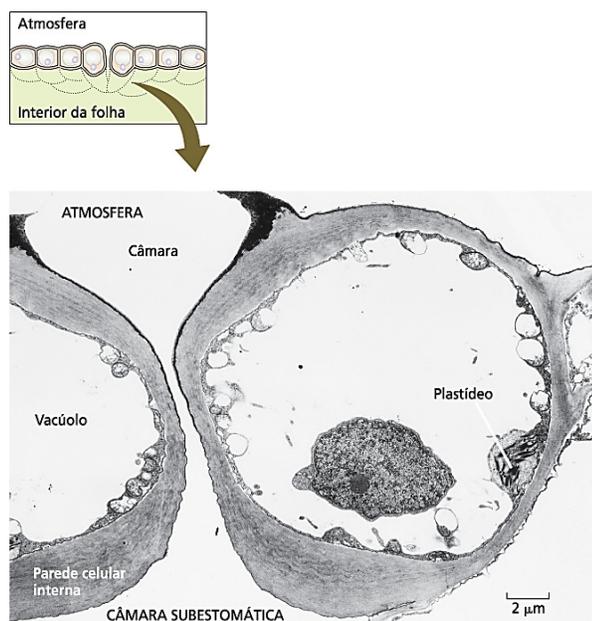
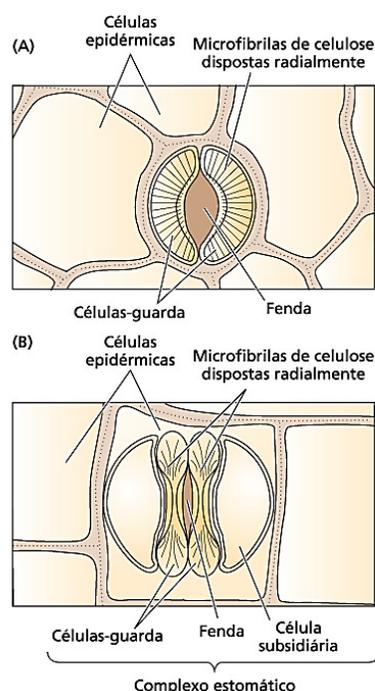


FIGURA 4.13 Micrografia ao microscópio eletrônico mostrando um par de células-guarda do tabaco (*Nicotiana tabacum*), uma dicotiledônea. A secção é perpendicular à superfície principal da folha. A câmara sobre a fenda estomática está voltada para a atmosfera, e a base para a câmara subestomática. Observe o padrão de espessamento irregular das paredes, o que determina a deformação assimétrica das células-guarda quando seus volumes aumentam durante a abertura estomática (micrografia de Sack, 1987, cortesia de F. Sack).

As células-guardas têm características especializadas.

Em gramíneas e outras poucas monocotiledôneas as células-guardas têm forma de halteres, já nas dicotiledôneas, em muitas monocotiledôneas e em musgos, pteridófitas e gimnospermas têm forma reniforme.

FIGURA 4.14 Alinhamento radial das microfibrilas de celulose em células-guardas e células epidérmicas de (A) um estômato reniforme e (B) um estômato do tipo gramínea (Meidner & Mansfield, 1968).



Fatores que afetam o movimento dos estômatos

A análise dos fatores que afetam o movimento estomático é complicada, pois existem muitas interações, tornando-se difícil a interpretação quanto ao FATOR LIMITANTE da abertura e fechamento dos estômatos.

Na maioria das espécies os estômatos abrem-se ao alvorecer e fecham-se ao entardecer.

Algumas plantas fecham, parcialmente, seus estômatos ao meio dia, voltando a abri-los em seguida.

Finalmente, existe um outro grupo de plantas, as suculentas, que abrem seus estômatos durante a noite e fecham durante o dia.

As células-guardas funcionam como uma válvula hidráulica multissensorial.

LUZ → Fotossíntese →
Diminuição da [CO₂]
→ Indução da abertura
dos estômatos

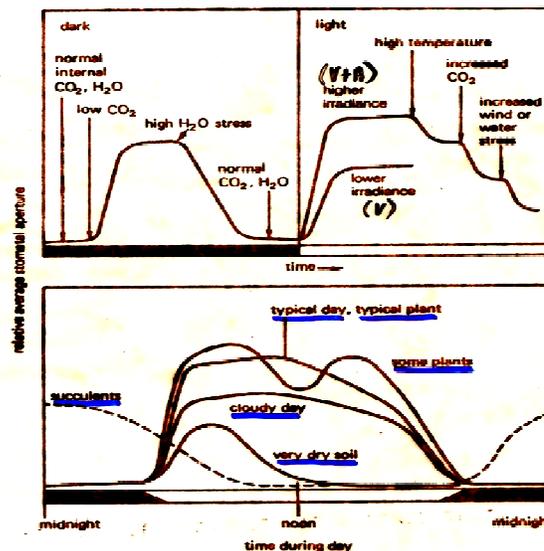
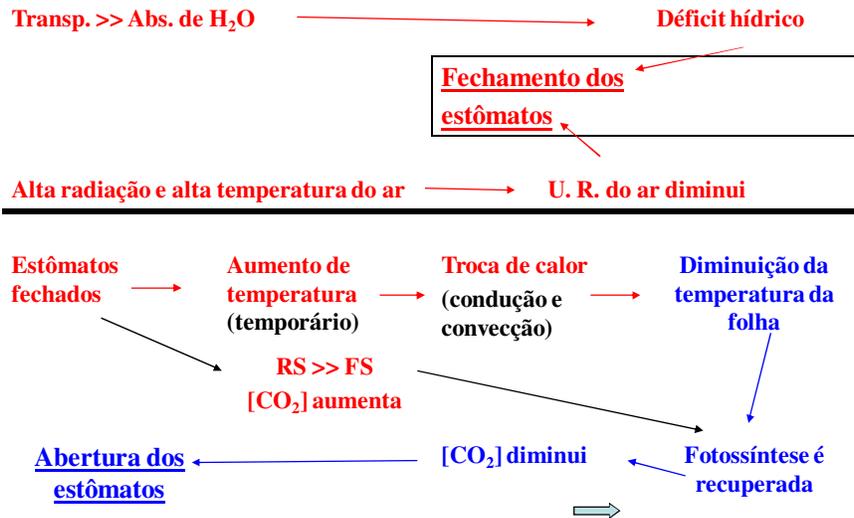


Figure 3-8 A summary diagram of stomatal response to several environmental conditions. In the top graph, arrows point to times when some environmental parameter was changed as indicated by the label.

Fechamento estomático do meio dia



Suprimento de água



Umidade relativa do ar

Em geral as plantas crescem melhor em:

$$70\% \leq \text{U.R.} < 100\%$$

Quando a U.R. < 50%

Estômatos tendem a se fechar

(déficit hídrico)

FS menor → Crescimento menor

Temperatura do ar

- Temperatura próxima de 0°C → estômatos não se abrem devido ao transporte de água entre as células epidérmicas e as células guarda ser muito lento;
- Temperatura entre 30 e 35°C → a temperatura da folha pode atingir 40 a 45°C e os estômatos fecham-se total ou parcialmente. ⇒

LUZ e [CO₂]

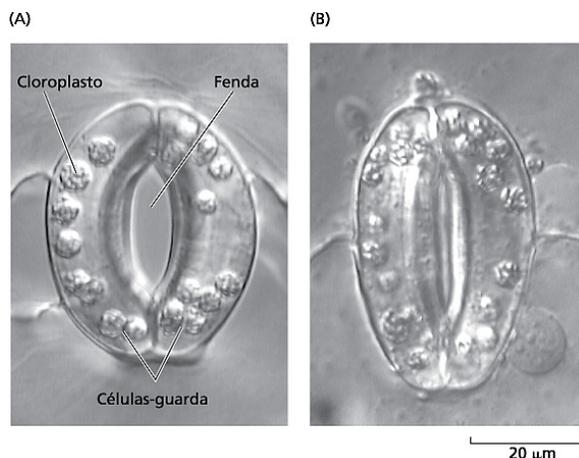
- Se a temperatura e o suprimento de água são adequados a luz induz a abertura dos estômatos:
LUZ ⇒ FS ⇒ [CO₂]_{int} cai ⇒ estômatos se abrem.
- Nas suculentas que fixam CO₂ durante à noite, tem-se:



- obs: plantas não suculentas



A luz estimula a abertura estomática



Abertura estomática estimulada pela luz, em epiderme isolada de *Vicia faba*. O estômato, aberto após tratamento com luz (A), é mostrado no estado fechado, após tratamento no escuro (B). A abertura estomática é quantificada por meio da medição microscópica da largura da fenda estomática (Cortesia de E. Raveh).

A abertura estomática acompanha a radiação fotossinteticamente ativa na superfície foliar

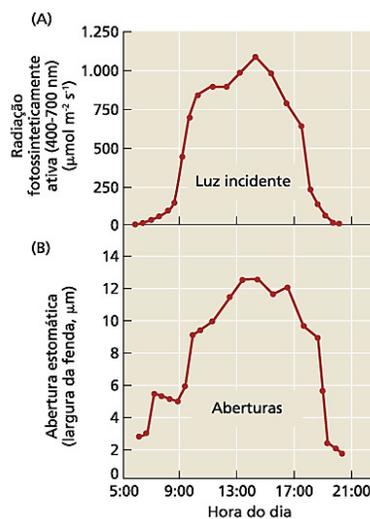


FIGURA 18.7 A abertura estomática acompanha a radiação fotossinteticamente ativa na superfície foliar. A abertura estomática na superfície abaxial das folhas de *Vicia faba* cultivadas em casa de vegetação, medida pela largura da fenda estomática (A), segue de perto os níveis da radiação fotossinteticamente ativa (400 a 700 nm) incidente sobre a folha (B), indicando que a resposta à luz é a dominante na regulação da abertura estomática (segundo Srivastava e Zeiger, 1995a).

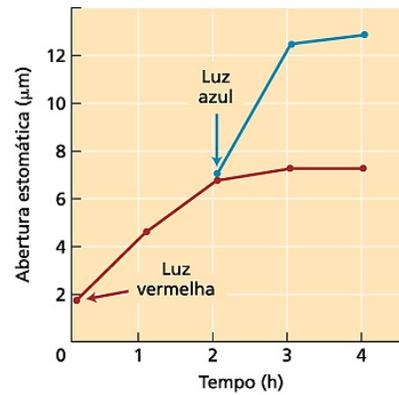


FIGURA 18.8 A resposta do estômato à luz azul sob uma luz vermelha de fundo. Os estômatos de uma epiderme isolada de *Commelina communis* foram tratados com fluxos de fótons saturantes de luz vermelha (linha vermelha). Em um tratamento paralelo, os estômatos iluminados com luz vermelha foram também iluminados com luz azul, conforme indicado pela seta (linha azul). O aumento na abertura estomática, acima do nível alcançado na presença da luz vermelha saturante, indica que um sistema de fotorreceptor diferente, estimulado pela luz azul, está mediando os aumentos adicionais na abertura (de Schwartz e Zeiger, 1984).

Espectro de ação para a abertura estomática estimulada pela luz azul (sob luz de fundo vermelha)

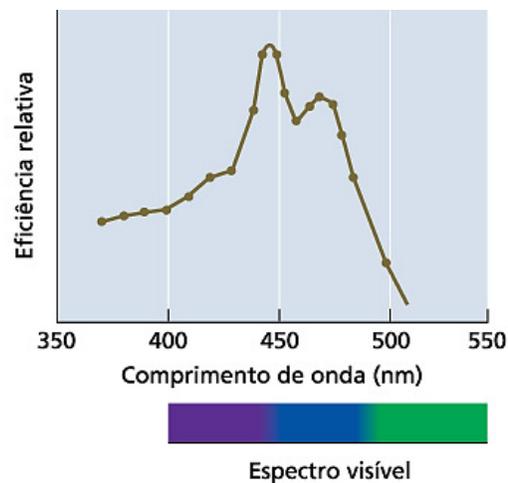
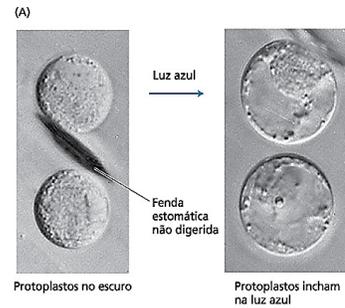


FIGURA 18.9 Espectro de ação para a abertura estomática estimulada pela luz azul (sob luz de fundo vermelha) (segundo Karlsson, 1986).



Intumescimento de protoplastos de células-guarda estimulado pela luz azul

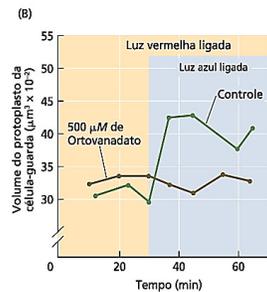
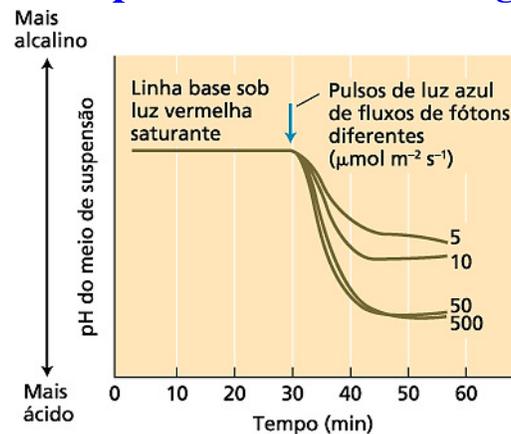


FIGURA 18.10 Intumescimento de protoplastos de células-guarda estimulado pela luz azul. (A) Na ausência de uma parede celular rígida, os protoplastos de células-guarda de cebola (*Allium cepa*) intumescem. (B) A luz azul estimula o intumescimento dos protoplastos de células-guarda de feijão (*Vicia faba*) e o ortovanadato, um inibidor da H^+ -ATPase, inibe o intumescimento. A luz azul estimula a absorção de íons e de água nos protoplastos de células-guarda, o que, quando essas células estão intactas, fornece uma força mecânica que opera contra a parede celular rígida que distorce a célula-guarda causando o aumento da abertura estomática (A de Zeiger e Hepler, 1977; B segundo Amodéo et al., 1992).

A luz azul ativa uma bomba de prótons na membrana plasmática da célula-guarda



Acidificação de um meio de suspensão de protoplastos de células-guardas de *Vicia faba* estimulada por um pulso de 30 s de luz azul. A acidificação resulta da estimulação de uma bomba H^+ -ATPase na membrana plasmática pela luz azul e está associada ao intumescimento dos protoplastos (Shimazaki *et al.*, 1986)

A ativação de bombas eletrogênicas, tipo a ATPase bombeadora de prótons, pode ser medida em experimentos de *patch-clamping* como uma corrente elétrica para fora da membrana plasmática.

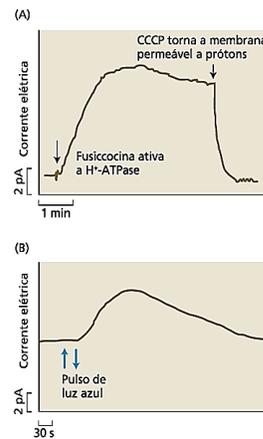


FIGURA 18.12 A ativação da H⁺-ATPase na membrana plasmática de protoplastos das células-guarda por fusicoccina e luz azul pode ser mensurada como uma corrente elétrica em experimentos de *patch clamp*. (A) Corrente elétrica para fora (medida em picoamperes, pA) na membrana plasmática de um protoplasto de célula-guarda estimulado pela toxina fúngica fusicoccina, um ativador da H⁺-ATPase. A corrente é terminada pelo ionóforo de prótons carbonyl cianido *m*-clorofenil-hidrazona (CCCP). (B) Corrente elétrica para fora na membrana plasmática de um protoplasto de célula-guarda estimulado por um pulso de luz azul. Esses resultados indicam que a luz azul estimula a H⁺-ATPase (A, segundo Serrano et al., 1988; B, segundo Assmann et al., 1985).

Mecanismo responsável pelo movimento dos estômatos

A pergunta básica ainda permanece, ou seja, qual o mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos em resposta às variações do ambiente?

Como se sabe, os estômatos abrem-se porque as células-guardas absorvem água. Esta absorção só ocorre porque o $\Psi_{s_{cg}}$ diminui e por via de consequência o $\Psi_{w_{cg}}$ também diminui em relação às células epidérmicas vizinhas.

Então, qual(is) o(s) soluto(s) osmoticamente ativos responsável(eis) pela queda no $\Psi_{s_{cg}}$?

De onde são originados esses solutos osmoticamente ativos?

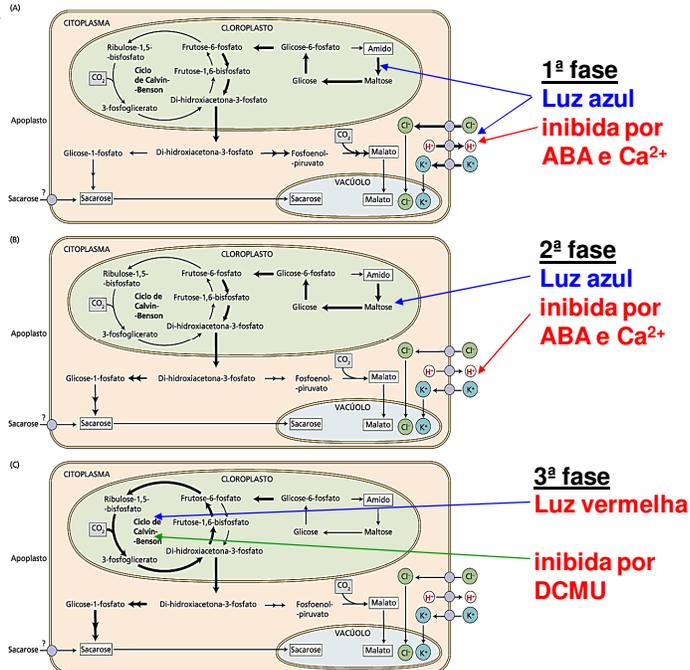
Foram identificadas três rotas metabólicas distintas:

1. Absorção de K^+ e Cl^- acoplados à biossíntese de malato²⁻ dentro das células-guardas;

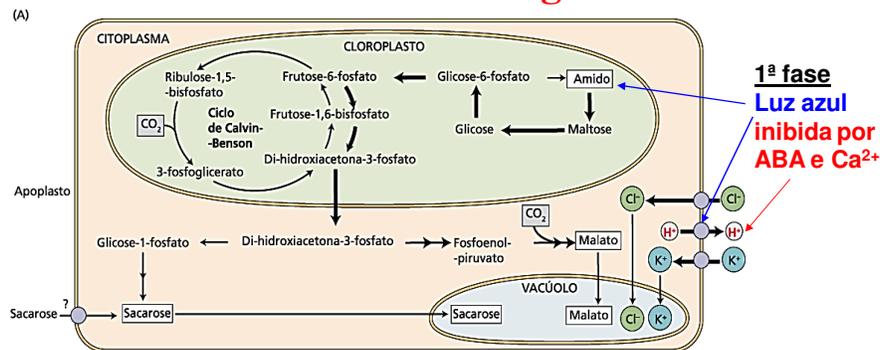
2. Produção de sacarose no citoplasma da célula-guarda a partir de precursores originários da hidrólise do amido no cloroplasto da célula-guarda;

3. Produção de sacarose a partir de precursores produzidos na rota fotossintética de fixação do carbono nos cloroplastos das células-guardas;

FIGURA 18.13 Três rotas de osmorregulação distintas nas células-guarda. As setas escuras espessas identificam os principais passos metabólicos de cada rota que levam à acumulação de solutos osmoticamente ativos nas células-guarda. (A) Potássio e íons clorato. Potássio e cloro são absorvidos em um processo de transporte secundário governado por um gradiente de prótons; malato é formado a partir da hidrólise do amido. (B) Acumulação de sacarose a partir da hidrólise do amido. (C) Acumulação de sacarose a partir da fixação fotossintética do carbono. A possível assimilação da sacarose apoplástica é também indicada (de Talbot e Zeiger, 1998).

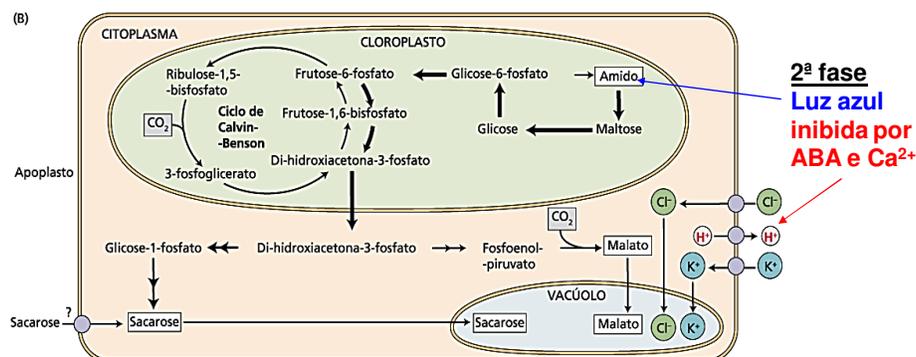


Rotas de osmorregulação: (1) Absorção de K^+ e Cl^- acoplados à biossíntese de malato²⁻ dentro das células-guardas

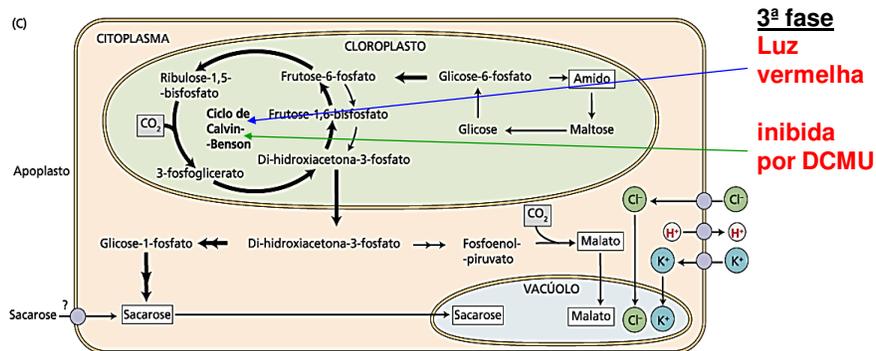


O potássio e cloro são absorvidos em um processo de transporte secundário operado por um gradiente de prótons; malato é formado a partir da hidrólise do amido.

Rotas de osmorregulação: (2) Produção de sacarose no citoplasma da célula-guarda a partir de precursores originários da hidrólise do amido no cloroplasto da célula-guarda



Rotas de osmorregulação: (3) Produção de sacarose a partir de precursores produzidos na rota fotossintética de fixação do carbono nos cloroplastos das células-guardas



A possível assimilação da sacarose apoplástica nas três rotas é também indicada.

A sacarose é um soluto osmoticamente ativo nas células-guardas

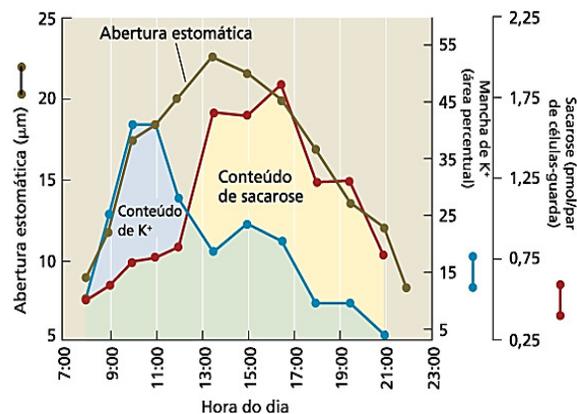


FIGURA 18.14 Andamento diário das mudanças na abertura estomática e nos conteúdos de potássio e sacarose das células-guardas de folhas intactas de *Vicia faba*. Estes resultados indicam que as alterações no potencial osmótico, necessárias para a abertura estomática pela manhã, são mediadas pelo potássio e seus contraíons, enquanto as mudanças que ocorrem à tarde são mediadas pela sacarose (Talbot & Zeiger, 1998).

A regulação das respostas estimuladas pela luz azul

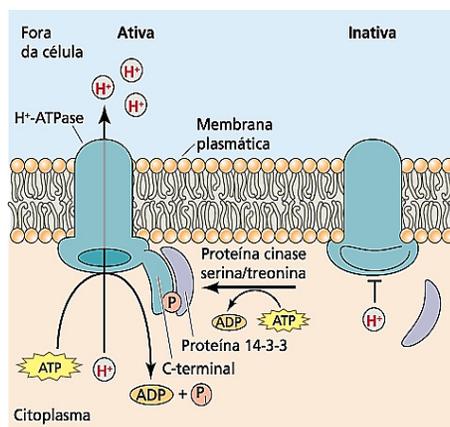


FIGURA 18.15 O papel da ATPase bombeadora de prótons na regulação do movimento estomático. A luz azul ativa a H⁺ATPase. A ativação da enzima envolve a fosforilação de resíduos de serina e treonina do seu domínio C-terminal. Uma proteína reguladora chamada de proteína 14-3-3 liga-se ao C-terminal fosforilado da H⁺-ATPase da célula-guarda.

O carotenoide zeaxantina medeia a fotorrecepção da luz azul nas células-guarda

O teor de zeaxantina das células guarda acompanha a radiação fotossinteticamente ativa e a abertura estomática.

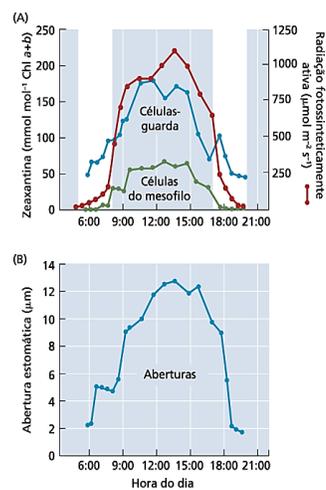


FIGURA 18.20 O conteúdo de zeaxantina das células-guarda acompanha de perto a radiação fotossinteticamente ativa e as aberturas estomáticas. (A) Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa que atinge a superfície foliar (linha vermelha) e do conteúdo de zeaxantina das células-guarda (traçado azul) e células do mesófilo (traçado verde) de folhas de *V. faba* cultivadas em casa de vegetação. As áreas brancas dentro do gráfico salientam a sensibilidade contrastante do ciclo da xantofila nos cloroplastos do mesófilo e das células-guarda sob as baixas irradianças que prevalecem no início e no final do dia. (B) Aberturas estomáticas nas mesmas folhas utilizadas para a medição do conteúdo celular de zeaxantina (segundo Srivastava e Zeiger, 1995a).

O espectro de absorção da zeaxantina aproxima-se muito do espectro de ação para a abertura estomática estimulada pela luz azul. Uma evidência da zeaxantina como fotorreceptor da luz azul nas células-guardas.

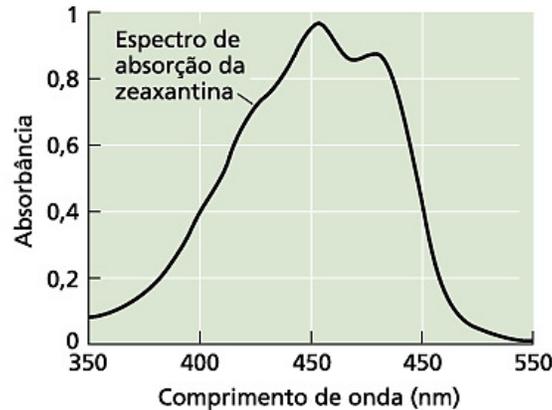


FIGURA 18.21 O espectro de absorção da zeaxantina em etanol (cortesia do Professor Wieslaw Gruszecki).

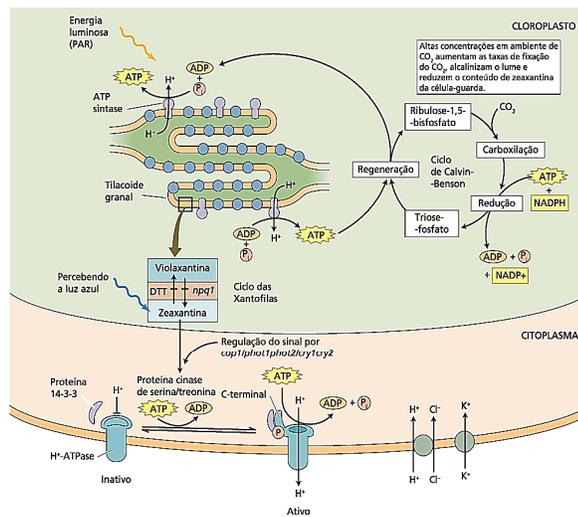


FIGURA 18.22 O papel da zeaxantina na percepção da luz azul nas células-guardas. A concentração de zeaxantina nas células-guarda varia com a atividade do ciclo da xantofila. A enzima que converte a violaxantina à zeaxantina é uma proteína integral do tilacoide que apresenta um pH ótimo de 5,2 (Yamamoto, 1979). A acidificação do lume estimula a formação da zeaxantina, e a alcalinização favorece a formação da violaxantina. O pH do lume depende dos níveis de radiação fotossinteticamente ativa incidentes (mais efetivos nos comprimentos de onda azul e vermelho; ver Capítulo 7), e da taxa de síntese do ATP que consome energia e dissipa o gradiente de pH por meio do tilacoide. Assim, a atividade fotossintética dos cloroplastos das células-guarda, o pH do lume, o conteúdo de zeaxantina e a sensibilidade à luz azul têm um papel interativo na regulação da abertu-

O papel da zeaxantina na percepção da luz azul nas células-guardas.

NO VACÚOLO:

[K⁺], [Cl⁻] e [MALATO⁻] altas → Ψ_s ↓ Ψ_w ↓

→ entrada de água nas células-guardas → abertura dos estômatos.

Abertura e fechamento dos estômatos nas suculentas

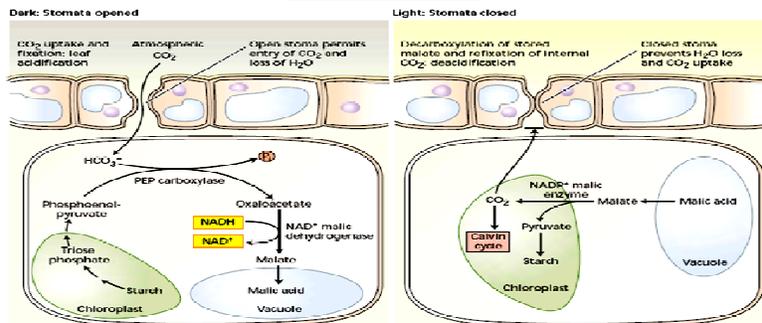


FIGURE 6.12 Crassulacean acid metabolism (CAM). Temporal separation of CO₂ uptake from photosynthetic reactions: CO₂ uptake and fixation take place at night, and decarboxylation and refixation of the internally released CO₂ occur during the day. The adaptive advantage of CAM is the reduction of water loss by transpiration, achieved by the stomatal opening during the night.

[CO₂] baixa
↓
abertura do estômato

[CO₂] alta
↓
Fechamento do estômato

[CO ₂] interna	K ⁺ move-se para:
BAIXA (< que 300 ppm)	Dentro das células guarda
ALTA (> que 300 ppm)	Fora das células guarda

obs: tudo indica que alta [CO₂] desfaz o gradiente de H⁺ através da membrana afetando, portanto, o movimento de K⁺.

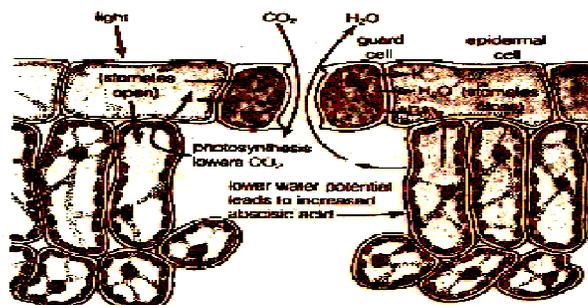


Figure 3-16 Two important feedback loops, one for CO_2 and one for H_2O , that control stomatal action. The left part of the drawing illustrates the effects of light: Light promotes photosynthesis, which lowers CO_2 levels in the leaf; the leaf's response is to cause more K^+ to move into guard cells, and water follows osmotically, causing stomata to open. (There is also a direct effect of light on stomatal opening, independent of CO_2 levels.) The right-hand side shows the effects of water stress: When more water exits than can enter from the roots, abscisic acid (ABA) is released or produced from mesophyll cells, which leads to movement of K^+ out of guard cells; water follows osmotically, so stomata close. If the rate of drying is extremely rapid, water is lost from the guard cells directly, bypassing the ABA step but still leading to closure. (From W. A. Jensen and F. B. Salisbury, *Botany*, 1984, p. 260.)

O ABA induz aumento de pH e da $[\text{Ca}^{2+}]$ inibindo a atividade da H^+ - ATPase da membrana plasmática.

Ocorrência de déficit hídrico diário

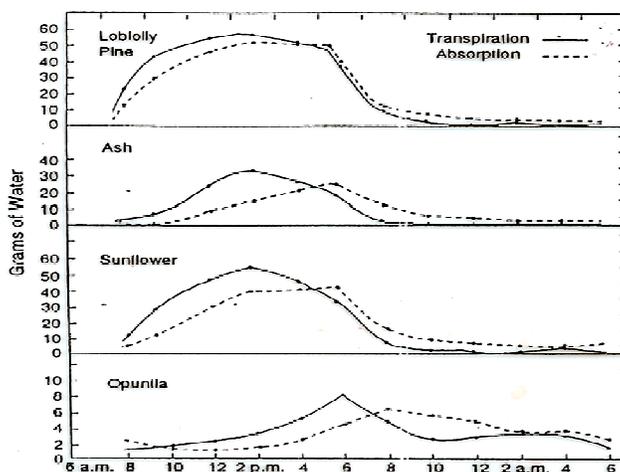


Figure 6.1 The lag of absorption behind transpiration on a hot summer day for four different kinds of plants growing in soil supplied with water by an autoirrigator system that permitted measurement of both water loss and water uptake. Note the evening maximum in transpiration of *Opuntia*, which is a CAM plant, and the midday decrease in sunflower, probably caused by a temporary water deficit and partial closure of stomata. From Kramer (1983), after Kramer (1937).

Flutuações no teor de água em caules, folhas e raízes de girassol

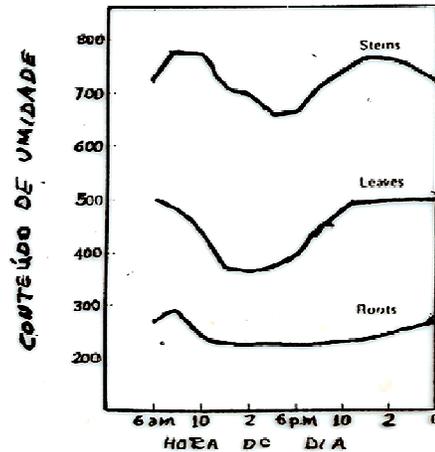
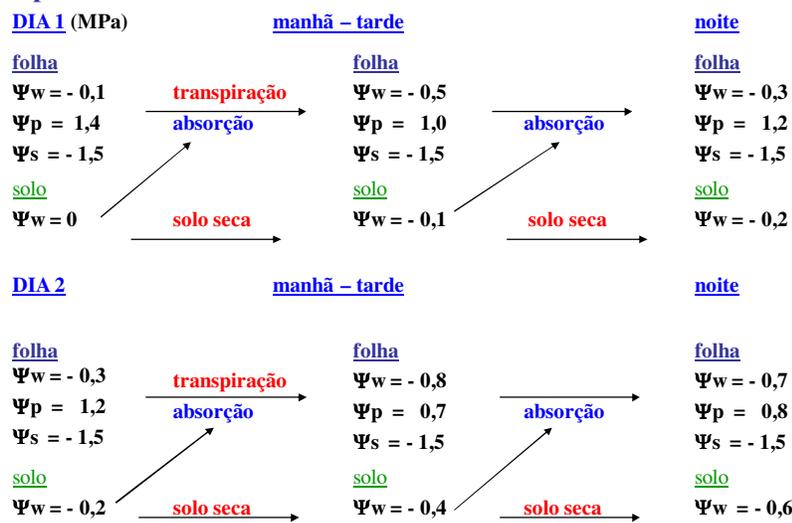


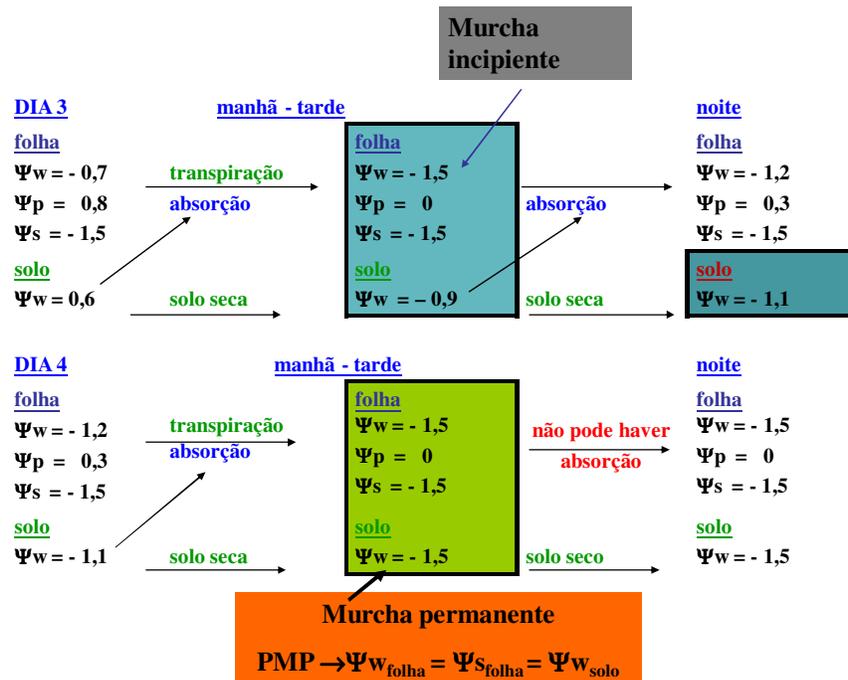
Figura 22 – Flutuação no conteúdo de umidade de caules, folhas e raízes de girassol, durante um claro dia de verão (Wilson et al., 1953)

Ponto de murcha incipiente e ponto de murcha permanente

Vejamos a seguinte situação:

Um tomateiro com Ψ_w de - 0,1 MPa, Ψ_p de 1,4 MPa e Ψ_s de -1,5 MPa na folha, foi cultivado em um solo úmido, mas sem irrigação a partir do início do experimento.





- **Ponto de murcha permanente (PMP)** é o valor do potencial hídrico do solo no qual as plantas não podem manter a turgescência mesmo à noite, na ausência da transpiração.
- Isto significa que o Ψ_w do solo = Ψ_s da folha = Ψ_w da folha (neste caso o Ψ_p da folha é zero).
- Visto que o Ψ_s varia com a espécie vegetal, o PMP depende não apenas do solo, mas, principalmente, da espécie vegetal.

**Variações no PMP em três espécies de plantas
cultivadas no mesmo tipo de solo.**

Espécies	Observações no PMP (MPa)			Umidade do solo (%)
	Ψ_s na folha	Ψ_w na folha	Ψ_w no solo	
Tomate	- 1,8	- 1,9	- 2,0	11,8
Alfena*	- 4,7	- 4,5	- 4,8	9,7
Algodão	- 3,8	- 4,3	- 3,8	10,2

Slayter, R.O., Austr. J. Biol. Sci., 10:320-336 (1957).

Obs: Não confundir Ponto de Murcha Permanente com Ponto de Murcha Temporário ou Incipiente.

* *Ligustrum japonicum*.

Visão geral: o *continuum* solo-planta-atmosfera

Foi visto que o movimento de água do solo para a atmosfera, através da planta, envolve diferentes mecanismos de transporte:

- No solo e no xilema, a água no estado líquido move-se por fluxo de massa em resposta a um gradiente de pressão ($\Delta\Psi_p$).
- Quando a água no estado líquido é transportada através de membranas, a força propulsora é a diferença de potencial hídrico ($\Delta\Psi_w$) através da membrana. Esse fluxo osmótico ocorre quando as células absorvem a água e quando as raízes a transportam do solo ao xilema.

- Na fase de vapor, a água se move principalmente por difusão, pelo menos até atingir o ar externo, onde a convecção (uma forma de fluxo de massa) torna-se dominante.

No entanto, o elemento-chave no transporte de água às folhas é a geração de pressões negativas dentro do xilema, devido às forças capilares nas paredes celulares das folhas transpirantes.

Na outra extremidade da planta, a água do solo também é retida por forças capilares.

À medida que a folha perde água por transpiração, a água sobe pela planta saindo do solo, impulsionada por forças físicas, sem o envolvimento de qual quer bomba metabólica. A energia para o movimento da água é, em última instância, fornecida pelo sol.

Esse mecanismo simples gera tremenda eficiência energética – o que é crítico quando cerca de 400 moléculas de água estão sendo transportadas para cada molécula de CO₂ sendo absorvida em troca.

Os elementos cruciais que permitem o funcionamento desse mecanismo de transporte são:

- **A baixa resistividade da rota de fluxo no xilema, a qual é protegida contra a cavitação; e**
- **Uma grande área de superfície do sistema de raízes para extrair água do solo.**