

Programa de Pós-Graduação em Ecologia - UFJF
DEPTO DE BOTANICA - ICB

BIOLOGIA FUNCIONAL E MANEJO DE ECOSSISTEMAS

FISILOGIA VEGETAL

UMA ABORDAGEM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA

Prof. Paulo Henrique P. Peixoto

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



Programa de Pós-Graduação em Ecologia (PGECOL)-UFJF
BIOLOGIA FUNCIONAL E MANEJO DE ECOSISTEMAS (Código: 214015)
03 Créditos (45 horas)
DEPTO DE BOTANICA /ICB

Ementa: Fundamentos de citologia. Anato-morfologia e fisiologia de populações e comunidades de interesse de manejo. Conceitos de bioindicadores, espécies-chave e melhoramento genético. Biomonitoramento, Biomanipulação e Bioremediação.

Conteúdo:	Página
1. Fundamentos de Citologia	3
2. Processos de Transporte Celular	24
3. Morfologia de Populações e Comunidades de Interesse de Manejo	29
4. Fisiologia de Populações e Comunidades de Interesse de Manejo	54
5. Fitoremediação, Bioindicadores, Hiperacumuladoras e Biomanipulação ..	174
6. Mudanças Climáticas Globais	227
7. Poluição Atmosférica	254
8. Referências Bibliográficas	285

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



1. Fundamentos de Citologia:

Os corpos dos animais e das plantas são agregados de células individualizadas e diferenciadas. Segundo a teoria celular, as atividades desses organismos devem ser encaradas como a soma das atividades de cada célula, sendo essas unidades de primordial importância.

No século 19, o botânico Alemão Julius von Sachs estabeleceu a *teoria organismal* quando publicou o trabalho "*Die Pflanze bildet Zelle, nicht die Zeile Pflanzen*" ("*A planta forma as células; as células não formam as plantas*"). Na verdade, a *teoria organismal* é especialmente aplicada às plantas (em substituição à teoria celular), uma vez que os protoplastos não são separados por constrição durante a divisão celular, como ocorre na divisão da célula animal, mas são separados inicialmente pela formação da placa celular. Além disso, a separação das células vegetais raramente se completa; os protoplastos das células contíguas permanecem conectados por cordões citoplasmáticos conhecidos como *plasmodesmos*. Os *plasmodesmos* atravessam as paredes e unem o corpo inteiro da planta em um todo orgânico conhecido como *simplasto*, o qual consiste nos protoplastos interligados e seus plasmodesmos. Como apropriadamente estabelecido por Donald Kaplan e Wolfgang Hagemann, "ao invés das plantas superiores serem agregados confederados de células independentes, elas são organismos unificados, cujos protoplastos estão incompletamente subdivididos por paredes celulares".

Em sua forma moderna, a *teoria celular* estabelece de um modo simples que:

(1) todos os organismos vivos são compostos por uma ou mais células; (2) as reações químicas de um organismo vivo, incluindo as de biossíntese e as de seus processos de liberação de energia, ocorrem nas células; (3) as células originam-se de outras células; e (4) as células contêm as informações hereditárias do organismo do qual elas são parte, e essa informação é passada da célula parental para a célula filha. As teorias *celular* e *organismal* não são mutuamente exclusivas. Juntas, elas fornecem uma significativa visão da estrutura e função nos níveis celular e do organismo.

As células são unidades estruturais e funcionais da vida. A percepção de que todos os organismos são constituídos por células foi um dos mais importantes avanços conceituais na história da biologia, porque ela fornece um tópico unificador para o estudo de todos os seres vivos. Quando estudados ao nível celular, mesmo os organismos mais diferentes são em sua organização física e em suas propriedades químicas notavelmente similares entre si. A teoria celular foi formulada no início do século 19, antes da apresentação da teoria da evolução de Darwin, mas estes dois grandes conceitos unificadores estão bastante

relacionados. Nas similaridades entre as células, pode-se obter uma rápida visão de uma história evolutiva longa, que une os organismos atuais, incluindo plantas e nós mesmos, com as primeiras unidades celulares que adquiriram forma na Terra, há bilhões de anos.

Uma característica bastante importante das células é a sua *diversidade*. Uma segunda característica, ainda mais importante, é a *similaridade* entre elas. Cada célula viva é uma unidade que se auto-contêm e é, pelo menos parcialmente, auto-sustentável. Ela é revestida por uma membrana externa, a *membrana plasmática*. A *membrana plasmática* controla a passagem de substâncias para dentro e para fora da célula, possibilitando que ela seja diferente bioquímica e estruturalmente do meio externo. A membrana plasmática contém internamente o *citoplasma*, que na maioria das células apresenta uma variedade de estruturas diferentes e várias moléculas dissolvidas ou em suspensão. Além disso, cada célula contém o *DNA* (ácido desoxirribonucléico), que codifica a informação genética, e esse código, com raras exceções, é o mesmo para cada organismo, seja uma bactéria, um carvalho ou um ser humano.

Procariotos e Eucariotos

Dois grupos fundamentalmente diferentes de organismos são reconhecidos: os *procariotos* e os *eucariotos*. Esses termos são derivados da palavra grega *karyon*, significando "*parte central*" (núcleo). O termo procarioto significa "*antes do núcleo*" e eucarioto, "*com núcleo verdadeiro*". Os procariotos atuais são representados pelos Reinos *Archaea* e *Bacteria* (anteriormente Monera). As células procarióticas diferem das eucarióticas principalmente por elas não apresentarem núcleo verdadeiro, ou seja, seu DNA não está circundado por envoltório nuclear membranáceo. Nesses organismos, o DNA ocorre na forma de uma molécula grande e enovelada (nucleóide) e em alguns casos, de uma molécula circular (plasmídeo) na qual algumas proteínas estão frouxamente associadas. Por muito tempo, os procariotos foram considerados como deficientes em estruturas especializadas envolvidas por membranas (organelas). Entretanto, recentemente foram encontradas organelas chamadas *acidocalcissomos* (estruturas envolvidas por membrana, que possivelmente acumulam energia, auxiliando no controle da acidez intracelular) em várias bactérias, incluindo a *Agrobacterium tumefaciens*. Esta bactéria é um patógeno de plantas que causa as chamadas "galhas-da-coroa" e tem sido usada em engenharia genética.

Nas células eucarióticas, os cromossomos estão dentro do núcleo, que apresenta o envoltório nuclear (carioteca), constituído por duas membranas, que separam os cromossomos dos demais componentes celulares. O DNA da célula eucariótica é linear e fortemente ligado a proteínas especiais, conhecidas por

histonas. O DNA forma os cromossomos e estes são estruturalmente mais complexos que os das bactérias.

A compartimentação nas células eucarióticas é feita por meio de *membranas*, que quando observadas em microscopia eletrônica são bastante similares em diferentes organismos. Quando bem preservadas e coradas, essas membranas mostram *aspecto trilamelar*, consistindo em duas camadas escuras separadas por uma mais clara. O termo "*unidade de membrana*" tem sido usado para designar as membranas que apresentam tal aspecto.

Célula Vegetal:

A célula vegetal apresenta uma *parede celular*, mais ou menos rígida, e um *protoplasto*. O termo *protoplasto* é derivado da palavra protoplasma, a qual é usada para se referir aos conteúdos celulares. O protoplasto é a unidade de protoplasma dentro da parede celular. O protoplasto consiste no *citoplasma* e no *núcleo*. O citoplasma inclui as diferentes entidades envolvidas por membranas, as *organelas*, tais como os plastídios e mitocôndrias, os sistemas de membranas do retículo endoplasmático e aparelho de Golgi e as estruturas não-membranosas, como os ribossomos, filamentos de actina e os microtúbulos. O restante do citoplasma – “o caldo celular” ou a matriz citoplasmática, na qual várias estruturas e os sistemas de membranas estão imersos é denominado citossol. A superfície externa do citoplasma é delimitada pela *membrana plasmática*. A membrana plasmática tem várias funções importantes: ela medeia o transporte de substâncias para dentro e para fora do protoplasto; coordena a síntese e o agrupamento das microfibrilas (celulose) da parede celular; e detecta e facilita as respostas aos sinais hormonais e do ambiente envolvidos no controle do crescimento e diferenciação celular.

Diferentemente da maioria das células animais, as células vegetais apresentam uma ou mais cavidades cheias de líquido dentro do citoplasma, os vacúolos. O vacúolo é circundado por uma única membrana denominada *tonoplasto*. Na célula vegetal viva, o citoplasma está sempre em movimento. Esse movimento é conhecido como *corrente citoplasmática* ou *ciclose*. A corrente citoplasmática facilita a troca de substâncias dentro da célula e entre a célula e seu ambiente.

Núcleo:

O *núcleo* é frequentemente a estrutura mais importante dentro do protoplasto dos eucariotos. Ele desempenha duas importantes funções: (I) controla as atividades que estão ocorrendo na célula, determinando quais moléculas protéicas são por ela produzidas e quando devem ser produzidas, (II) além de armazenar a informação genética da célula passando-a para as células filhas no

curso da divisão celular. A totalidade da informação genética estocada no núcleo é referida como *genoma nuclear*.

O núcleo é circundado por uma dupla membrana chamada *envoltório nuclear* ou *carioteca*. Este envoltório, quando visto sob microscopia eletrônica, contém um grande número de poros circulares de 30 a 100 nanômetros de diâmetro (Figura 3.5). As membranas interna e externa se juntam em cada poro, formando a borda do poro. Os poros não são simplesmente orifícios no envoltório, mas apresentam uma estrutura complexa. Os poros nucleares fornecem uma via direta para o intercâmbio de materiais entre o núcleo e o citoplasma. Em vários locais, a membrana externa do envoltório nuclear pode ser contínua ao retículo endoplasmático. Este é um complexo sistema de membranas. O envoltório nuclear pode ser considerado uma porção especializada do retículo endoplasmático, localmente diferenciada.

Quando as células são coradas de modo específico podem ser visualizados, no nucleoplasma ou na matriz nuclear, os grânulos e os filamentos delgados de cromatina. A cromatina, constituída de DNA, carrega a informação genética e está associada a grandes quantidades de proteínas do grupo das histonas (principais proteínas que compõem o nucleossomo; têm papel importante na regulação dos genes). Durante o processo de divisão nuclear, a cromatina torna-se progressivamente mais condensada, ficando visível na forma de cromossomos individualizados.

O número de cromossomos presentes nas células somáticas (células do corpo) varia nos diferentes organismos. *Haplopappus gracilis*, uma planta anual de deserto, possui 4 cromossomos por célula; *Arabidopsis thaliana*, possui 10 cromossomos; *Brassica oleracea*, a couve, apresenta 18 cromossomos; *Triticum vulgare*, o trigo, possui 42 cromossomos; e uma espécie de pteridófito, *Ophioglossum*, apresenta cerca de 1.250 cromossomos. O número de cromossomos das células somáticas é característico para cada organismo, entretanto os gametas ou as células sexuais contêm somente a metade do número de cromossomos. O número de cromossomos dos gametas é referido como número *haplóide* e chamado **n** e o das células somáticas, como número *diploide*, chamado **2n**. Células que têm mais do que dois conjuntos de cromossomos são denominadas *poliplóides* (**3n**, **4n**, **5n** ou mais).

Frequentemente, o nucléolo é a única estrutura dentro do núcleo que é discernível sob microscopia de luz. Ele apresenta forma esférica sendo visível em núcleos que não estão em divisão, podendo ser único ou em maior número (Figuras 3.3 e 3.7). Cada nucléolo contém grandes quantidades de RNA (ácido ribonucléico) e proteínas, juntamente com grandes alças de DNA que saem dos vários cromossomos. As alças de DNA, conhecidas como *regiões organizadoras do nucléolo* (RON), são os sítios de formação dos RNA ribossômicos. O nucléolo é, de

fato, o sítio de formação das subunidades ribossômicas (grandes e pequenas), as quais são então transferidas através dos poros nucleares para o citossol, onde são reunidas para formar os ribossomos.

Ribossomos:

Os *ribossomos* são partículas pequenas, com somente 17 a 23 nanômetros de diâmetro, contendo proteínas e RNA. Embora o número de moléculas de proteínas exceda em muito o de RNA nos ribossomos, o RNA constitui cerca de 60% da massa de um ribossomo. Cada ribossomo é formado por uma subunidade grande e uma pequena, as quais são produzidas no nucléolo e exportadas para o citoplasma, onde são reunidas para formá-lo. Os ribossomos são os sítios nos quais os aminoácidos são unidos entre si para formar as proteínas. Abundantes no citoplasma de células metabolicamente ativas, os ribossomos são encontrados tanto livres no citoplasma como associados ao retículo endoplasmático. Os plastídios e as mitocôndrias contêm ribossomos menores (70S), similares aos dos organismos procariotos.

Os ribossomos dos eucariotos (80S) que estão ativamente envolvidos na síntese de proteínas encontram-se agrupados ou agregados e são chamados polissomos ou polirribossomos (Figura 3.5). As células que estão sintetizando proteínas em grande quantidade contêm frequentemente, extensas redes de retículo endoplasmático com polissomos. Além disso, os polissomos estão, em geral, unidos à superfície externa do envoltório nuclear (Figura 3.5a). Todos os ribossomos de um organismo em particular são estrutural e funcionalmente idênticos, diferindo entre si apenas nas proteínas que estão produzindo.

Proplastídios:

Os *proplastídios* são plastídios indiferenciados, pequenos, sem cor ou de um verde pálido, ocorrendo nas células meristemáticas (células em divisão) de raízes, caules e folhas. Eles são os precursores de todos os outros plastídios (Figura 3.13). Se a transformação de um proplastídio para uma forma mais diferenciada ocorrer na ausência de luz, ele pode formar um ou mais corpos *prolamelares*, que são estruturas semicristalinas formadas por membranas tubulares. Os plastídios contendo corpos prolamelares são chamados *etioplastos* (Figura 3.14) e estão presentes nas células das folhas de plantas crescidas no escuro. Na presença de luz, os etioplastos transformam-se em cloroplastos e as membranas do corpo prolamelar desenvolvem-se em tilacóides. Na natureza, os proplastídios dos embriões das sementes primeiro se desenvolvem em etioplastos e, com a exposição à luz, transformam-se em cloroplastos. Os vários tipos de plastídios são notáveis pela relativa facilidade com que eles podem passar de um tipo para outro (interconversão). A grande flexibilidade dessas organelas, que respondem às

variações no ambiente e são bastante adaptadas para muitas funções, permite à planta economia metabólica. Os plastídios reproduzem-se por fissão, processo de divisão que origina duas metades iguais, que é característico de bactérias. Nas células meristemáticas, a divisão dos proplastídios acompanha aproximadamente o ritmo da divisão da célula. Nas células maduras, entretanto, a maioria dos plastídios é derivada da divisão dos plastídios maduros.

Juntamente com o(s) vacúolo(s) e a parede celular, os *plastídios* são componentes característicos das células vegetais e estão relacionados com os processos de fotossíntese e armazenagem. Os principais tipos de plastídios são os *cloroplastos*, os *cromoplastos* e os *leucoplastos*. Cada plastídio é circundado por um envoltório que consiste em duas membranas. O plastídio internamente está diferenciado em um sistema de membranas ou *tilacóides* e uma matriz mais ou menos homogênea, chamada *estroma*. O grau de desenvolvimento do sistema de tilacóides varia entre os diferentes tipos de plastídios.

Cloroplastos:

Os plastídios maduros são comumente classificados, em parte, com base nos tipos de pigmentos que eles contêm. Os *cloroplastos*, sítios da fotossíntese, contêm os pigmentos clorofilas e carotenóides. As clorofilas são os pigmentos responsáveis pela cor verde desses plastídios. Nas plantas, os cloroplastos geralmente apresentam uma forma discóide e medem entre 4 e 6 micrômetros em diâmetro. Uma única célula do mesofilo (região localizada entre a epiderme que reveste as duas faces da folha) pode conter 40 a 50 cloroplastos; um milímetro quadrado da folha contém cerca de 500.000 cloroplastos. Os cloroplastos geralmente posicionam-se com sua maior superfície paralela à parede celular (Figuras 3.7 e 3.9). Eles podem se reorientar na célula sob a influência da luz (Figura 3.9).

O estroma é atravessado por um elaborado sistema de membranas na forma de sacos achatados, denominados tilacóides. Acredita-se que estes constituam um único sistema interconectado (Figura 3.10). Os cloroplastos são caracterizados, em geral, pela presença de grana (singular *granum* = grânulo), um empilhamento de tilacóides discóides que se assemelham a uma pilha de moedas. Os tilacóides dos vários grana (tilacóides do grana) são interligados pelos tilacóides que atravessam o estroma (tilacóides do estroma). Os carotenóides e as clorofilas estão contidos nas membranas dos tilacóides (nos fotossistemas).

Os cloroplastos das algas verdes e das plantas frequentemente contêm grãos de amido e pequenos corpos oleaginosos (gotículas lipídicas). Os grãos de amido são produtos de armazenagem temporária e se acumulam somente quando a alga ou a planta está realizando fotossíntese (Fig. 3.3). Eles desaparecem dos cloroplastos das plantas mantidas no escuro por pelo menos 24 h, sendo degradados a açúcares solúveis para suprir com carbono e energia as partes da

planta que não estão realizando fotossíntese. Frequentemente, os grãos de amido reaparecem após a planta permanecer por 3 ou 4 dias sob luz.

Os cloroplastos são organelas semi-autônomas, que se assemelham às bactérias em vários aspectos. Por exemplo, os cloroplastos têm um ou mais nucleóides, os quais são regiões claras e sem grana, contendo DNA. O DNA do plastídio é semelhante ao de uma bactéria por apresentar forma circular e não estar associado às histonas. Além disso, os ribossomos das bactérias e dos plastídios (70S) são cerca de dois terços do tamanho dos ribossomos (80S) do citoplasma. A formação dos cloroplastos e pigmentos associados a eles envolve a contribuição tanto do DNA nuclear quanto do DNA do plastídio, mas o controle geral é realizado pelo núcleo. Embora algumas proteínas do cloroplasto sejam sintetizadas dentro do cloroplasto, a maioria das proteínas do cloroplasto é codificada pelo DNA nuclear, sintetizadas no citossol e, então, importadas para dentro do cloroplasto.

Os cloroplastos não são apenas os sítios da fotossíntese, que na presença de luz e de dióxido de carbono produzem carboidratos, mas estão também envolvidos na síntese de aminoácidos e de ácidos graxos, além de fornecerem espaço para o armazenamento temporário de amido.

Cromoplastos:

Os *cromoplastos* (*Chroma* = cor), assim como os cloroplastos, são plastídios que também contêm pigmentos (Figura 3.11). Apresentam formas variadas, não contêm clorofila, mas sintetizam e retêm pigmentos do grupo dos carotenóides, os quais são frequentemente responsáveis pelas cores amarela, alaranjada ou vermelha de muitas flores, folhas velhas, alguns frutos e também algumas raízes, como, por exemplo, a cenoura. Os cromoplastos podem originar-se de cloroplastos preexistentes, por uma transformação na qual a clorofila e a estrutura das membranas internas dos cloroplastos desaparecem e uma grande quantidade de carotenóides se acumula, como se observa durante o amadurecimento de muitos frutos como o tomate, por exemplo. As funções precisas dos cromoplastos ainda não são bem compreendidas, embora algumas vezes eles atuem como atrativos para insetos e outros animais com os quais co-evoluíram, tendo um papel essencial na polinização cruzada das plantas floríferas e na dispersão de frutos e sementes.

Leucoplastos:

Os *leucoplastos* são os plastídios maduros e estruturalmente menos diferenciados devido a perda de pigmentos e por não apresentarem um sistema de membranas internas elaborado. Alguns leucoplastos, como os amiloplastos, sintetizam amido (Figura 3.12), enquanto outros parecem ser capazes de formar outras substâncias, incluindo óleos e proteínas.

Mitocôndrias:

As *mitocôndrias*, como os plastídios, são envolvidas por duas membranas (Figuras 3.15 e 3.16). A membrana interna forma numerosas invaginações denominadas cristas, que têm a forma de dobramentos ou túbulos e aumentam a superfície disponível para as proteínas e as reações associadas a elas. Geralmente as mitocôndrias são menores que os plastídios, medindo cerca de meio micrômetro de diâmetro e com grande variação em comprimento e forma.

As mitocôndrias são o sítio de respiração, um processo que envolve a liberação de energia a partir de moléculas orgânicas, transferindo-a para moléculas de ATP (trifosfato de adenosina), a principal fonte de energia química para todas as células eucarióticas. A maioria das células vegetais contém centenas ou milhares de mitocôndrias, e seu número por célula está relacionado à demanda por ATP.

As mitocôndrias estão em constante movimento, girando, oscilando e movendo-se de uma parte da célula para outra; também se fundem e se dividem por fissão. As mitocôndrias tendem a se congregar onde a energia está sendo requerida. Nas células nas quais a membrana plasmática é muito ativa no transporte de substâncias para dentro e para fora da célula, as mitocôndrias, frequentemente, podem ser encontradas dispostas ao longo da superfície da membrana. Em algas unicelulares que apresentam movimento, as mitocôndrias encontram-se tipicamente na base das estruturas locomotoras conhecidas como flagelos, presumivelmente fornecendo energia para o movimento deles.

As mitocôndrias, como os plastídios, são organelas semi-autônomas, isto é, contêm os componentes necessários para a síntese de algumas de suas próprias proteínas, mas não de todas. A membrana interna da mitocôndria é circundada por uma matriz líquida que contém proteínas, RNA, DNA, pequenos ribossomos semelhantes àqueles de bactérias (70S) e vários solutos (substâncias dissolvidas). O DNA da mitocôndria, como aquele do plastídio, apresenta-se como uma molécula circular em uma ou mais áreas claras, os nucleóides (Figura 3.15). Assim, nas células vegetais, a informação genética é encontrada em três diferentes compartimentos: núcleos, plastídios e mitocôndrias. Tanto os plastídios quanto as mitocôndrias podem codificar alguns de seus próprios polipeptídeos, mas não todos.

Evolução das Mitocôndrias e dos Cloroplastos:

Com base na grande semelhança entre mitocôndrias e cloroplastos das células eucarióticas e as bactérias, é bastante provável que ambos tenham se originado de bactérias que encontraram abrigo no interior de células heterotróficas. Essas células foram os precursores dos eucariotos. As células com seus “auxiliares” para a respiração e/ou a fotossíntese tinham a vantagem de

serem auto-suficientes em energia sobre seus contemporâneos e, sem dúvida, logo se multiplicaram à custa deles.

Simbiose é uma associação íntima entre dois ou mais organismos diferentes que pode ser, embora não necessariamente, benéfica para ambos. As células menores - agora estabelecidas como organelas simbióticas dentro das células maiores - obtiveram proteção contra os efeitos extremos do ambiente. Como consequência, os eucariotos foram capazes de colonizar a terra e as águas ácidas, onde as cianobactérias procarióticas estão ausentes, mas as algas verdes eucarióticas são abundantes.

Peroxissomos:

Os *peroxissomos* são organelas esféricas envolvidas por uma única membrana com diâmetro variando de 0,5 a 1,5 micrômetros. Os peroxissomos não possuem membranas internas e tipicamente estão associados a um ou dois segmentos do retículo endoplasmático (Figura 3-16). Inicialmente supunha-se que os peroxissomos eram originados a partir do retículo endoplasmático, mas atualmente sabe-se serem eles também organelas com auto-replicação. Ao contrário dos plastídios e mitocôndrias, os peroxissomos não possuem DNA e ribossomos, devendo, assim, importar as substâncias requeridas para a sua replicação e todas as suas proteínas. Os peroxissomos também apresentam movimento.

Alguns peroxissomos têm um papel importante na fotorrespiração, um processo que consome oxigênio e libera dióxido de carbono. Esse processo é o inverso do que acontece na fotossíntese. Nas folhas verdes, os peroxissomos estão intimamente associados às mitocôndrias e aos cloroplastos (Figura 3.16). Outros peroxissomos denominados *glioxissomos* contêm as enzimas necessárias para a conversão dos lipídios armazenados em sacarose, durante a germinação de muitas sementes. Esses dois tipos de peroxissomos podem sofrer interconversões.

Vacúolos:

Os *vacúolos*, juntamente com os plastídios e a parede celular, representam uma das três estruturas características que diferenciam as células vegetais das células dos animais. Como mencionado anteriormente, os vacúolos são organelas envolvidas por uma única membrana, o tonoplasto ou membrana vacuolar (Figuras 3.7 e 3.16). O vacúolo pode se originar diretamente do retículo endoplasmático (Figura 3.17), mas a maioria das proteínas do tonoplasto e de seu conteúdo provém diretamente do aparelho de Golgi.

Os vacúolos são preenchidos por um líquido (suco celular ou suco vacuolar). O principal componente do conteúdo vacuolar é a água com outras substâncias, as quais variam de acordo com o tipo de planta, órgão e célula e também com seus

estágios de desenvolvimento e fisiológico. Além dos íons inorgânicos, tais como o Ca^{2+} , K^+ , Cl^- , Na^+ e HPO_4^{-2} , os vacúolos comumente contêm açúcares, ácidos orgânicos e aminoácidos. Algumas vezes, uma determinada substância está presente em uma concentração tão elevada no vacúolo que forma cristais. Os cristais de oxalato de cálcio, os quais podem apresentar diferentes formas, são especialmente comuns (Figura 3.18). Na maioria dos casos, os vacúolos não sintetizam as moléculas que eles acumulam, mas, em seu lugar, as recebem de outras partes do citoplasma.

A célula vegetal imatura tipicamente contém numerosos e pequenos vacúolos, que aumentam em tamanho e se fundem formando um único vacúolo à medida que a célula se avoluma. Na célula madura, até 90% do volume celular pode ser ocupado pelo vacúolo e o restante do seu conteúdo é ocupado pelo citoplasma, que se dispõe como um filme periférico comprimido contra a parede celular (Figura 3.7). Pelo preenchimento de grande parte da célula com o conteúdo vacuolar, as plantas não somente economizam material citoplasmático rico em nitrogênio, mas também adquirem uma grande superfície entre o filme de citoplasma e o ambiente externo ao protoplasto. A maior parte do aumento em tamanho da célula resulta do aumento do(s) vacúolo(s). Uma consequência direta dessa estratégia é o aumento da pressão osmótica interna e a manutenção da pressão do tecido, um dos principais papéis do vacúolo.

Diferentes tipos de vacúolos com funções distintas podem ser encontrados em uma única célula madura. Os vacúolos são importantes compartimentos de armazenamento para metabólitos primários tais como açúcares, ácidos orgânicos e proteínas de reserva nas sementes. Os vacúolos também removem metabólitos secundários tóxicos, tais como nicotina e taninos, do restante do citoplasma (Figura 2.27). Tais substâncias são retidas permanentemente nos vacúolos. Os metabólitos secundários (ou especiais) contidos nos vacúolos são tóxicos não somente para as próprias plantas, mas também para patógenos, parasitas e/ou herbívoros e podem, assim, desempenhar um papel importante na defesa da planta.

O vacúolo é frequentemente um sítio de acúmulo de pigmentos. As cores azul, violeta, roxo, vermelho escuro e escarlate das células vegetais são usualmente causadas por um grupo de pigmentos conhecidos como *antocianinas*. Diferentemente da maioria de outros pigmentos vegetais, as antocianinas são muito solúveis em água e estão dissolvidas no suco celular. As antocianinas são flavonóides responsáveis pelas cores azuis e vermelhas de muitas hortaliças (rabanetes, nabos e repolhos), frutas (uvas, ameixas e cerejas) e um grande número de flores (centáureas, gerânios, esporinhas, rosas, etc). Algumas vezes, a pigmentação é tão intensa que mascara as clorofilas das folhas, como em *Acer rubrum* (bordo-vermelho).

As antocianinas também são responsáveis pela cor vermelha intensa de algumas folhas no outono. Esses pigmentos são formados quando as folhas deixam de produzir clorofila em resposta ao frio ou à luz solar intensa. À medida que a clorofila se desintegra, as antocianinas recém-formadas tornam-se visíveis. Nas folhas que não formam antocianinas, a degradação da clorofila no outono pode favorecer a visibilidade dos pigmentos carotenóides, que são mais estáveis e de coloração amarelo-alaranjada, e que também se encontram nos cloroplastos. As mais espetaculares colorações nos outonos desenvolvem-se nos anos em que prevalecem os dias claros e frios no outono.

Os vacúolos também estão envolvidos na quebra de macromoléculas e na reciclagem de seus componentes dentro da célula. Organelas celulares inteiras tais como mitocôndrias e plastídios, podem ser depositadas e degradadas nos vacúolos. Devido à sua atividade digestiva, os vacúolos são comparáveis em função às organelas conhecidas como lisossomos, que ocorrem nas células animais.

Retículo Endoplasmático:

O *retículo endoplasmático* (RE) é um complexo sistema de membranas tridimensional que permeia todo o citossol. Em corte, o RE aparece como duas membranas paralelas com um estreito espaço ou lúmen entre elas. A forma e a abundância do RE variam muito de célula para célula, de sua atividade metabólica e do seu estado de desenvolvimento. Por exemplo, células que acumulam proteína têm retículo endoplasmático rugoso abundante, o qual consiste em sacos achatados ou cisternas, com numerosos polissomos em sua superfície externa (Figuras 3.5b e 3-8). As células que secretam lipídios, ao contrário, têm um extenso sistema de retículo endoplasmático liso, o qual não apresenta ribossomos e tem principalmente a forma tubular. Ambas as formas de RE ocorrem em uma mesma célula e apresentam numerosas conexões entre eles. As membranas do RE estão em contínuo movimento e constantemente mudando de forma e distribuição.

Em muitas células, uma extensa rede de RE consistindo em túbulos e cisternas interligados está localizada no citoplasma periférico ou cortical, junto à membrana plasmática (Figura 3.19). A mais provável função do RE cortical parece ser a de regular o nível de íons Ca^{2+} no citossol. O RE cortical pode assim desempenhar um importante papel em inúmeros processos fisiológicos e de desenvolvimento, envolvendo o íon cálcio. Também tem sido sugerido que essa rede cortical de RE serve como um elemento estrutural que estabiliza ou ancora o citoesqueleto da célula.

Algumas elétrón-micrografias mostram que o RE rugoso pode ser contínuo com a membrana externa do envoltório nuclear. Como mencionado, o envoltório nuclear pode ser considerado uma porção do RE especializada e localmente diferenciada. Quando o envoltório nuclear fragmenta-se durante a prófase da

divisão nuclear, torna-se indistinto das cisternas do RE rugoso. Quando novos núcleos são formados durante a telófase, as vesículas do RE juntam-se para formar o envoltório nuclear dos dois núcleos filhos.

O RE funciona como um sistema de comunicação dentro da célula e como um sistema que canaliza substâncias - tais como proteínas e lipídios - para as diferentes partes. Além disso, o RE cortical das células vegetais está interligado por filamentos citoplasmáticos chamados plasmodesmos, os quais atravessam as paredes celulares comuns às duas células e desempenham papel na comunicação célula a célula.

O retículo endoplasmático é um dos principais sítios de síntese de lipídios nas plantas, sendo o outro os plastídios. Os corpos oleaginosos (gotículas lipídicas) são formados no retículo endoplasmático e então liberados no citossol. São estruturas mais ou menos esféricas que dão uma aparência granular ao citoplasma de uma célula vegetal, quando observada sob microscopia de luz. Nas elétrono-micrografias, as gotículas lipídicas têm uma aparência amorfa (Figura 3.17); são comuns nas células do corpo da planta, mas são mais abundantes nos frutos e sementes. Aproximadamente 45% do peso das sementes de girassol, amendoim, linho e gergelim é constituído por óleo (triglicerídeos). Esta substância fornece energia e uma fonte de carbono para as plântulas em desenvolvimento. Os corpos oleaginosos ou corpos lipídicos frequentemente são descritos como organelas, porém não estão envolvidos por unidades completas de membranas.

Aparelho de Golgi:

O termo *aparelho de Golgi* ou complexo de Golgi é usado para designar coletivamente todos os corpos de Golgi (também conhecidos como dictiossomos) de uma célula. Os corpos de Golgi consistem em empilhamentos de sacos achatados, em forma de discos ou cisternas, os quais frequentemente se ramificam em séries intrincadas de túbulos nas suas margens (Figura 3.20).

O aparelho de Golgi é um sistema de membranas dinâmico e muito polarizado. Usualmente, os dois pólos opostos de um corpo de Golgi são conhecidos como faces de formação (*cis*) e de maturação (*trans*). A parte do conjunto de sacos achatados entre as duas faces constitui as cisternas medianas (ou mediais). A rede *trans*-Golgi (*trans-Golgi network*), compartimento adicional, estrutural e bioquimicamente distinto, ocorre na face de maturação do corpo de Golgi (Figura 3.21).

Os corpos de Golgi estão envolvidos na secreção. Nas plantas, a maioria dos corpos de Golgi está envolvida na síntese e secreção dos polissacarídeos não-celulósicos da parede celular. Há evidências de que as várias etapas da síntese desses polissacarídeos ocorrem sequencialmente em diferentes cisternas dos corpos de Golgi. Glicoproteínas também são processadas e secretadas pelos corpos

de Golgi, sendo transferidas para este via vesículas de transição, a partir do retículo endoplasmático rugoso; as vesículas de transição saem do retículo endoplasmático em direção à face de formação do corpo de Golgi. As glicoproteínas são levadas gradualmente através das cisternas até a face de maturação por meio de vesículas de transporte e são, então, selecionadas na rede *trans*-Golgi para serem liberadas no vacúolo ou para a secreção na superfície da célula (Figura 3.21). Os polissacarídeos destinados à secreção na superfície da célula podem ser também selecionados na rede *trans*-Golgi. Um determinado corpo de Golgi tem a capacidade de processar simultaneamente polissacarídeos e glicoproteínas.

As proteínas vacuolares recentemente formadas na rede *trans*-Golgi são “empacotadas” em vesículas revestidas, nome esse dado pelo fato de essas vesículas estarem revestidas por várias proteínas, incluindo a *clatrina* (Figura 3.22). Além de ajudar na biogênese de vesículas, a clatrina parece estar envolvida também no processo de endereçamento destas vesículas. As glicoproteínas e os complexos polissacarídeos que serão secretados na superfície celular são vesículas não revestidas ou de superfície lisa. O movimento dessas vesículas da rede *trans*-Golgi para a membrana plasmática parece depender da presença de filamentos de actina. Quando as vesículas alcançam a membrana plasmática, fundem-se com esta e descarregam seu conteúdo na parede celular. As membranas das vesículas incorporam-se à membrana plasmática, contribuindo para o crescimento celular. A secreção de substâncias das células por meio de vesículas é chamada exocitose.

A Mobilidade das Membranas Celulares:

Com exceção das membranas das mitocôndrias, dos plastídios e dos peroxissomos, todas as demais membranas da célula - incluindo a membrana plasmática, o envoltório nuclear, o RE, o complexo de Golgi, o tonoplasto e os vários tipos de vesículas - constituem um sistema contínuo e interconectado conhecido como sistema de endomembranas (Fig. 3.21). O RE é a fonte inicial de todas as membranas. O material para a formação de novas membranas sai do RE e por meio das vesículas de transição. É transportado para os corpos de Golgi e destes saem as vesículas secretoras derivadas da rede *trans*-Golgi, que são adicionadas às novas membranas plasmáticas. A rede *trans*-Golgi também fornece vesículas que se fundem com o tonoplasto e assim contribuem para a formação do vacúolo. O RE, o complexo de Golgi e a rede *trans*-Golgi, dessa forma, podem ser considerados uma unidade funcional, na qual os corpos de Golgi servem como principal veículo para a transformação de membranas do tipo RE em membranas do tipo citoplasmática ou do tonoplasto.

Citoesqueleto:

Todas as células eucarióticas possuem um *citoesqueleto*, uma complexa rede de filamentos proteínicos que permeia o citossol e que está envolvida com muitos processos, incluindo o crescimento e a diferenciação da célula, bem como o movimento de organelas de um local para outro na própria célula. O citoesqueleto das células vegetais consiste em dois tipos de filamentos proteínicos: *microtúbulos* e *filamentos de actina*.

Microtúbulos:

Os *microtúbulos* são estruturas cilíndricas com cerca de 24 nanômetros de diâmetro e de comprimento variado. Cada microtúbulo é constituído por subunidades da proteína tubulina. As subunidades estão organizadas em espiral formando 13 fileiras ou protofilamentos ao redor de um centro oco (Figura 3.23a, b). Dentro de cada filamento, as subunidades estão orientadas em uma mesma direção e todos os protofilamentos estão alinhados em paralelo com a mesma polaridade. Eles apresentam comportamento denominado instabilidade dinâmica, tal como observado no ciclo celular durante a diferenciação da célula (ver Figuras 3.45 e 3.46). Sua formação se dá em pontos específicos chamados sítios de nucleação, conhecidos como centros organizadores de microtúbulos. A superfície do núcleo e certas porções do citoplasma cortical têm sido identificadas como centros organizadores de microtúbulos.

Os microtúbulos desempenham muitas funções, em especial no crescimento e na diferenciação celular. Os microtúbulos posicionados sob a membrana plasmática (microtúbulos corticais) estão envolvidos no crescimento ordenado da parede celular, devido ao controle do alinhamento das microfibrilas de celulose à medida que estas são adicionadas à parede (Figura 3.24; ver Figura 3.45a). A direção do alongamento da célula é orientada, por sua vez, pelo alinhamento das microfibrilas de celulose na parede. Os microtúbulos direcionam também as vesículas secretoras de Golgi contendo substâncias não-celulósicas para a parede em formação. Além disso, durante a divisão da célula, os microtúbulos formam as fibras do fuso, que têm um papel importante no movimento dos cromossomos, e as fibras do fragmoplasto, no qual ocorre a formação da placa celular. Os microtúbulos também são componentes importantes de cílios e flagelos e estão associados ao movimento destas estruturas.

Os Filamentos de Actina:

Os filamentos de *actina*, também chamados microfilamentos, são estruturas polares com terminações positivas (+) e negativas (-). São constituídos por uma proteína denominada actina e ocorrem como filamentos com 5 a 7 nanômetros de diâmetro (Figura 3.23c). Alguns microfilamentos estão associados espacialmente

aos microtúbulos e, de modo semelhante a estes últimos, formam novos agrupamentos em pontos específicos durante o ciclo celular. Esses filamentos ocorrem isoladamente ou em feixes em muitas células vegetais (Figura 3.25).

Os filamentos de actina estão envolvidos em várias atividades das células vegetais, incluindo a deposição da parede celular, o crescimento do tubo polínico, o movimento do núcleo antes e depois da divisão celular, o movimento de organelas, a secreção mediada por vesículas, a organização do RE e a corrente citoplasmática.

Flagelos e Cílios:

Os *cílios* e os *flagelos* são estruturas filiformes que emergem da superfície de numerosos tipos de células eucarióticas. São relativamente finos e constantes em diâmetro (cerca de 0,2 micrômetro), variando em comprimento (2 até 150 micrômetros). Por convenção, aqueles mais longos ou presentes em pequeno número ou mesmo únicos são denominados flagelos; os mais curtos e que ocorrem em maior número são chamados cílios.

Em algumas algas e outros protistas, os flagelos são estruturas locomotoras que impulsionam os organismos na água. Nas plantas, os flagelos são encontrados somente nas células reprodutivas (gametas) em plantas que possuem anterozóides móveis, tais como musgos, hepáticas, pteridófitas e gimnospermas, como as Cycadales e *Ginkgo biloba*.

Cada flagelo tem uma organização interna precisa; é constituído por um anel externo de nove pares de microtúbulos envolvendo dois microtúbulos adicionais situados na região central (Figura 3.26). Esse padrão básico de organização, 9 + 2, é encontrado em todos os flagelos de organismos eucariotos. O movimento de um flagelo origina-se de dentro da própria estrutura. Os flagelos são capazes de manter o movimento mesmo após terem sido destacados da célula. Esse movimento é produzido por um mecanismo de deslizamento de microtúbulos, no qual os pares mais externos dos microtúbulos movem-se, um após o outro, sem contração. À medida que os pares deslizam um após o outro, seu movimento causa um encurvamento localizado do flagelo. O deslizamento dos pares de microtúbulos resulta de ciclos de ligamento e desligamento de "braços" contendo enzimas entre pares vizinhos no anel externo (Figura 3.26).

A força geradora necessária para que ocorra o movimento citoplasmático vem de uma interação entre actina e miosina. A miosina é uma molécula de proteína com uma "cabeça" contendo ATPase que é ativada pela actina. Parece que as organelas na corrente citoplasmática estão indiretamente unidas aos filamentos de actina por moléculas de miosina, que usam a energia liberada pela hidrólise do ATP para "caminhar" ao longo dos filamentos de actina e puxando com elas as organelas.

Parede Celular:

A *parede celular* limita a expansão do protoplasto, evitando a ruptura da membrana plasmática quando o protoplasto aumenta pela entrada de água na célula. A parede celular determina em grande parte o tamanho e a forma da célula e a textura do tecido; contribui para a forma final do órgão vegetal. Os tipos celulares são frequentemente identificados pela estrutura de suas paredes, refletindo íntima relação entre a estrutura da parede e a função da célula.

Considerada anteriormente como meramente uma estrutura externa e inativa produzida pelo protoplasto, a parede celular é agora reconhecida como tendo funções específicas e essenciais. As paredes celulares contêm uma variedade de enzimas que desempenham funções importantes na absorção, transporte e secreção de substâncias nas plantas. Além disso, a parede celular pode desempenhar um papel ativo na defesa contra bactérias e fungos patogênicos, recebendo e processando a informação da superfície do patógeno e transmitindo essa informação à membrana plasmática da célula vegetal. Por meio de processos de ativação gênica, a célula vegetal pode então tornar-se resistente pela produção de fitoalexinas – metabólitos secundários antibióticos que são tóxicos aos patógenos ou pela síntese e deposição de substâncias, como a lignina, as quais atuam como barreiras à invasão. Certos polissacarídeos da parede celular, chamados "oligosacarinas", podem até mesmo funcionar como moléculas sinalizadoras.

O principal componente da parede celular é a celulose, a qual determina em grande parte sua arquitetura. A celulose é constituída por numerosos monômeros de glicose ligados pelas extremidades. Os polímeros de celulose são agrupados em microfibrilas que têm cerca de 10 a 25 nanômetros de diâmetro (Figura 3.27). A celulose tem propriedades cristalinas (Figura 3.28) devido ao arranjo ordenado de suas moléculas em certas partes, as micelas das microfibrilas (Figura 3.29). As microfibrilas de celulose se entrelaçam para formar finos filamentos que podem enrolar-se uns sobre os outros, semelhante a fios de um cabo. As moléculas de celulose entrelaçadas dessa maneira têm uma resistência maior do que o aço de espessura equivalente.

O arcabouço de celulose da parede é preenchido por uma matriz de moléculas não-celulósicas entrelaçadas. Essas moléculas não-celulósicas são polissacarídeos conhecidos como hemiceluloses e pectinas (Figura 3.27), bem como as proteínas estruturais chamadas glicoproteínas. As hemiceluloses variam muito nos diferentes tipos de células e entre os diferentes grupos de plantas. Estão ligadas por pontes de hidrogênio às microfibrilas de celulose, limitando a extensibilidade da parede celular por travar as microfibrilas adjacentes, tendo, provavelmente, um papel significativo na expansão celular. As pectinas são características das primeiras camadas formadas na parede celular (parede

primária) e da substância intercelular (lamela mediana) a qual une as paredes de células contíguas. As pectinas são polissacarídeos muito hidrofílicos, e a água que elas introduzem na parede celular confere propriedades plásticas ou de flexibilidade à parede, uma condição necessária para sua expansão. As paredes primárias em crescimento são compostas por cerca de 65% de água.

As paredes celulares podem também conter glicoproteínas - proteínas estruturais - assim como enzimas. As glicoproteínas mais bem caracterizadas são as extensinas (um grupo de proteínas ricas em hidroxiprolina), assim chamadas porque estão envolvidas com a extensibilidade da parede celular. Tem sido mencionada também a presença de um grande número de enzimas nas camadas da parede celular primária. Tais enzimas incluem as peroxidases, fosfatases, celulasas e pectinases.

Outro importante constituinte das paredes de muitos tipos de células é a lignina, que fornece resistência à compressão e rigidez à parede celular. A lignina é comumente encontrada em paredes de células vegetais que têm uma função mecânica ou de sustentação.

A cutina, a suberina e as ceras são substâncias graxas comumente encontradas na parede celular dos tecidos externos, protetores do corpo da planta. A cutina, por exemplo, é encontrada na parede das células da epiderme e a suberina é encontrada naquelas do tecido protetor secundário, o súber. As duas substâncias ocorrem combinadas com ceras e têm a importante função de reduzir a perda de água da planta.

As paredes da célula vegetal variam muito em espessura, dependendo em parte do papel que determinadas células desempenham na estrutura da planta e em parte na idade individual da célula. As camadas da parede celular formadas primeiramente constituem a parede primária. A região de união das paredes primárias de células adjacentes é chamada de lamela mediana ou substância intercelular. Muitas células subsequentemente depositam camadas adicionais, formando a parede secundária. Quando presente, a parede secundária é depositada pelo protoplasto da célula sobre a superfície mais interna da parede primária (Figura 3.29a).

A *lamela mediana* é uma camada rica em pectina que mantém juntas as paredes primárias de células adjacentes. Frequentemente é difícil distinguir a lamela mediana da parede primária, especialmente em células que desenvolvem paredes secundárias espessas. Em tais casos, o conjunto da lamela mediana, das duas paredes primárias adjacentes e talvez da primeira camada da parede secundária de cada célula pode ser chamado de complexo lamela mediana.

A *parede primária* é depositada antes e durante o crescimento da célula vegetal. As paredes primárias são constituídas por celulose, hemiceluloses,

substâncias pécticas, proteínas (glicoproteínas e enzimas) e água. As paredes primárias também podem conter lignina, suberina e cutina.

Células se dividindo ativamente, de modo geral, têm somente paredes primárias, assim como a maioria das células maduras envolvidas com processos metabólicos, tais como fotossíntese, respiração e secreção. Essas células, ou seja, células vivas portando somente paredes primárias, são capazes de perder sua forma celular especializada, dividir-se e diferenciar-se em novos tipos de células. Por essa razão é que, principalmente, as células com apenas paredes primária estão envolvidas na cicatrização de ferimentos e regeneração na planta.

Usualmente, as paredes primárias das células não têm um espessamento uniforme e apresentam áreas mais finas chamadas campos de pontoação primários (Figura 3.30a). Filamentos citoplasmáticos ou plasmodesmos, os quais conectam os protoplastos vivos de células adjacentes, apresentam-se comumente agregados nos campos de pontoação primários, mas estes não estão restritos a tais áreas.

Embora muitas células tenham somente uma parede primária, em outras o protoplasto deposita uma *parede secundária* internamente à parede primária. A formação da parede secundária ocorre frequentemente após a célula ter cessado o seu crescimento e a parede primária não estar aumentando mais em superfície. As paredes secundárias são particularmente importantes em células especializadas, que têm como função aumentar a resistência, e naquelas envolvidas na condução de água. Muitas dessas células morrem após a parede secundária ter sido depositada.

A celulose é mais abundante nas paredes secundárias do que nas paredes primárias, e as pectinas podem faltar; a parede secundária é, portanto, rígida e não favorece a distensão. A matriz da parede secundária é composta de hemicelulose. As proteínas estruturais e as enzimas, que são relativamente abundantes nas paredes primárias da célula estão ausentes nas paredes secundárias.

Frequentemente três camadas bem definidas - designadas S_1 , S_2 e S_3 , respectivamente, para as camadas externa (S_1), mediana (S_2) e interna (S_3) - podem ser distinguidas na parede secundária (Figura 3.31). As camadas diferem entre si na orientação de suas microfibrilas de celulose. Essas camadas múltiplas da parede são encontradas em certas células do xilema secundário ou lenho. A estrutura em camadas da parede secundária aumenta muito sua resistência, e as microfibrilas de celulose são depositadas em um padrão mais denso do que na parede primária. As paredes secundárias das células encontradas no lenho comumente contêm lignina.

Quando a parede secundária é depositada, esta deposição não ocorre sobre os campos de pontoação primeiramente formados na parede primária. Conseqüentemente, interrupções características ou pontoações são formadas na parede secundária (Figura 3.30b, c). Em algumas ocasiões, as pontoações são também formadas em áreas onde não há campos de pontoação. Paredes

secundárias lignificadas não são permeáveis à água, mas com a formação da pontuação, pelo menos nesses sítios, as células adjacentes são separadas somente pelas paredes primárias.

Uma pontuação em uma parede celular usualmente ocorre oposta a uma pontuação na parede de uma célula adjacente. A lamela mediana e as duas paredes primárias entre as duas pontuações são chamadas de membrana da pontuação. As duas pontuações opostas mais a membrana constituem um par de pontuações. Dois principais tipos de pontuações são encontrados nas células com paredes secundárias: *simples* e *areolada*. Nas pontuações areoladas a parede secundária arqueia-se sobre a câmara da pontuação. Nas pontuações simples não ocorre esse arqueamento.

A parede das células cresce em espessura e em superfície. O aumento da parede é um processo complexo que está sob um rígido controle bioquímico do protoplasto. Durante o crescimento, a parede primária deve ser produzida o suficiente para permitir um grau adequado de expansão e ao mesmo tempo permanecer suficientemente rígida para conter o protoplasto. O crescimento da parede primária requer a perda da estrutura da parede, um fenômeno influenciado por uma nova classe de proteínas de parede, denominadas expansinas, e por alguns hormônios. Há também um aumento na síntese de proteínas e na respiração para prover a energia necessária, assim como um aumento na absorção de água pela célula. A maior parte das novas microfibrilas de celulose é colocada em cima daquelas previamente formadas, camada sobre camada.

Nas células que aumentam mais ou menos uniformemente em todas as direções, as microfibrilas são depositadas em um arranjo aleatório, formando uma rede irregular. Nas células em fase de alongamento, por outro lado, as microfibrilas das paredes laterais são depositadas em um plano perpendicular (em ângulo reto) relativamente ao sentido do alongamento (**Figura 3.32**).

As microfibrilas de celulose depositadas por último dispõem-se paralelamente aos microtúbulos corticais que ficam sob a membrana plasmática. Geralmente se admite que as microfibrilas de celulose sejam sintetizadas por complexos da enzima *celulose sintase* que ocorrem na membrana plasmática (**Figura 3.33**). Nas plantas com sementes, esses complexos enzimáticos aparecem como anéis ou rosetas constituídos por seis partículas arranjadas hexagonalmente, que atravessam a membrana. Durante a síntese de celulose, os complexos movem-se no plano da membrana levando à extrusão das microfibrilas sobre a sua superfície externa. A partir dos complexos, as microfibrilas de celulose são integradas à parede celular. O movimento dos complexos enzimáticos é possivelmente orientado pelos microtúbulos corticais subjacentes, embora seja desconhecido o mecanismo pelo qual tais complexos ligam-se aos microtúbulos. As

rosetas são inseridas na membrana plasmática via vesículas de secreção originadas na rede *trans*-Golgi.

As substâncias da matriz - hemiceluloses, pectinas e glicoproteínas - são levadas à parede por vesículas de secreção. O tipo de substância da matriz que é sintetizada e secretada em um dado momento depende do estágio de desenvolvimento da célula. As pectinas, por exemplo, são mais características em células em crescimento, enquanto as hemiceluloses predominam nas células que cessaram esse processo.


Plasmodesmos:

Os protoplastos de células vegetais adjacentes estão unidos entre si pelos plasmodesmos. Embora tais estruturas já tivessem sido visualizadas com microscópio de luz (Figura 3.34), sua interpretação era difícil. Somente quando os plasmodesmos puderam ser observados sob microscópio eletrônico é que sua constituição como cordões citoplasmáticos foi confirmada.

Os plasmodesmos podem ocorrer por toda a parede celular ou podem estar agregados nos campos de pontoações primários ou nas membranas entre os pares de pontoação. Sob microscópio eletrônico, os plasmodesmos aparecem como canais estreitos (cerca de 30 a 60 nanômetros em diâmetro) revestidos pela membrana plasmática e atravessados por um túbulo de retículo endoplasmático modificado, que é conhecido como desmotúbulo (Figura 3.35). Muitos plasmodesmos são formados durante a divisão celular pelo fato de porções do retículo endoplasmático tubular ficarem presas durante a formação da placa celular (Figura 3.44). Os plasmodesmos são também formados nas paredes de células que não estão se dividindo. Essas estruturas fornecem uma via para o transporte de certas substâncias (açúcares, aminoácidos, moléculas de sinalização) entre as células.

O Ciclo Celular:

As células se reproduzem por divisão celular, na qual o conteúdo da célula é dividido entre duas células filhas. Nos organismos pluricelulares, como as plantas e os animais, a divisão celular juntamente com a expansão celular é o modo como os organismos crescem. As novas células são semelhantes estrutural e fisiologicamente à célula-mãe, assim como entre si. A semelhança é apenas em parte, porque cada nova célula recebe tipicamente cerca da metade do citoplasma da célula-mãe. Em termos estruturais e funcionais, o mais importante é que cada nova célula herda uma réplica exata da informação genética ou hereditária da célula-mãe. Desse modo, antes que a divisão celular possa ocorrer, toda a informação genética presente no núcleo da célula-mãe precisa ser *fielmente replicada*.



A divisão celular nos organismos eucarióticos consiste em dois estágios sequenciais que se sobrepõem: mitose e citocinese. Durante a mitose ou divisão nuclear, um lote completo de cromossomos duplicados previamente é transmitido para cada um dos dois núcleos filhos. A citocinese é o processo que divide a célula inteira em duas novas células. Cada uma das novas células contém não apenas o núcleo com um número de cromossomos completo, mas também aproximadamente a metade do citoplasma da célula-mãe.

Embora a mitose e a citocinese sejam os dois eventos mais comumente associados à reprodução das células eucarióticas, eles representam o clímax de uma sequência regular e repetida de eventos conhecidos como ciclo celular (**Figura 3.36**). O ciclo celular, geralmente, é dividido em interfase e mitose. A interfase precede e sucede a mitose. A interfase é um período de intensa atividade celular, durante o qual acontecem elaboradas preparações para a divisão celular, incluindo a duplicação dos cromossomos. A interfase pode ser dividida em três fases denominadas **G₁**, **S** e **G₂**. A mitose e a citocinese em conjunto são referidas como a fase **M** do ciclo celular.

Alguns tipos de células passam por sucessivos ciclos celulares, durante toda a vida do organismo. Nesse grupo estão incluídos os organismos unicelulares e certos tipos de células. Em plantas, um exemplo são as *células iniciais*, que juntamente com suas derivadas imediatas ou *células irmãs* constituem os *meristemas* apicais da raiz e do caule (**Figura 23.1**). Os meristemas são regiões com tecidos embrionários (permanentemente jovens), e a maioria das divisões celulares acontece nos meristemas ou próximo a eles. As iniciais poderão sofrer uma pausa durante o ciclo celular em resposta aos fatores ambientais, como durante a dormência do inverno e reassumir a proliferação posteriormente. Esse estado de repouso especializado ou dormência, durante o qual as iniciais ficam detidas na fase **G₁**, é frequentemente denominado fase **G₀** (fase G-zero). Atualmente, a natureza do controle ou os controles que regulam o ciclo celular é assunto de intensas pesquisas; aparentemente ela é similar em todas as células eucarióticas.

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



2. Processos de Transporte Celular:

Com exceção de distâncias muito pequenas, a *difusão* é um processo lento para líquidos. É eficiente somente se o gradiente de concentração for bastante grande e o volume relativamente pequeno. Dentro de uma célula, algumas substâncias são produzidas em um local para serem utilizadas em outro local na própria célula. O gradiente de concentração pode ser estabelecido entre as duas regiões da célula, e materiais podem se difundir devido ao gradiente de um local de síntese para um local de consumo.

A maioria das moléculas orgânicas biológicas são polares, sendo, portanto, hidrofílicas, e por isso não podem se mover livremente através da barreira lipídica da membrana celular. Entretanto, o oxigênio, que é solúvel em lipídios, pode se difundir livremente através desta mesma membrana. O mesmo acontece com o dióxido de carbono. A água também se difunde livremente para dentro e para fora porque, apesar de polar, suas moléculas são pequenas e não carregadas.

As substâncias dissolvidas na água são os *solutos*, e a água é o *solvente* da solução. As membranas celulares permitem a passagem de água, mas, por outro lado, impedem a passagem da maioria das substâncias. Tais membranas são conhecidas como membranas diferencialmente permeáveis (*semipermeáveis*). A difusão da água através dessas membranas é denominada *osmose*.

O fenômeno da osmose envolve o movimento da água de uma solução com maior potencial hídrico para uma solução com menor potencial hídrico. Na ausência de outros fatores que atuem sobre o potencial hídrico (por exemplo, a pressão), o movimento da água por osmose se dá de uma região de menor concentração de solutos (maior concentração de moléculas de água) para uma região de maior concentração de solutos (menor concentração de moléculas de água).

A osmose resulta no aumento da pressão devido à entrada contínua de água através da membrana para a região de menor concentração de água. Se a água é separada de uma solução por uma *membrana semipermeável*, que permite a passagem de água, mas não a de soluto, a água atravessará a membrana e aumentará o volume dentro do tubo até que o equilíbrio seja atingido - isto é, quando o potencial hídrico for igual em ambos os lados da membrana. Por outro lado, se aplicarmos uma pressão sobre a solução dentro do tubo com um pistão (Fig. 4.4c), é possível interromper o movimento da água para dentro do tubo. A pressão que deveria ser aplicada na solução para impedir o movimento da água por osmose é denominada *pressão osmótica*.

Se uma planta é colocada em uma solução com potencial hídrico elevado (próximo a zero), o protoplasma se expande e a membrana plasmática exerce pressão contra a parede celular. Entretanto, a célula vegetal não se rompe por causa da rigidez da parede celular. Células vegetais acumulam em seus vacúolos soluções relativamente concentradas em sais, e também podem acumular

açúcares, ácidos orgânicos e aminoácidos. Uma das consequências é o aumento da pressão hidrostática no interior das células devido à entrada constante da água por osmose. Esta pressão contra a parede celular mantém a célula túrgida. Consequentemente, a pressão hidrostática em uma célula vegetal é geralmente referida como a pressão de turgor. A *pressão de turgor* é definida como a pressão que se desenvolve no interior de uma célula vegetal como resultado da osmose e/ou embebição. Igual e oposta à pressão de turgor em qualquer momento é a pressão mecânica da parede celular, dirigida para o interior da célula, chamada de *pressão da parede*.

O turgor em um vegetal é especialmente importante como suporte para as regiões não-lenhosas de uma planta. Adicionalmente, quase todo o crescimento de uma célula vegetal resulta da absorção de água, com a maior parte do aumento em tamanho da célula resultante do aumento de tamanho dos vacúolos. O turgor é mantido nas células vegetais porque a maioria das células existe em meios com potencial hídrico relativamente elevado. Por outro lado, se uma célula vegetal é colocada em uma solução com potencial hídrico relativamente baixo, a água então sairá da célula por osmose, e o vacúolo e o protoplasto irão se retrair; desse modo a membrana será afastada da parede celular (Fig. 4.5 e Fig. 4.6). Este fenômeno é conhecido como *plasmólise*. O processo pode ser revertido se, em seguida, a célula for transferida para água pura (*deplasmólise*). Apesar de a membrana plasmática e o tonoplasto serem, com algumas exceções, permeáveis unicamente à água, as paredes celulares permitem que tanto a água quanto solutos passem através delas. A perda de turgor das células vegetais resulta em murcha ou queda das folhas.

Estrutura das Membranas Celulares

Todas as *membranas celulares* apresentam a mesma estrutura básica que consiste em uma bicamada lipídica na qual estão embebidas proteínas globulares, muitas das quais se estendem através da membrana lipídica e sobressaem de ambos os lados (Fig. 4.7). A porção destas proteínas que atravessa a membrana, e que fica embebida dentro da bicamada lipídica, é hidrofóbica, enquanto que a porção ou porções expostas de cada lado da membrana são hidrofílicas.

As duas superfícies da membrana diferem consideravelmente em sua composição química. Por exemplo, existem duas grandes classes de lipídios na membrana plasmática de células vegetais - os fosfolipídios (os mais abundantes) e os esteróis (principalmente o estigmaesterol; não o colesterol, que é abundante em tecidos animais) - sendo que as duas camadas apresentam concentrações diferentes de cada. Além disso, as proteínas que atravessam a membrana apresentam orientações específicas dentro da bicamada, e as porções que se estendem de cada lado têm uma composição diferente em aminoácidos, assim como nas estruturas terciárias. Outras proteínas também estão associadas às

membranas, incluindo as proteínas periféricas, que estão ligadas a algumas das proteínas que atravessam a membrana e se projetam da bicamada para a superfície interna da membrana. Estas proteínas que atravessam a membrana, assim como outras fortemente ligadas à membrana, são denominadas de *proteínas integrais*. Na superfície externa, pequenas cadeias de carboidratos estão ligadas às porções externas das proteínas das membranas. Acredita-se que os carboidratos, que formam uma capa na superfície externa da membrana de algumas células eucarióticas, sejam importantes nos processos de adesão célula-célula e no “reconhecimento” de moléculas (como hormônios, vírus e antibióticos) que interagem com a célula.

Duas configurações básicas foram identificadas entre as proteínas da membrana (Fig. 4.8). Uma é a estrutura relativamente simples como um bastonete consistindo em uma *alfa hélice* embebida no interior hidrofóbico da membrana, com porções hidrofílicas menos regulares se projetando de ambos os lados. A outra configuração é encontrada nas grandes *proteínas globulares* cujas complexas estruturas terciárias e quaternárias resultam de repetidas “passagens” através da membrana. Em tais proteínas a cadeia polipeptídica atravessa várias vezes a membrana como uma série de alfa hélices.

Enquanto a bicamada lipídica confere à membrana sua estrutura básica e sua natureza impermeável, as proteínas são responsáveis pela maioria das funções da membrana. Grande parte das membranas é composta de 40 a 50% de lipídios (por peso) e 60 a 50% de proteínas, mas é a quantidade e o tipo de proteínas na membrana que caracterizam sua função. As membranas associadas à transdução de energia, como as membranas internas das mitocôndrias e cloroplastos, consistem em aproximadamente 75% de proteínas. Algumas destas proteínas são enzimas que catalisam reações associadas às membranas, enquanto outras são transportadores envolvidos no movimento de moléculas específicas para dentro e para fora da célula ou organela. Outras ainda funcionam como receptores que recebem ou transduzem sinais químicos do ambiente intra- ou extracelular. Enquanto algumas das proteínas integrais estão aparentemente ancoradas (talvez ao citoesqueleto), a bicamada lipídica é geralmente bastante fluida. Algumas das proteínas estão mais ou menos soltas dentro da bicamada, sendo que estas moléculas e os lipídios podem se mover lateralmente dentro dela, formando diferentes padrões, ou mosaicos, que variam de tempos em tempos e de local para local. Por isso, este modelo de estrutura de membrana recebe o nome de “mosaico fluido” ou modelo de *Singer & Nicolson*.

Transporte de Solutos através das Membranas

As moléculas hidrofóbicas (como o oxigênio e o dióxido de carbono) e pequenas moléculas polares sem cargas (como a água) podem atravessar as

membranas celulares por *difusão simples*. A observação de que moléculas hidrofóbicas podiam se difundir facilmente através da membrana plasmática forneceu a primeira evidência da natureza lipídica da membrana. Entretanto, a maioria das substâncias de que a célula necessita é polar e requer um transporte mediado por proteínas para transferi-las através da membrana. Cada transporte mediado por proteínas é altamente seletivo; este pode aceitar apenas um tipo de íon, como Ca^{2+} ou K^+ , ou uma molécula, como um açúcar ou um aminoácido, e excluir uma molécula praticamente idêntica. Todas as proteínas de transporte cuja orientação na membrana é conhecida são proteínas integrais do tipo múltiplas *alfa-hélices*. Essas proteínas permitem que o soluto específico que transportam atravesse a membrana por um caminho contínuo sem que os solutos entrem em contato com o interior da bicamada lipídica.

O transporte mediado por proteínas pode ser agrupado em três grandes classes: *as bombas*, *os transportadores* e *os canais* (Fig. 4.9). As bombas são ativadas seja por energia química (ATP) ou por energia luminosa; nas células vegetais ou de fungos são tipicamente bombas de prótons (H^+ -ATPases). Tanto os transportadores como as proteínas que formam um canal são movidas pela energia liberada de gradientes eletroquímicos. Os transportadores se ligam ao soluto específico a ser transportado e passam por uma alteração conformacional de modo a transportarem o soluto através da membrana. As proteínas de canal formam poros cheios de água que se estendem através da membrana e, quando abertos, permitem a passagem por eles de solutos específicos (geralmente íons inorgânicos de tamanho e carga conhecidos).

Outro aspecto a ser considerado para as três categorias de transporte é a velocidade do transporte. O *número de moléculas de soluto transportado por proteínas por segundo* é relativamente lento nas bombas (menos que 500/segundo), intermediário nos transportadores (de 500 a 10.000/segundo) e bastante rápido nos canais (10.000 a milhões/segundo). Se a molécula for neutra, a direção de seu transporte é determinada somente pela diferença na concentração da mesma nos dois lados da membrana (gradiente de concentração). Se, por outro lado, o soluto apresenta carga definida, tanto o gradiente de concentração quanto o gradiente elétrico total através da membrana (o potencial da membrana) influenciam seu transporte. Juntos, os dois gradientes constituem o *gradiente de potencial eletroquímico* ($\Delta\mu\text{H}^+$). Células vegetais tipicamente mantêm gradientes elétricos através da membrana plasmática e do tonoplasto. A substância fundamental (citossol) é eletricamente negativa se comparada ao meio externo aquoso e à solução (suco celular) dentro do vacúolo. O transporte a favor do gradiente de concentração ou do gradiente eletroquímico é denominado de *transporte passivo*. Verifica-se o transporte passivo em todos os canais protéicos e

em algumas proteínas transportadoras (Fig. 4.9). O transporte passivo com a ajuda de proteínas carreadoras é denominado *difusão facilitada*.

Todas as proteínas de canal e algumas proteínas transportadoras são do tipo *uniporte*, pois transportam um soluto de um lado da membrana para o outro. Outras proteínas transportadoras funcionam em *sistemas de co-transporte*, no qual a transferência de um soluto depende da transferência simultânea ou sequencial de um segundo soluto. O segundo soluto pode ser transportado na mesma direção que o primeiro (*simporte*) ou na direção oposta (*antiporte*) (Fig. 4.10). Em nenhum dos casos de difusão simples ou transporte facilitado existe a possibilidade de mover solutos contra o gradiente de concentração ou gradiente eletroquímico. A capacidade de mover solutos contra o gradiente de concentração ou gradiente eletroquímico requer gasto de energia, e este processo é chamado de *transporte ativo*, que é sempre mediado por proteínas transportadoras.

A bomba de prótons em células vegetais é energizada pelo ATP e pode ser medida como uma H^+ -ATPase localizada na membrana. A enzima gera um grande potencial elétrico e um gradiente de pH, isto é, um gradiente de prótons (íons hidrogênio) que fornece a força motriz para a entrada de solutos por todos os sistemas de co-transporte associados ao H^+ . Por esse processo, mesmo solutos neutros podem ser acumulados internamente em concentrações muito maiores que as de fora da célula simplesmente pelo seu co-transporte com uma molécula carregada (por exemplo, um íon H^+). O primeiro processo gerador de energia (a bomba) é denominado de "transportador ativo primário", e o segundo processo (co-transportadores) como "transportador ativo secundário", também denominado "transporte dependente de energia" (Fig. 4.11).

Transporte Via Plasmodesmas:

As células vizinhas no corpo de uma planta são interconectadas por estreitos feixes de citoplasma chamados de plasmodesmas, que fornecem o provável caminho para a passagem de substâncias célula a célula. O termo simplasto é usado para caracterizar os protoplastos interconectados e seus plasmodesmas. O movimento das substâncias de uma célula para a outra através dos plasmodesmas é denominado *transporte simplástico*. Ao contrário, o movimento das substâncias pelo *continuum* da parede celular, ou apoplasto, que cerca o simplasto é denominado transporte apoplástico.

Os plasmodesmas podem oferecer um caminho mais eficiente entre as células vizinhas que a via alternativa menos direta da membrana plasmática. Acredita-se que as células e tecidos mais distantes da fonte de nutrientes podem ser supridos com nutrientes por simples difusão ou por fluxo de massa através dos plasmodesmas. Além disso, acredita-se que algumas substâncias se movem através

dos plasmodesmas para e a partir do xilema e floema, tecidos associados ao transporte a longa distância em uma planta.

Um plasmodesma é tipicamente atravessado por um feixe tubular do retículo endoplasmático, chamado de *desmotúbulo*, que é contínuo com o retículo endoplasmático das células adjacentes (Fig. 4.14). Evidências de que o transporte ocorre entre células via plasmodesmas vêm de estudos que envolvem corantes fluorescentes e correntes elétricas. Os corantes que não atravessam facilmente a membrana plasmática podem ser observados se movendo a partir da célula injetada para células vizinhas e mais além (Fig. 4.15). Tais estudos revelaram que a maioria dos plasmodesmas permite a passagem de moléculas com peso molecular de 700 até 900 daltons (um *dalton* corresponde ao peso de um átomo de hidrogênio), valores suficientes para que os açúcares e aminoácidos possam se mover livremente através das conexões intercelulares.

A passagem de pulsos de corrente elétrica de uma célula para a outra via plasmodesmas pode ser monitorada por um eletrodo receptor em células vizinhas. Verifica-se que a extensão da força elétrica detectada varia com a frequência de plasmodesmas e com o número de células e a distância das células entre a injeção e os eletrodos receptores. Ainda não se sabe se os plasmodesmas têm algum controle no movimento de substâncias entre as células.

3. Morfologia de Populações e Comunidades de Interesse de Manejo:

As plantas, como todos os seres vivos, possuem ancestrais aquáticos, e a história da evolução das plantas está inseparavelmente relacionada com a ocupação progressiva do ambiente terrestre. Um dos eventos-chave na primeira invasão do ambiente terrestre pelas plantas foi o desenvolvimento de *esporos* com uma parede de proteção durável que lhes permitiu tolerar condições secas. Como resultados disso, os esporos puderam ser dispersos pela superfície da terra através do vento. Enquanto as plantas foram se tornando maiores, evoluíram estruturas que permitiam uma liberação e dispersão mais eficiente dos esporos (Fig. 16.1). Outro avanço evolutivo importante que acompanhou este aumento de tamanho foi a formação da *cutícula*, com um esqueleto de cutina embebido por ceras, que atuam como barreira primária à passagem da água. Os estômatos devem ter evoluído concomitantemente à evolução da cutícula para permitir trocas gasosas necessárias à fotossíntese e à respiração.

Relativamente cedo na história das plantas, a evolução de sistemas condutores eficientes, consistindo em *xilema* e *floema*, solucionou o problema de condução de água e assimilados através da planta, um sério problema para qualquer organismo de grande porte. Muitos botânicos acreditam que a aquisição da habilidade de sintetizar lignina, que é incorporada às paredes das células de

sustentação e de células condutoras de água, foi um passo fundamental para a evolução das plantas. As partes aéreas e subterrâneas das primeiras plantas diferenciavam estruturalmente muito pouco, umas das outras, mas definitivamente as plantas primitivas deram origem a plantas mais especializadas. Essas plantas consistiam em raízes, que funcionavam na absorção e fixação, e em sistemas caulinares, que forneciam um sistema bem adaptado às necessidades da vida na terra, ou seja, a aquisição de energia da luz do sol, de dióxido de carbono da atmosfera e de água. A diversidade morfológica das primeiras plantas era extensa. Diferentes formas eram adaptadas à vida em diferentes ambientes terrestres, nos quais a eficiência da fotossíntese era maximizada pela diferenciação morfológica.

Enquanto as plantas primitivas foram se tomando progressivamente adaptadas à vida na Terra, suas gerações gametofíticas passaram por uma progressiva redução de tamanho e tornaram-se gradativamente mais protegidas e nutricionalmente dependentes do esporófito. Finalmente, em uma linha evolutiva surgiram as sementes, estruturas que protegem o embrião do esporófito durante a sua dispersão e período de dormência, e depois nutre o esporófito durante o período de germinação e estabelecimento das plântulas como indivíduos independentes. Dessa forma, as plantas com semente são capazes de sobreviver a condições ambientais desfavoráveis.

Organização do Corpo das Plantas Vasculares

Os esporófitos das plantas vasculares primitivas eram eixos dicotomicamente ramificados (uniformemente furcados) que não apresentavam raízes ou folhas. Com a especialização evolutiva, diferenças morfológicas e fisiológicas surgiram entre as várias partes do corpo da planta, produzindo a diferenciação de raízes, caules e folhas (Fig. 16.3). As raízes formam o sistema radicular, que fixa a planta e absorve água e minerais do solo. O caule e folhas juntos formam o sistema caulinar, com os caules originando órgãos fotossintetizantes especializados, as folhas, em direção ao sol e o sistema vascular conduzindo água e minerais para as folhas, e os produtos finais da fotossíntese a partir delas.

Os diferentes tipos de células do corpo da planta estão organizados em tecidos, e os tecidos estão organizados em unidades ainda maiores chamadas sistemas de tecidos. Os três sistemas de tecidos, dérmico, vascular e fundamental, ocorrem em todos os órgãos da planta. Eles são contínuos de órgão para órgão e demonstram a unidade básica do corpo da planta. O sistema dérmico forma a cobertura mais externa de proteção da planta. O sistema vascular compreende os tecidos condutores, xilema e floema, e está imerso no sistema fundamental (Fig. 16.3). As principais diferenças nas estruturas da raiz, caule e folha residem

primariamente na distribuição relativa dos tecidos dos sistemas vascular e fundamental.

Crescimento Primário e Secundário:

Crescimento primário pode ser definido como aquele que ocorre relativamente próximo às extremidades das raízes e caules. Ele é iniciado pelos meristemas apicais e está primariamente envolvido com a extensão do corpo da planta, frequentemente o crescimento vertical. Os tecidos que surgem durante o crescimento primário são conhecidos como tecidos primários, sendo as partes do corpo da planta compostas por esses tecidos denominadas “*corpo primário* da planta”. Plantas vasculares primitivas, assim como muitas plantas atuais, consistem inteiramente em tecidos primários.

Além do crescimento primário, muitas plantas passam por um crescimento adicional que aumenta em espessura o caule e a raiz. Tal crescimento é denominado *crescimento secundário*. Ele é resultado da atividade de meristemas laterais, um dos quais, o *câmbio vascular*, produz os tecidos vasculares secundários: xilema secundário e floema secundário (Fig. 24.6). A produção do tecido vascular secundário é comumente suplementada pela atividade de um segundo meristema lateral, o *câmbio da casca* (felogênio), que forma a periderme, composto principalmente por tecido da casca. A *periderme* substitui a epiderme como sistema dérmico da planta. O tecido vascular secundário e a periderme constituem o corpo secundário da planta.

Elementos Traqueais:

Os *elementos crivados* constituem as células condutoras do floema. Eles têm paredes macias que frequentemente colapsam depois que morrem. Em função disso, raramente estão preservadas nos fósseis. Em contraste, os *elementos traqueais*, as células condutoras do xilema, possuem paredes rígidas, persistentes e são algumas vezes bem preservadas. Devido a seus vários padrões de paredes, elementos traqueais proporcionam indícios valiosos da inter-relação dos diferentes grupos de plantas vasculares.

Nas plantas vasculares fósseis do período Devoniano, os elementos traqueais eram alongados com extremidades longamente afiladas. Tais elementos traqueais, chamados *traqueídeos*, foram os primeiros tipos de células condutoras de água a surgir; eles são o único tipo de célula condutora de água na maioria das plantas vasculares não angiospermas. Traqueídeos proporcionam não apenas canais para a passagem de água e sais minerais, mas, também, sustentação para os caules. Células condutoras de água são rígidas principalmente devido à *lignina* de suas paredes. Esta rigidez possibilitou às plantas desenvolver um hábito ereto e, eventualmente, para algumas delas, se tomarem árvores.

Traqueídeos são mais primitivos (menos especializadas) que os *elementos de vaso*, as principais células condutoras em angiospermas. Os elementos de vaso aparentemente evoluíram independentemente dos traqueídeos em vários grupos de plantas vasculares, incluindo as angiospermas, as Gnetophyta, muitas espécies não relacionadas de samambaias e espécies de *Selaginella* (Lycophyta) e *Equisetum* (Sphenophyta). A evolução de elementos de vaso nesses diferentes grupos proporciona um excelente exemplo de evolução convergente (desenvolvimento independente de estruturas similares em organismos não relacionados ou distantemente relacionados).

Estelos:

O tecido vascular primário, xilema primário e floema primário, e a medula, se presente, constituem o cilindro central, ou *estelo*, do caule e da raiz no corpo primário da planta. São reconhecidos vários tipos de estelos, entre eles o protostelo, o sifonostelo e o eustelo. O *protostelo* é o mais primitivo tipo de estelo, consistindo em um feixe sólido de tecido vascular no qual o floema ou circunda o xilema ou está difuso dentro dele (Figs. 16.3 e 16.4a). Ele é encontrado nos grupos extintos de plantas vasculares sem sementes, bem como em Psilotophyta e Lycophyta e nos caules jovens de alguns outros grupos atuais. Além disso, esse é o tipo de estelo encontrado na maioria das raízes. O *sifonostelo* é caracterizado por uma coluna central de tecido fundamental, a medula, que é circundada pelo tecido vascular (Fig. 16.4b). O floema pode se formar somente na parte externa do cilindro de xilema ou em ambos os lados. Nos sifonostelos de samambaias, a saída do feixe vascular a partir do caule em direção às folhas (traços foliares) geralmente é marcada por lacunas (lacunas foliares) no sifonostelo (Fig. 16.4c). Estas lacunas foliares são preenchidas por células de parênquima como aquelas que ocorrem dentro e fora do tecido vascular do sifonostelo.

Se o cilindro vascular consiste em um sistema de feixes discretos em torno de uma medula, como ocorre em quase todas as plantas com sementes, o estelo é denominado *eustelo* (Fig. 16.4d). Estudos comparativos de plantas atuais e fósseis sugerem que o eustelo das plantas com sementes evoluíram diretamente do protostelo. Os eustelos apareceram primeiro entre as pró-gimnospermas, um grupo de plantas que produzia esporos. Os sifonostelos evidentemente evoluíram independentemente a partir dos protostelos. Esta relação indica que nenhum dos grupos de plantas vasculares sem sementes com representantes atuais deu origem a alguma planta atual com semente.

Origem das Raízes e Folhas:

Embora os registros fósseis revelem pouca informação sobre a origem das raízes como as conhecemos hoje, elas devem ter evoluído a partir da parte mais

inferior, frequentemente subterrânea das plantas vasculares primitivas. Na maior parte, as raízes são estruturas relativamente simples que parecem ter retido muitas das características estruturais primitivas que não estão mais presentes no caule das plantas modernas.

Folhas são os principais apêndices laterais do caule. Sem se considerar seu tamanho e estrutura final, elas se originam como protuberâncias (primórdio foliar) do meristema apical do sistema caulinar. Existem dois tipos fundamentalmente distintos de folhas, os micrófilos e os megáfilos.

Micrófilos, geralmente, são folhas relativamente pequenas. Elas contêm apenas um único feixe de tecido vascular (Fig. 16.5a). Os micrófilos estão associados a caules que possuem protostelos e são característicos das Lycophyta. Os traços foliares dos micrófilos não estão associados a lacunas foliares. Embora o nome *micrófilo* signifique “folha pequena”, algumas espécies de *Isoetes* possuíam folhas consideravelmente longas. De fato, certas Lycophyta do Carbonífero e Permiano possuíam micrófilos com um metro ou mais de comprimento.

Os micrófilos provavelmente evoluíram como protuberâncias laterais superficiais do caule (Fig. 16.6). No início essas estruturas eram apêndices pequenos semelhantes a escamas ou espinhos desprovidos de tecido vascular. Gradualmente, desenvolveram-se traços foliares rudimentares, que inicialmente se estendem apenas até a base do apêndice. Finalmente, os traços foliares se estenderam por todo o apêndice, resultando na formação do micrófilo primitivo.

Muitos *megáfilos*, como o nome indica, são maiores que os micrófilos. Com poucas exceções, os megáfilos estão associados com caules que possuem ou sifonostelos ou eustelos, e seus traços foliares estão associados com lacunas foliares (Fig. 16.5b). Diferentemente dos micrófilos, o limbo, ou lâmina, da maioria dos megáfilos tem um sistema complexo de nervuras.

Acredita-se que os megáfilos evoluíram a partir de um sistema inteiro de ramos através de uma série de passos similares ao que é mostrado na Fig. 16.6. As primeiras plantas tinham um eixo dicotomicamente ramificado sem folhas; ramificações desiguais resultaram em ramos mais agressivos que se “sobrepunham” aos mais fracos. Isso foi seguido por um achatamento, ou “aplanamento” dos ramos laterais subordinados. O passo final foi a fusão dos ramos laterais separados para formar a lâmina primitiva.

As plantas vasculares existem há pelo menos 430 milhões de anos. As primeiras sobre as quais sabemos detalhes estruturais pertencem à divisão Rhyniophyta, os fósseis mais antigos, que são do período Siluriano Médio, cerca de 420 milhões de anos atrás. O corpo das Rhyniophyta e outras plantas contemporâneas eram eixos simples, dicotomicamente ramificados, desprovidos de raízes e folhas. Com a especialização evolutiva, diferenças morfológicas e

fisiológicas surgiram entre as várias partes do corpo da planta, ocasionando a diferenciação de raiz, caule e folha.

Plantas Vasculares sem Sementes:

As plantas vasculares sem sementes atuais são classificadas em quatro divisões: as Psilotophyta (*Psilotum* e *Tmesipteris*), as Lycophyta (que inclui Lycopodiaceae, *Selaginella* e *Isoetes*), as Sphenophyta (*Equisetum*) e as Pterophyta (samambaias). A maioria das plantas vasculares sem sementes são *homosporadas* (produzem apenas um tipo de esporo). A *heterosporia*, produção de dois tipos de esporos, é exibida por *Selaginella*, *Isoetes* e samambaias aquáticas.

Os ciclos de vida das plantas vasculares sem sementes são essencialmente similares: uma alternância de gerações heteromorfas na qual o esporófito é dominante e de vida livre (fotossinteticamente autotróficos). Os gametófitos das espécies homosporadas são bissexuados, produzindo tanto anterídios (órgão masculino das plantas) quanto arquegônios (órgão feminino das plantas), e são independentes do esporófito para a nutrição. Os gametófitos das espécies heterosporadas são unissexuados, muito reduzidos em tamanho e, exceto para poucos gêneros de samambaias heterosporadas, dependentes do alimento armazenado derivado do esporófito para sua nutrição. Todas as plantas vasculares sem sementes têm anterozóides móveis, e a presença de água é necessária para que eles nadem até as oóferas.

Psilotophyta diferem das outras plantas vasculares atuais pela ausência de folhas (com a possível exceção de *Tmesipteris*) e raízes. As Lycophyta são caracterizadas pelos microfilos, associados com protostelos; os membros das outras divisões têm megafilos, associados com sifonostelos ou eustelos.

Entre as plantas vasculares sem sementes, somente as samambaias, que primeiro aparecem no registro fóssil no Período Carbonífero, estão representadas por um grande número de espécies atuais, cerca de 11.000.

Cinco grupos de plantas vasculares dominaram os brejos do Período Carbonífero (Idade do Carvão) e três deles foram plantas vasculares sem sementes, Lycophyta, Sphenophyta e samambaias. Os outros dois grupos eram gimnospermas (as Pteridospermales e as Cordaites).

Plantas Vasculares com Sementes:

Gimnospermas:

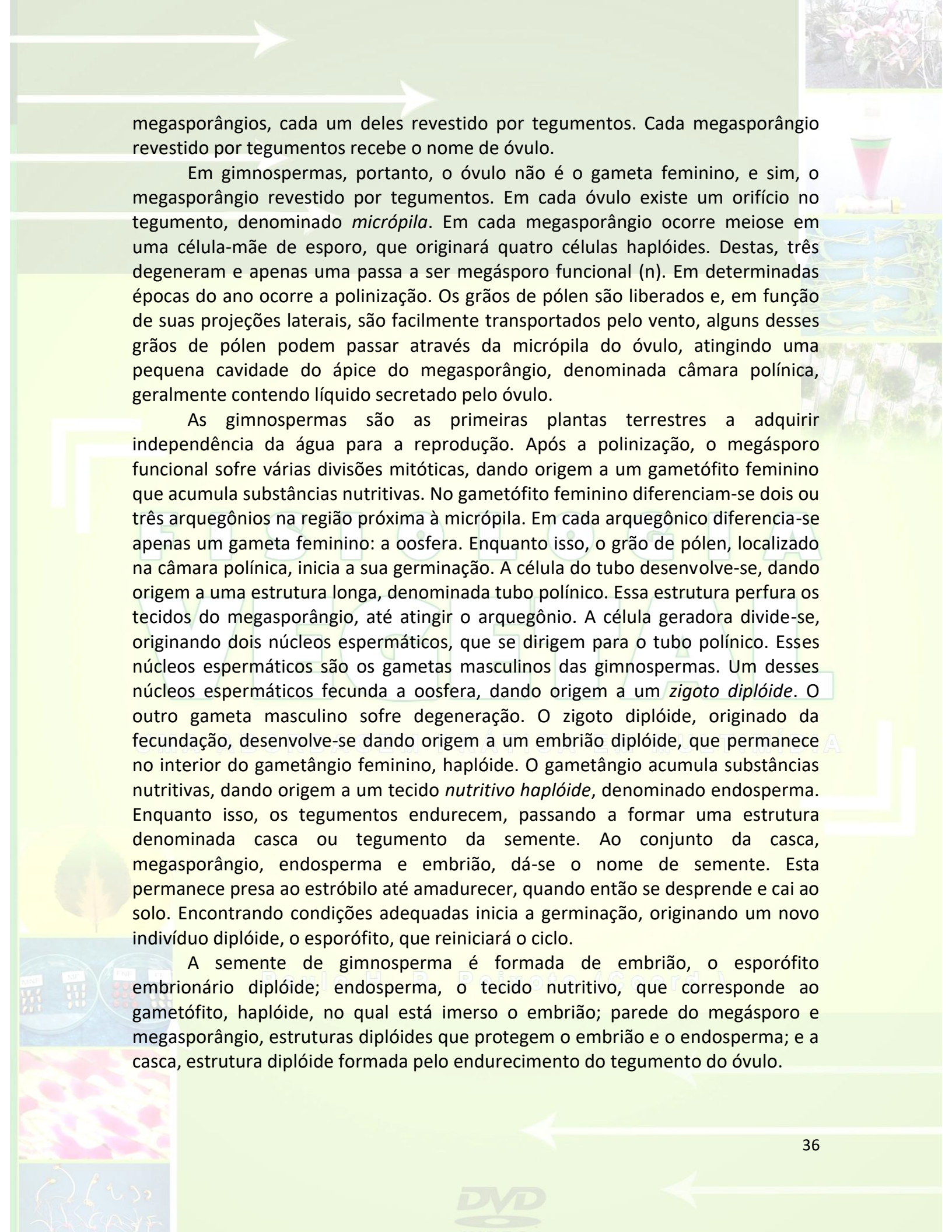
Uma importante inovação observada durante a evolução das plantas vasculares foi a semente. A formação das sementes é um dos fatores responsáveis pela dominação das espermatófitas (plantas com sementes) na flora atual (Fig. 17.1). A razão é simples: as sementes conferem capacidade de sobrevivência em diferentes condições. A proteção que a semente oferece ao embrião e o alimento

disponível ao mesmo, nos estágios críticos da germinação e do estabelecimento, proporcionam às plantas com sementes uma maior vantagem seletiva sobre os grupos ancestrais portadores de esporos.

Todas as plantas com sementes são heterosporadas (produzem dois tipos de esporos). Em todas as plantas com sementes, o megagametófito (gametófito feminino) é também retido dentro do megasporângio (órgão feminino das espermatófitas; produz os megásporos, que contêm ou dão origem aos óvulos), que é carnoso e chamado de *nucelo*. O megasporângio das plantas com sementes, diferentemente daqueles das plantas heterosporadas sem sementes, é envolvido por uma ou duas camadas adicionais de tecido, os *tegumentos*. Os tegumentos envolvem completamente o megasporângio exceto por uma abertura no ápice, chamada *micrópila*. A estrutura inteira, incluindo o nucelo mais o(s) tegumento(s), é conhecida como *óvulo* (Fig. 17.2).

Após a fecundação, o óvulo se desenvolve em uma semente, com o(s) tegumento(s) desenvolvendo-se na testa (casca) da semente. Em outras palavras, é o óvulo que se desenvolve em uma semente; por isso, a semente corresponde ao *óvulo maduro*. Nas plantas com sementes mais modernas, um embrião, ou esporófito jovem, desenvolve-se dentro da semente antes da dispersão. Talvez o desenvolvimento do embrião antes da dispersão dê às sementes uma melhor chance de sobrevivência no frio ou em condições adversas, e o período Permiano, quando as coníferas, cicadáceas e *Ginkgo* apareceram, era certamente um período de condições climáticas extremas. Além do megásporo, ou embrião, e da testa da semente, todas as sementes contêm reservas, que propiciam à planta jovem chances de sobrevivência.

As estruturas envolvidas na reprodução das gimnospermas são os *estróbilos*, ramos terminais modificados, que possuem folhas férteis denominadas esporófilos, produtoras de esporos. Existem dois tipos de esporófilos: o microsporófilo, que produz micrósporos (esporo masculino; corresponde ao grão de pólen) e o megasporófilo que produz megásporos (esporo feminino das espermatófitas; corresponde à “célula-mãe” do óvulo). Os microsporófilos estão reunidos em microestróbilos (estróbilos masculinos), e os megasporófilos (estróbilos femininos). Em cada microsporófilo desenvolvem-se dois microsporângios. No interior de cada microsporângio formam-se vários micrósporos. Os micrósporos, ainda no interior dos microsporângios, iniciam a formação do gametófito masculino. Este permanece dentro da parede do esporo (desenvolvimento endospórico) sendo formado por duas células: a célula do tubo ou vegetativa e a célula geradora. A parede do micrósporo desenvolve duas projeções laterais em forma de asas. O micrósporo assim modificado passa a ser chamado de grão de pólen. O megastróbilo, ou estróbilo feminino, possui, em cada megasporófilo, dois

The background features a collage of scientific and natural images. At the top, there are white arrows pointing right. On the right side, there is a photograph of a pink flower, a diagram of a funnel-shaped structure, and a microscopic view of plant tissue. At the bottom, there are more arrows pointing left and a DVD logo. The text is overlaid on a light green background.

megasporângios, cada um deles revestido por tegumentos. Cada megasporângio revestido por tegumentos recebe o nome de óvulo.

Em gimnospermas, portanto, o óvulo não é o gameta feminino, e sim, o megasporângio revestido por tegumentos. Em cada óvulo existe um orifício no tegumento, denominado *micrópila*. Em cada megasporângio ocorre meiose em uma célula-mãe de esporo, que originará quatro células haplóides. Destas, três degeneram e apenas uma passa a ser megásporo funcional (n). Em determinadas épocas do ano ocorre a polinização. Os grãos de pólen são liberados e, em função de suas projeções laterais, são facilmente transportados pelo vento, alguns desses grãos de pólen podem passar através da micrópila do óvulo, atingindo uma pequena cavidade do ápice do megasporângio, denominada câmara polínica, geralmente contendo líquido secretado pelo óvulo.

As gimnospermas são as primeiras plantas terrestres a adquirir independência da água para a reprodução. Após a polinização, o megásporo funcional sofre várias divisões mitóticas, dando origem a um gametófito feminino que acumula substâncias nutritivas. No gametófito feminino diferenciam-se dois ou três arquegônios na região próxima à micrópila. Em cada arquegônio diferencia-se apenas um gameta feminino: a oosfera. Enquanto isso, o grão de pólen, localizado na câmara polínica, inicia a sua germinação. A célula do tubo desenvolve-se, dando origem a uma estrutura longa, denominada tubo polínico. Essa estrutura perfura os tecidos do megasporângio, até atingir o arquegônio. A célula geradora divide-se, originando dois núcleos espermáticos, que se dirigem para o tubo polínico. Esses núcleos espermáticos são os gametas masculinos das gimnospermas. Um desses núcleos espermáticos fecunda a oosfera, dando origem a um *zigoto diplóide*. O outro gameta masculino sofre degeneração. O zigoto diplóide, originado da fecundação, desenvolve-se dando origem a um embrião diplóide, que permanece no interior do gametângio feminino, haplóide. O gametângio acumula substâncias nutritivas, dando origem a um tecido *nutritivo haplóide*, denominado endosperma. Enquanto isso, os tegumentos endurecem, passando a formar uma estrutura denominada casca ou tegumento da semente. Ao conjunto da casca, megasporângio, endosperma e embrião, dá-se o nome de semente. Esta permanece presa ao estróbilo até amadurecer, quando então se desprende e cai ao solo. Encontrando condições adequadas inicia a germinação, originando um novo indivíduo diplóide, o esporófito, que reiniciará o ciclo.

A semente de gimnosperma é formada de embrião, o esporófito embrionário diplóide; endosperma, o tecido nutritivo, que corresponde ao gametófito, haplóide, no qual está imerso o embrião; parede do megásporo e megasporângio, estruturas diplóides que protegem o embrião e o endosperma; e a casca, estrutura diplóide formada pelo endurecimento do tegumento do óvulo.

Gimnospermas Atuais:

Atualmente, quatro divisões de gimnospermas apresentam representantes atuais: Cycadophyta (as cicadáceas), Ginkgophyta (ginkgo), Coniferophyta (coníferas) e Gnetophyta (gnetófitas). O nome *Gymnosperma*, que literalmente significa “semente nua”, representa uma das principais características das plantas pertencentes a essas quatro divisões: seus óvulos e sementes são expostos sobre a superfície dos esporófitos e estruturas análogas. As quatro divisões de gimnospermas que têm grupos atuais representam a conclusão de um estágio especial na progressão evolutiva feita por vários descendentes a partir das *progimnospermas*.

Com poucas exceções, o gametófito feminino das gimnospermas produz vários arquegônios (órgão feminino, onde são produzidos os gametas femininos, as oosferas). Como resultado, mais de uma oosfera pode ser fecundada e vários embriões podem começar a se desenvolver dentro de um só óvulo, um fenômeno conhecido como *poliembrionia*. Na maioria dos casos, somente um embrião sobrevive e relativamente bem poucas sementes atingem seu total desenvolvimento, com mais de um embrião.

Nas plantas vasculares sem sementes (pteridófitas), a água é necessária para que o anterozóide flagelado e móvel alcance e fecunde a oosfera. Nas gimnospermas a água não é mais necessária como o meio de transporte do gameta masculino para a oosfera. Em vez disso, o gametófito masculino parcialmente desenvolvido (*grão de pólen*), é transferido integralmente (em geral passivamente, pelo vento) para a vizinhança do gametófito feminino dentro de um óvulo. Este processo é denominado *polinização*. Após a polinização, o gametófito masculino produz uma estrutura tubular, o *tubo polínico*.

Nas coníferas e gnetófitas, os gametas são imóveis, e os tubos polínicos os conduzem diretamente para o arquegônio. Nas cicadáceas e em *Ginkgo*, a fecundação é intermediária entre a condição encontrada nas samambaias e outras plantas sem sementes, onde ocorrem anterozoides que nadam livremente, e a condição encontrada nas outras plantas com sementes, onde os gametas são imóveis. Os gametófitos masculinos das cicadáceas e de *Ginkgo* são haustoriais, absorvendo nutrientes do óvulo enquanto eles crescem, e embora o tubo polínico seja eventualmente produzido, ele não penetra no arquegônio. O tubo polínico pode crescer por vários meses no tecido do nucelo antes de alcançar a cavidade que existe acima do gametófito feminino. Nesta mesma época, o tubo polínico se rompe na vizinhança do arquegônio e libera anterozoides multiflagelados (célula sexual masculina das plantas). Os anterozoides nadam para um arquegônio e um deles fecunda a oosfera. Com o desenvolvimento dos tubos polínicos, as plantas com sementes tornaram-se independentes da presença de água para assegurar a fecundação, uma necessidade para todas as plantas sem sementes.

Coníferas:


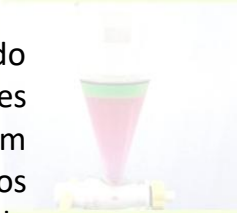

A divisão Coniferophyta inclui atualmente o grupo de gimnospermas mais numeroso e de distribuição mais ampla. Incluem cerca de 50 gêneros e 550 espécies. A planta vascular de maior porte, a sequóia (*Sequoia sempervirens*) da costa da Califórnia e sudoeste de Oregon, é uma conífera. As árvores de sequóia atingem altura de mais de 100 metros e o diâmetro do tronco pode atingir mais de 10 metros. As coníferas incluem também os pinheiros e os abetos, de alto valor comercial. Suas majestosas florestas caracterizam os ecossistemas de vastas áreas do Hemisfério Norte Temperado. Durante o início do período Terciário, alguns gêneros tiveram uma distribuição geográfica mais ampla do que hoje e dominavam vastas extensões em todos os continentes do Hemisfério Norte.

A história das coníferas retrocede pelo menos ao final do período Carbonífero, cerca de 290 milhões de anos atrás; as Cordaites eram coníferas primitivas. As folhas das coníferas atuais têm muitas características xeromorfas, que podem ser relacionadas à diversificação da divisão durante o período Permiano (286 a 248 milhões de anos atrás; última fase do Paleozóico). Naquele tempo, o aumento da aridez mundial deve ter favorecido o aparecimento de adaptações estruturais como aquelas das folhas das coníferas.

Pinheiros:

Os pinheiros (*Pinus*) incluem as gimnospermas mais comuns (Fig. 17.8). Eles dominam em vastas extensões da América do Norte e Eurásia (Europa e Ásia) e são amplamente cultivados mesmo no Hemisfério Sul. Há cerca de 90 espécies de pinheiros, todas caracterizadas pela filotaxia das folhas, que é única entre todas as coníferas atuais. As folhas dos pinheiros são aciculares. Nas plântulas, elas têm arranjos espiralados e nascem solitárias sobre os caules (Fig. 17.9). Após um ano ou dois de crescimento, os pinheiros começam a produzir suas folhas em grupos ou fascículos, cada um dos tipos de pinheiro contendo um número específico de folhas aciculadas e longas (de um a oito), dependendo da espécie (Fig. 17.10). Esses fascículos, protegidos na base por camadas de escamas foliares pequenas, são realmente ramos curtos nos quais a atividade do meristema apical é suspensa. Assim, um fascículo de folhas aciculadas em um pinheiro é morfologicamente um ramo determinado (com crescimento restrito). Sob condições especiais, o meristema apical interno ao fascículo de folhas de um pinheiro pode ser reativado e crescer em um novo ramo com crescimento indeterminado, ou algumas vezes pode mesmo produzir raízes e crescer formando uma árvore completa de pinheiro (Fig. 17.11).


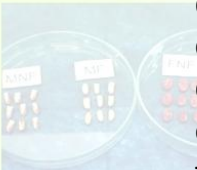

As folhas dos pinheiros, como outras de muitas coníferas, são adaptadas para crescerem sob condições áridas (Fig. 17.12). A epiderme é coberta por uma espessa cutícula. Abaixo da epiderme encontram-se uma ou mais camadas de células de paredes espessadas, compactamente arranjadas, a *hipoderme*. Os



estômatos são afundados, abaixo da superfície da folha. O mesofilo, ou tecido fundamental da folha, consiste em células de parênquima com projeções evidentes que se articulam com as outras células do mesmo tecido, como as peças de um quebra-cabeça. Geralmente o mesofilo é atravessado por um ou mais ductos resiníferos. Um ou dois feixes vasculares são encontrados lado a lado no centro da folha. As nervuras são rodeadas pelo tecido de transfusão, composto de células parenquimáticas vivas e curtas e traqueídeos mortos. Considera-se que o tecido de transfusão conduza materiais entre o mesofilo e os feixes vasculares. Uma endoderme rodeia o tecido de transfusão, e assim este tecido e o mesofilo não estão em contato direto um com o outro.

A maioria das espécies de pinheiros mantém suas folhas aciculares por 2 a 4 anos, e o balanço fotossintético geral de uma dada planta depende da manutenção das folhas. Em *Pinus longaeva*, a árvore conhecida de maior longevidade (Figs. 17.10 e 24.26), as folhas aciculares são retidas por até 45 anos e permanecem fotossinteticamente ativas durante todo esse tempo. Como as folhas dos pinheiros e de outras plantas perene-fólias funcionam por mais do que uma estação, elas são expostas a injúrias pela seca, frio ou poluição do ar por muito mais tempo que as folhas das plantas decíduas, e por isso aquelas são mais frequentemente prejudicadas.

Nos caules dos pinheiros e outras coníferas, o crescimento secundário começa cedo e leva internamente à formação de quantidades substanciais do xilema secundário (Fig. 17.13). O xilema secundário é produzido para o interior pelo câmbio vascular e o floema secundário é produzido para fora. O xilema das coníferas é constituído especialmente de traqueídeos; enquanto o floema consiste em células crivadas, que são as típicas células condutoras de assimilados das gimnospermas e plantas vasculares sem sementes. Os dois tipos de tecido são atravessados radialmente por raios estreitos. Com o início do crescimento secundário, a epiderme é normalmente substituída pela periderme, que tem sua origem na camada mais externa das células do córtex. À medida que o crescimento secundário aumenta, peridermes subsequentes são produzidas por uma divisão celular ativa mais profunda na casca.



Durante os estágios iniciais da embriogênese, quatro fileiras de quatro células são formadas, próximo à porção inferior do arquegônio. Cada uma das quatro células apicais das fileiras (isto é, a mais distante da micrópila do óvulo) começa a formar um embrião. Simultaneamente, as quatro células da fileira abaixo dos embriões, as células do suspensor, alongam-se bastante e forçam os quatro embriões em desenvolvimento dentro do gametófito feminino. Assim, um segundo tipo de poliembriõnia é encontrado no ciclo de vida dos pinheiros. Porém, novamente, em geral apenas um dos embriões se desenvolve totalmente. Durante a embriogênese, o tegumento se desenvolve na testa da semente.

As sementes das coníferas têm uma estrutura bem característica, que consiste na combinação de duas gerações esporofíticas - a testa da semente (e o restante do nucelo) e o embrião - e uma geração gametofítica (Fig. 17.21). O gametófito serve como reserva alimentar ou tecido nutritivo. A testa da semente e o embrião são diplóides, e o gametófito feminino é haplóide. O embrião consiste em um eixo hipocótilo-radicular, tendo de um lado o meristema apical protegido pela coifa e, do outro lado, o meristema apical e vários (geralmente oito) cotilédones. Os tegumentos consistem em três camadas, das quais a camada média toma-se dura e funciona como a testa da semente.

As sementes dos pinheiros frequentemente se liberam dos estróbilos durante o outono do segundo ano, que segue o início da formação dos estróbilos e a polinização. Na maturidade as escamas dos estróbilos se separam. As sementes aladas da maioria das espécies flutuam no ar e são algumas vezes carregadas a consideráveis distâncias pelo vento. Em algumas espécies de *Pinus*, como, por exemplo, no *lodgepok pine* (*P. cantoria*), as escamas não se separam até que os estróbilos sejam sujeitos a altas temperaturas. Quando o fogo na floresta passa rapidamente através dos bosques de pinheiros e queima as árvores, a maioria dos estróbilos resistentes ao fogo são apenas chamuscados. Esses estróbilos se abrem, liberando as sementes acumuladas durante muitos anos e restabelecem a espécie. Em outras espécies de *Pinus*, com sementes não aladas, incluindo o *Pinus flexilis*, o *Pinus albicaulis* e os *pinyon pines* do oeste da América do Norte, como também poucas espécies similares da Eurásia, as grandes sementes são colhidas, transportadas e estocadas para mais tarde servirem de alimento a pássaros semelhantes às gralhas chamados “quebra-nozes”. Os pássaros esquecem muitas das sementes que eles estocaram, ajudando na dispersão dos pinheiros.

O ciclo de vida de *Pinus* é resumido na Fig. 17.24.

Outras Coníferas:

Muito embora em outras coníferas (Figs. 17.22 até 17.29) faltem as folhas aciculares dos *Pinus* e elas também difiram em vários detalhes no sistema reprodutivo, as coníferas atuais formam um grupo homogêneo. Na maioria das outras coníferas diferentemente de *Pinus*, o ciclo reprodutivo ocorre durante um ano, isto é, as sementes são produzidas na mesma estação em que os óvulos foram polinizados. Em outras coníferas, o tempo decorrido entre a polinização e a fecundação usualmente varia de três dias até três ou quatro semanas, em vez dos 15 meses, mais ou menos, em *Pinus*.

Entre os gêneros mais importantes de coníferas além dos *Pinus*, estão os abetos (*Abies*, Fig. 17.22a), espruces (*Picea*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, ciprestes (*Cupressus*, Fig. 17.23) e juníperos (*Juniperus*, Fig. 17.25). Nos teixos (família Taxaceae), os óvulos não nascem em estróbilos, mas são solitários e rodeados por

uma estrutura cupuliforme carnosa, o arilo (Fig. 17.26a). Vários outros gêneros de coníferas são encontrados no Hemisfério Sul. Alguns deles, como o pinheiro do Paraná (*Araucaria angustifolia*), o pinheiro da ilha Norfolk (*Araucaria heterophylla*) e a *A. araucana*, são frequentemente cultivadas em áreas onde o clima é ameno.

Um dos grupos mais interessantes de coníferas é a família Taxodiaceae, que aparece nos registros fósseis há cerca de 150 milhões de anos e é representado hoje por espécies muito espalhadas, que são as remanescentes de populações que eram muito distribuídas durante o período Terciário (Fig. 17.29). Uma das mais importantes dessas é a *Sequoia sempervirens* (coast redwood), a planta vivente mais alta. A famosa big tree - sequoia-gigante (*Sequoiadendron gigantea*) que forma os bosques espetaculares distribuídos ao longo da vertente oeste da Serra Nevada da Califórnia, e os bald cypresses (*Taxodium*), do sudeste dos Estados Unidos e México (Fig. 17.27), também pertencem a esta família.

Como a maioria dos gêneros atuais de Taxodiaceae, *Metasequoia* apresentava distribuição muito mais ampla no período Terciário do que atualmente. *Metasequoia* teve ampla distribuição na Eurásia e foi a conífera mais abundante no oeste e na parte ártica da América do Norte do final do período Cretáceo até a Época do Mioceno (cerca de 90 a 15 milhões de anos atrás). Este gênero ocorreu também no Japão e no leste da Sibéria até poucos milhões de anos atrás. O gênero *Metasequoia* foi primeiramente descrito de material fóssil pelo paleobotânico japonês Shigeru Mild em 1941 (Fig. 17.29). Três anos mais tarde o pesquisador chinês Tsang Wang, do Central Bureau of Forest Research, da China, visitou a vila de Motao-chi, na remota província de Sichuan na parte central do sul da China. Naquela região, ele descobriu uma enorme árvore de uma espécie que ele nunca tinha visto. Os nativos da área tinham construído um templo ao redor da base da árvore. Tsang coletou espécimes das folhas aciculares e dos estróbilos da árvore e estudou o material, revelando-se ser a mesma espécie de *Metasequoia*. Em 1948, o paleobotânico Ralph Chaney, da Universidade da Califórnia em Berkeley, fez uma expedição para o rio Yangtze e atravessou montanhas até os vales onde cerca de 1.000 árvores estavam vivendo; estas eram os últimos remanescentes do que foi uma grande floresta de *Metasequoia*. Milhares de sementes foram distribuídas, e este “fóssil vivo”, pode ser visto hoje em parques e jardins de todo o mundo.

Outras Gimnospermas Atuais:

Cycadales:

Os outros grupos de gimnospermas viventes são bastante diferentes uns dos outros. Entre eles estão as cicadáceas, divisão Cycadophyta, que são plantas semelhantes às palmeiras e encontradas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais. Essas plantas apareceram há pelo menos 320 milhões de anos,

durante o período Carbonífero, e foram tão numerosas na Era Mesozóica, juntamente com as superficialmente similares Cycadoideae, que este período é frequentemente chamado a “Era das Cycadales e dos Dinossauros”. As cicadáceas atuais compreendem 11 gêneros e cerca de 140 espécies. *Zamia pumila*, que ocorre geralmente nas florestas arenosas da Flórida, é a única cicadácea nativa dos Estados Unidos (Fig. 17.30).

A maioria das cicadáceas são plantas grandes. Algumas atingem 18 metros ou mais de altura. Muitas têm um tronco distinto que é densamente coberto pelas bases das folhas imbricadas. As folhas funcionais ocorrem de forma característica no ápice do caule; assim, as cicadáceas lembram as palmeiras. Por isso, um nome comum para algumas cicadáceas é “palmeira sagu”. Diferentemente das palmeiras, entretanto, as cicadáceas apresentam um crescimento secundário verdadeiro, formado a partir do câmbio vascular, apesar de não muito ativo; a porção central dos seus troncos consiste em uma grande massa de medula. As cicadáceas são frequentemente muito tóxicas, possuindo abundantes compostos neurotóxicos e carcinogênicos. Elas abrigam cianobactérias e dão uma importante contribuição à fixação do nitrogênio, em áreas onde ocorrem.

Ginkgo:

A *Ginkgo biloba* é facilmente reconhecível pelas folhas flabeladas, ramos abertos e padrão de nervação dicotômico (Fig. 17.33). É uma árvore atraente e majestosa, porém de crescimento lento, que pode atingir até 30 metros de altura ou mais. As folhas dos brotos de *Ginkgo* são mais ou menos inteiras, enquanto aquelas das plantas e plântulas são profundamente lobadas. Diferentemente da maioria das outras Gimnospermas, as folhas de *Ginkgo* são decíduas e tornam-se douradas antes de caírem, no outono.

Ginkgo biloba é a única espécie sobrevivente do gênero e mudou muito pouco ao longo de mais de 80 milhões de anos de sobrevivência. É também o único membro vivente da divisão Ginkgophyta. Esta espécie partilha algumas características com os outros gêneros de Gimnospermas que viveram a partir do período Permiano, cerca de 280 milhões de anos atrás. Provavelmente não existem mais plantas de *Ginkgo* nativas de seus habitats naturais, em todo o mundo, porém as árvores são preservadas nos arredores de templos na China e Japão. A espécie foi introduzida em outras partes do mundo, e são bem representadas em parques e jardins de regiões temperadas, nos últimos 200 anos. *Ginkgo* é especialmente resistente ao ar poluído, sendo por isso comumente cultivado em áreas urbanas.

Gnetophyta:

As Gnetophyta compreendem três gêneros e cerca de 70 espécies de gimnospermas muito especiais: *Gnetum*, *Ephedra* e *Welwitschia*. *Gnetum* é um gênero de cerca de 30 espécies, que incluem árvores e trepadeiras com folhas grandes e cartáceas, que lembram bastante as das eudicotiledôneas (Fig. 17.34). O

gênero é encontrado na maioria das regiões tropicais. A maioria das 35 espécies de *Ephedra* são arbustos muito ramificados, com folhas inconspícuas, pequenas e escamiformes (Fig. 17.35). Com suas folhas pequenas e caules aparentemente articulados, *Ephedra* lembra superficialmente o gênero *Equisetum*. A maioria das espécies de *Ephedra* habita áreas desérticas ou áridas do mundo.

Welwitschia é provavelmente a planta vascular mais bizarra (Fig. 17.36). A maior parte da planta fica enterrada no solo arenoso. As partes expostas consistem em um disco côncavo, maciço e lenhoso que produz somente duas folhas longas, com os ramos portadores de estróbilos aparecendo do tecido meristemático que ocorre na margem do disco. *Welwitschia* cresce nos desertos costeiros do sudoeste da África, Angola, Namíbia e África do Sul.

Apesar de os gêneros de Gnetophyta serem claramente relacionados e por isso acertadamente colocados juntos, eles diferem em várias características. Porém tais gêneros têm muitas características similares às angiospermas, tais como a semelhança de seus estróbilos com algumas inflorescências de angiospermas, a presença de elementos de vasos no xilema e a falta de arquegônios em *Gnetum* e *Welwitschia*. Durante décadas, os cientistas têm discutido se as semelhanças entre as Gnetophyta e as angiospermas refletem uma origem a partir de um ancestral comum ou evolução paralela.

Recentemente, com base em cuidadosas comparações e análises macromoleculares, as Gnetophyta foram consideradas como o grupo mais intimamente relacionado com as angiospermas. Em 1990, foi referido que a dupla fecundação, um processo que envolve a fusão de um segundo núcleo espermático com um núcleo do gametófito feminino, também ocorre em *Ephedra*. Assim, a dupla fecundação, considerada como característica exclusiva das angiospermas pode ter se desenvolvido no ancestral comum das angiospermas e das Gnetophyta. Nenhuma das Gnetophyta viventes, entretanto, pode ser considerada como ancestral das angiospermas.

Angiospermas:

A maioria das plantas constitui-se atualmente de angiospermas. As angiospermas constituem-se na divisão Anthophyta, que inclui cerca de 235.000 espécies, sendo, de longe, a maior divisão de organismos fotossintetizantes. As características vegetativas das angiospermas são muito diversas. Elas variam em tamanho desde espécies de *Eucalyptus com* mais de 100 metros de altura e 20 metros de circunferência (Fig. 18.1), até algumas monocotiledôneas flutuantes e simples, que medem até 1 mm de comprimento (Fig. 18.2). Algumas angiospermas são lianas que alcançam as alturas do dossel das florestas tropicais úmidas, enquanto outras são epífitas, que crescem sobre os ramos desse dossel. Muitas angiospermas, como os cactos, possuem adaptações para viver em regiões

extremamente áridas. Por mais de 100 milhões de anos as angiospermas têm dominado o planeta. Em termos de sua história evolutiva, as angiospermas são um grupo de plantas com sementes que apresentam flores, frutos e características de seu ciclo de vida que diferem daqueles de outros organismos.


A divisão Anthophyta inclui duas classes: as *Monocotiledôneas*, com cerca de 65.000 espécies (Fig. 18.3), e as *Eudicotiledôneas*, com cerca de 170.000 espécies (Fig. 18.4). As semelhanças entre estes dois grupos são bem maiores que as diferenças. Apesar disso, as duas classes são claramente reconhecíveis. As monocotiledôneas incluem plantas familiares como as gramíneas, lírios, íris, antúrios e palmeiras. As eudicotiledôneas incluem quase todas as árvores e arbustos conhecidos (exceto as gimnospermas) e a maioria das ervas (plantas não lenhosas). As principais diferenças entre mono e eudicotiledôneas estão relacionadas no Quadro 18.1.

Em termos de seu modo de nutrição, todas as angiospermas, com poucas exceções, têm vida livre (autotróficas). Além destas plantas, existem cerca de 2.800 espécies de eudicotiledôneas parasitas e cerca de 200 espécies de monocotiledôneas nestas condições. Entre as eudicotiledôneas incluem-se o visco, *Cuscuta* (Fig. 18.5a) e *Rafflesia* (Fig. 18.5c). Interessante é a existência de apenas uma espécie de gimnosperma parasita, *Parasitaxus ustus*, da Nova Caledônia. As angiospermas parasitas formam órgãos de absorção especializados, *haustórios*, através dos quais elas penetram nos tecidos de seu hospedeiro.

A Flor:

A *flor* é um ramo determinado que porta esporofilos (estames e carpelos) (Fig. 18.6). O nome “angiosperma” é derivado do grego *angeión*, que significa “vaso, recipiente”, e *sperma*, que significa “semente”. A estrutura definitiva da flor é o *carpelo* - o “vaso”. O carpelo é um megáfilo, especializado e soldado longitudinalmente. Ele contém os óvulos, os quais se desenvolvem em sementes após a fecundação. O carpelo é uma estrutura presente em todas as Angiospermas, sendo a unidade fundamental do pistilo ou gineceu. Os carpelos são, anatomicamente, folhas modificadas que se fecham sobre os óvulos, formando o ovário das flores. É muito comum haver um prolongamento do carpelo no ápice do ovário, formando o estilete (responsável pela condução do tubo polínico ao ovário) e o estigma (responsável pela recepção do grão de pólen). Após a fecundação dos óvulos, o carpelo desenvolve-se para formar um fruto.

As flores podem estar agrupadas de várias maneiras, em estruturas chamadas inflorescências (Figs. 18.7 e 18.8). A haste de uma inflorescência ou de uma flor solitária é conhecida como pedúnculo, enquanto a de uma flor individual de uma inflorescência é chamada de pedicelo. A parte da haste floral nas quais as partes da flor estão fixadas é denominada de receptáculo. Como qualquer outro



ápice de ramo, o receptáculo consiste em nós e entrenós. Na flor os entrenós são muito pequenos e conseqüentemente os nós ficam muito próximos uns dos outros.

Muitas flores incluem duas séries de apêndices estéreis, as sépalas e pétalas, que estão fixadas ao receptáculo abaixo das partes florais férteis, os estames e carpelos. As sépalas originam-se abaixo das pétalas, e os estames originam-se abaixo dos carpelos. Coletivamente as sépalas formam o cálice, e as pétalas, a corola. Juntos, cálice e corola formam o perianto. As sépalas e pétalas têm essencialmente estrutura foliácea. Comumente as sépalas são verdes e as pétalas vivamente coloridas, embora, em muitas flores, membros dos dois verticilos possuam cores similares.

Os estames, coletivamente denominados *androceu*, são microsporófilos. Em todas as angiospermas, com poucas exceções, o estame é constituído de uma haste, ou filete, que sustenta uma antera bilobada, contendo quatro microsesporângios ou sacos polínicos.

Os carpelos, coletivamente o *gineceu*, são megasporófilos dobrados e soldados pelo comprimento, abrigando um ou mais óvulos. Uma flor pode conter um ou mais carpelos. Se mais de um carpelo está presente, eles podem estar separados ou fundidos, em parte ou totalmente. Algumas vezes o carpelo individual ou um grupo de carpelos fundidos é chamado de pistilo.

Na maioria das flores, os carpelos individuais, ou grupo de carpelos fundidos estão diferenciados em uma parte inferior, o *ovário*, a qual envolve os óvulos, e uma parte superior, o *estigma*, a qual recebe o pólen. Em muitas flores, uma estrutura mais ou menos alongada, o *estilete*, conecta o estigma com o ovário. Se os carpelos estão fundidos, pode ter um estilete ou estigma em comum, ou cada carpelo pode reter um estilete e estigma separados. O ovário comumente encontrados nas flores com carpelos fundidos é geralmente (mas nem sempre) dividido em dois ou mais lóculos, câmaras do ovário que contêm os óvulos. O número de lóculos é usualmente relacionado ao número de carpelos do gineceu. A porção do ovário de onde os óvulos se originam e à qual permanecem fixados é denominada *placenta*. O arranjo das placentas (placentação) e, conseqüentemente, dos óvulos varia entre os diferentes grupos de plantas com flores (Fig. 18.9).

A maioria das flores possui estames e carpelos, e tais flores são ditas perfeitas. Se os estames ou os carpelos estão ausentes, a flor é dita imperfeita, e dependendo da parte presente, as flores são ditas estaminadas ou carpeladas (pistiladas) (Fig. 18.10). Se flores estaminadas e pistiladas ocorrerem na mesma planta, como no milho e no carvalho, a espécie é denominada monóica (do grego *monos*, “um” e *oecos* “casa”). Se flores estaminadas e pistiladas ocorrerem em plantas separadas, a espécie é denominada dióica (“duas casas”), como no salgueiro e em *Canabis sativa*.

Qualquer um dos verticilos florais, sépalas, pétalas, estames ou carpelos podem estar ausentes em flores de certos grupos. Flores com todos os quatro verticilos florais são denominadas completas. Se algum verticilo estiver ausente, as flores são denominadas incompletas. Portanto, uma flor imperfeita é também incompleta, mas nem todas as flores incompletas são imperfeitas.

A disposição das partes florais pode ser em espiral sobre um receptáculo mais ou menos alongado, ou partes similares, como as pétalas, podem estar fixas em um nó, formando verticilos. As partes podem estar unidas com outros membros do mesmo verticilo (*coalescência*) ou com membros de outros verticilos (*adnação*).

Além dessas variações na disposição das partes florais (espiralada ou verticilada), o nível de inserção das sépalas, pétalas e estames no eixo floral pode variar em relação ao nível do ovário ou ovários (Fig. 18.11). Se as sépalas, pétalas e estames estão fixados ao receptáculo abaixo do ovário, o ovário é dito supero e a flor é dita *hipógina* (Fig. 18.6). Em algumas flores com ovário súpero, as sépalas, pétalas e estames estão fundidos entre si, formando uma extensão cupuliforme do receptáculo denominada *hipanto*. Tais flores são ditas *períginas* (Fig. 18.12) e as sépalas, pétalas e estames parecem surgir da margem do hipanto. Em outras flores as sépalas, pétalas e estames aparentemente se desenvolvem da porção superior ao ovário, que é considerado ínfero. Tais flores são denominadas *epíginas* (Fig. 18.13).

Finalmente, deve-se fazer menção à simetria da estrutura floral. Em algumas flores, a corola é composta de pétalas com formas similares, que se irradiam do centro da flor, e são equidistantes entre si; elas têm simetria radial. Tais flores são ditas regulares, ou actinomorfas (do grego *actmos* "estrela"). Em outras flores, um ou mais membros de pelo menos um dos verticilos são diferentes de outros membros do mesmo verticilo; elas possuem simetria bilateral. Tais flores são ditas irregulares ou zigomorfas (do grego *zygos*, "parelha" ou "par" (Fig. 18.8b,c).

O Ciclo de Vida das Angiospermas:

Os gametófitos das angiospermas são de tamanho reduzido, muito mais do que em qualquer uma das plantas heterosporadas, incluindo as gimnospermas. A polinização é indireta, pois o pólen é depositado no estigma. Depois disso, o tubo polínico conduz dois núcleos espermáticos não móveis ao gametófito feminino. Após a fecundação, o óvulo desenvolve-se em semente, a qual está inclusa no ovário. Ao mesmo tempo, o ovário (e algumas vezes estruturas associadas) desenvolve-se no fruto.

Polinização e Fecundação:

Com a deiscência (abertura) das anteras, os grãos de pólen são transferidos aos estigmas por uma variedade de vetores. O processo por meio do qual isso ocorre é chamado polinização. Uma vez em contato com o estigma, o grão de pólen absorve água. Esta água que entra no grão de pólen vem das células da superfície estigmática, através de gradiente de potencial hídrico (osmose). Após a hidratação, o grão de pólen germina, formando o tubo polínico. Se a célula geradora ainda não está dividida, isto ocorre nesse momento, formando os dois núcleos espermáticos. O grão de pólen germinado, com o seu núcleo do tubo e os dois núcleos espermáticos, constitui-se no microgametófito maduro (Fig. 18.19).

O estigma e o estilete são modificados fisiológica e estruturalmente para facilitar a germinação do grão de pólen e o crescimento do tubo polínico. A superfície de muitos estigmas é essencialmente glandular (tecido estigmático) e secreta uma solução açucarada. O tecido estigmático é ligado ao óvulo pelo *tecido de transmissão*, que serve de caminho para os tubos polínicos em crescimento através do estilete. Alguns estiletos possuem canais abertos revestidos por tecidos de transmissão. Nesses estiletos, os tubos polínicos crescem tanto sobre como entre as células desse tecido. Na maioria das angiospermas, entretanto, os estiletos são sólidos, com um ou mais cordões de tecidos de transmissão, que se estendem do estigma até o óvulo. Os tubos polínicos crescem tanto entre as células como por dentro destas, dependendo da planta.

Comumente, o tubo polínico entra no óvulo pela *micrópila* e penetra em uma das *sinérgides*, que começa a degenerar logo após haver ocorrido a polinização, mas antes que o tubo polínico atinja o saco embrionário. Os dois núcleos espermáticos e o núcleo do tubo são então liberados nas sinérgides, através do poro subterminal do tubo polínico. Finalmente, um núcleo espermático se funde à *oosfera* (célula-ovo) e o outro, na célula central, onde se une com os dois *núcleos polares* (Fig. 18.20). Nas gimnospermas apenas um dos dois núcleos espermáticos é funcional. Um deles se une com a oosfera, o outro se degenera. O envolvimento de dois núcleos espermáticos nesse processo, isto é, a união de um deles com a oosfera e do outro com os núcleos polares, é denominado dupla fecundação. Isso representa uma característica quase exclusiva das angiospermas, só encontrada também em *Ephedra* (divisão Gnetophyta) onde não há a formação de endosperma. Na dupla fecundação das angiospermas, os dois *núcleos espermáticos* fundem-se com células do megagametófito, um com a *oosfera* formando um *zigoto diplóide* e outro com os *núcleos polares* formando o *núcleo primário do endosperma*. Por existirem dois núcleos polares, este último processo é chamado de *fusão tripla*, e o endosperma é frequentemente *triplóide* (nas sementes albuminosas = possuem endosperma). Quando existem mais de dois núcleos polares, o endosperma pode ter um múltiplo maior do número

cromossômico básico da planta. O núcleo do tubo desintegra-se durante o processo da dupla fecundação, e as *sinérgides* e *antípodas* restantes desintegram-se também durante este processo, ou no início da diferenciação do saco embrionário.

Desenvolvimento da Semente e do Fruto:

Na dupla fecundação muitos processos são iniciados: o núcleo primário do endosperma divide-se, formando o endosperma; o zigoto desenvolve-se em um embrião, os tegumentos desenvolvem-se em uma cobertura da semente; e a parede do ovário e estruturas associadas desenvolvem-se no fruto.

Em contraste com a embriogenia da maioria das gimnospermas, que se inicia com um estágio de núcleos livres, a embriogenia nas angiospermas lembra aquela das plantas vasculares sem sementes onde a primeira divisão nuclear do zigoto é acompanhada pela formação de parede celular. Nos estágios iniciais de desenvolvimento, os embriões das eudicotiledôneas e monocotiledôneas seguem sequências semelhantes de divisão celular, ambas tornando-se corpos esféricos. É com a formação dos cotilédones que uma primeira distinção aparece entre os embriões de mono- e eudicotiledôneas: as eudicotiledôneas desenvolvem dois cotilédones, enquanto as monocotiledôneas formam apenas um.

A formação do endosperma começa com a divisão mitótica do núcleo primário do endosperma e usualmente ocorre antes da primeira divisão do zigoto. Em algumas angiospermas, um número variável de divisões nucleares precede a formação de parede celular (formação de endosperma do tipo nuclear); em outras espécies a mitose inicial e as subsequentes são seguidas de citocinese (formação do endosperma do tipo celular). Embora o desenvolvimento do endosperma possa ocorrer de formas variadas, a função do tecido resultante permanece a mesma: fornecer nutrientes básicos para o embrião em desenvolvimento e, em muitos casos, também para as plântulas jovens. Nas sementes de alguns grupos de angiospermas, o *nucele* prolifera em um tecido armazenador de alimento, conhecido como *perisperma*. Algumas sementes podem conter endosperma e perisperma, como na beterraba (*Beta*). Em muitas eudicotiledôneas e em algumas monocotiledôneas, entretanto, a maioria das reservas é absorvida pelo embrião em desenvolvimento, antes de a semente tornar-se dormente, como em ervilhas e feijões. Os embriões de tais sementes comumente desenvolvem cotilédones carnosos e com reservas de alimento (sementes exalbuminosas). As principais substâncias armazenadas nas sementes são carboidratos, proteínas e lipídios.

As sementes das angiospermas diferem daquelas das gimnospermas pela origem de seu material armazenado. Nas gimnospermas o alimento armazenado é fornecido pelo gametófito feminino. Nas angiospermas, ele é fornecido, ao menos

inicialmente, pelo endosperma, que não é um tecido nem gametofítico, nem esporofítico.

Concomitantemente com o desenvolvimento do óvulo em uma semente, o ovário (e algumas vezes outras partes da flor e inflorescência) desenvolve-se em um fruto. Com isto, a parede do ovário, ou pericarpo, frequentemente espessa-se e torna-se diferenciada em camadas distintas: o exocarpo (camada externa), o mesocarpo (camada média) e o endocarpo (camada interna), ou somente em exocarpo e endocarpo. Estas camadas são geralmente mais conspícuas (evidentes) em frutos carnosos do que em frutos secos.

A autopolinização pode ser vantajosa sob certas circunstâncias. Populações de plantas autogâmicas possuem normalmente proporções maiores de indivíduos geneticamente semelhantes do que populações onde a xenogamia (fecundação cruzada) predomina. Dependendo do genótipo, muitos indivíduos das plantas autopolinizadas podem estar bem adaptados a um determinado habitat. Essas plantas, como muitas espécies invasoras, ocorrem em habitats similares, perturbados, ao longo de toda sua área de distribuição. Uma segunda vantagem bastante óbvia da auto-polinização é a independência em relação aos animais ou outros vetores, para a polinização. Sob qualquer circunstância, exceto sob um dano físico ou uma seca extrema, as plantas auto-polinizadas irão produzir sementes. Esta segunda vantagem explica por que plantas auto-polinizadas são relativamente bem representadas em locais onde animais visitantes podem ser raros, como nas altas montanhas ou nos extremos norte e sul do planeta.

A *xenogamia* (fecundação cruzada) nas angiospermas é promovida pela *dioiccia*, na qual as flores são *estaminadas* ou *pistiladas* e ocorrem em plantas diferentes, ou pela *monoiccia*, onde as flores *estaminadas* e *pistiladas* ocorrem na mesma planta. A xenogamia pode ser garantida também pela *dicogamia*, onde os *estames* e *carpelos* de uma determinada flor amadurecem em tempos diferentes, ou então pela simples separação espacial de estames e estigmas na própria flor. A *auto-incompatibilidade genética* torna a autofecundação impossível, mesmo que estames e estigmas amadureçam ao mesmo tempo e entrem em contato. A auto-incompatibilidade é bastante comum nas angiospermas.

Autopolinização é característica de muitas angiospermas, incluindo mais da metade das espécies que ocorrem nas regiões temperadas. A polinização frequentemente ocorre dentro das próprias flores, algumas vezes antes que elas se abram (muitas nunca se abrem). A autopolinização resulta na produção de uma alta proporção de indivíduos geneticamente semelhantes, que podem estar bem adaptados a um habitat particular.

O Perianto (o conjunto de cálice + corola):

Nas angiospermas primitivas e em seus ancestrais do Cretáceo, o *perianto*, se presente, não era dividido nitidamente em *cálice* e *corola*, existindo uma transição gradual entre estes verticilos, como nas modernas magnólias e nenúfares (*Nymphaea*). Em algumas angiospermas, incluindo os nenúfares, as pétalas parecem ser derivadas das sépalas. Em outras palavras, as pétalas podem ser vistas como folhas modificadas que se especializaram na atração de polinizadores. Em muitos membros da divisão, entretanto, as pétalas são provavelmente derivadas originalmente de estames que perderam seus esporângios (órgãos que produzem os esporos), tornando-se especialmente modificados para seu novo papel. Muitas pétalas, como os estames, são supridas por um único feixe vascular. Em contraste, as sépalas são normalmente supridas com o mesmo número de feixes que as folhas da mesma planta (frequentemente três ou mais). Nas pétalas e sépalas, os feixes vasculares normalmente se ramificam.

Fusão de pétalas ocorreu durante a evolução de muitos grupos, resultando na corola tubular, característica de muitas famílias. Quando uma corola tubular está presente, os estames normalmente se fundem a ela, parecendo dela surgir. Em grande número de famílias mais avançadas, as sépalas estão similarmente fundidas em um tubo.

O Androceu:

Embora o número de estames nas angiospermas primitivas seja altamente variável, eles são frequentemente grandes e vistosos, tendo um papel óbvio na atração de visitantes florais. Os estames de algumas angiospermas primitivas também produzem aromas, que também atraem insetos. Em contraste, os estames das angiospermas mais avançadas são usualmente finos (Figs. 18.4 e 18.6), tendo pouco ou nenhum papel na atração de visitantes às flores.

Em algumas flores especializadas, os estames se fundem. Os estames podem estar fundidos entre si formando estruturas colunares, como nas famílias do feijão, melão, hibisco (Fig. 19.13d) e girassol, ou podem estar fundidos à corola, como nas famílias do ipê, batata-doce e hortelã.

Em algumas famílias mais avançadas, alguns dos estames ficaram secundariamente estéreis, isto é, perderam seus esporângios e transformaram-se em estruturas especializadas, como os nectários. Nectários são glândulas que secretam néctar, uma substância açucarada que atrai os polinizadores e serve como alimento para eles. É importante salientar, entretanto, que muitos nectários não são estames modificados, mas originários de outras partes florais.

O Carpelo:

Os *carpelos* menos especializados são foliáceos, sem áreas especializadas para a deposição dos grãos de pólen. Em plantas primitivas, incluindo-se os fósseis mais antigos de angiospermas, os carpelos são sempre livres entre si. Em poucas angiospermas, eles não são completamente fechados, embora a polinização seja sempre indireta, e o pólen não entre em contato com os óvulos.

Nas angiospermas modernas, os carpelos são frequentemente fundidos entre si, e eles são nitidamente diferenciados em *estigmas*, *estiletos* e *ovários*. Existe muita variação no arranjo dos óvulos entre grupos contemporâneos de angiospermas, e frequentemente eles se apresentam em menor quantidade do que nas famílias mais primitivas.

A Cor das Flores:

A *coloração* é uma das características mais evidentes das flores das angiospermas, sendo, por isso, seus membros facilmente reconhecíveis. As variadas cores dos diferentes tipos de flores evoluíram relacionadas aos seus sistemas de polinização, e em geral são avisos para determinados tipos de animais.

Os pigmentos responsáveis pelas cores das flores das angiospermas são geralmente comuns em outras plantas vasculares. Da maneira como eles estão concentrados nas flores, particularmente nas corolas, tomam-se características especiais das angiospermas. Surpreendentemente, todas as cores florais são produzidas por um número pequeno de pigmentos. Muitas flores vermelhas, cor de laranja ou amarelas devem sua coloração a pigmentos *carotenóides*, semelhantes aos encontrados nas folhas. Os pigmentos mais importantes na cor das flores, entretanto, são *flavonóides*, compostos em que dois anéis de seis carbonos estão ligados por uma unidade de três carbonos. Os flavonóides provavelmente ocorrem em todas as angiospermas e são esporadicamente encontrados em membros de outros grupos. Nas folhas, os flavonóides barram a *radiação ultravioleta*, que danifica ácidos nucleicos e proteínas. Eles seletivamente admitem luz de cor azul e verde e também vermelha, que são importantes para a fotossíntese.

Pigmentos pertencentes à maior classe de flavonóides, as *antocianinas*, são os principais determinantes da cor das flores (Fig. 19.37). Muitos dos pigmentos vermelhos e azuis são antocianinas, que são hidrossolúveis e encontrados nos vacúolos. Ao contrário, os carotenóides são lipossolúveis e encontrados em plastídios. A cor de um pigmento antocianínico depende da acidez encontrada no vacúolo. Por exemplo, a cianidina é vermelha em meio ácido, violeta em meio neutro e azul em meio básico. Em algumas plantas as flores mudam de cor após a polinização (algodoeiro, por exemplo), geralmente pela grande produção de antocianinas, tornando-se assim menos evidentes aos insetos. Os flavonóides, outro

grupo de flavonóides, são comumente encontrados em folhas e também em muitas flores. Alguns desses compostos são incolores, mas podem contribuir para os matizes brancos ou marfim de certas flores.

Para todas as plantas com flores, diferentes misturas de flavonóides e carotenóides (bem como mudanças no pH celular) e diferenças em propriedades estruturais, no caso reflexivas, das flores produzem suas cores características. As cores fortes das folhas no outono aparecem quando grandes quantidades de flavonóis incolores convertem-se em antocianinas, somada à evidenciação dos carotenóides, quando da destruição da clorofila. Nas flores inteiramente amarelas de *Caltha palustris*, a região externa, que reflete ultravioleta, possui carotenóides, enquanto a região interna, que absorve ultravioleta, é amarela aos nossos olhos pela presença de chalcona, um flavonóide. Para uma abelha, a porção externa da flor aparece como uma mistura de amarelo e ultravioleta, enquanto a parte interna aparece como amarelo puro (Fig. 19.23). A maior parte da *reflexão ultravioleta* nas flores está relacionada à presença de *carotenóides*. Assim, os padrões de ultravioleta são mais comuns em flores amarelas.

Nos cactos, onze-horas, primaveras e em outros membros da ordem Chenopodiales (Centrospermae), os pigmentos vermelhos não são antocianinas ou mesmo flavonóides, mas um grupo de compostos aromáticos mais complexos, as Betacianinas (betalaínas). As betalaínas são alcaloides coloridos, atóxicos e solúveis em água que substituem as antocianinas em todas as famílias de plantas da Ordem Caryophyllales, exceto nas famílias Caryophyllaceae e Molluginaceae. A cor das flores de *Bouganvillea* (primavera) e da beterraba se deve à presença de betalaínas. Não ocorrem antocianinas nestas plantas e as famílias caracterizadas pela presença de betacianinas são bastante relacionadas entre si.

A Evolução dos Frutos:

Um *fruto* é um *ovário maduro*, podendo ou não incluir outras partes florais. Um fruto em que estas partes adicionais são retidas é conhecido como um fruto *acessório*. Embora os frutos usualmente possuam sementes em seu interior, frutos *partenocárpicos* podem desenvolver-se sem a formação das sementes. As bananas cultivadas são um exemplo comum desta condição excepcional.

Os frutos são classificados geralmente como *simples*, *mútiplos* ou *agregados*, dependendo da disposição dos carpelos dos quais os frutos se desenvolvem. Frutos simples desenvolvem-se de um *único carpelo* ou de *vários carpelos unidos*. Frutos agregados, como o das magnólias e morangos, desenvolvem-se a partir de *carpelos separados* provenientes de uma mesma flor. As partes distintas de um fruto agregado chamam-se *frutículos* (Fig. 19.1 Ic). Frutos *mútiplos* consistem em *gineceus de mais de uma flor*. O abacaxi é um fruto

múltiplo derivado de diferentes ovários de uma inflorescência, que se fundiram ao eixo portador das diversas flores.

Frutos simples apresentam a maior variedade entre os três tipos. Quando maduros, eles podem ser macios e carnosos ou secos e lenhosos. Existem três tipos principais de frutos carnosos: bagas, drupas e pomos. Nas *bagas*, como por exemplo, tomates e uvas, pode existir um ou mais carpelos, cada um tipicamente com muitas sementes. A camada interna da parede do fruto é carnosa. Nas *drupas* podem existir também de um a muitos carpelos, mas cada carpelo usualmente contém apenas uma semente. A camada interna do fruto é bastante dura e aderente à semente. Pêssegos, cerejas e azeitonas são exemplos de drupas. Cocos são drupas nas quais a camada externa é fibrosa, e não carnosa; nas regiões temperadas as pessoas geralmente só conhecem a semente com a parte interna do fruto, dura e aderida à semente (Fig. 19.38). *Pomos* são frutos especializados, característicos de uma subfamília da família da roseira. O pomo é derivado de um ovário ínfero composto; sua parte carnosa deriva da porção inferior e bem desenvolvida do perianto. A porção interna, ou endocarpo, de um pomo é uma fina membrana, que se conhece nas maçãs e peras, os exemplos mais familiares de pomos.

Frutos secos simples são classificados como deiscentes (Figs. 19.39 e 19.40) ou indeiscentes (Fig. 19.41). Em frutos *deiscentes*, os tecidos da parede do ovário maduro (pericarpo) abrem-se, liberando as sementes. Em frutos *indeiscentes*, ao contrário, as sementes permanecem no interior do fruto depois da liberação deste da planta-mãe.

Existem vários tipos de frutos deiscentes simples. O *folículo* é derivado de um carpelo único que se abre somente em um dos lados na maturidade, como na família *Asclepiadaceae* (Fig. 19.39a). Folículos são também característicos de *Archaeanthus*, planta extinta do Cretáceo (Fig. 19.12), e também das magnólias (Fig. 19.11 c). Na família do feijão, *Fabaceae*, o fruto característico é um *legume*. Legumes lembram folículos, mas os primeiros abrem-se de ambos os lados (Fig. 19.40). Na família da couve, *Brassicaceae*, o fruto é chamado de *síliqua*, sendo formado por dois carpelos unidos. Na maturidade, os dois lados do fruto abrem-se, e as sementes ficam unidas a uma porção central persistente (Fig. 19.39c). O tipo mais comum de fruto deiscente simples é a *cápsula*, que é derivada de um ovário composto em plantas com ovário súpero ou ínfero. As cápsulas liberam suas sementes de várias maneiras. Na família da papoula (*Papaveraceae*) as sementes são liberadas quando a cápsula rompe-se longitudinalmente, mas em alguns membros da família elas são liberadas através de orifícios localizados no ápice da cápsula (Fig. 19.39b).

Frutos indeiscentes simples são encontrados em muitas famílias (Fig. 19.41). O mais comum é o *aquênio*, um pequeno fruto com apenas uma semente, que

permanece presa ao fruto apenas pelo funículo. Aquênios são comuns na família Ranunculaceae e Polygonaceae. Aquênios alados, como os encontrados em freixos e olmos, são chamados *sâmaras* (Fig. 19.41). O fruto semelhante a um aquênio encontrado nas gramíneas (Poaceae) é conhecido como *cariopse* ou *grão*; neste fruto, a cobertura da semente está firmemente aderida à parede do fruto. Em Asteraceae, o fruto, semelhante a um aquênio e derivado de um ovário ínfero, é chamado de *cipsela* (Fig. 19.41b; Figs. 19.42b e 19.43). *Bolotas e avelãs* são exemplos de nozes, as quais lembram aquênios, mas possuem uma parede muito dura e são derivados de um ovário composto. Finalmente, na família da erva-doce (Apiaceae) e do *Acer* (Aceraceae), bem como em outros grupos não relacionados, o fruto é um *esquizocarpo*, o qual se divide na maturidade em duas ou mais partes portadoras de sementes (Fig. 19.42a).

Frutos e sementes dispersos pelo vento são leves e frequentemente alados ou possuem pêlos que auxiliam sua dispersão. Os frutos de certas plantas liberam suas sementes de modo explosivo. Alguns frutos e sementes são levados pela água; neste caso, podem ser flutuantes e ter uma cobertura impermeável. Outros são disseminados por aves ou mamíferos e desenvolveram coberturas carnosas que são saborosas e frequentemente conspícuas para a atração destes animais. Outros aderem à pelagem dos mamíferos, sendo dispersos desta maneira. Formigas dispersam as sementes e frutos de muitas plantas; tais unidades de dispersão possuem um apêndice oleoso típico, o elaiossomo, consumido pelas formigas.

4. Fisiologia de Populações e Comunidades de Interesse de Manejo:

Respiração:

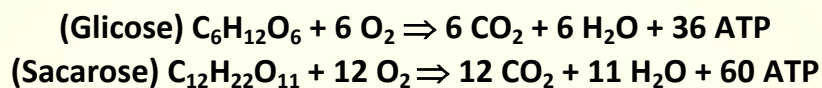
Durante a respiração, compostos orgânicos reduzidos (substratos) são mobilizados e, posteriormente, oxidados de maneira controlada, sendo a energia livre produzida/liberada utilizada para a síntese de ATP (principal coenzima celular armazenadora de energia). As moléculas de ATP produzidas na respiração são utilizadas para a manutenção e/ou crescimento das plantas.

Os principais substratos respiratórios utilizados pelas plantas são os carboidratos (açúcares solúveis ou não-solúveis), os lipídios (gordura e óleos) e as proteínas. Todavia, os substratos imediatos da respiração são os açúcares solúveis (glicose, frutose, sacarose, gliceraldeído-3-fosfato, dihidroxiacetona-fosfato, etc). Os demais substratos (amido, lipídios e proteínas) devem ser inicialmente quebrados e/ou transformados em açúcares solúveis, que então, atuam como substratos respiratórios. Em plantas essas substâncias são produzidas direta ou indiretamente pela fotossíntese, processo fisiológico que fornece diferentes “combustíveis” para a respiração (inicialmente trioses, como o *gliceraldeído-3-*

fosfato (3PGAlD) e a *dihidroxi-acetona-fosfato* (DHAP)), não havendo a necessidade da produção da glicose ou de sacarose para que o processo respiratório tenha início. A respiração é um processo que consome cerca de 50% dos produtos (açúcares) diários da fotossíntese.

A respiração aeróbia apresenta o oxigênio (O₂) como agente de oxidação dos substratos. Os principais subprodutos desse processo são o dióxido de carbono (CO₂) e a água (H₂O). A glicose (monossacarídeo) utilizada na respiração é obtida a partir da hidrólise de moléculas de sacarose (dissacarídeo) ou de polissacarídeos de reserva (amido). Em plantas, todavia, a sacarose o principal substrato da respiração.

As equações, a seguir, apresentam um resumo dos processos de respiração aeróbia tendo como substratos a glicose ou a sacarose:



Na oxidação da glicose ou da sacarose ocorre a quebra dessas moléculas. Os átomos de hidrogênio são removidos e, posteriormente, combinados com o oxigênio que, por sua vez, é reduzido a água. No processo, os elétrons vão de níveis mais altos de energia para níveis mais baixos, liberando, assim, energia para a produção de ATP.

Além da respiração aeróbia, cujo rendimento energético é maior, a respiração celular também pode ocorrer em ausência de oxigênio, embora esse processo apresente um rendimento energético (produção de ATP) bastante reduzido. Os motivos dessa diferença e as particularidades do processo serão discutidos ao longo desse capítulo.

Respiração Aeróbia:

A respiração aeróbia é um dos ciclos mais importantes do metabolismo primário. Ela envolve três etapas: A glicólise, o Ciclo de Krebs e a Cadeia de Transporte de Elétrons (CTE).

Glicólise:

A glicólise é a primeira etapa do processo respiratório. A glicólise é um processo oxidativo, tipicamente citoplasmático (e cloroplastídico), que não utiliza o oxigênio diretamente. A glicólise responde por cerca de 80% da respiração citossólica, sendo os 20% restantes complementados pela Rota das Pentoses Mono-Fosfato (RPMF).

Os substratos glicolíticos (açúcares solúveis) são direcionados para a produção de trioses fosfatadas, açúcares bastante simples contendo três carbonos.

Para cada molécula de sacarose metabolizada, quatro moléculas de trioses (*gliceraldeído-3-fosfato* = 3PGAlD) são produzidas. Todavia, esse processo requer a adição de até 4 moléculas de ATP. Quando o substrato é glicose, os rendimentos, em termos de trioses e de consumo de ATP, caem pela metade. Nessa primeira fase do processo, portanto, não há produção de ATP, mas há consumo. Essa etapa termina com a produção de 2 moléculas de 3PGAlD por molécula de glicose oxidada.

A partir desse ponto, tem início a fase de conservação de energia da glicólise, onde as duas moléculas de 3PGAlD produzidas são convertidas, em uma seqüência de reações, em duas moléculas de *piruvato*, principal substrato do Ciclo de Krebs, que se processa na matriz mitocondrial. Para cada molécula de 3PGAlD oxidada, 2 moléculas de ATP são produzidas, o que resulta em um rendimento final de 4 moléculas de ATP por molécula de glicose oxidada. Ao mesmo tempo, são formadas 2 moléculas de *NADH*, um cofator reduzido e envolvido na bioenergética da respiração como agente redutor na CTE. O rendimento líquido, em termos de ATP, é de 2 moléculas formadas por molécula de glicose oxidada. A produção de ATP na glicólise é denominada *fosforilação ao nível de substrato*, uma vez que o processo ocorre por meio da transferência enzimática de um grupo fosfato, retirado de um intermediário metabólico, para o ADP, o que difere da *fosforilação oxidativa*, que envolve o funcionamento de cadeias de transporte de elétrons.

Além do piruvato, outro importante intermediário formado durante a fase glicolítica é o *fosfoenol-piruvato* (PEP), cuja produção também é de duas unidades por molécula de glicose oxidada. O PEP pode ser convertido em oxalacetato que, posteriormente, é convertido em malato. O malato pode ser transportado para a matriz mitocondrial, onde funciona como um substrato alternativo e/ou complementar ao piruvato no Ciclo de Krebs. Além dessa função, o PEP, juntamente com a *eritrose-4-fosfato* (Eritrose-4P), uma molécula produzida na Rota das Pentoses Mono-Fosfato, são substratos iniciais da síntese de moléculas precursoras do metabolismo secundário, responsáveis, por exemplo, pela síntese de compostos como a lignina e os alcalóides.

Ao final da glicólise, os produtos formados podem apresentar diferentes destinos, o que depende das necessidades metabólicas e, principalmente, da disponibilidade ou não de oxigênio (O_2) no meio. Na atmosfera terrestre, a concentração de O_2 encontra-se próxima a 21%. Todavia, nos ambientes aquáticos e no solo, essa concentração é menor. Quando a concentração de oxigênio fica entre 5-2% (hipoxia) ou cai a 0% (anoxia), o processo respiratório normal, envolvendo o Ciclo de Krebs e a CTE é interrompido, passando a respiração a ser restrita à glicólise, resultando no metabolismo fermentativo.

A fermentação (respiração anaeróbia) é um mecanismo ineficiente para as plantas, uma vez que o número de moléculas de ATP produzidas por molécula de

glicose oxidada cai de 36 para apenas 2. Além disso, o processo fermentativo gera substâncias tóxicas para o metabolismo celular, o que acaba causando senescência e morte dos tecidos afetados em indivíduos não adaptados aos ambientes com baixas tensões ou ausência de oxigênio. No processo fermentativo, as duas moléculas de piruvato formadas são transformadas em lactato (fermentação láctica) ou em acetaldeído, sendo esse convertido em etanol (fermentação alcoólica), em reação que resulta na liberação de CO_2 . Em plantas, a fermentação alcoólica é mais comum que a láctica, mas tanto o lactato quanto o etanol são tóxicos para as células, devendo ser rapidamente “varridos” do metabolismo para não causarem danos.

Como se explica, então, a utilização pelas plantas da glicólise fermentativa, processo metabólico que pode resultar em danos celulares? Além disso, na natureza, em quais situações as plantas podem ser submetidas às condições de hipoxia/anoxia? Para responder a primeira questão, é necessário que se observe a fase de conservação de energia da glicólise. Nessa etapa, é possível verificar que a produção de moléculas de ATP ocorre paralelamente à produção de moléculas de piruvato e de NADH. Todavia, sem O_2 no meio, o piruvato não é transferido para a mitocôndria, organela onde as 34 moléculas restantes de ATP são produzidas, associadas ao funcionamento do Ciclo de Krebs (2 moléculas) e, principalmente, da CTE (32 moléculas). A glicólise fermentativa é a única alternativa disponível para a manutenção da produção de ATP, que ocorrerá, entretanto, com um rendimento extremamente baixo e com a produção de moléculas tóxicas (lactato, acetaldeído e etanol). Essa alternativa, contudo, torna-se necessária para que moléculas de NAD^+ (NAD na forma oxidada) sejam produzidas, uma vez que a reação catalisada pela enzima *gliceraldeído 3-fosfato desidrogenase* utiliza essa coenzima. Durante a fermentação alcoólica e láctica, moléculas de NADH são oxidadas (perdem e^-) originando moléculas de NAD^+ , possibilitando a manutenção da respiração glicolítica (fermentativa). Portanto, a resposta para a primeira pergunta é a necessidade de produção de moléculas de NAD^+ , sendo a fermentação a alternativa bioquímica disponível para que essa reação ocorra em condições de anoxia/hipoxia. Deve-se ressaltar, entretanto, que sob condições normais de oxigênio, as moléculas de NAD^+ necessárias à reação enzimática da *gliceraldeído 3-fosfato desidrogenase* são formadas pela oxidação das moléculas de NADH (produzidas na glicólise) na face externa da membrana interna das mitocôndrias, durante o funcionamento da CTE, eliminando a necessidade da fermentação e os seus inconvenientes metabólicos. Portanto, a fermentação para as plantas é um processo paliativo, de baixo rendimento energético (2 ATPs/molécula de glicose) e que somente funciona em tempo reduzido de exposição devido à toxidez de seus subprodutos.

Sob quais situações ou condições ambientais as plantas são expostas à anoxia/hipoxia? Essas situações, sem dúvida, se restringem a algumas condições ou a ambientes específicos, como, por exemplo, em câmaras frigoríficas, onde a redução da concentração O₂ é utilizada visando à conservação de frutos, verduras e hortaliças e, principalmente, em ambientes de “terra-firme” eventualmente alagados por inundações, causadas por chuvas em excesso e pela formação de lagos ou reservatórios em usinas hidroelétricas. No primeiro caso, os danos metabólicos dependem da duração da condição de alagamento em decorrência das chuvas. Quando a exposição à anoxia/hipoxia é reduzida, a planta pode se recuperar, o que não acontece quando a exposição a essas condições é prolongada, uma vez que as raízes são danificadas pelo etanol. Nos reservatórios e nos lagos das usinas hidroelétricas, a consequência final é a eliminação das espécies não adaptadas, que caracteristicamente não conseguem desenvolver estruturas morfológicas para evitar a anoxia/hipoxia, além de não apresentarem enzimas e/ou metabolismo adaptado para eliminação do etanol acumulado.

Todavia, algumas espécies vegetais são adaptadas a essas condições, apresentando estruturas que mantêm a oxigenação nos tecidos mesmo sob condições de alagamento, com destaque para a formação de aerênquimas, lenticelas e/ou pneumatóforos. Além disso, algumas espécies apresentam enzimas que “varrem” o etanol produzido, evitando os danos celulares. Tipicamente, essas plantas são nativas de várzeas e/ou de matas ciliares, ambientes sujeitos às inundações periódicas ou, ainda, são espécies aquáticas flutuantes, como o aguapé e a salvinha ou, então, espécies subaquáticas, incluindo desde algas até angiospermas.

UM CONTEÚDO EDUCACIONAL EM MULTIMÍDIA

Rota das Pentoses MonoFosfato:
A rota glicolítica não é a única disponível para a oxidação citossólica de açúcares em tecidos vegetais. Partilhando metabólitos comuns, a Rota das Pentoses MonoFosfato (RPF) também pode realizar essa tarefa numa proporção de aproximadamente 20% do processo. As reações da RPF são catalisadas por enzimas solúveis presentes no citossol e nos plastídios, predominando nesses últimos. Essa rota também tem como substrato um açúcar de 6 carbonos, a *glicose-6-fosfato* (glicose-6P). A RPF tem como produto final a *NADPH*, outra coenzima reduzida e envolvida na bioenergética da respiração (atua em reações citossólicas, nos plastídios e na CTE). A equação abaixo resume o processo de oxidação da glicose-6P na RPF.



Portanto, após 6 voltas no ciclo, o resultado líquido da RPF é a completa oxidação das moléculas de glicose-6P a CO₂ (o CO₂ não é produzido na via

glicolítica), com a síntese concomitante de 12 moléculas de NADPH. Além disso, a RPMF produz diversos intermediários metabólicos. A *ribose-5-fosfato* é um precursor da síntese de riboses e desoxi-riboses, requeridas para a síntese de RNA e DNA, respectivamente. A *eritrose-4-fosfato*, como salientado anteriormente, combina com o PEP, produzido na glicólise. Ambos estão envolvidos nas reações iniciais que produzem compostos fenólicos nos vegetais, incluindo aminoácidos aromáticos e precursores da lignina, flavonóides e fitoalexinas, por exemplo.

Ciclo de Krebs:

Na glicólise pela via aeróbia, a oxidação da glicose ($C_6H_{12}O_6$) é incompleta, resultando na produção de moléculas de NADH, ATP e piruvato ($C_3H_4O_3$). O piruvato é uma molécula reduzida, apresentando grande quantidade de energia livre em suas ligações químicas. A oxidação completa da glicose envolve a transferência do piruvato para as mitocôndrias, organela onde acontecem o Ciclo de Krebs e a CTE.

As mitocôndrias são organelas semi-autônomas com DNA, síntese de proteínas e ribossomas (70S) próprios. Além disso, as mitocôndrias apresentam duas unidades de membranas, que separam o espaço intermembranas e o citossol da matriz fluida. Os ribossomas 70S e a dupla membrana são características que associam a origem das mitocôndrias à teoria da endossimbiose entre bactérias (procariotos tipicamente apresentam ribossomas 70S, enquanto os eucariotos têm 80S) e células de eucariotos. A fagocitose das bactérias por células de eucariotos explicaria a ocorrência da dupla membrana. Essas membranas apresentam permeabilidade diferencial, sendo a externa pouco seletiva, enquanto a interna é bastante seletiva. Entre ambas forma-se um ambiente denominado *espaço intermembranas*, extremamente importante para a síntese de ATP na *fosforilação oxidativa* em processo associado ao funcionamento da CTE.

Na respiração aeróbia, o piruvato é transportado para o interior das mitocôndrias por um mecanismo de troca do tipo antiporte envolvendo OH^- , o que acontece com a participação de uma proteína transportadora localizada na membrana interna das mitocôndrias. Quando o malato proveniente da glicólise serve de substrato, ele é trocado por **Pi**, também num sistema de transporte do tipo antiporte. No interior da mitocôndria, o malato é transformado em piruvato. O piruvato presente na mitocôndria é oxidado em uma série de reações conhecidas como *Ciclo de Krebs*, em homenagem ao cientista Alemão Hans A. Krebs, que em 1937 relatou a descoberta do *Ciclo do Ácido Cítrico*, fazendo jus, por esse trabalho, a um Prêmio Nobel em Fisiologia e Medicina no ano de 1953. Esse Ciclo é também conhecido como Ciclo dos Ácidos Tricarboxílicos em função de dois importantes componentes do ciclo de Krebs apresentar três carboxilas.

A reação de transformação do piruvato em *acetil-CoA* ainda não faz parte do Ciclo. A primeira reação propriamente dita do Ciclo de Krebs envolve a transformação do acetil-CoA e do oxalacetato (AOA) em *citrato*, que, então, é oxidado a *isocitrato*, *2-oxoglutarato*, *succinil-CoA*, *succinato*, *fumarato*, *malato* e finalmente a *oxalacetato*, fechando o Ciclo. A cada molécula de piruvato que entra no ciclo de Krebs são produzidas três moléculas de CO_2 (local de produção desse gás na respiração aeróbia). Os elétrons liberados nas reações oxidativas são utilizados para reduzir quatro moléculas de NAD^+ a $NADH$ e uma molécula de FAD a $FADH_2$. Em todas as reações onde ocorre a síntese da $NADH$ e na reação de síntese da $FADH_2$ as enzimas envolvidas são *desidrogenases* (*malato desidrogenase*, *succinato desidrogenase*, etc). A $NADH$ é considerada a principal coenzima redutora relacionada à Cadeia de Transporte de Elétrons. Além dessas substâncias reduzidas, uma molécula de ATP é sintetizada *ao nível de substrato* na reação catalisada pela enzima *succinil Co-A sintetase*. Como ao final da glicólise são produzidas duas moléculas de piruvato, para a completa oxidação da glicose, é necessário que o Ciclo de Krebs gire duas vezes. Portanto, todos os compostos desse Ciclo são produzidos em dobro (8 moléculas de CO_2 , 8 moléculas de $NADH$ e 2 moléculas de ATP). Como é possível observar, até esse estágio da respiração aeróbia, foram produzidas, em termos líquidos, apenas 4 moléculas de ATP do total esperado de 36 moléculas resultantes da completa oxidação da glicose. Tal fato evidencia que o principal sistema de produção do ATP na respiração aeróbia envolve o funcionamento da CTE.

Cadeia de Transporte de Elétrons:

Os estudos relacionados ao funcionamento da *Cadeia de Transporte de Elétrons* (CTE) são muito interessantes, pois envolvem conhecimentos relacionados às biológicas celular e molecular e a utilização de inibidores de fluxo de elétrons. A CTE apresenta diferentes complexos protéicos localizados nas membranas internas das mitocôndrias. Três desses complexos são formados por proteínas transmembrana, enquanto um deles é formado por uma proteína periférica. Um quinto complexo protéico, também localizado na membrana interna, é o responsável pela síntese de ATP.

O principal substrato da CTE é a $NADH$. Essa coenzima reduzida é oxidada no *Complexo I* (denominado *NADH desidrogenase*), um complexo enzimático capaz de oxidar a $NADH$ e transferir seus elétrons ao "*Pool de Ubiquinona-UBQ*", um pequeno carregador de prótons e elétrons solúvel em lipídios e localizado no interior da membrana interna. Quatro *prótons* (H^+) são bombeados para o espaço intermembranas em resposta a cada par de elétrons que se movimenta através complexo I (cada molécula de $NADH$ oxidada libera um par de elétrons). O *Complexo II* (*succinato desidrogenase*) promove a oxidação do *succinato* a

fumarato, com a produção de $FADH_2$, que por sua vez também fornece elétrons ao *pool de UBQ*. O *Complexo II* não bombeia prótons para o espaço intermembranas. O *Complexo III* (citocromo bc_1) oxida a ubiquinona reduzida (ubiquinol) e transfere elétrons ao *citocromo c*, uma proteína periférica fracamente presa à membrana interna e que transfere elétrons do Complexo III ao Complexo IV. Quatro prótons (H^+) são bombeados para o espaço intermembranas para cada par de elétrons que passa pelo complexo. O *Complexo IV*, denominado *citocromo c oxidase* ou oxidase “normal”, contém, dentre outros, os citocromo c e a_3 . O Complexo IV é a oxidase terminal e realiza a redução do O_2 a moléculas de H_2O . Dois prótons (H^+) são bombeados para o espaço intermembranas para cada par de elétrons que passa por esse complexo.

A transferência de elétrons do citocromo c para o a_3 (oxidase normal) é o local onde a CTE dos animais é interrompida em resposta à adição de cianeto (CN), azida (HN_3) ou monóxido de carbono (CO), interrompendo totalmente o fluxo de elétrons e, conseqüentemente, toda a respiração, o que leva o indivíduo à morte devido à acidose celular. Todavia, ao contrário do que ocorre em mitocôndrias animais, o funcionamento da CTE nas mitocôndrias dos vegetais não é interrompido pela adição de cianeto. Estudos subsequentes demonstraram que as mitocôndrias vegetais apresentam uma via auxiliar de fluxo de elétrons, denominada *oxidase alternativa* (AOX), que consegue receber elétrons diretamente do *pool de UBQ*, sem passar pelos complexos III e IV, reduzindo o O_2 a H_2O . Essa via, entretanto, não tem por finalidade específica tornar as mitocôndrias vegetais resistentes ao cianeto, mas, sim funções ecológicas e metabólicas, como veremos mais a frente. Além dos quatro complexos protéicos e da AOX, as mitocôndrias vegetais também apresentam pelo menos mais quatro proteínas adicionais que atuam transferindo elétrons ao *pool de UBQ*, aumentando o rendimento do processo respiratório.

O funcionamento da CTE resulta na transferência líquida de H^+ da matriz mitocondrial para o espaço intermembranas, o que possibilita a formação de um gradiente de potencial eletroquímico entre esses dois compartimentos. Esse gradiente é utilizado como força motriz para a produção de energia durante a respiração aeróbia (produz as 32 moléculas restantes de ATP). Peter Mitchell propôs, em 1961, a *Teoria Quimiosmótica*, explicando como os gradientes de potencial eletroquímico são utilizados para a síntese de ATP. Essa teoria foi posteriormente comprovada, dando a Mitchell um Prêmio Nobel. Segundo a *Teoria Quimiosmótica*, “gradientes de potencial eletroquímico, gerados entre compartimentos separados por membranas semipermeáveis, fornecem a força motriz necessária à síntese de ATP”. Essa teoria pode ser analogamente explicada pelo funcionamento de usinas hidroelétricas. Nas usinas, a massa de água armazenada nos lagos é forçada, através de uma tubulação, até as turbinas que,

por sua vez, giram produzindo energia cinética, posteriormente transformada em energia luminosa.

Os três complexos protéicos envolvidos no transporte de H^+ para o espaço intermembranas são denominados *complexos conservadores de energia*. Nas mitocôndrias das plantas e dos animais, o complexo protéico F_0F_1ATP -sintase (também denominado *Complexo V*), localizado na membrana interna da mitocôndria, permite que os H^+ bombeados para o espaço intermembranas retornem para a matriz mitocondrial através de um canal existente no seu interior. Quando isso acontece, o gradiente de potencial eletroquímico é dissipado e a energia livre liberada possibilita que moléculas de fosfato inorgânico (*Pi*) sejam incorporadas ao ADP, originando moléculas de ATP. Estudos de bioenergética demonstraram que para cada $3H^+$ que retornam do espaço intermembranas para a matriz mitocondrial (força próton-motora), uma molécula de ATP é produzida. A síntese de 1 molécula de ATP exige $\Delta G = -11$ a -13 Kcal/mol. Como o $\Delta G_{H^+} = -5,06$ Kcal/mol, são necessários pelo menos $3H^+$ ($\Delta G_{3H^+} = -15$ Kcal/mol). Esse processo, por envolver o funcionamento da CTE recebe a denominação de *fosforilação oxidativa*. A produção de ATP e o fluxo de elétrons na CTE são processos *acoplados* (inter-relacionados), uma vez que se o fluxo de elétrons for interrompido, a produção de ATP também é paralisada. Esse fato pode ser comprovado com a utilização de substâncias *desacopladoras* como o *dinitrofenol* (DNP), por exemplo. Essas substâncias são *ionóforos*, moléculas solúveis nas membranas e capazes de se dissociarem em ambientes alcalinos, impedindo a formação do gradiente de potencial eletroquímico e, conseqüentemente, a síntese de ATP. Esse processo impede a produção de ATP, mas não interrompe o fluxo de elétrons (por isso é denominado *desacoplante*).

UMA A quebra aeróbia da molécula de glicose a CO_2 e H_2O resulta na produção de 36 moléculas de ATP. Em comparação ao que é produzido na fermentação, cujo saldo é de apenas 2 moléculas de ATP por molécula de glicose oxidada, percebe-se um rendimento 18 vezes maior para a respiração aeróbia. Isso foi observado por *Louis Pasteur* em seus estudos de microbiologia utilizando microorganismos anaeróbios facultativos. Ele verificou que quando esses microorganismos eram mantidos em ausência de oxigênio, o consumo de glicose era maior do que sob condições aeróbias, fato que ficou conhecido como "*Efeito Pasteur*". A análise do balanço do rendimento da respiração aeróbia, apresentado a seguir, somente foi possível pelo conhecimento atual da organização dos complexos protéicos na membrana interna das mitocôndrias, assim como pela utilização de moléculas inibidoras do fluxo de elétrons na CTE.

Rendimento da respiração aeróbia (por molécula de glicose):			
Quantidade produzida	Local	Rendimento	Total Parcial
⇒ 2 ATP ao nível de substrato	Glicólise	-	2 ATP
⇒ 2 ATP ao nível de substrato	Ciclo de Krebs	-	2 ATP
⇒ 2 moléculas de NADH	Glicólise	2 ATP x <u>2</u>	4 ATP
⇒ 8 moléculas de NADH	Ciclo de Krebs	3 ATP x <u>8</u>	24 ATP
⇒ 2 moléculas de FADH ₂	Ciclo de Krebs	2 ATP x <u>2</u>	4 ATP
		Saldo Total	36 ATP

A explicação para o menor rendimento na produção de ATP, quando a NADH é proveniente da glicólise ou quando esta é procedente do Ciclo de Krebs, está relacionada ao número de *complexos protéicos conservadores de energia* envolvidos no processo. Ou seja, quantos complexos protéicos efetivamente participam do mecanismo de transferência de H⁺ para o espaço intermembranas. Quando a NADH é proveniente do citossol, apenas os complexos III e IV funcionam, lançando um total de 6H⁺ para o espaço intermembranas, o que sob o ponto de vista bioenergético permite a formação de apenas **2** moléculas de ATP (lembrando que a cada 3H⁺ que voltam pela ATPsintase, uma molécula de ATP é produzida). Quando a NADH é proveniente do Ciclo de Krebs, todos os complexos protéicos entram em funcionamento, bombeando um total de 10H⁺ para o espaço intermembranas, o que possibilita um rendimento de até **3** moléculas de ATP.

Essas observações permitem retornar às informações relacionadas às funções da oxidase alternativa (AOX). Essa via tem funções ecológica e metabólica, atuando basicamente no aumento da temperatura em determinados órgãos ou de toda a planta e no controle da concentração intracelular de ATP. Naturalmente, o funcionamento da AOX não é estimulado por cianeto, que uma vez interrompendo o fluxo de elétrons na oxidase normal dificilmente é eliminado, mas, por um análogo do princípio ativo da aspirina (ácido acetil-salicílico), o *ácido salicílico*. O ácido salicílico, recentemente, tem sido associado a diferentes processos fisiológicos em plantas como uma molécula sinalizadora (característica de fitormônio). Em determinadas plantas de clima frio, o desvio do fluxo de elétrons, ativado pelo ácido salicílico nas épocas de inverno, causa o aquecimento da planta como um todo, permitindo a sua sobrevivência nesse ambiente. Esse efeito termogênico é observado de modo espetacular em plantas da família das Araceae, principalmente em *Symplocarpus foetidus*. Essa espécie apresenta uma espádice,

que na época da polinização tem a sua temperatura aumentada em até 14°C acima da temperatura ambiente, liberando odores, geralmente ruins, que atraem moscas e outros insetos responsáveis pela polinização. Esse aumento de temperatura é antecipado pelo aumento na concentração de ácido salicílico em seus tecidos.

A explicação para o aquecimento está associada ao funcionamento da CTE. Ao desviar o fluxo de elétrons para a AOX, o número de complexos conservadores de energia que operam cai de 4 para apenas 1. Somente o Complexo I passa a atuar, resultando na redução da quantidade de H⁺ transportados para espaço intermembranas, fazendo com que a velocidade no fluxo de elétrons aumente visando compensar a redução no acúmulo de H⁺ e na produção de ATP. Como consequência, há aumento no consumo de substrato (NADH). O aumento na velocidade do fluxo de elétrons é responsável pelo aumento na temperatura, conforme ocorre, de modo análogo, quando utilizamos vários equipamentos elétricos ligados em uma única tomada.

O tipo de substrato utilizado na respiração pode ser identificado pela determinação do *Quociente Respiratório* (QR), que consiste a relação entre a quantidade de CO₂ liberado pela quantidade de O₂ consumido (QR = CO₂/O₂).

Substrato	Reação	QR
Carboidratos (glicose)	$C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \Rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O + 36 ATP$	1,0
Lipídios (ácido oléico)	$C_{18}H_{34}O_2 + 25,5 O_2 \Rightarrow 18 CO_2 + 17 H_2O$	≈ 0,7
Ácidos orgânicos e fermentação		>1

Na fisiologia de pós-colheita, os frutos são classificados com *climatéricos* e *não-climatéricos*. Os primeiros, exemplificados pela banana, mamão, abacate, caqui, tomate, etc. podem ser colhidos muito verdes que mesmo assim amadurecem após a colheita. Todavia, os frutos não-climatéricos, exemplificados pela uva, abacaxi e citros (laranja, limão, mexericas, etc), não podem ser colhidos muito verdes, pois não amadurecem em pós-colheita. O termo climatérico é uma simplificação de respiração climatérica. Aqueles que se caracterizam pela maturação em pós-colheita apresentam um segundo pico respiratório durante a maturação, acompanhado por um pico na produção de um fitormônio vegetal, o *etileno*, que está diretamente relacionado à maturação. Os frutos não-climatéricos não apresentam esse aumento, nem na respiração (segundo pico) e nem na produção do etileno.

Germinação das Sementes:

A vida das plantas tem início com a germinação. As sementes utilizadas nos plantios comerciais ou mesmo as naturalmente germinadas são oriundas de frutos formados em uma estação recente ou mesmo há vários anos. As sementes são as estruturas mais adequadas para a conservação e perpetuação das espécies nas mais variadas condições ambientais, muitas das quais as plântulas (e as plantas), após a germinação, não sobreviveriam. As sementes toleram condições de seca, fogo, temperaturas elevadas e congelamento, dentre diversas condições adversas.

As sementes são constituídas pelo *tegumento* (casca), que protege a semente, pelo *endosperma* (albuminosas; ex: milho) ou *cotilédones* (exalbuminosas; ex: feijão), que acumula diferentes tipos de reservas e, pelo *embrião*, estrutura responsável pela organização da nova planta após a germinação. O embrião é uma “planta em miniatura” mantida em estado de latência, aguardando condições ambientais adequadas para a ativação do processo germinativo.

A *embebição* é a primeira etapa da germinação. Nessa fase, diversas estruturas presentes na semente contribuem para a absorção da água do meio e da atmosfera. Dentre os constituintes das sementes, o que mais contribui para a embebição é o *amido* (armazenado no endosperma), cujas características e propriedades moleculares tornam o processo de embebição um fenômeno tipicamente *físico*. O elevado potencial matricial (potencial de embebição ou de adsorção) do amido resulta em uma capacidade elevada de absorção de água e, conseqüentemente, na geração de forças de expansão que permitem, por exemplo, a ruptura do tegumento, de pisos de cimento e asfaltos, possibilitando a germinação e o estabelecimento das plântulas nos mais diferentes ambientes. As sementes, em estado de *quiescência* (latência) ou mesmo de *dormência*, apresentam taxas respiratórias reduzidas, minimizando o consumo das reservas. Após a embebição, caso a semente não apresente dormência, ocorre o aumento da taxa respiratória e a ativação do processo germinativo paralelamente ao consumo das reservas do endosperma.

A fase *Lag* (estacionária), segunda etapa da germinação, correspondente à fase de “montagem dos processos fisiológicos”, culmina no desenvolvimento do embrião. Em outras palavras, é nessa fase que as reservas são quebradas e a respiração, utilizando as reservas armazenadas no endosperma, é intensificada, permitindo o crescimento das estruturas do embrião. Como conseqüências desses eventos, ocorrem a *ruptura da casca* e a *protrusão da radícula* (última etapa do processo de germinação), processo considerado sob o ponto de vista biológico, como evidência da germinação das sementes. Algumas espécies, todavia, ao invés de lançarem a radícula como primeira estrutura morfológica durante a germinação, lançam, inicialmente, o *gancho plumular* (parte aérea) e somente depois a radícula.

As sementes são classificadas considerando diferentes categorias. Uma delas leva em conta a posição dos cotilédones durante a germinação. Na germinação *epígea*, os cotilédones ficam acima do solo, carregados pelo crescimento do hipocótilo, formando o gancho plumular. Como exemplos de plantas que apresentam esse tipo de germinação podem ser incluídos o feijão, a soja, o algodão, a mamona, etc., sendo a forma mais comum de germinação nas eudicotiledôneas. Todavia, existem exceções, como nas sementes de ervilha, que apresentam germinação hipógea. Nesse caso, o hipocótilo não alonga e sim o epicótilo. Na germinação *hipógea*, os cotilédones ficam embaixo da terra durante a germinação, sendo exemplos desse grupo a germinação das sementes de milho, trigo, arroz, etc. Esse tipo de germinação é mais comum em monocotiledôneas, embora também existam exceções nesse grupo, como em cebola, que apresenta germinação epígea.

As sementes também podem ser classificadas quanto à tolerância à dessecação (desidratação). As sementes são formadas nos frutos com percentuais de água elevados (acima de 90%). À medida que as sementes amadurecem, elas se desidratam, atingindo valores de umidade muito reduzidos em algumas espécies (entre 15 e 7%), embora elas sempre mantenham certa hidratação em seus tecidos, o que ocorre devido ao elevado potencial matricial resultante da presença de estruturas encontradas nas sementes, especialmente o amido. A desidratação extrema somente é observada em sementes mantidas artificialmente sob dessecação. Os embriões das sementes de algumas espécies toleram essa condição de “desidratação”, suportando condições de potencial hídrico muito baixo, os quais as plantas estabelecidas no ambiente, após a germinação, não toleram. As sementes das espécies que apresentam tolerância à dessecação são classificadas como *ortodoxas*. Essas sementes apresentam atividade intensa dos genes *LEA* (*Late embryogenesis abundant*), que conferem tolerância à dessecação durante o estágio de sementes. As proteínas codificadas por esses genes conferem proteção às organelas e às estruturas celulares, evitando os danos causados pelo estresse hídrico. Após a germinação, a atividade desses genes reduz e a plântula pode perder a tolerância à seca observada nas sementes. Outras substâncias, como açúcares e alguns osmólitos protetores e/ou compatíveis armazenadas no endosperma como, por exemplo, a prolina e a glicinabetaína, também contribuem para a manifestação da tolerância à seca. A maioria das espécies apresenta sementes *ortodoxas*, cuja capacidade germinativa é aumentada à medida que a umidade da semente é reduzida após a colheita. Todavia, as sementes de algumas espécies morrem quando são submetidas à desidratação. Nas sementes que não apresentam tolerância à dessecação, classificadas como *recalcitrantes*, a atividade desses genes não é observada ou é muito baixa. Além disso, o embrião nessas sementes parece ser mais sensível à ação dos radicais livres, sofrendo danos

peroxidativos que causam a sua morte. Como exemplos de espécies que não apresentam tolerância à dessecação podem ser incluídos diversas espécies tropicais como a seringueira, o cacauieiro, o araçá e o cupuaçu, dentre outras.

As sementes também podem ser classificadas quanto ao *tipo de reserva armazenada no endosperma*, estrutura responsável pelo armazenamento do amido, óleos e proteínas. Exemplos de sementes com *endosperma amiláceo* (principalmente nos cereais) incluem o trigo, o milho, a aveia, etc. As *oleaginosas* incluem a soja, o milho, o algodão, o amendoim e a canola, dentre outros. As espécies que apresentam endospermas ricos em *proteínas* incluem o algodão, a linhaça, o amendoim, a quinoa e, especialmente, a soja. O amido é o principal carboidrato de reserva das plantas. Entretanto, algumas espécies, como a soja, por exemplo, acumulam grandes quantidades de proteínas em seu endosperma, sendo utilizadas como alternativa de fonte de proteínas na nutrição humana e animal. Isso não quer dizer, todavia, que as sementes da soja, como as sementes de todas as demais espécies vegetais, não apresentam outras moléculas de reserva (amido e óleos). A classificação das sementes quanto à composição do endosperma, dependente da proporção de cada um dos substratos (amido, óleos ou proteínas) armazenados nessa estrutura.

Após a embebição, sementes não dormentes têm o processo germinativo ativado, entrando na *fase estacionária (Lag)* onde ocorre a “montagem” dos processos fisiológicos da germinação. Nessa etapa, as reservas de amido, lipídios e proteínas são quebradas pela ação de uma série de enzimas que atuam de forma conjunta, aumentando a transformação dessas substâncias em carboidratos solúveis (açúcares), substratos específicos e imediatos do processo respiratório.

Quebra do Amido:

O *amido* é formado por diversas unidades de glicose ligadas entre si através de dois tipos de ligações químicas. Nas *regiões lineares* do amido, a ligação das moléculas de glicose é do *tipo α -1,4* (ligação abaixo do plano e entre os carbonos 1 e 4). Nos pontos de ramificação, as ligações são do *tipo α -1,6* (ligação abaixo do plano e entre os carbonos 1 e 6). Os tipos de ligações químicas que compõem as moléculas do amido têm influência direta no processo de quebra desse carboidrato bem como na identidade das moléculas que compõem a sua estrutura, a *amilose* (linear) e a *amilopectina* (ramificada). Quanto maior a quantidade de amilose nas moléculas de amido, mais fácil é a sua digestão (ex. amilomilho tem 80% de amilose).

A quebra do amido ocorre com a participação de *enzimas hidrolíticas e/ou fosforolíticas*. As enzimas hidrolíticas quebram as moléculas de amido utilizando água no processo. Nos cereais, essa é a principal forma de quebra das moléculas de amido. Em trigo e cevada, o quebra do amido é mais bem estudada, envolvendo

a participação de enzimas hidrolíticas e fosforolíticas. O processo de germinação nessas espécies tem início com a *embebição*. Durante a embebição há um aumento na atividade *respiratória* do embrião e ativação da síntese de *giberelinas* (GA_1 , principalmente) tanto nos tecidos do *embrião* quanto nos tecidos do *escutelo*. Nessa estrutura, as giberelinas ativam a síntese *de novo* de enzimas hidrolíticas e fosforolíticas, utilizando como substratos aminoácidos componentes das proteínas armazenadas na camada de aleurona das sementes. Quatro enzimas hidrolíticas são produzidas: α -amilase, β -amilase, enzima desramificadora (enzima D) e α -glicosidase (maltase).

- **α -amilase:** A α -amilase não é encontrada em sementes “secas”, sendo sintetizada *de novo* após a embebição e o aumento na biossíntese das giberelinas. Aparentemente, a α -amilase é a primeira enzima a atuar na quebra das moléculas de amido, uma vez que ela é a única enzima que consegue quebrar *in vitro* as moléculas intactas de amido. Ela é uma *endoamilase*, pois atua no interior da molécula do amido (não atua nas extremidades), quebrando somente ligações do tipo α -1,4. A α -amilase não atua nos pontos de *ramificação* (ligações α -1-6) das moléculas de amido. A sua ação isolada não consegue quebrar totalmente as moléculas do amido, resultando na produção de algumas moléculas de glicose, maltose (duas moléculas de glicose com ligação α -1-4) e dextrinas limites (pequenas moléculas de açúcares ainda ramificadas).

- **β -amilase:** Essa enzima também não ocorre em sementes “secas”, sendo sintetizada *de novo*. A β -amilase também quebra somente ligações do tipo α -1,4, não atuando nos pontos de ramificação. Ao contrário da α -amilase, a β -amilase é uma *exoamilase*, atuando de fora para dentro das moléculas de amido a partir da penúltima ligação α -1-4 (não atua na última ligação α -1-4). A ação conjunta da β -amilase e da α -amilase otimiza a quebra das moléculas de amido, mas também não consegue quebrá-la totalmente. Como resultados da atuação dessas duas enzimas sobre as moléculas de amido são produzidas moléculas de glicose, maltose e dextrinas limites ligeiramente menores.

- **Enzima D:** A enzima D também não é encontrada em sementes “secas”, sendo sintetizada *de novo*. Ao contrário da α -amilase e da β -amilase, que somente atuam em ligações do tipo α -1,4, essa enzima *atua nos pontos de ramificação* (ligações α -1,6), tornando as moléculas de amido lineares (não ramificadas). Como resultados da ação dessas três enzimas hidrolíticas, obtêm-se a formação de moléculas de glicose e de maltose.

- **Maltase (α -glicosidase):** Essa enzima também não é encontrada em sementes “secas”, sendo sintetizada *de novo*. Ela atua especificamente sobre as *ligações α -1,4* da *maltose*, produzindo duas moléculas de *glicose*.

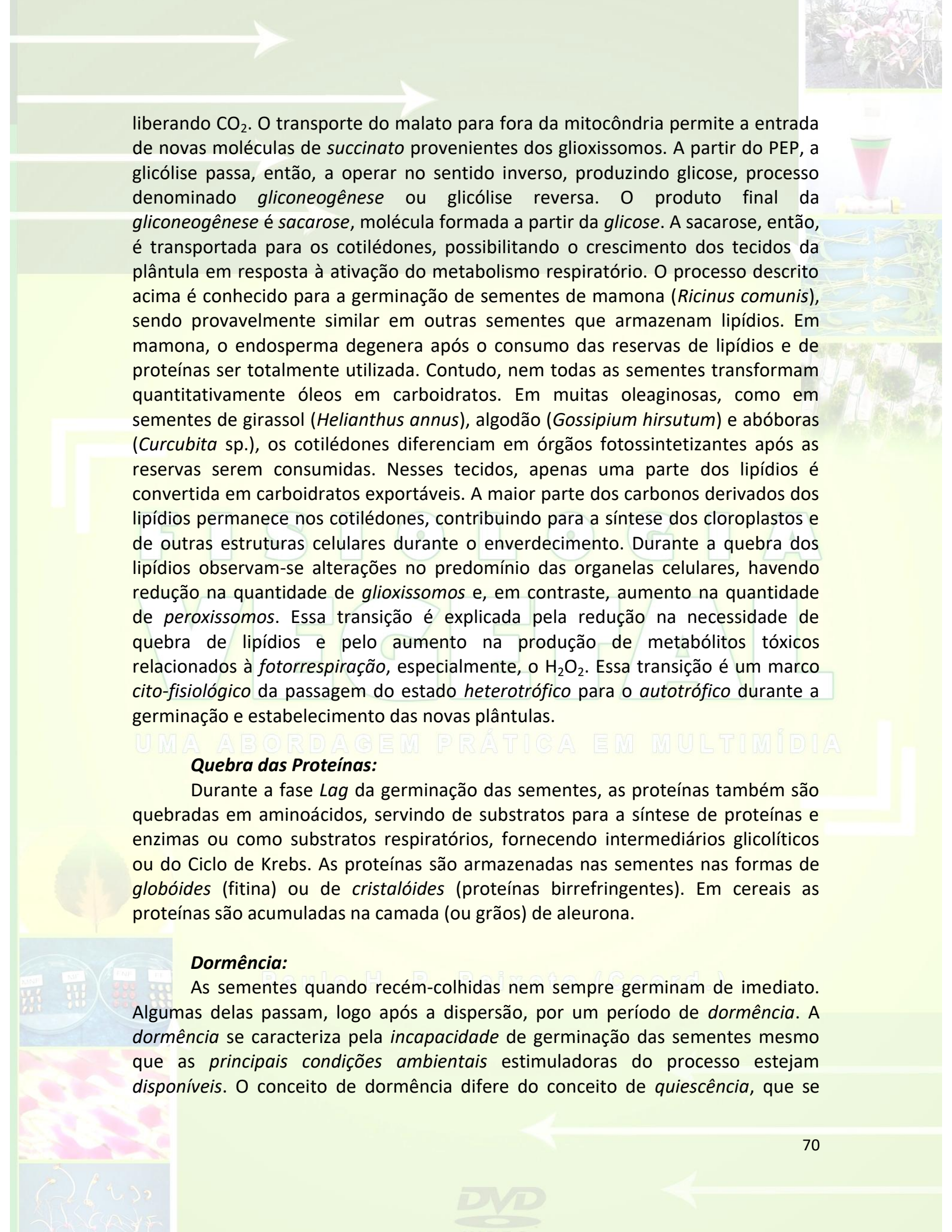
A ação conjunta dessas quatro enzimas hidrolíticas resulta na produção de moléculas de glicose a partir das moléculas de amido. A glicose é um importante

substrato da *glicólise* e, conseqüentemente, da respiração aeróbia, possibilitando o crescimento do embrião, a ruptura do tegumento e das camadas de solo e o desenvolvimento de uma nova planta. A glicose é utilizada como substrato para a síntese de sacarose.

Além das enzimas hidrolíticas, a *fosforilase do amido* (enzima fosforolítica) complementa a quebra das moléculas de amido, tendo como produto da sua ação catalítica *glicose-6P*, principal substrato da Rota das Pentoses Mono-Fosfato (RPMF) assim como alguns intermediários da via glicolítica. Essa enzima também não é pré-existente em sementes “secas”. Ela é uma exoamilase, com atuação a partir da última ligação α -1,4.

Quebra dos Lipídios:

Nas sementes, os lipídios são armazenados principalmente como óleos (triglicerídeos), formados por moléculas de *glicerol*, um álcool de três carbonos, esterificado a três moléculas de *ácidos graxos*. Nas sementes, os óleos são armazenados em organelas denominadas *oleossomos* (esferossomos), localizadas no endosperma ou nos cotilédones. Essas organelas apresentam meia unidade de membrana (não formam bicamada lipídica), sendo estabilizadas por pequenas moléculas de proteínas denominadas *oleosinas*. Após a embebição, também com a participação de porções do escutelo e do embrião, ocorre a síntese de giberelinas que estimulam a síntese *de novo* de *lipases*, enzimas que quebram as ligações ésteres, liberando os ácidos graxos do glicerol. Os ácidos graxos liberados se *difundem* através da membrana dos oleossomos para o interior de uma organela encontrada exclusivamente em vegetais, os *glioxissomos*. Essa organela apresenta uma unidade completa de membrana (bicamada lipídica e proteínas em mosaico). Nos *glioxissomos*, ocorrem dois importantes processos da quebra dos lipídios, a β -*oxidação* e o *ciclo do glioxilato*. Na β -*oxidação*, cada molécula de ácido graxo é quebrada originando moléculas de *Acetil CoA* em quantidade equivalente à metade do número de carbonos presentes na molécula do ácido graxo oxidado (a oxidação do ácido esteárico-18:0, por exemplo, gera 9 moléculas de *Acetil CoA*). Nas reações, são produzidas também moléculas de água e de NADH. O *Acetil CoA* produzido na β -*oxidação* serve de substrato para outro ciclo existente nos glioxissomos, o *ciclo do glioxilato*. Esse ciclo apresenta alguns intermediários comuns ao Ciclo de Krebs (ciclo do ácido cítrico), contando com seis reações químicas, que, em essência, têm a função de transformar *Acetil CoA* em *succinato*. O *succinato* é, então, exportado para a mitocôndria, organela que apresenta duas unidades de membranas (duas bicamadas lipídicas e proteínas na forma de mosaico), onde ele é convertido em *malato*, no Ciclo de Krebs. O *malato* é transportado para o *citossol*, sendo convertido em *oxalacetato* e, posteriormente, em *fosfoenol-piruvato* (PEP), em reações que consomem NAD^+ (na primeira reação) e ATP (na segunda reação),



liberando CO₂. O transporte do malato para fora da mitocôndria permite a entrada de novas moléculas de *succinato* provenientes dos glioxissomos. A partir do PEP, a glicólise passa, então, a operar no sentido inverso, produzindo glicose, processo denominado *gliconeogênese* ou glicólise reversa. O produto final da *gliconeogênese* é *sacarose*, molécula formada a partir da *glicose*. A sacarose, então, é transportada para os cotilédones, possibilitando o crescimento dos tecidos da plântula em resposta à ativação do metabolismo respiratório. O processo descrito acima é conhecido para a germinação de sementes de mamona (*Ricinus comunis*), sendo provavelmente similar em outras sementes que armazenam lipídios. Em mamona, o endosperma degenera após o consumo das reservas de lipídios e de proteínas ser totalmente utilizada. Contudo, nem todas as sementes transformam quantitativamente óleos em carboidratos. Em muitas oleaginosas, como em sementes de girassol (*Helianthus annus*), algodão (*Gossipium hirsutum*) e abóboras (*Curcubita* sp.), os cotilédones diferenciam em órgãos fotossintetizantes após as reservas serem consumidas. Nesses tecidos, apenas uma parte dos lipídios é convertida em carboidratos exportáveis. A maior parte dos carbonos derivados dos lipídios permanece nos cotilédones, contribuindo para a síntese dos cloroplastos e de outras estruturas celulares durante o enverdecimento. Durante a quebra dos lipídios observam-se alterações no predomínio das organelas celulares, havendo redução na quantidade de *glioxissomos* e, em contraste, aumento na quantidade de *peroxissomos*. Essa transição é explicada pela redução na necessidade de quebra de lipídios e pelo aumento na produção de metabólitos tóxicos relacionados à *fotorrespiração*, especialmente, o H₂O₂. Essa transição é um marco *cito-fisiológico* da passagem do estado *heterotrófico* para o *autotrófico* durante a germinação e estabelecimento das novas plântulas.

Quebra das Proteínas:

Durante a fase *Lag* da germinação das sementes, as proteínas também são quebradas em aminoácidos, servindo de substratos para a síntese de proteínas e enzimas ou como substratos respiratórios, fornecendo intermediários glicolíticos ou do Ciclo de Krebs. As proteínas são armazenadas nas sementes nas formas de *globóides* (fitina) ou de *crystalóides* (proteínas birrefringentes). Em cereais as proteínas são acumuladas na camada (ou grãos) de aleurona.

Dormência:

As sementes quando recém-colhidas nem sempre germinam de imediato. Algumas delas passam, logo após a dispersão, por um período de *dormência*. A *dormência* se caracteriza pela *incapacidade* de germinação das sementes mesmo que as *principais condições ambientais* estimuladoras do processo estejam *disponíveis*. O conceito de dormência difere do conceito de *quiescência*, que se

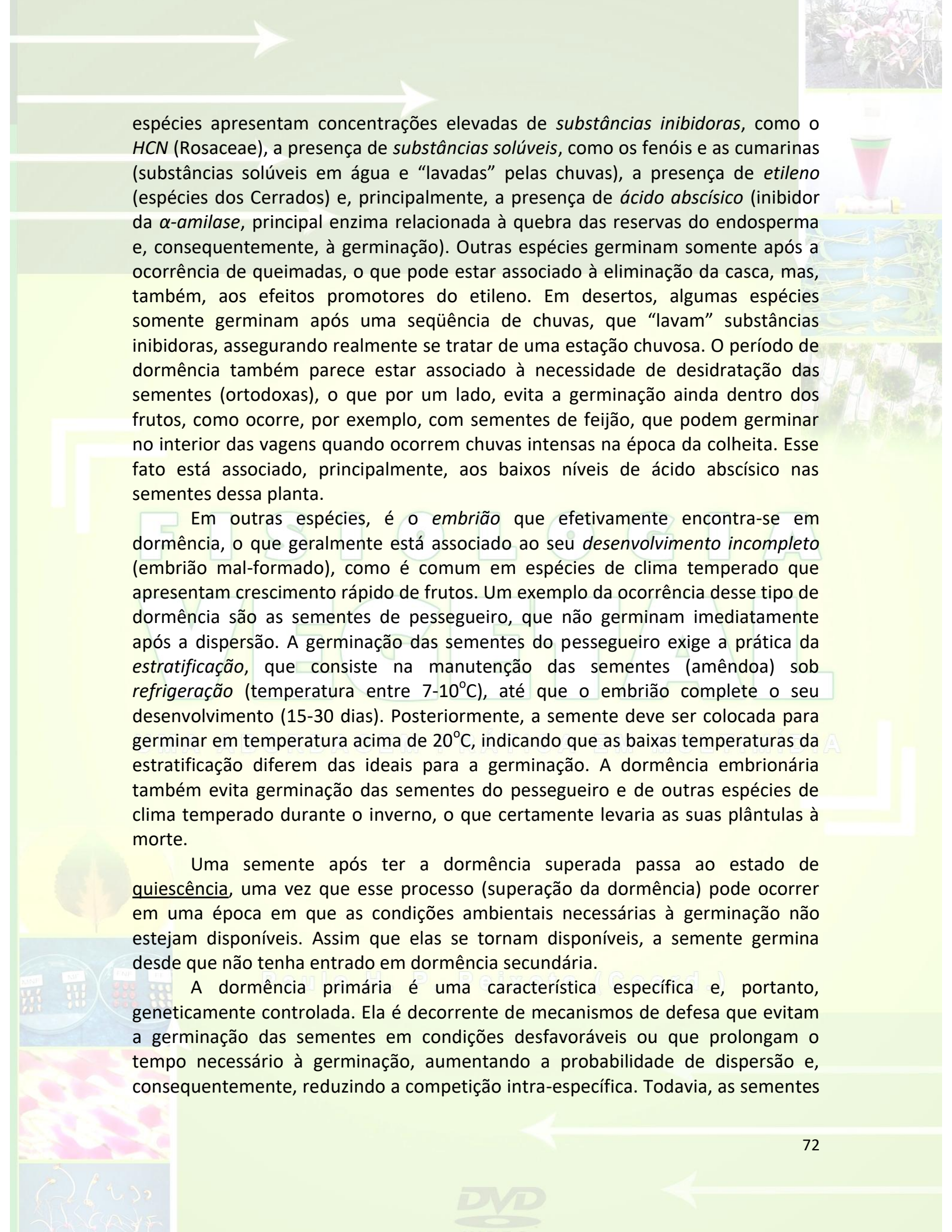
caracteriza pela *não germinação* das sementes devido à *ausência de algum fator ambiental* necessário a sua ativação. Por exemplo, uma semente de feijão mantida em uma placa de Petri sem água, encontra-se em quiescência e não em dormência, uma vez que se for fornecida água ela germinará imediatamente. O contrário acontece com as sementes verdadeiramente dormentes, cujo fornecimento de água e de outros fatores ambientais para as suas sementes não resulta em germinação imediata.

A ocorrência de dormência em sementes tem caráter adaptativo, uma vez que ela geralmente evita a germinação em condições adversas para a plântula. A *dormência* é comum em espécies não domesticadas, sendo, entretanto, inadequada para as sementes de espécies comerciais (agrícolas), que são selecionadas para germinarem rapidamente quando expostas a condições ambientais favoráveis. A dormência em sementes pode ser classificada em dois tipos: primária e secundária.

A *dormência primária*, geneticamente controlada, é resultante de mecanismos que evitam a germinação das sementes sob condições desfavoráveis ou que prolongam o tempo necessário à germinação, aumentando a possibilidade de dispersão e, conseqüentemente, reduzindo a competição intra-específica. Os principais tipos de dormência primária são associados à *casca* (tegumento da semente), ao *embrião* (dormência interna) ou a *ambos*.

A casca (tegumento) da semente pode ser o fator causador da dormência. As sementes podem apresentar *casca dura* rica em esclereídeos (estruturas que endurecem o tegumento), ou *impermeável* devido à presença de tricomas (apêndices da epiderme presentes em diversos órgãos das plantas), e ceras (moléculas hidrofóbicas que impedem a embebição). A *escarificação* é o principal procedimento utilizado para eliminar estas causas de dormência, podendo ser realizada pelo tratamento das sementes com ácidos (química), água quente (térmica), impactos e lixas (mecânica), etc., fazendo com que o material que compõe a estrutura do tegumento seja lixado, arranhado e/ou quebrado e enfraquecido, facilitando a embebição e a posterior protrusão da radícula ou do gancho plumular. A passagem das sementes pelo trato digestivo de animais é uma forma de escarificação mecânica/química/térmica natural. Como exemplos de espécies que apresentam dormência associada à casca podem ser incluídos o flamboyant (ceras), o pessegueiro (drupa), a manga e o estílozantes, dentre outros. Quando a casca da semente é retirada e ela germina, a causa da dormência seguramente não é embrionária. Quando ela mesmo assim não germina, a dormência pode ter causas embrionária ou tegumentar/embrionária.

A classificação dos tipos de dormência é bastante complexa. Alguns autores associam a *dormência embrionária* a causas ligadas ao embrião ou a outras porções internas ao tegumento da semente, principalmente ao endosperma. Algumas

The background of the page features a collage of scientific and botanical images. At the top, there are two white arrows pointing to the right. On the right side, there is a small image of a pink flower, a laboratory flask with a pink liquid, and a stack of blue and white papers. At the bottom, there are images of a green plant, a microscope, and a DNA double helix. The text is overlaid on this collage.

espécies apresentam concentrações elevadas de *substâncias inibidoras*, como o HCN (Rosaceae), a presença de *substâncias solúveis*, como os fenóis e as cumarinas (substâncias solúveis em água e “lavadas” pelas chuvas), a presença de *etileno* (espécies dos Cerrados) e, principalmente, a presença de *ácido abscísico* (inibidor da *α-amilase*, principal enzima relacionada à quebra das reservas do endosperma e, conseqüentemente, à germinação). Outras espécies germinam somente após a ocorrência de queimadas, o que pode estar associado à eliminação da casca, mas, também, aos efeitos promotores do etileno. Em desertos, algumas espécies somente germinam após uma seqüência de chuvas, que “lavam” substâncias inibidoras, assegurando realmente se tratar de uma estação chuvosa. O período de dormência também parece estar associado à necessidade de desidratação das sementes (ortodoxas), o que por um lado, evita a germinação ainda dentro dos frutos, como ocorre, por exemplo, com sementes de feijão, que podem germinar no interior das vagens quando ocorrem chuvas intensas na época da colheita. Esse fato está associado, principalmente, aos baixos níveis de ácido abscísico nas sementes dessa planta.

Em outras espécies, é o *embrião* que efetivamente encontra-se em dormência, o que geralmente está associado ao seu *desenvolvimento incompleto* (embrião mal-formado), como é comum em espécies de clima temperado que apresentam crescimento rápido de frutos. Um exemplo da ocorrência desse tipo de dormência são as sementes de pessegueiro, que não germinam imediatamente após a dispersão. A germinação das sementes do pessegueiro exige a prática da *estratificação*, que consiste na manutenção das sementes (amêndoa) sob *refrigeração* (temperatura entre 7-10°C), até que o embrião complete o seu desenvolvimento (15-30 dias). Posteriormente, a semente deve ser colocada para germinar em temperatura acima de 20°C, indicando que as baixas temperaturas da estratificação diferem das ideais para a germinação. A dormência embrionária também evita germinação das sementes do pessegueiro e de outras espécies de clima temperado durante o inverno, o que certamente levaria as suas plântulas à morte.

Uma semente após ter a dormência superada passa ao estado de quiescência, uma vez que esse processo (superação da dormência) pode ocorrer em uma época em que as condições ambientais necessárias à germinação não estejam disponíveis. Assim que elas se tornam disponíveis, a semente germina desde que não tenha entrado em dormência secundária.

A dormência primária é uma característica específica e, portanto, geneticamente controlada. Ela é decorrente de mecanismos de defesa que evitam a germinação das sementes em condições desfavoráveis ou que prolongam o tempo necessário à germinação, aumentando a probabilidade de dispersão e, conseqüentemente, reduzindo a competição intra-específica. Todavia, as sementes

também podem apresentar dormência *secundária*, processo geralmente associado a *condições inadequadas de armazenamento* das sementes em depósitos (ensacadas) ou mesmo no solo (no banco de sementes), podendo ocorrer mesmo em sementes que tipicamente não apresentam dormência. A dormência secundária pode se manifestar em situações de grande variação na UR_{ar} , onde o tegumento da semente é submetido a um processo de “estica-encolhe” que pode causar endurecimento da casca, dificultando ou impedindo a germinação. Além disso, a atividade respiratória aumenta e diminui, reduzindo a quantidade de reservas para a germinação quando as sementes são efetivamente plantadas. Em condições naturais, a dormência secundária se manifesta em sementes soterradas em profundidades que impedem a germinação e, mesmo embebidas, essas sementes não germinam. Caso a semente seja trazida à superfície por uma aração do solo, por exemplo, ela germina imediatamente.

Fotoblastismo:

O fotoblastismo é o ramo da fisiologia vegetal que estuda a influência da radiação luminosa (qualidade e intensidade) sobre a germinação das sementes. As sementes que germinam somente em presença de luz são denominadas *fotoblásticas positivas*, enquanto que, aquelas que germinam somente no escuro, são chamadas *fotoblásticas negativas*. Existem, ainda, sementes *neutras* ou *não-fotoblásticas*, que correspondem à maioria das sementes, que germinam tanto em presença de luz quanto no escuro.

O fotoblastismo é resultante da ação de um pigmento encontrado em plantas, o fitocromo. Os avanços mais importantes na identificação do fitocromo foram realizados entre os anos de 1945 e 1960, com a participação expressiva de pesquisadores do Departamento de Agricultura dos EUA. Os pesquisadores, liderados por Harry Borthwich e Sterling Hendricks obtiveram resultados espetaculares em trabalhos com sementes de alfaca da variedade Grand Rapids expostas a tratamentos alternados com luzes vermelha e vermelho-longo. Aproximadamente 100% das sementes que recebiam luz vermelha germinavam ao final dos tratamentos. Contudo, as sementes que recebiam luz vermelho-longo apresentavam redução intensa na germinação. Quando as sementes eram expostas à luz vermelho-longo imediatamente após terem sido tratadas com luz vermelha, a germinação das sementes era inibida. O contrário ocorria quando um flash de luz vermelha era dado às sementes após o tratamento com luz vermelho-longo. Nessa condição, a germinação era aumentada. Através de tratamentos repetidos, alternando exposições rápidas com as luzes vermelha e vermelho-longo, eles estabeleceram que a qualidade da luz, ou seja, a faixa do espectro luminoso aplicada por último é que determinava a germinação ou não das sementes, sendo a

luz vermelha promotora da germinação, enquanto que a luz vermelho-longo atuava inibindo esse processo.

Moléculas de fitocromo são encontradas em todos os órgãos das plantas, inclusive nas sementes. O fitocromo é uma cromoproteína solúvel com massa molecular de aproximadamente 250 kDa. Ele ocorre na forma de um dímero composto por duas subunidades equivalentes. Cada subunidade apresenta dois componentes: uma molécula absorvedora de luz, o *cromóforo*, e uma cadeia polipeptídica, denominada *apoproteína*. O cromóforo do fitocromo é formado por um *tetrapirrol de cadeia aberta*, denominado *fitocromobilina*. Esse, por sua vez, se liga à proteína através de uma ligação tioéter que é acoplada a um resíduo de cisteína (CYS₃₂₁). Em função do espectro de absorção do fitocromo ser bastante parecido com o das clorofilas, assim como em função das concentrações das clorofilas serem muito elevadas (*pigmento de massa*), a extração do fitocromo (*pigmento informacional*) deve ser realizada a partir de plantas estioladas (crescidas no escuro). Em plantas estioladas o fitocromo encontra-se presente na forma que absorve a luz vermelha, denominada **Fv**. Esta é a forma de fitocromo sintetizada no escuro. A forma Fv, que é **azul**, é convertida pela luz vermelha para a forma que absorve luz vermelho-longo, denominada **Fve**, que, por sua vez, é **azul-esverdeada**. A forma Fve, pode ser convertida de volta para a forma Fv pela ação da luz vermelho-longo. Esta fotorreversibilidade é a propriedade mais importante do fitocromo. Embora as duas formas de fitocromo sejam referidas pelos seus picos máximos de absorção no vermelho (V) ou no vermelho-longo (VL), o espectro de absorção das formas Fv e Fve se sobrepõem significativamente na região do vermelho, sendo que a forma Fv também absorve uma pequena quantidade de luz na região do VL. Em função disso, há um equilíbrio dinâmico entre as duas formas de fitocromo e a proporção de fitocromo na forma Fve, após a saturação da irradiação com luz V, é de apenas 85% e não de 100% como seria esperado caso os espectros não sofressem sobreposições. De modo similar, uma pequena quantidade da luz V absorvida pela forma Fve torna impossível a conversão de todo o Fve para a forma Fv em resposta à aplicação de um espectro amplo de luz VL. Ao invés disso, um equilíbrio de 97% de Fv e de 3% de Fve é obtido. A proporção entre as formas ativas e inativas após saturação com luzes V ou VL é denominada **estado fotoestacionário**.

A fotoconversão do Fv para Fve e do Fve para o Fv não é um fenômeno que se processa em uma única etapa. Várias formas espectrais de vida curta são produzidas em seqüência antes que uma das formas, Fv ou Fve, seja gerada. Sob condições de luz branca, tanto o Fv quanto o Fve tornam-se excitados e, portanto, formas intermediárias são produzidas, correspondendo a uma fração considerável do conteúdo total do fitocromo. Tais intermediários podem ser importantes no início ou na ampliação das respostas relacionadas ao fitocromo, sob condições de

iluminação natural. Em sementes desidratadas, o último passo da conversão do Fv para Fve é impedido, sendo que, após a re-hidratação, ocorre a restauração completa da molécula. Em adição à absorção na região do vermelho, ambas as formas do fitocromo também absorvem na região do espectro correspondente ao azul. Portanto, os efeitos do fitocromo também podem ser ativados pela luz azul, que pode converter o Fv em Fve.

Algumas espécies domesticadas e um grande número de espécies não domesticadas apresentam o fenômeno de fotoblastismo, o que para algumas espécies está relacionado à proteção contra a germinação em ambientes com falta de luz, fator que limita a fotossíntese. A ação do fitocromo é fundamental, uma vez que ele consegue “medir” não apenas a presença de radiação (intensidade), mas, principalmente, a qualidade da radiação que chega à superfície onde se encontram as sementes. Tal fato explica, por exemplo, o aparecimento de novas espécies de plantas (não observadas previamente em determinada área) após a realização de aragem do solo e de desmatamentos, que, respectivamente, expõe sementes soterradas e altera a qualidade espectral incidente sobre as mesmas.

Fotossíntese:

A **fotossíntese** é o processo através do qual as plantas e alguns outros organismos transformam energia luminosa em energia química, processando o dióxido de carbono (CO₂), água (H₂O) e minerais em compostos orgânicos e produzindo oxigênio gasoso (O₂). A principal função da fotossíntese é a produção de carboidratos (açúcares solúveis), que são os “combustíveis” utilizados no processo respiratório e também precursores de metabólitos primários e secundários. A fotossíntese ocorre não apenas nas fanerógamas, mas, também, em criptógamas, algas e bactérias.

A fotossíntese pode ser definida como um processo de “síntese em presença de luz”. Todavia, essa definição é uma simplificação do intrincado sistema de vias metabólicas, pigmentos, enzimas, gases e estruturas morfológicas envolvidas na sua realização, conforme veremos ao longo desse capítulo. A equação a seguir resume o processo fisiológico da fotossíntese:



A fotossíntese compõe-se de três processos parciais:

- **Processo fotoquímico:** resulta na conversão da energia luminosa em energia química, com a formação de ATP e de NADPH, envolvendo a participação dos pigmentos (na absorção da energia radiante) e das coenzimas (transportadoras de elétrons);

- *Processo físico de transporte dos gases*: especialmente do CO₂ e do O₂, que por difusão, são transportados do meio externo até o estroma, onde ocorrem as reações bioquímicas da fotossíntese e;

- *Processo bioquímico*: relacionado à redução do CO₂ a açúcares, envolvendo várias reações químicas e enzimas.

Processo ou Fase Fotoquímica:

Em 1672, Isaac Newton propôs que a luz era formada por *feixes de partículas emitidas por uma fonte de radiação* (componente corpuscular). Albert Einstein, usando conceitos de Max Planck, conseguiu demonstrar que os *feixes de luz* são pequenos *pacotes de energia*, conhecidos como *fótons*, explicando, assim, o fenômeno da *emissão fotoelétrica*. James Clerk Maxwell, ainda no século XIX, provou que a velocidade de propagação de uma onda eletromagnética no espaço equivalia à velocidade de propagação da luz (aproximadamente 300.000 km/s). Foi de Maxwell a afirmação de que a *luz* é uma "*modalidade de energia radiante*" que se "*propaga*" através de *ondas eletromagnéticas*. Essas considerações levaram à elaboração da "*Teoria da dualidade onda-partícula*", pela qual a *luz* apresenta características tanto *corpusculares* quanto *ondulatórias*. A luz corresponde a uma pequena fração da *radiação eletromagnética, perceptível ao olho humano*, sendo constituída por *movimentos ondulatórios emitidos na forma de pacotes de energia (fótons)*. Num sentido mais geral, a *luz visível* pode ser definida como qualquer *radiação eletromagnética* que se situa *entre as gamas do ultravioleta e do infravermelho*.

Dentre várias características da luz, duas são muito importantes: o *brilho* (intensidade) e a *cor* (frequência). A medição da radiação luminosa pode ser realizada com a utilização de diferentes equipamentos, quantidades e unidades, como, por exemplo, pelo brilho (watts/cm²), iluminância ou iluminação (lux), fluxo luminoso (lumen) e/ou intensidade luminosa (candela). Todavia, para as plantas, atualmente, a radiação luminosa é medida em termos da densidade de fluxo de fótons de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), cuja unidade é *µmoles de fluxo de fótons m⁻² s⁻¹*.

Para se ter uma idéia, em termos de brilho, a intensidade de radiação solar na superfície externa da terra (denominada insolação ou brilho) é de 1.360 watts m⁻². Comparativamente, a intensidade de radiação de uma lâmpada de 100 watts, a 3 metros de distância, é de 0,88 watts/m². Em termos de densidade de fluxo de fótons, o valor correspondente ao brilho de 1.360 watts/m² da radiação solar seria superior a 27.000 µmoles de fluxo de fótons m⁻² s⁻¹, o que é uma intensidade muito maior que os 1800 µmoles de fluxo de fótons m⁻² s⁻¹ (corresponde a 400 watts m⁻²) de radiação global que efetivamente chegam à superfície da terra (ao nível do mar). Esse valor varia com a latitude, altitude e com as condições climáticas. Isso

mostra que a maior parte da radiação proveniente do sol é filtrada pelas camadas superiores da atmosfera, atenuando a energia que chega até a superfície da terra, onde as plantas são cultivadas. A *radiação UV* emitida pelo sol é *filtrada pela camada de ozônio e pelo oxigênio*, enquanto que a *radiação infravermelha (calórica)* é *filtrada pelo vapor de água e pelo CO₂*. De toda a radiação solar que efetivamente entra na terra, apenas 45% cai na faixa espectral de 380-710 nm, que corresponde à *radiação fotossinteticamente ativa* (efetivamente considerada entre 400 e 700 nm).

A energia emitida por diferentes fontes de radiação eletromagnética pode ser determinada pela Lei de Planck, que demonstra como as diferentes faixas de cor do espectro de radiação visível correspondem a diferentes intensidades de energia (freqüência). Segundo Lei de Planck, a energia (*E*) de um fóton é medida pela freqüência (*v*) de emissão de radiação desse fóton. A freqüência é definida pela relação entre a velocidade da luz (*c*) e o comprimento de onda (*λ*). Em função disso, a energia de um fóton pode ser representada por:

$$E = h \nu, \text{ onde:}$$

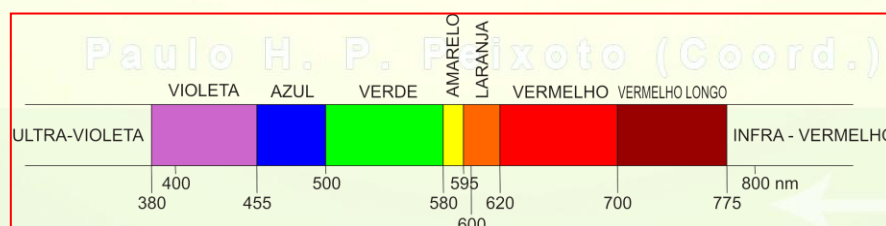
$$\Rightarrow \nu = c/\lambda$$

$\Rightarrow h$ = constante de Planck; constante física usada para descrever o tamanho dos quanta (= fótons), tendo papel fundamental na Teoria de Mecânica Quântica (denominação homenageia a Max Planck, um dos fundadores da Teoria Quântica). Seu valor é de aproximadamente de $h = 6,6 \times 10^{-27} \text{ erg s}$. Logo, a energia de um fóton (denominada *quantum*) pode ser determinada pela equação:

$$E = h \cdot c/\lambda$$

Utilizando a equação que representa a Lei de Planck, é possível concluir que a energia de um fóton (*E*) é *inversamente proporcional* ao seu *comprimento de onda (λ)*. Portanto, quanto menor for o comprimento de onda, maior será a energia do fóton. Em contraste, quanto mais longo o comprimento de onda, menor é a sua energia.

O espectro de radiação pode ser obtido com a utilização de *espectroradiógrafos*, que delimitam as faixas de radiação correspondentes à energia emitida pela fonte de radiação utilizada. Um resumo do espectro de radiação emitido pelo sol é apresentado a seguir:



Para que a energia luminosa seja utilizada pelos sistemas vivos, é necessário que ela seja absorvida. Nas plantas a absorção dessa energia é realizada pelos pigmentos dos cloroplastos. O padrão de absorção da luz por parte dos pigmentos é denominado espectro de absorção, sendo obtido com a utilização de *espectrofotômetros*. Segundo a *Lei da Equivalência Fotoquímica*, cada pigmento pode absorver apenas um fóton, sendo que este *fóton estimula apenas um elétron de cada vez*. Normalmente, os pigmentos apresentam picos de absorção nas regiões correspondentes às suas cores complementares.

A ativação da fotossíntese ocorre somente se a plântula formada estiver exposta à luz após a germinação. As sementes germinadas no escuro ou em intensidade luminosa reduzida originam plântulas que apresentam aparência pálida e translúcida, quase etérea. Essa forma "*estiolada*" difere bastante daquela observada em plântulas crescidas na presença da luz, as quais possuem crescimento reduzido, folhas bem desenvolvidas e coloração verde. O estiolamento, do francês *étioiler*, que significa *alvejar*, é uma condição que envolve o aumento do alongamento caulinar, o desenvolvimento foliar reduzido e a ausência de clorofila. Esse programa de desenvolvimento ativado sob condições de escuridão ou sob intensidade luminosa reduzida denomina-se *escotomorfogênese*, derivada de *skotos*, palavra de origem grega que significa *escuridão*. A princípio, essa resposta diferenciada foi atribuída e associada à fotossíntese. Entretanto, posteriormente, constatou-se que a transformação de uma plântula estiolada em uma planta verde (enverdecimento), ao contrário dos processos relacionados à fotossíntese, ocorre mesmo sob condições de baixa intensidade de fluxo de fótons e em tempo reduzido de exposição à luz. Algumas horas após a aplicação de um único *flash* (exposição rápida) de intensidade luminosa reduzida, plântulas crescidas no escuro apresentam reduções na taxa de extensão do caule, início de abertura do gancho apical e ativação da biossíntese de pigmentos cloroplásticos. A luz atua, portanto, como um sinal, induzindo mudanças na forma da plântula que cresce embaixo do solo, promovendo um crescimento adaptativo sob condições de luz plena. A fotossíntese não pode dirigir tal processo, uma vez que a *clorofila* ainda não está presente durante essa fase do desenvolvimento.

Aparentemente, a estiolação, que se manifesta pelo crescimento longitudinal rápido e intenso observado em plântulas mantidas no escuro, é um mecanismo utilizado no sentido de possibilitar, o mais rápido possível, que o ápice das plantas seja exposto à luz, desencadeando o processo fotossintético antes que o suprimento de reservas armazenadas no endosperma seja exaurido, caracterizando uma importante estratégia de sobrevivência. Em contraste à estratégia de afluência, a *fotomorfogênese*, observada na presença de luz, é usada quando a planta utiliza suas reservas o mais rápido possível, visando à formação de estruturas requeridas para a fotossíntese e para o transporte de água e de

assimilados. Muito provavelmente, as bases genéticas da *escotomorfogênese* foram desenvolvidas desde o advento das plantas com sementes, objetivando a otimização da informação gênica para o desenvolvimento pós-embriônico do esporófito.

Estudos genéticos realizados com plantas mutantes de *Arabidopsis* resultaram na identificação dos genes *COP* (*C*Onstitutive *P*hotomorfogênic), *DET1* (*D*e-*E*tiolated) e *FUS* (*F*USCA). Esses estudos, conduzidos em escuridão completa, resultaram na obtenção de indivíduos com fenótipos similares aos observados em plântulas crescidas em presença de luz. A natureza recessiva das mutações *cop/det/fus*, juntamente com seu fenótipo, indicam que *COP/DET/FUS* atuam como repressores da fotomorfogênese. Os genes *COP/DET/FUS* são inativados por sinais luminosos percebidos pelos fotorreceptores (fitocromo e criptocromo). Esses mutantes, aparentemente, controlam um subconjunto de processos associados à resposta fotomorfogênica e podem atuar em pontos das vias de desenvolvimento localizados posteriormente à definição primária entre a *escotomorfogênese* e a *fotomorfogênese*. Além disso, a natureza recessiva desses genes indica que os seus produtos funcionam na repressão da fotomorfogênese no escuro, enquanto que a presença da luz, percebida por fotorreceptores múltiplos, resulta em inativação das suas funções repressivas. Todos os genes *COP/DET/FUS* identificados operam através da repressão direta ou indireta da transcrição dos genes induzidos pela luz e, dessa forma, reprimem a via normal da *fotomorfogênese* no escuro.

Após o recebimento da luz, a plântula em desenvolvimento reduz o seu crescimento (estiolamento) e fica verde. Essa transformação envolve a produção de dois principais pigmentos, as *clorofilas* e os *carotenóides*. Todavia, antes mesmo que esses pigmentos sejam formados, diversas transformações ocorrem na estrutura de organelas presentes nos tecidos da plântula. A presença de um tipo específico de plastídio, denominado *pró-plastídeo*, é observada no embrião das sementes (antes da germinação), nas folhas jovens e nos meristemas. Esse tipo de plastídio apresenta dupla-membrana, DNA próprio (organelas semi-autônomas), ribossomos (do tipo 70S) e um corpo pró-lamelar (emaranhado de membranas que originam os tilacóides ou lamelas). A presença de cloroplastos 70S, DNA próprio e a existência de dupla-membrana são características que, tal como nas mitocôndrias, também sugerem uma provável origem *endossimbiótica* para os *pró-plastídios*. Os *pró-plastídios* são os precursores de todos os plastídios encontrados nas plantas. Durante o desenvolvimento das plantas os *pró-plastídios* podem seguir duas vias. A definição da via de desenvolvimento depende das condições de germinação, em presença de luz ou no escuro. Quando a germinação ocorre no escuro, os *pró-plastídeos* originam os *etioplastos* (característicos das plantas estioladas). Quando a germinação ocorre em presença de luz, eles originam os *cloroplastos* (organelas que acumulam clorofila e carotenóides). Os *pró-plastídeos* também podem dar

origem aos *cromoplastos* (plastídios coloridos que acumulam carotenóides, como o licopeno, da casca do tomate, e o β -caroteno, da cenoura) e aos *leucoplastos* (plastídios incolores, como os amiloplastos). Uma característica marcante dos plastídios é a sua capacidade de interconversão. Assim, os *cloroplastos* podem originar *etioplastos*, quando a planta é trazida da luz para o escuro. O inverso acontece, por exemplo, com a batata-inglesa, que apresenta *leucoplastos*. Seus tubérculos podem ficar com a casca verde (transformação de amiloplastos em cloroplastos) quando senescentes ou mantidos próximas às fontes de luz. Os *cromoplastos*, ao contrário, são considerados plastídios senescentes e, normalmente, não originam outros tipos de plastídios, embora existam algumas exceções, como na laranja pêra-rio, por exemplo, que fica com sua casca verde em pós-colheita (quando colhida madura a sua casca é amarela).

Os *cloroplastos* são organelas que apresentam *dupla-membrana* (*envelope do cloroplasto*), *estroma*, uma matriz fluida e rica em água, e um conjunto de membranas internas (*tilacóides*) que ficam imersas no estroma. Os tilacóides apresentam composição lipídica diferenciada e rica em *ácidos graxos polinsaturados*, que confere extrema fluidez, embora torne os tilacóides muito sensíveis à ação peroxidativa causada por radicais livres. As porções não-empilhadas das membranas dos tilacóides, que ficam em contato direto com o estroma, são denominadas *tilacóides do estroma*. As porções prensadas ou empilhadas são denominadas *tilacóides do grana*. Os tilacóides, ao contrário do que a literatura sugere, não se tratam de moedas empilhadas. Eles são, na verdade, formados por dobramento das membranas, o que permite a formação de um ambiente, no interior dessas dobras, denominado *lúmen do tilacóide*. Entre o *lúmen* e o *estroma* é que se forma o *gradiente de potencial eletroquímico na fotossíntese*, utilizado como força motriz para a produção de ATP, molécula fundamental para a transformação do CO_2 atmosférico em açúcares. Os pigmentos envolvidos na fotossíntese se associam às membranas dos tilacóides, localizando-se nos *fotossistemas* (serão estudados mais a frente), não sendo encontrados, todavia, no estroma ou mesmo nas duas membranas (envelope) dos cloroplastos. Isso é possível em função da natureza *hidrofóbica* (apolar) dos pigmentos, que se “ligam” às membranas (clorofilas) ou são solúveis (carotenóides) nas porções hidrofóbicas das membranas. O processo fotoquímico da fotossíntese acontece nas membranas dos tilacóides (nos fotossistemas), enquanto que o processo bioquímico ocorre no estroma.

Os principais pigmentos da fotossíntese são as *clorofilas*, os *carotenóides* e as *ficobilinas*. Os dois primeiros são lipossolúveis e característicos das angiospermas. As ficobilinas são hidrossolúveis, sendo encontradas em bactérias e em algas. A *clorofila* é o pigmento responsável pela coloração verde das folhas das plantas. Esse pigmento *absorve luz* nos comprimentos de onda correspondentes ao

azul-violeta e, principalmente, no amarelo-vermelho. Os carotenóides são pigmentos solúveis em lipídios, apresentando coloração vermelha, laranja ou amarela, sendo encontrados em plantas e em cianobactérias. Em tecidos verdes, a coloração dos carotenóides é mascarada pela pigmentação das clorofilas. A terceira classe de pigmentos é constituída pelas ficobilinas, encontradas nas cianobactérias e em cloroplastos de algas vermelhas, que, diferentemente dos carotenóides, são solúveis em água.

Biossíntese dos Pigmentos Fotossintéticos:

Biossíntese das clorofilas:

As clorofilas têm como precursores o succinil-CoA, ácido glutâmico e glicina, substâncias originárias do metabolismo primário. O início da síntese das clorofilas é ativado pela luz, captada pelo fitocromo (encontrado nas sementes), pela ação da ALA-sintetase, enzima envolvida na síntese do ácido δ -amino-levulínico (δ -ALA). As moléculas das clorofilas são formadas por duas porções específicas: a cromofórica, responsável pela captura da radiação luminosa, é constituída por um tetrapirrol de cadeia fechada, cujo interior apresenta um átomo de Mg^{2+} preso na forma de um quelato. A presença desse átomo é fundamental para a manutenção da coloração verde das moléculas das clorofilas. Quando as clorofilas perdem esse átomo naturalmente ou por oxidação, o espaço é preenchido por dois átomos de H^+ , sendo as moléculas formadas denominadas feoftina. A existência de ligações simples e duplas conjugadas permitem a interferência e a captura da energia radiante por parte da estrutura do cromóforo. As clorofilas *a* e *b* são derivadas de um intermediário comum na rota de biossíntese, a protoclorofilida *a*, molécula que já apresenta coloração ligeiramente esverdeada. Após a formação da protoclorofilida *a* e antes da formação das clorofilidas *a* e *b* há, novamente, necessidade de luz para o término da biossíntese. Na última etapa do processo de biossíntese das clorofilas, uma "cauda" denominada fitol é esterificada ao tetrapirrol, originando as estruturas das clorofilas *a* e *b*, cuja proporção normal em plantas heliófilas é de 3:1, podendo ser alterado (aumenta a clorofila *b* e diminui a clorofila *a*) em plantas umbrófilas. O fitol é um álcool apolar (hidrofóbico). Essa estrutura possibilita que as moléculas de clorofila se "preendam" às membranas dos tilacóides, uma vez que o tetrapirrol apresenta natureza hidrofílica. A elevada apolaridade da cauda fitol torna as moléculas das clorofilas *a* e *b* predominantemente apolares, embora sejam menos apolares do que as moléculas dos carotenóides. A única diferença entre as moléculas das clorofilas *a* e *b* está no anel pirrólico de número dois. Na clorofila *a*, um grupo metil (CH_3) se liga ao anel, enquanto que, na clorofila *b*, a ligação se dá a um grupo carbonila/aldeído (CHO). As clorofilas bacterianas também diferem das clorofilas dos vegetais apenas nesse anel.

Biossíntese dos Carotenóides:

Os carotenóides são pigmentos solúveis em lipídios (e em solventes orgânicos), de coloração amarela, laranja ou vermelha, encontrados em plantas e cianobactérias. A biossíntese dos carotenóides ocorre inicialmente utilizando os mesmos substratos e intermediários da biossíntese de lipídios e das giberelinas. O *isopentenil difosfato* é o precursor da rota biossintética. A primeira etapa da biossíntese envolve a transformação do *geranyl difosfato* em *fitoene*. Uma série de *reações de desaturação* resulta na síntese do *licopeno* (cor vermelha da casca do tomate), que então sofre uma *ciclização*, formando o β -*caroteno* (coloração alaranjada da cenoura; principal fonte de vitamina A (retinol) para os animais). Os compostos anteriores ao ζ -*caroteno* (ζ = zeta) não absorvem luz na região do visível. As cores desses compostos na natureza não necessariamente correspondem às cores dos mesmos em solução devido às interações com outros componentes das membranas dos cromoplastos e também pelo efeito de concentração.

Os carotenóides contribuem para a absorção da energia radiante, transferindo a energia de excitação às clorofilas *b* e *a*, aumentando a eficiência do processo de captura da energia. Todavia, além dessa função, os carotenóides contribuem de modo fundamental para a proteção do aparelho fotossintético, evitando a fotoxidação das clorofilas, através da extinção rápida do estado excitado das suas moléculas. A ação fotoprotetora depende do *ciclo das xantofilas* que funciona através de *interconversões* entre moléculas de zeaxantina e violaxantina, possibilitando a dissipação do estado de excitação das clorofilas, contribuindo como antioxidantes desses pigmentos e evitando a formação dos radicais livres resultantes da transferência de elétrons das clorofilas para o oxigênio. Sem a contribuição dos carotenóides não seria possível a ocorrência da fotossíntese em presença de oxigênio e de luz. A violaxantina também é uma molécula precursora da síntese do ácido abscísico (ABA), um importante fitormônio. Em folhas verdes, a cor dos carotenóides frequentemente é mascarada pela presença massiva das clorofilas, mas em regiões temperadas e durante a senescência foliar, os carotenóides tornam-se visíveis quando as clorofilas são destruídas no outono ou com o envelhecimento natural das folhas.

Nem todos os pigmentos encontrados nas plantas participam do processo fotossintético. As antocianinas não contribuem para o processo de transferência de energia durante a fotossíntese. Ao contrário dos pigmentos que participam da fotossíntese, que são lipossolúveis, as antocianinas são hidrossolúveis, sendo armazenadas nos vacúolos. Todavia, as antocianinas, em função de sua localização e devido às dimensões dos vacúolos, que ocupam grande parte da célula, podem

atuar na proteção do aparelho fotossintético como filtros da radiação UV, potencialmente nociva aos pigmentos da fotossíntese. Ao contrário das clorofilas e dos carotenóides, as antocianinas têm a sua coloração dependente do pH, variando do azul ao vermelho, embora algumas sejam incolores. A presença das antocianinas em algumas folhas pode mascarar completamente as clorofilas (que por sua vez mascaram os carotenóides), condicionando colorações diferentes do verde nesses e em outros órgãos. O acúmulo de antocianina é estimulado por níveis elevados de luz, por deficiência de certos nutrientes (principalmente N, P e S) e por temperaturas baixas.

Cada pigmento que participa da fotossíntese apresenta coloração diretamente relacionada a sua estrutura química. Em função disso, cada pigmento apresenta regiões de absorção específicas no espectro de radiação que, geralmente, correspondem às suas cores complementares. Os pigmentos carotenóides apresentam comportamento típico, apresentando pico de absorção da radiação nas faixas correspondentes às suas cores complementares (azul-violeta), absorvendo bem faixas de radiação com maior energia. Todavia, as clorofilas, além de absorverem nas faixas correspondentes a sua cor complementar (laranja-vermelho), também absorvem na região do azul-violeta, embora os picos máximos de absorção encontrem-se nas faixas de menor energia do espectro (vermelho e vermelho-longo). A determinação das faixas de absorção características de cada pigmento pode ser obtida com a utilização de espectrofotômetros, equipamentos que utilizam o princípio da decomposição das radiações componentes da luz branca pela sua passagem através de um prisma. Cada faixa de radiação (monocromática) é obtida pela seleção (comprimento de onda) através de um filtro (monocromador). Os espectrofotômetros permitem determinar o espectro de absorção de cada pigmento, através da determinação da absorção relativa (absorvância) do pigmento em cada comprimento de onda (λ). Quando se estuda os efeitos da luz de diferentes comprimentos de onda, usando quantidades não saturantes, num processo fisiológico qualquer, como a fotossíntese, por exemplo, obtém-se um “espectro de ação”. O *espectro de ação*, comparado com o *espectro de absorção* do pigmento, ajuda a elucidar a possível participação do mesmo no processo fisiológico.

O funcionamento dos espectrofotômetros é explicado pela *Lei de Lambert-Beer*, permitindo a determinação, de modo quantitativo, da concentração de substâncias que absorvem radiação em solução. A *Lei de Lambert-Beer* é uma relação matemática que forma a base da análise espectrofotométrica e mostra que a absorvância de uma solução é diretamente proporcional à concentração somente até certo limite, apresentando ajustamento logarítmico. Portanto, na faixa de proporcionalidade direta, o valor da absorvância é proporcional à concentração do

soluto na solução. A equação abaixo é a representação matemática da Lei de Lambert-Beer:

$$A = -\log(I/I_0) \Rightarrow A = a \cdot b \cdot c, \text{ onde:}$$

A = absorvância medida utilizando-se um espectrofotômetro, **I₀** = intensidade da radiação incidente em determinado comprimento de onda, **I** = intensidade da radiação transmitida pela amostra, **b** = caminho óptico pela amostra (distância que a luz percorreu por ela, geralmente, 1 cm), **a** = constante conhecida como absorvância molar (varia de substância para substância e com o solvente), e **c** = concentração da substância em estudo.

Processo Fotoquímico da Fotossíntese:

Para leigos observando plantas, principalmente as suas folhas, a conclusão de que elas são completamente verdes é uma possibilidade razoável. Todavia, quando estudamos a morfologia interna dos caules e folhas, verificamos que a presença de pigmentos verdes se restringe a porções específicas, principalmente nos parênquimas clorofilianos, sendo a ocorrência de pigmentos restrita aos cloroplastos. Essa organela, a “olho nu” também parece totalmente clorofilada. Entretanto, quando ela é estudada com maior precisão, verifica-se que os pigmentos se restringem apenas às membranas dos tilacóides. Da mesma forma, nem mesmo as membranas dos tilacóides apresentam-se completamente coloridas, sendo os pigmentos restritos aos *fotossistemas* (*complexos protéicos pigmentados*).

Três experimentos foram considerados fundamentais para a descoberta dos *fotossistemas*. No final da década de 50 e início da década de 60, vários experimentos relacionados à fotossíntese foram conduzidos. Em um desses experimentos, foi medida a produção quântica (recíproca do número de fótons necessários para a redução de uma molécula de CO₂ a açúcar) em resposta à variação no comprimento de onda. Os resultados mostraram uma queda drástica na produção quântica quando o material era iluminado com radiação na faixa do vermelho-longo (acima de 680 nm). Tal fato ficou conhecido na literatura como “*red drop*” (queda no vermelho). Posteriormente, outro experimento conduzido por *Emerson e colaboradores* encontrou um resultado interessante. Eles verificaram que quando plantas eram iluminadas apenas com lâmpadas vermelhas ou com lâmpadas vermelho-longo, a taxa de fotossíntese relativa era menor do que quando elas eram iluminadas com as duas lâmpadas ao mesmo tempo, sendo, o valor encontrado superior ao somatório da produção quântica de cada uma das lâmpadas isoladamente. Tal fato ficou conhecido na literatura como “*efeito intensificador de Emerson*”. Esse experimento frustrou inicialmente os seus autores

que não conseguiram explicar os resultados, mas eles forneceram as evidências essenciais em favor do conceito de que a fotossíntese é conduzida por dois sistemas fotoquímicos que diferem levemente em seus ótimos de comprimentos de onda. Todavia, em 1961, outro trabalho explicou os resultados encontrados por Emerson. *Duysens e colaboradores* demonstraram que quando amostras de algas vermelhas eram iluminadas com radiação de comprimento de onda longo, o citocromo tornava-se intensamente oxidado. Se uma radiação de comprimento de onda curto era ligada ao mesmo tempo, os efeitos de oxidação eram parcialmente revertidos (redução parcial). O desligamento dessa lâmpada fazia com que a oxidação alcançasse novamente o seu nível máximo. O estado de redução total do citocromo somente era obtido com o desligamento da lâmpada vermelho-longo. Esse efeito antagonístico já havia sido sugerido por *Hill e Bendall*, em 1960, quando eles propuseram que o mecanismo fotossintético envolvia dois eventos: um envolvendo a oxidação de citocromos e outro relacionado à redução desses transportadores de elétrons. Esses estudos levaram à formulação do esquema em "Z", "Zig-Zag" ou "Reação de Hill", no qual cada um dos componentes da Cadeia de Transporte de Elétrons da fotossíntese é posicionado em um eixo, de acordo com o seu potencial de oxido-redução (E_m).

Atualmente, a existência de dois complexos protéicos pigmentados (*fotossistemas*) é amplamente aceita, sendo que um dos fotossistemas absorve, preferencialmente, luz na faixa de comprimento de onda mais curto (680 nm = fotossistema II) e o outro absorve, preferencialmente, radiação de comprimento de onda na região do vermelho-longo (700 nm = fotossistema I), daí a explicação para o *Efeito Intensificador de Emerson* e para o "Red Drop". O *fotossistema II* apresenta um forte oxidante (P_{680}), capaz de oxidar moléculas de água, enquanto o *fotossistema I* produz um forte redutor (P_{700}^+), capaz de reduzir $NADP^+$ a NADPH.

A estrutura básica dos fotossistemas é formada por proteínas e pelo *complexo antena*, local onde se encontram os pigmentos, além do *centro de reação*, formado por uma molécula de *clorofila a "especial"* (P_{680} no fotossistema II ou P_{700} no fotossistema I). Essas clorofilas especiais são os únicos pigmentos que efetivamente participam da cadeia de transporte de elétrons. As antenas dos fotossistemas podem ser explicadas por analogia às antenas parabólicas das televisões, que captam e afunilam o sinal até os receptores. Para que possa ser transformado em imagem de qualidade na televisão, o sinal deve chegar até a periferia da antena em uma forma conhecida (decodificada) e com intensidade adequada. Caso o sinal tenha características desconhecidas ou, então, seja fraco, o resultado será a ausência de imagens ou uma imagem muito ruim.

A estrutura dos "complexos antenas" nos fotossistemas apresenta moléculas de carotenóides na sua periferia, uma vez que esses pigmentos absorvem preferencialmente as radiações de comprimentos de onda mais curtos

(de maior energia), na faixa do azul-violeta, reduzindo, assim, os riscos dos danos causados pelo excesso de energia. A energia absorvida pelos carotenóides é transferida às clorofilas, num processo de transferência de energia puramente físico, na forma de *ressonância* (Fenton). Nesse tipo de transferência de energia, apenas o fato de um pigmento apresentar afinidade pelo outro possibilita que a excitação seja transferida entre eles. Uma analogia ao funcionamento desse mecanismo de transferência física de excitação pode ser feita com a utilização de dois violões na mesma afinação. Ao tocarmos as cordas de um deles e se os aproximamos, por ressonância, as cordas do outro violão também vibram, como se tivessem sido tocadas. Isso acontece de modo semelhante com os pigmentos nas antenas dos fotossistemas.

Uma vez que os fótons de radiação de determinadas energias são captados pelos pigmentos localizados na periferia das antenas (carotenóides), esses a transferem, por ressonância, para os pigmentos mais próximos (outras moléculas de carotenóides e de clorofilas a e b). Caso esse fóton apresente energia adequada, por ressonância, molécula a molécula, os pigmentos vão se tornando excitados. Essa energia de excitação pode chegar até os centros de reação dos fotossistemas, tornando as moléculas de clorofila *a* especiais inicialmente *excitadas* e, posteriormente, *oxidadas*, fazendo com que a cadeia de transporte de elétrons entre em funcionamento. Caso a energia do fóton seja baixa, a excitação é perdida durante a transferência de energia entre os pigmentos da antena, não chegando até o centro de reação, o que não ativa o fluxo de elétrons na CTE. Em contraste, fótons com excesso de energia podem causar fotoinibição e, até mesmo, danos ao aparelho fotossintético (*foto-oxidação*) em decorrência da degradação de proteínas e lipídios das membranas e de danos aos próprios pigmentos das antenas.

UM O processo fotoquímico da fotossíntese envolve a participação da luz, pigmentos (nos fotossistemas) e outros dois complexos protéicos não pigmentados, o citocromo b_6/f e o $CF_o:CF_1$ -ATP sintase:

Fotossistema II (PSII):

O fotossistema II (PSII) foi identificado posteriormente ao fotossistema I, o que explica sua denominação. O PSII apresenta um complexo antena (“*sistema coletor de luz*”) constituído por aproximadamente 250 moléculas de clorofila *a*/clorofila *b*, na proporção de 1/1. Além desses pigmentos, um número menor de moléculas de carotenóides complementa a estrutura da antena do PSII. O centro de reação desse fotossistema é formado por uma molécula de clorofila *a* especial, que apresenta pico máximo de absorção de radiação luminosa em 680 nm (vermelho), sendo denominada P_{680} . Associado ao PSII ocorre o Complexo de Evolução do Oxigênio (CEO), estrutura responsável pela fotoxidação (fotólise) das

moléculas de água, liberando 4 hidrogênios, 4 elétrons e uma molécula de oxigênio, conforme a equação a seguir:



O funcionamento do CEO é de fundamental importância para o funcionamento da cadeia de transporte de elétrons (CTE), permitindo a formação de ATP, coenzima essencial para a síntese de açúcares (no processo bioquímico), assim como a liberação do oxigênio, possibilitando a existência de vida em nosso planeta.

Fotossistema I (PSI):

O fotossistema I (PSI) foi descoberto primeiro que o PSII. O PSI também apresenta um complexo antena ou “sistema coletor de luz” constituído por aproximadamente 100 moléculas de clorofila *a*/clorofila *b*, na proporção de 4/1. Além desses pigmentos, um número menor de moléculas de carotenóides também complementa a estrutura da antena do PSI. O centro de reação desse fotossistema é formado por uma molécula de clorofila *a* especial, que apresenta pico máximo de absorção de radiação luminosa em 700 nm (vermelho-longo), sendo denominada P₇₀₀. Associado ao PSI encontra-se a proteína *ferredoxina NADP⁺-redutase*, responsável pela redução da NADP⁺ a NADPH, utilizando os elétrons provenientes da água e transportados através da CTE. A NADPH é a principal substância responsável pela redução do CO₂ atmosférico a açúcar (gliceraldeído-3-fosfato = 3-PGAlD), durante a fase enzimática da fotossíntese.

Em plantas mantidas em ambientes ensolarados, a proporção entre os PSII e PSI é de aproximadamente 1,5:1. Essa proporção é reduzida em plantas mantidas sob sombreamento, tanto pelo aumento da quantidade de PSI, quanto pela redução na quantidade de PSII. Plantas de sombra apresentam aumentos na quantidade de *C1b* e redução na quantidade de *C1a*.

Citocromo *b*₆/*f*:

A conexão entre os dois fotossistemas é realizada com a participação de um terceiro complexo protéico, o citocromo *b*₆/*f*. Esse complexo protéico não é pigmentado, sendo formado basicamente por essas duas proteínas transportadoras de elétrons, o citocromo *b*₆ e o citocromo *f*. Associado a esse complexo existe o chamado *pool de plastoquinonas*, que permite o funcionamento da *bomba lançadeira de prótons*, sistema que aumenta o *gradiente de potencial eletroquímico* entre o *lúmen do tilacóide* e o *estroma*, aumentando a produção de ATP através da *CF₀:CF₁-ATP sintase*. Além disso, é através do citocromo *b*₆/*f* que retornam os elétrons da *fotofosforilação cíclica* da fotossíntese, com veremos mais a frente.

A distribuição dos complexos protéicos nas membranas dos tilacóides obedece a uma organização coerente, provavelmente relacionada os ambientes onde essas estruturas liberam os seus produtos. Assim, o PSII e o citocromo $b_{6/f}$ ocorrem tanto em regiões prensadas quanto nas regiões não prensadas dos tilacóides, ao passo que o PSI (NADPH \Rightarrow estroma) e o $CF_0:CF_1$ -ATP sintase (ATP \Rightarrow estroma) ocorrem exclusivamente em regiões não prensadas dos tilacóides.

Esquema em “Z” (Zigue-Zague) e Cadeia de Transporte de Elétrons:

Estudos realizados por Hill e Bendall, desde o final da década de 30, resultaram no estabelecimento de um sistema conhecido como “esquema em Z” ou “esquema de Hill e Bendal” ou, ainda, “Reação de Hill”, que explica o funcionamento da CTE de elétrons da fotossíntese e o processo denominado “*fotofosforilação oxidativa*” considerando o potencial redox de cada componente da CTE. Pelo esquema, cada composto da CTE é posicionado, em um plano cartesiano, considerando os valores médios (metade oxidado e metade reduzido) de seus potenciais de oxido-redução (E_m), expressos em unidade de voltagem (V ou mV). Quanto menor o valor do E_m , maior é o *potencial de redução* (ou de doação de elétrons) do composto em questão.

Na *fotofosforilação oxidativa*, a síntese de ATP está acoplada ao funcionamento da CTE, que permite a formação do gradiente de potencial eletroquímico. Esse processo envolve, inicialmente, a excitação dos pigmentos nas antenas dos fotossistemas. Essa excitação é transferida por *ressonância* de pigmento a pigmento, até o centro de reação, o que ativa o funcionamento da CTE. No PSII, a excitação chega até as moléculas do P_{680} . Essa molécula torna-se inicialmente excitada, resultando no distanciamento de seus elétrons do núcleo, o que faz com que elas tenham o seu potencial de oxido-redução (E_m) alterado (ficando negativo), provocando a sua *oxidação* (perda de elétrons) e, conseqüentemente, a transferência de seus elétrons para moléculas de *feofitina* (moléculas de “clorofilas” nas quais os átomos de Mg^{++} do tetrapirrol são substituídos por H^+). Da feofitina, os elétrons são transferidos para as *quinonas* (Q_A e Q_B), que por sua vez os transferem ao *citocromo* $b_{6/f}$. Esse citocromo é a proteína transportadora de elétrons que faz a conexão entre os fotossistemas II e I. Através da reação de foto-oxidação da água (fotólise), os elétrons retirados das moléculas de clorofilas *a* especiais (P_{680}) são repostos. Portanto, no PSII, as moléculas da P_{680} são as únicas que realmente sofrem *reações redoxes*, daí a denominação *moléculas de clorofila a especiais*. As outras moléculas de clorofila *a* e os demais pigmentos, quando se oxidam, são destruídos, não sendo possível a sua regeneração.

No Fotossistema I ocorre a mesma excitação dos pigmentos da antena (por *ressonância*) até o centro de reação, que, todavia, apresenta pico máximo de absorção de energia radiante em 700 nm (P_{700}). A P_{700} , quando excitada, tem o seu

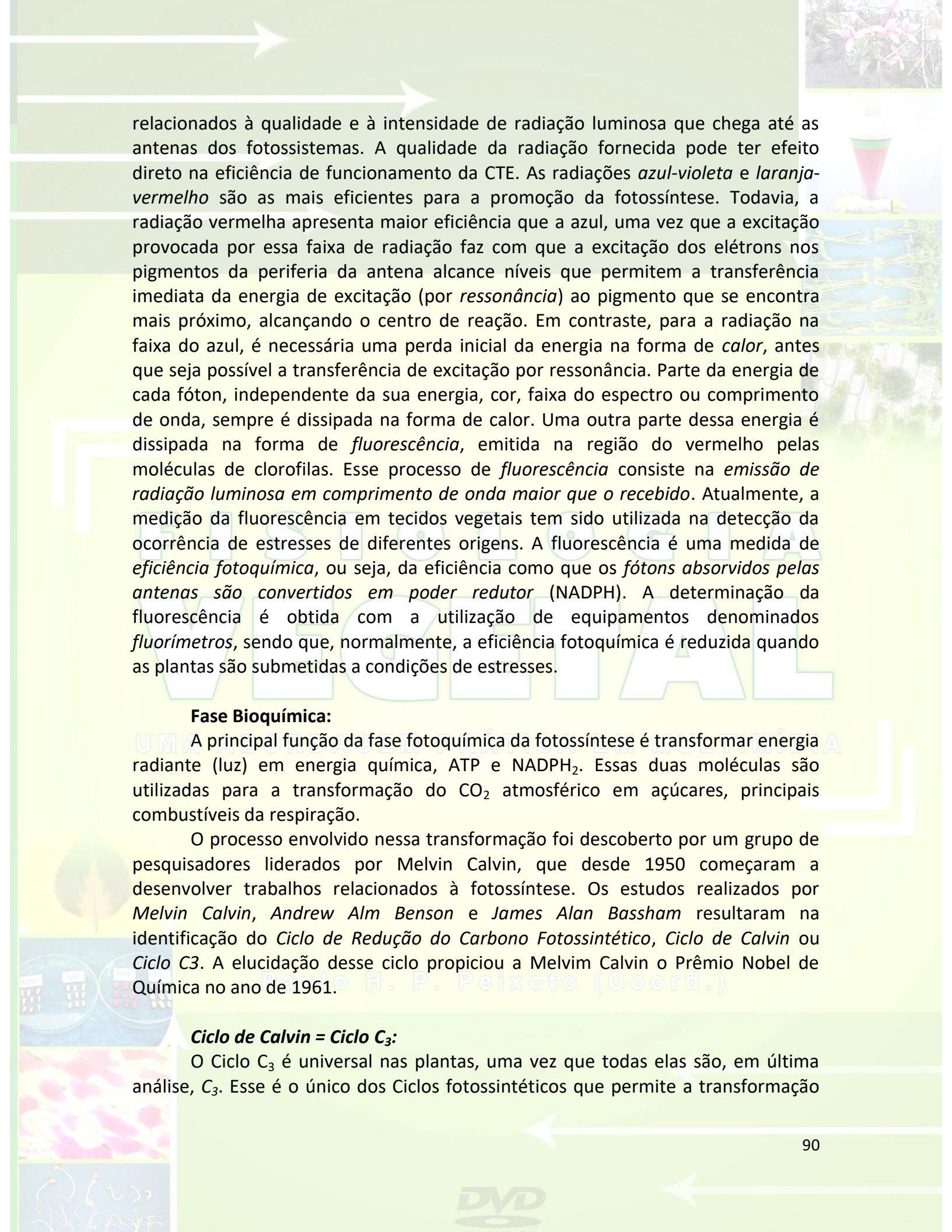
potencial de oxido-redução (*Em*) também alterado (fica negativo), provocando a perda de elétrons (*oxidação*) e a sua transferência para diversas moléculas intermediárias e componentes da CTE. As moléculas de *ferredoxina NADP⁺-reductase*, enzima que permite a redução da **NADP⁺** a **NADPH**, são os últimos componentes da cadeia a receber elétrons. Os elétrons removidos das moléculas da P₇₀₀ são repostos pelos elétrons provenientes do fotossistema II, através da *plastocianina* (PC). Na verdade, em última análise, os elétrons que são transportados através da CTE são **todos** provenientes da **água**, sendo esta molécula considerada **agente redutora** da CTE da fotossíntese. Em contraste, a **NADP⁺** é o **agente oxidante** da CTE da fotossíntese.

O funcionamento da CTE e a fotoxidação da água resultam na produção de ATP (fosforilação oxidativa) e NADPH, duas moléculas essenciais ao processo enzimático da fotossíntese. A fosforilação oxidativa pode ser *cíclica* ou *acíclica*. No primeiro caso, o PSI pode trabalhar independentemente do PSII. Neste processo, os elétrons energizados da P₇₀₀, ao invés de serem transportados para a NADP⁺, voltam para o citocromo *b_{6f}*, reforçando o gradiente de potencial eletroquímico, o que pode resultar no aumento da produção de ATP. Entretanto, a produção de NADPH não ocorre. Essa situação pode acontecer em condições de deficiência interna de CO₂, devido ao fechamento estomático em resposta aos estresses hídricos. Nessa condição, podem faltar moléculas de NADP⁺ (forma oxidada), sendo os elétrons da CTE doados ao O₂, o que resulta na formação dos *radicais livres*. Em contraste, quando os elétrons fluem diretamente da água, através dos fotossistemas II, citocromo *b_{6f}* e fotossistema I até a NADP⁺ produzindo a NADPH, o fluxo é unidirecional, sendo denominado *fluxo acíclico*, produzindo tanto o poder redutor (NADPH) quanto ATP.

CF₀:CF₁-ATP-sintetase :

O processo de fosforilação oxidativa ocorre envolvendo o *acoplamento quimiosmótico* (Teoria Quimiosmótica de Mitchell), sendo o fluxo de elétrons através da CTE responsável pela formação do gradiente de potencial eletroquímico entre o lúmen do tilacóide e o estroma do cloroplasto. Como na respiração, a dissipação desse gradiente ocorre através de um complexo protéico denominado *CF₀:CF₁-ATP-sintetase*, inserido nas membranas dos tilacóides (pela porção CF₀), com a porção CF₁ imersa no estroma. A estrutura da *CF₀:CF₁-ATP-sintetase* apresenta um canal através do qual os prótons podem fluir, a favor do gradiente, de volta para o estroma do cloroplasto. A energia potencial da dissipação do gradiente é utilizada como força motriz para a síntese de ATP a partir de ADP e Pi. Para cada 3 H⁺ que retornam, 1 molécula de ATP é produzida.

Os mecanismos envolvidos na formação do gradiente de potencial eletroquímico envolvem o funcionamento da CTE e, em última análise, estão



relacionados à qualidade e à intensidade de radiação luminosa que chega até as antenas dos fotossistemas. A qualidade da radiação fornecida pode ter efeito direto na eficiência de funcionamento da CTE. As radiações *azul-violeta* e *laranja-vermelho* são as mais eficientes para a promoção da fotossíntese. Todavia, a radiação vermelha apresenta maior eficiência que a azul, uma vez que a excitação provocada por essa faixa de radiação faz com que a excitação dos elétrons nos pigmentos da periferia da antena alcance níveis que permitem a transferência imediata da energia de excitação (por *ressonância*) ao pigmento que se encontra mais próximo, alcançando o centro de reação. Em contraste, para a radiação na faixa do azul, é necessária uma perda inicial da energia na forma de *calor*, antes que seja possível a transferência de excitação por ressonância. Parte da energia de cada fóton, independente da sua energia, cor, faixa do espectro ou comprimento de onda, sempre é dissipada na forma de calor. Uma outra parte dessa energia é dissipada na forma de *fluorescência*, emitida na região do vermelho pelas moléculas de clorofilas. Esse processo de *fluorescência* consiste na *emissão de radiação luminosa em comprimento de onda maior que o recebido*. Atualmente, a medição da fluorescência em tecidos vegetais tem sido utilizada na detecção da ocorrência de estresses de diferentes origens. A fluorescência é uma medida de *eficiência fotoquímica*, ou seja, da eficiência como que os *fótons absorvidos pelas antenas são convertidos em poder redutor (NADPH)*. A determinação da fluorescência é obtida com a utilização de equipamentos denominados *fluorímetros*, sendo que, normalmente, a eficiência fotoquímica é reduzida quando as plantas são submetidas a condições de estresses.

Fase Bioquímica:

A principal função da fase fotoquímica da fotossíntese é transformar energia radiante (luz) em energia química, ATP e NADPH₂. Essas duas moléculas são utilizadas para a transformação do CO₂ atmosférico em açúcares, principais combustíveis da respiração.

O processo envolvido nessa transformação foi descoberto por um grupo de pesquisadores liderados por Melvin Calvin, que desde 1950 começaram a desenvolver trabalhos relacionados à fotossíntese. Os estudos realizados por *Melvin Calvin, Andrew Alm Benson e James Alan Bassham* resultaram na identificação do *Ciclo de Redução do Carbono Fotossintético, Ciclo de Calvin ou Ciclo C₃*. A elucidação desse ciclo propiciou a Melvin Calvin o Prêmio Nobel de Química no ano de 1961.

Ciclo de Calvin = Ciclo C₃:

O Ciclo C₃ é universal nas plantas, uma vez que todas elas são, em última análise, C₃. Esse é o único dos Ciclos fotossintéticos que permite a transformação

do CO₂ em açúcares. Os demais Ciclos (bombeamento de CO₂/carbonato, C₄ ou CAM) são adaptações a condições ambientais especiais, sendo os dois últimos relacionados à redução progressiva na disponibilidade de água e ao aumento da temperatura ambiental.

Para ser transformado em açúcares, o CO₂ precisa difundir do lado externo da folha, através dos estômatos e câmaras subestomáticas, atravessando diversas membranas (plasmática e as duas membranas do envelope do cloroplasto) até chegar ao estroma, local onde as enzimas e os intermediários do Ciclo possibilitam a conversão de CO₂ em açúcares simples. Calvin e seus colaboradores trabalharam com uma espécie de alga do gênero *Chlorella*. As algas eram em recipientes transparentes contendo água e iluminados com lâmpadas incandescentes. Então, CO₂ marcado com carbono 14 (¹⁴CO₂) era injetado no interior do recipiente. Após algum tempo a torneira do recipiente contendo as algas era aberta, sendo a solução coletada em etanol fervente. O material contido no etanol era, então, avaliado por cromatografia em papel, através de auto-radiografia, utilizando padrões conhecidos para a comparação. As principais substâncias encontradas nessas exposições ao ¹⁴CO₂ eram *ácidos orgânicos*. Quando os tempos de exposição ao ¹⁴CO₂ e de abertura da torneira se tornaram bastante curtos (± 5 segundos), uma mancha principal e mais concentrada sempre predominava. Pela comparação com os padrões conhecidos essa mancha foi identificada como correspondente ao *ácido fosfoglicérico* (APG), um composto que apresenta *três carbonos* em sua molécula. Esse ácido é a primeira substância estável do Ciclo de Redução do Carbono na fotossíntese e, por apresentar três carbonos, o Ciclo também passou a ser denominado C₃. Estudos posteriores mostraram que no Ciclo de Calvin, o APG sempre é o primeiro produto estável formado, independente da espécie de planta analisada.

Após a identificação do APG, outra questão elucidada por Calvin e colaboradores foi a identidade da substância que, combinada com o CO₂, originava o APG. Por uma questão lógica, inicialmente buscou-se uma substância presente nos cloroplastos contendo *dois carbonos* na sua molécula. Todavia, tal substância não foi encontrada. Em contraste, uma substância solúvel no estroma e contendo *cinco carbonos* sempre estava presente, a *Ribulose 1,5-bisfosfato* (RuBP), o que permitiu a compreensão das reações envolvidas na produção do APG. A explicação para esse processo pressupõe que a condensação do CO₂ à RuBP resulta na produção de uma *molécula intermediária e instável* contendo *seis carbonos* (*2-carboxi-3-cetoarabinitol-1,5-bisfosfato*). Imediatamente após a formação dessa molécula, ela é quebrada originando *duas* moléculas de APG, sendo apenas uma delas radioativa (quando se utiliza ¹⁴CO₂). Esses fatos permitiram compreender a *primeira etapa* do Ciclo de Calvin, a *carboxilação* da RuBP pelo CO₂. A catalise enzimática dessa reação foi atribuída inicialmente à enzima *Ribulose 1,5-bisfosfato*

carboxilase (RuBPCase), uma vez que inicialmente acreditava-se que a RuBP podia se combinar apenas com CO_2 . Posteriormente, descobriu-se que essa enzima também pode catalisar a oxigenação da RuBP, na primeira reação do *Ciclo Fotorrespiratório* (C2). Em decorrência da atuação da enzima *RuBPCase* tanto de *carboxilase* quanto de *oxigenase*, ela passou a ser denominada *Ribulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase*, sendo identificada pela sigla *RUBISCO*. A *RUBISCO* é considerada a proteína mais abundante das folhas, alcançando percentual de até 40% do total. Essa enzima, apesar de ser uma *carboxilase/oxigenase* apresenta maior afinidade por carbono, sendo a relação 3/1 de *carboxilação/oxigenação* observada em condições normais de atmosfera (0,037% de CO_2 e 21% de O_2). A *RUBISCO* é uma enzima solúvel no estroma do cloroplasto. A sua ativação é estimulada por CO_2 , Mg^{2+} e por pH básico, sendo esse último fator resultante da fase fotoquímica associado à formação do gradiente de potencial eletroquímico entre o estroma e o lúmen do tilacóide.

Após a *carboxilação*, tem início a etapa de *redução* do Ciclo de Calvin. Nessa etapa, as moléculas de APG formadas durante a *carboxilação* são inicialmente *fosforiladas*, utilizando o ATP produzido na *fase fotoquímica* e, posteriormente *reduzidas*, utilizando-se a NADPH_2 , também formada na fase fotoquímica. O produto final dessa etapa é uma triose-fosfatada, o *gliceraldeído 3-fosfato* (3PGAld). O carbono presente no CO_2 é a forma mais oxidada que se conhece na natureza (+4). O carbono do APG é um pouco reduzido (+3), enquanto o carbono do 3PGAld é mais reduzido ainda (+1). A transformação de um *ácido* (APG) em um *aldeído* (3PGAld) é um *processo de redução* (os aldeídos sempre são mais reduzidos que os ácidos). O 3PGAld é considerado o *primeiro açúcar* formado em *qualquer planta* (C_3 , C_4 ou CAM), uma vez que o Ciclo de Calvin é o único Ciclo responsável pela transformação do CO_2 em açúcares independente do tipo de planta. Os açúcares sempre são *aldeídos* ou *cetonas*, sendo que o 3PGAld pode originar, por isomerização, uma cetona (*dihidroxi acetona fosfato* = DHAP).

A última etapa do Ciclo de Calvin é a *regeneração* da RuBP. Esta etapa é fundamental para o funcionamento do Ciclo. De cada seis moléculas de CO_2 incorporadas à RuBP, apenas uma pequena fração (1/6) origina carboidratos mais complexos (sacarose, glicose, frutose, amido, celulose, etc.). A maior parte dessa fração de carbonos fixados (1/6) é transformada em sacarose, principal forma de açúcar transportado através do floema, e/ou em amido, principal forma de carboidrato armazenada nas plantas. O amido produzido na fotossíntese é armazenado no próprio estroma dos cloroplastos (denominado amido primário), local onde é sintetizado. Em contraste, em função de sua natureza osmótica, a sacarose não pode ser sintetizada e nem armazenada no cloroplasto, pois causaria a sua ruptura em decorrência da absorção de água. Essa substância é sintetizada no citossol. A maioria dos carbonos que entram no Ciclo de Calvin (5/6), entretanto,

são utilizados para a regeneração da RuBP. Nessa etapa, vários intermediários com diferentes números de carbono são produzidos (xilulose (5C), ribulose (5C), sedoheptulose (7C), etc), tendo como produto final a RuBP. Partes dos ATPs produzidos na fase fotoquímica também são consumidas no processo de regeneração. Embora a glicose seja normalmente representada como o produto final da fotossíntese, na realidade pouca glicose livre é produzida nas células fotossintetizantes, sendo a sacarose o principal carboidrato sintetizado.

Inicialmente, o Ciclo C_3 foi considerado universal em plantas. Todavia, estudos posteriores mostraram que esse ciclo apresenta limitações diretamente relacionadas às características de funcionamento da *RUBISCO*, que também atua como oxigenase. Trabalhos desenvolvidos por *Otto Heinrich Warburg* demonstraram que quando plantas C_3 são cultivadas em atmosfera enriquecida com O_2 (concentração superior aos 21% normais da atmosfera), a taxa fotossintética é reduzida, observando-se perda de parte dos carbonos incorporados em presença de luz (fenômeno conhecido como *Efeito Warburg*), o que é uma situação contrária à finalidade da fotossíntese. Esse fato é explicado pela atuação da *RUBISCO* também como oxigenase, passando esse Ciclo a ser denominado *Ciclo fotorrespiratório*.

A *fotorrespiração* resulta na perda líquida de aproximadamente 25% dos carbonos incorporados (CO_2) em presença de luz, o que ocorre através dos estômatos. A explicação para esse processo tem início com a reação de oxigenação de moléculas de RuBP, catalisada pela *RUBISCO*. Os produtos dessa reação são uma molécula de APG (3C) e uma molécula de ácido fosfoglicólico (*APGlicólico*), apresentando esta última *dois carbonos* em sua estrutura. Em função do número de carbonos na molécula do *APGlicólico*, esse Ciclo também é denominado *Ciclo C_2* . A fotorrespiração ocorre com a participação de 3 organelas: os *cloroplastos*, os *peroxissomos* e as *mitocôndrias*. Após a formação do *APGlicólico*, nos *cloroplastos*, ele sofre transformações, resultando na produção do *glicolato* que, por sua vez, é transportado para os *peroxissomos*. Nessa organela, o glicolato é transformado em *glioxilato*, em reação que resulta na produção de H_2O_2 , substância oxidante e tóxica para o metabolismo. Todavia, o H_2O_2 é rapidamente quebrado a O_2 e H_2O pela ação da *catalase*, enzima presente em grande quantidade nos peroxissomos. O glioxilato formado é transformado em *glicina*, em uma reação de *transaminação*. Esse aminoácido é, então, transportado para o interior das mitocôndrias. Nessa organela, em uma reação que envolve a formação de *serina*, é liberada uma molécula de CO_2 , correspondente à molécula perdida para a atmosfera através dos estômatos. A *serina* retorna aos *peroxissomos* originando, após duas reações, o *glicerato*, que por sua vez é transportado para o interior dos *cloroplastos*. Esse *glicerato* é fosforilado, originando o APG, fechando o Ciclo. Como o APG apresenta 3C e o *APGlicólico* possui apenas 2C e, ainda, como uma molécula de CO_2 é perdida

para a atmosfera, para que a estequiometria fique correta, são necessárias 2 moléculas de *APGlicólico* para que o *Ciclo Fotorrespiratório* tenha início. Portanto, entram no *Ciclo Fotorrespiratório 4C* (duas moléculas de *APGlicólico*), perde-se 1C (CO_2) e retornam 3C (APG), o que resulta numa perda total de aproximadamente 25% dos carbonos absorvidos.

Como a fotorrespiração tem a sua origem bioquímica associada à atuação da *RUBISCO* como uma oxigenase, uma análise superficial pode sugerir que esse comportamento é resultante da *não evolução* paralela dessa enzima em resposta às alterações na composição gasosa da atmosfera terrestre atual, especialmente ao CO_2 e ao O_2 , que modificaram bastante em comparação à atmosférica primitiva. A atmosfera primitiva continha muito mais CO_2 e muito menos O_2 que a atual (0,037% de CO_2 e 21% de O_2), o que provavelmente não trazia problemas para a fotossíntese dessas plantas, uma vez que a *RUBISCO* atuava quase que exclusivamente como carboxilase. Todavia, esse comportamento e a existência de atividade de oxigenase na *RUBISCO* podem ter algumas explicações ou finalidades, embora elas não sejam totalmente comprovadas. Quando as plantas estão submetidas a condições de estresse hídrico, o primeiro fenômeno observado é o fechamento estomático. Como consequência, a concentração interna de CO_2 (concentração no mesofilo) nos sítios de carboxilação da *RUBISCO* cai bastante. Em decorrência disso, começam a sobrar moléculas de ATP e de NADPH_2 e a faltar moléculas de NADP^+ e $\text{ADP}+\text{Pi}$, uma vez que não há CO_2 suficiente para ser reduzido. Nessa condição, os elétrons, que fluem através da CTE da fotossíntese, que continua a ser estimulada pela radiação luminosa, geralmente elevada em condições de estresse hídrico, passam a ser doados a outros agentes oxidados, como ao O_2 , podendo resultar na formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). Essas EROs são radicais livres que degradam a estrutura dos cloroplastos, podendo causar danos irreversíveis ao aparelho fotossintético. A existência do *Ciclo Fotorrespiratório* seria um mecanismo de proteção contra esses danos, uma vez que ele permite a recirculação de carbono (CO_2) internamente nas folhas, reduzindo os danos causados pelo excesso de radiação.

As plantas C_3 apresentam o fenômeno de fotorrespiração mesmo em atmosfera normal e com boa disponibilidade de água. Embora uma análise mais otimista considere esse processo um mecanismo capaz de recuperar 75% dos carbonos que entram no Ciclo, evitando a perda total, os 25% dos carbonos perdidos (que em condições normais não impedem o desenvolvimento completo da planta) podem ser minimizados com o enriquecimento da atmosfera com CO_2 (adubação carbônica), mostrando que a fotorrespiração reduz a produtividade das plantas C_3 . As plantas C_3 , em decorrência desse “problema”, são tipicamente de ambientes com temperaturas amenas (ótimo 25°C) e com disponibilidade elevada de água, tendo o seu rendimento bastante reduzido em condições adversas. Isso

ocorre, exatamente, em decorrência do aumento da fotorrespiração, devido à solubilidade do CO_2 ser mais reduzida do que a do O_2 com o aumento da temperatura. Consequentemente, a *RUBISCO* aumenta a sua atuação como oxigenase.

O aquecimento global e o aumento do efeito estufa são assuntos relacionados ao *Protocolo de Kyoto* (proposta de redução na emissão de carbono na atmosfera), ao “Mecanismo de Desenvolvimento Limpo”, assim como aos “Programas de Créditos de Carbono” ou “Seqüestro de Carbono”. O aquecimento global está diretamente associado ao aumento da emissão de CO_2 na atmosfera. A princípio, como os aumentos na temperatura ainda não são muito intensos, sob o ponto de vista exclusivo da fotossíntese, as plantas C_3 poderiam se beneficiar desse aumento, uma vez que a fotorrespiração seria reduzida em resposta ao aumento na disponibilidade de CO_2 .

O *Programa de Crédito de Carbono* é uma das possibilidades do *Mecanismo de Desenvolvimento Limpo*. Os países que poluem muito podem investir em países que poluem menos em programas que visam à redução na emissão de CO_2 para a atmosfera ou que incorporem o carbono. O Brasil pode lucrar com isso, uma vez que as florestas tropicais (as árvores são C_3) são as que potencialmente mais incorporam CO_2 , reduzindo a sua disponibilidade na atmosfera. Todavia, como o carbono é apenas “seqüestrado”, as queimadas que, em contraste, liberam carbono para a atmosfera, colocam o Brasil em evidencia como um dos principais poluidores, contribuindo para o aumento do efeito estufa.

Como exemplos de plantas C_3 , podem ser incluídos diversas espécies, dentre as quais o feijão, a soja, o algodão, quase 100% das espécies arbóreas e as gramíneas típicas de clima frio, como o trigo e o arroz, por exemplo. Estudos realizados em ambientes controlados (estufas) mostram que o enriquecimento da atmosfera com CO_2 (até a concentração de 2%) aumenta a produtividade dessas plantas em mais de 20%, demonstrando ser a fotorrespiração economicamente prejudicial. Esse aumento no rendimento resulta exatamente da atuação da *RUBISCO* quase que exclusivamente como carboxilase, diminuindo as proporções de redução na produtividade decorrentes de sua atuação como oxigenase, evitando ou minimizando a fotorrespiração.

Inicialmente, o único mecanismo fotossintético conhecidos em plantas era o C_3 . Todavia, estudos subsequentes demonstraram que as plantas apresentam mecanismos complementares ao C_3 , sendo essas adaptações fisiológicas capazes de eliminar e/ou minimizar as desvantagens provocadas pela fotorrespiração, otimizando a fotossíntese. Atualmente, três mecanismos que limitam a fotorrespiração são conhecidos.

a) Bombeamento Ativo de CO_2 e HCO_3^- :

Organismos marinhos (algas e cianobactérias) e plantas subaquáticas (*Elodea canadensis*, p.ex.) têm a capacidade de transportar para o interior de suas células o CO_2 e o HCO_3^- dissolvidos na água, o que ocorre através de bombeamento ativo, com gasto de ATP produzido na fase fotoquímica da fotossíntese. A ação dessas bombas somente é estimulada em atmosfera com concentração reduzida de CO_2 . O HCO_3^- acumulado é convertido em CO_2 pela ação da enzima *anidrase carbônica* (AC), aumentando a concentração interna de CO_2 , que pode atingir até 50 mM. Essa concentração elevada de CO_2 faz com que a RUBISCO atue quase exclusivamente como carboxilase, praticamente eliminando a fotorrespiração.

b) Ciclo C_4 ou Ciclo de Hatch e Slack:

A partir de trabalhos preliminares realizados com a utilização de $^{14}\text{CO}_2$ em plantas de cana-de-açúcar (H.P.Kotshack e colaboradores, Hawaii, USA) e de milho (Y. Karpilov e colaboradores, Russia), foi observado que, ao contrário do que se verificava em plantas C_3 , o primeiro produto estável formado na fotossíntese dessas plantas apresentava quatro carbonos. M.D. Hatch and C.R. Slack elucidaram, em 1966, o **Ciclo C_4** , com a publicação do trabalho intitulado "Fotossíntese em folhas de cana-de-açúcar: uma nova reação de carboxilação e uma via de formação de açúcar". Nesse trabalho, foram apresentadas algumas características marcantes observadas em plantas C_4 . Uma característica importante das C_4 é a ocorrência de uma anatomia especial, que possibilita a disposição dos tecidos das suas folhas em dois compartimentos: as células do mesofilo e a estrutura conhecida como células da bainha dos feixes vasculares ou anatomia *Kranz*, palavra alemã que significa *halo* ou *concêntrica*, embora existam poucos relatos da ocorrência da via C_4 em plantas sem anatomia Kranz.

Hatch e Slack demonstraram que o Ciclo C_4 ocorre em quatro etapas. Na primeira etapa, de *carboxilação*, o CO_2 , ou mais precisamente, o carbonato (HCO_3^-) formado pela enzima anidrase carbônica (AC), combina-se, no citossol, com um composto de três carbonos, o *fosfoenolpiruvato* (PEP), originando um *ácido orgânico* de quatro carbonos, o *oxalacetato*. Essa reação é catalisada por uma enzima citossólica, a *PEPcase*, que, ao contrário da RUBISCO, atua apenas como carboxilase e apresenta elevada afinidade por carbonato. O *oxalacetato* é rapidamente transformado em dois outros ácidos orgânicos: *malato* **ou** *aspartato*. Tem início, então, a segunda etapa do Ciclo: o *transporte*, onde um desses ácidos orgânicos é transportado para as células da bainha através de conexões plasmodesmáticas, estruturas observadas em grande quantidade nas células localizadas no limite entre as células do mesofilo e as células da bainha. Nas células da bainha ocorre a *descarboxilação* do ácido orgânico transportado, na *terceira etapa* do processo. O CO_2 liberado nas células da bainha é incorporado à RuBP pela

ação da *RUBISCO*, que em função da quantidade de CO_2 liberado pela descarboxilação do malato ou aspartato, atua quase que exclusivamente como *carboxilase*. Nessas plantas, portanto, o primeiro açúcar formado também é o *3PGAld*, mostrando que, em essência, todas as plantas são C_3 . Por sua vez, a substância ou o ácido de três carbonos formado após a descarboxilação é transportado de volta para as células do mesofilo, na última etapa do processo de fotossíntese C_4 , *regenerando* o PEP. Além do fato da concentração de CO_2 nas células do mesofilo reduzir a atuação da *RUBISCO* como oxigenase, mesmo que alguma fotorrespiração aconteça, o CO_2 que poderia ser perdido através dos estômatos é recapturado pela elevada afinidade ou eficiência de carboxilação da *PEPcase*. Portanto, as plantas C_4 não apresentam fotorrespiração aparente (detectável pelos métodos de trocas gasosas), embora sob o ponto de vista bioquímico ela possa ocorrer, não resultando, todavia, em perda líquida de carbonos em presença de luz.

Existem plantas que transportam *malato* e outras que transportam *aspartato* para as células da bainha. Além disso, as enzimas que atuam na *descarboxilação* dos ácidos de quatro carbonos nas células da bainha são específicas, o mesmo ocorrendo com o ácido orgânico ou com a substância de *três carbonos* que *retorna ao mesofilo*. O quadro a seguir resume o que ocorre em três grupos de plantas C_4 .

Principal ácido de 4C transportado para as células da bainha:	Enzima de descarboxilação:	Local da descarboxilação	Principal ácido ou substância de 3C que retorna às células do mesofilo:	Exemplo de planta:
Malato	Enzima málica dependente de NADP (EM-NADP)	(cloroplasto)	Piruvato	Milho, cana-de-açúcar, sorgo
Aspartato	Enzima málica dependente de NAD (EM-NAD)	(mitocôndria)	Alanina	Mileto, <i>Panicum</i>
Aspartato	Fosfoenol piruvato carboxiquinase (PEP-CK)	(citoplasma)	Alanina/piruvato	<i>Panicum maximum</i>

Portanto, no Ciclo C_4 , há uma *separação espacial* entre a *assimilação* ou *incorporação* do carbono e a sua *carboxilação* através do Ciclo de Calvin, sendo a *primeira mesofílica* e a *segunda* específica das *células da bainha*, o que resulta, praticamente, no desaparecimento da fotorrespiração, aumentando a eficiência

fotossintética dessas plantas em ambientes secos e com temperaturas mais elevadas. Todavia, esse mecanismo de concentração de carbono nas células da bainha apresenta um maior custo energético. A relação entre a quantidade de ATP e de NADPH_2 consumidos por molécula de CO_2 incorporada em plantas C_3 e C_4 é apresentada a seguir:

Tipo de planta:	CO_2	NADPH_2	ATP
Plantas C_3	1	2	3
Plantas C_4	1	2	5

Como se observa, a concentração de CO_2 nas células da bainha, possibilitada pelo mecanismo C_4 , resulta no consumo de 2 ATPs a mais que nas plantas C_3 . Tal fato resulta na necessidade das plantas C_4 apresentarem fotossíntese mais intensa do que as C_3 , o que, realmente, acontece, especialmente em ambientes com temperaturas elevadas (ótimo de 35°C) e com reduzida disponibilidade de água e alta luminosidade. Em ambientes frios e sombreados, as plantas C_3 apresentam maior eficiência que as C_4 devido ao menor consumo energético (ATP) e ao seu baixo ponto de compensação luminoso.

Descoberto em gramíneas tropicais como em milho e cana-de-açúcar, o ciclo C_4 ocorre sabidamente em 16 famílias, tanto de monocotiledôneas quanto de eudicotiledôneas, sendo proeminente em Poaceae (milho, cana, mileto, sorgo, *Panicum*), Chenopodiaceae (*Atriplex*) e Cyperaceae. Em espécies arbóreas, o único caso de planta C_4 conhecido é restrito a uma Euphorbiaceae (*Euphorbia forbesii*). Aproximadamente, 1% de todas as espécies conhecidas são C_4 . O quadro a seguir apresenta uma comparação entre C_3 e C_4 .

UMA ABORDAGEM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



Características diferenciais entre plantas C₃ e plantas C₄:

Processo	Plantas C ₃	Plantas C ₄
1. Fotorrespiração:	Presente: 25 a 30% do valor da FS	Presente: não mensurável pelos métodos de trocas gasosas
2. Primeiro produto estável:	Ácido fosfoglicérico (3C)	Ácido oxalacético (4C)
3. Ponto de Compensação de CO ₂ :	Alto: 50-150 ppm de CO ₂	Baixo: 0-10 ppm de CO ₂
4. Anatomia foliar:	Ausência de bainha vascular; quando presente não contém cloroplastos.	Diferenciação de células do mesofilo e bainha vascular contendo cloroplastos (existem exceções)
5. Enzima primária de carboxilação:	RUBISCO (Km ≈ 20 μM)	PEP-carboxilase (Km ≈ 5 μM)
6. Efeitos do oxigênio (21%) sobre a fotossíntese:	Inibição (± 25%)	Sem efeito
7. Fotossíntese versus intensidade de luz:	Satura em ≈ 1/3 da radiação solar máxima	Satura somente em radiação solar elevada
8. Temperatura ótima para a fotossíntese:	≈ 25°C	≈ 35°C
9. Taxa de fotossíntese líquida em condições de saturação luminosa:	15-35 mg CO ₂ incorporado dm ⁻² de folha h ⁻¹	40-80 mg CO ₂ incorporado dm ⁻² de folha h ⁻¹
10. Consumo de água para produção de matéria seca:	450-1000 g de H ₂ O g ⁻¹ de peso seco	250-350 g de H ₂ O g ⁻¹ de peso seco
11. Conteúdo de nitrogênio na folha para atingir fotossíntese máxima:	6,5-7,5% do peso seco	3,0-4,5% do peso seco

Metabolismo Ácido das Crassuláceas (MAC ou CAM):

Um mecanismo bastante interessante de fotossíntese foi descoberto em Crassulaceae, família onde a maioria das espécies apresenta tecidos suculentos. Essas plantas são tipicamente de regiões quentes e com baixa frequência de chuvas (até desérticas), mostrando elevada tolerância à seca. O mecanismo fotossintético CAM também é observado em plantas de outras famílias quando mantidas em

ambientes secos e quentes, como nas Bromeliaceae, Liliaceae, Orchidaceae, Cactaceae, Euphorbiaceae e Portulacaceae.

Estudos envolvendo plantas dessas famílias demonstraram que, em decorrência do ambiente muito seco e quente, elas não abrem estômatos durante o dia, pois sofreriam desidratação severa. Em decorrência disso, essas plantas desenvolveram um mecanismo em que elas *captam o CO₂ atmosférico à noite, armazenando-o no vacúolo* na forma de *ácido málico*. Esse fato resulta na acidificação dos tecidos dessas plantas, daí a denominação do Ciclo de *Metabolismo Ácido das Crassuláceas*. No dia seguinte, elas promovem a *descarboxilação* do malato, liberando o CO₂ internamente, concentrando o ambiente em CO₂. Como os estômatos estão fechados, e nessas plantas o fechamento é muito eficiente (condutância estomática próxima a zero), o CO₂ não é perdido mesmo que a RUBISCO atue como oxigenase. Portanto, essas plantas, de modo similar às C₄, também não apresentam fotorrespiração aparente. A incorporação do carbono à noite, tal como em plantas C₄, também envolve a *carboxilação* do fosfoenolpiruvato (PEP) pelo CO₂, ou, mais precisamente, pelo carbonato (HCO₃⁻), o que ocorre no citossol com a participação da *PEPcase*, originando o *oxalacetato*. Esse por sua vez é transformado em *malato*, que é armazenado no *vacúolo* na forma de *ácido málico*. No dia seguinte, o ácido málico é transportado para fora do vacúolo, sendo, então, descarboxilado pela *EM-NADP* nos *cloroplastos*. O CO₂ liberado é incorporado à RuBP pela ação da RUBISCO, que atua quase que exclusivamente como carboxilase, devido a elevada concentração interna de CO₂ nos tecidos das plantas.

Nas plantas CAM o que se observa, portanto, é uma *separação temporal* entre a *assimilação do carbono*, que ocorre *à noite*, e a *fixação* que ocorre *durante o dia* através do *Ciclo de Calvin*, resultando, também, na produção do *3-PGAlD* como primeiro açúcar formado, apresentando as plantas CAM, tal como as C₄, também o Ciclo C₃. Além disso, quando bem irrigadas e cultivadas em temperaturas amenas, as plantas CAM funcionam exatamente como uma planta C₃ típica, abrindo os estômatos durante o dia e realizando fotossíntese com a participação da RUBISCO, dispensando a separação temporal dos processos passando, portanto, a apresentar fotorrespiração aparente.

Não há um mecanismo fotossintético (C₃, C₄ ou CAM) mais eficiente do que outro, pois a eficiência de cada um depende diretamente do ambiente onde as respectivas espécies vegetais são cultivadas ou/ou mantidas. A tabela a seguir apresenta uma relação de espécies C₃ e C₄, incluindo monocotiledôneas e eudicotiledôneas.

Relação de Espécies Monocotiledôneas e Eudicotiledôneas (C₃ ou C₄):

<p>Monocotiledôneas – C₄:</p> <p>Cyperaceae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Cyperus esculentus</i> L. - <i>Cyperus rotundus</i> L. (Tiririca) <p>Aristidoideae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Aristida purpurea</i> Nutt. <p>Eragrostoideae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Chloris gayana</i> Kunth (Capim-rhodes) - <i>Cynodon dactylum</i> (L.) Pers. (Grama Bermudas) - <i>Eragrotis pilosa</i> (L.) Beauv. <p>Panicoideae (Subfamília de gramínea = Poaceae):</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Andropogon scoparius</i> Michx. - <i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop. - <i>Panicum antidotale</i> Retz. - <i>Panicum capillare</i> L. - <i>Paspalum notatum</i> Flügge - <i>Pennisetum purpureum</i> Schum. (Capim-gordura) - <i>Saccharum officinarum</i> L. (Cana-de-açúcar) - <i>Setaria italica</i> (L.) Beauv. - <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench. (Sorgo) - <i>Zea Mays</i> L. (Milho) 	<p>Monocotiledônea - C₃:</p> <p>Cyperaceae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Cyperus alternifolium gracilliss</i> L. <p>Graminae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Andropogon repens</i> (L.) Beauv. - <i>Agrotis alba</i> L. - <i>Avena sativa</i> L. (Aveia) - <i>Hordeum vulgare</i> L. (Cevada) - <i>Oryza sativa</i> L. (Arroz) - <i>Panicum commutatum</i> Schult. - <i>Poa pratensis</i> L. (grama azul) - <i>Triticum aestivum</i> L. (Trigo)
<p>Eudicotiledônea – C₄:</p> <p>Amaranthaceae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Amaranthus albus</i> L. - <i>Atriplex rosea</i> L. - <i>Gomphrena globosa</i> L. <p>Euphorbiaceae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Euphorbia maculata</i> L. - <i>Euphorbia phorbesii</i> L. <p>Portulacaceae:</p>	<p>Eudicotiledôneaes - C₃:</p> <p>Chenopodiaceae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Atriplex hastata</i> L. - <i>Beta vulgaris</i> L. (Beterraba) - <i>Chenopodium album</i> L. - <i>Spinacea oleraceae</i> L. (Espinafre) <p>Cruciferae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Brassica nigra</i> (L.) Koch. (Mostarda)

<ul style="list-style-type: none"> - <i>Portulaca oleraceae</i> L. 	<p>Compositae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Helianthus annuus</i> L. (Girassol) - <i>Lactuca sativa</i> L. (Alface) - <i>Xanthium strumarium</i> L. <p>Leguminosae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Arachis hypogea</i> L. (Amendoim) - <i>Glycine max</i> (L.) Merrill (Soja) - <i>Phaseolus vulgaris</i> L. (Feijão) <p>Malvaceae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Gossypium hirsutum</i> L. (Algodão) <p>Solanaceae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Datura stramonium</i> L. <p>Umbelliferae:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Daucus carota</i> L. (Cenoura)
---	---

A Água e as Plantas:

A molécula de água (H_2O), embora *eletricamente neutra*, funciona como um *dipolo*. Esse funcionamento é resultante da *ligeira separação de cargas* que se verifica entre os dois átomos de *hidrogênio* e o átomo de *oxigênio*. Por ser mais eletronegativo do que o hidrogênio, o oxigênio tende a atrair mais fortemente os elétrons da ligação covalente. Essa atração desigual resulta em uma *carga negativa parcial* na extremidade da molécula formada pelo *oxigênio* e uma *carga positiva parcial* para cada *hidrogênio*. Essas cargas parciais são iguais, de modo que a molécula de água não possui carga líquida.

As cargas parciais opostas entre moléculas de água vizinhas tendem a atraí-las mutuamente. A *fraca atração eletrostática entre moléculas de água*, conhecida como *ligações (ou pontes) de hidrogênio*, é responsável por muitas das propriedades físicas da água. Ligações de hidrogênio também podem se formar entre moléculas de água e outras moléculas que contenham átomos eletronegativos (**O** e **N**). Em soluções aquosas, as ligações de hidrogênio entre as moléculas de água geram grupamentos ordenados ("*penas oscilantes*") locais, que devido à agitação térmica constante das moléculas de água, continuamente formam-se, quebram-se e se refazem

A *polaridade da água* torna sua molécula um *excelente solvente*. Ela dissolve quantidades maiores de uma variedade muito mais ampla de substâncias do que outros solventes correlatos. Essa *versatilidade* deve-se, em parte, ao *pequeno tamanho* de sua molécula e, em parte, a sua *natureza polar*, tornando-a um

solvente particularmente bom para substâncias iônicas e para moléculas como os açúcares e as proteínas, que contêm grupos polares ($-\text{OH}$ e $-\text{NH}_2$).

As ligações de hidrogênio entre moléculas de água e íons e entre a água e solutos polares em solução reduzem efetivamente a atração eletrostática entre substâncias carregadas, aumentando, portanto, a sua solubilidade. Além disso, as *extremidades polares das moléculas de água* podem *orientá-las* para perto de *grupos carregados* ou parcialmente carregados de macromoléculas, formando *capas de hidratação*. As ligações de hidrogênio entre macromoléculas e a água reduzem a interação entre as macromoléculas e ajudam na sua solubilização. Em função disso a água é um *solvente universal*.

As numerosas *ligações de hidrogênio* entre as moléculas de água resultam em *propriedades térmicas incomuns* como, por exemplo, *calor específico* e *calor latente de vaporização* elevados:

- *Calor específico*: representa a quantidade de calor necessária para aumentar a temperatura de uma substância até um determinado valor. Para se aumentar a temperatura de 1 g de água pura em 1°C é necessária uma caloria ($1 \text{ cal} = 4,1868 \text{ J}$). A água apresenta um elevado calor específico e, quando comparada a outros líquidos, ela *requer uma adição de energia relativamente grande para aumentar a sua temperatura*, o que contribui para a *manutenção do equilíbrio da temperatura* da planta.
- *Calor latente de vaporização*: representa a quantidade de *energia necessária para separar as moléculas da fase líquida e levá-las para a fase gasosa*, à temperatura constante. Para a *água* a 25°C , o calor de vaporização é de 44 kJ mol^{-1} (586 cal), o *valor mais alto determinado para líquidos*. O elevado calor latente de vaporização da água permite às plantas *dissipar calor* e se *refrescarem por evaporação* da água das superfícies foliares (o que ocorre durante a transpiração), em decorrência do acréscimo de radiação proveniente do sol. A *transpiração* é um *componente importante* para a redução da temperatura foliar e para a regulação térmica das plantas;

Outras propriedades das moléculas de água como a *coesão*, a *adesão* e a *tensão superficial* também são devidas às ligações de hidrogênio.

- *Coesão*: a *atração mútua* entre as moléculas de *água* devido às ligações de hidrogênio é responsável por essa propriedade. A *coesão* existente entre as moléculas de água *confere* a elas *elevada resistência à tensão* (pressão negativa);
- *Adesão*: refere-se à *atração* que as moléculas de *água* apresentam por *superfícies sólidas*. As moléculas de água tendem a aderir às superfícies carregadas tanto de capilares de vidro quanto nos capilares do xilema (parede celular);

- *Tensão superficial (T): as moléculas de água na interface ar-água são mais atraídas por suas próprias moléculas do que pela fase gasosa, o que também ocorre em função das ligações de hidrogênio. Como consequência dessa atração desigual, a interface ar-água minimiza a sua área superficial. A energia necessária para aumentar a área superficial é conhecida como tensão superficial. A tensão superficial nas superfícies de evaporação das folhas gera as **forças físicas** (pressão hidrostática) que “tracionam” a seiva xilemática pelo sistema vascular das plantas.*

As moléculas de água apresentam elevada resistência à tensão, o que está diretamente associado à *coesão* entre as suas moléculas. Se utilizarmos uma seringa de vidro com água e fecharmos a sua ponta com os dedos, ao tentarmos “arrancar” o seu embolo (criamos uma pressão negativa), poderemos verificar, instantaneamente, a elevada resistência à tensão que as moléculas de água apresentam. Por mais força que empregamos no embolo, não é possível retirá-lo e nem “quebrar” a coluna de água, o que ocorre, justamente, em decorrência da *coesão* entre as suas moléculas. Estudos demonstraram que a água tolera tensões de até - 26,4 MPa (264 atm) sem sofrer rupturas. Paralelamente, os pequenos capilares do xilema também são capazes de resistir a tensões de até - 30MPa (296 atm), sem o seu colapso. Todavia, as elevadas tensões desenvolvidas no xilema, podem levar ao fenômeno da *cavitação*, que resulta da formação de bolhas de vapor de água ao longo dos vasos do xilema. Em árvores, essas bolhas podem ser ouvidas como “clics” empregando-se microfones de alta sensibilidade.

As forças de *coesão*, *adesão* e *tensão superficial* somadas são responsáveis pelo fenômeno da *capilaridade* observado tanto em estruturas físicas quanto em sistemas biológicos. A capilaridade se caracteriza como um movimento da água resultante da sua atração por superfícies polarizadas de tubos (*adesão*) e da elevada força de *coesão* de sua molécula, o que possibilita o “tracionamento” da coluna sem a sua quebra, mesmo sob condições de baixa disponibilidade de água.

Seria a capilaridade, o principal mecanismo de ascensão da seiva xilemática? Para respondermos essa questão vamos analisar a equação e a tabela a seguir:

$$h = \frac{1,49 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2}{\text{raio (m)}}$$

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)

Raio do capilar de vidro (μM)	Altura (cm)
1	149
100	1,49
1000	0,149
75 μm (capilar de xilema típico)	2,0

Como se percebe, a altura máxima alcançada (**h**) por capilaridade é inversamente proporcional ao raio do vaso. Adicionalmente, os capilares do xilema apresentam diferenças importantes em relação aos capilares de vidro, o que faz com que a altura máxima alcançada seja ainda menor (menor que 2 cm), reduzindo a possibilidade de a capilaridade ser o principal mecanismo de ascensão da seiva xilemática, principalmente para plantas de maior porte, como as árvores, por exemplo. Adicionalmente, no xilema, a coluna de água é contínua, desde as raízes até os terminais (traqueídeos) nas folhas, não existindo ao longo desse sistema vascular a interface ar-água, responsável pela criação da tensão superficial. Todavia, não podemos desconsiderar a contribuição da capilaridade para a realização do processo.

Qual é, então, o mecanismo responsável pelo transporte de água (seiva xilemática) através da planta? A resposta para esse questionamento implica no estudo de dois outros tipos de transporte observados em sistemas físicos e biológicos: a *difusão* e o *fluxo em massa*.

Difusão:

A *difusão* é um mecanismo de transporte que se caracteriza pelo *movimento* de moléculas em *resposta a gradientes de concentração* (ΔC). A difusão é um movimento termo-caótico que ocorre ao acaso. Se colocarmos um corante em um de seus extremos de um recipiente com água, após algum tempo, por difusão, todo o recipiente estará uniformemente colorido. A difusão em líquidos é mais lenta, mas a difusão dos gases é bastante rápida.

Na década de 1880, o alemão Adolf Fick descobriu que a *taxa de difusão* de substâncias era *diretamente proporcional ao gradiente de concentração*, estabelecendo as bases da *1ª. Lei de Fick*, representada pela equação a seguir:

$$J_s = - D_s \frac{\Delta C_s}{\Delta x}$$

Onde: J_s = densidade de fluxo ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

D_s = coeficiente de difusão

$\Delta C_s/\Delta x$ = diferença de concentração entre dois pontos

O coeficiente de difusão (D_s) é uma constante de proporcionalidade que mede o quão mais facilmente a substância s se move através de um determinado meio, sendo uma característica da substância (moléculas maiores têm menores valores de D_s) e também dependente do meio de difusão (no ar é mais rápido do que em líquidos). O sinal negativo da equação indica que o movimento ocorre *a favor* do gradiente de concentração. Pela equação, verifica-se que uma substância se difunde mais rapidamente quando o ΔC_s torna-se mais acentuado ou quando o D_s é aumentado.

Em função disso, a *difusão* é o mecanismo responsável pelo fluxo da seiva no xilema? A resposta para este questionamento pode ser obtida pela análise do quadro a seguir, que emprega uma equação matemática derivada a partir da 1ª. Lei de Fick. Essa equação estima a metade do *tempo necessário para uma determinada substância se difundir ao longo de uma distância específica*. Pela equação, é possível verificar que o *tempo exigido para uma substância se difundir aumenta em proporção ao quadrado da distância* de difusão:

Pela 1ª. Lei de Fick, temos que:

$$J_s = - D_s \frac{\Delta C_s}{\Delta x}$$

A partir da derivação da 1ª. Lei de Fick, temos que:

$$T_{C_{1/2}} = \frac{(\text{distância})^2}{D} \cdot K$$

Onde: D = coeficiente de difusão

K = constante (depende da forma do sistema, $K = 1$)

$T_{C_{1/2}}$ = metade do tempo necessário para o movimento

Exemplo da difusão da sacarose em água:

Distância intracelular (50 μm ; $D = 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$):

$$T_{C_{1/2}} = \frac{(50 \cdot 10^{-6} \text{ m})^2}{10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 2,5 \text{ s}$$

Para uma distância de 1 m (altura de uma planta):

$$T_{C_{1/2}} = \frac{(1 \text{ m})^2}{10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = 10^9 \text{ s} \approx 32 \text{ anos}$$

Os valores encontrados indicam que a difusão em líquidos (soluções) somente é *rápida* em *dimensões intracelulares* (distâncias curtas), mas é *demasiadamente lenta* para transporte de massas a *longas distâncias*, o que impossibilita que o fenômeno da difusão seja o principal mecanismo de transporte de água no xilema.

Que mecanismo, então, é responsável pelo fluxo da seiva no xilema? O *fluxo em massa* é definido como um *movimento conjunto de grupos de moléculas em resposta a gradientes de pressão*. Jean Leonard Marie Poiseuille (1797-1869) foi um médico/fisiologista francês que estabeleceu as bases matemáticas para se estudar esse tipo de movimento. Conforme os estudos de *Poiseuille*, a *taxa de fluxo volumétrico* ($m^3 s^{-1}$) depende do *raio* (r) do tubo, da *viscosidade* (η) do líquido e do *gradiente de pressão* ($\Delta\Psi_p/\Delta x$) que governa o fluxo, conforme equação a seguir, que ficou conhecida como *Lei de Poiseuille*:

$$TFV = \frac{\pi r^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta P}{\Delta x} \quad (m^3 s^{-1})$$

Pela equação observa-se que o *fluxo em massa* governado por pressão é muito *sensível* ao *aumento do raio do tubo*. Se o *raio* do tubo for *duplicado*, a *taxa de fluxo volumétrico aumenta* por um fator de *16 vezes* (2^4), o que contrasta com a necessidade de um diâmetro muito reduzido dos vasos do xilema para o transporte por capilaridade. Além disso, o fluxo em massa independe da concentração (desde que a viscosidade da solução permaneça constante).

O fluxo em massa de água é, portanto, o principal mecanismo responsável pelo transporte de longa distância de água no xilema, explicando, também, a maior parte do fluxo de água no solo e nas paredes celulares dos tecidos vegetais.

A *osmose* é um tipo de movimento que se *relaciona tanto à difusão quanto ao fluxo em massa*, sendo um processo espontâneo. A osmose pode ser definida como a *passagem de um solvente*, através de uma *membrana semi-permeável*, do *meio mais diluído para o mais concentrado*. A direção e a taxa de fluxo da água (em osmose) através de uma membrana não são determinadas apenas pelo gradiente de concentração de água ou pelo gradiente de pressão, mas pela soma dessas duas forças propulsoras.

Estudos iniciais indicaram que a difusão da água através da dupla camada lipídica não era suficiente para explicar as taxas de movimento observadas através das membranas. Essas dúvidas foram desfeitas com a descoberta das *aquaporinas*, proteínas integrais de membrana que formam canais seletivos à água através da membrana. Embora as aquaporinas aumentem a velocidade do fluxo de água, elas não interferem na direção do transporte, que se dá *sempre* em favor do gradiente de potencial hídrico.

Grau de Hidratação das plantas e os Potenciais da Água:

A estimativa da quantidade de água em uma planta ou do grau de hidratação de seus tecidos pode ser obtida pela determinação do potencial hídrico ou através da determinação do teor relativo de água. O *potencial hídrico* de uma folha é obtido levando-se em conta o *potencial químico* das moléculas de água. O *potencial químico* da água é uma *expressão* quantitativa da *energia livre* a ela associada. Em termodinâmica, a *energia livre* (*energia livre de Gibbs*) é uma medida do *potencial para realizar trabalho*.

O potencial químico é uma grandeza *relativa* que expressa a diferença entre o *potencial químico* de uma *substância* em um *determinado estado* e o *potencial químico* da *mesma substância* em *estado padrão*. Por convenção, estabeleceu-se que o *potencial químico* da *água pura* (estado padrão onde somente existem moléculas de H₂O) é igual a 0 (zero). Essa situação não existe em sistemas biológicos, representando uma condição hipotética de máxima energia livre das moléculas. Em decorrência disso, nos sistemas biológicos, a energia livre da água sempre é *reduzida*, sendo os valores dos seus potenciais *sempre negativos*. Portanto, o potencial hídrico em um tecido vegetal representa o valor do potencial químico da água, nesse tecido, comparado com o potencial químico da água pura ($\Psi_w^* = 0$). O potencial hídrico é simbolizado pela letra grega *psi* (Ψ_w), sendo uma medida da energia livre da água por unidade de volume (J m⁻³). Essas medidas são equivalentes a unidades de pressão, sendo utilizada o Pascal (Pa), mais especificamente o *Mega Pascal* (MPa). Como exemplo, 0,1 MPa equivale a 1 Bar, que, por sua vez, equivale a 0,987 atm (aproximadamente 1 atm).

O Ψ_w (potencial hídrico total) apresenta diferentes componentes, sendo considerados, comumente os fatores *pressão*, *concentração*, *gravidade* e *superfície*, cuja contribuição de cada um depende dos tecidos ou do sistema em questão. A equação a seguir resume a contribuição desses componentes para o Ψ_w :

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_g + \Psi_m \text{ (Equação 1)}$$

Onde:

Ψ_w = potencial hídrico total (MPa);

Ψ_p = potencial hidrostático (ou de parede) \Rightarrow condicionado pela dureza da parede celular (positivo) ou pela pressão negativa no xilema. Ao nível celular, contribui para o aumento da energia livre da água impondo resistência à expansão da parede celular;

Ψ_s = potencial osmótico (ou de solutos) \Rightarrow os solutos reduzem a energia livre da água por diluição da mesma. Esse é primariamente um efeito de entropia, ou seja, a mistura de solutos e água *umenta a desordem do sistema* e, portanto,

reduz a energia livre. Para soluções diluídas de substâncias indissociáveis, como a sacarose, a potencial osmótico pode ser estimado pela equação de van't Hoff: ($\Psi_s = -RTC_s$, onde: R = constante dos gases ($8,32 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$); T = temperatura absoluta em Kelvin ($273 + \text{temperatura } ^\circ\text{C}$); C = concentração de solutos na solução expressa em osmolalidade (moles de soluto L^{-1} de água). O sinal negativo indica que os solutos dissolvidos reduzem o potencial hídrico da solução em relação ao Ψ_w^*);

Ψ_g = potencial gravitacional \Rightarrow condicionado pelo peso da coluna de água (negativo). A gravidade faz com que a coluna de água mova-se para baixo. É representada pelo termo $\Psi_g = \rho_w gh$, onde $\rho_w g$ tem o valor de $0,01 \text{ MPa m}^{-1}$. Assim, uma distância vertical de 10 m traduz-se em uma mudança de 0,1 MPa no potencial hídrico. Quando se lida com o transporte de água ao nível celular o componente gravitacional é desprezível. Todavia, ao longo do xilema em plantas acima de 10 m, a sua contribuição negativa deve ser considerada conforme veremos mais adiante;

Ψ_m = potencial matricial \Rightarrow relacionado à adsorção (embebição) das moléculas de água a diferentes estruturas. Envolve interações das moléculas de água com as superfícies de estruturas como das paredes celulares, do amido e das diferentes membranas biológicas através de suas porções hidrofílicas. Também atua reduzindo a energia livre da água.

Alternativamente à equação 1, uma notação diferente pode ser utilizada para expressar o potencial hídrico total nos tecidos das plantas. Ela, como veremos, envolve componentes expressos em termos de pressão (equação 2):

$$\Psi_w = P - \pi - g - \tau \text{ (Equação 2)}$$

Onde:

Ψ_w = Potencial hídrico total (MPa);

P = Pressão hidrostática ou de parede;

π = Pressão osmótica (ou de solutos);

g = Pressão gravitacional;

τ = Pressão matricial.

Comparando-se a equação 1 com a equação 2, temos, que:

$$\Psi_w = \Psi_w$$

$$\Psi_p = P$$

$$\Psi_s = -\pi$$

$$\Psi_g = -g$$

$$\Psi_m = -\tau$$

Na planta, o Ψ_w pode ser determinado com a utilização das bombas de pressão (bomba de Schollander) e, no solo, com a utilização dos tensiômetros.

Fluxo de água no solo:

As taxas de transporte de água do solo para as raízes dependem da força propulsora e da condutividade hidráulica do solo e das membranas das células radiculares. O solo apresenta três componentes fundamentais para o crescimento das plantas: a *estrutura*, propiciada por seus diferentes constituintes físicos (areia, silte e argila), a *água* e o *ar*. A quantidade de água no solo depende do tipo de solo (*argiloso* ou *arenoso*) e da precipitação atmosférica (*chuvas*) ou das *irrigações*. Os solos *arenosos* apresentam *menor retenção* de água, drenando mais enquanto que os solos *argilosos* *retêm mais* a água, *drenando menos*. A matéria orgânica contribui para a retenção de água, principalmente em solos argilosos. Para o crescimento das plantas sob cultivo agrícola os solos arenosos são melhores, desde que se tenha boa disponibilidade de água.

A água no solo fica retida às suas partículas em função dos componentes osmóticos e matriciais, além da pressão hidrostática. O componente osmótico do solo geralmente não interfere de modo prejudicial, a não ser nos solos salinos, onde a quantidade de sais acumulados é muito alta, impedindo o crescimento da maior parte das plantas cultivadas. Valores típicos de potencial osmótico encontram-se na faixa de - 0,02 MPa. Para solos salinos esse componente pode alcançar valores bem mais baixos, na faixa de - 0,2 MPa ou ainda menor. O componente matricial está relacionado, principalmente, à quantidade de matéria orgânica existente no solo e ao filme de água aderido às partículas físicas do solo. A pressão hidrostática (Ψ_p) é, provavelmente, o componente mais importante da força de retenção da água no solo. *Para solos úmidos o seu valor é próximo à zero*. Todavia, à medida que o solo resseca, a Ψ_p decresce podendo tornar-se muito negativo. Isso é devido à elevada *tensão superficial* (T) das moléculas de água, que *tendem a reduzir a sua superfície de interação com o ar*. À medida que o solo resseca, a água é removida primeiro do centro dos maiores espaços entre as partículas do solo. Em decorrência das forças de adesão, a água tende a se prender às superfícies das partículas do solo, de forma que *uma grande área de superfície entre a água e o ar do solo se desenvolve*. À medida que o conteúdo de água diminui, a água retrocede para os interstícios entre partículas do solo e as superfícies ar-água tornam-se curvas. A água sob tais superfícies curvas desenvolve uma *pressão negativa*, que pode ser estimada pela relação a seguir:

$$\Psi_p = - \frac{2T}{r} \quad \text{Onde: (Coord.)}$$

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

r = raio de curvatura da interface ar-água

Os valores de Ψ_p podem ser muito negativos porque os raios de curvatura das superfícies ar-água podem tornar-se muito *pequenos* em solos que estão muito

secos. Por exemplo, uma curvatura com $r = 1 \mu m$ (mais ou menos o tamanho das maiores partículas de argila) corresponde a um valor de Ψ_p de $-0,15 \text{ MPa}$. Os valores do Ψ_p podem alcançar facilmente $-1 \text{ a } -2 \text{ MPa}$ à medida que a interface ar-água recua para as fissuras menores, entre partículas de argila.

A *capacidade de retenção de água por um solo* é definida como sua capacidade de campo, que representa o *conteúdo de água retida no solo depois de este ter sido saturado com água, após a drenagem do excesso*. O solo apresenta macroporos e microporos (capilares). Quando o solo encontra-se em capacidade de campo até os capilares encontram-se cheios, sendo o seu potencial hídrico bastante elevado ($\Psi_w \approx -0,05 \text{ MPa}$). Os solos argilosos e ricos em matéria orgânica apresentam maior capacidade de campo que os arenosos, podendo reter até 40% de água por unidade de volume. Em contraste, os solos arenosos retêm apenas 3% do seu volume após a saturação.

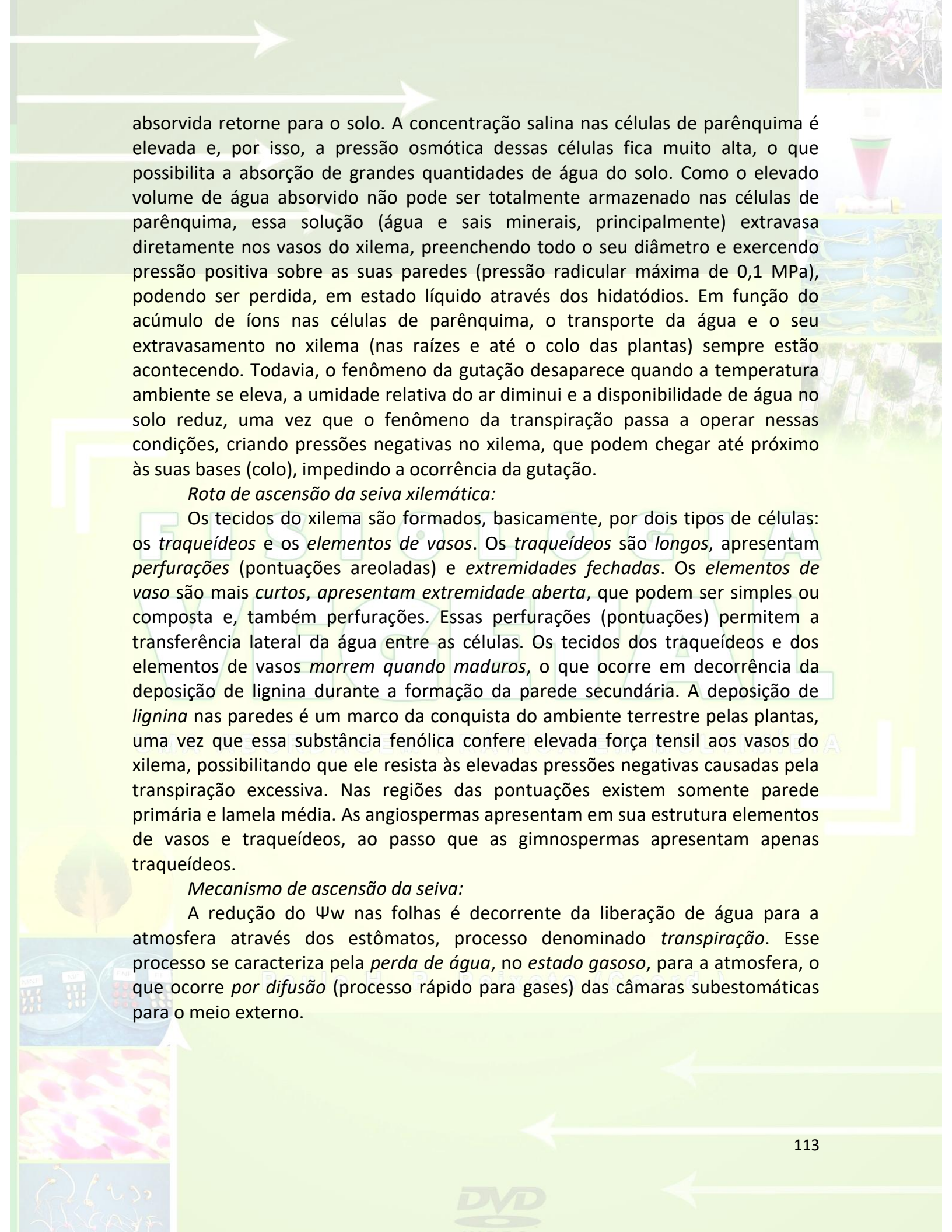
A água também se move no solo por fluxo em massa, governada por gradientes de pressão. À medida que os pêlos radiculares absorvem água eles esgotam a água do solo nas proximidades das suas raízes. Esse esgotamento reduz a pressão hidrostática (Ψ_p) da água próxima à superfície radicular e estabelece um gradiente de pressão em relação às regiões vizinhas do solo, que apresentam valores maiores de Ψ_p . Uma vez que os espaços porosos preenchidos com água interconectam-se no solo, a água move-se em direção à superfície radicular por fluxo em massa através desses canais, em resposta ao gradiente de pressão.

A taxa de fluxo depende do gradiente de pressão e da condutividade hidráulica do solo. Os solos arenosos apresentam maior condutividade hidráulica do que os argilosos. À medida que o conteúdo de água no solo reduz, sua condutividade hidráulica diminui muito, o que ocorre em decorrência da substituição da água nos espaços do solo pelo ar. Em solos muito secos o Ψ_w do solo pode cair abaixo do que se denomina *ponto de murcha permanente*, que representa a quantidade mínima de água que o solo deve apresentar para a planta não sofrer *danos irreversíveis e morrer*. Em termos agrônômicos, o ponto de murcha permanente encontra-se, em média, próximo ao Ψ_w de $-1,5 \text{ MPa}$ ($\approx 15 \text{ atm}$). Isso significa que os vacúolos das células das raízes não conseguem mais concentrar íons, impossibilitando que o potencial osmótico e, conseqüentemente, o potencial hídrico das células das raízes fique abaixo do potencial hídrico do solo, podendo, até mesmo, ocorrer perda de água das raízes para o solo. Algumas plantas, todavia, apresentam o fenômeno conhecido como *ajustamento osmótico*, possibilitando uma maior amplitude de acúmulo de íons em seus vacúolos, reduzindo bastante o seu potencial hídrico, bem como apresentando acúmulo de *osmólitos compatíveis* (prolina, glicina-betaína, poliaminas, amônio-quaternário, açúcares, etc), moléculas que protegem os tecidos contra os efeitos prejudiciais da dessecação.

A absorção de água pelas plantas ocorre através de pêlos radiculares, extensões microscópicas das células da epiderme radicular que aumentam significativamente a área de superfície radicular, proporcionando, assim, maior capacidade de absorção de água e de sais do solo. A água e os sais são absorvidos principalmente pela zona pilífera da raiz. Em função da fragilidade dessas estruturas, elas são muito facilmente rompidas, devendo-se manter cuidados especiais com as plântulas quando se efetuam os transplantes. A interação de fungos de solo com as raízes das plantas origina as micorrizas, associação simbiótica que potencializa a absorção de água e nutrientes pelas plantas (principalmente de fósforo).

A água, durante a absorção, pode seguir dois caminhos através das raízes: o *apoplasto*, que se constitui nos espaços intercelulares e de paredes celulares e, o *simplasto*, que corresponde ao *continuum citoplasmático*, propiciado pela existência dos *plasmodesmos*. O apoplasto, também denominado *espaço livre aparente*, é limitado pela *endoderme*, camada de células existente entre o córtex e o estelo nas raízes. A endoderme, em função da impregnação de *suberina* (molécula impermeável à água) ao longo da superfície das suas células, constitui em uma barreira à livre penetração da água. Essa estrutura é denominada *Faixa ou Estria de Caspary*. A barreira à livre penetração da água na célula somada à excessiva perda de água pelas folhas gera uma *pressão negativa ou tensão* (Ψ_p negativo) *no xilema* das plantas, o que ocorre na maior parte do tempo de vida das plantas. Todavia, em algumas situações específicas e menos comuns para a maioria das plantas, *pressão positiva* (máximo de 0,1 MPa) pode ser observada na seiva do xilema, o que resulta no fenômeno da *gutação*. Para ocorrer gutação, a *umidade relativa do ar* tem que estar *elevada*, a *temperatura* do ambiente deve estar *amena* e *solo* deverá estar *úmido*. Nessas situações, a transpiração é reduzida, criando condições para que as raízes absorvam água suficiente para preencher os vasos do xilema desde as raízes até os seus terminais nas folhas, ocorrendo a perda da seiva xilemática, no estado líquido, através dos hidatódios. Todavia, em função da pressão hidrostática (peso da coluna de água), o limite para a ocorrência de gutação é de aproximadamente 10 m.

A absorção da água está condicionada ao potencial hídrico do solo e dos tecidos das raízes. As células de parênquima localizadas ao redor dos tecidos de condução acumulam grandes quantidades de íons. A absorção desses íons, especialmente dos ânions ocorre ativamente (com gasto de energia), e será discutida no tópico relacionado à nutrição mineral. O acúmulo dos íons faz com que as células do parênquima tenham seu potencial osmótico reduzido e, por conseqüência, o potencial hídrico também é reduzido, ficando, geralmente, menor do que o potencial hídrico do solo. Em decorrência disso, o fluxo de água se verifica do solo em direção às raízes. A presença da endoderme impede que a solução

The background features a collage of scientific and botanical images. At the top, there are white arrows pointing right. On the right side, there is a photograph of a plant with pink flowers, a diagram of a plant's vascular system showing xylem and phloem, and a photograph of a plant with green leaves. On the left side, there is a photograph of a plant with green leaves and a diagram of a plant's vascular system showing xylem and phloem. The text is overlaid on this collage.

absorvida retorne para o solo. A concentração salina nas células de parênquima é elevada e, por isso, a pressão osmótica dessas células fica muito alta, o que possibilita a absorção de grandes quantidades de água do solo. Como o elevado volume de água absorvido não pode ser totalmente armazenado nas células de parênquima, essa solução (água e sais minerais, principalmente) extravasa diretamente nos vasos do xilema, preenchendo todo o seu diâmetro e exercendo pressão positiva sobre as suas paredes (pressão radicular máxima de 0,1 MPa), podendo ser perdida, em estado líquido através dos hidatódios. Em função do acúmulo de íons nas células de parênquima, o transporte da água e o seu extravasamento no xilema (nas raízes e até o colo das plantas) sempre estão acontecendo. Todavia, o fenômeno da gutação desaparece quando a temperatura ambiente se eleva, a umidade relativa do ar diminui e a disponibilidade de água no solo reduz, uma vez que o fenômeno da transpiração passa a operar nessas condições, criando pressões negativas no xilema, que podem chegar até próximo às suas bases (colo), impedindo a ocorrência da gutação.

Rota de ascensão da seiva xilemática:

Os tecidos do xilema são formados, basicamente, por dois tipos de células: os *traqueídeos* e os *elementos de vasos*. Os *traqueídeos* são *longos*, apresentam *perfurações* (pontuações areoladas) e *extremidades fechadas*. Os *elementos de vaso* são *mais curtos*, *apresentam extremidade aberta*, que podem ser simples ou composta e, também *perfurações*. Essas *perfurações* (pontuações) permitem a transferência lateral da água entre as células. Os tecidos dos *traqueídeos* e dos *elementos de vasos* *morrem quando maduros*, o que ocorre em decorrência da deposição de lignina durante a formação da parede secundária. A deposição de *lignina* nas paredes é um marco da conquista do ambiente terrestre pelas plantas, uma vez que essa substância fenólica confere elevada força tensil aos vasos do xilema, possibilitando que ele resista às elevadas pressões negativas causadas pela transpiração excessiva. Nas regiões das pontuações existem somente parede primária e lamela média. As angiospermas apresentam em sua estrutura elementos de vasos e traqueídeos, ao passo que as gimnospermas apresentam apenas traqueídeos.

Mecanismo de ascensão da seiva:

A redução do Ψ_w nas folhas é decorrente da liberação de água para a atmosfera através dos estômatos, processo denominado *transpiração*. Esse processo se caracteriza pela *perda de água*, no *estado gasoso*, para a atmosfera, o que ocorre *por difusão* (processo rápido para gases) das câmaras subestomáticas para o meio externo.

Difusão para gases (vapor de água):

$$T_{C_{1/2}} = \frac{(10^{-3} \text{ m})^2}{2,4 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}} = \mathbf{0,042 \text{ s}}$$

A perda de água depende do gradiente de vapor entre o interior da folha e meio externo (UR do ar), existindo resistências ao processo difusivo conferidas pelos estômatos, pelos espaços intercelulares, pela camada limítrofe, pelo mesófilo e pela cutícula. A *força dirigida para perda de água é o gradiente absoluto de concentração de vapor d'água* ("sucção da copa"). A teoria mais aceita para explicar o fluxo de seiva xilemática através da planta foi proposta por Dixon e Joley, em 1895, sendo conhecida com *teoria tenso-coeso-transpiratória, teoria da tensão-coesão, ou, ainda, teoria de Dixon e Joley*.

Modernamente essa *teoria propõe* que a *água encontra-se no estado líquido dos capilares das raízes até os terminais do xilema no mesófilo*; que as *perfurações no xilema permitem evaporação da água* (formação de bolhas de vapor de água) mas *impedem a penetração de ar externo* (devido à hidratação dos vasos do xilema); que as *colunas persistem no xilema por coesão* (atração entre moléculas de água) e por *adesão* (atração pelas paredes do tubo); e que a *energia para o processo é a evaporação da água nas folhas* (gradiente absoluto de concentração de vapor d'água), não havendo gasto energético para que o processo ocorra (*processo passivo*).

O *transporte de seiva xilemática ocorre por fluxo em massa*, sendo explicado pela *Lei de Poiseuille*. Qual seria então a diferença mínima de gradiente absoluto de concentração de vapor para que o fluxo de água ocorra ao longo de uma planta. A resposta para esse questionamento envolve algumas aferições. A velocidade de fluxo da seiva no xilema varia em função do diâmetro dos vasos. Para árvores com vasos do xilema com raio medindo $r = 100 - 200 \mu\text{m}$, a velocidade de fluxo é de $16 - 45 \text{ m h}^{-1}$. Para árvores com vasos de menor diâmetro a velocidade de fluxo cai para $1 - 6 \text{ m h}^{-1}$ ($r = 25 - 75 \mu\text{m}$). Observe os cálculos apresentados no quadro a seguir:

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)

Gradiente de pressão (ΔP) mínimo para ascensão da coluna de água no xilema:

Dividindo-se a TFV por πr^2 (área da seção transversal do tubo), obtêm-se a velocidade de fluxo (J_v):

$$[TFV = \frac{\pi \cdot r^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta P}{\Delta x}] \div [\pi r^2] \Rightarrow J_v = \frac{r^2}{8\eta} \cdot \frac{\Delta P}{\Delta x}$$

Para um arbusto de 1 m, temos:

$$J_v = 4 \cdot 10^{-3} \text{ m s}^{-1}$$
$$\eta = 10^{-3} \text{ Pa s}$$
$$r = 40 \text{ } \mu\text{m}$$

$$J_v = \frac{r^2}{8\eta} \cdot \frac{\Delta P}{\Delta x} \Rightarrow 4 \cdot 10^{-3} \text{ m s}^{-1} = \frac{(40 \cdot 10^{-6} \text{ m})^2}{8 \cdot 10^{-3} \text{ Pa s}} \cdot \frac{\Delta P}{\Delta x} \Rightarrow$$

$$\frac{\Delta P}{\Delta x} = \frac{0,000032 \cdot \text{ms}^{-1} \text{ Pa s}}{1,6 \cdot 10^{-9} \text{ m}^2} \Rightarrow \frac{\Delta P}{\Delta x} = 20.000 \text{ Pa m}^{-1} \Rightarrow \frac{\Delta P}{\Delta x} = \mathbf{0,02 \text{ MPa/m}}$$

Para uma árvore de 100 m:

$$0,02 \text{ MPa} \times 100 \text{ m} = 2 \text{ MPa}$$
$$0,01 \text{ MPa} \times 100 \text{ m} = 1 \text{ MPa}^*$$

Total = 3 MPa

*Peso da coluna de água (pressão hidrostática) equivalente a 0,01 MPa m^{-1}
(adicionado para árvores acima de 10 m de altura)

Portanto, para uma árvore de 100 m de altura o gradiente absoluto de pressão de vapor mínimo seria de 3 MPa. Em árvores abaixo de 10 m não é necessário adicionar o peso da coluna de água, pois a força da gravidade não exerce resistência suficiente para impedir a ascensão da seiva xilemática. Todavia, a elevada tensão gerada pela transpiração pode resultar em quebras na coluna de água, gerando o fenômeno da *cavitação*, que pode comprometer o sistema (uma das pré-suposições da teoria de Dixon e Joley é que a coluna fique integra das raízes até os capilares nas folhas). A cavitação é eliminada por pressão radicular, quando as bolhas são expulsas, ou pela própria redução na temperatura, que permite que as bolhas se desfaçam e que vaporização reduza. Em casos de danos mecânicos intensos, os vasos do xilema são selados definitivamente pela formação das tiloses ou pela deposição de gomas e resinas. A tensão existente no xilema

pode ser determinada com a utilização de bombas pressão (Bomba de Schollander).

A composição da seiva do xilema, que a princípio se considerava constituída apenas de água e sais minerais, atualmente, sabe-se que é composta também de diversas substâncias metabolizadas, incluindo fitormônios (ABA e citocininas), ureídeos e aminoácidos (fixação biológica do nitrogênio), dentre outras substâncias metabolizadas. Em função da pressão positiva gerada pelo acúmulo de íons nas raízes, caules decapitados exsudam seiva, o que possibilitou a identificação dessas substâncias, demonstrando, de modo convincente, que o termo *seiva bruta* deve ser **abolido** das publicações relacionadas ao transporte no xilema, devendo ser *substituído* por **seiva xilemática**.

Transpiração:

A transpiração consiste na perda de água, na forma de vapor, de modo relativamente controlado através dos estômatos. O porômetro é um dos equipamentos disponíveis para a medição das trocas gasosas. Esse equipamento determina o grau de abertura estomática, conhecido como condutância estomática (*gs*). Quanto maior a abertura estomática, maior será o valor da *gs*.

Diversos fatores podem influenciar na taxa transpiratória, dentre os quais, o déficit de pressão de vapor (UR do ar), a luminosidade, os ventos, a temperatura (do ar e da folha), a radiação luminosa e térmica (IV) e a morfologia das folhas e dos estômatos. Dentre as *funções* da *transpiração*, duas merecem destaque: a contribuição para a *ascensão de íons* (fluxo em massa) e o *resfriamento das folhas*. A primeira, *per si*, não é fundamental, uma vez que existem outros mecanismos que podem operar (contra fluxo de Münch, por exemplo). Todavia, para o Ca^{2+} e para o **B**, que não são translocados no floema, a contribuição do fluxo xilemático é importante. O resfriamento das folhas tem na transpiração um importante mecanismo de dissipação de calor. Um balanço líquido de radiação solar nos trópicos e ao nível do mar estabelece que aproximadamente $0,46 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ são *interceptados pelas folhas*. Sob o ponto de vista energético, uma planta mantida sob a luz do sol, alcançaria a temperatura de 100°C (ferveria) em 1 minuto de exposição caso não apresentasse transpiração e outros mecanismos de dissipação de calor. *O elevado calor latente de vaporização da água consegue dissipar grande parte do calor absorvido, evitando o aquecimento da folha*. Além da transpiração, parte da radiação é dissipada pela emissão, por parte da folha, de radiação de onda longa, condução e convecção de calor para o ar frio (*perda de calor sensível*).

Os *estômatos* são as *principais barreiras à perda excessiva de água*. Essas estruturas têm a função de maximizar a fotossíntese e, ao mesmo tempo, minimizar a transpiração. A *razão de transpiração* mede a *relação* entre a *perda de água* e o *ganho de carbono* pela planta. Esse valor é definido como a quantidade

de água perdida pela transpiração dividida pela quantidade de dióxido de carbono assimilado pela fotossíntese. A recíproca da razão de transpiração é definida como *eficiência no uso da água*. Em plantas C_3 , cerca de 500 moléculas de água são perdidas para cada molécula de CO_2 fixada pela fotossíntese, resultando numa eficiência de 0,2%. Em plantas C_4 , 250 moléculas de água são perdidas para cada molécula de CO_2 fixada pela fotossíntese, resultando numa eficiência de 0,4%, numa maior eficiência no uso da água que as plantas C_3 . Todavia, as plantas CAM são as que apresentam maior eficiência de uso da água, com apenas cerca de 50 moléculas de água perdidas para cada molécula de CO_2 fixada pela fotossíntese, o que resulta numa eficiência de 2%.

Os mecanismos de funcionamento estomático são resultado da sua morfologia e de processos bioquímicos e fotoquímicos observados na sua estrutura. Os estômatos são estruturas epidérmicas que tipicamente apresentam um conjunto de células, denominadas *células-guarda* e *células anexas* (subsidiárias). A abertura do estômato é denominada *poro ou ostíolo*. Quando as células dos estômatos estão túrgidas, o ostíolo encontra-se aberto, permitindo a entrada de CO_2 e a perda de água na forma de vapor. Quando as células-guarda encontram-se murchas, o ostíolo se fecha ou diminui a sua abertura (*gs*). Tal fato decorre da orientação (micelação) radial das microfibrilas de celulose existentes nas paredes das células-guarda e de espessamentos na sua superfície, que alteram a forma das células. A absorção de água pelas células-guarda é decorrente de processos que resultam no acúmulo de solutos nos seus vacúolos, aumentando a sua pressão osmótica. Os principais solutos acumulados são o de K^+ , o Cl^- e a sacarose, como veremos a seguir.

UMA ABERTURA ESTOMÁTICA EM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA

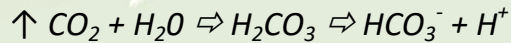
O processo de *abertura estomática* ocorre com a *participação da luz*. Logo no *início da manhã* há um *predomínio da radiação azul* sobre a vermelha, sendo a radiação azul aquela que mais estimula a abertura matinal dos estômatos. Assim que as folhas recebem fótons de radiação azul, no início da manhã, essa radiação é captada por um *pigmento receptor* (sensor), que é um carotenóide (*zeaxantina*). Esse *pigmento estimula*, então, o aumento do *bombeamento de H^+ para fora da célula guarda*, o que é realizado com consumo de ATP (proveniente da fotossíntese ou da respiração) com a *participação* da proteína denominada *H^+ -ATPase*. Tipicamente a ação dessa proteína é responsável pela manutenção da carga líquida negativa no citossol das células (gradiente de potencial eletroquímico ou potencial de membrana), mas o estímulo da radiação azul aumenta a quantidade de H^+ transportados para fora, tornando o citossol ainda mais negativo, promovendo alterações de 0,5 a 1 unidade de pH, o que causa alterações de até 50 mV no potencial de membrana. Essa situação torna possível a *abertura de canais de K^+* ,

que permitem a entrada desse cátion do meio externo para o citossol. Paralelamente à entrada do K^+ , átomos de H^+ retornam ao citossol trazendo consigo átomos de Cl^- , num processo de co-transporte do tipo *simporte*. Além da entrada do K^+ e do Cl^- , a *radiação azul* também estimula a *quebra* de moléculas de *amido* nos cloroplastos ($amido \rightarrow PEP + CO_2 \rightarrow AOA \rightarrow malato$), resultando na produção do malato, que, em função do pH citossólico, apresenta-se na forma aniônica ($malato^{2-}$). O $malato^{2-}$, juntamente com o Cl^- , são transportados para o interior do *vacúolo* das células-guarda, o que ocorre a favor do gradiente de cargas, uma vez que o vacúolo apresenta carga líquida predominantemente positiva. Após a entrada desses ânions no vacúolo das células-guarda, o K^+ se difunde para o interior dessa estrutura, permitindo a formação de um composto, o KCl , molécula que possui elevado potencial osmótico. A presença desse sal no vacúolo causa aumento da pressão osmótica, o que resulta no fluxo de água das células adjacentes para o vacúolo das células-guarda, tornando-as túrgidas, promovendo a abertura estomática (ou o aumento da *gs*).

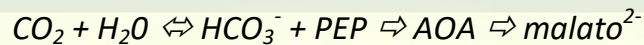
O acúmulo de 0,5 M de K^+ no interior dos vacúolos provoca um aumento de $\approx 2,0$ MPa na pressão osmótica das células-guarda. Em média, quando os estômatos encontram-se fechados, a concentração de K^+ no vacúolo das células-guarda é de aproximadamente 100 mM. Essa concentração alcança valores de 400-800 mM quando os estômatos encontram-se bem abertos. A abertura matinal dos estômatos é possibilitada pelos eventos relatados acima. Todavia, com o passar do dia, a contribuição do K^+ para a manutenção da abertura estomática vai diminuindo, passando a sacarose a ser responsável pela abertura estomática da metade até o final da tarde. Essa sacarose é proveniente da fotossíntese que ocorre na própria célula-guarda.

Em plantas CAM (funcionando como CAM), os estômatos encontram-se fechados durante o dia, uma vez que as elevadas temperaturas, a baixa umidade relativa do ar e a baixa disponibilidade de água causariam sua completa desidratação. Nessas plantas, a abertura estomática ocorre à noite e, portanto, não há luz para estimular o processo. A abertura estomática nessas plantas ocorre de um modo específico, mas que se relaciona ao observado para plantas C_3 e C_4 (que abrem seus estômatos durante o dia, na presença de luz, principalmente da radiação azul). O primeiro processo para que ocorra a entrada do K^+ nas células, como vimos, é o aumento do bombeamento dos átomos de H^+ para fora do citossol, pela ação da H^+ -ATPase. Ou seja, para que ocorra a abertura estomática o pH do citossol deve aumentar e é exatamente isso que acontece nas células-guarda das plantas CAM para que elas abram os seus estômatos à noite.

Mas de que forma isso ocorre? Como sabemos, em excesso, o CO_2 em meio líquido tende a acidificar a fase aquosa, o que ocorre pelo deslocamento da reação para a direita, conforme pode ser observado pela equação a seguir:



Como nas plantas CAM o CO_2 começa a ser incorporado à noite, sendo armazenado na forma de ácido málico no vacúolo, a quantidade desse gás dissolvido nas células-guarda diminui:

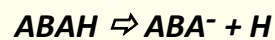


Esse acúmulo de ácido málico, resulta, indiretamente, em aumento no pH citossólico, mesmo sem o aumento no bombeamento de H^+ para fora do citossol. Como consequência, os canais de K^+ se abrem permitindo a entrada desse cátion, o que resultará na mesma cadeia de eventos descrita anteriormente para a abertura estomática em presença de luz.

Fechamento Estomático:

A cadeia de eventos que resulta no fechamento estomático ocorre, basicamente, de forma inversa à relatada para a sua abertura. O processo de fechamento estomático pode ocorrer de modo *hidropassivo*, pela própria desidratação das células-guarda na superfície das folhas, ou de modo *hidroativo*, o que ocorre com a participação de um hormônio vegetal denominado ácido abscísico (ABA). A origem do ABA é motivo de alguma controvérsia. Alguns autores consideram que o ABA que promove o fechamento estomático já se encontra presente nas folhas (nos estromas dos cloroplastos), enquanto outros consideram que ele é proveniente da coifa.

O ABA é sintetizado continuamente nos cloroplastos (nas folhas) na mesma via de síntese dos carotenóides, sendo derivado da *violaxantina*. O ABA é um ácido fraco que se dissocia em pH acima de 4,7 nas seguintes formas:



A forma *ABAH* caminha livremente através das membranas, enquanto a forma *ABA⁻* é “aprisionada” em compartimentos alcalinos. Em plantas mantidas sob boa disponibilidade de água, o pH do estroma encontra-se alcalino (pH \approx 8,0), sendo superior ao pH do apoplasto, o que faz com que a maior parte de suas moléculas fiquem retidas nesse compartimento na forma *ABA⁻* que não consegue atravessar as membranas. Quando a planta é exposta a um estresse hídrico a fotossíntese cai, o que resulta no retorno de H^+ para o estroma, reduzindo o seu pH, fazendo com que o ABA passe para a forma *ABAH* (permeável às membranas). Nessa situação o pH do apoplasto encontra-se mais elevado, o que facilita a difusão do *ABAH* para esse ambiente. No apoplasto, o ABA pode se difundir até as células-

guarda onde promovem o efluxo do K^+ como veremos a seguir. Quando o ABA é proveniente na coifa, a chegada desse hormônio até as células-guarda ocorre através da seiva xilemática. Quando o potencial hídrico do solo encontra-se elevado, o pH da seiva xilemática fica mais ácido predominando a forma molecular (ABAH), o que possibilita uma maior distribuição e armazenamento desse fitormônio nos tecidos foliares em decorrência da sua permeabilidade. Quando a disponibilidade de água no solo é baixa, a solução xilemática fica menos ácida, havendo predomínio do ABA na sua forma dissociada (ABA^-), que não consegue se difundir para o interior dos tecidos ao longo do trajeto, chegando em concentrações mais elevadas nas células-guarda, ocasionando o fechamento estomático. Aparentemente, a contribuição do ABA, proveniente da folha (contato mais próximo com a atmosfera seca) ou proveniente da coifa (contato mais próximo com o solo secando), é somatória, o que aumenta a eficiência do fechamento estomático. O massivo efluxo de K^+ dos vacúolos das células-guarda parece ser o principal evento que desencadeia o fechamento estomático. Esse processo é estimulado pelo ABA, como veremos a seguir.

Ao alcançar as células-guarda, o ABA é reconhecido por *proteínas receptoras específicas*, embora, até o momento, estas ainda não tenham sido identificadas. A primeira alteração detectável após a *exposição das células-guarda ao ABA* é a *despolarização transitória da membrana causada pelo influxo de cargas positivas e o aumento transitório de cálcio citossólico*. O ABA estimula o aumento da concentração citossólica do Ca^{2+} pela indução tanto do influxo através de canais na membrana plasmática quanto da liberação desse elemento de compartimentos de armazenamento, o que parece envolver a ação de radicais livres. As concentrações citossólicas de Ca^{2+} passam de 50 nM para 350-1100 nM (1,1 mM). Esse *aumento na concentração do Ca^{2+}* resulta na *abertura de canais de ânions*, que permitem que grandes quantidades de Cl^- e $malato^{2-}$ saiam da célula, movendo-se ao longo de seu gradiente eletroquímico. O fluxo para o exterior desses ânions *gera uma forte despolarização da membrana*, desencadeando a *abertura de canais de efluxo de K^+* . Além do aumento na concentração citossólica de Ca^{2+} , o ABA também promove a alcalinização do citossol de 7,67 para 7,94, tendo sido demonstrado que esse aumento ativa canais de membrana para efluxo de K^+ . A *redução na concentração de KCl no vacúolo das células-guarda promove a perda de água e, conseqüentemente, o fechamento estomático* (ou diminuição da *gs*). A reabertura dos estômatos somente ocorre após a quebra (catabolismo) de todo o ABA presente na célula.

Um outro fator que pode contribuir para a despolarização da membrana é a inibição da ativação H^+ -ATPase. O ABA *inibe a ativação das bombas de prótons promovida por luz azul*, embora a sua ação não seja direta sobre a bomba. Aparentemente, os dois fatores que mais contribuem para a redução na atividade

da H⁺-ATPase são o aumento da concentração citossólica de Ca²⁺ e a alcalinização do citossol. Ambos são decorrentes da ação do ABA. Além de reduzir a perda de água por transpiração, o ABA ainda reduz o crescimento da parte aérea e aumenta o crescimento e a condutividade hidráulica das raízes em plantas submetidas a estresses hídricos, o que facilita a recuperação da planta nessas condições.

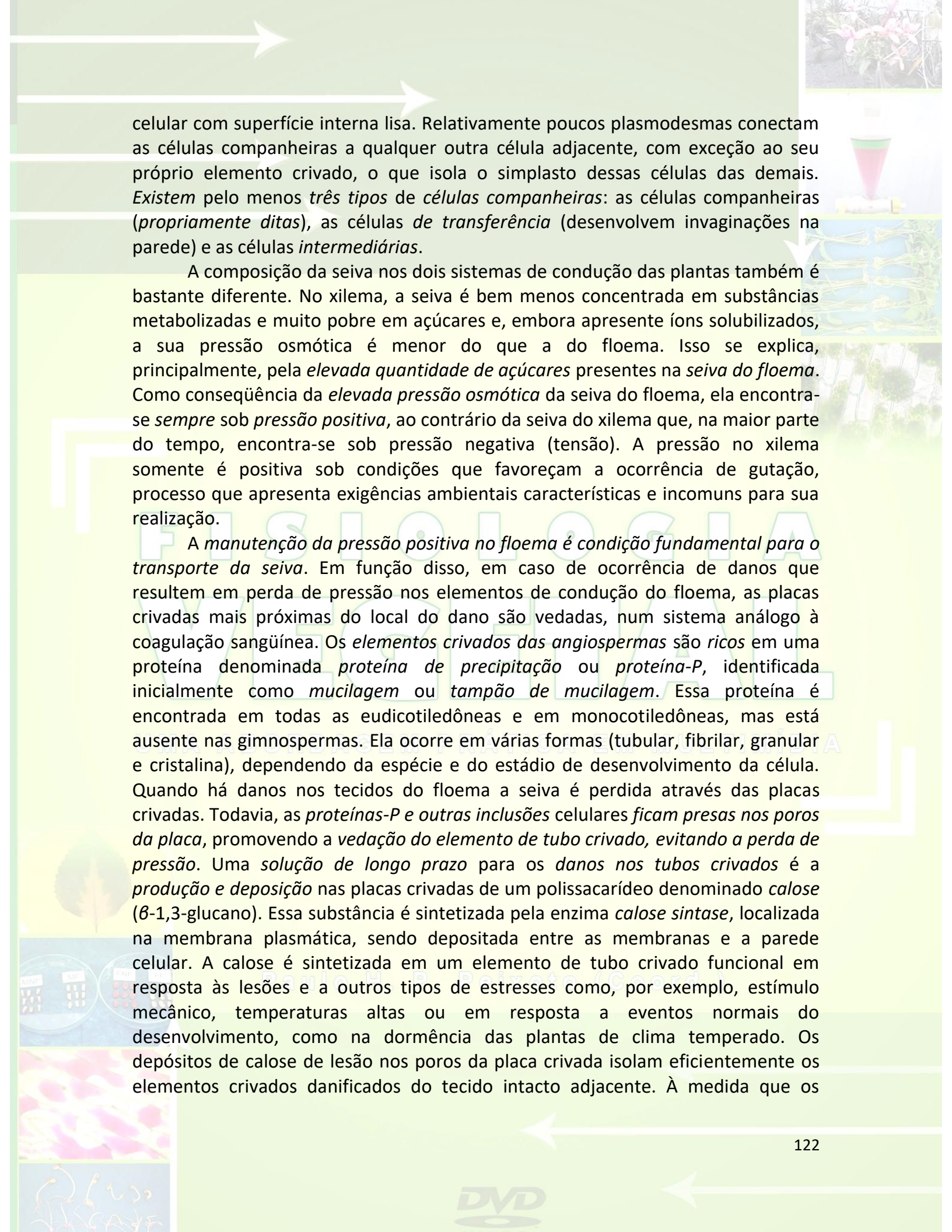
Transporte de Assimilados no Floema:

Os primeiros estudos relacionados ao transporte e mobilização de solutos e/ou assimilados em plantas foram realizados no século XVII pelo italiano Marcello Malpighi. Trabalhando com plantas de salgueiro, ele observou que quando um anel da casca era removido de um caule, os tecidos localizados acima do anelamento se dilatavam e, após algum tempo, a planta acabava morrendo. Experimentos modernos, empregando traçadores radioativos, explicaram esses resultados atribuídos ao movimento de substâncias transportadas no floema. Esses resultados estão diretamente relacionados à morfologia do floema e a algumas características do transporte dos solutos e assimilados nesse sistema de condução das plantas.

Morfologia e Composição da Seiva do Floema:

Ao contrário do que acontece no xilema, em que o transporte de seiva ocorre de modo *passivo* (sem gasto de energia) utilizando a “energia” gerada pela transpiração (teoria tenso-coeso-transpiratória), o transporte no floema ocorre por meio de um *processo dependente de energia* (com gasto de energia em algum ponto do sistema). Os tecidos do *floema*, também ao contrário dos tecidos do xilema, são *fechados* e *vivos*, contendo *membranas*, *organelas* e outros *componentes citoplasmáticos*. Embora *algumas células* desse sistema *não apresentem núcleo* (elementos de tubos crivados), *divisões celulares* e *síntese protéica* são observadas nesses tecidos, o que se processa com a *participação* das *células companheiras* (em angiospermas) ou das células albuminosas (em gimnospermas). Nas gimnospermas, ao contrário do que se observa nas angiospermas, as placas crivadas não são morfologicamente diferenciadas das demais áreas crivadas.

Cada *elemento de tubo crivado* está *associado a uma ou mais células companheiras*. A origem dessas células é comum e da divisão de uma única célula-mãe formam-se o elemento de tubo crivado e a célula companheira. *Numerosos plasmodesmas* atravessam as paredes *entre os elementos de tubos crivados* e as suas *células companheiras*, indicando uma relação funcional estreita e a troca de solutos entre essas células. As células companheiras exercem a função de transporte de produtos fotossintéticos a partir das células produtoras nas folhas maduras para os elementos de tubos crivados nas nervuras menores das folhas. Elas apresentam cloroplastos com tilacóides bem desenvolvidos e uma parede



celular com superfície interna lisa. Relativamente poucos plasmodesmas conectam as células companheiras a qualquer outra célula adjacente, com exceção ao seu próprio elemento crivado, o que isola o simplasto dessas células das demais. *Existem pelo menos três tipos de células companheiras: as células companheiras (propriamente ditas), as células de transferência (desenvolvem invaginações na parede) e as células intermediárias.*

A composição da seiva nos dois sistemas de condução das plantas também é bastante diferente. No xilema, a seiva é bem menos concentrada em substâncias metabolizadas e muito pobre em açúcares e, embora apresente íons solubilizados, a sua pressão osmótica é menor do que a do floema. Isso se explica, principalmente, pela *elevada quantidade de açúcares presentes na seiva do floema*. Como consequência da *elevada pressão osmótica* da seiva do floema, ela encontra-se *sempre sob pressão positiva*, ao contrário da seiva do xilema que, na maior parte do tempo, encontra-se sob pressão negativa (tensão). A pressão no xilema somente é positiva sob condições que favoreçam a ocorrência de gutação, processo que apresenta exigências ambientais características e incomuns para sua realização.

A manutenção da pressão positiva no floema é condição fundamental para o transporte da seiva. Em função disso, em caso de ocorrência de danos que resultem em perda de pressão nos elementos de condução do floema, as placas crivadas mais próximas do local do dano são vedadas, num sistema análogo à coagulação sanguínea. Os *elementos crivados das angiospermas são ricos em uma proteína denominada proteína de precipitação ou proteína-P*, identificada inicialmente como *mucilagem* ou *tampão de mucilagem*. Essa proteína é encontrada em todas as eudicotiledôneas e em monocotiledôneas, mas está ausente nas gimnospermas. Ela ocorre em várias formas (tubular, fibrilar, granular e cristalina), dependendo da espécie e do estágio de desenvolvimento da célula. Quando há danos nos tecidos do floema a seiva é perdida através das placas crivadas. Todavia, as *proteínas-P e outras inclusões celulares ficam presas nos poros da placa*, promovendo a *vedação do elemento de tubo crivado, evitando a perda de pressão*. Uma *solução de longo prazo para os danos nos tubos crivados é a produção e deposição nas placas crivadas de um polissacarídeo denominado calose* (β -1,3-glucano). Essa substância é sintetizada pela enzima *calose sintase*, localizada na membrana plasmática, sendo depositada entre as membranas e a parede celular. A calose é sintetizada em um elemento de tubo crivado funcional em resposta às lesões e a outros tipos de estresses como, por exemplo, estímulo mecânico, temperaturas altas ou em resposta a eventos normais do desenvolvimento, como na dormência das plantas de clima temperado. Os depósitos de calose de lesão nos poros da placa crivada isolam eficientemente os elementos crivados danificados do tecido intacto adjacente. À medida que os

elementos crivados recuperam-se das lesões, a calose, por ação enzimática, desaparece desses poros.

A determinação da composição da seiva do floema pode ser obtida pela técnica conhecida como *técnica do rostro (estilete) seccionado de pulgões*. Os pulgões são insetos (afídios) que se alimentam inserindo seu aparelho bucal nas células do floema. Pela técnica, os pulgões são anestesiados com CO₂, sendo o seu aparelho bucal (rostro) seccionado. A seiva pode ser facilmente coletada uma vez que a alta pressão de turgescência provoca a exsudação da seiva do floema através dos estiletos seccionados. A composição da seiva coletada é muito precisa. Como a exsudação pode se manter por bastante tempo (horas) após a excisão, é possível que alguma substância liberada pelos pulgões impeça ou retarde a “cicatrização” do vaso. Uma técnica alternativa e um pouco menos precisa de determinação da composição da seiva do floema é a coleta do *honey dew* (“gotas de mel”), que corresponde às gotículas liberadas através do aparelho digestório de pulgões que sugam a seiva do floema.

A *água* é a *substância mais abundante* transportada no *floema*. Dentre os *solutos*, as principais substâncias transportadas são a *sacarose*, *aminoácidos*, *hormônios*, *enzimas*, *ATP*, *vitaminas* e *alguns íons inorgânicos*. A *sacarose* é o principal carboidrato transportado no floema. Sua concentração pode alcançar valores entre 0,3 - 0,9 M (1 M de sacarose = 342 g L⁻¹). A principal vantagem do transporte da sacarose em relação à glicose e à frutose é que a sacarose é um açúcar *não-redutor*. As *porções redutoras* nas moléculas correspondem aos *grupos aldeído* (no carbono 1) da *glicose* e da *manose* e aos *grupos cetona* (no carbono 2) da *frutose*, que *nesses carboidratos encontram-se livres*. Na *sacarose*, o grupo *cetona ou aldeído é reduzido a um álcool ou combinado com um grupo semelhante em outro açúcar*. A *sacarose é menos reativa* que glicose e frutose (açúcares redutores). Outros açúcares transportados no floema são derivados da sacarose (rafinose, estaquiose, verbascose). Açúcares-alcoóis translocados no floema incluem o manitol e o sorbitol.

O *nitrogênio* é encontrado no floema principalmente na forma de *aminoácidos* e *amidas*, em especial como *glutamato* e *aspartato* e nas suas respectivas *aminas*, *glutamina* e *asparagina*. Os níveis de compostos nitrogenados variam bastante, sendo, contudo, menores do que os dos carboidratos. Tipicamente, o nitrogênio encontrado no floema encontra-se na forma orgânica, enquanto que no xilema o predomínio é de nitrogênio na forma inorgânica.

Quase todos os *hormônios* endógenos das plantas incluindo as auxinas, giberelinas, citocininas e ácido abscísico são encontrados nos elementos crivados. Os nucleotídeos fosfato (ATP e outros) e as proteínas também são encontrados no floema. As *proteínas* encontradas no floema incluem as proteínas-P, as proteínas quinases (fosforilação de proteínas), a tioredoxina (redução de proteínas), a

ubiquitina (degradação de proteínas), as chaperonas (dobramento de proteínas) e as inibidoras de proteases (proteínas de defesa contra predação por herbívoros e por insetos sugadores).

Os *solutos inorgânicos* que se movem no floema incluem o potássio, magnésio, fosfato e cloreto. Por outro lado, cálcio, boro, nitrato, enxofre e ferro são relativamente imóveis no floema. A tabela a seguir apresenta a composição do floema determinada em plantas de mamona (*Ricinus communis* L.).

Componente	Concentração (mg mL ⁻¹)
Açúcares	80,0-106,0
Aminoácidos	5,2
Ácidos orgânicos	2,0-3,2
Proteína	1,45-2,20
Potássio	2,3-4,4
Cloreto	0,355-0,675
Fosfato	0,350-0,550
Magnésio	0,109-0,122

Fontes e Drenos de assimilados:

Pelos menos três *critérios* podem ser adotados para a classificação dos órgãos vegetais com base nos conceitos de *fontes* e *drenos* de assimilados:

a) Critério de transporte:

Por esse critério, as fontes correspondem aos órgãos que exportam assimilados enquanto que os drenos correspondem aos órgãos que importam os assimilados. Pelo critério uma folha seria fonte ou dreno? E uma semente, o que seria? Vamos analisar o próximo critério antes de responder essa questão.

b) Critério morfológico:

Por esse critério, por exemplo, as folhas são consideradas fontes de assimilados enquanto que os demais órgãos seriam drenos. Então, as folhas sempre são fontes e os demais órgãos sempre são drenos? A resposta para essa pergunta é não e, portanto, esse critério é falho.

c) Critério metabólico:

Em decorrência das dificuldades para caracterizar fontes e drenos de assimilados pelos critérios de transporte e morfológico, o *critério metabólico* passa a ser o mais adequado, uma vez que *considera efetivamente o momento metabólico do órgão* em questão. Por esse critério, as fontes correspondem a todos os órgãos que apresentam maior produção do que consumo de assimilados (fotossíntese maior que a respiração) ou àqueles órgãos que exportam assimilados (por mobilização de reservas). Por sua vez, os drenos

correspondem aos órgãos que utilizam (respiração maior que a fotossíntese), armazenam ou importam assimilados. Portanto, uma folha nem sempre é fonte. Folhas jovens demais ou muito velhas são drenos, uma vez que consomem mais metabólitos por respiração do que os produzem pela fotossíntese. Nessa mesma linha de raciocínio, uma semente em formação é um dreno, mas quando essa semente germina e origina uma nova planta ela se comporta como uma fonte. O mesmo acontece com tubérculos de batata, por exemplo.

Mecanismo de Transporte da Seiva no Floema:

As primeiras explicações para o *transporte no floema* foram associadas à difusão. Todavia, essas hipóteses foram descartadas quando se tornou conhecido que as *velocidades para o transporte eram muito grandes*, algo inviável para que esse mecanismo (difusão) contribuísse para o transporte a longa distância dos tubos crivados. Atualmente, a explicação mais aceita para o transporte no floema ainda é a *hipótese do fluxo em massa* (fluxo por pressão) proposta pelo alemão Ernst Münch em 1930 e modificada por outros pesquisadores. Por essa hipótese, a *translocação no floema é explicada como um fluxo de solução* (fluxo em massa) governado por um *gradiente de pressão* (ou *pressão de turgescência*) gerado osmoticamente entre a fonte e o dreno.

Transporte ativo x Transporte passivo:

O *gradiente de pressão* é estabelecido como uma consequência do *carregamento do floema* nas fontes. Por exemplo, a *sacarose*, em função de seu *elevado tamanho molecular*, é *transportada ativamente* para dentro das *células do floema*, o que *resulta no aumento da pressão osmótica* nos elementos crivados da fonte *reduzindo seu potencial hídrico*. Em resposta ao gradiente de potencial hídrico, a *água* das células de parênquima adjacentes *entra no tubo crivado aumentando sua pressão de turgescência*. Como resultado, a *seiva floemática* é *transportada por fluxo em massa de água e solutos em direção ao dreno através das placas crivadas*. *Nesse trajeto não é mais necessário o concurso de energia metabólica*. Nos drenos ocorre o *descarregamento do floema*, também envolvendo um *processo ativo*, *reduzindo a pressão osmótica e a pressão de turgescência*. O *potencial hídrico do floema aumenta* para valores maiores do que o potencial hídrico do xilema. Como consequência, ocorre *perda de água* (por osmose) das células do floema, que se movimenta em direção às células de parênquima adjacentes. Com isso, ocorre *decréscimo na pressão de turgescência* dos elementos do floema nas células do dreno. Em última análise, a *água utilizada na criação da pressão de turgescência* é proveniente dos vasos do xilema, ou seja, em uma

planta mantida sob condições de estresse hídrico, a velocidade e a quantidade de assimilados transportados no floema serão menores.

Um exame cauteloso dos valores de potencial hídrico observados durante o transporte no *floema* mostra que a *água* nesse tecido é *movida contra o gradiente de potencial hídrico da fonte para o dreno*. Todavia, tal movimento da água *não transgredir as Leis da Termodinâmica, pois a água move-se mais por fluxo em massa do que por osmose*. Assim, nenhuma membrana é transposta durante o transporte de um tubo crivado para outro e os solutos movem-se na mesma velocidade das moléculas de água. Sob tais condições, o potencial osmótico não pode contribuir para a força motriz do movimento da água, embora influencie o potencial hídrico. Em conclusão, a translocação passiva da fonte para o dreno (a distâncias longas), impulsionada por pressão nos tubos crivados, depende, em última instância, dos mecanismos de transporte ativos (de curta distância) envolvidos no carregamento e no descarregamento do floema. Tais mecanismos ativos são responsáveis pelo estabelecimento do gradiente de pressão.

O modelo hipotético utilizado para explicar o fluxo em massa no floema, segundo a proposta de Münch, pode ser montado com a utilização de dois osmômetros (sacos de diálise) interligados por um tubo em U. Num dos osmômetros é colocada sacarose e água enquanto que no outro é colocada apenas água. O sistema contendo os osmômetros é submerso em um recipiente contendo água, ocorrendo a entrada de água no saquinho que contém a sacarose. Conseqüentemente, ocorre o transporte da solução (por fluxo em massa) em direção ao outro saquinho, que, por sua vez, perde água para o recipiente externo. De modo contrário ao que acontece nas plantas, quando a concentração de sacarose entre os dois saquinhos se iguala, o fluxo de solução entre eles os osmômetros. Na planta, o fluxo de assimilados das fontes em direção aos drenos é realizado durante o tempo todo através dos tecidos do floema, uma vez que sempre há carregamento e descarregamento do floema nas fontes e nos drenos.

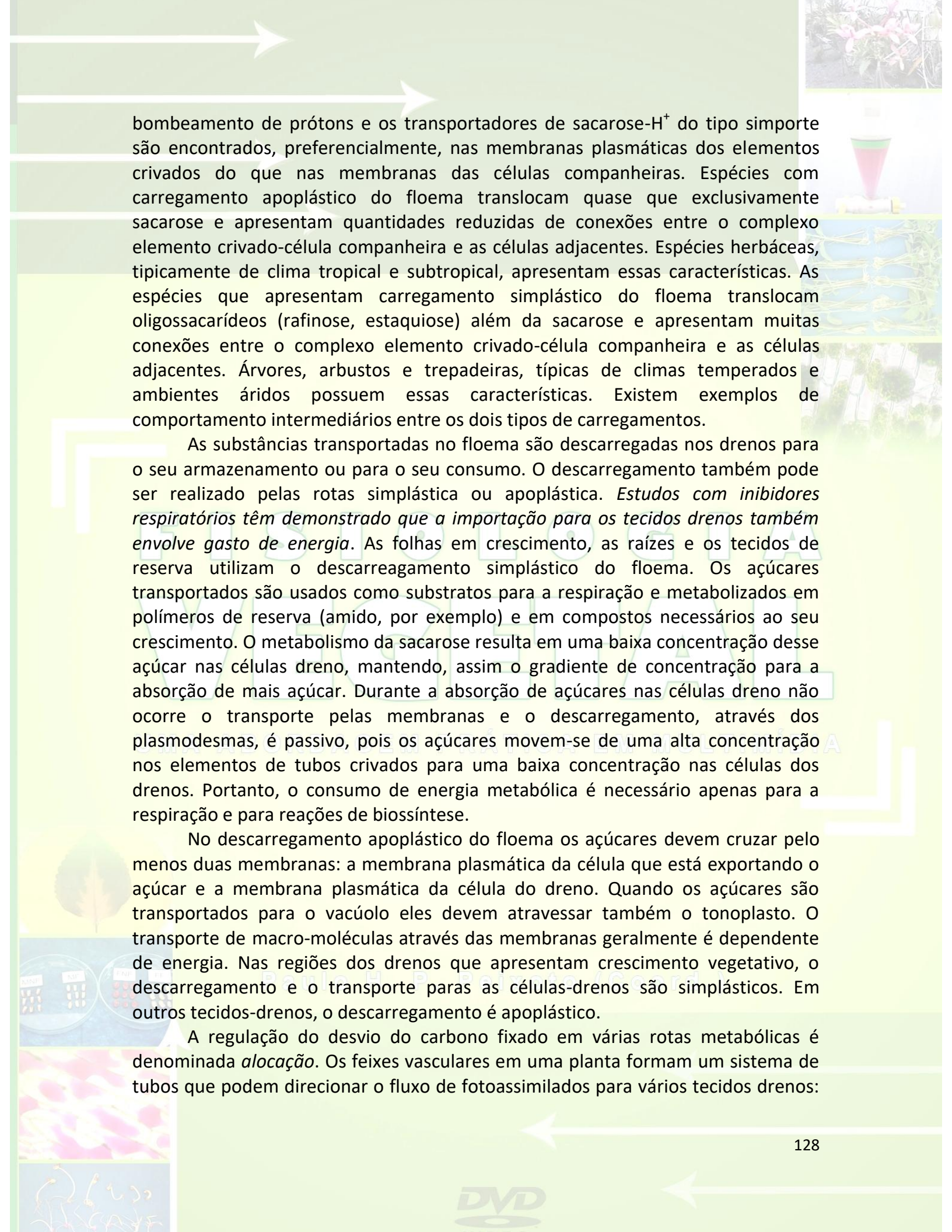
Esse mecanismo teórico é o mais aceito para explicar a translocação da seiva no floema das angiospermas. Nas gimnospermas, pouca informação é disponível, sendo essas interpretações baseadas em eletromicrografias. As áreas crivadas nessas plantas são diferentes das observadas em angiospermas, sendo relativamente pouco especializadas. Elas, aparentemente, não apresentam poros abertos, o que é uma pressuposição fundamental para a aceitação da Teoria de Münch. Embora tais eletromicrografias possam ser artefatos e não a realidade dos tecidos intactos, a translocação em gimnospermas pode realmente envolver algum outro mecanismo, o que requer maiores investigações.

Carregamento e Descarregamento do Floema:

Várias etapas de transporte estão envolvidas no movimento dos fotoassimilados no mesofilo dos cloroplastos até os elementos crivados das folhas maduras, o que se denomina *carregamento do floema*. As trioses fosfato (3-PGAlD e DHAP) produzidas durante a fotossíntese são translocadas dos cloroplastos para o citossol, onde são convertidas em sacarose. À noite, os carbonos do amido primário armazenado deixam o cloroplasto, provavelmente na forma de glicose, sendo convertidos em sacarose e dessa forma para outros açúcares. A sacarose move-se do mesofilo para os elementos crivados adjacentes nas nervuras das folhas. Esta rota de curta distância normalmente corresponde ao diâmetro de duas ou três células. Em processo denominado carregamento dos elementos crivados, os açúcares são transportados para os elementos crivados e para as células companheiras. Na maioria das espécies estudadas, os açúcares concentram-se mais nas células dos elementos crivados e das células companheiras do que nas células do mesofilo, o que caracteriza a ocorrência de transporte contra o gradiente de concentração e, portanto, o concurso de energia metabólica. Em beterraba, o potencial osmótico das células do mesofilo é aproximadamente - 1,3 MPa e o potencial osmótico dos elementos crivados e das células companheiras é cerca de - 3,0 MPa. A dependência de concurso de energia metabólica (transporte ativo) para esse processo é evidenciada pela inibição do carregamento do floema em resposta à adição de inibidores respiratórios ou a temperaturas baixas. Em contraste, outros metabólitos como os ácidos orgânicos e os hormônios entram passivamente nos elementos crivados.

Uma vez dentro dos elementos crivados, a sacarose e outros solutos são translocados para longe da fonte, em processo denominado *exportação*. A translocação por meio do sistema vascular para o dreno é referida como *transporte a longa distância*. Os açúcares podem se mover das células do mesofilo para os elementos crivados através do *simploste* (via plasmodesmas) ou podem passar para o *apoplasto* em pontos da rota do floema. Nesse último caso, os açúcares são ativamente carregados do apoplasto para os elementos crivados e células companheiras por um transportador seletivo acionado por energia, estando esse translocador localizado nas membranas plasmáticas das células.

Na rota *apoplástica*, um *carregador de sacarose-H⁺* do tipo *simporte* parece ser o mediador do transporte de sacarose do apoplasto para o complexo elemento crivado-célula companheira. Evidências indicam que o *gradiente de prótons é a força motriz para o carregamento apoplástico da sacarose*, o qual é gerado por uma *bomba de prótons com consumo de ATP*. A *energia dissipada pelos prótons no movimento de retorno para a célula é usada para absorver o substrato, no caso a sacarose*. Tal fato é comprovado pela redução da quantidade de sacarose absorvida em resposta ao aumento do pH do apoplasto. As ATPases de

The background of the page features a collage of scientific and biological images. At the top, there are two white arrows pointing to the right. On the right side, there is a small image of a pink flower, a diagram of a plant's vascular system showing xylem and phloem, and a photograph of a tree. At the bottom, there are images of a microscope, a leaf, and a diagram of a plant's vascular system. The text is overlaid on this background.

bombeamento de prótons e os transportadores de sacarose- H^+ do tipo simporte são encontrados, preferencialmente, nas membranas plasmáticas dos elementos crivados do que nas membranas das células companheiras. Espécies com carregamento apoplástico do floema translocam quase que exclusivamente sacarose e apresentam quantidades reduzidas de conexões entre o complexo elemento crivado-célula companheira e as células adjacentes. Espécies herbáceas, tipicamente de clima tropical e subtropical, apresentam essas características. As espécies que apresentam carregamento simplástico do floema translocam oligossacarídeos (rafinose, estaquiose) além da sacarose e apresentam muitas conexões entre o complexo elemento crivado-célula companheira e as células adjacentes. Árvores, arbustos e trepadeiras, típicas de climas temperados e ambientes áridos possuem essas características. Existem exemplos de comportamento intermediários entre os dois tipos de carregamentos.

As substâncias transportadas no floema são descarregadas nos drenos para o seu armazenamento ou para o seu consumo. O descarregamento também pode ser realizado pelas rotas simplástica ou apoplástica. *Estudos com inibidores respiratórios têm demonstrado que a importação para os tecidos drenos também envolve gasto de energia.* As folhas em crescimento, as raízes e os tecidos de reserva utilizam o descarregamento simplástico do floema. Os açúcares transportados são usados como substratos para a respiração e metabolizados em polímeros de reserva (amido, por exemplo) e em compostos necessários ao seu crescimento. O metabolismo da sacarose resulta em uma baixa concentração desse açúcar nas células dreno, mantendo, assim o gradiente de concentração para a absorção de mais açúcar. Durante a absorção de açúcares nas células dreno não ocorre o transporte pelas membranas e o descarregamento, através dos plasmodesmas, é passivo, pois os açúcares movem-se de uma alta concentração nos elementos de tubos crivados para uma baixa concentração nas células dos drenos. Portanto, o consumo de energia metabólica é necessário apenas para a respiração e para reações de biossíntese.

No descarregamento apoplástico do floema os açúcares devem cruzar pelo menos duas membranas: a membrana plasmática da célula que está exportando o açúcar e a membrana plasmática da célula do dreno. Quando os açúcares são transportados para o vacúolo eles devem atravessar também o tonoplasto. O transporte de macro-moléculas através das membranas geralmente é dependente de energia. Nas regiões dos drenos que apresentam crescimento vegetativo, o descarregamento e o transporte para as células-drenos são simplásticos. Em outros tecidos-drenos, o descarregamento é apoplástico.

A regulação do desvio do carbono fixado em várias rotas metabólicas é denominada *alocação*. Os feixes vasculares em uma planta formam um sistema de tubos que podem direcionar o fluxo de fotoassimilados para vários tecidos drenos:

folhas jovens, caules, raízes, frutos ou sementes. Entretanto, o sistema vascular é frequentemente muito interconectado, formando uma rede aberta, que permite a comunicação entre as folhas-fonte e os múltiplos drenos. A distribuição diferencial de fotoassimilados na planta entre os diferentes drenos é denominada *partição*. A *alocação* inclui a reserva, a utilização e o transporte do carbono fixado. O carbono fixado em uma célula-fonte pode ser usado para síntese de compostos de reserva (amido), para a utilização metabólica (necessidades energéticas) ou para a síntese dos compostos transportados.

Quanto maior a capacidade de um dreno em estocar ou metabolizar os açúcares importados durante o processo de alocação, maior será a sua capacidade de competir pelo assimilado que está sendo exportado. O processo de partição determina os padrões de crescimento na planta e tal crescimento deve ser equilibrado entre a parte aérea (produtividade fotossintética) e as raízes (absorção de água e nutrientes minerais). Os mensageiros químicos são importantes na sinalização para o carregamento e descarregamento do floema nas fontes e nos drenos. O entendimento do processo de partição permite que os especialistas em melhoramento vegetal selecionem e desenvolvam variedades que apresentam maior taxa de transporte para as porções de interesse na planta. Os aumentos na taxa de fotossíntese nas folhas-fonte geralmente resultam em aumento na taxa de translocação a partir da fonte. Os pontos de controle para a alocação de fotoassimilados incluem a regeneração de intermediários do Ciclo C_3 (nos cloroplastos), a síntese do amido (nos cloroplastos) e a síntese de sacarose (no citossol).

Estimativas das Forças das Fontes e dos Drenos de Assimilados:

Diferentes experimentos indicam que a *intensidade de atividade* nas fontes e nos *drenos* de assimilados dependem tanto do *tamanho* e quanto da *atividade*. Nesse caso, a força da fonte (medida da produção/mobilização de assimilados) e a força do dreno (medida da utilização/armazenamento de assimilados) apresentam dois componentes: a *magnitude* (tamanho) e a *intensidade* (atividade). Portanto, para determinarmos as forças das fontes e dos drenos devemos considerar as seguintes equações:

Força da Fonte = tamanho x atividade	Força do Dreno = tamanho x atividade
Força da Fonte (g/dia) = Área foliar (dm^2) x TAL* (g/ dm^2 /dia)	Força do Dreno Fonte (g/dia) = Peso do fruto (g) x TCR* (g/g/dia)
*TAL = Taxa assimilatória líquida	*TCR = Taxa de crescimento relativo

Taxa de movimento de assimilados:

A taxa de movimento de materiais nos elementos crivados pode ser expressa de duas maneiras: em função do volume de seiva translocada ou em

termos da massa. Ambos levam em consideração a seção transversal do tubo. Em termos de fluxo de volume a unidade é $m^3 m^{-2} h^{-1}$ e em fluxo de massa a unidade passa a ser $g m^{-2} h^{-1}$. Em termos gerais, a taxa de fluxo de massa pode variar de 1 - 15 g de carboidratos $m^{-2} h^{-1}$. A velocidade de fluxo varia bastante conforme a espécie, como pode ser observada na tabela a seguir:

Espécie	Velocidade (cm hora ⁻¹)
Cana-de-açúcar	84 – 270
soja	100
uva	60
beterraba	85 – 100

Direção do Movimento de Assimilados:

A direção do transporte sempre será da fonte em direção ao dreno. O movimento pode ser basípeto (do ápice para base), acrópetero (da base para o ápice) ou radial (lateral). O movimento de seiva no floema pode ser bidirecional, mas, nesse caso, será realizado através de diferentes tubos crivados.

Evidências das Fontes e Drenos afetando a Translocação:

As folhas apicais translocam mais para os ápices, enquanto as folhas basais translocam mais para as bases. As folhas intermediárias translocam tanto no sentido basípeto quanto no acrópetero. A remoção de uma folha (fonte) aumenta a atividade das folhas remanescentes. Em cana-de-açúcar, por exemplo, a formação de filhotes provoca maior translocação para esses drenos ativos (que não acumulam sacarose), reduzindo a produção. O mesmo ocorre com os “ramos-ladrão” de cafeeiro.

O poder de competição dos drenos está relacionado à taxa de fluxo e à direção do transporte. Durante o desenvolvimento das plantas ocorrem mudanças no poder de competição e na direção do transporte. Durante o crescimento vegetativo, as prioridades são para os meristemas radiculares e para os meristemas da parte aérea (incluindo o engrossamento nas angiospermas). Na época da reprodução, as flores, os frutos e as sementes passam a ser prioridade, reduzindo o crescimento vegetativo.

Um experimento desenvolvido por *Peel et al. (1970)* exemplifica bem o poder de competição dos órgãos e a força dos drenos. Eles utilizaram plantas de salgueiro para estudar esse fenômeno. Inicialmente, eles retiraram uma faixa de casca no caule da planta. De um dos lados eles colocaram uma colônia contendo poucos pulgões presa à planta. Do outro lado, eles colocaram uma colônia com um número muito maior de pulgões. Em seguida, eles forneceram $^{14}CO_2$ às plantas. Após algum tempo de fotossíntese e de translocação dos assimilados, eles mediram a radioatividade num mesmo número de pulgões das duas colônias. Após

a análise, eles verificaram que a *maior radioatividade foi encontrada nos pulgões da colônia grande*, o que os permitiu concluir que, na *colônia pequena*, os *fotoassimilados* eram *perdidos* (por esgotamento) durante o percurso. Por sua vez, na *colônia grande*, por esta corresponder a um *dreno forte*, ocorreu uma menor distribuição radial e uma maior taxa de absorção de assimilados. Como ressaltamos anteriormente, o tamanho e a atividade do dreno apresentam influência direta sobre a taxa e direção do fluxo de assimilados (diretamente proporcional). Em função disso, a força da colônia grande de pulgões se manifestou devido ao seu maior tamanho (número de indivíduos) e, conseqüentemente, à maior intensidade (atividade) de sucção da seiva do floema. Esses resultados explicam, por exemplo, o procedimento agrônômico conhecido como raleio ou desbaste de frutos, onde um grande número de frutos, ainda pequenos, é eliminado (raleados, desbatados) da planta, possibilitando que os frutos remanescentes cresçam bem mais do que eles cresceriam se todos os frutos fossem mantidos na planta. Ou seja, o *número de drenos é reduzido*, mas o *“tamanho” da fonte* de assimilados (quantidade de folhas) é *mantido*, o que *resulta numa menor partição de assimilados*.

Nutrição Mineral:

Além dos elementos gasosos obtidos da atmosfera, para a sua sobrevivência as plantas também necessitam absorver água e elementos minerais provenientes do solo. Essas substâncias, necessárias às reações químicas que ocorrem nos vegetais, são retirados dos solos pelas raízes e distribuídos na planta através dos tecidos de condução. Depois de transportados na planta, os nutrientes podem ser utilizados na fotossíntese, na síntese de aminoácidos, de vitaminas, de enzimas e de outras substâncias. O solo não tem como função apenas fornecer elementos químicos necessários ao metabolismo vegetal. Ele também está envolvido na sustentação das plantas, no armazenamento de água, além de propiciar um ambiente gasoso conveniente para o desenvolvimento do sistema radicular. Os solos disponibilizam pelo menos três fatores fundamentais para o crescimento das plantas: a *estrutura*, proporcionada pelos diferentes constituintes físicos do solo (areia, silte e argila), a *água* e o *ar*. A capacidade de armazenamento de água no solo depende do tipo de solo (*argiloso ou arenoso*), das precipitações atmosféricas (*chuvas*) e/ou da frequência das regas (irrigações). Os solos *arenosos* apresentam *menor* capacidade de *retenção* de água, drenando mais rapidamente, enquanto que os solos *argilosos retêm mais* a água, *drenando menos*. A *matéria orgânica* contribui para a retenção de água, principalmente em solos arenosos. Para o crescimento das plantas sob cultivo agrícola os solos arenosos são melhores, desde que se tenha boa disponibilidade de água.

Os nutrientes inorgânicos utilizados pelas plantas têm origem na atmosfera e, principalmente, no intemperismo das rochas da crosta terrestre. Dois ou mais

elementos químicos formam os minerais. A rocha é um agregado sólido que ocorre naturalmente, sendo constituído por um ou mais minerais ou mineraloides. A ação do *intemperismo* faz com que as rochas ígneas sejam decompostas liberando componentes solúveis e componentes insolúveis que podem ser transportados pelo vento ou pela água, formando depósitos em outros lugares, originando as rochas sedimentares. Já as rochas metamórficas se originam de outras rochas submetidas a grandes pressões e temperaturas.

O solo apresenta camadas verticais que variam na cor, na quantidade de matéria orgânica distribuída, na porosidade, na estrutura e na extensão do intemperismo. Essas camadas são conhecidas como *horizontes*. O horizonte A é a *camada mais superficial* onde há um *acúmulo de húmus* e onde ocorre maior *atividade física, química e biológica*. Nesse horizonte se encontram um grande número de minhocas, insetos, artrópodes, protistas, nematóides e organismos decompositores como bactérias e fungos. O horizonte B contém *menos material orgânico* e não é tão atingido pelo intemperismo como o horizonte A. É tipicamente uma região de deposição. A água que penetra no solo pelo horizonte A carrega uma grande variedade de material orgânico para essa camada. O horizonte C é a *base do solo*, sendo composto por *rochas intemperizadas e minerais* a partir dos quais o verdadeiro solo dos horizontes superiores é formado.

A partir do intemperismo das rochas um grande número de elementos minerais é formado. Esses elementos encontram-se presentes nos solos (na *solução do solo*) em diferentes concentrações. Todavia, diversos estudos evidenciaram que nem todo elemento encontrado no solo e/ou nos tecidos das plantas são essenciais ao seu metabolismo. Alguns elementos minerais encontrados nos tecidos vegetais são tóxicos, causando problemas para o metabolismo das plantas, o que evidencia uma seletividade relativamente baixa à entrada de elementos minerais através das raízes. Em decorrência disso, estudos realizados a partir da década de 50 resultaram no estabelecimento de *critérios* para a o estabelecimento da *essencialidade* dos elementos minerais para o metabolismo das plantas. Para que os elementos minerais considerados essenciais fossem incluídos nessa categoria, eles deveriam atender a três critérios (critérios indiretos de essencialidade). Segundo esses critérios:

- 1) *na ausência do elemento a planta não completa o seu ciclo de vida;*
- 2) *o elemento não pode ser substituído por nenhum outro;*
- 3) *o elemento deve ter um efeito direto na vida da planta e não exercer apenas o papel de, com a sua presença no meio, neutralizar efeitos físicos, químicos ou biológicos desfavoráveis para o vegetal.*

A *demonstração* da essencialidade dos elementos em obediência aos critérios indiretos foi realizada experimentalmente do seguinte modo:

- 1) Inicialmente a planta era cultivada em solução nutritiva **na presença ou**

na ausência do elemento cuja essencialidade se procurava. Se a planta mostrava anormalidades visíveis e depois morria, o passo primeiro havia sido dado;

2) Então, se na falta do elemento em questão e na presença de outros elementos que apresentassem características químicas muito próximas, a planta também morresse, isto significava que ele não podia ser **substituído** por nenhum outro;

3) Finalmente, se o elemento em estudo, ausente da solução nutritiva, **fosse fornecido às folhas e com isso garantisse o crescimento normal da planta**, ficava então evidenciado que ele **participava diretamente no metabolismo do vegetal**, não estando, com sua presença, apenas neutralizando condições desfavoráveis presentes, porventura, no sistema radicular, sendo, portanto, **essencial**.

Em função dessas observações, conclui-se que todo elemento essencial deve estar disponível para absorção pelas raízes (ou pelas folhas) das plantas, o que resulta na sua presença nos seus tecidos. Contudo, nem todo elemento mineral encontrado nos tecidos das plantas é essencial. A partir desses estudos iniciais relacionados à nutrição mineral, 13 elementos oriundos do solo são, até o momento, considerados essenciais (excluem-se os elementos provenientes da água, do oxigênio e do gás carbônico). Esses elementos foram agrupados em duas classes: os *macronutrientes* e os *micronutrientes*. Essa separação considera critérios quantitativos. Os *macronutrientes* são *necessários em maior quantidade e também encontrados em maior quantidade nos tecidos das plantas*. Em contraste, os *micronutrientes* são *necessários em menor quantidade e também encontrados em menor quantidade nos tecidos das plantas*. As tabelas a seguir apresentam os elementos minerais essenciais (macro e micronutrientes), a forma iônica absorvida, algumas das suas funções metabólicas e alguns dos compostos que apresentam esses elementos em sua molécula.

Macronutrientes:

Elemento	Principal forma na qual o elemento é absorvido:	Concentração usual nos tecidos (%)	Principais funções ou compostos que apresentam o elemento em sua estrutura
Nitrogênio	NO_3^- ou NH_4^+	$\pm 1-4$	Componente de aminoácidos, proteínas, nucleotídeos, ácidos nucléicos, clorofilas e coenzimas.
Fósforo	H_2PO_4^- ou HPO_4^{2-}	0,1-0,8	Armazenamento e transferência de energia (ATP e ADP), componentes de compostos fosfatados ácidos nucléicos, coenzimas e fosfolipídios.
Potássio	K^+	0,5-6	Predomina na forma iônica. Envolvido na osmose e no balanço iônico, na abertura e fechamento estomático e em alguns movimentos násticos; ativador enzimático, síntese e estabilidade de proteínas.
Cálcio	Ca^{2+}	0,2-3,5	Ativação e regulação enzimática (mensageiro secundário), componente da parede celular (pectato de cálcio, fitato), armazenamento (carbonato, oxalato), permeabilidade de membranas; componente da calmodulina.

Magnésio	Mg ²⁺	0,1-0,8	Ativação enzimática, estabilidade de ribossomos, parte importante da molécula de clorofila.
Enxofre	SO ₄ ²⁻	0,05-1	Grupo ativo de proteínas, enzimas e da coenzima A, componente de aminoácidos (cisteína, cistina, metionina).

Micronutrientes:

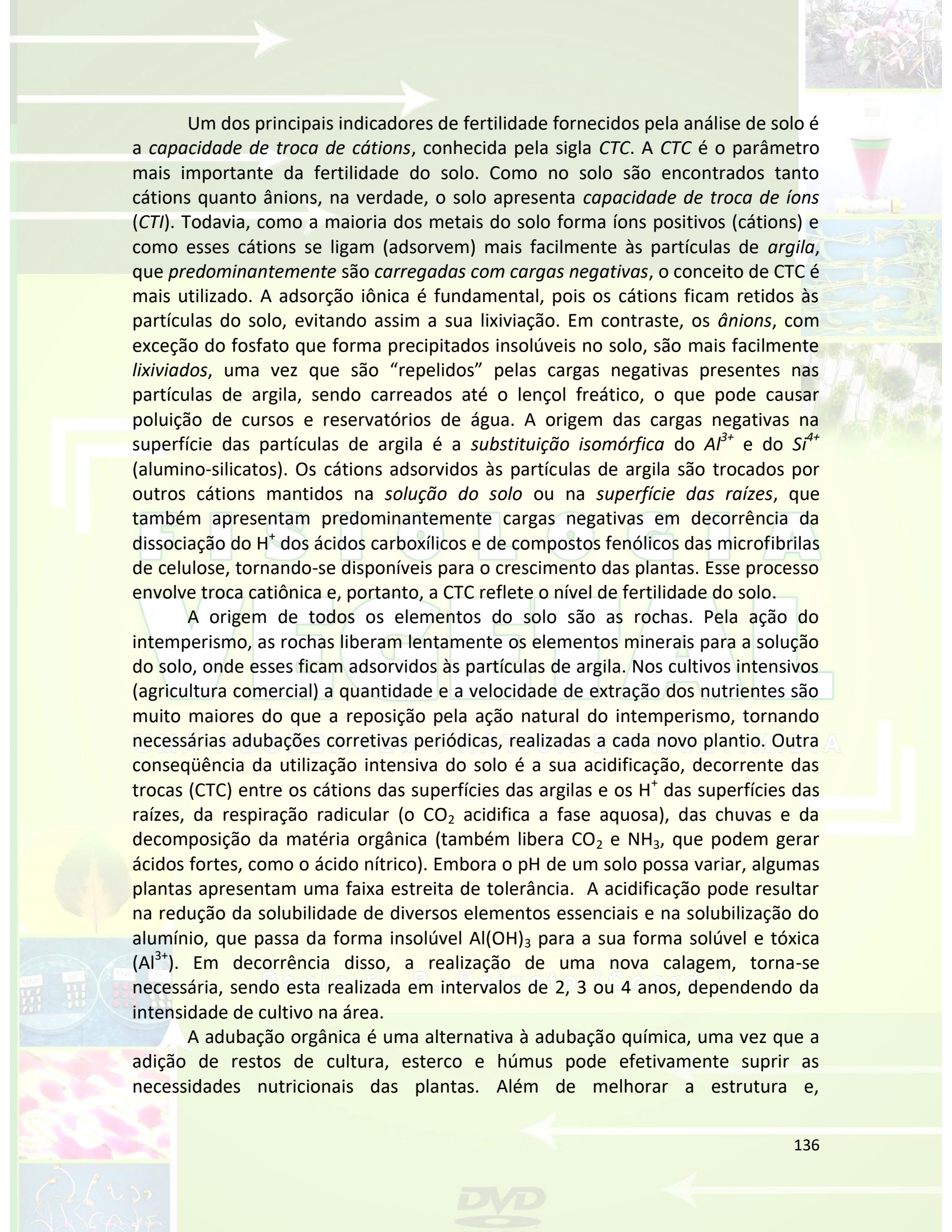
Elemento	Principal forma na qual o elemento é absorvido:	Concentração usual nos tecidos (ppm)	Principais funções ou compostos que apresentam o elemento em sua estrutura
Ferro	Fe ²⁺ ou Fe ³⁺	25-300	Necessário á síntese da clorofila; grupo ativo em enzimas e em transportadores de elétrons (citocromos e ferredoxina), componente de enzimas (catalase, peroxidase, redutase do nitrato, nitrogenase, redutase de sulfito).
Cloro	Cl ⁻	100-10.000	Envolvido na osmose e no balanço iônico; provavelmente essencial para as reações fotossintéticas que produzem oxigênio (complexo de evolução do oxigênio); envolvido na abertura e no fechamento estomático.
Cobre	Cu ²⁺	4-30	Ativador ou componente de algumas enzimas (polifenoloxidase, SOD), componente da fotossíntese (plastocianina).
Manganês	Mn ²⁺	15-800	Fotossíntese (complexo de evolução do oxigênio); necessário à integridade dos cloroplastos; metabolismo de ácidos orgânicos; componente de enzimas (SOD).
Zinco	Zn ²⁺	15-100	Ativador ou componente de muitas enzimas (anidrase carbônica, aldolase, SOD).
Molibdênio	MoO ₄ ²⁻	0,1-0,5	Metabolismo do nitrogênio: necessário para o processo de fixação biológica do nitrogênio (nitrogenase) e ao processo de redução do nitrato (redutase do nitrato).
Boro	B(OH) ₃ ou B(OH) ₄ ⁻	5-75	Influência na utilização do Ca ²⁺ , na síntese de ácidos nucléicos e na integridade de membranas e no transporte de carboidratos.
Cobalto*	Co ²⁺	Traço	Necessário aos organismos fixadores de nitrogênio.
Sódio*	Na ²⁺	Traço	Não essencial para a maioria das plantas, sendo tóxico para muitas espécies. Envolvido no balanço iônico e osmótico em plantas de desertos e de mangues; necessário para todas as C ₄ (embora a deficiência de Na ²⁺ seja rara).
Níquel *	Ni ²⁺	Traço	Componente da enzima Urease

*Essencial somente para algumas espécies.

A ausência desses elementos pode ocasionar *deficiências nutricionais*, cujos sintomas são bastante variáveis, desde crescimento reduzido dos ramos e folhas até a clorose (folhas amarelas devido a perda ou redução da clorofila) ou necrose (morte localizada dos tecidos). Os sintomas de deficiência dependem não apenas do papel exercido pelo elemento na planta, mas também da sua mobilidade no floema. Por exemplo, no caso da deficiência de magnésio, cuja presença é fundamental para as moléculas da clorofila, as folhas mais jovens são capazes de receber o magnésio das folhas mais velhas, sendo esse elemento transportado pelo floema. Quando o elemento químico possui mobilidade no floema (floema-móvel) os sintomas da sua deficiência ocorrem *primeiro* nas partes velhas (folhas) das plantas. Outros exemplos de elementos móveis no floema incluem o fósforo, o potássio e o nitrogênio. Em contraste, alguns elementos apresentam baixa mobilidade nesse tecido de condução (ferro, manganês, zinco, cobre e molibdênio), existindo, ainda, aqueles elementos que são imóveis no floema, como o cálcio e o boro. Os sintomas de deficiência nutricional desses elementos aparecem *primeiro* nas partes novas (meristemas) das plantas.

Fertilidade do Solo:

Na agricultura comercial, antes do plantio de qualquer espécie vegetal é realizada a *análise do solo*. Essa análise deve abranger toda a área a ser plantada e levar em conta características do terreno, como declividade (plano, inclinado), coloração (claro, escuro ou intermediário), umidade (terra firme ou várzea) e textura (arenoso ou argiloso). Após a coleta das sub-amostras (20x20x20 cm), uma amostra composta de aproximadamente 1 kg deve ser preparada e encaminhada para Laboratórios de Análise de Solos, geralmente localizados nas Universidades com perfil agrícola e em Órgãos Governamentais relacionados à Agricultura e Pecuária. Após a definição da(s) espécie(s) que a ser(ão) cultivada(s) na(s) área(s) e de posse da(s) análise(s) do solo, o primeiro passo é a verificação da fertilidade (quantidade de alguns nutrientes e a CTC), acidez e a presença de alumínio tóxico. Quando os solos são ácidos e, principalmente, sendo detectada a presença de alumínio tóxico, deverá ser realizada a *calagem*, processo que consiste na *aplicação de calcário* (calcítico ou dolomítico), técnica realizada pelo menos dois meses antes do plantio. Em *função dos resultados da análise do solo* e sendo constatada a necessidade de correção do solo, *durante o plantio* deverá ser realizada a *adubação*, considerando as quantidades existentes dos elementos no solo e a cultura a ser estabelecida. A calagem tem por objetivos aumentar o pH do solo, que, por sua vez, interfere sobre a solubilidade dos elementos essenciais e, provocar a imobilização da principal forma tóxica do alumínio (Al^{3+}), que se precipita como $Al(OH)_3$, uma forma insolúvel e que, portanto, não causa toxicidade para o sistema radicular.



Um dos principais indicadores de fertilidade fornecidos pela análise de solo é a *capacidade de troca de cátions*, conhecida pela sigla *CTC*. A *CTC* é o parâmetro mais importante da fertilidade do solo. Como no solo são encontrados tanto cátions quanto ânions, na verdade, o solo apresenta *capacidade de troca de íons* (*CTI*). Todavia, como a maioria dos metais do solo forma íons positivos (cátions) e como esses cátions se ligam (adsorvem) mais facilmente às partículas de *argila*, que *predominantemente* são *carregadas com cargas negativas*, o conceito de *CTC* é mais utilizado. A adsorção iônica é fundamental, pois os cátions ficam retidos às partículas do solo, evitando assim a sua lixiviação. Em contraste, os *ânions*, com exceção do fosfato que forma precipitados insolúveis no solo, são mais facilmente *lixiviados*, uma vez que são “repelidos” pelas cargas negativas presentes nas partículas de argila, sendo carregados até o lençol freático, o que pode causar poluição de cursos e reservatórios de água. A origem das cargas negativas na superfície das partículas de argila é a *substituição isomórfica* do Al^{3+} e do Si^{4+} (alumino-silicatos). Os cátions adsorvidos às partículas de argila são trocados por outros cátions mantidos na *solução do solo* ou na *superfície das raízes*, que também apresentam predominantemente cargas negativas em decorrência da dissociação do H^+ dos ácidos carboxílicos e de compostos fenólicos das microfibrilas de celulose, tornando-se disponíveis para o crescimento das plantas. Esse processo envolve troca catiônica e, portanto, a *CTC* reflete o nível de fertilidade do solo.

A origem de todos os elementos do solo são as rochas. Pela ação do intemperismo, as rochas liberam lentamente os elementos minerais para a solução do solo, onde esses ficam adsorvidos às partículas de argila. Nos cultivos intensivos (agricultura comercial) a quantidade e a velocidade de extração dos nutrientes são muito maiores do que a reposição pela ação natural do intemperismo, tornando necessárias adubações corretivas periódicas, realizadas a cada novo plantio. Outra consequência da utilização intensiva do solo é a sua acidificação, decorrente das trocas (*CTC*) entre os cátions das superfícies das argilas e os H^+ das superfícies das raízes, da respiração radicular (o CO_2 acidifica a fase aquosa), das chuvas e da decomposição da matéria orgânica (também libera CO_2 e NH_3 , que podem gerar ácidos fortes, como o ácido nítrico). Embora o pH de um solo possa variar, algumas plantas apresentam uma faixa estreita de tolerância. A acidificação pode resultar na redução da solubilidade de diversos elementos essenciais e na solubilização do alumínio, que passa da forma insolúvel $Al(OH)_3$ para a sua forma solúvel e tóxica (Al^{3+}). Em decorrência disso, a realização de uma nova calagem, torna-se necessária, sendo esta realizada em intervalos de 2, 3 ou 4 anos, dependendo da intensidade de cultivo na área.

A adubação orgânica é uma alternativa à adubação química, uma vez que a adição de restos de cultura, esterco e húmus pode efetivamente suprir as necessidades nutricionais das plantas. Além de melhorar a estrutura e,

consequentemente, a capacidade de retenção de água do solo, a adubação orgânica pode fornecer os elementos essenciais às plantas. Todavia, para que a matéria orgânica possa efetivamente contribuir como fonte de nutrientes para o solo é necessário que ela seja **decomposta** e **mineralizada**, o que ocorre com a participação de diversos microorganismos do solo. É exatamente por esse motivo que uma queimada aumenta a fertilidade do solo, uma vez que ela aumenta muito a velocidade de degradação da matéria orgânica, transformando-a em cinzas e promovendo a sua mineralização. As *queimadas* são *processos importantes* em *ecossistemas naturais*, *umentando a velocidade de ciclagem dos nutrientes*. Todavia, quando realizada de modo intensivo, as queimadas levam ao empobrecimento dos solos, uma vez que elas volatilizam alguns nutrientes, além de matar microorganismos e promover a erosão do solo. É em decorrência do aumento inicial na produtividade (pela mineralização da matéria orgânica) que os leigos apostam nessa “técnica” de preparo do solo para o plantio, efetuando repetidas queimadas e, a cada uma delas, não entendendo o porquê da redução na produtividade da área e do empobrecimento progressivo do solo.

Micorrizas são *associações simbióticas* entres as *raízes* das plantas e algumas *espécies de fungos*. Existem dois tipos de micorrizas: as *endo-micorrizas* (colonizam o interior das raízes, principalmente o córtex; são conhecidas como micorrizas vesículo-arbusculares = VAM) e as *ecto-micorrizas* (somente se associam à superfície externa das raízes). As micorrizas têm um importante papel na absorção de água e de alguns nutrientes, principalmente do fósforo, e de micronutrientes como o manganês, o cobre e o zinco. A ação das micorrizas sobre o aumento da absorção do fósforo está relacionada à presença de fosfatases, enzimas que aumentam a solubilidade desse elemento, que normalmente encontra-se insolúvel no solo, o que dificulta a sua absorção.

Como resultado da CTC entre as plantas e os solos, a *fitorremediação* vem sendo empregada com o objetivo de se eliminar elementos tóxicos do solo utilizando-se o plantio de espécies tolerantes (*hiperacumuladoras*) ou não ao poluente. Pela técnica, grandes extensões de área podem ser “remediadas” ou limpas de determinados elementos tóxicos (matéria orgânica em ambientes aquáticos, íons metálicos, metais pesados, elementos radioativos, etc.). As espécies escolhidas são plantadas ou cultivadas na área contaminada e em função da absorção radicular ou foliar (plantas aquáticas), as plantas são capazes de eliminar total ou parcialmente o elemento do ambiente, “seqüestrando” o mesmo em seus tecidos. Posteriormente, as plantas são arrancadas ou coletadas e, em seguida, incineradas sob condições controladas, aumentando a eficiente de “limpeza” da substância poluidora do ambiente. Três exemplos importantes nessa linha de estudos podem ser destacados: a utilização do aguapé como filtros biológico na Lagoa da Pampulha, em Belo Horizonte (o aguapé se tornou uma praga pelo

excesso de esgoto - matéria orgânica - lançado na Lagoa); a fitorremediação para eliminação do Agente Laranja no Vietnã; e a fitorremediação para elementos radioativos no acidente nuclear de Chernobyl.

Movimento dos Íons entre o Solo e as Raízes:

A absorção iônica está intimamente relacionada à absorção de água, sendo estes eventos paralelos. Para serem absorvidos, os íons devem estar obrigatoriamente solúveis em água. Em função disso, as rotas através das raízes pelas quais os íons se movimentam até serem absorvidos são as mesmas que a água percorre: o *apoplasto* e o *simplasto*. O apoplasto (ou Espaço Livre Aparente = ELA) consiste em um sistema interconectado de paredes celulares e espaços intercelulares que permitem o livre movimento de água e solutos (íons), correspondendo de 10-15% do volume das raízes. O ELA compreende a região do córtex da raiz, desde a epiderme até endoderme (faixa de Caspari). Nesse ambiente, o movimento da solução (H_2O + íons) é passivo (sem gasto de energia). Enquanto se encontra no ELA, o nutriente não foi efetivamente absorvido. O outro caminho possível, o *simplasto*, corresponde ao "*continuum citoplasmático*", que existe graças à presença dos plasmodesmas, estruturas que permitem a interconexão entre células adjacentes. Para que um elemento seja absorvido (entre no simplasma), há necessidade de gasto de energia (pelo menos para os ânions). Essas duas rotas não são exclusivas. Provavelmente, os elementos se movimentam até certa distância através do apoplasto (maior facilidade) até um "sítio de absorção", onde o mesmo entra no simplasto.

Para a absorção dos íons nos tecidos das raízes, há necessidade de gasto de energia. Em decorrência da predominância de *cargas negativas no citossol* (potencial de membrana gerado pela ação das H^+ -ATPase), a absorção dos *ânions* ocorre através de *mecanismos ativos* (com gasto de energia), uma vez que eles são transportados contra o gradiente de cargas. Após a absorção por transporte ativo dos ânions, os *cátions* são absorvidos através de *transporte passivo*, mas *dependente de energia*, o que ocorre em resposta ao *balanço elétrico de cargas* no citossol. Como os ânions e os cátions são armazenados no vacúolo das células de parênquima localizadas nas raízes (ao redor dos tecidos de condução), a *pressão osmótica* nesses tecidos aumenta, fazendo com que ocorra *fluxo de água do solo para as raízes*. Essa seqüência de eventos é responsável pela absorção de água pelas plantas e resulta, por exemplo, no fenômeno da gutação. Todavia, sabe-se que a gutação apresenta reduzida contribuição para o transporte de íons (e de água) em plantas muito altas, sendo a transpiração o principal mecanismo de transporte da água e, conseqüentemente, dos íons nela solubilizados.

Duas hipóteses são aceitas para explicar o transporte ativo dos ânions através das raízes. Elas envolvem a contribuição de uma ou de duas bombas (proteínas de membrana transportadoras de ânions com gasto de ATP):

- a) *Hipótese da bomba estelar*: por essa hipótese, existe uma única bomba nas células do estelo; ela bombeia ânions para as células do parênquima do xilema que, por sua vez, têm função de acumular os íons e de secretá-los nos vasos do xilema.
- b) *Hipótese das duas bombas*: por essa hipótese duas bombas operariam radialmente no simplasma: uma nas células corticais e, a outra, nas células do parênquima do xilema.

Aparentemente, o funcionamento dessas bombas é controlado por um “sistema do tipo retroalimentador negativo”, sob controle hormonal, que pode “desligar” a(s) bomba(s) iônica(s) em caso de excesso de nutrientes no meio. Todavia, a seletividade e o controle do “desligamento” dessas bombas não são muito precisos e tampouco eficientes. Como consequência, verifica-se a intoxicação e/ou morte das plantas em decorrência da absorção excessiva de elementos essenciais, principalmente de micronutrientes, assim como em resposta à absorção de elementos minerais tóxicos (não-essenciais).

Mecanismos de Ascensão da Seiva Xilemática:

Os elementos minerais, absorvidos com gasto de energia (ânions) ou na dependência dela (cátions), solubilizados em água (absorvida por osmose), são secretados (descarregados) nos vasos do xilema. A endoderme se encarrega de evitar que a seiva xilemática retorne pela ação da gravidade e extravase para o solo através das raízes. Essa seiva contendo água, sais minerais e as demais substâncias metabolizadas produzidas nas raízes são transportados para a parte aérea através do xilema. Esse transporte pode ocorrer com a contribuição de diferentes mecanismos:

a) Corrente transpiratória:

Representa o principal mecanismo de transporte dos elementos minerais e da água (de toda a seiva xilemática) para a parte aérea. Depende diretamente da taxa de transpiração (fluxo em massa), o que está relacionado à disponibilidade de água no solo e à umidade relativa do ar, componentes que afetam diretamente a abertura estomática. Normalmente ocorre sob pressão negativa no xilema.

b) Pressão radicular:

Em decorrência do acúmulo dos íons nas raízes (nas células de parênquima dos tecidos de condução) e da consequente absorção de água (por osmose), existe a possibilidade de que a seiva xilemática seja transportada por *pressão positiva*, gerada nas células das raízes, o que resulta no fenômeno da gutação. Todavia,

como ressaltamos, a ocorrência desse fenômeno se limita à altura de aproximadamente 10 m, além de exigir elevada disponibilidade de água no solo, temperaturas amenas e umidade relativa do ar elevada. Quando a UR_{ar} está alta e a transpiração cai, esse mecanismo passa a ser importante para o transporte para a parte aérea dos elementos que não são solúveis (não retranslocam) no floema, como o cálcio e o boro.

c) *Trocas iônicas:*

Outro mecanismo de transporte envolve trocas iônicas que podem ocorrer em decorrência do fenômeno da adsorção da água e dos elementos solúveis na seiva xilemática às paredes dos vasos do xilema. As paredes dos vasos e dos traqueídeos possuem carga fixas predominantemente negativas, que apresentam maior afinidade aos cátions. Quanto maior a carga do cátion, maior será a sua adsorção às cargas das paredes dos vasos (monovalentes < divalentes < trivalentes).

d) *Transferência lateral de íons:*

A transferência lateral de íons para os elementos do floema também é possível com a participação das *células de transferência*, o que permite a redistribuição dos íons solúveis via floema através da planta.

Redistribuição dos íons no Floema:

A redistribuição dos íons no floema é um mecanismo que permite o transporte dos elementos em todas as direções na planta. Todavia, como ressaltamos, nem todos os elementos essenciais ao metabolismo das plantas são móveis na seiva do floema. Em função de seu pH e da concentração, alguns elementos apresentam baixa solubilidade no floema enquanto outros são quase que completamente imóveis nesse sistema de condução. Quando o elemento químico possui mobilidade no floema (floema-móvel), os sintomas da sua deficiência ocorrem *primeiro* nas partes mais velhas (folhas) da planta, uma vez que esse elemento pode ser desmobilizado dessas porções e transportado, através do floema, para as regiões de crescimento. Como exemplos de elementos móveis no floema destacam-se o nitrogênio, o fósforo, o potássio e o nitrogênio. Por sua vez, o ferro, o manganês, o zinco, o cobre e o molibdênio apresentam baixa mobilidade no floema. No extremo contrário aos elementos móveis no floema, estão o cálcio e o boro, que quase não se movimentam no floema. O cálcio forma complexos insolúveis na seiva do floema, precipitando na forma de $Ca(OH)_2$ ou de $Ca(PO_4)_2$. O boro forma complexos do tipo *cis-diol* que também são insolúveis no floema. Em decorrência dessa baixa mobilidade, os sintomas de deficiência nutricional desses elementos aparecem *primeiro* nas partes novas (meristemas) das plantas, uma vez que o solo ou a solução nutritiva não os possuem em concentração suficiente e os mesmos não podem ser transportados das partes

mais velhas das plantas. Com isso, os meristemas ficam deficientes nesses elementos, que em decorrência de sua participação na estrutura, na integridade das membranas e na composição da parede, resulta na ocorrência de necroses e de morte de brotos apicais (*die back*).

Uso de Soluções Nutritivas em Estudos de Nutrição Mineral:

A maioria dos estudos relacionados à nutrição mineral de plantas e ao estabelecimento da essencialidade dos elementos no metabolismo das plantas foi realizada com a utilização de cultivos em soluções nutritivas. As formulações das soluções nutritivas mais antigas e ainda bastante utilizadas são as de *Hoagland & Arnon*, de *Clark* e de *Long Ashton*.

As principais vantagens da utilização desses sistemas são a definição prévia e a precisão da composição do meio, além de os sistemas radiculares das plantas poderem ser mais facilmente retirados para análises, o que não é possível ou muito fácil quando as plantas são cultivadas no solo. Todavia, esse sistema também apresenta desvantagens, uma vez que as plantas requerem maiores cuidados, além de o mesmo ser relativamente artificial. Para se realizarem estudos envolvendo a nutrição mineral utilizando soluções nutritivas, algumas características específicas devem ser consideradas e determinados cuidados adicionais devem ser adotados:

1) Recipientes:

Os recipientes devem ser de vidro (Pyrex®) ou de polivinil carbonato (PVC). O PVC é mais barato e vem sendo bastante utilizado. Esses recipientes são menos reativos embora também possam interferir pela liberação de micronutrientes ou pela adsorção de elementos da solução as suas paredes. Vidros de boro-silicatos devem ser evitados, pois liberam micronutrientes, especialmente o boro.

2) Água:

A água deve ser destilada e desmineralizada, pois os microorganismos e os nutrientes presentes interferem nos resultados.

3) Sais minerais:

Os sais minerais devem ser de alta pureza (P.A.), evitando-se assim a presença de íons contaminantes.

4) Aeração:

Quando a espécie estudada não é aquática ou tolerante ao alagamento a aeração é obrigatória para se evitar a fermentação.

5) Suporte para as plantas:

Quando a espécie estudada não é aquática (flutuante ou subaquática), para que as plantas não afundem na solução deve ser utilizado algum tipo de suporte, como o poliestireno expandindo (Isopor®) ou cortiças.

6) Iluminação, Temperatura e Umidade Relativa do Ar:

Quando o cultivo é realizado no interior de laboratórios torna-se necessário o fornecimento de iluminação artificial, que deve estar na faixa de radiação fotossinteticamente ativa (50-2000 $\mu\text{moles RFA m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A radiação é obtida com a utilização de lâmpadas fluorescentes dos tipos luz do dia, branca-fria ou *grow-lux* ou com lâmpadas de vapor de sódio, mercúrio, xenon ou alógenas. O fotoperíodo, a temperatura e a URar devem ser ajustados para a espécie em estudo.

Alguns cuidados também são necessários para a condução das plantas em solução nutritiva. O primeiro deles está relacionado ao preparo das soluções estoques e da própria solução nutritiva. Cuidados com a compatibilidade e diluição também devem ser considerados. As plantas devem ser selecionadas e uniformizadas. O pH deve estar entre 4 e 8, sendo a faixa de máxima absorção iônica localizada entre 5 e 7. A relação $\text{NO}_3^- / \text{NH}_4^+$ deve ser de 8:1, pois permite que o pH fique relativamente constante (excesso de NH_4^+ resulta em acidificação muito rápida da solução exigindo correções constantes no pH). A concentração de fósforo deve ser equilibrada, uma vez que o seu excesso causa incompatibilidade, que resulta em precipitação de sais e em toxidez. O ferro deve ser fornecido associado a um agente quelante, como o EDTA ou EGTA, moléculas que formam complexos solúveis e evitam a sua precipitação na forma de hidróxido de ferro ($\text{Fe}^{3+} + 3 \text{OH}^- \rightarrow \text{Fe}(\text{OH})_3$).

Como conseqüências dos estudos de cultivo em solução nutritiva foram desenvolvidas técnicas agronômicas que permitem o cultivo de hortaliças e a produção de frutos em *sistemas "sem solo"*. Todavia, existem algumas diferenças básicas entre as soluções nutritivas e esses sistemas, principalmente relacionadas à qualidade da água e dos sais minerais, que normalmente não são puros, empregando-se na formulação das soluções, na maioria das vezes, adubos e água não-deionizada. Os principais tipos de cultivo sem solo são a *hidroponia* e a *aeroponia*. Na hidroponia, as plantas são cultivadas com suas raízes mergulhadas em solução nutritiva (em estado líquido), o que ocorre de forma contínua ou quase continuamente (lâmina de imersão). Na aeroponia, a solução é aplicada na forma de névoa e as raízes das plantas não entram em contato com a solução nutritiva no estado líquido. A hidroponia é o tipo mais comum de cultivo sem solo e vem sendo empregada (em termos comerciais) para a produção de diferentes espécies de plantas, principalmente para hortaliças como a alface, cebolinha, salsa, rúcula, etc. A principal vantagem dessa técnica é que as plantas não entram em contato com o solo, fonte de grande número de fitopatógenos, principalmente de fungos e bactérias, que reduzem a qualidade. Todavia, esta técnica de cultivo pode trazer alguns problemas. Como as plantas não apresentam um controle muito rigoroso da quantidade de nutrientes absorvidos, o preparo das soluções nutritivas com concentração excessiva de íons resulta em crescimento intenso e mais rápido das

plantas. Todavia, pode ocorrer um acúmulo excessivo de determinados elementos nos seus tecidos. Alguns elementos, em excesso, podem ser tóxicos para humanos, causando problemas de saúde. O nitrogênio, em excesso, nas formas de NO_2^- e/ou NO_3^- , pode causar uma doença em humanos conhecida como *metemoglobinemia*. Essa doença é uma forma grave de anemia causada pela redução, no fígado, do NO_3^- à NO_2^- . Esse, por sua vez, se combina com a hemoglobina, dificultando, por competição, a ligação do oxigênio à molécula provocando distúrbios metabólicos, o que demonstra a necessidade de controle preciso da concentração de elementos na solução nutritiva a fim de se evitar esses problemas.

Ciclos dos Nutrientes:

Os elementos essenciais ao crescimento e desenvolvimento das plantas vasculares estão disponíveis em um suprimento limitado, uma vez que o Planeta Terra é um sistema fechado. Os macronutrientes e os micronutrientes são constantemente reciclados através da decomposição da matéria orgânica proveniente dos corpos de plantas e de animais mortos, retornando ao solo, sendo absorvidos novamente pelas plantas. Cada elemento apresenta um ciclo característico envolvendo a participação de muitos organismos e de sistemas enzimáticos. Alguns ciclos são globais (envolvem elementos que apresentam a forma gasosa), enquanto outros, que envolvem elementos não-gasosos, são de natureza mais localizada. Por englobarem tanto organismos vivos quanto o ambiente físico, estes ciclos também são chamados *ciclos biogeoquímicos*. Nem todos os nutrientes retornam ao solo e ficam disponíveis para o uso vegetal. Alguns se perdem no sistema.

Nitrogênio e o Ciclo do Nitrogênio:

O nitrogênio é o macronutriente encontrado em maior quantidade nos tecidos da planta. A atmosfera terrestre é um grande reservatório de nitrogênio, mas apesar de ser composta por aproximadamente 78% de N_2 , a maioria dos seres vivos não tem a capacidade de usá-lo diretamente para produzir aminoácidos (proteínas) e outras substâncias orgânicas, necessitando de compostos mais reativos como o amônio e o nitrato, presentes no solo. Estes compostos não são tão abundantes quanto o nitrogênio gasoso, e por isso a escassez de nitrogênio nos solos é, normalmente, o principal fator limitante ao crescimento vegetal.

A fixação de nitrogênio industrial tem um alto custo energético, pois depende da queima de combustíveis fósseis. Neste processo, o N_2 reage com o H_2 , em alta temperatura e pressão, na presença de metais catalisadores, para formar amônia. É o hidrogênio, derivado do gás natural, petróleo ou carvão, o responsável pelo gasto energético. Apesar do seu alto custo, em países desenvolvidos, como os Estados Unidos, este processo chega a contribuir com um terço do nitrogênio

fixado por ano. Isso dá uma idéia das vantagens e da redução nos custos de produção em culturas que fixam o N_2 atmosférico, como ocorre no Brasil, por exemplo, com a produção da soja nos Cerrados.

O ciclo do nitrogênio é o processo pelo qual essa limitada quantidade de nitrogênio circula e recircula por todas as partes do mundo e dos organismos. Os três principais estágios desse ciclo são: (1) amonificação, (2) nitrificação e (3) assimilação.

O nitrogênio do solo é derivado de organismos mortos e encontra-se na forma de materiais orgânicos complexos (proteínas, aminoácidos, ácidos nucléicos e nucleotídeos) que são quebrados em compostos simples por bactérias saprófitas do solo e por vários fungos. O nitrogênio é incorporado na forma de aminoácidos e proteínas por esses microrganismos e o excesso é liberado sob a forma de gás amônia (NH_3). No solo, a amônia (NH_3) produzida pela ação microbiana é dissolvida na água, onde se combina com prótons (H^+) para formar o íon amônio (NH_4^+), em um processo denominado *amonificação* ou *mineralização* do nitrogênio.

Embora as plantas possam absorver o nitrogênio na forma NH_4^+ , preferencialmente elas absorvem esse elemento na forma de NO_3^- , que é menos reativo. Em alguns solos, bactérias nitrificantes (*Nitrossomonas*), oxidam a amônia (*nitrificação*) formando íons nitrito (NO_2^-) em um processo que libera energia. O NO_2^- é tóxico para as plantas, mas a ação de outra bactéria (*Nitrobacter*) promove a sua oxidação, formando íons de nitrato (NO_3^-), que são menos tóxicos, liberando novamente energia. Assim, o (NO_3^-) é a forma pela qual quase todo o nitrogênio é absorvido pela maioria das plantas cultivadas que crescem em terra firme.

Além de reciclar o nitrogênio, o sistema solo-plantas também perde nitrogênio por intermédio da *desnitrificação*, processo anaeróbico no qual o nitrato (NO_3^-) é reduzido a formas voláteis de nitrogênio, nitrogênio gasoso (N_2) ou óxido de nitrogênio (N_2O), que retornam à atmosfera. O nitrogênio também é perdido nos ecossistemas devido à remoção de plantas (na colheita), à erosão, à destruição da cobertura vegetal pelo fogo e à lixiviação. A reposição do nitrogênio é necessária à manutenção da vida na Terra e ocorre, primariamente, por meio do processo de fixação biológica (executada por bactérias específicas). Uma quantidade muito menor é adicionada via precipitação atmosférica e pelo intemperismo de rochas.

Assimilação de nitrogênio:

O nitrato (NO_3^-) é a principal fonte de nitrogênio disponível para plantas cultivadas. Por ser um ânion, esse íon é absorvido ativamente pelas raízes. Uma vez dentro das raízes, o NO_3^- pode ser reduzido e metabolizado formando aminoácidos ou, então, ser transportado para a parte aérea, onde seguirá o mesmo processo de transformação das raízes. Essa transformação de uma molécula inorgânica (NO_3^-)

em um composto orgânico (aminoácidos) ocorre com a participação de enzimas redutases, que liberam amônia, e das enzimas sintetase da glutamina (GS), sintetase do glutamato (GOGAT) e glutamato desidrogenase (GDH), possibilitando a formação de glutamina e de glutamato, os quais originam os demais aminoácidos através de reações de *transaminação*. Na maioria das plantas herbáceas, esse processo ocorre nos cloroplastos das folhas, estando associada à fotossíntese. Quando a quantidade de nitrato disponível para as raízes é pequena, a redução do nitrato ocorre primariamente nos plastídios das raízes e o produto final, um aminoácido, é transportado via xilema para as demais partes da planta. Quando a disponibilidade suficiente de NO_3^- nas raízes, esse é translocado para a parte aérea na forma de KNO_3 .

Fixação Biológica do Nitrogênio (N_2):

O processo de *fixação biológica do nitrogênio* consiste na *redução* do N_2 atmosférico até NH_4^+ , forma disponível para ser transferida a compostos contendo carbono, possibilitando a produção de aminoácidos e outras substâncias orgânicas contendo nitrogênio.

A fixação biológica do nitrogênio é catalisada por uma enzima denominada *nitrogenase*, que contém grupos prostéticos de molibdênio, ferro e sulfato. Por esse motivo, esses elementos são essenciais às plantas fixadoras de N_2 . A *nitrogenase* utiliza grande quantidade de ATP como fonte de energia, tornando a fixação biológica um processo metabolicamente dispendioso. A equação que resume esse processo é apresentada a seguir:



Sob condições naturais, quantidades consideráveis de H^+ são reduzidas ao gás H_2 . Esse processo pode competir com a redução do N_2 pelos elétrons da nitrogenase. Nos rizóbios, 30 a 60% da energia fornecida para a nitrogenase podem ser perdidos como H_2 , diminuindo a eficiência de fixação do nitrogênio. Alguns rizóbios, entretanto, apresentam a *hidrogenase*, uma enzima que pode clivar o H_2 formado e gerar elétrons para a redução do N_2 , aumentando assim a eficiência de fixação do nitrogênio. Esses rizóbios são denominados estirpes "*up⁺*".

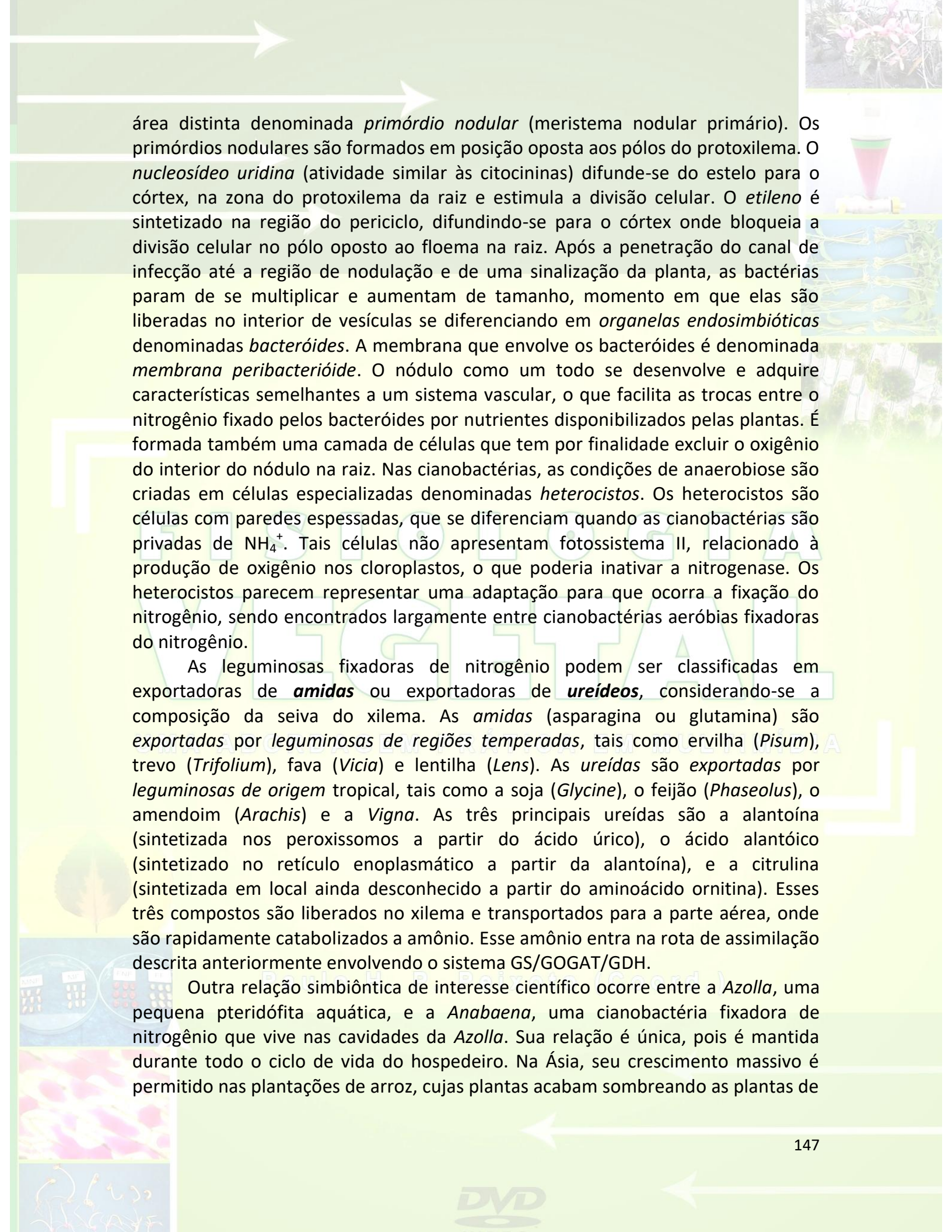
As bactérias fixadoras de nitrogênio mais eficientes formam associações simbióticas com as plantas. As mais comuns são *Rhizobium* e *Bradyrhizobium*, as quais colonizam raízes de leguminosas. A associação entre as bactérias e as plantas é altamente específica. O resultado é um solo enriquecido em nitrogênio. Essas bactérias (genericamente denominadas *rizóbio*) entram nos pêlos radiculares das leguminosas quando elas ainda estão no estágio de plântulas, formando estruturas tubulares, os *canais de infecção*. Ao aumentar de tamanho e tornarem-se

efetivamente fixadores de nitrogênio, os rizóbios param de se multiplicar, sendo denominados *bacterioides* (ou *bacteróides*). Com a proliferação contínua dos bacterioides e também das células corticais das raízes, surgem crescimentos tumorais, conhecidos como *nódulos*.

Para o funcionamento desse processo, é necessária a regulação da concentração de O_2 nos nódulos, uma vez que esse gás é um *potente inibidor irreversível* da *nitrogenase*. Em contraste, *as bactérias fixadoras de N_2 são aeróbias*, o que *exige a participação de uma molécula transportadora de oxigênio*, a *leg-hemoglobina*. A *leg-hemoglobina* está presente em concentrações elevadas no citossol das células do nódulo (700 μM em soja), conferindo a esses uma *coloração rosada/arroxeadada*. Essa molécula somente é formada em resposta à simbiose, sendo a porção *heme* sintetizada pelo DNA da bactéria enquanto que a porção *globina* é sintetizada pelo DNA da planta. A *leg-hemoglobina* apresenta uma alta afinidade pelo oxigênio ($K_m \approx 0,01 \mu\text{M}$), cerca de 10 vezes mais alta do que a cadeia β da hemoglobina humana. Embora se acreditasse que a *leg-hemoglobina* agia como um tampão de oxigênio, estudos recentes indicam que ela *armazena uma quantidade suficiente de oxigênio para a manutenção da respiração nodular apenas por poucos segundos*. A *leg-hemoglobina* se liga ao oxigênio no citoplasma das células infectadas dos nódulos, *facilitando a difusão do oxigênio, permitindo a respiração da bactéria* (importante para suprir a demanda de ATP) *sem que ocorra inibição da nitrogenase*.

O mecanismo de ligação inicial das bactérias à superfície do pêlo radicular é ainda pouco conhecido, mas sugere-se que as raízes atraem as bactérias para a sua superfície em uma resposta *quimioestática* à liberação de atrativos químicos, em especial de *isoflavonóides* e *betainas*. Tais atrativos ativam a proteína NodD do rizóbio, que induz a transcrição dos seus genes *nod*, resultando na liberação de fatores Nod, pequenos *oligossacarídeos* de *lipoquitina*, que vão ativar posteriormente os genes *Nod* de nodulação da planta. Os receptores na planta (leguminosa) para os fatores Nod parecem ser *lectinas* especiais (proteínas de ligação a açúcares) que interagem com as bactérias e facilitam a sua ligação às paredes celulares dos pêlos radiculares. A consequência dessa interação é a *curvatura do pêlo radicular*, permitindo o *acúmulo das bactérias* e a posterior *degradação da parede no início da infecção*.

Durante a infecção forma-se um *canal de infecção* pela invaginação da membrana plasmática do pêlo radicular. Novos materiais para a formação de membranas são sintetizados a partir do complexo de Golgi. Durante a infecção as bactérias se multiplicam. Paralelamente ao processo de infecção ocorre o desenvolvimento dos nódulos. Esse processo envolve a participação de diferentes fitormônios. Na região mais profunda da raiz, próximo ao xilema, as células corticais desdiferenciam e iniciam um processo de divisão, dando origem a uma



área distinta denominada *primórdio nodular* (meristema nodular primário). Os primórdios nodulares são formados em posição oposta aos pólos do protoxilema. O *nucleosídeo uridina* (atividade similar às citocininas) difunde-se do estelo para o córtex, na zona do protoxilema da raiz e estimula a divisão celular. O *etileno* é sintetizado na região do periciclo, difundindo-se para o córtex onde bloqueia a divisão celular no pólo oposto ao floema na raiz. Após a penetração do canal de infecção até a região de nodulação e de uma sinalização da planta, as bactérias param de se multiplicar e aumentam de tamanho, momento em que elas são liberadas no interior de vesículas se diferenciando em *organelas endossimbióticas* denominadas *bacteróides*. A membrana que envolve os bacteróides é denominada *membrana peribacterióide*. O nódulo como um todo se desenvolve e adquire características semelhantes a um sistema vascular, o que facilita as trocas entre o nitrogênio fixado pelos bacteróides por nutrientes disponibilizados pelas plantas. É formada também uma camada de células que tem por finalidade excluir o oxigênio do interior do nódulo na raiz. Nas cianobactérias, as condições de anaerobiose são criadas em células especializadas denominadas *heterocistos*. Os heterocistos são células com paredes espessadas, que se diferenciam quando as cianobactérias são privadas de NH_4^+ . Tais células não apresentam fotossistema II, relacionado à produção de oxigênio nos cloroplastos, o que poderia inativar a nitrogenase. Os heterocistos parecem representar uma adaptação para que ocorra a fixação do nitrogênio, sendo encontrados largamente entre cianobactérias aeróbias fixadoras do nitrogênio.

As leguminosas fixadoras de nitrogênio podem ser classificadas em exportadoras de **amidas** ou exportadoras de **ureídeos**, considerando-se a composição da seiva do xilema. As *amidas* (asparagina ou glutamina) são *exportadas* por *leguminosas de regiões temperadas*, tais como ervilha (*Pisum*), trevo (*Trifolium*), fava (*Vicia*) e lentilha (*Lens*). As *ureídas* são *exportadas* por *leguminosas de origem tropical*, tais como a soja (*Glycine*), o feijão (*Phaseolus*), o amendoim (*Arachis*) e a *Vigna*. As três principais ureídas são a alantoína (sintetizada nos peroxissomos a partir do ácido úrico), o ácido alantóico (sintetizado no retículo enoplasmático a partir da alantoína), e a citrulina (sintetizada em local ainda desconhecido a partir do aminoácido ornitina). Esses três compostos são liberados no xilema e transportados para a parte aérea, onde são rapidamente catabolizados a amônio. Esse amônio entra na rota de assimilação descrita anteriormente envolvendo o sistema GS/GOGAT/GDH.

Outra relação simbiótica de interesse científico ocorre entre a *Azolla*, uma pequena pteridófita aquática, e a *Anabaena*, uma cianobactéria fixadora de nitrogênio que vive nas cavidades da *Azolla*. Sua relação é única, pois é mantida durante todo o ciclo de vida do hospedeiro. Na Ásia, seu crescimento massivo é permitido nas plantações de arroz, cujas plantas acabam sombreando as plantas de

Azolla. À medida que esta pteridófito morre, o nitrogênio é liberado para a nutrição das plantas de arroz. A associação *Azolla-Anabaena* pode fixar 0,5 kg de nitrogênio por hectare/dia, taxa suficiente para manter uma lavoura de arroz.

Existem outras formas de fixações simbióticas do nitrogênio que não envolvem leguminosas, onde os nódulos induzidos são preenchidos por actinomicetos e por outros organismos procariontes. Existem também bactérias fixadoras de nitrogênio não-simbiontes que são encontradas vivendo livremente no solo, embora algumas delas também possam realizar simbiose para a fixação do nitrogênio atmosférico. As bactérias de vida livre fixadoras de nitrogênio podem ser aeróbias, anaeróbias ou facultativas. As bactérias aeróbias, como *Azotobacter*, mantêm condições reduzidas de oxigênio (condições microaeróbias) por meio de suas altas taxas respiratórias. Outras, como *Gloeotheca* liberam oxigênio fotossintético durante o dia e fixam nitrogênio durante a noite. As espécies facultativas somente fixam o nitrogênio quando estão em condições de anaerobiose.

O quadro a seguir apresenta um resumo com os organismos que podem realizar a fixação do nitrogênio e as principais associações entre plantas hospedeiras e os rizóbios.

Fixação Simbiótica do Nitrogênio:

Planta hospedeira:	Organismo simbiótico:
Legumes: Leguminosas e <i>Parasponia</i>	<i>Rhizobium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Azorhizobium</i> , <i>Photorhizobium</i> , <i>Sinorhizobium</i> .
Actinorrízicas: <i>Alnus</i> (árvore), <i>Ceanothus</i> (arbusto), <i>Casuarina</i> (árvore), <i>Datisca</i> (arbusto).	<i>Frankia</i> (actinomiceto).
<i>Gunnera</i>	<i>Nostoc</i> .
<i>Azolla</i> (pteridófito aquática)	<i>Anabaena</i> .
Cana-de-açúcar	<i>Acetobacter</i> .
Gramíneas tropicais	<i>Azospirillum</i> (actinomiceto).

Fixação Não-Simbiótica do Nitrogênio (fixadores de vida livre):

Tipo:	Gêneros:
Cianobactéria (alga verde azulada):	<i>Nostoc</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Calothrix</i> .
Outras bactérias:	
<i>Aeróbicas:</i>	<i>Azotobacter</i> , <i>Derxia</i> , <i>Azospirillum</i> , <i>Beijerinckia</i> .
<i>Facultativas:</i>	<i>Bacillus</i> , <i>Klebsiella</i> .
<i>Anaeróbicas:</i>	
Não fotossintetizante:	<i>Clostridium</i> .
Fotossintetizante:	<i>Rhodospirillum</i> .

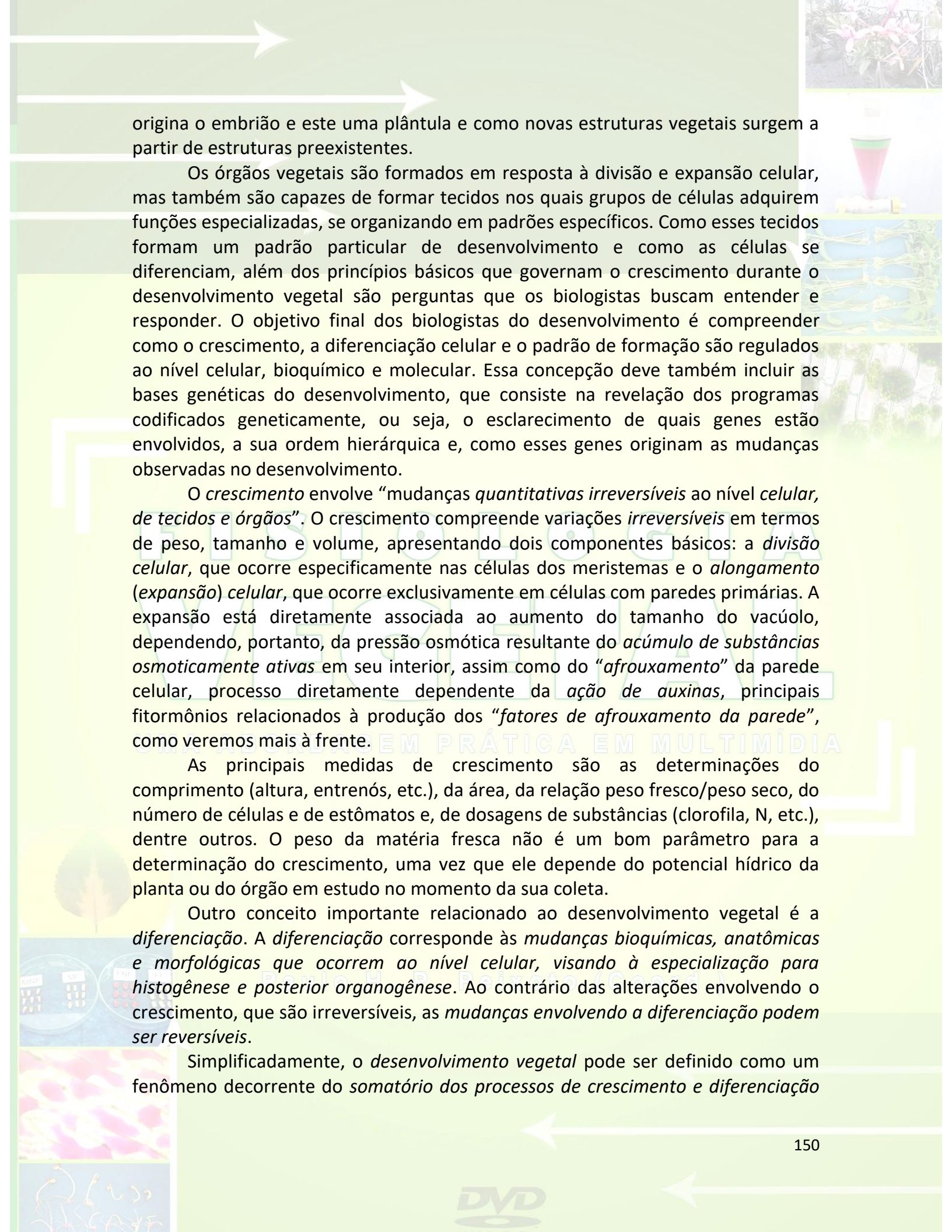
Associação entre plantas hospedeiras e rizóbios:	
Planta hospedeira	Rizóbios simbiotes:
<i>Parasponia</i> (não leguminosa, anteriormente denominada <i>Trema</i>)	<i>Bradyrhizobium</i> sp.
Soja (<i>Glycine max</i>)	<i>Bradyrhizobium japonicum</i> (crescimento lento). <i>Sinorhizobium fredii</i> (crescimento rápido).
Alfafa (<i>Medicago sativa</i>)	<i>Sinorhizobium meliloti</i> .
<i>Sesbania</i> (aquática)	<i>Azorhizobium</i> (forma nódulos nas raízes e no caule; no caule se desenvolvem raízes adventícias).
Feijão (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>phaseoli</i> ; <i>Rhizobium tropicii</i> ; <i>Rhizobium etli</i> .
Trevo (<i>Trifolium</i>)	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>trifolii</i> .
Trevo doce	<i>Sinorhizobium meliloti</i> .
Ervilha (<i>Pisum sativum</i>)	<i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>viciae</i> .
<i>Aeschenomene</i> (aquática)	<i>Photorhizobium</i> (rizóbios fotossintética-mente ativos, que formam nódulos no caule, provavelmente associados a raízes adventícias).

Pesquisas em nutrição mineral de plantas:

A aplicação de adubos químicos ou mesmo a correção do valor do pH do solo, ou ainda a remoção de minerais em excesso podem não ser os únicos meios para melhoria de cultivares. Técnicas que visam obter plantas mais adaptadas a ambientes deficientes e/ou com concentração excessiva em certos nutrientes são desenvolvidas para melhor atender a essa necessidade. Para ambientes ricos em substâncias tóxicas, utilizam-se cultivares adaptadas ou capacitadas na absorção dessas substâncias em excesso nos solos, promovendo a remoção e a recuperação do solo (fitorremediação). Essa estratégia apresenta maiores sucessos quando são utilizadas plantas hiperacumuladoras, por exemplo, para absorção de metais pesados ou radioativos acima do nível normal.

Crescimento e Desenvolvimento Vegetal:

A fase vegetativa do desenvolvimento inicia na embriogênese e continua durante toda a vida da planta. Ao longo dos anos, diferentes estudos elucidaram diversas questões relacionadas à vida das plantas, esclarecendo como o zigoto

The background of the page is a collage of various biological and scientific images. At the top, there are two white arrows pointing to the right. Below them, there are several smaller images: a pink flower, a laboratory flask with a pink liquid, a microscopic view of plant cells, a green plant, and a microscopic view of a cell with a nucleus. The text is overlaid on this collage.

origina o embrião e este uma plântula e como novas estruturas vegetais surgem a partir de estruturas preexistentes.

Os órgãos vegetais são formados em resposta à divisão e expansão celular, mas também são capazes de formar tecidos nos quais grupos de células adquirem funções especializadas, se organizando em padrões específicos. Como esses tecidos formam um padrão particular de desenvolvimento e como as células se diferenciam, além dos princípios básicos que governam o crescimento durante o desenvolvimento vegetal são perguntas que os biólogos buscam entender e responder. O objetivo final dos biólogos do desenvolvimento é compreender como o crescimento, a diferenciação celular e o padrão de formação são regulados ao nível celular, bioquímico e molecular. Essa concepção deve também incluir as bases genéticas do desenvolvimento, que consiste na revelação dos programas codificados geneticamente, ou seja, o esclarecimento de quais genes estão envolvidos, a sua ordem hierárquica e, como esses genes originam as mudanças observadas no desenvolvimento.

O crescimento envolve “mudanças quantitativas irreversíveis ao nível celular, de tecidos e órgãos”. O crescimento compreende variações irreversíveis em termos de peso, tamanho e volume, apresentando dois componentes básicos: a *divisão celular*, que ocorre especificamente nas células dos meristemas e o *alongamento (expansão) celular*, que ocorre exclusivamente em células com paredes primárias. A expansão está diretamente associada ao aumento do tamanho do vacúolo, dependendo, portanto, da pressão osmótica resultante do *acúmulo de substâncias osmoticamente ativas* em seu interior, assim como do “afrouxamento” da parede celular, processo diretamente dependente da *ação de auxinas*, principais fitormônios relacionados à produção dos “*fatores de afrouxamento da parede*”, como veremos mais à frente.

As principais medidas de crescimento são as determinações do comprimento (altura, entrenós, etc.), da área, da relação peso fresco/peso seco, do número de células e de estômatos e, de dosagens de substâncias (clorofila, N, etc.), dentre outros. O peso da matéria fresca não é um bom parâmetro para a determinação do crescimento, uma vez que ele depende do potencial hídrico da planta ou do órgão em estudo no momento da sua coleta.

Outro conceito importante relacionado ao desenvolvimento vegetal é a *diferenciação*. A *diferenciação* corresponde às *mudanças bioquímicas, anatômicas e morfológicas que ocorrem ao nível celular, visando à especialização para histogênese e posterior organogênese*. Ao contrário das alterações envolvendo o crescimento, que são irreversíveis, as *mudanças envolvendo a diferenciação podem ser reversíveis*.

Simplificadamente, o *desenvolvimento vegetal* pode ser definido como um fenômeno decorrente do *somatário dos processos de crescimento e diferenciação*

celular. O desenvolvimento vegetal encontra-se sobre o controle e a influência de fatores genéticos, hormonais e ambientais. Os hormônios dos vegetais, em função de suas estruturas simples e peculiares, e das diferenças em relação aos hormônios dos animais são denominados *fitormônios* (ou fitorreguladores). Todavia, os fitormônios são caracterizados segundo os mesmos critérios básicos utilizados na conceituação dos hormônios dos animais. Os *fitormônios* são definidos como *substâncias naturais (mensageiros químicos), produzidas em concentrações reduzidas* pela planta, com *atuação nos locais de síntese e/ou à distância*, e que apresentam um *amplo espectro de atividades biológicas*. Os *fitormônios*, tal como os hormônios dos animais, são considerados *mensageiros químicos primários do metabolismo*, sendo, provavelmente, as moléculas mais importantes e elaboradas do metabolismo, o que se justifica pela sua participação no controle do crescimento e desenvolvimento dos vegetais e dos animais. Nas plantas, a síntese dos fitormônios encontra-se sob controle endógeno (genético e metabólico) e/ou ambiental. Além dos fitormônios, que são naturais, as plantas também podem ter seu crescimento e desenvolvimento controlados por substâncias sintéticas com atuação similar às dos fitormônios. Essas moléculas são denominadas *reguladores de crescimento*, sendo definidas como *substâncias sintéticas (artificiais), com propriedades biológicas análogas às dos fitormônios e que também atuam em baixas concentrações, tanto no local onde foram aplicadas quanto à distância*.

Para que o crescimento e o desenvolvimento (C&D) ocorram, alguns fatores são importantes, sendo, parte deles, endógenos. O C&D somente ocorrem em células, tecidos e órgãos que apresentam potencial de crescimento, ou seja, que ainda possuem paredes primárias e capacidade para sintetizar fitormônios ou, então, para que os fitormônios e/ou os reguladores de crescimento possam atuar. Além dos fatores endógenos, fatores ambientais também interferem nos processos de C&D. Dentre esses fatores, os mais importantes são a luz, a temperatura, a água e a nutrição mineral.

A luz pode influenciar o C&D em função da intensidade (brilho), qualidade (faixa do espectro) e da duração (fotoperíodo). A radiação luminosa em intensidade reduzida pode causar estiolamento e redução do crescimento; em intensidade elevada pode provocar espessamento das folhas, aumento na temperatura e redução do crescimento, dentre outros efeitos. Em ambientes tropicais, a intensidade de radiação luminosa encontra-se próximo a 2000 $\mu\text{moles de f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Em muitas espécies, a duração do período de iluminação (fotoperíodo) controla a passagem do estágio de crescimento vegetativo para o reprodutivo (fotoperiodismo). A qualidade da radiação luminosa deve estar dentro da faixa da radiação fotossinteticamente ativa, ou seja, entre 400-700 nm.

A temperatura também pode influenciar o C&D através de seus efeitos sobre diversos processos metabólicos, em especial sobre os processos enzimáticos.

Se considerarmos apenas os efeitos da temperatura na fotossíntese, verificamos que a faixa de temperatura ótima para trigo encontra-se entre 20-25°C; para milho encontra-se entre 30-35°C; para espécies árticas entre 5-10°C e, para espécies de desertos acima de 35°C. A variação nas temperaturas diurna e noturna é um fator que geralmente está relacionada ao aumento na taxa de crescimento das plantas, o que pode ser decorrente da necessidade de redução do metabolismo celular em um determinado período do dia.

A água também é essencial para o C&D uma vez que ela direta ou indiretamente interfere sobre processos metabólicos, sendo fundamental para a vida celular. Sem água ou com baixa disponibilidade, o alongamento (expansão) celular é reduzido, resultando em uma menor taxa de crescimento do indivíduo. A hidroperiodicidade (regime de chuvas ou de irrigação) também pode controlar alguns processos de mudança de fase (vegetativo-reprodutiva).

A nutrição mineral também tem efeitos diretos sobre o C&D uma vez que os elementos essenciais interferem em diferentes processos do metabolismo, podendo inclusive exercer atividade sinalizadora, como no caso do Ca^{2+} , considerado um mensageiro secundário do metabolismo vegetal. As deficiências nutricionais resultam em menores taxas de crescimento ou mesmo em morte da planta. As respostas das plantas dependem do tipo solo, do pH, da salinidade, da presença de íons tóxicos, da textura e dos gases, dentre outros. Tanto o excesso quanto a carência de elementos essenciais podem ser prejudiciais ao C&D das plantas.

Os Fitormônios:

Os fitormônios são moléculas sinalizadoras primárias do metabolismo. A atividade dos fitormônios depende, basicamente, de três condições:

- a) da existência do sinalizador (fitormônio) em quantidades suficientes na célula;
- b) do reconhecimento do fitormônio e da sua ligação às células alvo (molécula receptora);
- c) da ativação da molécula receptora, causando alterações metabólicas que resultam em modificação do fenótipo.

Nos tecidos vegetais existem inúmeras substâncias naturais com propriedades hormonais. Dentre essas substâncias, a maioria pertence a um dos grupos de sinalizadores específicos, denominados *fitormônios clássicos*. Essa denominação é devida às suas atividades biológicas amplas (universal), a sua identificação mais antiga, além da sua popularização. Cinco diferentes classes de fitormônios (e de reguladores de crescimento) se destacam: *auxinas, giberelinas, citocininas, etileno e ácido abscísico*.

A manutenção dos níveis endógenos dos fitormônios em concentrações adequadas ao C&D encontra-se sobre o controle de diferentes mecanismos. O

equilíbrio dinâmico (*steady state*) dos níveis dos fitormônios é controlado na *biosíntese* (expressão gênica); através da *compartimentação* em organelas e no vacúolo (armazenamento reversível); através da *ligação* (reversível) a diferentes moléculas (perda momentânea ou permanente de atividade biológica, não sofrendo ação enzimática (catabolismo) enquanto estão sendo transportados e/ou armazenados) e; através da *degradação*, resultante de catabolismo (irreversível), realizado por ação enzimática.

Auxinas:

O termo *auxina* é derivado da palavra grega “*auxein*” que significa “*crescer*”. As auxinas incluem *substâncias naturais ou sintéticas* relacionadas ao *estímulo do alongamento celular, de tecidos e órgãos*. A descoberta das auxinas foi um processo longo que iniciou com os estudos realizados por Darwin, relacionados à curvatura fototrópica (em direção à luz) de coleótilos (órgão protetor das folhas jovens) de plantas de alpiste. Quando esses órgãos são iluminados unilateralmente eles apresentavam curvatura em direção à fonte de luz. O ápice, principal região de produção das auxinas, é a região do coleótilo com maior sensibilidade à luz, uma vez que se essa porção é encoberta com um capuz opaco (papel alumínio) ou cortada, não se observa a curvatura. Porém, a região de curvatura localiza-se abaixo do ápice, na zona de crescimento, o que levou à especulação do envolvimento de alguma substância difusível. Os resultados desses experimentos foram publicados por Darwin, em 1881, no livro *The Power of Movement in Plants (A Força do Movimento em Plantas)*. A importância do ápice para percepção da radiação, a necessidade de transporte lateral e de difusão basípeta de alguma substância foi comprovada em experimentos distintos e por diferentes pesquisadores. Coube a Frits W. Went, em 1926, comprovar que uma substância difusível podia ser coletada em blocos de gelatina provenientes dos ápices das plantas de aveia (*Avena sativa*). Quando esses blocos eram assentados unilateralmente em coleótilos decapitados e mantidos no escuro, uma curvatura era observada, sendo o ângulo de curvatura diretamente proporcional à concentração de AIA translocada para o bloco de gelatina. Anos mais tarde (1930), a identidade química da substância difundida foi estabelecida, sendo correspondente ao *Ácido Indol-3-Acético (AIA)*.

O AIA é a principal auxina natural das plantas superiores. Existem múltiplas rotas de biossíntese do AIA. A mais conhecida é a derivada do aminoácido *triptofano*, embora se conheçam rotas triptofano-independentes. Outras substâncias indólicas também podem originar o AIA. Os principais locais de síntese do AIA são os meristemas vegetativos da parte aérea, os primórdios foliares, as folhas jovens e as sementes em desenvolvimento, ou seja, a síntese do AIA ocorre

em órgãos com alta atividade metabólica. Além do AIA, outras auxinas naturais são o *Ácido Phenil-Acético* (APA) e o *Ácido 4-cloroindol-3-Acético* (4-Cl-AIA).

A ligação das auxinas a algumas substâncias parece estar relacionada à redução na quantidade de auxinas livres, ao seu transporte ou à proteção contra o seu catabolismo. Nessa condição, as auxinas não possuem atividade biológica. O processo de ligação pode ser reversível por *hidrólise*, voltando o AIA a apresentar atividade biológica. A ligação das auxinas a essas substâncias, como dos demais fitormônios, parece estar relacionada à necessidade de um controle fino e preciso da concentração endógena dessas substâncias, que não devem permanecer em excesso ou em insuficiência em determinadas etapas do desenvolvimento. Como exemplos de auxinas ligadas destacam-se o *AIA-myo-inositol*, *AIA-N-Aspartato* e o *AIA-Glucan*.

A degradação das auxinas, por muito tempo, acreditou-se ser decorrente da fotoxidação, numa interpretação equivocada do fenômeno de curvatura fototrópica. Posteriormente, descobriu-se que a *fotoxidação* somente ocorre *in vitro*. A ação de *peroxidases* (enzimas) na *degradação do AIA*, originando o *3-metileno-oxindol* (catabólito) é um processo comprovado *in vitro*, embora acredite-se que ele também ocorra *in vivo*. As *rotas de degradação* mais aceitas envolvem a formação do *Ácido Oxindol-3-Acético* (OxAIA), um composto que ocorre naturalmente no endosperma de milho e, por conjugação, originando o *Indol-3-Acetil-Aspartato*.

As principais substâncias sintéticas com atividade auxínica conhecidas são o *Ácido Indol-3-Butírico* (AIB), comumente utilizado no enraizamento *in vivo* de estacas e o *Ácido Naftaleno-Acético* (ANA), muito utilizado para o enraizamento *in vitro* de mini-estacas em cultura de tecidos. Outra auxina sintética é *Ácido 2,4,5 Triclorophenoxi-acético* (2,4,5-T), componente do conhecido e trágico “*agente laranja*” (que também continha o *2,4-D*), utilizado pela força aérea dos EUA na Guerra do Vietnã, com objetivos militares de promover desfolha em árvores. Por questões de negligência e pressa para utilização, durante a Guerra do Vietnã, foi produzido com inadequada purificação, apresentando teores elevados de um subproduto cancerígeno. A *2,3,7,8-tetraclorodibenzo-p-dioxina*, também conhecida como TCDD ou (popularmente) como dioxina de Seveso, é considerada um poluente organoclorado altamente tóxico. Este resíduo não é normalmente encontrado nos produtos comerciais que incluem estes dois ingredientes, mas marcou para sempre o nome do agente laranja, cujo uso deixou sequelas terríveis na população daquele país e nos próprios soldados norte-americanos. Outra auxina sintética que merece destaque é *Ácido 2-4-Dicloro-fenoxi-acético* (2,4-D), utilizado comercialmente como herbicida seletivo. Quando aplicado em concentrações adequadas, o *2,4-D* causa senescência e abscisão apenas em espécies latifoliadas (plantas de folhas largas). Esse herbicida é bastante utilizado em plantios de

monocotiledôneas como milho, trigo e cana. No Brasil, o 2,4-D é vendido no com o nome comercial Tordon®. Embora menos tóxico que o 2,4,5-T, em concentrações elevadas, também apresenta efeitos residuais potencialmente tóxicos para o ambiente.

A atividade das auxinas pode ser comprovada como a utilização de moléculas denominadas *anti-auxinas*, substâncias sintéticas e análogas às auxinas, embora apresentem atividade antagônica. As anti-auxinas competem com AIA por receptores localizados nas membranas das células-alvo ou impedem o seu transporte. São exemplos de anti-auxinas o *Ácido Tri-Iodo Benzóico* (TIBA), o *Ácido 1-N-Naftilftalâmico* (NPA) e o *Ácido 1-Naftoxiacético* (1-NOA).

O transporte das auxinas é um processo interessante dentre os demais fitormônios. Em pH neutro, compostos com atividade auxínica apresentam carga líquida negativa, o que é decorrente da dissociação de prótons (H^+) dos grupos carboxílicos dos ácidos que compõem a sua molécula ($AIAH \rightleftharpoons AIA^- + H^+$). Essa característica apresenta influencia direta sobre o transporte polar das auxinas, sendo o AIA o único fitormônio que apresenta esse mecanismo de transporte. O transporte polar do AIA ocorre em menor velocidade que o transporte da seiva floemática. O *transporte* não ocorre nas células do xilema ou do floema, mas *nas células de parenquimática* que ficam *entre* esses *feixes de condução* (tecidos vasculares) das plantas. Nos caules e nas folhas, o transporte do AIA ocorre em direção à base (basípeto) e, nas raízes, em direção ao seu ápice (acrópeto). Embora o transporte polar do AIA não envolva gasto direto de energia, ele depende de mecanismos onde há consumo de ATP. Esse fato é demonstrado com a utilização de inibidores de síntese de ATP, como o dinitrofenol, por exemplo, que inibem o transporte do AIA. Por esse motivo, o *transporte polar do AIA* é considerado *dependente de energia*. Esse transporte independe da força da gravidade, o que pode ser comprovado com a utilização de segmentos de caule nos quais, nas extremidades, são colocados blocos de gelatina. O acúmulo de AIA sempre é percebido nos blocos correspondentes ao pólo basal das estacas, independente da sua orientação. Esse mecanismo de transporte explica a manutenção da polaridade das estacas em sistemas de indução de enraizamento adventício, em que as raízes são formadas sempre nas bases morfológicas das estacas.

Esse comportamento está diretamente relacionado à presença de proteínas carreadoras de AIA, denominadas proteínas *PIN*, que se localizam quase que exclusivamente nas porções basais das células. O transporte polar do AIA ocorre em velocidade que varia entre 5 a 20 $cm\ h^{-1}$, o que é mais rápido do que as taxas de difusão, embora seja mais lento do que a velocidade de translocação no floema. A constante de dissociação (pK_a) do AIA é 4,75. Em pH menor que 5, o AIA predomina na forma molecular (AIAH). Em contraste, em pH acima desse valor, o AIA predomina na forma aniônica ou ionizada (AIA^-). A *forma AIAH é lipofílica*, ou

seja, pode atravessar livremente as membranas, enquanto que a forma AIA^- fica armazenada em compartimentos alcalinos. O apoplasto, pela ação das H^+ -ATPases é ácido, enquanto o pH do citossol encontra-se próximo à neutralidade. Inicialmente, há um acúmulo de AIA^- no citossol das células onde a auxina é sintetizada. Em função desse acúmulo, estabelece-se um gradiente eletroquímico entre o citossol e os espaços intercelulares, o que faz com que as proteínas, carreadoras de AIA^- (PIN) permitam, por *difusão facilitada*, a saída do AIA^- para os espaços intercelulares. Ao chegar no apoplasto, em função de seu pH ácido, o AIA^- combina-se com o H^+ , originando o $AIAH$ (lipofílico), que atravessa livremente a membrana da célula seguinte, onde será armazenado novamente no citossol na forma AIA^- (em decorrência do pH neutro desse ambiente). Esses processos se repetem continuamente do local de síntese do AIA até os locais de utilização e/ou de armazenamento, resultando no transporte basípeto, polar e “ativo” das auxinas (também denominado *modelo quimiosmótico de transporte do AIA*). O controle do transporte de auxinas é aparentemente realizado sobre o efluxo do AIA^- (proteínas PIN), provavelmente envolvendo flavonóides.

Todavia, nem todo AIA produzido é transportado de modo “ativo”, podendo também ser transportado passivamente no floema. Esse mecanismo predomina no transporte do AIA produzido em folhas maduras. Além da difusão facilitada do AIA na forma $AIAH$ (lipofílica), alguns estudos recentes demonstraram que também pode haver influxo do AIA na forma AIA^- , através de um mecanismo de co-transporte (simporte) envolvendo $2H^+$ (permease do H^+ - AIA^-). Esse processo está relacionado à participação de um transportador de auxina recentemente identificado em *Arabidopsis*, denominado AUX1. Como previsto pelo modelo quimiosmótico, AUX1 parece estar uniformemente distribuído em torno das células na rota de transporte polar. Assim, a polaridade do transporte de auxinas é geralmente governada mais pelo efluxo do que pelo influxo de auxinas. Nas raízes, o transporte não polar de auxinas, realizado no floema, também envolve AUX1. Mutantes *aux1* de *Arabidopsis* são agravitrópicos, sugerindo que, nas raízes, o influxo de auxinas é um fator limitante para o gravitropismo. Nas raízes, as proteínas AUX1 também são localizadas assimetricamente nas células de parênquima do protofloema. Elas direcionam o transporte acrópeto (base → ápice) de auxinas em direção a um grupo de células localizadas na columela da coifa. A auxina é, então, transportada de forma basípeta (ápice → base) para a zona de alongamento, o que é facilitado pelas proteínas PIN (AGR1). A auxina transportada de forma basípeta acumula-se na zona de alongamento e não ultrapassa essa região. Flavonóides capazes de inibir o efluxo de auxinas são sintetizados nessa região da raiz e, provavelmente, promovem a retenção das auxinas por essas células. De acordo com o modelo, o transporte basípeta de auxinas em raízes posicionadas verticalmente é equivalente nos dois lados. No entanto, quando a raiz

é colocada horizontalmente, a coifa redireciona a maior parte da auxina para a metade inferior, inibindo, assim, o crescimento desse lado, resultando na curvatura (geotropismo).

Efeitos Biológicos das Auxinas:

Alongamento celular:

As auxinas são os fitormônios mais diretamente associados ao alongamento celular, embora as giberelinas também contribuam para esse processo (os mecanismos envolvidos são diferentes). A faixa de concentração para promoção do alongamento celular varia de 10^{-5} a 10^{-6} M. O excesso de auxinas, entretanto, inibe o alongamento, o que ocorre em decorrência do estímulo à síntese do etileno. Os efeitos das auxinas se manifestam em diversos parâmetros biofísicos, nas propriedades mecânicas da parede, na pressão osmótica e na turgescência, e na permeabilidade (condutividade hidráulica da membrana), dentre outros.

O alongamento celular associado às auxinas é explicado pela “teoria do crescimento ácido”. Logo após a administração de diferentes auxinas uma forte acidificação da parede é observada, o que é decorrente do aumento no bombeamento de prótons (H^+) em resposta ao estímulo à atividade da H^+ -ATPase, em processo ativado pelas auxinas. A acidificação é responsável pela produção dos “fatores de afrouxamento da parede”, enzimas que promovem o aumento da extensibilidade da parede. Essas enzimas correspondem às pectinases, hidrolases, celulases, hemicelulases e às expansinas, proteínas relacionadas à flexibilização das ligações cruzadas entre as microfibrilas de celulose (enfraquecem as pontes de hidrogênio entre os polissacarídeos da parede), permitindo a expansão (alongamento) celular.

Em função das propriedades viscoelásticas das paredes primárias, elas sofrem um amolecimento irreversível, decorrente do que se denomina “relaxamento de estresse”, resultante do aumento na pressão de turgescência (entre 0,3 e 1,0 MPa) gerada pelos íons acumulados no vacúolo. Devido à geometria das células vegetais, essa pressão corresponde a um estresse tensil na parede entre 10 e 100 MPa, o que é bastante elevado. A taxa de alongamento celular pode ser medida pela equação $GR = m (\Psi_p - Y)$, onde GR = taxa de alongamento celular; m = módulo de elasticidade (extensibilidade da parede); Ψ_p = Pressão de turgescência; Y = limiar de cedência (valor de turgescência no qual o crescimento cessa). O alongamento celular também depende da taxa de absorção de água pela célula, que pode ser determinada pela equação $TA_{H_2O} = A \times L_p (\Psi_o - \Psi_i)$, onde A = área de superfície celular (m^2); L_p = permeabilidade da membrana plasmática à água ($m s^{-1} MPa^{-1}$); Ψ_o = potencial hídrico fora da célula (MPa); Ψ_i = potencial hídrico dentro da célula (MPa).

Dominância apical:

O fenômeno de inibição do crescimento das gemas basais pela gema apical, denominado dominância apical, é associado à produção de AIA nas gemas apicais e ao seu transporte basípeto e polar em direção às bases das plantas. Quando a planta é decapitada, as gemas basais podem brotar, o que, por sua vez, é impedido se na região cortada for adicionado pasta de lanolina misturada a alguma auxina sintética. O balanço entre a concentração de AIA (proveniente dos meristemas apicais da parte aérea) e de citocininas (provenientes das raízes) também parece estar relacionado ao controle da dominância apical.

Enraizamento em estacas:

A produção de raízes adventícias em estacas é estimulada por auxinas. Em média, a concentração máxima para a promoção da rizogênese encontra-se em 10^{-8} M. As auxinas promovem a diferenciação de células localizadas no periciclo e na endoderme das estacas, originando as raízes adventícias. Todavia, os efeitos das auxinas sobre o alongamento das raízes são de inibição. Ou seja, as auxinas estimulam e são necessárias apenas para a diferenciação das raízes. A inibição do alongamento das raízes pelas auxinas é muito mais intensa do que a inibição do alongamento dos caules, sendo essa resposta decorrente do estímulo à produção do etileno.

Diferenciação vascular:

Novos tecidos vasculares diferenciam-se abaixo das gemas em desenvolvimento e das folhas jovens em crescimento, enquanto a remoção de folhas jovens impede a diferenciação vascular. A capacidade das gemas apicais induzirem diferenciação de tecidos vasculares pode ser demonstrada em cultura de tecidos. Quando uma gema apical é enxertada em um grupo de células não diferenciadas (calos) ocorre a diferenciação de xilema e floema abaixo do enxerto. As quantidades relativas de xilema e floema formadas são reguladas pela concentração de auxina: altas concentrações de auxinas induzem a diferenciação de xilema e de floema, enquanto somente floema se diferencia em baixas concentrações. A regeneração de tecidos vasculares após uma lesão também é controlada pelas auxinas produzidas nas folhas jovens localizadas diretamente acima do local danificado. A remoção das folhas impede a regeneração de tecido vascular, ao passo que a aplicação de auxinas pode substituir as folhas no estímulo à regeneração.

Tropismos e Nastismos:

As auxinas participam diretamente de alguns tropismos (fototropismo e o geotropismo). O mesmo acontece com as respostas násticas (epinastia e hiponastia). Detalhes sobre essas respostas (tropismos e nastismos) serão estudados em capítulo específico.

Atraso na Senescência:

As auxinas além de protegerem as folhas da senescência apresentam efeito protetor contra a formação das camadas de abscisão em pedúnculos e pecíolos de folhas, flores e frutos. Todavia, esse efeito protetor somente se manifesta antes da senescência ter iniciado. Após o início da senescência, as auxinas estimulam ainda mais o processo pelo aumento na produção do etileno.

Desenvolvimento de Frutos:

As auxinas participam diretamente do desenvolvimento dos frutos. Elas contribuem para o aumento na *força de dreno* dos frutos, sendo produzidas nos grãos de pólen, no embrião e/ou em outras partes das sementes.

Produção de frutos partenocarpos:

As auxinas podem proporcionar a formação de frutos partenocarpos, frutos sem sementes cuja polinização pode ter ocorrido mas sem fertilização (sem fusão de gametas).

Uso Comercial:

As auxinas apresentam diversas aplicações práticas em agricultura e biologia, com destaque para a promoção do enraizamento em estacas (propagação vegetativa = clonagem), indução de florescimento, proteção contra queda de frutos, e indução de partenocarpia, dentre outros.

Giberelinas:

As giberelinas (*GAs*) são fitormônios envolvidos em diferentes processos do C&D vegetal. A altura (porte) das plantas depende diretamente da ação das *GAs*. Somente 30 anos após as auxinas terem sido identificadas por Went e mais de duas décadas após a elucidação da estrutura do AIA é que as *GAs* foram descobertas no Japão, no final da década de 1940. Ewiti Kurosawa, um fitopatologista Japonês foi chamado para analisar um problema observado em plantações de arroz. Em diversas áreas de cultivo, as plantas de arroz cresciam exageradamente, apresentando caules longos e finos e coloração pálida. Essas plantas sofriam acamamento (tombamento) e, em função dessas características, foram denominadas “plantas-bobas” ou “plantas-loucas” (*bakanae*, em Japonês). Os estudos de Kurosawa logo evidenciaram que as plantas de arroz que apresentavam esses sintomas encontravam-se infectadas por um fungo (*Gibberella fujikuroi*). Esse fungo liberava exsudatos constituídos por *GAs*, responsáveis pelo crescimento excessivo das plantas. Estudos empregando diferentes espécies de fungos do gênero *Gibberella* possibilitaram a identificação inicial de três giberelinas: GA_1 , GA_2 e GA_3 . A primeira giberelina natural identificada em plantas superiores foi a giberelina A1 (GA_1), encontrada em *Phaseolus coccineus*, no ano de 1958. Atualmente, mais de 120 giberelinas sintéticas são conhecidas. Elas são identificadas por um número (n) - GA_n , sendo a giberelina mais conhecida o GA_3 .

(ácido giberélico), principal giberelina utilizada em estudos de germinação de sementes e de indução de alongamento em plantas intactas. Nas plantas há uma grande abundância de giberelinas, embora apenas algumas apresentem atividade biológica. Não existe nenhuma região específica de síntese das GAs. Todavia, nas sementes, os níveis de GAs são bastante elevados (sintetizadas “*in situ*”). Também não há evidências sobre a especificidade de síntese em alguma organela. As GAs também podem ser sintetizadas nas raízes.

Em plantas, as GAs são sintetizadas pela rota dos *terpenóides*. As GAs são diterpenos tetracíclicos, compostos por unidades básicas pentacarbonadas de isopreno. O composto *precursor* da biossíntese das GAs é o *ácido mevalônico* (outros fitormônios e diferentes compostos do metabolismo vegetal também têm o ácido mevalônico como precursor). O ácido mevalônico, por sua vez, origina o *geranyl-geranyl difosfato*, que, então, forma o *ent-caureno*, molécula que após diferentes transformações origina a giberelina 12 (GA_{12}), *molécula precursora de todas as demais GAs*, através de processos que envolvem reações de oxidação e de hidroxilação. A estrutura básica das giberelinas é uma estrutura química conhecida como esqueleto *ent-giberelano*, o que facilita a identificação de qualquer giberelina pela sua estrutura peculiar. A posição das hidroxilas na estrutura *ent-giberelano* tem forte influência na sua atividade biológica. A hidroxilação do carbono 2 na configuração β (acima do plano) elimina a atividade biológica das giberelinas. De modo similar às auxinas, as GAs também podem apresentar formas livres ou se conjugar com açúcares ou com outras moléculas, tornando-se reversível, temporária ou permanentemente inativas. As GAs também podem sofrer compartimentação (armazenamento), além de catabolismo enzimático.

Embora frequentemente se discuta a ação dos hormônios como se eles agissem de modo independente, as inter-relações do C&D vegetal resultam da combinação de sinais múltiplos. Além disso, um hormônio pode influenciar na biossíntese do outro, de modo que os efeitos produzidos por um hormônio pode ser, de fato, mediado por outros. Atualmente, sabe-se que as giberelinas podem induzir a síntese de auxinas e vice-versa. Quando plantas de ervilha são decapitadas, ocasionando a interrupção no alongamento do caule, não somente os níveis das auxinas que são reduzidos, pois a sua fonte foi removida, mas também os níveis do GA_1 na parte superior do caule diminuem drasticamente. Essa mudança parece ser devida às auxinas, pois a reposição da gema ou o suprimento de auxinas restaura os níveis do GA_1 . O AIA promove a transcrição da enzima *GA-3 β -hidroxilase*, formando a GA_1 e diminui a produção da *GA2-oxidase*, enzima que degrada a GA_1 . O aumento da atividade da *GA-3 β -hidroxilase*, em resposta ao AIA, é percebido 2 horas após a aplicação dessa auxina.

Os mecanismos de ação das GAs envolvem aumentos na *divisão* e no *alongamento* celular, aumentos nas mitoses nos meristemas subapicais e

aumentos na extensibilidade da parede celular. Todavia, o alongamento celular estimulado pelas GAs não envolve a acidificação da parede, conforme ocorre com as auxinas (*teoria do crescimento ácido*). As GAs também estimulam a transcrição de quinases do ciclo celular nos meristemas intercalares das gramíneas, o que parece contribuir para o seu alongamento.

Os *Retardantes de Crescimento* correspondem a todos os compostos químicos que reduzem a divisão e o alongamento celular em tecidos de brotos e regula as plantas superiores fisiologicamente, sem interromper o seu desenvolvimento. Os *retardantes de crescimento* são substâncias que inibem a síntese dos terpenóides e, portanto, inibem a síntese das GAs. Essas substâncias têm sido utilizadas para amenizar o crescimento das plantas (porte), reduzindo, por exemplo, a freqüência de podas e evitando problemas com as redes elétricas. Também são utilizadas para evitar o acamamento das plantas. Os principais compostos utilizados como retardantes de crescimento são o Cicocel (CCC), o Amo-1618 e o Paclobutrazol (Bonzi).

Efeitos Biológicos das Giberelinas:

Alongamento:

As GAs são os principais fitormônios relacionados ao porte (tamanho) das plantas. Elas promovem o alongamento em plantas intactas normais e, principalmente, em plantas de porte baixo (plantas anãs).

Modificações na juvenilidade:

As GAs podem reverter plantas fisiologicamente adultas ao estágio de juvenilidade. Plantas de hera (*Hedera helix*) reverterem de “maduras” para juvenis com a aplicação de GA₃. Em contraste, coníferas (*Pinus elioti*, *Sequoia sempervirens*) apresentam redução da duração da juvenilidade em resposta à aplicação das GAs.

Produção de flores masculinas:

Normalmente, as plantas de abóbora (*Curcubita bapo*) produzem muitas flores femininas e poucas masculinas, o que dificulta a polinização. A aplicação de GAs aumenta a produção de flores masculinas.

Estabelecimento e crescimento de frutos:

As GAs, juntamente com as auxinas e as citocininas, estão intimamente relacionadas ao estabelecimento e ao crescimento de frutos, o que ocorre pela produção e liberação de GAs a partir dos grãos de pólen e das sementes.

Produção de frutos partenocárpicos:

As GAs, bem como as auxinas, podem proporcionar a formação de frutos partenocárpicos (frutos sem sementes), cuja polinização pode até ter ocorrido, mas que não foram fertilizados (sem fusão de gametas). As GAs apresentam vantagens em relação às auxinas por não estimularem a formação do etileno, fitormônio que

pode causar a senescência e abscisão. A aplicação de GAs para a indução de partenocarpia em uva (passas) é bastante conveniente e apresenta menores riscos.

Indução de germinação:

As sementes são os órgãos onde as GAs mais se concentram. As GAs estão envolvidas na germinação das sementes, principalmente nos cereais, contribuindo para a síntese das enzimas hidrolíticas a partir da camada de aleurona, especialmente da α -amilase.

Alongamento de ramos:

A GA₁ endógena regula o alongamento dos ramos. Essa giberelina encontra-se presente durante estágios jovens de desenvolvimento. A GA₁ apresenta a GA₂₀ como precursora. Todavia, algumas plantas crescem bastante na ausência da GA₁. O fotoperíodo pode regular o metabolismo das giberelinas, sendo que dias longos geralmente estimulam a sua produção.

Uso Comercial:

As GAs apresentam diversas aplicações práticas em agricultura e biologia, com destaque para produção de frutos partenocárpicos (uva), aumento da produção em cana-de-açúcar (aumento no tamanho dos internódios), florescimento precoce (redução da juvenilidade) em coníferas, indução de partenocarpia, aumento no rendimento do processo de fabricação da cerveja (produção do malte) e germinação de sementes (espécies selvagens; quebra de dormência), dentre outros.

Citocininas:

As citocininas foram descobertas como resultado de estudos relacionados ao controle da divisão celular e organogênese. Os fitormônios até então conhecidos, auxinas e giberelinas, não permitiam o controle adequado desses processos. O fisiologista austríaco Gottlieb Haberlandt (1931) foi o primeiro a propor que *substâncias difusíveis* estariam ligadas ao processo de *divisão celular*. Naquela época, ele demonstrou que “substâncias” solúveis em água transportadas nos tecidos vasculares (xilema) podiam estimular a divisão celular em tecidos lesionados de tubérculos de batata. Até a descoberta das citocininas, diferentes substâncias foram testadas visando manter a proliferação de tecidos caulinares em cultura. Extratos de leveduras e de suco de tomate apresentaram efeitos positivos para algumas culturas. Um grande avanço ocorreu quando, em 1941, Johannes van Overbeek descobriu que a *água de coco* (endosperma líquido do coco) continha um potente “*fator de crescimento*”, diferente das substâncias estimuladoras conhecidas até então. Percebeu-se que esse *fator*, associado ou não a uma auxina, acelerava o desenvolvimento de embriões de plantas e promovia o crescimento de tecidos isolados, assim como de células em tubos de ensaio. O meio de White, suplementado com uma auxina e com 10 a 20% de água de coco é capaz de manter

divisão contínua em células maduras e diferenciadas de diferentes espécies. A padronização da concentração desse “fator de crescimento” é o principal problema para a utilização da água de coco. Além disso, a identidade dessa substância, correspondente à citocinina natural *zeatina*, encontrada em concentrações elevadas em endospermas imaturos de sementes de milho, somente foi elucidada por Letham, em 1974, muito depois da descoberta das citocininas sintéticas.

Nas décadas de 40 e 50 Folke Skoog e colaboradores testaram diversas substâncias em busca de alguma que pudesse estimular a divisão celular e, em associação às auxinas, controlar a organogênese em tecidos de plantas. Em uma dessas tentativas, o grupo de Skoog utilizou *esperma envelhecido* de arenque, peixe encontrado nas águas temperadas e rasas do Atlântico Norte, do Mar Báltico, do Pacífico Norte e do Mediterrâneo. O material estava em um frasco “esquecido” há bastante tempo no laboratório. Para surpresa geral, o material apresentou comportamento promissor, estimulando a divisão celular em tecidos de medula de tabaco. Eles, então, passaram a autoclavar o esperma do arenque, verificando que os efeitos de promoção na divisão celular se manifestavam. Após a divulgação dos resultados dos trabalhos realizados pelo grupo de Skoog & Miller e com a participação de outros colaboradores, em 1955 foi identificada no esperma autoclavado uma pequena molécula, a *6-furfuril amino purina* ou *cinetina*, conforme passou a ser denominada. Essa substância sintética é derivada da adenina (aminopurina), sendo formada em decorrência da quebra ou da degradação do DNA provocada pelo aquecimento (autoclavagem) e/ou envelhecimento. Todavia, a descoberta da cinetina e dos seus efeitos sugeriu a ocorrência natural de moléculas com estruturas similares e envolvidas na regulação da atividade de divisão celular nos vegetais. Essa hipótese foi posteriormente confirmada com a descoberta da *Zeatina* e de outras citocininas naturais. As principais citocininas naturais são a *Zeatina* (ZEA), a *Ribosil-zeatina* (ou *zeatina ribosídica* = ZR) e a *2-isopentenil adenosina* (2-IP). Dentre as citocininas sintéticas, as mais conhecidas são a *6-Benzil-Amino-Purina* (BAP), a *cinetina* e a *difenil uréia*.

Biossíntese das Citocininas:

As citocininas são substâncias quimicamente relacionadas às mesmas rotas de biossíntese dos terpenóides, dos pigmentos carotenóides, das giberelinas, do ácido abscísico, das fitoalexinas e do látex. Todas essas substâncias são derivadas do isopreno, tendo o *ácido mevalônico* como *precursor*. As citocininas também podem se encontrar na forma livre (ativa) ou na forma conjugada (temporária e reversivelmente inativa). Elas também estão relacionadas ao RNA transportador, conferindo atividade citocinínica a esse nucleotídeo. Os principais *locais de síntese* das citocininas são os *meristemas apicais* das *raízes*. O *transporte* das citocininas para a parte aérea ocorre através da corrente transpiratória, *via xilema*. Em função disso, caules decapitados exsudam citocininas em resposta à pressão radicular.

Algumas bactérias também são capazes de sintetizar citocininas. A bactéria *Agrobacterium tumefaciens*, muito utilizada na transformação genética de plantas, possui a capacidade de transferir o seu DNA extra-cromossomal, o plasmídeo-Ti, para o DNA dos tecidos de algumas plantas. As bactérias infectam tecidos localizados no colo das plantas e modificam geneticamente os tecidos dessa região, formando um tumor conhecido como “galha da coroa” ou “galha do colo”. Esses tumores são formados em resposta à ação de genes que codificam para citocininas (*trans-zeatina* e *cis-zeatina* e seus *ribosídeos*). Esses genes são transferidos pelos plasmídeos das bactérias, alterando geneticamente o DNA dos tecidos da planta que passam a super-expressar os genes para a síntese de citocininas, causando proliferação celular excessiva. Esses tecidos das galhas podem ser “curados” da presença da bactéria através de termoterapia. Quando cultivados *in vitro* em ausência de citocininas eles apresentam divisão celular e a organogênese pode ser controlada pela adição de auxinas, o que evidencia que os tecidos foram geneticamente modificados, tornando-se citocinina-autotróficos.

Efeitos Biológicos das Citocininas:

Indução de divisão celular:

A presença de citocininas estimula a divisão celular dos meristemas da parte aérea e das raízes.

Controle da morfogênese in vitro:

Em associação com as auxinas, as citocininas podem controlar o processo de organogênese. A razão auxina/citocinina define a formação de raízes, de parte aérea ou de ambos.

Atraso na senescência:

Tecidos tratados com citocininas apresentam atraso na senescência o que ficou conhecido como *Efeito Richmond Lang*. Embora a aplicação de citocininas não evite por completo a senescência, seus efeitos podem ser drásticos, sobretudo quando a citocinina é pulverizada sobre a planta intacta. Se uma única folha for tratada, esta permanece verde depois de que outras folhas, de idade e desenvolvimento semelhantes, tenham amarelado e sofrido abscisão. Mesmo um pequeno ponto em uma folha permanece verde se tratado com uma citocinina após os tecidos adjacentes terem iniciado a senescência. Folhas maduras, ao contrário de folhas jovens, produzem pouca ou nenhuma citocinina, dependendo de citocininas produzidas nas raízes para adiar a sua senescência.

Modificação da dominância apical:

As citocininas podem quebrar a dominância apical exercida pelas auxinas e estimular o crescimento das gemas laterais.

Estímulo à mobilização de nutrientes:

As citocininas liberadas pelas sementes aumentam a força de dreno nos frutos.

Maturação de cloroplastos:

As citocininas estimulam a síntese de proteínas fotossintéticas e dos pigmentos, bem como o desenvolvimento dos grana nos cloroplastos.

Regulação de síntese protéica:

As citocininas contribuem para a regulação da síntese protéica ao nível de transcrição e de tradução.

Regulação da concentração citossólica de Ca^{2+} :

A manutenção da concentração citossólica do Ca^{2+} (mensageiro secundário) é fundamental para a homeostase celular. As citocininas apresentam papel importante nesse controle.

Etileno:

Os efeitos típicos do etileno em plantas foram notados a partir de observações realizadas ainda no século XIX. Árvores que cresciam próximas a lampiões a gás proveniente de queima de carvão apresentavam intensa desfolhação, o que não era observado em árvores das mesmas espécies crescendo afastadas da fumaça desses lampiões. Em 1901, Dimitry Neljubov, um pesquisador russo, observou que plantas de ervilha crescidas no escuro, em um laboratório fechado, apresentavam sintomas estranhos, que mais tarde ficaram denominados *resposta tríplice do etileno*. As plantas apresentavam redução no crescimento dos caules, aumento do crescimento em espessura e crescimento horizontal anormal. Neljubov observou, ainda, que esses sintomas desapareciam quando o ambiente de cultivo tinha sua atmosfera ventilada e trocada por ar puro. Ele associou o gás (fumaça) do carvão queimado nos lampiões no ambiente do laboratório como a provável “substância” causadora da resposta.

O primeiro relato associando o etileno como um produto natural de plantas foi feito em 1910, por H.H. Cousins. Ele observou que “emanações” provenientes de laranjas armazenadas em uma câmara provocavam o amadurecimento em bananas, cujo efeito era semelhante ao da aplicação de auxinas. Todavia, como laranjas não produzem muito etileno, possivelmente elas encontravam-se infectadas com o fungo *Penicillium*, organismo produtor de grandes quantidades desse gás. Em 1934, R. Gane e colaboradores identificaram quimicamente o *etileno* como um produto de *natureza gasosa* e *natural* do metabolismo vegetal, que, devido aos seus efeitos drásticos sobre as plantas, foi classificado como um fitormônio. Durante 25 anos o etileno não foi reconhecido como hormônio em decorrência de sua atividade muito similar à atividade das auxinas. No entanto, após a introdução da cromatografia gasosa na pesquisa do etileno, em 1959, a

importância desse fitormônio foi redescoberta e seu significado fisiológico como regulador do crescimento vegetal, definitivamente reconhecido. A molécula desse importante fitormônio de natureza gasosa é extremamente simples ($H_2C=CH_2$) se comparada às moléculas de outros fitormônios e, principalmente, com as moléculas dos hormônios dos animais. O etileno é a mais simples olefina (hidrocarboneto alifático, de cadeia aberta, apresentando pelo menos uma dupla-ligação) conhecida. A sua molécula apresenta peso molecular 28 sendo, sob condições fisiológicas, mais leve do que o ar.

Biossíntese e Catabolismo do etileno:

A via de biossíntese do etileno tem início com a participação do aminoácido *metionina*. A *metionina* é transformada em *S-Adenosil-Metionina (SAM)*, que por sua vez é transformado em **Ácido Carboxílico Amino-Ciclo-Propano (ACC)** pela enzima *ACCsintase*. O ACC, então, é convertido em etileno pela ação da enzima *ACCoxidase (Enzima Formadora de Etileno = EFE)*.

A etapa de conversão do SAM em ACC é estimulada por diversos fatores e por outros agentes, com destaque para frutos em maturação ou em senescência, flores senescêntes, AIA (auxinas), danos mecânicos, injúrias por resfriamento (*chilling*), estresse hídrico e alagamento. A etapa de conversão do ACC em etileno é estimulada por diferentes fatores, principalmente por tecidos ou órgãos (frutos) em maturação. Em contraste, a conversão do SAM em ACC é inibida por **Amino-Etoxi-Vinil-Glicina (AVG)** e pelo **Ácido Aminoxi-Acético (AOA)**, ambos sintéticos. Já a conversão do ACC em etileno é inibida por anaerobiose e por desacopladores, o que indica a necessidade de oxigênio para a reação, por Co^{2+} , pelo ácido salicílico, um análogo ao ácido acetil salicílico, e por temperaturas superiores a $35^{\circ}C$.

Frutos em amadurecimento apresentam aumento dos níveis de etileno, do ACC e da EFE. O fornecimento de ACC a frutos verdes causa um ligeiro aumento da sua maturação, o que sugere ser a ativação da EFE a etapa crítica da biossíntese. Sob condições de estresses ambientais (seca, inundação, dano mecânico, *chilling*, etc.), o etileno é sintetizado pela rota normal, a partir da metionina. O $AgNO_3$ inibe a ação do etileno nos tecidos das zonas (ou camadas) de abscisão. Por sua vez, o CO_2 compete na atmosfera com o etileno (2-3% de CO_2 expulsa o etileno), sendo, em função disso, utilizado em câmaras frigoríficas para aumentar o tempo de conservação em pós-colheita de frutos, flores e hortaliças. O permanganato de potássio ($KMnO_4$), aplicado na forma de sachês (10-80g), é um absorvente eficiente do etileno podendo reduzir de 250 para $10 \mu L L^{-1}$ a concentração desse hormônio em câmaras de armazenamento de maçãs, aumentando o tempo de estocagem desses frutos.

Todos os órgãos das plantas produzem etileno. Todavia, tecidos em senescência e frutos maduros apresentam maior produção. As folhas em expansão

produzem mais do que as maduras. Tecidos feridos apresentam aumento na produção de etileno 25-30 min após o ferimento. Pela sua natureza gasosa, o etileno sofre difusão no ambiente e pelos espaços intercelulares. Bactérias, fungos e todos os órgãos das plantas produzem etileno.

O etileno é uma molécula inflamável. O seu catabolismo corre devido a sua rápida oxidação à óxido-etileno ou em decorrência de sua hidrólise à etileno-glicol. Em muitos tecidos o etileno pode ser completamente oxidado a dióxido de carbono. O etileno também pode se apresentar na forma conjugada (etileno-glicol-glicose), perdendo atividade biológica momentânea.

Efeitos Biológicos do Etileno:

Expansão lateral de células:

Uma das respostas tríplices do etileno é a expansão celular lateral. Na presença de etileno, o padrão transversal de alinhamento dos *microtúbulos* é alterado para uma orientação longitudinal. Essa mudança de 90° no ângulo da orientação dos microtúbulos leva a uma deposição paralela das microfibrilas de celulose. O novo depósito da parede é reforçado mais na direção longitudinal do que na direção transversal, promovendo a expansão lateral em vez de alongamento.

Amadurecimento de frutos:

O etileno é o principal fitormônio envolvido na maturação de *frutos climatéricos*, frutos esses que *amadurecem após a colheita* mesmo se apanhados muito *verdes*. Como exemplos de frutos climatéricos podem ser incluídos a banana, a maçã, o abacate, o caqui, a pêra e a goiaba, dentre outros. Esses frutos, além de *responderem à aplicação exógena de etileno ou de seus análogos, também produzem quantidades consideráveis desse gás durante a maturação*. O aumento na produção do etileno durante a maturação de frutos climatéricos coincide com o aumento na taxa respiratória (pico climatérico). Todavia, alguns frutos não apresentam essa resposta ao etileno e nem o produzem em quantidade elevada. Esses frutos, denominados *não-climatéricos*, não podem ser colhidos verdes. Como exemplos de frutos não-climatéricos podemos destacar o abacaxi, a uva e as espécies cítricas (laranja, limão, limas, mexericas, etc.).

Em sistemas de maturação artificial de frutos tem sido empregada uma substância análoga ao etileno, o acetileno ($\text{HC}\equiv\text{CH}$), produzido a partir do carbureto de cálcio que, ao ser hidratado, libera esse gás ($\text{CaC}_2 + 2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{HC}\equiv\text{CH}^\uparrow + \text{Ca}(\text{OH})_2$). Quando se utiliza carbureto, em excesso, o acetileno produzido pode provocar a maturação excessiva da casca sem a completa maturação da polpa (maturação forçada), o que prejudica a qualidade do produto para o consumo bem como a sua durabilidade em pós-colheita. Esse fato é muito comum na maturação

“forçada” de bananas, cujas cascas podem ficar completamente amarelas (aspecto maduro), embora a polpa ainda permaneça verde (“apertando”).

Senescência e Abscisão:

Os efeitos do etileno na senescência estão relacionados ao estímulo à produção de enzimas hidrolíticas bem como de espécies reativas de oxigênio (radicais livres), que afetam todo o metabolismo causando danos às células, tecidos e órgãos. O etileno é o principal fitormônio envolvido na abscisão (queda) de folhas, frutos, flores e de outros órgãos. Ao contrário do que se pensava, o ácido abscísico está envolvido na abscisão da maioria dos órgãos, como veremos mais a frente. O etileno está envolvido na formação da camada de abscisão em pecíolos de folhas e em pedúnculos da maioria das flores e de frutos.

Epinastia e Hiponastia:

Esses dois movimentos de crescimento são relacionados às auxinas, mas o etileno também os promove. Na verdade, os efeitos são mais relacionados ao etileno do que às auxinas, que somente estimulam a síntese do etileno.

Dormência de sementes e gemas:

Algumas espécies apresentam dormência em função da presença de etileno em seu endosperma. A retirada da casca (escarificação) permite a sua liberação e a germinação das sementes. O fogo também pode agir na quebra da dormência de sementes. Outras espécies são estimuladas a germinarem pela ação do etileno, como ocorre com o amendoim, por exemplo.

Florescimento:

O etileno e as auxinas (em excesso por induzirem a síntese do etileno) estão envolvidos na floração de plantas de manga, de espécies do cerrado (fogo) e, principalmente, de espécies de Bromeliaceae (abacaxi e bromélias ornamentais).

Mudança de sexo em flores:

O etileno está associado à produção de flores femininas em algumas espécies de plantas.

Formação de Pêlos Radiculares:

A formação de raízes adventícias em algumas espécies pode ser induzida por etileno, embora as auxinas estimulem esse processo de modo mais eficiente. As auxinas, quando em baixa concentração, estimulam o enraizamento, mas em excesso inibem o alongamento das raízes, o que está relacionado ao aumento na produção do etileno.

Abertura do Gancho Plumular:

A abertura do gancho plumular em eudicotiledôneas com germinação epigea está intimamente relacionada à produção do etileno nos tecidos do gancho. A luz vermelha induz a abertura do gancho plumular e a luz vermelho-distante reverte o efeito da primeira, indicando que o fitocromo é o fotorreceptor envolvido no processo. Existe uma estreita relação entre o fitocromo e o etileno no controle

da abertura do gancho. O etileno produzido pelo tecido do gancho, mantido no escuro, inibe o alongamento das células do lado interno. A luz vermelha inibe a formação do etileno, promovendo o crescimento do lado interno e causando a abertura do gancho. Mutantes auxina-insensíveis (*axr1*) e o tratamento de plantas selvagens com NPA, um inibidor do transporte de auxinas, bloqueiam a formação do gancho plumular em *Arabidopsis*, indicando a participação das auxinas na resposta.

Formação de Aerênquima e Alongamento em Espécies Aquáticas:

O etileno está envolvido na formação dos aerênquimas em espécies aquáticas e pode estimular o alongamento dos caules, como em *Ranunculus sceleratus*, por exemplo.

Utilização Comercial do Etileno:

O uso comercial do etileno puro, pela sua natureza gasosa, é de aplicação limitada (ambientes fechados), além de ser muito oneroso. Utiliza-se, então, uma substância geradora de etileno, o *ácido 2-cloro-etil-fosfônico* (ethephon), conhecido comercialmente como Ethrel®. O ethephon, pulverizado na forma líquida, libera etileno ao penetrar em ambientes com pH básico. Um exemplo da utilização comercial do etileno pode ser observado em lavouras de algodão. Quando o ethephon é pulverizado nas plantas, o etileno produzido causa a abscisão das folhas, facilitando a colheita dos frutos (capulho), melhorando a qualidade das fibras. O ethephon também pode ser utilizado para a indução da maturação de frutos, podendo ser substituído por auxinas, que, em concentrações elevadas, também aumentam a síntese de etileno.

Ácido Abscísico:

Sabe-se que em certos momentos, a sobrevivência de uma planta depende da sua habilidade em restringir o crescimento ou suas atividades reprodutivas. Em 1949, Philip F. Wareing (Inglaterra) descobriu que gemas dormentes de falso-plátano (*Acer pseudoplatanus*) continham grandes quantidades de um inibidor de crescimento, o qual ele denominou *dorminas*. Durante a década de 60, Frederick T. Addicott (EUA, 1963) divulgou a descoberta de uma substância presente em frutos de algodão, capaz de acelerar a sua abscisão. A substância responsável pela resposta foi denominada *abscisina II*. Na mesma época, R.F.M Van Steveninck, estudando compostos que causavam o aceleração da abscisão de flores e de frutos de lupinho amarelo (*Lupinus luteus*), encontrou uma substância similar à *abscisina II* identificada por Addicott. Após estudos, em 1964, concluiu-se que a *abscisina II* e as *dorminas* eram substâncias quimicamente idênticas. A partir de 1967, essas substâncias passaram a ser denominadas *Ácido Abscísico* (ABA). A escolha deste nome, porém, mostrou-se equivocada, pois se descobriu que não existe uma ação tão específica do ABA sobre a abscisão da maior parte dos órgãos

vegetais, cujo controle está muito mais associado ao *etileno*. Todavia, surpreendentemente, essa denominação permanece até os dias atuais. Em algas, não há produção de ABA, sendo o ácido lunárico um análogo desse fitormônio.

Biossíntese do Ácido Abscísico:

A biossíntese desse composto (ABA) também ocorre a partir do *ácido mevalônico*. O início da rota de biossíntese do ABA é o mesmo utilizado para a síntese de outros fitormônios (giberelinas e citocininas). Existem duas rotas conhecidas para biossíntese do ABA: a rota direta e a indireta. A primeira (*direta*) ocorre a partir do *farnesil pirofosfato* e a segunda (*indireta*), a partir da *violaxantina*, um importante carotenóide (xantofila). A via de biossíntese *indireta* é, atualmente, considerada *principal*. A síntese de ABA ocorre em cloroplastos e em amiloplastos. O ABA também pode se apresentar na forma conjugada (*ABA-β-D-glicosil-éster*), perdendo atividade biológica momentânea (reversível). O ABA é transportado nos dois sistemas vasculares, embora predomine na seiva xilemática.

A atividade biológica do ABA é determinada pela estrutura química do ácido. O *ABA_{cis}* apresenta ocorrência natural. Por apresentar um carbono assimétrico, o ABA pode ser encontrado nas formas *ABA⁺* (natural) e *ABA⁻*. O ABA comercial apresenta uma mistura das formas *ABA⁺* e *ABA⁻*. A forma *ABA_{cis}⁺* está relacionada às respostas rápidas associadas ao ABA, como ao fechamento dos estômatos, por exemplo. A forma *ABA_{cis}⁻* está mais relacionada às respostas a longo prazo, como tolerância à dessecação, ao frio, a temperaturas elevadas, etc. Os produtos do catabolismo do ABA (ácido faséico e ácido dihidrofaséico) são biologicamente inativos.

Efeitos Biológicos do ABA:

Dormência de gemas:

O ABA é o principal fitormônio envolvido na dormência das gemas em plantas de clima temperado. Temperaturas baixas e redução do fotoperíodo estimulam a sua biossíntese. O ABA é considerado o hormônio da dormência. O balanço entre inibidores (ABA) e promotores (citocininas, auxinas e giberelinas) de crescimento é que define a entrada e/ou a saída da dormência.

Dormência de sementes:

O ABA é o principal fitormônio envolvido na dormência das sementes. Sementes dormentes secas apresentam altas concentrações de ABA. A aplicação de ABA exógeno inibe a germinação e induz dormência em sementes não-dormentes. O ABA inibe a síntese de enzimas hidrolíticas essenciais à quebra de reservas (papel central), especialmente da α -amilase. Em decorrência disso, o ABA é responsável pela inibição da germinação precoce das sementes. Em sementes de espécies deficientes em ABA, como o feijão e em variedades mutantes de milho (*vp14*),

pode ocorrer germinação em pré-colheita nas épocas úmidas. Tal fato resulta em perdas na produção. Mutantes vivíparos de milho deficientes em ABA germinam intensamente quando as sementes ainda estão nas espigas.

Fechamento de estômatos:

O ABA é o principal fitormônio envolvido no fechamento hidroativo dos estômatos, promovendo a perda de Cl^- e de K^+ , além de interferir na atividade da H^+ -ATPase. Os estômatos somente reabrem após o completo catabolismo do ABA nas células guarda (transformação do ABA em ácido fáséico ou em ácido dihidrofáséico).

Absorção de água:

Ao mesmo tempo em que o ABA reduz a perda de água através do fechamento dos estômatos, ele aumenta a condutividade hidráulica das raízes, aumentando a capacidade de rehidratação.

Crescimento:

O ABA inibe o crescimento celular pela sua atuação na atividade da H^+ -ATPase, inibindo a acidificação da parede e, conseqüentemente, a formação dos *fatores de afrouxamento da parede*. O ABA, sob condições de estresse hídrico, inibe o crescimento da parte aérea e estimula o crescimento das raízes.

Senescência e Abscisão:

A contribuição do ABA para a abscisão é restrita a poucas espécies. O etileno apresenta efeito mais amplo sobre o processo de abscisão. Na senescência, o ABA apresenta papel fundamental, embora esta também esteja associada ao etileno. Em órgãos senescentes, o ABA acelera o processo. As citocininas apresentam efeito contrário, revertendo os efeitos do ABA.

Acúmulo de Reservas e Tolerância à Dessecação em Sementes:

Compostos de reserva são acumulados durante as fases intermediária e tardia da embriogênese. Como os níveis do ABA encontram-se elevados nessas fases, acredita-se que o ABA possa afetar a translocação de açúcares e de aminoácidos e/ou a síntese de materiais de reserva. Algumas proteínas conhecidas como proteínas LEA (*Late Embryogenesis Abundant = Proteínas Abundantes da Embriogênese Tardia*) estão diretamente associadas à tolerância à dessecação apresentada pelas sementes ortodoxas. Essas proteínas são sintetizadas por estímulo do ABA e desaparecem logo após a germinação, fazendo com que as plântulas não apresentem a mesma tolerância à dessecação que as sementes.

Síntese de Proteínas:

O ABA é o principal hormônio responsável pela síntese de enzimas relacionadas à tolerância das plantas a diferentes tipos de estresses ambientais. Pelo seu caráter adaptativo, o ABA é denominado o "*hormônio dos estresses*". O ABA é responsável pela produção de proteínas que conferem às plantas tolerância

às temperaturas baixas e elevadas, aos solos salinos e ao estresse hídrico, dentre outros.

Outras Substâncias Relacionadas ao Crescimento e Desenvolvimento Vegetal:

Alguns compostos em função de não atenderem aos critérios de definição das substâncias de natureza hormonal bem como pela sua descoberta e/ou identificação mais recente não constituem grupos hormonais e nem fazem parte do grupo dos cinco fitormônios clássicos (auxinas, giberelinas, citocininas, etileno e ácido abscísico). Todavia, muitas delas apresentam controle sobre o crescimento e desenvolvimento dos vegetais. Eles são separadas em dois grupos: substâncias inibidoras e substâncias promotoras do crescimento e desenvolvimento vegetal.

Substâncias Inibidoras:

Ácido Lunárico:

O ácido lunárico encontra-se presente em gemas inibindo o seu desenvolvimento. Esse ácido tem a sua concentração aumentada por dias longos, sendo a sua concentração reduzida em dias curtos. O ácido lunárico é encontrado principalmente em criptógamas e em algas. Nesses grupos vegetais, os efeitos do ácido lunárico são análogos aos do ABA.

Batasinas:

São compostos encontrados em bulbilhos de *Discorea batatas*. As batasinas causam dormência nos bulbilhos. Temperaturas baixas geralmente reduzem a sua concentração.

Ácido Jasmônico e Metil Jasmonato:

São substâncias que conferem o cheiro característico do jasmim, sendo componente da fragrância de seu perfume. Não é um gás, mas é volátil, especialmente o metil-jasmonato. São *sintetizados* a partir do *ácido linoléico*, pela ação da enzima *lipoxigenase*. Inibem o crescimento de certos órgãos e causam senescência. Contribuem para o mecanismo de defesa contra herbivoria, participando da cadeia de eventos que resultam na produção dos inibidores de proteases, terpenos e alcalóides, substâncias que dificultam a digestão em animais, reduzindo a capacidade de consumo dos órgãos da planta e, conseqüentemente, os danos por herbivoria.

Substâncias Promotoras:

Triacontanol:

O triacontanol é um álcool primário saturado com 30 carbonos. Essa substância foi isolada inicialmente de plantas de alfafa. Apresenta baixa solubilidade em água (menos de $9 \cdot 10^{-4}$ g L⁻¹). Suspensões coloidais contendo

triacontanol, em concentração abaixo de $0,1 \times 10^{-9} \text{ g L}^{-1}$, aumentam o crescimento em plantas de milho, tomate e arroz. Plantas de milho e arroz mostram crescimento intenso 10 min após aplicação foliar de triacontanol na forma de pulverização. Os mecanismos de ação do triacontanol são desconhecidos. Essa substância apresenta grande potencial para uso comercial como promotora de crescimento.

Brassinas ou Brasinosteróides:

Até o momento, as brassinas são os únicos hormônios vegetais pertencentes à classe dos esteróides (classe típica dos hormônios dos animais). Essas substâncias foram isoladas inicialmente em grãos de pólen de *Brassica napus* (nabo), sendo derivadas dos lipídios. Elas apresentam efeitos no crescimento das plantas e aumentam a sensibilidade dos tecidos às auxinas.

Ácido Salicílico:

O ácido salicílico é uma molécula análoga ao ingrediente ativo (ácido acetil salicílico) de diversos antitérmicos como a aspirina, AAS, etc. O ácido salicílico está envolvido no processo da termogenia (oxidase alternativa da respiração) e na resistência ao vírus do mosaico do fumo (TMV). É um inibidor da síntese do etileno (podendo ser usado para aumentar a durabilidade em pós-colheita de flores em jarros). É um dos principais componentes do mecanismo de *resistência sistêmica adquirida*, em que um único ataque de um patógeno pode tornar a planta mais resistente a ataques subsequentes.

Turgorinas:

São moléculas responsáveis pelo controle dos movimentos periódicos em plantas (movimentos násticos). Esses movimentos estão relacionados à turgescência das células dos pulvinos, localizados em determinadas regiões das folhas e dos folíolos. O “Fator Ricca” foi isolado por Ubaldo Ricca, um fisiologista Italiano, de pulvinos de folhas de *Mimosa pudica* e de *Acacia*. Plantas de *Mimosa pudica* (sensitiva) apresentam os fenômenos de sismonastimo (toque) e nictinastimo (fechamento noturno) nos seus folíolos. Plantas de *Acacia* apresentam apenas o fenômeno de nictinastimo (fechamento noturno) nos seus folíolos. Os fatores relacionados a esses movimentos foram denominados “fatores de movimentos periódicos em folhas” (BLMF’s, em inglês). Alguns deles foram isolados e receberam a denominação de BLMF1, BLMF7 (em *Mimosa*). Posteriormente, tal como em *Acacia*, foi verificado que esses BLMF’s são β -glicosídeos do ácido gálico. Atualmente, os BLMFs são denominados, genericamente, turgorinas.

Poliaminas:

As poliaminas são cátions polivalentes apresentando dois ou mais grupamentos amina. Elas podem ser encontradas livres ou ligadas a compostos fenólicos (ácido caféico e ácido cumárico). Ao contrário dos demais fitormônios

que atuam em concentrações micromolares (10^{-6} M), as poliaminas atuam em concentrações mais elevadas, na faixa milimolar (10^{-3} M) e apresentam baixa mobilidade. Portanto, as poliaminas não atendem a duas condições fundamentais utilizadas para a caracterização dos hormônios. As principais poliaminas são a putrescina, a cadaverina, a espermina e a espermidina, além dos aminoácidos arginina e lisina, que também são poliaminas.

Os principais efeitos biológicos das poliaminas são a promoção da divisão celular, a contribuição para a estabilidade das membranas, a promoção do crescimento e desenvolvimento dos frutos, a redução dos efeitos prejudiciais do estresse hídrico e o atraso na senescência em folhas destacadas, dentre outros.

5. Fitorremediação, Bioindicadores, Hiperacumuladoras e Biomanipulação:

A *fitorremediação* consiste no uso de plantas para remover poluentes do ambiente ou torná-los inofensivos aos organismos vivos. A idéia básica de que as plantas podem ser usadas para remediação ambiental é muito antiga. No entanto, uma série de descobertas científicas combinadas com uma abordagem de pesquisas interdisciplinares tem permitido o desenvolvimento dessa idéia como tecnologia promissora, rentável e ambientalmente amigável.

Solos e águas contaminadas representam um grande problema ambiental e para a saúde humana, que pode ser parcialmente resolvido com a tecnologia emergente da fitorremediação. Essa abordagem eficaz à base de plantas para a fitorremediação aproveita a notável capacidade das plantas de concentração de elementos e compostos do ambiente e para metabolização de diferentes moléculas em seus tecidos. Metais pesados tóxicos e poluentes orgânicos são os principais alvos para a fitorremediação. Em anos recentes, o conhecimento dos mecanismos fisiológicos e moleculares da fitorremediação começaram a surgir, juntamente com estratégias biológicas e de engenharia genética projetadas para otimizar a fitorremediação. Além disso, vários testes de campo confirmaram a viabilidade do uso de plantas para a limpeza ambiental. A fitorremediação também pode associar plantas e microorganismos para a limpeza do ambiente. Esta tecnologia faz uso dos processos que ocorrem naturalmente por que as plantas e a rizosfera microbiana atuam na degradação e sequestro de poluentes orgânicos e inorgânicos.

A fitorremediação é uma tecnologia eficiente de limpeza para uma variedade de poluentes orgânicos e inorgânicos. Os poluentes orgânicos no ambiente incluem principalmente aqueles gerados pelo homem e os xenobióticos (compostos químicos estranhos a um organismo ou sistema biológico). Muitos deles são tóxicos, alguns cancerígenos. Poluentes orgânicos são liberados no meio ambiente através de vazamentos (combustíveis, solventes), por atividades militares

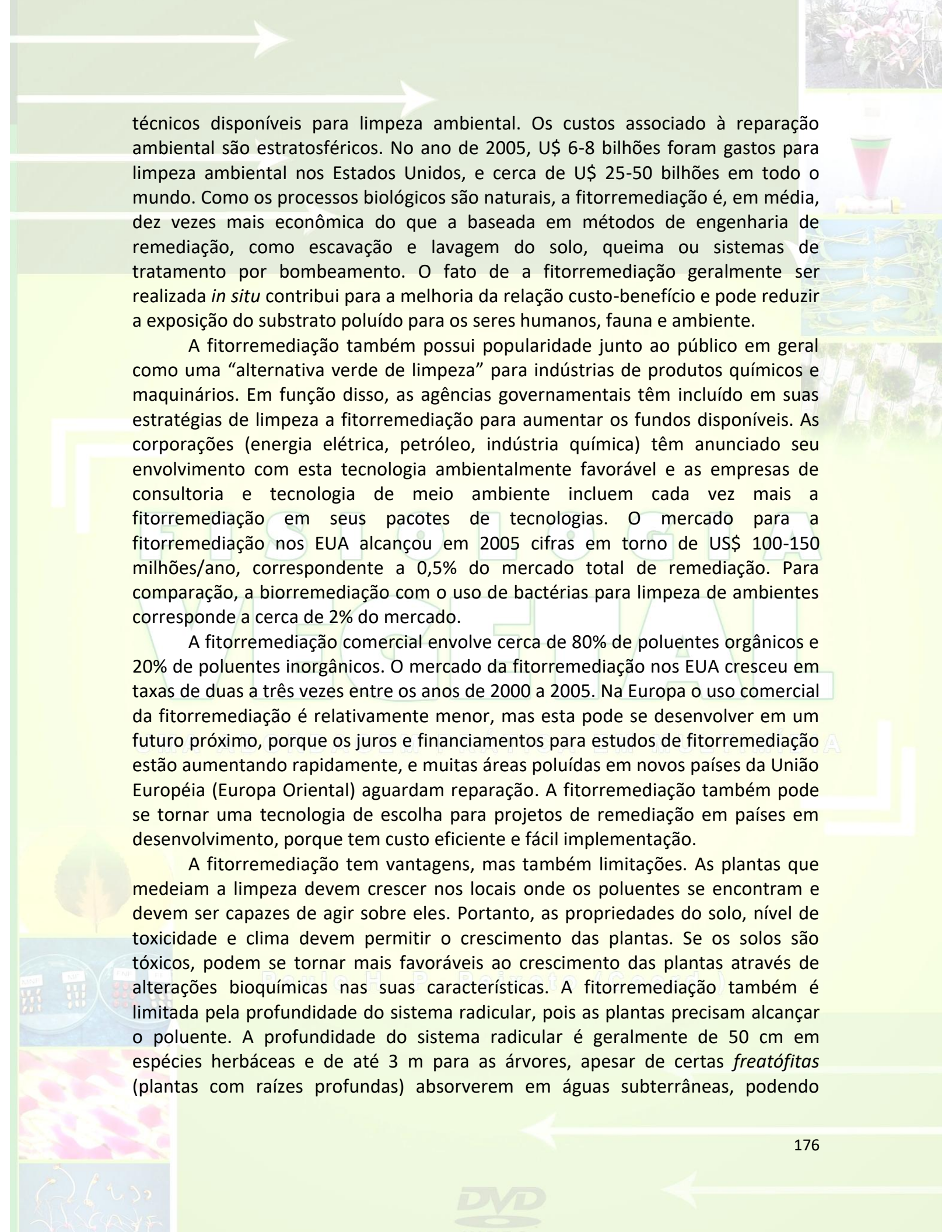
(explosivos, armas químicas), na agricultura (pesticidas, herbicidas), na indústria (química, petroquímica), no tratamento de madeira, etc. Dependendo das suas propriedades, os compostos orgânicos podem ser degradados nas raízes das plantas ou absorvidos, seguindo pela degradação, sequestro ou volatilização nos tecidos da planta.

Poluentes inorgânicos ocorrem como elementos naturais na crosta da Terra ou na atmosfera, ou devido a atividades humanas, como mineração, indústria, tráfego de veículos, atividades agropecuárias e militares que promovem a sua liberação no meio ambiente, levando a toxicidade. Poluentes inorgânicos não podem ser degradados, mas podem ser fitorremediados via estabilização ou sequestro nos tecidos das plantas. Poluentes inorgânicos que podem ser fitorremediados incluem macronutrientes vegetais, tais como nitrato e fosfato, micronutrientes, tais como Cu, Fe, Mn, Mo e Zn, elementos não essenciais como Cr, Cd, Co, F, Hg, Se, Pb, V e W e isótopos radioativos como ^{238}U , ^{137}Cs e ^{90}Sr .

A fitorremediação de metais é considerada uma forma potencial de recuperação econômica e a solução para áreas contaminadas em todo o mundo. Seu desenvolvimento é impulsionado pelo custo proibitivo dos métodos disponíveis de correção do solo, que envolvem principalmente a remoção e o “enterramento” do solo em um custo de cerca de US\$ 1 milhão/hectare. Os metais de maior importância como poluentes ambientais e alguns de seus limites regulamentares estão listados na **Tabela 1**.

A fitorremediação pode ser usada para sólidos, substratos líquidos e gasosos. Solos contaminados e sedimentos tem sido fitorremediados em instalações militares (TNT, metais, orgânicos), campos agrícolas (herbicidas, pesticidas, metais, selênio), instalações industriais (produtos orgânicos, metais, arsênio), resíduos de mineração (metais) e áreas de tratamento de madeira (hidrocarbonetos aromáticos policíclicos, PAHs). Águas poluídas que podem ser fitorremediadas incluem esgotos e águas residuais municipais (nutrientes, metais) e de escoamentos agrícola, de drenagem (fertilizante nutrientes, metais, selênio, arsênio, boro, pesticidas orgânicos, e herbicidas), águas industriais residuais (metais, selênio), escoamento de pilhas de carvão (metais), chorume (líquido poluente, de cor escura e odor nauseante, originado de processos biológicos, químicos e físicos da decomposição de resíduos orgânicos), drenagem de minas (metais) e colunas de águas subterrâneas (orgânicos e metais). As plantas também podem ser usadas para filtrar o ar em ambientes internos ou ao ar livre, por exemplo, para NO_x , SO_2 , ozônio, CO_2 , gases nervosos (sarin), poeiras ou partículas de fuligem e hidrocarbonetos voláteis halogenados.

A fitorremediação ganhou popularidade com os órgãos governamentais e a indústria a partir dos anos 90. Essa popularidade é baseada em parte no custo relativamente baixo da fitorremediação, combinado com os limitados recursos

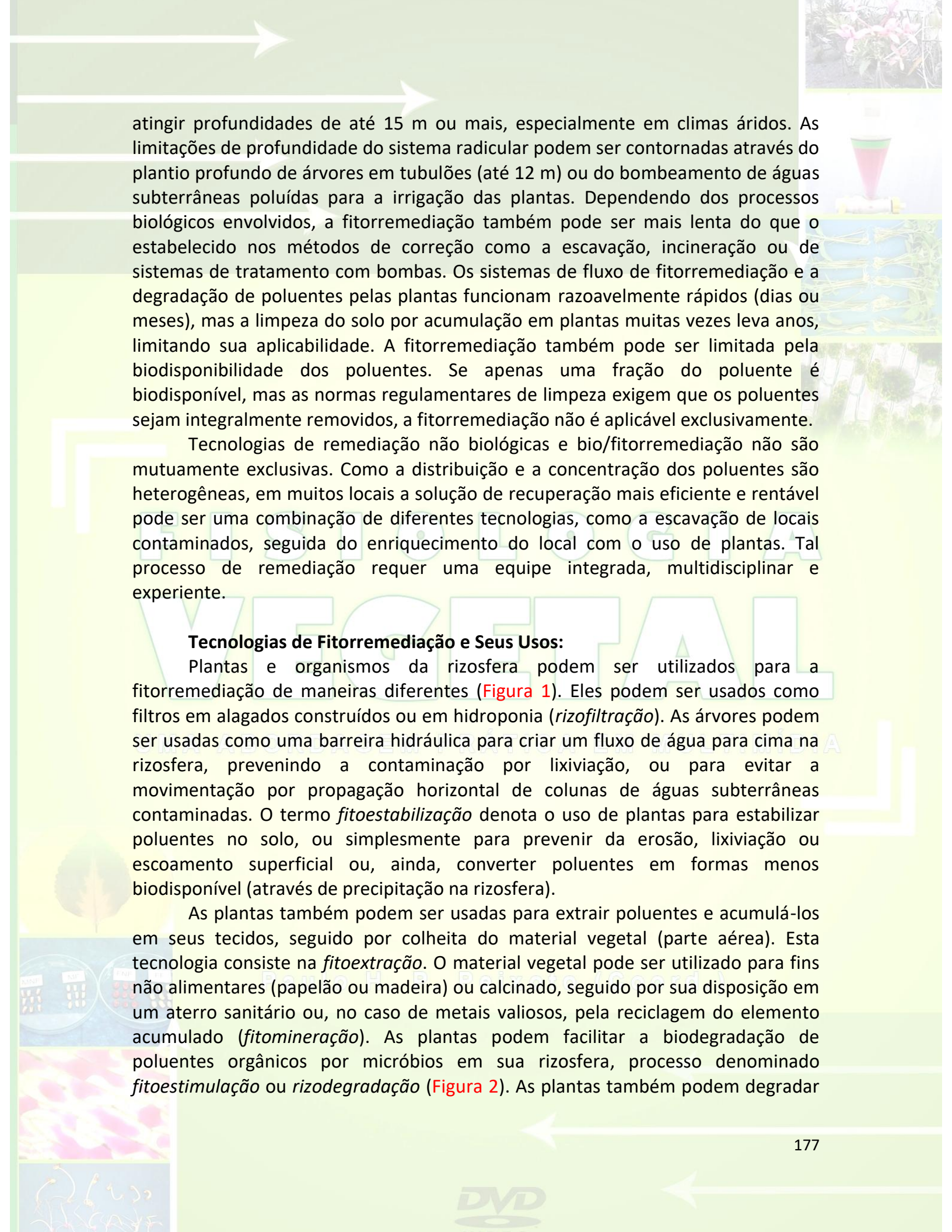
The background of the page features a collage of scientific and environmental images. At the top, there are two white arrows pointing to the right. On the right side, there is a vertical strip of images: a pink flower, a laboratory flask with pink liquid, a blue and yellow molecular structure, and a green plant. At the bottom, there are more images: a green leaf, a blue and white molecular structure, a pink and white molecular structure, and a blue and white molecular structure. The text is overlaid on this collage.

técnicos disponíveis para limpeza ambiental. Os custos associado à reparação ambiental são estratosféricos. No ano de 2005, U\$ 6-8 bilhões foram gastos para limpeza ambiental nos Estados Unidos, e cerca de U\$ 25-50 bilhões em todo o mundo. Como os processos biológicos são naturais, a fitorremediação é, em média, dez vezes mais econômica do que a baseada em métodos de engenharia de remediação, como escavação e lavagem do solo, queima ou sistemas de tratamento por bombeamento. O fato de a fitorremediação geralmente ser realizada *in situ* contribui para a melhoria da relação custo-benefício e pode reduzir a exposição do substrato poluído para os seres humanos, fauna e ambiente.

A fitorremediação também possui popularidade junto ao público em geral como uma “alternativa verde de limpeza” para indústrias de produtos químicos e maquinários. Em função disso, as agências governamentais têm incluído em suas estratégias de limpeza a fitorremediação para aumentar os fundos disponíveis. As corporações (energia elétrica, petróleo, indústria química) têm anunciado seu envolvimento com esta tecnologia ambientalmente favorável e as empresas de consultoria e tecnologia de meio ambiente incluem cada vez mais a fitorremediação em seus pacotes de tecnologias. O mercado para a fitorremediação nos EUA alcançou em 2005 cifras em torno de US\$ 100-150 milhões/ano, correspondente a 0,5% do mercado total de remediação. Para comparação, a biorremediação com o uso de bactérias para limpeza de ambientes corresponde a cerca de 2% do mercado.

A fitorremediação comercial envolve cerca de 80% de poluentes orgânicos e 20% de poluentes inorgânicos. O mercado da fitorremediação nos EUA cresceu em taxas de duas a três vezes entre os anos de 2000 a 2005. Na Europa o uso comercial da fitorremediação é relativamente menor, mas esta pode se desenvolver em um futuro próximo, porque os juros e financiamentos para estudos de fitorremediação estão aumentando rapidamente, e muitas áreas poluídas em novos países da União Européia (Europa Oriental) aguardam reparação. A fitorremediação também pode se tornar uma tecnologia de escolha para projetos de remediação em países em desenvolvimento, porque tem custo eficiente e fácil implementação.

A fitorremediação tem vantagens, mas também limitações. As plantas que medeiam a limpeza devem crescer nos locais onde os poluentes se encontram e devem ser capazes de agir sobre eles. Portanto, as propriedades do solo, nível de toxicidade e clima devem permitir o crescimento das plantas. Se os solos são tóxicos, podem se tornar mais favoráveis ao crescimento das plantas através de alterações bioquímicas nas suas características. A fitorremediação também é limitada pela profundidade do sistema radicular, pois as plantas precisam alcançar o poluente. A profundidade do sistema radicular é geralmente de 50 cm em espécies herbáceas e de até 3 m para as árvores, apesar de certas *freatófitas* (plantas com raízes profundas) absorverem em águas subterrâneas, podendo

The background of the page features a collage of scientific and environmental images. At the top, there are two white arrows pointing to the right. Below them, there are various images: a pink flower, a laboratory flask with a pink liquid, a blue and white diagram of a plant root system, a green plant, and a close-up of a plant's root system. The text is overlaid on this collage.

atingir profundidades de até 15 m ou mais, especialmente em climas áridos. As limitações de profundidade do sistema radicular podem ser contornadas através do plantio profundo de árvores em tubulões (até 12 m) ou do bombeamento de águas subterrâneas poluídas para a irrigação das plantas. Dependendo dos processos biológicos envolvidos, a fitorremediação também pode ser mais lenta do que o estabelecido nos métodos de correção como a escavação, incineração ou de sistemas de tratamento com bombas. Os sistemas de fluxo de fitorremediação e a degradação de poluentes pelas plantas funcionam razoavelmente rápidos (dias ou meses), mas a limpeza do solo por acumulação em plantas muitas vezes leva anos, limitando sua aplicabilidade. A fitorremediação também pode ser limitada pela biodisponibilidade dos poluentes. Se apenas uma fração do poluente é biodisponível, mas as normas regulamentares de limpeza exigem que os poluentes sejam integralmente removidos, a fitorremediação não é aplicável exclusivamente.

Tecnologias de remediação não biológicas e bio/fitorremediação não são mutuamente exclusivas. Como a distribuição e a concentração dos poluentes são heterogêneas, em muitos locais a solução de recuperação mais eficiente e rentável pode ser uma combinação de diferentes tecnologias, como a escavação de locais contaminados, seguida do enriquecimento do local com o uso de plantas. Tal processo de remediação requer uma equipe integrada, multidisciplinar e experiente.

Tecnologias de Fitorremediação e Seus Usos:

Plantas e organismos da rizosfera podem ser utilizados para a fitorremediação de maneiras diferentes (Figura 1). Eles podem ser usados como filtros em alagados construídos ou em hidroponia (*rizofiltração*). As árvores podem ser usadas como uma barreira hidráulica para criar um fluxo de água para cima na rizosfera, prevenindo a contaminação por lixiviação, ou para evitar a movimentação por propagação horizontal de colunas de águas subterrâneas contaminadas. O termo *fitoestabilização* denota o uso de plantas para estabilizar poluentes no solo, ou simplesmente para prevenir da erosão, lixiviação ou escoamento superficial ou, ainda, converter poluentes em formas menos biodisponível (através de precipitação na rizosfera).

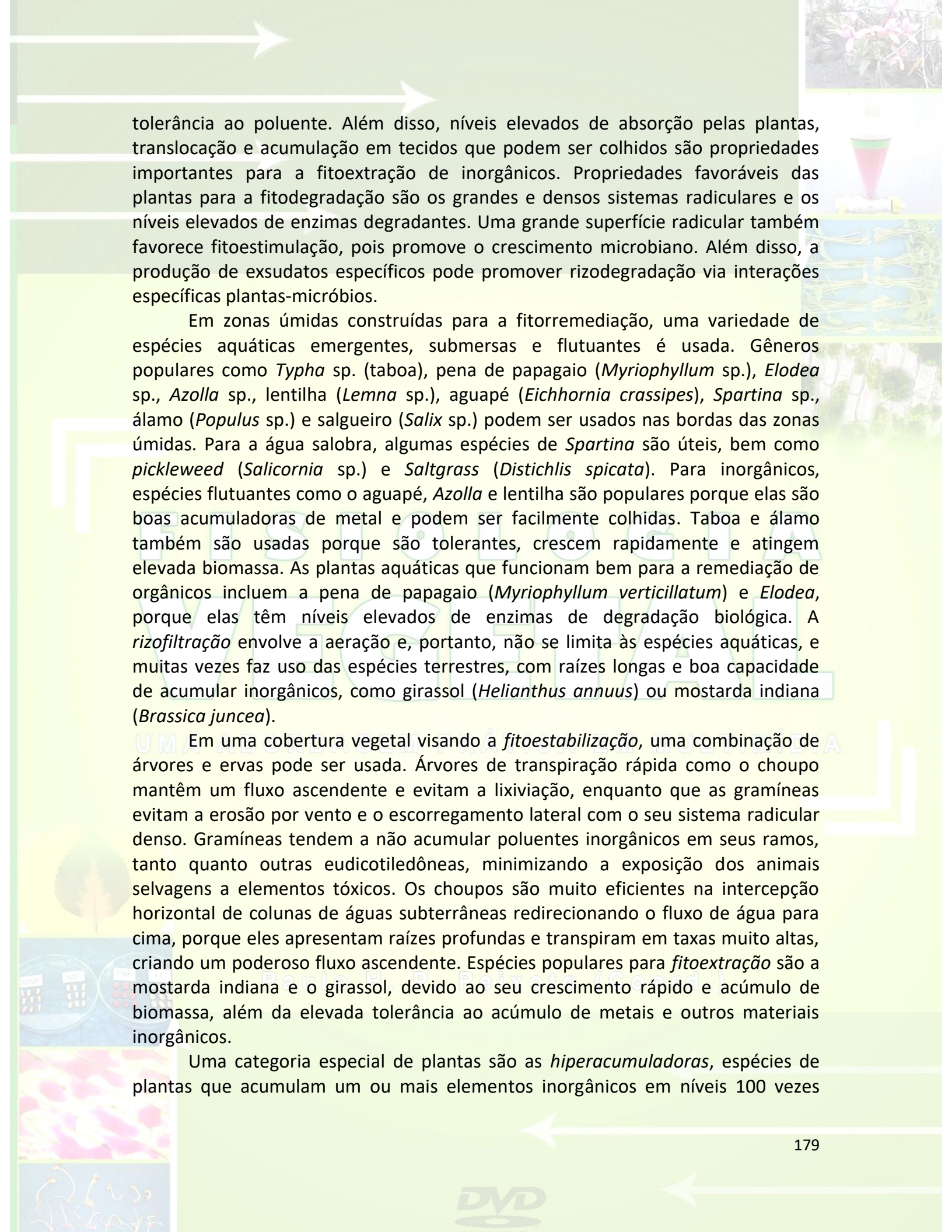
As plantas também podem ser usadas para extrair poluentes e acumulá-los em seus tecidos, seguido por colheita do material vegetal (parte aérea). Esta tecnologia consiste na *fitoextração*. O material vegetal pode ser utilizado para fins não alimentares (papelão ou madeira) ou calcinado, seguido por sua disposição em um aterro sanitário ou, no caso de metais valiosos, pela reciclagem do elemento acumulado (*fitomineração*). As plantas podem facilitar a biodegradação de poluentes orgânicos por micróbios em sua rizosfera, processo denominado *fitoestimulação* ou *rizodegradação* (Figura 2). As plantas também podem degradar

os poluentes orgânicos diretamente através de sua própria atividade enzimática (*fitodegradação*). Após a captação nos tecidos da planta, certos poluentes podem deixar a planta em formas voláteis (*fitovolatilização*).

Estas diferentes tecnologias de fitorremediação não são mutuamente exclusivas. Por exemplo, em *lagos de contenção*, o *acúmulo*, *estabilização* e *volatilização* podem ocorrer simultaneamente. Como os processos envolvidos na fitorremediação ocorrem naturalmente, áreas contaminadas cobertas com vegetação têm uma tendência de se limpar sem interferência humana. Esta *atenuação natural* é a forma mais simples de fitorremediação e envolve apenas o *monitoramento*. As diferentes tecnologias de fitorremediação descritas são adequadas às diferentes classes de poluentes. Os banhados construídos têm sido utilizados para uma vasta gama de materiais inorgânicos, incluindo metais, selênio, perclorato, cianeto, nitrato e fosfato, bem como para certos materiais orgânicos tais como explosivos e herbicidas. A rizofiltração em instalações fechadas é relativamente cara para ser implementada, sendo, portanto, mais útil para pequenos volumes de águas residuais contendo inorgânicos perigosos (radionuclídeos). O princípio da *fitoestabilização* é usado, por exemplo, quando a cobertura vegetal é plantada em áreas que contenham poluentes orgânicos ou inorgânicos ou quando árvores são usadas como barreiras hidráulicas para evitar lixiviação ou escoamento de contaminantes orgânicos e inorgânicos. As árvores também podem ser utilizadas nas chamadas faixas de proteção para interceptar a movimentação horizontal de colunas de águas poluídas no solo e redirecionar o fluxo de água para cima.

A *atenuação natural* é adequada para áreas remotas com pouco uso humano e níveis relativamente baixos de contaminação. A *fitoextração* é usada principalmente para metais e outros inorgânicos tóxicos (Se, As, radionuclídeos). A *fitoestimulação* é utilizada para compostos orgânicos hidrofóbicos que não podem ser absorvidos pelas plantas, mas que podem ser degradados por micróbios. Exemplos são os PCBs (bifenilpoliclorado; usado em transformadores elétricos), PAHs (hidrocarbonetos aromáticos policíclicos; formados pela combustão incompleta de material orgânico), hidrocarbonetos de petróleo e outros. A *fitodegradação* funciona bem para produtos orgânicos que são móveis nas plantas como herbicidas, TNT (trinitrotolueno; explosivo), MTBE (éter metil terc-butílico; aditivo de gasolina) e TCE (tricloroetileno; solvente e desingordurante industrial). A *fitovolatilização* pode ser usada para compostos orgânicos voláteis (VOCs), como o TCE e o MTBE, e para poucos inorgânicos que podem existir na forma volátil (Se e Hg). Diferentes fitotecnologias fazem uso de diferentes propriedades das plantas e, normalmente, diferentes espécies de plantas são usadas para cada uma.

Propriedades favoráveis das plantas para a fitorremediação em geral são o rápido crescimento, acúmulo elevado de biomassa, competitividade, resistência e



tolerância ao poluente. Além disso, níveis elevados de absorção pelas plantas, translocação e acumulação em tecidos que podem ser colhidos são propriedades importantes para a fitoextração de inorgânicos. Propriedades favoráveis das plantas para a fitodegradação são os grandes e densos sistemas radiculares e os níveis elevados de enzimas degradantes. Uma grande superfície radicular também favorece fitoestimulação, pois promove o crescimento microbiano. Além disso, a produção de exsudatos específicos pode promover rizodegradação via interações específicas plantas-micróbios.

Em zonas úmidas construídas para a fitorremediação, uma variedade de espécies aquáticas emergentes, submersas e flutuantes é usada. Gêneros populares como *Typha* sp. (taboa), pena de papagaio (*Myriophyllum* sp.), *Elodea* sp., *Azolla* sp., lentilha (*Lemna* sp.), aguapé (*Eichhornia crassipes*), *Spartina* sp., álamo (*Populus* sp.) e salgueiro (*Salix* sp.) podem ser usados nas bordas das zonas úmidas. Para a água salobra, algumas espécies de *Spartina* são úteis, bem como *pickleweed* (*Salicornia* sp.) e *Saltgrass* (*Distichlis spicata*). Para inorgânicos, espécies flutuantes como o aguapé, *Azolla* e lentilha são populares porque elas são boas acumuladoras de metal e podem ser facilmente colhidas. Taboa e álamo também são usadas porque são tolerantes, crescem rapidamente e atingem elevada biomassa. As plantas aquáticas que funcionam bem para a remediação de orgânicos incluem a pena de papagaio (*Myriophyllum verticillatum*) e *Elodea*, porque elas têm níveis elevados de enzimas de degradação biológica. A *rizofiltração* envolve a aeração e, portanto, não se limita às espécies aquáticas, e muitas vezes faz uso das espécies terrestres, com raízes longas e boa capacidade de acumular inorgânicos, como girassol (*Helianthus annuus*) ou mostarda indiana (*Brassica juncea*).

Em uma cobertura vegetal visando a *fitoestabilização*, uma combinação de árvores e ervas pode ser usada. Árvores de transpiração rápida como o choupo mantêm um fluxo ascendente e evitam a lixiviação, enquanto que as gramíneas evitam a erosão por vento e o escorregamento lateral com o seu sistema radicular denso. Gramíneas tendem a não acumular poluentes inorgânicos em seus ramos, tanto quanto outras eudicotiledôneas, minimizando a exposição dos animais selvagens a elementos tóxicos. Os choupos são muito eficientes na interceptação horizontal de colunas de águas subterrâneas redirecionando o fluxo de água para cima, porque eles apresentam raízes profundas e transpiram em taxas muito altas, criando um poderoso fluxo ascendente. Espécies populares para *fitoextração* são a mostarda indiana e o girassol, devido ao seu crescimento rápido e acúmulo de biomassa, além da elevada tolerância ao acúmulo de metais e outros materiais inorgânicos.

Uma categoria especial de plantas são as *hiperacumuladoras*, espécies de plantas que acumulam um ou mais elementos inorgânicos em níveis 100 vezes

maiores do que em outras espécies cultivadas nas mesmas condições. Espécies hiperacumuladoras foram observadas para As, Co, Cu, Mn, Ni, Pb, Se e Zn. Estes elementos são tipicamente hiperacumulados até 0,1-1% do peso seco das plantas mesmo a partir de baixas concentrações externas. Apesar das propriedades hiperacumuladoras, essas plantas não são muito populares para a fitorremediação porque muitas vezes crescem lentamente e possuem baixo acúmulo de biomassa. Atualmente, apenas uma espécie hiperacumuladora de Ni, *Alyssum bertolonii*, tem sido utilizada para a fitorremediação em condições de campo. A pteridófito *Pteris vittata*, recém-descoberta como hiperacumuladora de As, também se mostra promissora para a fitoextração desse elemento. Para fitoestimulação de microrganismos degradadores na zona de raízes, ervas, tais como a festuca (*Festuca* sp.), azevém (*Lolium* sp.), *Panicum* sp. e gramíneas (por exemplo, *Buchloe dactyloides*, *Bouteloua* sp.) são populares porque elas têm sistemas radiculares muito densos e relativamente profundos e, portanto, uma grande área de superfície radicular. As amoreiras também apresentam popularidade para uso em fitoestimulação devido a sua capacidade conhecida de produzir compostos fenólicos, substâncias que estimulam a expressão de genes microbianos responsáveis pela degradação de PCB (policlorados bifenil) e PAH (hidrocarbonetos policíclicos aromáticos). Para fitodegradação de TCE (tricloroetileno ou tricloreteno) e atrazina, álamo tem sido a espécie mais popular e eficiente até agora, devido à sua alta taxa de transpiração e capacidade de degradar e/ou volatilizar os poluentes. Álamo também é a espécie mais utilizada para fitovolatilização de COVs (compostos orgânicos voláteis) em função de sua alta taxa de transpiração, o que facilita o movimento desses compostos através da planta para a atmosfera. Para volatilização de orgânicos, somente selênio (Se) tem sido investigado. Em geral, as espécies vegetais que absorvem e volatilizam compostos de enxofre também acumulam e volatilizam o Se, uma vez que S e Se são quimicamente semelhantes e seu metabolismo ocorre via os mesmos caminhos. Membros do gênero *Brassica* são particularmente bons volatilizadores de Se. Entre as espécies aquáticas testadas, arroz, capim *rabbitfoot* (*Polypogon*), *Azolla* e *pickleweed* (*Salicornia* sp.) são ótimos volatilizadores de Se. Ao escolher espécies de plantas de determinado local, é aconselhável incluir espécies que crescem localmente ou próximo ao local. Essas espécies são competitivas nas condições locais e se elas estão crescendo no sítio, podem tolerar o poluente.

Processos Biológicos que afetam a Fitorremediação:

A fitorremediação efetivamente remove poluentes, mas em muitos casos, a base biológica do processo ainda é desconhecida. Para aumentar a eficiência das tecnologias de fitorremediação é importante conhecer mais sobre os processos biológicos envolvidos. Estes incluem as interações micróbios-plantas e outros

processos da rizosfera, a absorção pelas plantas, os mecanismos de translocação, os mecanismos de tolerância (compartimentação e degradação) e as espécies de plantas quelatadoras envolvidas no armazenamento e transporte. Outros processos que necessitam mais estudos são os movimentos dos poluentes nos ecossistemas através do sistema solo-água-plantas para níveis tróficos mais elevados.

Para as plantas e microorganismos associados a elas remediarem poluentes, eles devem entrar em contato com os poluentes e serem capazes de atuar sobre os mesmos. Por isso, a *biodisponibilidade* de um poluente é importante para a sua correção. A biodisponibilidade de poluentes depende das propriedades químicas dos poluentes, das propriedades do solo, das condições ambientais e da atividade biológica. Solos com partículas pequenas (argila) contêm mais água do que solos arenosos e têm mais sítios de ligação para os íons, em especial dos cátions (CTC). A concentração de matéria orgânica no solo (húmus) também é positivamente correlacionada com a CTC, bem como com a capacidade para vincular os poluentes orgânicos hidrofóbicos. Isso ocorre porque os húmus consistem principalmente de material vegetal morto e as paredes celulares das plantas apresentam grupos negativamente carregados onde os cátions se ligam, bem como a lignina, que se liga a compostos hidrofóbicos.

Compreender os processos que afetam a biodisponibilidade dos poluentes pode ajudar a otimizar a eficiência da fitorremediação. Substâncias que melhoram a qualidade do solo podem ser adicionadas tornando cátions metálicos mais biodisponíveis para absorção pelas plantas. Por exemplo, a adição de ácidos orgânicos naturais e de citrato ou malato, reduz o pH e permite a quelatação de metais como Cd, Pb e U, normalmente tornando-os mais disponíveis para absorção pelas plantas. O quelante sintético EDTA (ácido etileno diamino tetracético) é muito eficiente na liberação de metais a partir do solo. Este princípio é utilizado na *fitoextração quelato-assistida*, onde o EDTA é adicionado ao solo pouco antes da colheita das plantas, aumentando a absorção do metal. Antes de se utilizar o agente quelante para a fitoextração, é importante fazer um estudo de risco para determinar possíveis efeitos do quelante na lixiviação dos metais.

Inorgânicos estão geralmente presentes como cátions ou ânions e, portanto, são hidrofílicos. A biodisponibilidade de cátions é inversamente correlacionada com a CTC. Em pHs baixos, a biodisponibilidade dos cátions no solo geralmente aumenta devido à substituição dos cátions nos sítios de troca por íons de H^+ . A biodisponibilidade dos íons também é afetada pelas condições redox. A maior parte dos solos terrestres encontra-se em condições oxidadas e elementos que podem existir em diferentes estados de oxidação predominam na forma oxidada, como arsenato, selenato, Cr(VI), Fe^{3+} . Em ambientes aquáticos, todavia, existem condições de redução, o que favorece formas elementares mais reduzidas, por

exemplo, selenita, arsenito, Cr(III), Fe²⁺. O estado de oxidação de um elemento pode afetar sua biodisponibilidade (sua solubilidade), sua capacidade de ser absorvido pelas plantas, bem como a sua toxicidade. Outras condições físicas que afetam a migração de poluentes e a biodisponibilidade são a temperatura e a umidade. Temperaturas elevadas aceleram processos físicos, químicos e biológicos em geral. As precipitações estimulam o crescimento das plantas e maior umidade do solo aumenta a migração de poluentes solúveis na água. A biodisponibilidade de poluentes também pode ser alterada pela atividade biológica. Em solos contaminados, a fração mais biodisponível dos poluentes tende a diminuir de concentração ao longo do tempo devido à ação de agentes químicos, físicos e biológicos, deixando a fração reduzida ou não biodisponível. Em consequência, os poluentes em solos contaminados há mais tempo tendem a ser menos biodisponíveis e mais recalcitrantes, tornando mais difícil a fitorremediação do que os poluentes nos solos que foram contaminados mais recentemente.

Duas importantes propriedades químicas que afetam o movimento de um poluente no solo são a hidrofobicidade e volatilidade. A *hidrofobicidade* é geralmente expressa considerando o coeficiente de partição *água:octanol* conhecido com $Log K_{ow}$. Um $Log K_{ow}$ elevado corresponde a uma elevada hidrofobicidade. Moléculas extremamente hidrofóbicas, tais como PCBs, PAH e outros hidrocarbonetos ($Log K_{ow} > 3$) são fortemente ligadas à matéria orgânica do solo e não se dissolvem na água dos poros do solo. Essa baixa biodisponibilidade limita a capacidade de fitorremediação, sendo eles considerados, em função disso, poluentes recalcitrantes. Líquidos não aquosos podem submergir na água do solo e, dependendo se eles são mais ou menos densos do que a água, eles acabam por chegar ao aquífero (DNAPLs - fase líquida não aquosa densa) ou ficam acima dele (LNAPLs - fase líquida não aquosa leve). Compostos orgânicos com moderada até alta solubilidade em água ($Log K_{ow} < 3$) podem migrar na água intersticial do solo em quantidade inversamente correlacionada a sua $Log K_{ow}$.

A *volatilidade* dos poluentes, expressa pela constante da *Lei de Henry (Hi)*, é uma medida da tendência de um composto particionar com a umidade do ar. Poluentes com $Hi > 10^{-4}$ tendem a se movimentar em espaços de ar entre as partículas do solo, enquanto que os poluentes com $Hi < 10^{-6}$ movimentam predominantemente em água. Se a Hi está entre 10^{-4} e 10^{-6} , os compostos são móveis no ar e na água. Os contaminantes orgânicos com mobilidade no ar e na água podem difundir passivamente através das plantas. Enquanto os produtos orgânicos solúveis em água podem sofrer fitodegradação ou sequestro, compostos orgânicos voláteis podem ser rapidamente volatilizados pelas plantas, sem modificação química.

Fitoextração quelato-assistida (ou fitoextração induzida) e fitoextração continuada:

Uma revisão da literatura sobre fitorremediação revela que as duas principais estratégias de fitoextração são a *fitoextração quelato-assistida* (Figura 1), também denominada *fitoextração induzida* e a *fitoextração continuada*, ou de *longo prazo* (Figura 2). Dos dois processos, a fitoextração quelato-assistida é a mais desenvolvida e se encontra disponível como tecnologia comercial. A fitoextração continuada também vem sendo estudada por vários grupos para a remoção de metais como zinco, cádmio, níquel e metais oxianiónicos como o selênio, arsênio e cromo. Os testes de campo têm sido realizados utilizando ambas as estratégias de fitoextração. Os resultados, embora animadores, sugerem que o desenvolvimento dessas tecnologias é necessária (Tabela 2).

Não existem ainda resultados confiáveis com seleção de espécies de plantas capazes de acumular naturalmente os mais importantes metais tóxicos como o chumbo, cádmio, arsênio e radionuclídeos. Por exemplo, em plantas cultivadas em solos ou soluções fortemente contaminadas por chumbo foi detectado apenas 0,01-0,06% de chumbo na biomassa seca da parte aérea, níveis bem abaixo dos necessários para uma fitoextração eficiente. Alguns trabalhos mostraram que a aplicação de agentes quelantes de metais sintéticos ao solo como o ácido etilenodiaminotetracético (EDTA), por exemplo, aumenta a capacidade de acumulação de chumbo pelas plantas. Algumas pesquisas relataram rápida acumulação de chumbo na parte aérea em valores de até 1% da biomassa. Essas descobertas abriram caminho para o sucesso da fitorremediação de chumbo e permitiram definir estratégias para o desenvolvimento da fitoextração de outros metais tóxicos usando quelantes adequados.

A quantidade total de metal removida de uma área é produto da concentração dos metais no material vegetal colhido e da biomassa total colhida. A observação de que plantas com grande acumulação de biomassa, incluindo a mostarda indiana (*Brassica juncea*), milho e girassol poderiam ser “induzidas” a acumular altas concentrações de chumbo foi outro avanço no desenvolvimento da fitoextração quelato-assistida. O conceito de fitoextração quelato-assistida é aplicável a outros metais além do chumbo. Estudos demonstraram acumulação simultânea de chumbo, cádmio, cobre, níquel e zinco em plantas de mostarda indiana após aplicação do EDTA a solos contaminados com misturas desses metais pesados. A eficiência de acumulação de metais é diretamente relacionada à afinidade do quelato aplicado ao metal. Isto sugere que, para uma fitoextração eficiente, a utilização de quelantes sintéticos com alta afinidade para o metal de interesse deve ser usada. Por exemplo, EDTA, para chumbo, EGTA para cádmio e, possivelmente, citrato, para urânio

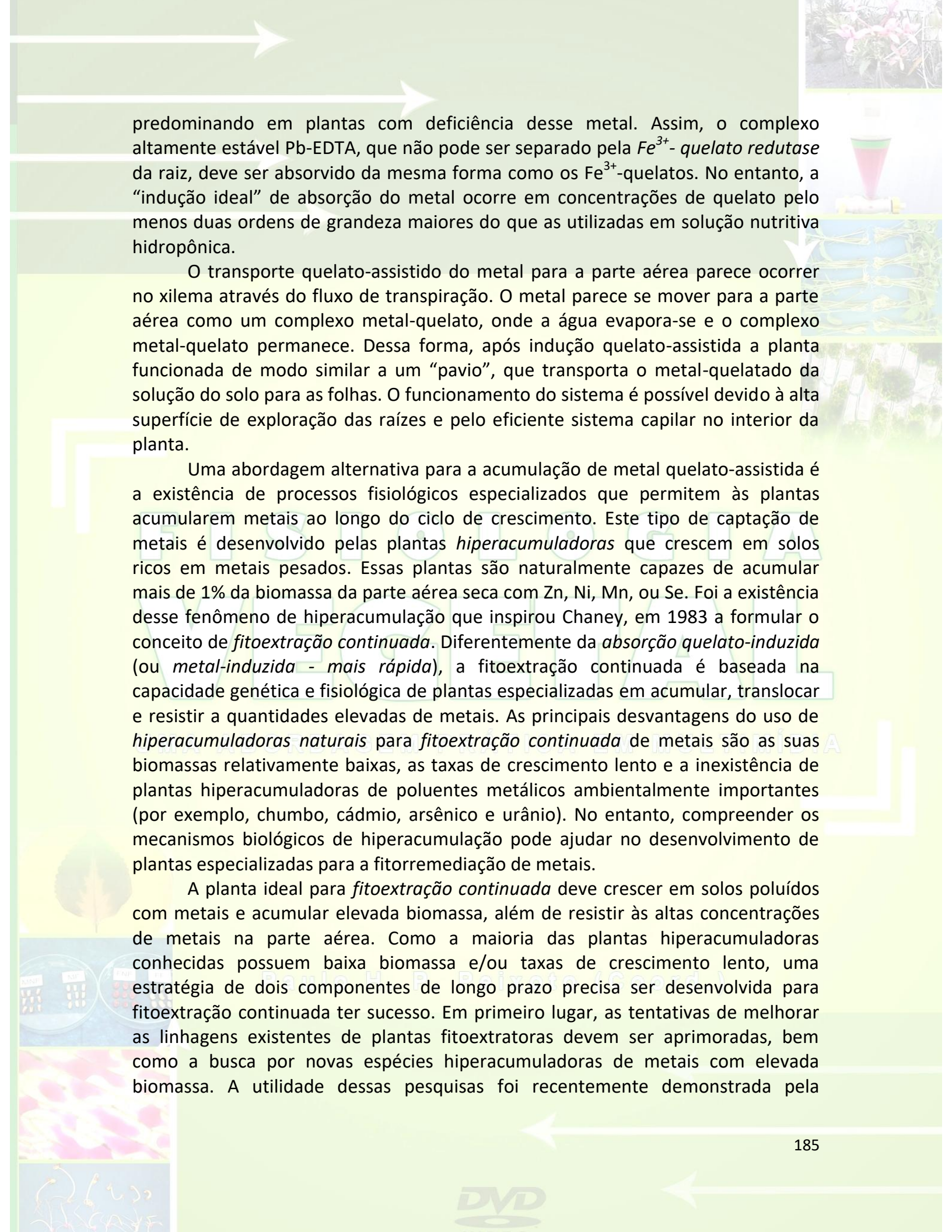
Com base nessas informações, um protocolo hipotético para *fitoextração quelato-assistida* de uma área contaminada pode ser proposto (Figura 1): A área deve ser avaliada e a combinação quelato(s)-cultura(s) mais adequada(s) é(são) determinados; a área é preparada, plantada e a cultura é cultivada; uma vez que a biomassa ideal é produzida, o quelato mais adequado ao metal é aplicado; depois de uma fase de acumulação dos metais de curta duração (vários dias ou semanas), a safra é colhida. Dependendo da cultura e da época, o local poderá ser replantado para continuar a fitoextração. As estimativas sugerem que as plantas podem retirar entre 180 e 530 kg de chumbo $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$, fazendo a recuperação de sítios contaminados com até 2500 mg kg^{-1} em menos de 10 anos. Na colheita seguinte, o peso e o volume do material contaminado podem ser ainda mais reduzidos por incineração ou compostagem. Os resíduos de plantas enriquecidos de metal podem ser eliminados como materiais perigosos ou, se economicamente viável, utilizados para a recuperação do metal (*fitomineração*).

Desenvolvimento da fitoextração quelato-assistida:

A descoberta da captação de metais quelato-assistida por plantas é recente. A fitoextração-quelato assistida consiste em dois processos básicos de liberação de metais ligados à solução do solo combinado com o transporte desses metais para a parte aérea colhida. O papel dos quelatos no aumento da concentração de metais dissolvidos na solução do solo pode ser explicado usando princípios de equilíbrio muito bem estabelecidos. No entanto, os mecanismos envolvidos no acúmulo pelas plantas induzido pelo metal-quelato e a translocação dos metais na planta ainda não são bem compreendidos.

Após a aplicação do EDTA, a acumulação de chumbo na parte aérea é diretamente correlacionada com o acúmulo de EDTA. Assim, é provável que o chumbo seja transportado para o interior da planta como um complexo Pb-EDTA. A presença de níveis elevados de EDTA em tecidos de plantas pode aumentar as concentrações de chumbo solúvel na planta pela formação de Pb-EDTA, permitindo seu movimento a partir das raízes para a parte aérea onde o chumbo provavelmente acumula na forma Pb-EDTA. Claramente, o transporte dos complexos metal-quelato nas plantas desempenha um papel importante na acumulação de metais quelato-assistida.

Na década de 50, quelatos de Fe^{3+} foram introduzidos como forma de corrigir a deficiência de ferro em plantas. Desde então, os mecanismos pelos quais as raízes das plantas usam o ferro a partir do complexo estável Fe^{3+} -quelato é debatido. Parece que as raízes de eudicotiledôneas adquirem o ferro dos complexos Fe^{3+} -quelato, quer como Fe^{2+} , após a separação do complexo pela *Fe³⁺-quelato redutase* ou como um complexo Fe^{3+} -quelato intacto. O mecanismo de absorção depende do estado nutricional do Fe na planta, com captação de Fe^{2+}

The background of the page features a collage of scientific and biological images. At the top, there are white arrows pointing right. On the right side, there is a small image of a plant in a pot, a funnel with a pink liquid, and a petri dish with a blue agar surface. At the bottom, there are more arrows pointing left and right, along with a DVD logo and a petri dish with a pink agar surface. The text is overlaid on this background.

predominando em plantas com deficiência desse metal. Assim, o complexo altamente estável Pb-EDTA, que não pode ser separado pela Fe^{3+} -quelato redutase da raiz, deve ser absorvido da mesma forma como os Fe^{3+} -quelatos. No entanto, a “indução ideal” de absorção do metal ocorre em concentrações de quelato pelo menos duas ordens de grandeza maiores do que as utilizadas em solução nutritiva hidropônica.

O transporte quelato-assistido do metal para a parte aérea parece ocorrer no xilema através do fluxo de transpiração. O metal parece se mover para a parte aérea como um complexo metal-quelato, onde a água evapora-se e o complexo metal-quelato permanece. Dessa forma, após indução quelato-assistida a planta funciona de modo similar a um “pavio”, que transporta o metal-quelatado da solução do solo para as folhas. O funcionamento do sistema é possível devido à alta superfície de exploração das raízes e pelo eficiente sistema capilar no interior da planta.

Uma abordagem alternativa para a acumulação de metal quelato-assistida é a existência de processos fisiológicos especializados que permitem às plantas acumular metais ao longo do ciclo de crescimento. Este tipo de captação de metais é desenvolvido pelas plantas *hiperacumuladoras* que crescem em solos ricos em metais pesados. Essas plantas são naturalmente capazes de acumular mais de 1% da biomassa da parte aérea seca com Zn, Ni, Mn, ou Se. Foi a existência desse fenômeno de hiperacumulação que inspirou Chaney, em 1983 a formular o conceito de *fitoextração continuada*. Diferentemente da *absorção quelato-induzida* (ou *metal-induzida - mais rápida*), a fitoextração continuada é baseada na capacidade genética e fisiológica de plantas especializadas em acumular, translocar e resistir a quantidades elevadas de metais. As principais desvantagens do uso de *hiperacumuladoras naturais* para *fitoextração continuada* de metais são as suas biomassas relativamente baixas, as taxas de crescimento lento e a inexistência de plantas hiperacumuladoras de poluentes metálicos ambientalmente importantes (por exemplo, chumbo, cádmio, arsênio e urânio). No entanto, compreender os mecanismos biológicos de hiperacumulação pode ajudar no desenvolvimento de plantas especializadas para a fitorremediação de metais.

A planta ideal para *fitoextração continuada* deve crescer em solos poluídos com metais e acumular elevada biomassa, além de resistir às altas concentrações de metais na parte aérea. Como a maioria das plantas hiperacumuladoras conhecidas possuem baixa biomassa e/ou taxas de crescimento lento, uma estratégia de dois componentes de longo prazo precisa ser desenvolvida para fitoextração continuada ter sucesso. Em primeiro lugar, as tentativas de melhorar as linhagens existentes de plantas fitoextratoras devem ser aprimoradas, bem como a busca por novas espécies hiperacumuladoras de metais com elevada biomassa. A utilidade dessas pesquisas foi recentemente demonstrada pela

identificação de uma planta de porte elevado, *Berkheya coddii* (Asteraceae), com elevada produção de biomassa, típica do nordeste do Transvaal, África do Sul. Essas plantas são capazes de acumular até 3,7% de níquel em sua biomassa seca da parte aérea. Essa espécie e outras afins podem apresentar potencial para fitorremediação, devido à hiperacumulação intensa, produção de biomassa relativamente alta e capacidade de crescer em estandes adensados.

Em algumas situações pode ser desejável diminuir a biodisponibilidade dos metais se os mesmos encontram-se presentes em níveis fitotóxicos ou em fitoestabilização. Nesses casos, a cal ($\text{CaO} + \text{H}_2\text{O} \Rightarrow \text{Ca(OH)}_2 + 63.7\text{kJ/mol de CaO}$) pode ser misturada ao solo (para aumentar o pH) ou a adição de matéria orgânica (para ligar os metais). Adição de matéria orgânica também diminui a biodisponibilidade de compostos orgânicos hidrofóbicos, sendo que a adição de tensoativos (surfactantes) pode aumentar a biodisponibilidade. Para compostos orgânicos que podem existir em formas mais ou menos protonadas com diferentes cargas, a manipulação do pH do solo pode também afetar a solubilidade e a capacidade de movimentação do poluente nos tecidos das plantas. Finalmente, o fornecimento de água pode ser otimizado para facilitar a migração de poluentes, mas ao mesmo tempo impedir a lixiviação ou escoamento superficial.

Processos de Remediação na Rizosfera:

A remediação na rizosfera (área em torno da raiz) pode ocorrer completamente mesmo sem absorção do poluente pelas raízes. A rizosfera se estende a aproximadamente 1 mm em torno das raízes e encontra-se sob a influência da planta. As plantas liberam uma variedade de compostos orgânicos derivados da fotossíntese na rizosfera, que podem servir como fontes de carbono para os fungos heterotróficos e bactérias. Pelo menos 20% do carbono fixado por uma planta pode ser liberado nas suas raízes. Como resultado, as densidades microbianas são de 1-4 ordens de grandeza maiores na rizosfera do que na massa do solo, o que é denominado efeito geral da rizosfera.

Por sua vez, os micróbios da rizosfera podem proteger as plantas, estimulando o crescimento das raízes (alguns microorganismos produzem reguladores de crescimento de plantas), auxiliando a absorção de água, reforçando a absorção de minerais e inibindo o crescimento de outros organismos patogênicos da microbiota do solo. Na remediação da rizosfera é muitas vezes difícil distinguir quais são os efeitos promovidos pelas plantas ou pelos microrganismos da rizosfera. Os estudos de laboratório com plantas estéreis e isolados microbianos podem ser utilizados para resolver esta questão. A remediação da rizosfera pode ser um processo passivo. Os poluentes podem ser fitoestabilizados simplesmente através da prevenção da erosão e do controle hidráulico. Há também adsorção passiva de poluentes orgânicos e inorgânicos pela superfície das plantas. A

adsorção de compostos orgânicos lipofílicos à lignina nas paredes das células é denominada *lignificação*. A remediação da rizosfera também pode ser resultado de processos ativos mediados por plantas e/ou micróbios. Estes processos podem afetar a biodisponibilidade do poluente, a absorção ou a degradação. A biodisponibilidade de poluentes pode ser afetada por diversas atividades do vegetal e/ou microbiana. Algumas bactérias são conhecidas por liberar *biosurfactantes* (por exemplo, *rhamnolipídeo*) que tornam os poluentes hidrofóbicos mais solúveis em água. Exsudatos ou lisados das plantas também podem conter compostos lipofílicos que aumentam a solubilidade em água de poluentes ou promovem *populações microbianas biosurfactantes*. Além disso, plantas e enzimas microbianas podem afetar a solubilidade e, assim, a biodisponibilidade de poluentes orgânicos através da modificação de grupos laterais. A biodisponibilidade dos metais pode ser melhorada por quelantes de metais que são liberados pelas plantas e bactérias. Quelantes produzidos pelas plantas como os *fitosideróforos* (moléculas com várias carboxilas que auxiliam na absorção de íons e, também, para tolerar altos níveis de metais tóxicos), ácidos orgânicos e compostos fenólicos podem liberar cátions metálicos das partículas do solo. Isso geralmente torna os metais mais disponíveis para absorção pelas plantas, embora, em alguns casos, possa impedir a absorção. Além disso, as plantas expulsam H^+ , através de ATPases, que substituem os cátions nos sítios de CTC do solo, tornando cátions metálicos mais biodisponíveis. Algumas plantas liberam oxigênio nas raízes, como plantas aquáticas que possuem aerênquimas (canais de ar nas raízes, caules e folhas, que permitem que o oxigênio se difunda para a raiz), o que pode levar à oxidação de metais para formas insolúveis (por exemplo, óxido férrico - FeO_3) que precipitam na superfície da raiz. Por outro lado, enzimas na superfície das raízes podem reduzir os poluentes inorgânicos, afetando a biodisponibilidade e toxicidade, por exemplo, para o Cr(VI) e Cr(III). Os poluentes orgânicos podem ser degradados na rizosfera por enzimas lançadas pelas plantas via fitoestimulação da degradação microbiana. Exemplos de produtos orgânicos que são degradados na rizosfera por atividade microbiana incluem PAHs, PCBs e hidrocarbonetos de petróleo. Compostos secundários liberados a partir de raízes podem induzir genes microbianos envolvidos na degradação de compostos orgânicos, ou agir como um co-metabólito, para facilitar a degradação microbiana. Um melhor conhecimento dessas interações plantas-micróbios é a forma mais eficiente para desenvolver estratégias de fitorremediação ou desenvolver consórcios micróbios-plantas mais eficientes.

Processos na rizosfera para favorecer a fitorremediação dependem da escolha de espécies vegetais com sistemas radiculares grandes e densos. Se um exsudato é identificado para melhorar a fitorremediação (por exemplo, um quelante ou um metabólito secundário que estimula a degradação microbiana)

plantas podem ser selecionadas ou geneticamente modificadas para produzir grandes quantidades desses compostos. Em um desses estudos, a superexpressão da enzima *citrato sintase* em plantas aumentou a tolerância ao alumínio, provavelmente através do aumento da liberação de citrato na rizosfera, o que impede a absorção do Al devido à complexação. Em outra abordagem visando estimular a recuperação da rizosfera, certos tratamentos agrônômicos como capinas, podas e adubação podem ser empregados favorecendo a produção geral ou de exsudatos específicos. Fertilizantes inorgânicos são preferíveis a adubos orgânicos (esterco) para uso em *fitoestimulação* porque os adubos orgânicos são fontes de carbono para os micróbios, que podem preferir usá-los ao invés de consumir os poluentes orgânicos.

Se o consórcio microbiano responsável pelo processo de correção é conhecido, pode ser possível aumentar a abundância dessas espécies pela escolha da vegetação. Uma abordagem alternativa é crescer esses isolados microbianos em grandes quantidades e adicioná-los ao solo, processo denominado *bioaugmentação*. Todavia, a introdução de micróbios não nativos em locais contaminados pode ser ineficaz porque eles tendem a ser suplantados pelas populações microbianas estabelecidas. Em outra abordagem para otimizar a recuperação da rizosfera, o regime de rega pode ser regulado para fornecer uma umidade do solo ideal para crescimento das plantas e micróbios. Se reações redox estão envolvidos no processo de remediação, inundações periódicas e drenagens de zonas úmidas podem ser eficazes para alternar condições de oxiredução desses solos.

Absorção pelas Plantas:

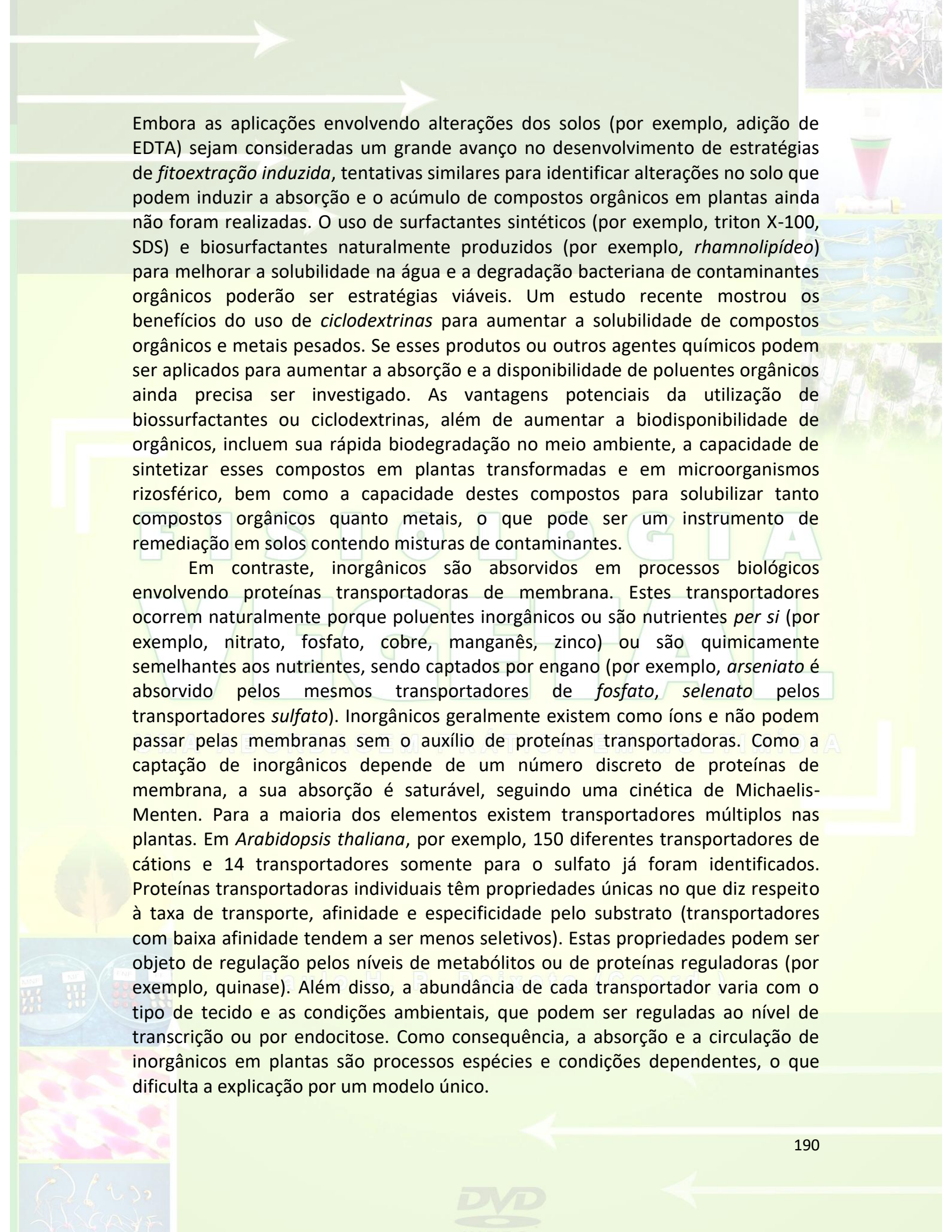
A absorção de poluentes pelas raízes das plantas é diferente entre moléculas orgânicas e inorgânicas. Os poluentes orgânicos são normalmente constituídos de subprodutos de atividades antrópicas e de xenobióticos (compostos químicos estranhos a um organismo ou sistema biológico) para as plantas. Como consequência, não existem transportadores para esses compostos nas membranas das plantas. Os poluentes orgânicos, portanto, tendem a mover-se dentro dos tecidos vegetais por *difusão simples*, dependente de suas propriedades químicas. Uma propriedade importante dos poluentes orgânicos para absorção pelas plantas é a sua hidrofobicidade. Moléculas orgânicas com um $\text{Log } K_{ow}$ entre 0,5 e 3 são *hidrofóbicos* o suficiente para mover-se através da bicamada lipídica das membranas, e ainda são suficientemente solúveis em água para movimentar-se nos fluidos da célula. Se os orgânicos são muito hidrofílicos ($\text{Log } K_{ow} < 0,5$), eles não podem passar pelas membranas e entrar nas células. Se eles são muito hidrofóbicos ($\text{Log } K_{ow} > 3$) eles ficam presos nas membranas e paredes celulares e não podem entrar nos fluidos da célula. Como a circulação de produtos orgânicos através das plantas é um processo físico e não biológico, o processo é bastante

previsível, o que facilita a utilização de modelagem. A tendência de poluentes orgânicos moverem-se em raízes de plantas a partir de uma solução externa é expressa como o *fator de concentração das raízes* (RCF), parâmetro que representa a proporção de concentração dos poluentes na raiz em relação a sua concentração na solução externa. O RCF é utilizado como medida da absorção pelas plantas.

O uso de plantas para limpar águas contaminadas com substâncias orgânicas e inorgânicas remonta há centenas de anos e tem sido a base para o uso atual de alagados construídos para o tratamento de resíduos correntes de origem urbana e industrial. O conceito de utilização de plantas para remediar solos contaminados com poluentes orgânicos é um processo mais recente, baseado em observações de que o desaparecimento de produtos químicos orgânicos é acelerado em solos vegetados em comparação com solos não vegetados. Estudos metabólicos subsequentes evidenciaram a habilidade das plantas para absorver e metabolizar uma série de poluentes orgânicos, inclusive resíduos de munições (TNT e GTN), fenóis policlorados (PCB) e tricloroetileno (TCE).

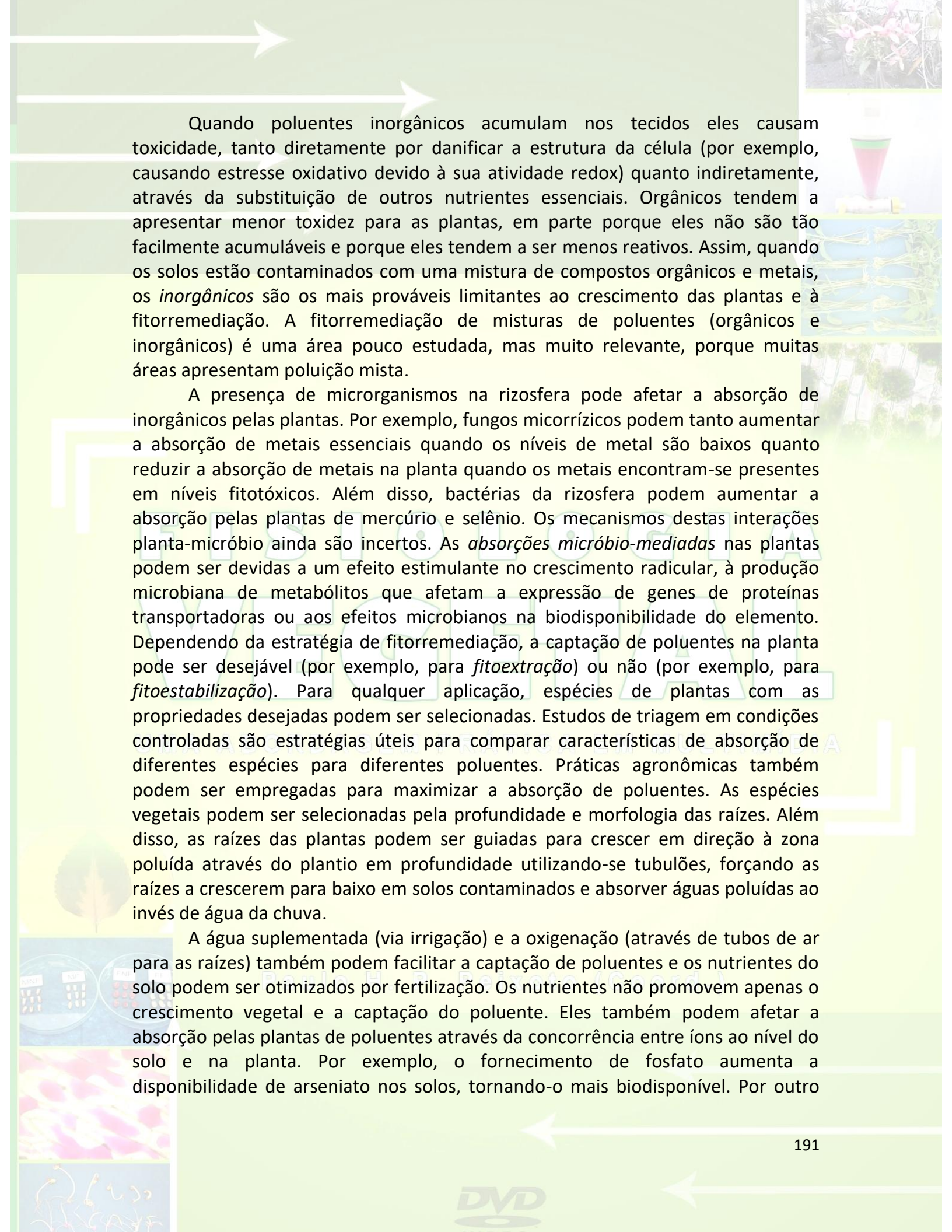
Além da captação direta e metabolismo dos compostos orgânicos, as plantas liberam exsudatos de suas raízes que melhoram a biorremediação microbiana na rizosfera, processo denominado *fitorremediação ex planta*. Por analogia à *fitoextração* de metais pesados, a captação direta de contaminantes orgânicos é limitada principalmente pela disponibilidade do composto alvo e dos mecanismos de captação. As plantas podem absorver produtos químicos a partir das três fases distintas do solo: vapor, líquido e sólido. Com poucas exceções que inclui a absorção de alguns hidrocarbonetos aromáticos policíclicos (PAHs) e herbicidas da fase de vapor, a circulação de produtos orgânicos em plantas ocorre através da fase líquida, o que tem sido investigado extensivamente nas plantas para a absorção de pesticidas e herbicidas. Um critério importante na avaliação da probabilidade de um produto químico-alvo ser absorvido pelas plantas é a sua *lipofilicidade*. Esta rege a sua circulação através das membranas da planta assim como a sua solubilidade na fase aquosa. Como comentado anteriormente, químicos mais prováveis de serem absorvidos são compostos moderadamente hidrofóbicos com coeficientes de partição octanol-água ($\text{Log } K_{ow}$) variando entre 0,5-3,0. Além das propriedades físico-químicas do composto alvo, outros fatores, incluindo condições do solo (por exemplo, pH, pKa, teor de matéria orgânica e água, textura) e fisiologia das plantas, influencia a solubilidade e a absorção dos compostos alvos. As diferenças na absorção de produtos orgânicos entre espécies e variedades vegetais são bem conhecidas e devem ser uma análise primária no desenvolvimento de estratégias eficazes de fitorremediação.

A *biodisponibilidade* é o principal limitante na fitoextração dos metais pesados. Da mesma forma, a disponibilidade de produtos orgânicos nos solos parece ser uma restrição efetiva para a fitorremediação de poluentes orgânicos.



Embora as aplicações envolvendo alterações dos solos (por exemplo, adição de EDTA) sejam consideradas um grande avanço no desenvolvimento de estratégias de *fitoextração induzida*, tentativas similares para identificar alterações no solo que podem induzir a absorção e o acúmulo de compostos orgânicos em plantas ainda não foram realizadas. O uso de surfactantes sintéticos (por exemplo, triton X-100, SDS) e biosurfactantes naturalmente produzidos (por exemplo, *rhamnolípido*) para melhorar a solubilidade na água e a degradação bacteriana de contaminantes orgânicos poderão ser estratégias viáveis. Um estudo recente mostrou os benefícios do uso de *ciclodextrinas* para aumentar a solubilidade de compostos orgânicos e metais pesados. Se esses produtos ou outros agentes químicos podem ser aplicados para aumentar a absorção e a disponibilidade de poluentes orgânicos ainda precisa ser investigado. As vantagens potenciais da utilização de biosurfactantes ou ciclodextrinas, além de aumentar a biodisponibilidade de orgânicos, incluem sua rápida biodegradação no meio ambiente, a capacidade de sintetizar esses compostos em plantas transformadas e em microorganismos rizosférico, bem como a capacidade destes compostos para solubilizar tanto compostos orgânicos quanto metais, o que pode ser um instrumento de remediação em solos contendo misturas de contaminantes.

Em contraste, inorgânicos são absorvidos em processos biológicos envolvendo proteínas transportadoras de membrana. Estes transportadores ocorrem naturalmente porque poluentes inorgânicos ou são nutrientes *per si* (por exemplo, nitrato, fosfato, cobre, manganês, zinco) ou são quimicamente semelhantes aos nutrientes, sendo captados por engano (por exemplo, *arseniato* é absorvido pelos mesmos transportadores de *fosfato*, *selenato* pelos transportadores *sulfato*). Inorgânicos geralmente existem como íons e não podem passar pelas membranas sem o auxílio de proteínas transportadoras. Como a captação de inorgânicos depende de um número discreto de proteínas de membrana, a sua absorção é saturável, seguindo uma cinética de Michaelis-Menten. Para a maioria dos elementos existem transportadores múltiplos nas plantas. Em *Arabidopsis thaliana*, por exemplo, 150 diferentes transportadores de cátions e 14 transportadores somente para o sulfato já foram identificados. Proteínas transportadoras individuais têm propriedades únicas no que diz respeito à taxa de transporte, afinidade e especificidade pelo substrato (transportadores com baixa afinidade tendem a ser menos seletivos). Estas propriedades podem ser objeto de regulação pelos níveis de metabólitos ou de proteínas reguladoras (por exemplo, quinase). Além disso, a abundância de cada transportador varia com o tipo de tecido e as condições ambientais, que podem ser reguladas ao nível de transcrição ou por endocitose. Como consequência, a absorção e a circulação de inorgânicos em plantas são processos espécies e condições dependentes, o que dificulta a explicação por um modelo único.

The background features a collage of scientific and environmental images. At the top, there are two white arrows pointing to the right. On the right side, there is a small image of a pink flower, a laboratory flask with pink liquid, and a diagram of plant roots. At the bottom, there are images of a leaf, a petri dish with a grid, a microscopic view of cells, and a diagram of a plant root system. The text is overlaid on this collage.

Quando poluentes inorgânicos acumulam nos tecidos eles causam toxicidade, tanto diretamente por danificar a estrutura da célula (por exemplo, causando estresse oxidativo devido à sua atividade redox) quanto indiretamente, através da substituição de outros nutrientes essenciais. Orgânicos tendem a apresentar menor toxidez para as plantas, em parte porque eles não são tão facilmente acumuláveis e porque eles tendem a ser menos reativos. Assim, quando os solos estão contaminados com uma mistura de compostos orgânicos e metais, os *inorgânicos* são os mais prováveis limitantes ao crescimento das plantas e à fitorremediação. A fitorremediação de misturas de poluentes (orgânicos e inorgânicos) é uma área pouco estudada, mas muito relevante, porque muitas áreas apresentam poluição mista.

A presença de microrganismos na rizosfera pode afetar a absorção de inorgânicos pelas plantas. Por exemplo, fungos micorrízicos podem tanto aumentar a absorção de metais essenciais quando os níveis de metal são baixos quanto reduzir a absorção de metais na planta quando os metais encontram-se presentes em níveis fitotóxicos. Além disso, bactérias da rizosfera podem aumentar a absorção pelas plantas de mercúrio e selênio. Os mecanismos destas interações planta-micróbio ainda são incertos. As *absorções micróbio-mediadas* nas plantas podem ser devidas a um efeito estimulante no crescimento radicular, à produção microbiana de metabólitos que afetam a expressão de genes de proteínas transportadoras ou aos efeitos microbianos na biodisponibilidade do elemento. Dependendo da estratégia de fitorremediação, a captação de poluentes na planta pode ser desejável (por exemplo, para *fitoextração*) ou não (por exemplo, para *fitoestabilização*). Para qualquer aplicação, espécies de plantas com as propriedades desejadas podem ser selecionadas. Estudos de triagem em condições controladas são estratégias úteis para comparar características de absorção de diferentes espécies para diferentes poluentes. Práticas agronômicas também podem ser empregadas para maximizar a absorção de poluentes. As espécies vegetais podem ser selecionadas pela profundidade e morfologia das raízes. Além disso, as raízes das plantas podem ser guiadas para crescer em direção à zona poluída através do plantio em profundidade utilizando-se tubulões, forçando as raízes a crescerem para baixo em solos contaminados e absorver águas poluídas ao invés de água da chuva.

A água suplementada (via irrigação) e a oxigenação (através de tubos de ar para as raízes) também podem facilitar a captação de poluentes e os nutrientes do solo podem ser otimizados por fertilização. Os nutrientes não promovem apenas o crescimento vegetal e a captação do poluente. Eles também podem afetar a absorção pelas plantas de poluentes através da concorrência entre íons ao nível do solo e na planta. Por exemplo, o fornecimento de fosfato aumenta a disponibilidade de arseniato nos solos, tornando-o mais biodisponível. Por outro

lado, fosfato irá competir com o arseniato pela absorção radicular, pois ambos são absorvidos por transportadores de fosfato. Também pode ser possível a manipulação da acumulação pelas plantas através da engenharia genética. Uma abordagem transgênica que pode ser usada para alterar a absorção de poluentes inorgânicos é a *superexpressão* ou o *nocaute* (bloqueio da expressão de um gene específico num organismo, substituindo o gene original em seu *locus* por uma versão modificada) de proteínas transportadoras de membrana. Esta abordagem foi usada com sucesso para promover a acumulação de Ca, Cd, Mn, Pb e Zn. A especificidade de transportadores de membrana a diferentes materiais inorgânicos também pode ser manipulada através da engenharia de proteínas. Além disso, alterações na produção vegetal de moléculas quelantes podem afetar o acúmulo de metais na planta. Hiperacumuladoras potencialmente interessantes oferecem material genético a ser transferido para espécies de alta produção de biomassa. A *expressão constitutiva* (genes essenciais e normalmente expressos) de um transportador de Zn em membranas das células das raízes é um dos importantes mecanismos da hiperacumuladora natural de Zn, *Noccaea caerulescens*.

Quelatação e Compartimentação nas Raízes:

As plantas podem liberar compostos através de suas raízes afetando a solubilidade e a absorção dos poluentes pela planta. No interior das plantas, compostos quelantes desempenham papel importante na tolerância, sequestro e transporte de materiais inorgânicos e orgânicos. *Fitosideroforos* são quelantes naturais que facilitam a absorção de Fe e talvez de outros metais em gramíneas. Eles são biosintetizados a partir da nicotianamina, apresentando três metioninas acopladas por ligações não peptídicas. *Nicotianamina* também quelata metais e pode facilitar o seu transporte. Os ácidos orgânicos (por exemplo, citrato, malato, histidina) não somente podem facilitar a absorção de metais nas raízes, mas também desempenhar papel no transporte, sequestro e tolerância.

Metais também podem ser ligados por peptídeos ricos em tiol como a GSH (glutathiona) e PCs (fitoquelatinas), ou pelas MTs (proteínas metalotioneínas), ricas em Cys. Os metais quelatados nas raízes podem ser armazenados no vacúolo ou exportados para a parte aérea, via xilema. Compostos orgânicos podem ser conjugados, armazenados ou degradados enzimaticamente (**Figura 3**). A quelatação nas raízes pode afetar a eficiência da fitorremediação, uma vez que pode facilitar a absorção radicular, a translocação e, ou, a tolerância. O sequestro nas raízes pode ser desejável para *fitoestabilização* (menor exposição à vida selvagem), enquanto que a exportação via xilema é desejável para *fitoextração*. Se a quelatação é desejável, pode ser reforçada por seleção ou engenharia de plantas com níveis mais elevados do quelante em questão. O sequestro nas raízes e a exportação através do xilema podem ser manipulados por *superexpressão* ou *nocaute* dos

respectivos transportadores de membrana envolvidos. Infelizmente, pouco se sabe sobre os transportadores de inorgânicos tecidos específicos. A conclusão do sequenciamento de *Arabidopsis* e do genoma do arroz deve acelerar a análise das famílias de genes transportadores de membranas.

Translocação:

A translocação das raízes para a parte aérea inicialmente exige uma etapa de transporte através da membrana do simplasto da raiz para o apoplasto do xilema. A camada de suberina impermeável na parede celular das células da endoderme nas raízes (Estrias de Caspary) impede que solutos fluam diretamente da solução do solo ou apoplasto da raiz para o xilema. Os poluentes orgânicos atravessam a membrana entre o simplasto da raiz e apoplasto do xilema via *difusão simples*. A relação entre a concentração de um composto na seiva do xilema e na solução externa (TSCF) é uma medida do armazenamento do poluente na parte aérea das plantas. A entrada de poluentes orgânicos no xilema depende do movimento passivo através das membranas assim como da sua absorção pela planta. Assim, a TSCF para produtos orgânicos mostra uma correlação similar com a hidrofobicidade representada pelo RCF (*Root Concentration Factor*, relação entre a concentração do poluente na raiz e na solução externa). Compostos com $\log K_{ow}$ entre 0,5 e 3 são mais facilmente transportados para o xilema e translocado para a parte aérea

Inorgânicos requerem proteínas transportadoras de membrana para serem exportadas a partir da endoderme da raiz para o xilema. Alguns materiais inorgânicos são quelatados durante o transporte no xilema por ácidos orgânicos (histidina, malato, citrato), nicotianamina ou peptídeos ricos em tiol. Para muitos inorgânicos ainda não está claro o tipo de proteínas de transporte envolvidas na exportação para o xilema e, se for o caso, que tipos de quelantes são ligados a eles durante o transporte. Melhor conhecimento dos transportadores e dos quelantes envolvidos na translocação de inorgânicos facilitaria o desenvolvimento de transgênicos com maior eficiência na capacidade de fitoextração. O *fluxo em massa* no xilema das raízes para a parte aérea é dirigido e impulsionado pela transpiração da parte aérea, que cria uma pressão negativa no xilema, possibilitando a ascensão de água e solutos. A transpiração das plantas depende das propriedades das plantas e das condições do ambiente. As espécies vegetais diferem na taxa de transpiração, devido às diferenças metabólicas (por exemplo, via fotossintética $C_3/C_4/CAM$) e anatômicas (por exemplo, a relação superfície/volume, densidade estomática, profundidade de raízes, etc). Espécies como o álamo são *freatófitas* (*phreatophytes*) e, portanto, gastadoras de água. Elas têm raízes longas que absorvem a água subterrânea da massa de solo. Árvores de álamo adultas podem transpirar de 200-1000 litros de água por dia. Além da composição de espécies de

plantas, a altura da vegetação e a densidade afetam a transpiração, bem como as condições ambientais. A transpiração é geralmente máxima sob condições de alta temperatura, vento moderado, baixa umidade relativa do ar e elevada luminosidade. Em consequência, mecanismos de fitorremediação que dependem de translocação e volatilização são mais efetivos em climas com baixa umidade relativa e alta evapotranspiração.

Quelatação e Compartimentação nas Folhas:

A importação das substâncias nas células das folhas a partir do xilema envolve outra etapa de transporte através das membranas. Inorgânicos são absorvidos por proteínas transportadoras específicas. Orgânicos entram no simplasto das folhas a partir do xilema por *difusão simples*. Uma vez no interior do simplasto nas folhas, os poluentes podem ser *compartimentalizados* em certos tecidos ou localizações celulares. Em geral, os poluentes tóxicos são sequestrados nos lugares onde eles podem causar menor dano aos processos celulares essenciais. Ao nível celular, poluentes são geralmente acumulados no *vacúolo* ou na *parede celular*. Nos tecidos eles geralmente são acumulados na *epiderme* e, ou, em *tricomas*.

Quando os poluentes são sequestrados em tecidos, eles muitas vezes se ligam aos quelantes ou formam conjugados (Figura 3). Inorgânicos tóxicos são geralmente metais. Como vimos, quelantes que estão envolvidos no sequestro de metais incluem o tripeptídeo GSH (γ -Glu-Cys-Gly) e seus oligômeros, as PCs (fitoquelatinas). Uma grande família de *GSH-S-transferases* (GSTs) com especificidades por diferentes substratos medeiam a conjugação de orgânicos ao GSH (glutathiona reduzida) no citosol. Estudos empregando espectroscopia de absorção por raios-X (XAS) têm mostrado que inorgânicos complexados por PCs *in vivo* incluem Cd e As. Há possibilidade de outros metais também se ligarem, uma vez que a síntese de PCs é induzida por diferentes metais. Após a quelatação por GSH ou PCs, um transportador do *tipo ABC* transporta ativamente o complexo metal-quelato para o vacúolo, onde ele é complexado por *sulfetos*. Os transportadores do tipo ABC (*ATP-Binding Cassete transportadores*) são membros de uma superfamília de proteínas. Eles são proteínas transmembrana que utilizam a energia da hidrólise do ATP para realizar determinados processos biológicos, incluindo a translocação de vários substratos através das membranas (íons, produtos metabólicos, lipídios, esteróis e drogas). *Ácidos orgânicos* como malato e citrato são prováveis quelantes de metais (por exemplo, Zn) em vacúolos, conforme observado por XAS (espectroscopia de absorção em raio X). *Ferritina* é um quelante de ferro nos cloroplastos. Existem outras proteínas quelantes de metais (por exemplo, as metalotioneínas, MTs) que podem desempenhar papel no

sequestro e tolerância (por exemplo, de Cu) e, ou, na homeostase de metais essenciais.

Um mecanismo alternativo de *conjugação-sequestro* de poluentes orgânicos em plantas envolve a conjugação à *glicose* ou a um *grupo malonil* dos compostos orgânicos, seguido do transporte do conjugado para o vacúolo ou apoplasto. Essas etapas de conjugação são mediadas por uma família de *glucosiltransferases* e *malonyltransferases* e as etapas de transporte por *bombas ATP-dependentes*. Para ser conjugado, o composto orgânico pode necessitar de modificações químicas para criar grupos laterais de conjugação adequados. Estas reações de modificação podem ser oxidativas ou redutivas. Por exemplo, a *citocromo P₄₅₀ monooxigenase* catalisa a transformação oxidativa de incorporação de um átomo de oxigênio em moléculas orgânicas tais como a atrazina, criando um grupo hidroxila lateral. *Nitrorredutases* são exemplos de enzimas que medeiam transformação redutiva, convertendo um grupo *nitro*, por exemplo, do TNT, para um grupo amino. Outras enzimas que medeiam as modificações de poluentes orgânicos incluem *dioxigenases*, *peroxidases*, *peroxygenases* e *carboxilesterases*. Assim, a acumulação de poluentes orgânicos normalmente é composta por três fases: *modificação química*, *conjugação* e *sequestro* (Figura 3). Essa sequência de eventos é denominada "*modelo do fígado verde*" por causa de sua semelhança com os mecanismos de desintoxicação em mamíferos. Algumas funções naturais das enzimas e transportadores envolvidos são relacionadas à biossíntese e transporte de compostos naturais das plantas, como os flavonóides, alcalóides e hormônios vegetais e para defesa contra estresses bióticos.

Absorção e acumulação nas folhas sem efeitos tóxicos são propriedades desejáveis para fitoextração. Para maximizar esses processos, as plantas podem ser selecionadas ou transformadas para expressarem níveis mais elevados de transportadores envolvidos na captação de poluentes inorgânicos do xilema para o simplasto da folha. Um melhor conhecimento dos transportadores envolvidos no processo será útil porque esta é uma área ainda inexplorada. Da mesma forma, plantas com atividades elevadas de transportadores do citossol para vacúolo podem ser mais eficientes na armazenagem de inorgânicos tóxicos. O sequestro e a tolerância também podem ser reforçados por seleção ou engenharia de plantas com maior produção de quelantes foliares ou conjugados. Esta pode ser mediada por níveis elevados de enzimas que produzem esses conjugados, por exemplo, enzimas de síntese de GSH, PCs, glicose, ácidos orgânicos ou proteínas quelantes. Além disso, enzimas que se ligam aos quelantes ou conjugam com o poluente (*GSH transferases*, *glucosiltransferases*) podem sofrer *super-expressão* ou possibilitar a modificação de poluentes orgânicos tornando-os passíveis de conjugação. Em todos os casos em que os poluentes potencialmente tóxicos são acumulados nos tecidos das plantas, a fitorremediação deve incluir uma avaliação de risco, pois o

material vegetal pode representar uma ameaça à vida selvagem. O grau de toxicidade depende da concentração nas folhas, mas também da forma em que o poluente é acumulado. Durante a acumulação a toxicidade do poluente pode mudar. Para testar a toxicidade potencial do material vegetal, um estudo de digestibilidade em laboratório pode ser feito usando organismos modelo ou *in vitro*, simulando sistemas de digestão dos animais. No campo, a exposição a animais selvagens podem ser minimizada, por exemplo, com uso de cercas, redes, ruídos e/ou espantalhos.

Após absorção, os compostos orgânicos podem ter diferentes destinos. Eles podem ser transportados para outros tecidos da planta e, posteriormente, volatilizados; eles podem sofrer degradação parcial ou completa; ou podem ser transformados em compostos menos tóxicos e ligados aos tecidos das plantas em formas não disponíveis. A *biotransformação* e o sequestro de herbicidas e pesticidas, em particular, têm sido amplamente estudados em plantas. Mais recentemente, os metabolismos de xenobióticos não-agrícolas, tais como TCE (tricoetileno), TNT, e nitroglicerina (NTG) foram estudados utilizando culturas axênicas de células e plantas em solo. Em geral, a maioria dos orgânicos parece sofrer algum tipo de transformação nas células das plantas antes de ser sequestrado nos vacúolos ou vinculados a estruturas celulares insolúveis, como a lignina. O metabolismo de herbicidas *chloroacetanilida*, por exemplo, resulta na produção de compostos reduzidos e oxidados contendo enxofre, que posteriormente conjugam com a glutatona. O *éster de nitrato*, GTN, é degradado a *glicerol dinitrato* e *glicerol mononitrato* em culturas de células de beterraba açucareira, e o metabolismo do TCE (tricloroetileno) em choupos (*Poplar*) gera *triclороetanol* e ácidos *di-* e *triclороacético*. No entanto, poucos químicos parecem ser totalmente mineralizados pelas plantas a H_2O e CO_2 , e onde isso ocorre, ela representa apenas uma pequena porcentagem do composto original. Esta propriedade coloca as plantas em desvantagem relativa em comparação às bactérias na capacidade de degradação de poluentes orgânicos. Além disso, a possibilidade de metabólitos derivados de poluentes produzidos pelas plantas serem mais tóxicos do que os poluentes originais cria uma dificuldade regulatória para a fitorremediação de orgânicos.

Uma consideração importante nas estratégias de desenvolvimento para a fitorremediação de orgânicos é a toxicidade a *curto* e *longo* prazo e a *toxicidade potencial* do metabólito proveniente da *biodegradação*. Para as classes de produtos químicos como pesticidas e herbicidas estas questões foram, na maioria dos casos, exaustivamente abordadas e as evidências indicam que a maioria dos compostos são irreversivelmente vinculados a materiais das plantas. Por exemplo, a maioria dos produtos da transformação do TNT em *Myriophyllum spicatum* não puderam ser identificados e uma significativa fração desses produtos ou eram

liberados para o meio de cultura ou associados a frações extraíveis de água celular. Estudos realizados por outros grupos, no entanto, sugerem que os produtos de degradação do TNT em plantas não estão disponíveis. Diferenças entre plantas na partição de orgânicos entre as raízes e a parte aérea bem como as diferenças no metabolismo de poluentes orgânicos também devem ser consideradas na escolha das espécies para fitorremediação.

Degradação

Somente os poluentes orgânicos podem ser fitorremediados através da *degradação*. Elementos inorgânicos não são degradáveis e só podem ser *estabilizados* ou *movidos* e *armazenados*. Na *fitodegradação*, enzimas das plantas agem sobre os poluentes orgânicos e os catabolizam ou os mineralizam completamente em compostos inorgânicos (por exemplo, CO_2 , H_2O e Cl_2), ou os degradam parcialmente como um intermediário estável que é armazenado na planta. Essa degradação enzimática dos poluentes orgânicos pode acontecer nas raízes e em tecidos foliares. A degradação nos tecidos vegetais é geralmente atribuída à planta, mas pode, em alguns casos, envolver *microrganismos endofíticos*. A fitodegradação envolve algumas das mesmas classes de *enzimas* responsáveis pelo seu acúmulo nos tecidos. As *enzimas modificadoras* que criam grupos laterais em compostos orgânicos aumentam a solubilidade e permitem a conjugação, desempenhando um papel importante nos passos iniciais da fitodegradação. Assim, as classes de enzimas envolvidas na fitodegradação incluem *dehalogenases*, *mono* e *dioxigenases*, *peroxidases*, *peroxygenases*, *carboxilesterases*, *lacases*, *nitrilases*, *fosfatases*, e *nitrorredutases*. Além disso, se os poluentes são apenas parcialmente degradados e os produtos de degradação armazenados nas plantas, estes são muitas vezes conjugados e sequestrados pelos mesmos mecanismos descritos anteriormente, envolvendo *GSH-S-transferases*, *maloniltransferases* e *glucosiltransferases* e bombas de transporte conjugadas ATP-dependentes. Estes produtos de degradação de poluentes que acumulam em vacúolos ou apoplasto de tecidos das plantas são chamados de *resíduos ligados*. Atrazina e TNT são exemplos de poluentes orgânicos que são *parcialmente degradados*, seguido pelo *armazenamento* de seus produtos de degradação na forma de *resíduos ligados*.

Para tricloroetileno ou tricloreteno (TCEs), diferentes resultados foram obtidos. No geral, TCEs parecem ser parcialmente volatilizados pelas plantas. Parte é armazenada como resíduo ligado e outra parte pode ser completamente degradada. A fitorremediação de TCEs é um processo bastante estudado, e as incertezas remanescentes sobre seu destino mostram que muito ainda precisa ser compreendido sobre o metabolismo de compostos orgânicos nas plantas. Um melhor conhecimento seria benéfico não somente para melhorar a eficiência da

fitorremediação, mas também para avaliar melhor os riscos potenciais envolvidos. A fitodegradação de poluentes orgânicos pode ser otimizada pela seleção ou obtenção de espécies modificadas com maior atividade das enzimas envolvidas ou limitantes. Há alguns exemplos de abordagens transgênicas promissoras. A expressão em plantas das enzimas bacterianas envolvidas na transformação redutiva do TNT (*reductase tetranitrato* ou *nitrorredutase*) resultou em maior tolerância das plantas e degradação do TNT. Além disso, a expressão constitutiva do citocromo P₄₅₀ de mamíferos em tabaco resultou em maior capacidade de metabolizar o TCE (até 640 vezes mais).

Fitovolatilização:

A *fitovolatilização* é a liberação de poluentes da planta para a atmosfera na forma de um gás. Selênio (Se) inorgânico pode ser volatilizado pelas plantas e por microorganismos. A volatilização de Se envolve a assimilação do Se inorgânico para os seleno-aminoácidos *selenocisteína* (SeCys) e *selenometionina* (SeMet), ambos orgânicos. Este último pode ser metilado formando *dimethylselenide* (DMSE), que é volátil. Sabe-se que em animais o selênio é desintoxicado pela liberação nos pulmões de *seleneto de dimetila*, uma molécula volátil. Tal conclusão se baseia no fato de que o odor de *telureto de dimetila* é detectado na respiração de animais injetados com *telurito de sódio*. Usando a mesma lógica, foi sugerido que o odor de alho nas plantas que acumulam selênio pode indicar a liberação de compostos voláteis de selênio. Já foi demonstrado que tanto as espécies não acumuladoras de selênio quanto as acumuladoras volatilizam selênio. Os compostos de selênio voláteis liberados a partir da planta acumuladora de selênio *Astragalus racemosus* foram identificados como *disseleneto de dimetila*. O selênio liberado de plantas de alfafa, uma não acumuladora de selênio, é diferente do liberado pelas espécies acumuladoras e foi identificado como *seleneto de dimetila*. Não está claro se as plantas são capazes de absorver selênio inorgânico (como selenito ou selenato) e reduzir e metilá-lo para as formas de metila voláteis. Trabalhos recentes demonstraram que a adição de penicilina a plantas de mostarda indiana (*Brassica juncea*) cultivadas hidroponicamente, causou inibição na volatilização de selênio em aproximadamente 90% quando o selênio foi fornecido como selenato. Entretanto, as plantas puderam ainda volatilizar selênio na ausência de rizobactérias quando foi fornecido como selenometionina. Isto sugere que bactérias associadas às raízes desempenham um papel importante na redução e assimilação de selênio em formas orgânicas. A volatilização de poluentes inorgânicos, arsênio (As) e mercúrio (Hg), foi demonstrada para microorganismos, mas esses elementos não parecem ser volatilizados em níveis significativos por plantas não transgênicas.

Muitos compostos orgânicos voláteis (VOCs) podem ser volatilizados passivamente pelas plantas. Poluentes voláteis com a constante da Lei de Henry (H_i) $> 10^{-6}$ são móveis tanto no ar quanto na água e podem se movimentar facilmente a partir do solo via fluxo de transpiração para a atmosfera. Dessa forma, as plantas agem como um “pavio” de VOCs facilitando a difusão a partir do solo. Exemplos de poluentes orgânicos que podem ser volatilizados pelas plantas são os TCEs e o aditivo de combustível éter metil-butil terciário (MTBE). Ao contrário de hidrocarbonetos de petróleo, o MTBE é altamente solúvel em água, não facilmente absorvido pelo solo e mais resistente à biodegradação. Como a volatilização remove completamente o poluente a partir do local na forma de um gás, sem a necessidade de colheita e disposição da planta, esta é uma tecnologia atrativa. No caso do Se, na forma volátil, relata-se que ele é 2-3 ordens de grandeza menos tóxicos do que o Se nas formas inorgânicas. A volatilização pode ser promovida de várias formas. Embora a volatilização de compostos orgânicos voláteis seja passiva, o processo pode ser maximizado através utilização de espécies *freatófitas* com altas taxas de transpiração e promoção da transpiração (prevenção ao fechamento estomático por meio de irrigação adequada). Para Se, enzimas da via de assimilação do enxofre medeiam a volatilização do Se, e a sobre-expressão de uma dessas, *cistationina γ -sintase*, promove volatilização do Se. Em outra abordagem, a enzima *Se-Cys metiltransferase* obtida a partir de uma espécie hiperacumuladora, foi expressa em outra não acumuladora, aumentando a volatilização do Se. A capacidade de volatilização de mercúrio por uma espécie de planta foi obtida através da introdução da enzima *mercúrio redutase* bacteriana (MerA). A planta resultante volatilizou mercúrio elementar e foi significativamente mais tolerantes ao Hg. Se um poluente tóxico volátil é emitido pelas plantas durante a fitorremediação, o destino do gás na atmosfera deve ser determinado como parte da avaliação dos riscos. Este estudo foi feito para Se e Hg voláteis e supostamente os poluentes foram dispersos e diluídos a tal ponto que não representaram ameaça. Mais recentemente, uma enzima *mercúrio redutase* bacteriana modificada foi introduzida em *A. Thaliana*. Essa proteína converte Hg^{2+} em mercúrio elementar (Hg^0). Além de se tornarem mais tolerantes, as plantas transgênicas foram muito eficazes em volatilizar mercúrio. Volatilização de arsênio (As) como *dimetilarsenito* também tem sido postulada como mecanismo de resistência em algas marinhas. No entanto, não se sabe se plantas terrestres também volatilizam arsênio em quantidades significativas. Estudos sobre captação e distribuição de arsênio em plantas superiores indicam que o As acumula-se predominantemente nas raízes e que apenas pequenas quantidades são transportadas para a parte aérea. Entretanto, as plantas podem aumentar a biotransformação de arsênio por bactérias rizosféricas, aumentando assim as taxas de volatilização. *Fitovolatilização* de metais pode ter excepcional vantagem sobre a *fitoextração*, porque evita a

necessidade de colheita e eliminação de biomassa rica em metais poluentes. No entanto, as implicações ambientais da volatilização de metais devem ser consideradas.

Fitorremediação *ex Planta*:

As plantas podem secretar de 10-20% de seus fotoassimilados na forma de exsudatos radiculares, possibilitando o crescimento e atividade metabólica de diversas comunidades de fungos e bactérias na rizosfera. As densidades de bactérias rizosféricas podem ser de 2-4 ordens de magnitude maiores do que as populações nas massas dos solos circundantes, mostrando uma maior gama de capacidades metabólicas, incluindo a capacidade de degradar diferentes xenobióticos recalcitrantes. Não é de se estranhar, portanto, encontrar taxas de biodegradação acelerada de poluentes orgânicos em solos vegetados em comparação aos não vegetados. Alguns compostos orgânicos em exsudatos de raízes, compostos fenólicos, ácidos orgânicos, alcoóis e proteínas, podem servir como fontes de carbono e nitrogênio para a sobrevivência e crescimento de microorganismos que são capazes de degradar poluentes orgânicos. Por exemplo, compostos fenólicos de plantas, tais como *catequina* e *cumarina* podem servir como co-metabólitos de bactérias PCB-degradantes (PCBs-bifenilos policlorados). A composição química dos exsudatos radiculares e as taxas de exsudação diferem consideravelmente entre as espécies de plantas. Isso levou alguns grupos de pesquisa a realizarem triagem em busca de espécies de plantas que exalam fenóis capazes de sustentar a degradação bacteriana dos PCBs. Embora os estudos voltados para o entendimento dos mecanismos da degradação microbiana de compostos orgânicos estimulada por plantas estejam apenas no começo, estudos-piloto têm examinado o uso de determinadas espécies para a degradação de poluentes orgânicos rizosféricos. Solos plantados com *crested wheatgrass* (*Agropyron desertorum*) apresentaram maior mineralização de PCBs, enquanto a remoção acelerada de *hidrocarbonetos policíclicos aromáticos* (HPAs) foi realizada por gramíneas da pradaria. Estudos semelhantes têm examinado a degradação do *tricloroetileno* ou *tricloreteno* (TCE) e do *trinitro tolueno* (TNT). A microbiota rizosférica também pode acelerar os processos de remediação por volatilização de orgânicos, tais como HPAs, ou através do aumento da humificação da matéria orgânica poluente. Em particular, a liberação de enzimas oxidoreductase (peroxidase, por exemplo) por micróbios, assim como pelas raízes das plantas, podem catalisar a polimerização de contaminantes para a fração do solo húmico e superfícies radiculares. *Armoracia rusticana* (rábano-silvestre) tem recebido atenção especial, com relação à produção de peroxidases de raízes visando o seu uso potencial para a remediação de solos contaminados e cursos d'água.

Além de secretar compostos orgânicos que apóiam o crescimento e a atividade dos microrganismos rizosférico, as plantas também liberam enzimas capazes de degradar contaminantes orgânicos nos solos. Enzimas do solo derivadas de fontes vegetais, com base em testes imunológicos, incluem *lacases*, *dehalogenases*, *nitrorredutases*, *nitrilases* e *peroxidases*. A degradação de resíduos de munição (por exemplo, TNT, dinitromono aminotoluene e mononitrodiaminotoluene) e triaminotoluene é catalisada por *nitrorredutases* e *lacases*, respectivamente. A liberação de enzimas em tecidos vegetais que sofrem abscisão, os exsudatos de raízes e os fluidos da gutação podem fornecer uma estratégia rentável para fitorremediação de contaminantes orgânicos. A presença de enzimas derivadas de plantas capazes de degradar xenobióticos no ambiente (por exemplo, TNT e TCE) será sem dúvida explorada para o desenvolvimento de estratégias futuras de fitorremediação.

Novos Desenvolvimentos em Fitorremediação:

A pesquisa de fitorremediação geralmente é realizada por cientistas com experiência em certo nível de organização (por exemplo, biologia molecular de planta, bioquímica vegetal, ecologia vegetal, fisiologia e microbiologia) e de um determinado subconjunto de poluentes (por exemplo, metais pesados, herbicidas, TNT, ou PAH). Como as pesquisas sobre a fitorremediação de compostos orgânicos e inorgânicos exigem conhecimentos diferentes, elas devem ser realizadas por diferentes comunidades de investigação. Como mais da metade das áreas poluídas contêm misturas de compostos orgânicos e inorgânicos, a fitorremediação necessita maiores estudos colaborativos por equipes de pesquisadores de diferentes origens, para combinar as competências na fitorremediação de ambos os tipos de poluição e em vários níveis da organização.

Apesar das lacunas em nosso conhecimento, a pesquisa rendeu muito conhecimento útil para a fitorremediação. Isto também resultou em recursos práticos de fitorremediação, tais como bancos de dados *on-line* de espécies de plantas que podem ser úteis para a limpeza de diferentes tipos de poluentes (PHYTOPET: listas de espécies particularmente úteis para a limpeza de hidrocarbonetos de petróleo; e PHYTOREM: listas de plantas que são recomendadas para os metais e metalóides). A Agência de Proteção Ambiental do U.S.A. também mantém um *Website* sobre fitorremediação (<http://www.clu-in.org>), com muitas informações para os pesquisadores e o público em geral (por exemplo, guias de cidadão, de guia de recursos fitorremediação). Uma evolução interessante na fitorremediação é sua integração com a arquitetura da paisagem. A remediação de áreas urbanas (parques e áreas naturais) pode ser combinada com um projeto atrativo de modo que a área possa ser utilizada pelo público, durante e após o processo de remediação, minimizando os riscos. Outros sítios que são

fitorremediados podem ser transformados em santuários de vida selvagem, como foi feito na *Rocky Mountain*, Arsenal, em Denver-USA, uma das áreas mais poluídas nos Estados Unidos (<http://www.pmrma.army.mil/>).

Hiperacumulação de Metais em Plantas:

Em 1885, A. Baumann, um botânico alemão que trabalhava próximo à fronteira entre a Alemanha e a Bélgica, observou que as folhas de determinadas espécies de plantas que cresciam em solos naturalmente enriquecidos em zinco continham níveis extraordinariamente elevados desse elemento. Duas espécies se destacavam: a violeta (*Viola calaminaria*) e a mostarda (*Thlaspi calaminare*), mais recentemente identificada como *Noccaea caerulescens* (anteriormente denominada *Thlaspi caerulescens*), que continham cerca de 1% e 1,7% de zinco em folhas secas, respectivamente, o que contrasta com os níveis de zinco entre 0,001% e 0,02% nas folhas secas de plantas que crescem em solos não contaminados. Cinquenta anos mais tarde, estudos nos Estados Unidos associaram ao selênio armazenado nas plantas como o componente responsável pela enfermidade conhecida como “doença alcalina” (*alkali disease*) em uma série de animais em South Dakota. Essas observações levaram à descoberta das plantas do gênero *Astragalus*, capazes de acumular até 0,6% de selênio na biomassa seca da parte aérea. Pouco tempo depois, dois botânicos italianos descobriram plantas que acumulam níquel. Eles observaram que as folhas secas de *Alyssum bertolonii* crescidas em solos de serpentina (ricos em níquel) em Florença, Itália, continham cerca de 1% de níquel, 100-1000 vezes mais do que outras plantas que cresciam nas proximidades. Posteriormente, a essas primeiras observações, plantas que acumulam níveis elevados de cobalto, cobre, manganês, e, possivelmente, chumbo também foram descritas. No entanto, a existência de hiperacumuladoras de metais que não Ni, Zn e Se tem sido constantemente questionada e exige comprovação.

As primeiras hiperacumuladoras caracterizadas eram membros das famílias Brassicaceae e Fabaceae. Atualmente, pelo menos 45 famílias de plantas são conhecidas por conterem espécies acumuladoras de metais. O número de táxons com espécies acumuladoras de metais identificados já superou 400. Quanto mais os ambientes ricos em metais são investigados, mais novas espécies hiperacumuladoras são identificadas e plantas inicialmente classificadas como hiperacumuladoras a partir de espécimes de herbário e de campo, poderão ser reclassificadas como não acumuladoras. O papel ecológico da hiperacumulação de metais ainda não está totalmente claro. Tem sido sugerido que o acúmulo de metais fornece proteção contra fungos e ataque de insetos. Evidências recentes confirmaram a função de proteção da hiperacumulação de níquel contra fungos e bactérias patogênicas em *Streptanthus polygaloides* e contra insetos herbívoros em

S. polygaloides e *T. montanum*. O efeito anti-herbivoria do zinco também tem sido demonstrado em *N. caerulescens*.

Em alguns taxa, as concentrações dos metais de transição ou metalóides (Ni, Zn, Cd, Se, As, Mn, Co, Cu, Pb, Sb, Tl) ou mais de um acumulados na biomassa aérea é até quatro ordens de grandeza superior à observada em outras plantas (Tabela 1). A acumulação de *oligoelementos* potencialmente tóxicos pode se aproximar e até ultrapassar as concentrações dos macronutrientes como o Ca e o K, o que foi relatado em aproximadamente 500 taxa (~0,2% de todas as angiospermas). Inevitavelmente, *hiperacumuladoras* de metais estão associadas a uma grande capacidade na desintoxicação do metal acumulado na parte aérea e, portanto, apresentam *hipertolerância* ao metal. Na década de 1950, os primeiros estudos envolvendo vegetações crescendo em solos contaminados com metais provocaram debates intensos entre os ecologistas por causa da forte pressão de seleção nesses locais e a aparente rapidez da evolução das raças hipertolerantes a metais, como, por exemplo, das gramíneas *Festuca ovina* e *Agrostis tenuis*. Isso levou alguns autores a concluírem que a "tolerância a metais pesados em plantas provavelmente seria um exemplo de evolução mais forte do que a ação do melanismo industrial em mariposas". Nos anos seguintes, por exemplo, os indivíduos de *Silene vulgaris* de populações não-tolerantes foram comparados com indivíduos hipertolerantes coletados das populações locais em diferentes solos contaminados com Cu, Ni, Zn, Cd ou Co. Em *S. vulgaris*, concluiu-se que a hipertolerância a um metal específico surgiu repetidamente, regendo-se por apenas alguns *loci* importantes, como ocorreu também em raças de outras espécies hipertolerantes a metais. Todas essas espécies hipertolerantes a metais possuem a exclusão do metal como a mais generalizada estratégia de tolerância. Isto significa que os mecanismos fisiológicos de tolerância atuam para minimizar o acúmulo dos metais nos tecidos da parte aérea. A hiperacumulação de Ni, que foi descoberta pela primeira vez em *Alyssum bertolonii* (Brassicaceae) em 1948, e a hiperacumulação de Zn, descoberta pela primeira vez em 1865 em *Noccaea caerulescens* (anteriormente, *Thlaspi caerulescens*, Brassicaceae), centralizou as atenções no início dos anos 90 como estratégia alternativa de acumulação de metais. Devido à estreita relação filogenética com *Arabidopsis thaliana*, as espécies *Arabidopsis halleri* e *N. caerulescens*, hiperacumuladoras de Zn e Cd, respectivamente, foram utilizadas com sucesso em estudos moleculares relacionados à hiperacumulação de metais e à hipertolerância.

Uma motivação importante para as pesquisas em (hiper) acumuladores de metais tem sido a intenção de utilizar essas plantas ou os mecanismos moleculares que nelas operam para o desenvolvimento de fitorremediação, fitominação ou tecnologias de bio-fortificação ou para melhorar a eficiência nutricional de culturas. Os pesquisadores interessados em estudos relacionados à homeostase dos metais

nas plantas aproveitam as hiperacumuladoras de metais para revelar as posições-chave da rede de homeostase de metais que, quando alterada, leva a grandes mudanças na acumulação de metais. Hipertolerância a metais é um exemplo de resistência extrema a um estresse abiótico. No entanto, a vantagem seletiva de hiperacumulação de metais, além das necessidades fisiológicas, mantém-se desconhecida. Muito provavelmente a hiperacumulação de metais age como uma defesa elementar contra herbivoria e/ou ataque de patógenos.

Os metais Cd e As são reconhecidamente potentes toxinas e agentes cancerígenos para seres humanos e animais e poluentes que se acumulam na cadeia alimentar, afetando rapidamente grande número de pessoas. A compreensão molecular dos mecanismos eficazes da desintoxicação que permitem a sobrevivência de hiperacumuladoras com altas concentrações internas de metais pode facilitar a descoberta de soluções para os efeitos debilitantes da poluição por metais também na saúde humana.

Biotransformação:

A toxicidade de metais e metalóides como o cromo, selênio e arsênio, por exemplo, pode ser reduzida em plantas pela redução química desses elementos e/ou sua incorporação em compostos orgânicos. Excesso de selênio é tóxico para a maioria das plantas, pois ele é metabolizado em *selenocisteína* e *selenometionina*, que substituem os resíduos de cisteína e metionina nas proteínas. Ao canalizar selênio nos aminoácidos não protéicos *methylselenocysteine* e *selenocystathionine*, espécies acumuladoras de selênio do gênero *Astragalus* são capazes de reduzir a quantidade de selênio incorporado em proteínas, e assim tolerar elevadas concentrações de selênio na parte aérea. Recentemente, a enzima responsável pela metilação de selenocisteína no acumulador de selênio *Astragalus bisculatus* foi isolada e caracterizada, um primeiro passo na determinação da base molecular da resistência ao selênio em plantas. Diversas plantas são capazes de acumular selênio seletivamente, excluindo o Se da via biossintética da metionina, evitando assim a síntese de *selenometionina*, uma metionina tóxica selênio-derivada. Selênio também é volatilizado pelas plantas por meio de mecanismos ainda desconhecidos.

O arsênio é tóxico para as plantas, como demonstrado pelo uso de *organoarsenical* como herbicidas, porém pouco se sabe sobre a desintoxicação de arsênio nas plantas terrestres. No entanto, em macroalgas marinhas, o arsênio é incorporado em vários *dimethylarsinylribosides* e certos lipídios e é provável que plantas terrestres também biotransformem arsênio. O cromo também é tóxico para as plantas, e há uma evidência limitada que as plantas, como certas bactérias e animais, podem reduzir Cr(VI) a Cr(III), como parte de um mecanismo de desintoxicação.

Biodisponibilidade, Absorção radicular e Acumulação na Parte Aérea:

O aumento da biodisponibilidade de íons metálicos no solo pela adição de quelantes, como relatado anteriormente, é um componente essencial da *fitoextração quelato-assistida* e também pode ser importante para *fitoextração contínua*. Isto é ilustrado pelo(s) mecanismo(s) envolvido(s) na aquisição de ferro e de outros micronutrientes pelas plantas. Devido à elevada capacidade de ligação dos micronutrientes metálicos às partículas do solo, as plantas desenvolveram várias estratégias para aumentar a sua biodisponibilidade. Essas estratégias incluem a produção de compostos quelantes de metais (*fitossideróforos*), tais como *ácidos mugênico* e *avênico*, que são sintetizadas em resposta às deficiências de ferro e, possivelmente, de zinco. Na rizosfera, os fitossideróforos quelatam e mobilizam Fe, Cu, Zn e Mn. Uma vez quelatado pelos fitossideróforos, íons metálicos podem ser transportados através da membrana plasmática como um complexo de metal-fitossideróforos através de transportadores especializados. Com a redução de Fe(III) quelatizado pela enzima *ferro quelato-redutase*, as plantas também são capazes de liberar Fe(II) solúvel para a absorção pelas raízes. Há também algumas evidências de que a *ferro-quelato-redutase* pode desempenhar um papel mais geral na absorção de Cu e Mn. As plantas também podem solubilizar ferro e outros metais em resposta a exsudação de prótons pelas raízes em resposta a acidificação da rizosfera. Pode, portanto, ser possível melhorar a biodisponibilidade de metais poluentes através da manipulação desses processos radiculares. A produção de quelantes pelas plantas também pode reduzir a necessidade de adição de quelatos sintéticos, reduzindo assim o custo da fitoextração. Com exceção do Fe, pouco se sabe sobre os mecanismos moleculares de entrada de metais nas células das raízes. No entanto, prováveis transportadores recentemente identificados e localizados na membrana plasmática - cobre (COPT1) e ferro (II) (IRT1) - foram clonados a partir de *A. thaliana* utilizando complementação funcional em leveduras. Vários genes também foram recentemente isoladas em *A. thaliana* e parecem codificar transportadores de zinco na membrana plasmática. Usando um *screening* (triagem) para captura de metais em leveduras, um gene das raízes de plantas de trigo foi identificado. Esse gene melhora a absorção de Cd e Pb em leveduras transgênicas que o expressam. Foi sugerido que esse gene pode codificar um provável transportador de metal localizado nas membranas. Esses dados fornecem importantes informações sobre o transporte de íons metálicos através da membrana plasmática em plantas e sugere que em breve poderá ser possível manipular os sistemas de transporte de íons metálicos a fim de promover a fitoextração de metais tóxicos.

Uma vez que os íons metálicos entrem nas raízes, eles podem ser armazenados ou exportados para a parte aérea. O transporte de metais para a

parte aérea ocorre principalmente através do xilema. O carregamento do Cd no xilema de *Brassica juncea* ocorre em uma *cinética bifásica de saturação*, sugerindo que o carregamento de íons metálicos no xilema é facilitado por processos especializados de transporte de membrana. Evidências recentes de trabalhos com hiperacumuladoras de Ni do gênero *Alyssum* sugerem que o carregamento do xilema com Ni pode ser facilitado pela ligação do Ni à *histidina* livre. O movimento de íons metálicos, principalmente Cd, nos vasos do xilema parece ser principalmente dependente do fluxo em massa dirigido pela transpiração. Como as paredes celulares do xilema têm uma alta capacidade de troca catiônica, espera-se um retardo severo do movimento ascendente dos cátions metálicos. Por isso, complexos não catiônicos quelato-metal, como o *Cd-citrato*, devem ser transportados mais eficientemente no fluxo de transpiração. Estudos teóricos prevêem que a maioria do Fe(II) e Zn(II) na seiva xilemática deve estar quelatado por citrato, enquanto o Cu(II) deve estar quelatado por vários aminoácidos, incluindo histidina e asparagina. O isolamento de um complexo citrato-niquelato (II) a partir do látex da hiperacumuladora de Ni *Sebertia acuminata* suporta o papel dos ácidos orgânicos no transporte de metais. Análises de absorção e raios-X de estrutura fina (EXAFS) mostraram que o Cd na seiva do xilema de *B. juncea* foi quelatado por átomos de oxigênio ou nitrogênio, sugerindo o envolvimento de ácidos orgânicos na translocação de Cd. Análises de EXAFS não produziram nenhuma evidência da associação do enxofre ao Cd, confirmando que fitoquelatinas e outros tióis contendo ligantes não desempenham papel direto no transporte de Cd no xilema. Espectroscopia de raios-X também demonstrou que uma parcela do Ni e do Zn transportado para a parte aérea da espécie hiperacumuladora de Ni *N. goesingense*, e na hiperacumuladora de Zn *N. caerulescens*, encontra-se associada a ácidos orgânicos. No entanto, esta análise também revelou que quantidades substanciais de Ni e Zn são transportadas na seiva do xilema como cátions hidratados. Uma especiação semelhante do Ni na seiva de *Alyssum lesbiacum*, uma hiperacumuladora de Ni, também foi estabelecida por modelagem matemática.

Outros compostos quelantes também podem desempenhar importante papel na mobilidade de íons metálicos nas plantas. O aminoácido não protéico *nicotianamina* é onipresente nas plantas e tem a capacidade de formar complexos com diversos íons metálicos divalentes incluindo Cu, Ni, Co, Zn, Fe, e Mn. Estudos com o mutante de tomate *chloronerva*, que não sintetiza nicotianamina, demonstraram que esse aminoácido está possivelmente envolvido na distribuição de Fe(II), Zn, e Mn em tecidos jovens em crescimento, através do floema, e no transporte de Cu(II) no xilema. Evidências recentes também sugerem que em *A. thaliana*, o Cu celular é transportado quelatado por um análogo funcional de uma proteína de baixo peso molecular que se liga ao Cu (ATX1). Além disso, os metais

podem ser transportados no floema quelatados a outros metabólitos de baixo peso molecular ou às proteínas. Aumentos na taxa de translocação de íons metálicos a partir de raízes para a parte aérea parecem ser importantes para hiperacumulação de zinco em *N. caerulea*, sugerindo que modificações nos processos de transporte descritos acima podem permitir o desenvolvimento de plantas com capacidade aumentada de transporte de íons metálicos poluentes, um desenvolvimento importante na criação de culturas eficazes para a fitoextração.

Hiperacumuladoras de Metais em Brassicaceae:

A hiperacumulação de metais (Tabela 1) é particularmente comum na família Brassicaceae (Figura 1). Contendo aproximadamente 25% das espécies hiperacumuladoras de Ni conhecidas, as Brassicaceae e as Euphorbiaceae contribuem, de longe, com o maior número de hiperacumuladoras de Ni. Entre as hiperacumuladoras de Zn conhecidas, uma maioria de nove espécies pertence às Brassicaceae (Tabela 1), correspondendo a pelo menos três incidências independentes da evolução de hiperacumulação de Zn (Figura 1). Espécies hiperacumuladoras de Zn foram identificadas em solos contaminados ao redor de minas antigas e contemporâneas. Várias espécies hiperacumuladoras de Zn também foram relatadas como hiperacumuladoras de Cd e/ou Pb, ambos relacionados com Zn em suas propriedades químicas. Os três metais ocorrem com frequência juntos nos minerais e a hiperacumulação e os mecanismos de hipertolerância ao Zn e ao Cd envolvem sobreposição de conjuntos de *loci*. A hiperacumulação de Zn e Cd pode ter evoluído em áreas pequenas de solos de calamina (ricos em minério de zinco), nos quais minerais ricos em Zn, Cd e Pb chegaram à superfície antes da ocorrência da poluição antrópica por esses metais. Alternativamente, é possível que a hiperacumulação do Zn/Cd/Pb tenha evoluído em solos não metalíferos contendo níveis *geogênicos* (naturais; de origem pedogênica) de metais reduzidos, e que os solos metalíferos (incluindo minas) tenham sido colonizados depois, acompanhado por um aumento na tolerância a metais. Além de algumas espécies de samambaias, a hiperacumulação de arsênio (As) tem sido relatada em apenas duas espécies de Brassicaceae, destacando a singularidade dessa família com relação à hiperacumulação de metais (Figura 1).

Modelo de Plantas Hiperacumuladoras de Metais:

Arabidopsis halleri (anteriormente, *Cardaminopsis halleri*) é uma espécie perene, estolonífera, auto-incompatível, hipertolerante e hiperacumuladora de Zn/Cd. Ela apresenta $2n = 16$ cromossomos e um tamanho de genoma de aproximadamente (2C) 0,56 pg, aproximadamente 1,65 vezes maior do que *A. thaliana*. Ela divergiu de *A. lyrata*, sua irmã não acumuladora e não tolerante, entre 1,5 e 2 Mya e, a partir *A. thaliana* com a qual compartilha, em média, 94% de

identidade de nucleotídeos. Como hiperacumulação de metais e hipertolerância associadas são comuns a todos as subespécies de *A. halleri* conhecidas, é provável que esta característica tenha evoluído com a divergência a partir linhagem de *A. lyrata*. Todas as subespécies e populações de *A. halleri* em solos metálicos e não contaminados são consideradas hiperacumuladores de Zn e Cd. Entre 16-40% dos indivíduos de populações naturais contêm concentrações foliares de Zn > 10.000 mg g⁻¹ de biomassa seca. Entre 10-33% de todos os indivíduos hiperacumuladoras contêm níveis de Cd > 100 mg g⁻¹, incluindo indivíduos de solos não contaminados com concentrações de Cd abaixo do limite de detecção de 1 mg g⁻¹ massa de solo seco. Testes de tolerância à elongação radicular sugerem que as plantas de *A. halleri*, em meio hidropônico, toleram pelo menos 76 vezes mais Zn e 8 vezes mais Cd, quando comparado com *A. thaliana* ou *A. lyrata*.

Noccaea caerulescens (anteriormente *Thlaspi caerulescens*) é uma espécie auto-compatível, semestral, hiperacumuladora de Zn e Cd, com 2n = 14 cromossomos, e um tamanho de genoma (2C) de aproximadamente de 0,7 pg, cerca do dobro da *A. thaliana* Col-0 (0,34 pg), com o qual partilha, em média, 88% identidade da sequência de nucleotídeos. Com centro de origem em regiões do noroeste e oeste da Europa, as espécies *N. caerulescens* são particularmente abundantes na Escandinávia, Ilhas Britânicas, e França (<http://data.gbif.org/welcome.htm>). A hiperacumulação de Zn é considerada uma característica marcante em *N. caerulescens*. A maior concentração de Zn já relatada nas folhas de uma planta foi de 53,450 mg g⁻¹ de biomassa seca em um indivíduo coletado em uma mina no norte de São Felix de Pallières, França. Esta população de *N. caerulescens* também está entre um pequeno grupo de populações do sul da França, em que as folhas apresentam concentrações de Cd extraordinariamente elevadas de até 2.908 mg g⁻¹. Em comparação com *A. halleri*, *N. caerulescens* exibe substancialmente mais diferenças fenotípicas entre populações em relação aos processos metal-relacionados.

Fisiologia da Hiperacumulação:

A discussão dos mecanismos fisiológicos e das bases moleculares da hiperacumulação de metais é restrita a Zn, Cd e Ni. Entre esses cátions metálicos de transição, a acumulação e a desintoxicação são semelhantes e melhor compreendidas do que para As e Se. Uma característica das hiperacumuladoras de Ni e Zn e, em menor proporção de Cd, é a variação na compartimentação desses metais. Na maioria das plantas não tolerantes, os metais são predominantemente acumulados nas raízes. Como consequência, as relações raiz/parte aérea da concentração desses metais geralmente são menores que 1. Em comparação, nas hiperacumuladoras, as concentrações de metais são substancialmente maiores nas folhas e muito mais baixas nas raízes. Assim, as relações de concentração dos

metais na parte aérea e raízes são anormalmente elevadas nas hiperacumuladoras, e geralmente superiores a 1. Isso é resultado da alteração dos seguintes processos em hiperacumuladoras: (a) o aumento na taxa de carregamento do metal em hiperacumuladora(s) a partir do simplasma da raiz para o apoplasto (no xilema) aumentando o transporte da raiz para a parte aérea no fluxo de transpiração. Isso também resulta em alta capacidade de armazenamento do metal na parte aérea; (b) a desintoxicação do metal e sequestro nas folhas, principalmente no interior de vacúolos de células das folhas, são altamente eficazes; (c) a mobilidade dos metais do simplasma nas raízes em direção aos vasos condutores é aumentada devido à redução do sequestro dos metais nos vacúolos das raízes; (d) as taxas de absorção radicular dos metais são aumentadas, geralmente através de um aumento da V_{MAX} , sem grandes alterações no K_m da taxa de absorção radicular do metal; (e) na parte aérea, as taxas de captação celular do metal são reforçadas e há um sistema eficaz de distribuição célula/célula do metal. Como resultado, locais de armazenagem de metais com alta capacidade tornam-se disponíveis evitando o acúmulo excessivo do metal em qualquer tipo de célula ao longo da via de transporte do xilema para os locais de armazenamento e; (f) a capacidade fortemente reforçada para proteger as raízes da toxicidade do metal que funciona parcialmente por meio de eficientes lançamentos/fluxo de metais para a parte aérea, mas mecanismos adicionais são susceptíveis de fazer importantes contribuições. Assim, a hiperacumulação de metais requer alterações complexas na homeostase celular.

Mecanismos de Resistência a Metais:

A *fitoextração continuada* depende da capacidade das plantas de acumular metais em sua parte aérea, durante longos períodos. Para isso, as plantas devem possuir mecanismos eficientes de desintoxicação do metal acumulado. A recente observação de que a resistência ao níquel em *Thlaspi goesingense* é um dos principais determinantes da hiperacumulação de níquel quando as plantas são cultivadas em sistema hidropônico apóia essa conclusão. Portanto, a capacidade de manipular a tolerância a metais em plantas é fundamental para o desenvolvimento de culturas eficientes na fitorremediação. Uma elegante demonstração desse princípio foi a comprovação da capacidade de plantas resistentes de *Arabidopsis thaliana* removerem Hg^{2+} de soluções nutritivas, devido a *super-expressão* da enzima bacteriana *mercúrio reductase*.

Compartimentalização:

Nas células, o cádmio e as fitoquelatinas (PC) acumulam no vacúolo, o que parece ser resultado do transporte dirigido por um transportador Cd/H^+ do tipo antiporte e de um transportador de PC dependente de ATP. Um sistema similar de desintoxicação de cádmio também existe no fermento *Schizosaccharomyces*

pombe. Mutantes sem a habilidade de acumular o complexo Cd-PC no vacúolo são sensíveis a Cd e têm um defeito no gene *hmt1*, que codifica uma proteína de transporte do tipo *ATP-binding cassette* (ABC). O produto do gene *hmt1* é responsável pelo transporte do complexo Cd-PC para o vacúolo. Uma vez dentro do vacúolo, sulfeto é adicionado ao complexo Cd-PC, formando um complexo de alto peso molecular mais estável contendo *Cd-PC-sulfeto* que pode ser essencial para a resistência ao Cd na levedura.

Vacúolos intactos isolados de tabaco e cevada e expostos ao Zn também acumulam esse metal. O acúmulo vacuolar de Zn foi confirmado nas raízes e parte aérea da hiperacumuladora de Zn *N. caerulescens*. Acúmulo de zinco no vacúolo, como um mecanismo de desintoxicação ao Zn, também é suportado pela observação de que a fração do volume vacuolar de células meristemáticas de *Festuca rubra* aumenta durante a exposição ao Zn. Tricomas foliares também parecem ser estruturas utilizadas para o sequestro de Cd, Mn e Pb.

Para o desenvolvimento de plantas hipertolerantes capazes de acumular altas concentrações de metais, será vital compreender os mecanismos moleculares e bioquímicos que as plantas utilizam e as estratégias adotadas para resistir à toxicidade do metal. Os processos envolvidos na destoxificação intracelular de metais pesados têm sido extensivamente revisados. Esses mecanismos incluem, como vimos, a quelatação, compartimentação, biotransformação e mecanismos de reparação celular.

Bases Genéticas da Hiperacumulação:

Cruzamentos entre *Arabidopsis halleri* e a espécie não acumuladora *A. lyrata* têm sido utilizados para identificar geneticamente a tolerância a metais. Três QTLs (**Locus de Caracteres Quantitativos, um tipo de marcador molecular**) para hipertolerância a Zn e Cd, respectivamente, foram mapeados para regiões cromossômicas com um número estimado entre 3000 e 800 genes. Em independentes abordagens, os genes candidatos foram identificados com base em comparações entre transcriptomas (conjunto completo de transcritos - RNAs mensageiros, RNAs ribossômicos, RNAs transportadores e os microRNAs - de um dado organismo, órgão, tecido ou linhagem celular; reflexo direto da expressão dos genes) de *A. halleri* e *A. thaliana*.

A sobreposição de QTLs para hipertolerância a Zn e Cd evidenciou que ambos contêm o gene *AhHMA4* (*ATPase Heavy Metal 4*). Através de silenciamento (desligamento de genes sem alteração genética) do gene *AhHMA4* por RNAi (RNA de interferência; mecanismo exercido por moléculas de RNA complementares a RNAs mensageiros, o qual inibe a expressão gênica na fase de tradução ou dificulta a transcrição de genes específicos) e por outras técnicas moleculares, foi demonstrado que *AhHMA4* é necessário para hipertolerância ao Cd e parcialmente

ao Zn em *A. halleri*. Além disso, *AhHMA4* mostrou-se necessário à hiperacumulação de Zn e para os níveis normais de acúmulo de Cd na parte aérea em um acesso de *A. halleri* que não é hiperacumulador de Cd (Figura 2).

O gene *AhHMA4* codifica uma proteína de membrana plasmática da família de bombas de metais pesados *ATPases do tipo P*, que confere tolerância ao Cd e Zn em mutantes sensíveis de levedura. Até o momento, não há nenhuma evidência de diferenças entre as funções da proteína *AhHMA4* e os homólogos *AtHMA4*. Este último é conhecido por mediar o carregamento do xilema com Zn e Cd nas raízes de *A. thaliana*. Em um duplo mutante de *A. thaliana hma4* e no homólogo *hma2*, a concentração de Zn nos brotos é reduzida em cerca de 50%. Nesses mutantes, a concentração de Zn nas raízes é aumentada e os brotos apresentam sintomas de deficiência de Zn sob condições normais de crescimento. A principal diferença entre *AhHMA4* e *AtHMA4* está relacionada a, respectivamente, 6 e 53 vezes maior abundância de transcrição do *AhHMA4* em *A. halleri*, com diferenças sutis na localização das transcrições. Isso indica que como um grande passo na evolução da hiperacumulação de metais, essa função existia em um ancestral comum, sendo fortemente reforçada em *A. halleri*. Altos níveis de transcrição *HMA4* em *A. halleri* são resultado de uma combinação do número de cópias do gene aumentada em três ordens de grandeza. Quando introduzidos em *A. thaliana* ou *A. halleri*, os promotores de todos os três genes *AhHMA4* conferiram maiores níveis de expressão de genes repórteres quando comparado com o promotor *AtHMA4*. *AhHMA4* afeta os outros componentes da rede de homeostase dos metais que são caracteristicamente alterados em hiperacumuladoras. Alta expressão de *AhHMA4* contribui, pelo menos parcialmente, para os níveis de transcrição aumentados dos genes de resposta observados sob deficiência de Zn em *A. halleri*, independente do suprimento de Zn. Isso provavelmente contribui para o aumento nas taxas de absorção de Zn nas raízes das hiperacumuladoras e, possivelmente, para os baixos níveis de sequestro de metais nos vacúolos das raízes ou na mobilização reforçada a partir da raiz.

Os trabalhos com *AhHMA4* mostraram que as alterações em um único processo chave na homeostase dos metais pode contribuir para a hipertolerância a vários metais, bem como a hiperacumulação, e pode levar a alterações secundárias em outros processos através de vias alternativas relacionadas à rede de homeostase de metais. Essas alterações secundárias, por sua vez, contribuem ainda mais para hiperacumulação de metais. Isto implica na redução do número de mutações por *loci* exigidas para hiperacumulação de metais, quando comparado às expectativas com base nas complexas alterações fisiológicas.

Semelhantemente ao observado em *A. halleri*, os níveis de transcrição de *NcHMA4* de *N. caerulescens* são substancialmente superiores aos dos *AtHMA4* em *A. thaliana* em raízes e brotos. A evidência disponível é consistente com um papel

central da HMA4 na hiperacumulação de metais e na hipertolerância em *N. caerulescens*, bem como em *A. halleri*. RNAs de interferência mostraram que altos níveis de transcrição de *AhHMA4* são necessários para máxima extensão da hipertolerância a Zn e Cd em *A. halleri*. A expressão de *AhHMA4* em *A. thaliana* sugere que esse gene (*MTP1*) não é suficiente e precisa operar em conjunto com outros genes para melhorar a tolerância a metais, embora isso ainda não tenha sido comprovado em trabalhos com abordagens genéticas. Importantes candidatos são genes que codificam transportadores vacuolares de metais, capazes de sequestrar metais no interior das células das folhas. Os níveis de um gene que codifica uma proteína da membrana vacuolar do tipo Zn/H⁺ antiporte, a AhMTP1, são cerca de 20 vezes maiores nas folhas de *A. halleri* do que em *A. thaliana*. A AhMTP1 é uma proteína de transporte de metais, também conhecida como *Proteína 1 de Tolerância a Metais*, CDF1 e *Facilitador 1 de Difusão de Cátions*. Um homólogo próximo de AtMTP1, também conhecido como ZAT, é o transportador de Zn em *Arabidopsis thaliana*.

De modo similar ao observado para o transcrito AhHMA4, os níveis do transcrito MTP1 são maiores na hiperacumuladora de Zn e Cd *N. caerulescens* e na hiperacumuladora de Ni *N. goesingense*, quando comparado com não acumuladoras intimamente relacionadas. Quanto à HMA4, não há evidências conclusivas de diferenças funcionais entre proteínas MTP1 de hiperacumuladoras e não acumuladoras. A expressão heteróloga (sem existência de genes correspondentes) dos genes *AhMTP1* ou *AtMTP1* em leveduras e de *AtMTP1* e *NgMTP1* em *A. thaliana* reforça a tolerância ao Zn nesses organismos. Evidências em linhas de RNAi AtMTP1 e a expressão broto-específica de *NgMTP1* em *A. thaliana* sugere que MTP1 pode gerar um dreno de metal na parte aérea, resultando em um aumento do Zn nessa parte da planta. Superexpressão broto-específica de *NgMTP1* tem sido relatada sistemicamente como desencadeadora da expressão de genes de resposta à deficiência de Zn nas raízes. Experiências de enxertia entre *N. caerulescens* e a fraca acumuladora de Zn *Thlaspi perfoliatum*, que foi originalmente identificada como hiperacumuladora de Ni, forneceu evidências contra uma grande contribuição da parte aérea no sequestro e hiperacumulação de Zn. NcZNT1 (Zn Transporter 1) codifica um suposto transportador de Zn e Cd com grande homologia ao AtZIP4 do ZIP (Transportador Zinco-regulado, proteínas ferro-reguladas relacionadas a transportadores) e foi identificado com base nos altos níveis de transcrição em *N. Caerulescens* quando comparado com *Thlaspi arvense* e a capacidade para complementar a absorção de Zn em uma levedura mutante deficiente, tornando-o um bom candidato para um sistema de absorção de metais associado à membrana plasmática nas raízes.

Mais tarde, vários genes adicionais que codificam membros da família ZIP foram encontrados por serem altamente expressos em *N. caerulescens* e *A. halleri*,

no estado estacionário em plantas mantidas em condições suficientes de Zn, enquanto a maioria deles forma parte da resposta transcricional à deficiência de Zn em *A. thaliana*. A capacidade de resposta dos níveis de transcrição dos genes para o status de Zn é, no entanto, muito conservada em *A. halleri* e *N. caerulescens*. Em comparação com *A. thaliana*, os níveis elevados do estado estacionário de transcrição dos genes são provavelmente consequência de um esgotamento fisiológico de Zn nas raízes de *A. halleri*, por exemplo, através do reforço de expressão de HMA4. O gene AhIRT3 da família ZIP ocorre na membrana plasmática e a sua superexpressão em *A. thaliana* levou a um aumento do acúmulo de Zn e Fe. Pode-se considerar como certo que a família de genes ZIP contribua para hiperacumulação de metais, mas suas funções individuais ainda precisam ser identificadas.

Quelatação de Metais:

Nas espécies hiperacumuladoras de Ni do gênero *Alyssum*, na hiperacumuladora de Ni *Noccaea goesingense* e em *N. caerulescens*, também hiperacumuladora de Ni, a concentração de equilíbrio da histidina é substancialmente maior do que em não acumuladoras. A *histidina* tem papel fundamental como quelante de Ni, tanto na hipertolerância ao Ni como no aumento do fluxo de Ni da raiz para parte aérea via xilema em *Alyssum lesbiacum*. Aumentos na produção de histidina são principalmente resultado de níveis elevados de transcrição constitutiva de dois genes que codificam para a *ATP-fosforribosil transferase*, enzima que catalisa a primeira etapa limitante da biossíntese de histidina. As concentrações no xilema de Ni e de histidina mostram uma relação proporcional em hiperacumuladoras (*Alyssum*), o que foi interpretado como evidência indireta, sugerindo que um complexo de Ni-histidina é transportado no xilema.

A quelatação de Ni pela histidina foi comprovada usando vesículas de tonoplasto de raízes Mg-ATP-energizadas pela supressão do transporte de Ni para os vacúolos nas raízes de *T. caerulescens*, enquanto que a quelatação ao citrato aumenta o transporte líquido de Ni. Isso poderia ser um mecanismo alternativo ou adicional em que a histidina atua para melhorar o fluxo de Ni da raiz para a parte aérea. Curiosamente, a quelatação com histidina aumenta o transporte de Ni em vesículas de tonoplastos das raízes em *T. arvense*. Esses resultados podem explicar resultados anteriores em *Arabidopsis thaliana* metabolicamente modificados para conter concentrações elevadas de histidina. Em comparação com o tipo selvagem de *A. thaliana*, as plantas transgênicas apresentaram um maior nível de tolerância ao Ni, mas o acúmulo de Ni na parte aérea não é aumentado.

A *nicotianamina* (NA) é um quelante de metal de baixo peso molecular que apresenta alta constante de estabilidade para a ligação a cátions metálicos de

transição e está presente em concentrações mais elevadas nas hiperacumuladoras *A. halleri* e *N. caerulescens* do que em não acumuladoras. Em *A. thaliana* e outras plantas, NA é necessária para manter a homeostase do Fe, Zn e Cu, em particular, assegurando mobilidade célula-célula dos metais. Uma molécula de NA é sintetizada a partir de três moléculas de *S-adenosil-L-metionina* pela enzima *nicotianamina sintase* (NAS), com três moléculas de S-metil-5'-thioadenosine como subproduto. Os níveis de transcritos de NAS2, NAS3 e NAS4 são substancialmente maiores em *A. halleri* e os de NAS2 e NAS4 em *N. caerulescens* do que em não acumuladoras intimamente relacionadas. A expressão de cDNAs para NAS em células de levedura confere tolerância ao Zn e ao Ni.

Complexos metal-NA são substratos de transportadores de membrana do tipo YSL (*yellow stripe-like* - faixa amarela) e, possivelmente, outras famílias de proteínas, para algumas das quais os níveis de transcrição são mais elevados em plantas hiperacumuladoras do que em não acumuladoras. A toxicidade dos metais pode se manifestar através da interferência entre um metal presente em excesso e outros micronutrientes metálicos. Vários genes candidatos identificados com base na sua alta expressão em hiperacumuladoras de metal, incluindo genes NAS, podem ter função de manter a homeostase em não acumuladoras de metais na presença dos fluxos de altas ou grandes quantidades de metais. No local de acumulação do metal, dentro de vacúolos de folhas, os metais são quelatados por ácidos orgânicos, tais como malato ou citrato, que estão presentes em altas concentrações nas hiperacumuladoras. A quantidade de ácidos orgânicos acumulados em uma planta pode determinar o máximo acúmulo de cátions divalentes. Altas concentrações de ácidos orgânicos não são capazes de fazer grandes contribuições específicas para hiperacumulação de metais ou hipertolerância, mas eles podem ser um pré-requisito. Embora não seja estritamente definida como quelatação, a precipitação do Zn como Zn-fitado também tem sido sugerida como um mecanismo de desintoxicação de Zn. Também é provável que a precipitação intra- e extracelulares de chumbo, como carbonatos, sulfatos e fosfatos, desempenhe papel na destoxificação desse metal nos tecidos das plantas.

Antioxidantes e Hipertolerância a Metais:

Várias hiperacumuladoras de metais, em particular, espécies Ni-hiperacumuladoras (*Noccaea caerulescens*), contêm concentrações elevadas de glutathione (GSH), cisteína e O-acetylserine quando comparados com não acumuladoras relacionadas. O ácido salicílico ou um produto de sua degradação foi proposto como *upstrain* na cadeia de sinalização, resultando em aumento da atividade da *serina acetiltransferase* (SAT) e em níveis elevados de GSH. Em *N. goesingense*, isso se correlaciona com níveis elevados de expressão de genes que

codificam as SAT e as *glutathione reductase*. A superexpressão de *NgSAT* em *A. thaliana* é suficiente para aumentar os níveis de GSH e a tolerância ao Ni, Co e Zn em concentrações reduzidas de Cd. Este aumento na tolerância aos metais resulta em diminuição do dano oxidativo mediado pela GSH, apesar de GSH também poder atuar como um quelante de metais e como substrato para a biossíntese de fitoquelatinas (PCs). Todavia, o tratamento com L-buthionine [S, R]-sulfoximina, um inibidor da enzima *sintetase γ -glutamilcisteína* envolvida na biossíntese de GSH, não causou redução na hipertolerância ao Cd, Zn ou Ni em diferentes acessos de *N. caerulescens*, dando assim provas contra um papel direto da GSH ou PCs na hipertolerância a metais.

Mecanismos Celulares de Reparo:

Um componente principal da resistência celular a concentrações elevadas de Cu parece ser a maior resistência da membrana plasmática ou a reparação dos danos na membrana induzidos pelo Cu. A observação intrigante de que *metalotioneínas* de plantas podem ser preniladas (adicionadas de moléculas hidrofóbicas, geralmente grupos fenil que facilitam a ligação às membranas) e orientadas para a membrana plasmática sugere um possível mecanismo pelo qual as metalotioneínas podem estar envolvidas no reparo da membrana plasmática. O envolvimento dos mecanismos de reparo de membrana na resistência ao Cu também é fortemente apoiado por observações recentes de que uma proteína transportadora de acila (ACP) e outra proteína de ligação Acyl-CoA (ACBP), ambas conhecidas por seu envolvimento no metabolismo lipídico, são induzidas em plantas de *A. thaliana* expostas ao Cu. Pesquisas também mostraram que a regulação *antisense* (RNA antisense pode ser introduzido em uma célula para inibir a tradução de um mRNA complementar, obstruindo fisicamente a máquina de tradução) da expressão da ACBP causou aumento da sensibilidade ao Cu, apoiando o papel do reparo da membrana na resistência ao Cu. A resistência aos metais é uma característica importante para a fitorremediação. Contudo, a resistência ao metal pode não ser suficiente para permitir que as plantas acumulem altas concentrações. A biodisponibilidade dos metais, a absorção pelas raízes e a translocação também são essenciais para o sucesso na fitoextração.

Fitoquelatinas e Metalotioneínas:

A quelatação de íons metálicos por ligantes específicos de alta afinidade reduz a concentração de íons metálicos livres, reduzindo assim sua toxicidade. Duas classes principais de peptídeos quelantes de metais pesados são conhecidas nas plantas: as *fitoquelatinas* e as *metalotioneínas*.

As *fitoquelatinas* (PC) são peptídeos ricos em cisteína, de baixo peso molecular, sintetizadas enzimaticamente (pela ação da enzima *PC sintetase*) e

reconhecidamente capazes de se ligar ao Cd e ao Cu em plantas. Esses peptídeos são essenciais para a desintoxicação de Cd em *A. Thaliana*. As metalotioneínas são polipeptídeos de baixo peso molecular e ricos em cisteína. As metalotioneínas de plantas são induzidas por Cu e têm alta afinidade por este metal. As investigações mais recentes dos níveis de expressão de metalotioneína (MT) em *A. Thaliana* demonstraram que os níveis de expressão do MT2 mRNA estão fortemente correlacionados com a resistência ao Cu, sugerindo que as metalotioneínas estão envolvidos na resistência Cu.

Alguns metais pesados, principalmente cobre e zinco são micronutrientes essenciais para uma série de processos fisiológicos das plantas através da ação de enzimas Cu e Zn-dependentes (SOD, por exemplo). Esses e outros íons de metais pesados não essenciais, como cádmio, chumbo e mercúrio, são altamente reativos e, conseqüentemente, tóxicos para as células vivas. Assim, as plantas como todos os organismos vivos evoluíram um conjunto de mecanismos que controlam a resposta à absorção e acumulação de metais essenciais e metais pesados não essenciais. Estes mecanismos incluem, como vimos, a quelatação e o sequestro de metais pesados por ligantes específicos. As duas moléculas mais bem caracterizados como ligantes de metais pesados em plantas são as fitoquelatinas (PCs) e as metalotioneínas (MTs).

Na busca por MTs semelhantes às que foram caracterizadas previamente em animais, os primeiros estudos em plantas repetidamente identificaram PCs. Como as MTs dos animais, as PCs de plantas são induzidas por metais pesados e na ausência de evidências de MTs em plantas, inicialmente foram sugeridas como PCs, que eram funcionalmente análogas às MTs. A dicotomia de que as MTs eram ligantes animal-específico e as PCs eram específicas de plantas tornou-se clara com o passar do tempo. Mesmo quando os genes MT (repetidamente referidos como genes *MT-like*) foram descritos nas plantas e ficou claro que alguns microorganismos expressavam tanto MTs quanto PCs, a noção de que se as PCs não eram ligantes específicas de plantas, pelo menos que eles eram “não exclusivas dos animais”, foi mantida. Somente com o isolamento dos genes da *PC sintase* em plantas e a demonstração de que os homólogos funcionais existem em pelo menos algumas espécies de animais, esta dicotomia artificial foi descartada.

Ao longo do tempo, várias denominações alternativas foram dadas às PCs (incluindo classe III de MTs), mas “fitoquelatinas” é o nome que tem sido mais amplamente adotado. O termo fitoquelatinas, no entanto, nunca será completamente preciso, especialmente porque as PCs foram descobertas em levedura *S. pombe*, e, também, porque os genes da *PC sintase* já foram identificados em animais. No entanto, ele serve para distinguir uma ampla classe de compostos de ligação a metais pesados.

Fitoquelatinas:

As *fitoquelatinas* (PCs) formam uma família de estruturas repetidas do dipeptídeo γ -GluCys seguido por um terminal Gly, $(\gamma$ -GluCys) $_n$ -Gly, onde n encontra-se geralmente entre 2 a 5. PCs têm sido identificadas em uma grande variedade de espécies de plantas e em alguns microorganismos. As PCs são estruturalmente relacionados à glutationa (GSH; γ -GluCysGly) e numerosos estudos fisiológicos, bioquímicos e genéticos confirmaram que a GSH (ou, em alguns casos, compostos relacionados) é substrato para biossíntese de PCs. Em particular, os estudos genéticos confirmaram que mutantes de *S. pombe* deficientes em GSH, bem como de *Arabidopsis*, são PC deficientes e apresentam hipersensibilidade ao Cd. A lista de mutantes identificados envolvidos na síntese de genes específicos na biossíntese de PC e suas respectivas funções é mostrada na Tabela 1. Um esquema incluindo a rota biossintética da PC é ilustrado na **Figura 1**.

Identificação de genes da PC Sintase:

A enzima que catalisa a biossíntese de PCs a partir de GSH, *fitoquelatina sintase*, foi primeiro caracterizada em 1989. No entanto, somente em 1999 é que a clonagem dos genes da *PC sintase* foi descrita. O gene da *PC sintase* foi identificado geneticamente pela primeira vez em *Arabidopsis*. Mutantes *cad1* sensíveis ao Cd são PC deficientes, mas apresentam os mesmos níveis de GSH do tipo selvagem. Eles também não têm *PC sintase*, sugerindo um defeito no gene dessa enzima.

Estudos cinéticos utilizando culturas de células da levedura *S. Pombe* demonstraram que nas plantas a síntese de PC ocorre poucos minutos após exposição ao Cd e é independente da síntese *de novo* da proteína. A enzima parece ser expressa de forma independente da exposição ao Cd. Ela foi detectada nos extratos de culturas de células assim como em tecidos cultivados na presença de traços de metais pesados. Juntas, estas observações indicam que síntese de PC é primariamente regulada pela ativação da enzima *PC-sintase* na presença de metais pesados. *In vitro*, a enzima parcialmente purificada de *S. cucubalis* é ativada somente na presença de íons metálicos. O melhor ativador enzimático testado foi Cd, seguido por Ag, Bi, Pb, Zn, Cu, Hg, Au e outros cátions.

Em vegetais e leveduras, complexos PC-Cd são sequestrados no vacúolo. Em *S. pombe*, este processo tem sido mais claramente demonstrado através de estudos com o mutante *hmt1* sensível ao Cd. Nas plantas, o sequestro de PCs no vacúolo, também tem sido observado. Em protoplastos de mesofilo derivados de plantas de tabaco expostas ao Cd, quase todo Cd e PCs acumulados estão confinados nos vacúolos. Uma H^+ -ATPase, semelhante ao HMT1, capaz de transportar PCs e complexos PC-Cd foi identificada em raízes de aveia. No entanto, nenhum gene vegetal que codifica essa função foi identificado. Um inventário

recente dos genes ABC de proteínas transportadoras do genoma de *Arabidopsis* não revelou nenhum homólogo claramente identificável de HMT1.

Em algumas plantas e nas leveduras *S. pombe* e *Candida glabrata*, os íons sulfeto têm um papel importante na eficácia de desintoxicação de Cd por PCs. Complexos PC-Cd de alto peso molecular (HMW) contêm cádmio e sulfeto ácido lábil. A incorporação de sulfeto em complexos do HMW aumenta tanto a quantidade de Cd por molécula quanto a estabilidade do complexo.

Com a utilização de outros mutantes Cd-sensíveis de *S. pombe* e *Candida glabrata*, os pesquisadores identificaram funções adicionais importantes no metabolismo de sulfeto. Em *C. glabrata*, o mutante *hem2* é deficiente na *porfobilinogênio sintase*, enzima envolvida na biossíntese de *siroheme*. Siroheme é um co-fator para a *sulfito redutase*, enzima necessária à biossíntese de sulfeto (Figura 1). Esta deficiência pode contribuir para o fenótipo Cd-sensível. O gene *HMT2* codifica uma *sulfeto:quinona oxidoreductase* mitocondrial, para a qual foi sugerida a função na desintoxicação do sulfeto endógeno. O papel da HMT2 na tolerância ao Cd é incerto, mas uma possibilidade é que ela desintoxica o excesso de sulfeto gerado durante a formação de complexos PC-Cd-HMW após exposição ao Cd (Figura 1).

Outros Metais além do Cd:

Embora a indução de PCs *in vivo* e a ativação da *PC sintase in vitro* seja estimulada por uma série de íons metálicos, há poucas evidências que suportam o papel das PCs na detoxificação de uma variedade tão grande de íons metálicos. Para outros metais que não o Cd, há poucos estudos demonstrando a formação de complexos de metal-PC *in vitro* ou *in vivo*. PCs podem formar complexos *in vitro* com Pb, Ag, Hg. Em raízes de *Rubia tinctorum*, PCs foram induzidas por diferentes níveis de uma grande variedade de íons metálicos. Os mais eficazes parecem ser Ag, As, Cd, Cu, Hg e Pb. Entretanto, os únicos complexos PC identificados *in vivo* foram com Cd, Ag e Cu. Complexos PC foram formados em resposta ao Pb e As, mas estes continham íons Cu e não o íon metálico utilizado para a indução da síntese. Isso parece ser incompatível com o modelo da *PC sintase* em que um tiolato metal-GSH é o substrato para a biossíntese de metal-PC, indicando que alguns metais nos complexos com as PCs podem ser trocados por outros. Em contraste, alguns autores têm demonstrado claramente a formação do complexo PC-As *in vivo* e *in vitro*. A evidência mais clara para o papel de PCs na desintoxicação de metais pesados vem da caracterização dos mutantes para *PC-sintase* de *Arabidopsis* e *S. pombe*. A comparação da sensibilidade relativa de mutantes de *Arabidopsis* e *S. Pombe* a diferentes metais pesados revelou um padrão semelhante, mas não idêntico. Em ambos os organismos, mutantes PC-deficientes são altamente sensíveis ao Cd e arsenato. Para outros metais, incluindo

Cu, Hg, Ag, Zn, Ni e íons selenito, os mutantes mostraram pouca ou nenhuma sensibilidade. A repressão da *PC sintase* em *C. elegans* também resultou em um fenótipo Cd-sensível, mas o efeito sobre as respostas a outros metais não foram relatados. Assim, as PCs desempenham um papel claro na desintoxicação de Cd e arsenato. Cu, por exemplo, é um forte ativador da síntese de PC *in vivo* e *in vitro*. Mutantes PC deficientes mostram sensibilidade relativamente baixa ao Cu. PCs também fazem complexos com Cu *in vivo*. É possível, no entanto, que os complexos PC-Cu sejam relativamente pouco sequestrados no vacúolo, que eles sejam relativamente transitórios ou que haja uma alternativa mais eficaz de mecanismo de desintoxicação de Cu.

Funções das PCs:

Embora claramente as PCs tenham participação importante na desintoxicação de metais, funções alternativas das PCs na fisiologia das plantas também foram propostas. As PCs estão envolvidas na homeostase de íons metálicos essenciais e no metabolismo do Fe e do enxofre. No entanto, não há nenhuma evidência direta de que as PCs têm funções não relacionadas à desintoxicação de metais. Essas propostas resultam da expectativa de que os níveis de Cd a que a maioria dos organismos são expostos no ambiente (em áreas naturais não poluídas) não seria suficientemente alto para selecionar esse mecanismo de desintoxicação. A maioria dos estudos experimentais em plantas têm utilizado Cd em concentrações acima de 1 μM . Em contrapartida, estima-se que as soluções dos solos não poluídos contenham teores de Cd variando até 0,3 μM . Estudos sugerem que somente em níveis elevados de exposição ao Cd (geralmente não encontrados em ambientes naturais), as PCs apresentariam atividade. De modo contrário a essa observação, um mutante de *Arabidopsis* deficiente em PC é altamente sensível a concentrações de Cd abaixo de 0,6 μM . Mesmo em concentrações de Cd em que o mutante não é, obviamente, sensível, o tipo selvagem parece ter uma vantagem seletiva. Isto sugere que as PCs podem ter um papel importante na desintoxicação de metais pesados em ambientes não poluídos.

Metalotioneínas:

As proteínas *metalotioneínas* (MTs) são produtos de tradução do mRNA. Elas são caracterizadas como proteínas ricas em cisteína, de baixo peso molecular, e relacionadas à ligação aos íons metálicos. Apesar de as PCs apresentarem muitas dessas características, a síntese enzimática de PCs difere das MTs. Desde a sua descoberta há mais de 40 anos como proteínas de ligação ao Cd em rins de cavalos, as MTs e os seus respectivos genes têm sido identificados em animais e plantas, assim como no procarionte *Synechococcus*. O grande número de resíduos de

cisteína nas MTs permitem a ela ligar a uma variedade de metais através da formação de ligações *mercaptida* (substituição do hidrogênio sulfuroso por um metal). MTs geralmente contêm dois metais ligados e domínios ricos em cisteína que dão a estas metaloproteínas uma conformação de halteres. As proteínas MT são classificadas com base na disposição dos resíduos de Cys. Logo após a descoberta das PCs como importantes ligantes a metais e necessárias para a tolerância das plantas ao Cd, uma proteína MT foi identificada em trigo e diversos outros genes MT foram isoladas em diferentes espécies.

A grande maioria dos genes MT de plantas foram identificadas em angiospermas. Muitas espécies, incluindo *Arabidopsis*, arroz e cana de açúcar, contêm os genes que codificam os quatro tipos de MTs. Isso indica que a evolução dos quatro tipos de MT de plantas é anterior à separação evolutiva entre monocotiledôneas e eudicotiledôneas e é provável que a maioria das plantas com flores (Angiospermas) também contenha os quatro diferentes tipos de MT. A presença de quatro tipos de MTs em plantas com diferentes arranjos de cisteínas contrasta com a situação nos animais. A diversidade da família de genes de plantas sugere que MT podem variar não apenas em sequência, mas, também, em função.

Expressão Gênica das MT:

A expressão de alguns genes MT altera durante o desenvolvimento. Um interessante exemplo disso é o aumento dramático nos níveis de RNA da MT em folhas senescentes. Isso foi relatado pela primeira vez para um gene MT-Tipo 1 em *Brassica napus* e foi confirmada em *Arabidopsis* e arroz. Uma possibilidade é que as MTs são necessárias para quelatar o Cu liberado das metaloproteínas que estão sendo catabolizadas durante a senescência. Na ausência de MTs ou outro ligante, o Cu livre provocaria uma cascata de danos oxidativos que perturbariam o controle da senescência programa. Expressão de MTs no floema durante a senescência foliar também sugere que as MTs podem servir como um acompanhante para o transporte de longa distância do Cu. Outros homólogos de plantas deste sistema de homeostase do Cu, AtCCH e AtRAN1, podem desempenhar papel na exportação de cobre a partir das folhas para drenos, como sementes em desenvolvimento.

O homólogo em humanos AtCCH é um transportador de cobre, sendo responsável pelo efluxo de Cu a partir de células do epitélio intestinal. Este transportador de cobre é defeituoso em pacientes com doença de Menkes, resultando em acúmulo de cobre no intestino e consequente deficiências de cobre em outros tecidos. AtRAN1, o homólogo de *Arabidopsis* do transportador de cobre Menkes, pode portanto, participar de efluxo do cobre a partir de folhas em senescência. É notável a expressão do gene MT também em outros processos que envolvem apoptose, incluindo abscisão foliar e a reação de hipersensibilidade a patógenos.

Funções das MTs:

Em animais, a proteção contra toxicidade do cádmio é exercida pelas MTs, mas esta função nas plantas é mais claramente exercida pelas PC. Existem evidências para apoiar a hipótese de que MTs estão envolvidas na tolerância e na homeostase de cobre em plantas. Algumas MTs de plantas são proteínas de ligação ao cobre e a expressão de alguns genes MT é induzida por cobre. A expressão gênica de MT em folhas senescentes é coordenada com um conjunto de genes envolvidos na homeostase do cobre, sendo o nível de expressão de um gene Tipo 2MT intimamente relacionado com a tolerância ao cobre em um grupo de ecótipos de *Arabidopsis*. A expressão do gene tipo 2MT é elevada em um mutante que acumula cobre, embora sensível a esse elemento. Mais recentemente, as populações tolerante ao cobre de *S. vulgaris* evidenciaram maior expressão do RNA e do número de cópias dos genes Tipo 2 MT. Além disso, as PCs não oferecem tolerância ao cobre em *Arabidopsis*, indicando que outro mecanismo, talvez envolvendo MTs, deve estar envolvido.

Aplicação da Tecnologia Verde:

As tecnologias de engenharia usadas para limpar solos, como a remoção do solo contaminado para o armazenamento em aterros sanitários são muito caras e perturbam dramaticamente a paisagem. A tecnologia “verde” utiliza plantas para “eliminar” metais pesados do solo através de suas raízes.

Noccaea caerulea, vulgarmente conhecida como *pennycress* alpino pertence à família do brócoli e do repolho, se desenvolve em solos com altos níveis de zinco e cádmio. Depois de investigar a fisiologia molecular de zinco na hiperacumulação em *Noccaea*, descobriu-se que diferentes locais para o transporte de zinco são fortemente estimulados nessa planta. Esta descoberta permitiu aos pesquisadores verificar que o transporte de zinco é regulado de forma diferente em plantas normais e em hiperacumuladoras. Em indivíduos normais, a atividade dos genes do transportador de zinco é regulada pelos níveis de zinco na planta. Em *Noccaea*, no entanto, estes genes estão ativos em todos os momentos, independente dos níveis de zinco para plantas mesmo em concentrações muito altas. Isto resulta em taxas elevadas de transporte de zinco do solo e circulação desse metal para as folhas.

Esse mecanismo também funciona com o urânio. Para solos contaminados com urânio, constatou-se que a adição de ácidos orgânicos (citrato) aumenta tanto a solubilidade do urânio quanto a sua biodisponibilidade para absorção pelas plantas e translocação. O citrato faz isso pela sua ligação ao urânio insolúvel no solo. Após tratamento com citrato, brotos de plantas testes aumentaram a concentração de urânio em mais de 2.000 ppm, 100 vezes mais do que nos controles.

Recentemente, pesquisadores identificaram práticas agronômicas específicas e espécies vegetais para remediação de solos contaminados com ^{137}Ce . Embora os casos de contaminação com ^{137}Ce tenham reduzido, grandes áreas de terra ainda estão poluídas com esse elemento radioativo. O Césio é um isótopo radioativo de longa duração com uma meia-vida de 32,2 anos. Contamina solos em diversas áreas do Departamento de Energia (DOE) dos Estados Unidos e na cidade de Goiânia, GO, no Brasil. Custos estimados da limpeza desses solos são muito elevados, mais de US\$ 300 bilhões. A fitorremediação é uma alternativa interessante aos métodos de limpeza correntes que consomem muita energia e são muito caros.

Em estudos de laboratório e casa de vegetação, foi observado que a principal limitação para a remoção de césio dos solos cobertos com plantas é a sua biodisponibilidade. A forma do elemento torna-se indisponível para a absorção pelas plantas. Em uma série de estudos de extração do solo, percebeu-se que o íon amônio foi o mais eficaz na dissolução de ^{137}Ce em solos. Esse tratamento aumentou a disponibilidade de ^{137}Ce para a absorção radicular e o acúmulo de césio radioativo foi significativamente estimulado na parte aérea. Estudos de campo com diferentes espécies identificaram materiais com elevada eficácia para a limpeza de locais contaminados. Uma espécie de caruru (*Amaranthus retroflexus*) foi até 40 vezes mais eficaz do que outras testadas na remoção de césio do solo. Resultados experimentais sugerem que é possível remover até 3% do montante total de ^{137}Ce em apenas uma temporada de três meses de crescimento. Com duas ou três safras anuais, a área pode ficar limpa e ser descontaminada em menos de 15 anos.

Fitomineração:

Os antigos garimpeiros na Europa utilizavam certas plantas como indicadores para a sinalização da presença de metais preciosos. Estas plantas eram as únicas que conseguiam crescer em solos com alto teor de metais pesados. Uma delas é o *pennycress* alpino, *Noccaea caerulescens*, erva perene silvestre encontrados em solos ricos em zinco e níquel em muitos países. Essa planta ocorre em áreas alpinas da Europa Central, bem como nas Montanhas Rochosas. A maioria das variedades cresce apenas 20 a 30 cm de altura e tem flores pequenas, brancas.

Em 1998, pesquisas da Universidade de Maryland e na Inglaterra patentearam um método para utilizar essas plantas na “fitomineração” de níquel, cobalto e outros metais. As áreas são cultivadas, as plantas cortadas e embaladas após terem absorvido suficientes quantidades dos minerais. Então, elas são incineradas e as cinzas vendidas como minério. Cinzas de *pennycress* alpino cultivadas em solos ricos em zinco na Pensilvânia apresentam 30-40% de zinco, o

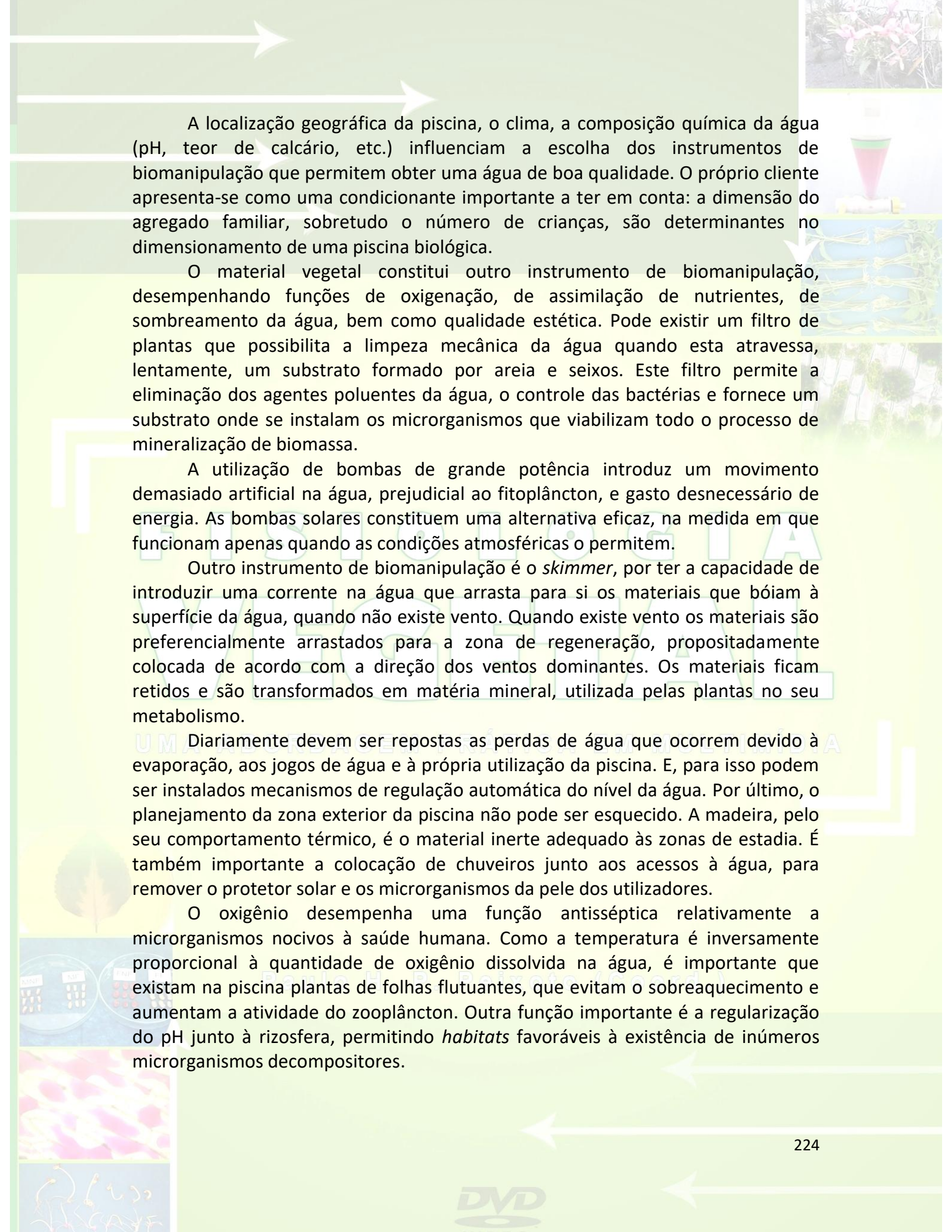
que é tão alto quanto o minério de alta qualidade. Para realizar a *fitomineração*, bem como fitorremediação é necessário a existência de plantas com elevado consumo anual de minerais. As características das plantas como o *pennycress* poderiam ser incorporadas em uma variedade de alto rendimento comercial como canola cultivada para produção de feno. As melhores hiperacumuladoras devem ter todas as características de uma cultura utilizada para produção de feno: elas devem ser altas, apresentar alto rendimento, crescimento rápido, facilidade de colheita, e profundamente enraizadas. Elas devem manter as folhas ricas nos minerais, para que possam ser colhidos junto com os caules das plantas.

Bio-manipulação

As piscinas biológicas (ecológicas) se assemelham aos lagos naturais, o que contribui para o equilíbrio ambiental e a limpeza da água, realizada de forma completamente natural por plantas aquáticas. Com o crescimento das preocupações ambientais e num período em que é bem visível a escassez de água, as piscinas biológicas são uma opção responsável para uma utilização mais racional da água. O conceito de piscina biológica surgiu da interpretação do funcionamento dos ecossistemas aquáticos em equilíbrio, partindo do princípio que este sistema podia ser reproduzido. Assim, as piscinas biológicas começam por surgir no centro da Europa como uma solução intermédia entre os lagos naturais, muito procurados pelas populações afastadas do mar nos meses quentes, e as piscinas convencionais.

As piscinas naturais biológicas depuram a água através do habitat proporcionado pelas plantas e micro-organismos vivos numa combinação entre uma área de natação e uma área de regeneração com plantas aquáticas. A área de natação coexiste com a área de plantas, dependendo um do outro para o equilíbrio do sistema. O resultado é uma água sem tratamento químico. A água é limpa, mas não esterilizada como numa piscina tradicional.

O conhecimento do funcionamento dos ecossistemas aquáticos constitui o grande pré-requisito para a compreensão das dinâmicas que ocorrem numa piscina biológica. As plantas são os produtores primários do sistema, pois realizam a fotossíntese, através da energia solar, produzindo biomassa. Por sua vez, os animais são os consumidores do sistema, alimentando-se da biomassa produzida pelas plantas. Toda a biomassa do sistema é depois mineralizada pelos decompositores e são estes microrganismos que transformam a matéria orgânica (dióxido de carbono e sais minerais) em substâncias inorgânicas (nitratos, fosfatos, sulfatos, entre outros), que constituem o *input* para as plantas em crescimento, formando um ciclo permanente de troca de matéria e de energia. As plantas submersas funcionam como os filtros da piscina, oxigenando a água, desempenhando assim uma função antisséptica relativamente a microrganismos nocivos à saúde humana.



A localização geográfica da piscina, o clima, a composição química da água (pH, teor de calcário, etc.) influenciam a escolha dos instrumentos de biomanipulação que permitem obter uma água de boa qualidade. O próprio cliente apresenta-se como uma condicionante importante a ter em conta: a dimensão do agregado familiar, sobretudo o número de crianças, são determinantes no dimensionamento de uma piscina biológica.

O material vegetal constitui outro instrumento de biomanipulação, desempenhando funções de oxigenação, de assimilação de nutrientes, de sombreamento da água, bem como qualidade estética. Pode existir um filtro de plantas que possibilita a limpeza mecânica da água quando esta atravessa, lentamente, um substrato formado por areia e seixos. Este filtro permite a eliminação dos agentes poluentes da água, o controle das bactérias e fornece um substrato onde se instalam os microrganismos que viabilizam todo o processo de mineralização de biomassa.

A utilização de bombas de grande potência introduz um movimento demasiado artificial na água, prejudicial ao fitoplâncton, e gasto desnecessário de energia. As bombas solares constituem uma alternativa eficaz, na medida em que funcionam apenas quando as condições atmosféricas o permitem.

Outro instrumento de biomanipulação é o *skimmer*, por ter a capacidade de introduzir uma corrente na água que arrasta para si os materiais que bóiam à superfície da água, quando não existe vento. Quando existe vento os materiais são preferencialmente arrastados para a zona de regeneração, propositadamente colocada de acordo com a direção dos ventos dominantes. Os materiais ficam retidos e são transformados em matéria mineral, utilizada pelas plantas no seu metabolismo.

Diariamente devem ser repostas as perdas de água que ocorrem devido à evaporação, aos jogos de água e à própria utilização da piscina. E, para isso podem ser instalados mecanismos de regulação automática do nível da água. Por último, o planeamento da zona exterior da piscina não pode ser esquecido. A madeira, pelo seu comportamento térmico, é o material inerte adequado às zonas de estadia. É também importante a colocação de chuveiros junto aos acessos à água, para remover o protetor solar e os microrganismos da pele dos utilizadores.

O oxigênio desempenha uma função antisséptica relativamente a microrganismos nocivos à saúde humana. Como a temperatura é inversamente proporcional à quantidade de oxigênio dissolvida na água, é importante que existam na piscina plantas de folhas flutuantes, que evitam o sobreaquecimento e aumentam a atividade do zooplâncton. Outra função importante é a regularização do pH junto à rizosfera, permitindo *habitats* favoráveis à existência de inúmeros microrganismos decompositores.

Bioindicadores no ar poluído de São Paulo:

Uma bromélia que mais se parece com um tufo de grama e um líquen de uma espécie tolerante à poluição tem sido utilizado de forma sistemática, nos dois últimos anos, para detectar a presença de metais pesados no ar da cidade de São Paulo e de três municípios da região do Grande ABC. Assim, esses pequenos e frágeis seres estão servindo de base de dados num estudo realizado por pesquisadores do Instituto de Pesquisas Energéticas e Nucleares (Ipen). O objetivo deles é traçar um mapa das fontes de poluição por metais e compará-las com o perfil de industrialização e urbanização da região monitorada.

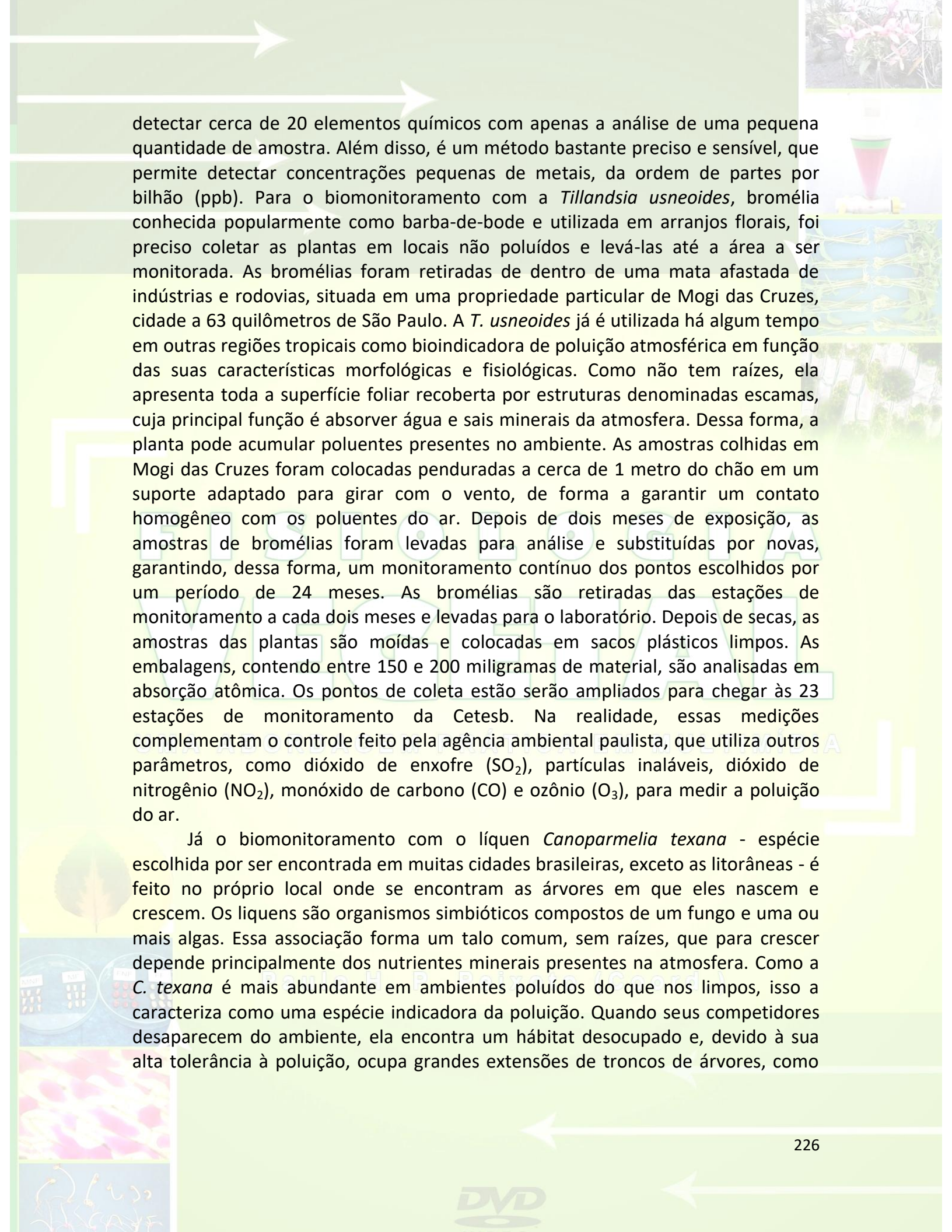
Entre os locais pesquisados está o Parque do Ibirapuera, na capital, área cortada por túneis e onde há intenso tráfego de veículos. Lá foi registrada de forma mais acentuada a presença dos elementos químicos zinco e cobre, presentes na queima de óleos lubrificantes. Altas concentrações de arsênio, bário, zinco e antimônio, encontradas nas amostras de Santo André, no Grande ABC, e em Santana, na Zona Norte da capital, parecem estar associadas também a fontes veiculares, inclusive veículos a diesel (bário e antimônio).

Apesar de Santo André ser uma região industrial, a área de coleta também está submetida à alta densidade de tráfego. Já o cobalto foi encontrado em quantidade muito maior do que a média de outros pontos, em amostras no bairro de São Miguel Paulista, região em que estão instaladas algumas indústrias metalúrgicas. No Parque Dom Pedro, no centro da cidade, onde o tráfego é bastante intenso, foi encontrado principalmente zinco, geralmente associado a emissões de veículos por desgaste de componentes do motor e dos pneus.

Estudos com bromélias e líquens, chamados de bioindicadores vegetais, para avaliar o impacto da poluição ambiental começaram a ser realizados nas primeiras décadas do século passado e, desde então, várias pesquisas foram feitas, principalmente na Europa. Nos últimos anos, Argentina, Chile, México e Jamaica também desenvolveram projetos e publicaram trabalhos a respeito do tema.

No entanto, a avaliação dos impactos da contaminação do ar com plantas não substitui os métodos físico-químicos para determinar os níveis de poluição. Os bioindicadores vegetais funcionam como um instrumento adicional, que tem como vantagens a possibilidade de medir várias substâncias presentes em grandes áreas e a utilização em diversos lugares simultaneamente. É um método até certo ponto barato, pela utilização de plantas e líquens, mas o resultado é obtido por meio de análise das amostras feita em absorção atômica de instituições credenciadas para o uso desses equipamentos.

Para identificar e quantificar os elementos químicos, as amostras das plantas são pulverizadas em um reator nuclear e bombardeadas com um fluxo de nêutrons. Dessa forma, são produzidos isótopos radioativos dos elementos químicos que se quer determinar. A técnica apresenta como vantagens o fato de

The background features a collage of images including a pink flower, a laboratory flask with pink liquid, a blue water filter, a green plant, a tree, a microscope, and a pink flower. White arrows point horizontally across the top and bottom of the page. A large, faint watermark 'BIBLIOTECA' is visible across the center of the page.

detectar cerca de 20 elementos químicos com apenas a análise de uma pequena quantidade de amostra. Além disso, é um método bastante preciso e sensível, que permite detectar concentrações pequenas de metais, da ordem de partes por bilhão (ppb). Para o biomonitoramento com a *Tillandsia usneoides*, bromélia conhecida popularmente como barba-de-bode e utilizada em arranjos florais, foi preciso coletar as plantas em locais não poluídos e levá-las até a área a ser monitorada. As bromélias foram retiradas de dentro de uma mata afastada de indústrias e rodovias, situada em uma propriedade particular de Mogi das Cruzes, cidade a 63 quilômetros de São Paulo. A *T. usneoides* já é utilizada há algum tempo em outras regiões tropicais como bioindicadora de poluição atmosférica em função das suas características morfológicas e fisiológicas. Como não tem raízes, ela apresenta toda a superfície foliar recoberta por estruturas denominadas escamas, cuja principal função é absorver água e sais minerais da atmosfera. Dessa forma, a planta pode acumular poluentes presentes no ambiente. As amostras colhidas em Mogi das Cruzes foram colocadas penduradas a cerca de 1 metro do chão em um suporte adaptado para girar com o vento, de forma a garantir um contato homogêneo com os poluentes do ar. Depois de dois meses de exposição, as amostras de bromélias foram levadas para análise e substituídas por novas, garantindo, dessa forma, um monitoramento contínuo dos pontos escolhidos por um período de 24 meses. As bromélias são retiradas das estações de monitoramento a cada dois meses e levadas para o laboratório. Depois de secas, as amostras das plantas são moídas e colocadas em sacos plásticos limpos. As embalagens, contendo entre 150 e 200 miligramas de material, são analisadas em absorção atômica. Os pontos de coleta serão ampliados para chegar às 23 estações de monitoramento da Cetesb. Na realidade, essas medições complementam o controle feito pela agência ambiental paulista, que utiliza outros parâmetros, como dióxido de enxofre (SO₂), partículas inaláveis, dióxido de nitrogênio (NO₂), monóxido de carbono (CO) e ozônio (O₃), para medir a poluição do ar.

Já o biomonitoramento com o líquen *Canoparmelia texana* - espécie escolhida por ser encontrada em muitas cidades brasileiras, exceto as litorâneas - é feito no próprio local onde se encontram as árvores em que eles nascem e crescem. Os líquens são organismos simbióticos compostos de um fungo e uma ou mais algas. Essa associação forma um talo comum, sem raízes, que para crescer depende principalmente dos nutrientes minerais presentes na atmosfera. Como a *C. texana* é mais abundante em ambientes poluídos do que nos limpos, isso a caracteriza como uma espécie indicadora da poluição. Quando seus competidores desaparecem do ambiente, ela encontra um habitat desocupado e, devido à sua alta tolerância à poluição, ocupa grandes extensões de troncos de árvores, como

pode ser observado nos parques, praças e campos universitários de grandes cidades.

No Brasil há 2.800 espécies de líquens já listadas, mas não existem dados para o mapeamento da distribuição de elementos indicando os níveis de poluição. Segundo as pesquisas, períodos de chuva ou de seca não influenciaram a medição feita com líquens porque o crescimento desse organismo vegetal é bastante lento, de cerca de 0,5 a 3 milímetros por ano. Para efeito de comparação, foram coletadas amostras de *C. texana* de áreas não poluídas, localizadas em quatro pontos do Parque Estadual Intervales, uma reserva de Mata Atlântica a 270 quilômetros de São Paulo. O líquen é retirado da árvore com uma faca de titânio, para não haver contaminação do material, e levado ao microscópio para separar a planta da casca da árvore e de outros materiais. As amostras são limpas em água purificada e secas pelo processo de liofilização (desidratação realizada a baixas temperaturas) durante 16 horas.

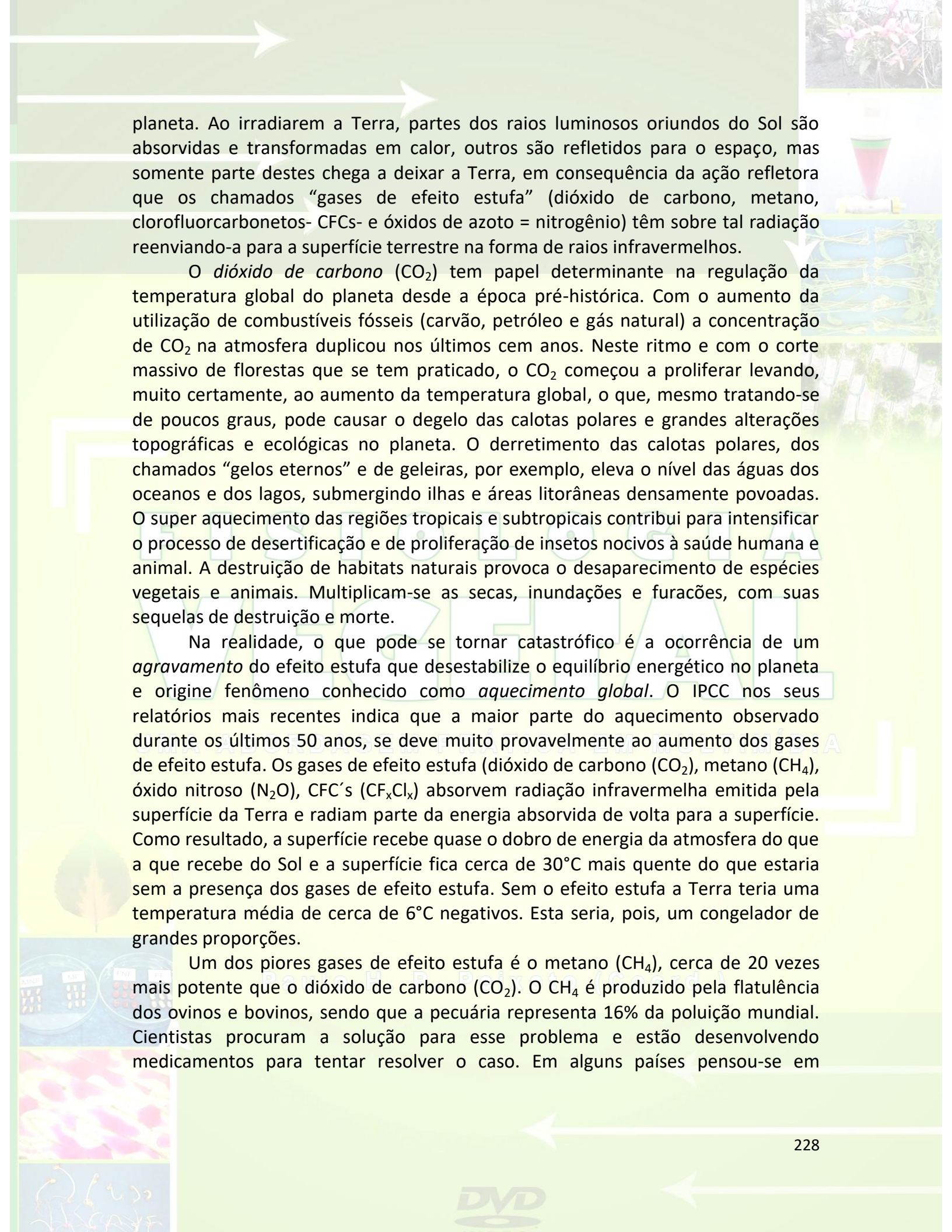
6. Mudanças Climáticas Globais:

Efeito Estufa:

O Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPPC) das Nações Unidas, constituído por cientistas de diversas partes do mundo, finalizou em 1991 o 1º Relatório de Avaliação sobre o aumento da temperatura global provocado pelo efeito estufa. O painel atribuiu o aumento da concentração de dióxido de carbono na atmosfera (CO_2) ao consumo exagerado de combustíveis fósseis, o que vem resultando no aquecimento de modo anormal o planeta, podendo levar ao degelo nos pólos, à elevação do nível do mar e à inundação de grandes áreas costeiras, entre outras. Embora o relatório do IPPC não seja consensual, de acordo com o *Princípio da Precaução*, princípio que considera que havendo incerteza em relação à possibilidade de danos devidos a uma ocorrência, devam ser tomadas medidas de prevenção a esses danos, e até que novas descobertas provem o contrário, esse passou a ser referência mundial no assunto envolvendo o aquecimento global.

O *efeito estufa* é um processo que ocorre quando parte da radiação *infravermelha* emitida pela superfície terrestre é absorvida por determinados gases presentes na atmosfera. Como consequência, o calor fica retido, não sendo liberado para o espaço. O efeito estufa dentro de uma determinada faixa é de vital importância, pois, sem ele a vida como conhecemos, não poderia existir. O efeito estufa serve para manter o planeta aquecido e, assim, garantir a manutenção da vida.

O efeito estufa consiste, basicamente, na ação do dióxido de carbono (CO_2) e de outros gases sobre os raios infravermelhos do sol refletidos pela superfície da terra, reenviando-os para ela, mantendo assim uma temperatura estável no

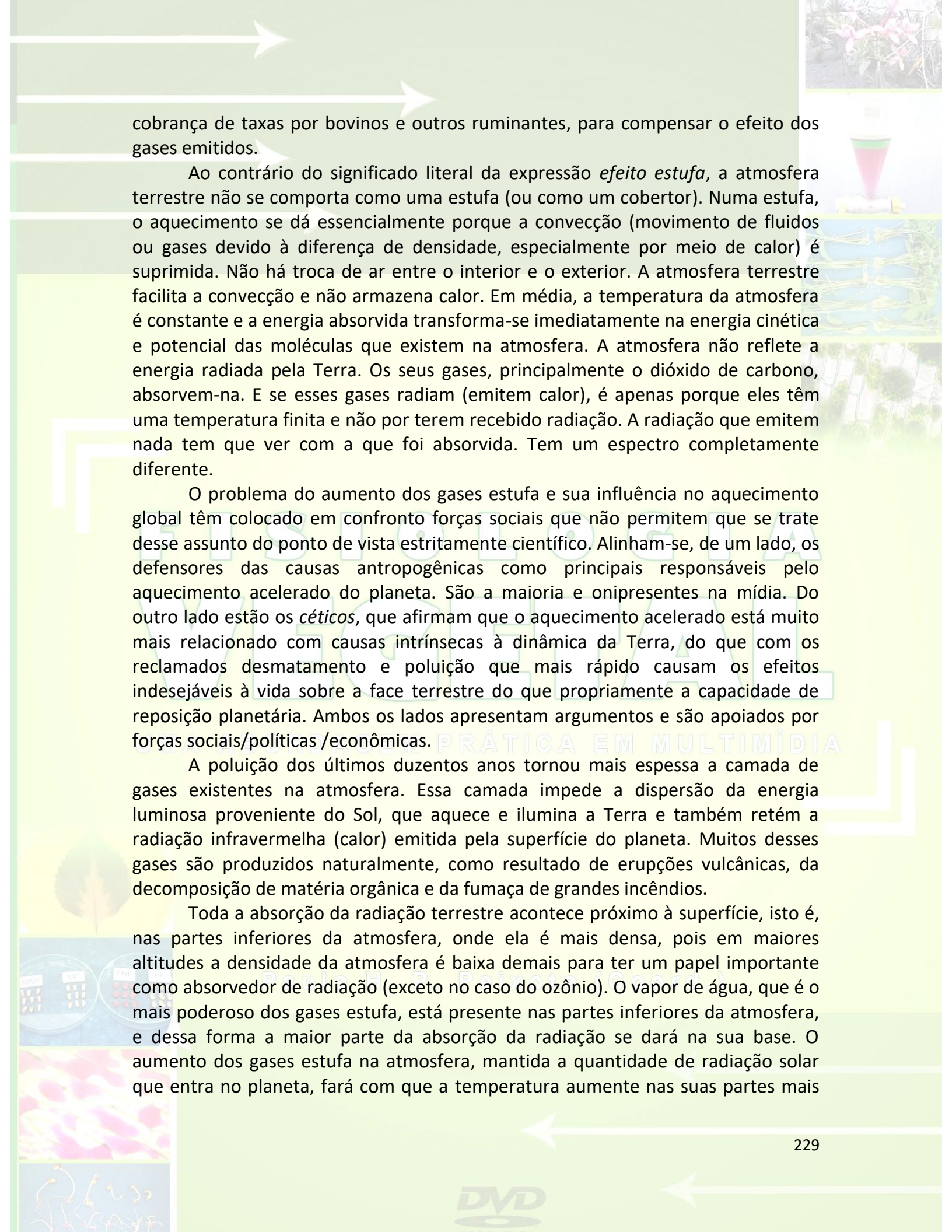
The background features a collage of scientific and environmental images. At the top, there are two white arrows pointing to the right. On the right side, there is a small image of a pink flower, a diagram of a funnel with a pink liquid, and a diagram of a blue and green structure. At the bottom, there are images of a green leaf, a blue and white circular diagram, a pink and white abstract pattern, and a blue and white abstract pattern. The text is overlaid on this background.

planeta. Ao irradiarem a Terra, partes dos raios luminosos oriundos do Sol são absorvidas e transformadas em calor, outros são refletidos para o espaço, mas somente parte destes chega a deixar a Terra, em consequência da ação refletora que os chamados “gases de efeito estufa” (dióxido de carbono, metano, clorofluorcarbonetos- CFCs- e óxidos de azoto = nitrogênio) têm sobre tal radiação reenviando-a para a superfície terrestre na forma de raios infravermelhos.

O *dióxido de carbono* (CO_2) tem papel determinante na regulação da temperatura global do planeta desde a época pré-histórica. Com o aumento da utilização de combustíveis fósseis (carvão, petróleo e gás natural) a concentração de CO_2 na atmosfera duplicou nos últimos cem anos. Neste ritmo e com o corte massivo de florestas que se tem praticado, o CO_2 começou a proliferar levando, muito certamente, ao aumento da temperatura global, o que, mesmo tratando-se de poucos graus, pode causar o degelo das calotas polares e grandes alterações topográficas e ecológicas no planeta. O derretimento das calotas polares, dos chamados “gelos eternos” e de geleiras, por exemplo, eleva o nível das águas dos oceanos e dos lagos, submergindo ilhas e áreas litorâneas densamente povoadas. O super aquecimento das regiões tropicais e subtropicais contribui para intensificar o processo de desertificação e de proliferação de insetos nocivos à saúde humana e animal. A destruição de habitats naturais provoca o desaparecimento de espécies vegetais e animais. Multiplicam-se as secas, inundações e furacões, com suas sequelas de destruição e morte.

Na realidade, o que pode se tornar catastrófico é a ocorrência de um *agravamento* do efeito estufa que desestabilize o equilíbrio energético no planeta e origine fenômeno conhecido como *aquecimento global*. O IPCC nos seus relatórios mais recentes indica que a maior parte do aquecimento observado durante os últimos 50 anos, se deve muito provavelmente ao aumento dos gases de efeito estufa. Os gases de efeito estufa (dióxido de carbono (CO_2), metano (CH_4), óxido nitroso (N_2O), CFC's (CF_xCl_x) absorvem radiação infravermelha emitida pela superfície da Terra e radiam parte da energia absorvida de volta para a superfície. Como resultado, a superfície recebe quase o dobro de energia da atmosfera do que a que recebe do Sol e a superfície fica cerca de 30°C mais quente do que estaria sem a presença dos gases de efeito estufa. Sem o efeito estufa a Terra teria uma temperatura média de cerca de 6°C negativos. Esta seria, pois, um congelador de grandes proporções.

Um dos piores gases de efeito estufa é o metano (CH_4), cerca de 20 vezes mais potente que o dióxido de carbono (CO_2). O CH_4 é produzido pela flatulência dos ovinos e bovinos, sendo que a pecuária representa 16% da poluição mundial. Cientistas procuram a solução para esse problema e estão desenvolvendo medicamentos para tentar resolver o caso. Em alguns países pensou-se em

The background of the page is a collage of various images. At the top, there are two white arrows pointing to the right. Below them, there are several smaller images: a pink flower, a laboratory flask with a pink liquid, a blue and yellow patterned surface, a green plant, a globe, and a blue and white patterned surface. At the bottom, there are two white arrows pointing to the left and a DVD logo.

cobrança de taxas por bovinos e outros ruminantes, para compensar o efeito dos gases emitidos.

Ao contrário do significado literal da expressão *efeito estufa*, a atmosfera terrestre não se comporta como uma estufa (ou como um cobertor). Numa estufa, o aquecimento se dá essencialmente porque a convecção (movimento de fluidos ou gases devido à diferença de densidade, especialmente por meio de calor) é suprimida. Não há troca de ar entre o interior e o exterior. A atmosfera terrestre facilita a convecção e não armazena calor. Em média, a temperatura da atmosfera é constante e a energia absorvida transforma-se imediatamente na energia cinética e potencial das moléculas que existem na atmosfera. A atmosfera não reflete a energia radiada pela Terra. Os seus gases, principalmente o dióxido de carbono, absorvem-na. E se esses gases radiam (emitem calor), é apenas porque eles têm uma temperatura finita e não por terem recebido radiação. A radiação que emitem nada tem que ver com a que foi absorvida. Tem um espectro completamente diferente.

O problema do aumento dos gases estufa e sua influência no aquecimento global têm colocado em confronto forças sociais que não permitem que se trate desse assunto do ponto de vista estritamente científico. Alinham-se, de um lado, os defensores das causas antropogênicas como principais responsáveis pelo aquecimento acelerado do planeta. São a maioria e onipresentes na mídia. Do outro lado estão os *céticos*, que afirmam que o aquecimento acelerado está muito mais relacionado com causas intrínsecas à dinâmica da Terra, do que com os reclamados desmatamento e poluição que mais rápido causam efeitos indesejáveis à vida sobre a face terrestre do que propriamente a capacidade de reposição planetária. Ambos os lados apresentam argumentos e são apoiados por forças sociais/políticas /econômicas.

A poluição dos últimos duzentos anos tornou mais espessa a camada de gases existentes na atmosfera. Essa camada impede a dispersão da energia luminosa proveniente do Sol, que aquece e ilumina a Terra e também retém a radiação infravermelha (calor) emitida pela superfície do planeta. Muitos desses gases são produzidos naturalmente, como resultado de erupções vulcânicas, da decomposição de matéria orgânica e da fumaça de grandes incêndios.

Toda a absorção da radiação terrestre acontece próximo à superfície, isto é, nas partes inferiores da atmosfera, onde ela é mais densa, pois em maiores altitudes a densidade da atmosfera é baixa demais para ter um papel importante como absorvedor de radiação (exceto no caso do ozônio). O vapor de água, que é o mais poderoso dos gases estufa, está presente nas partes inferiores da atmosfera, e dessa forma a maior parte da absorção da radiação se dará na sua base. O aumento dos gases estufa na atmosfera, mantida a quantidade de radiação solar que entra no planeta, fará com que a temperatura aumente nas suas partes mais

baixas. O resultado desse processo é o aumento da radiação infravermelha da base da atmosfera, tanto para cima como para baixo. Como a parte inferior (maior quantidade de matéria) aumenta mais de temperatura que o topo, a manutenção do balanço energético (o que entra deve ser igual ao que sai) se dá pela redistribuição de temperaturas da atmosfera terrestre. Os níveis inferiores ficam mais quentes e os superiores mais frios. A irradiação para o espaço exterior se dará em níveis mais altos com uma temperatura equivalente a de um corpo negro irradiante, necessária para manter o balanço energético em equilíbrio.

As Causas do Aumento das Emissões dos Gases Estufa:

A fossilização de restos orgânicos (vegetais e animais) ocorreu ao longo da história da Terra, mas a grande quantidade preservada por fossilização ocorreu a partir do início do período Carbonífero, entre 350 e 290 milhões de anos antes do presente, em uma forma mais ou menos pura de carbono, isenta de agentes oxidantes (sem O_2). Este material está preservado sob a forma de *carvão mineral*. A partir de cerca de 200 milhões de anos começou a preservar-se o *petróleo* e o *gás natural*. Esses materiais são compostos de *carbono* e *hidrogênio*. Resumindo, o carbono e o hidrogênio combustíveis encontram-se isolados do meio oxidante, preservando a sua potencialidade de queimar em contato com o oxigênio, produzindo vários gases de efeito estufa, sendo o dióxido de carbono e o metano os mais importantes. O metano (CH_4) é um gás com potencial de efeito estufa cerca de 20 vezes mais potente que o dióxido de carbono (CO_2). O metano é um gás, na maior parte primordial, emitido principalmente pelas lavas de vulcões, pela digestão dos animais e decomposição do lixo. O metano é oxidado em regiões de vulcânicas, tornando-se gás carbônico.

Tanto o carvão mineral quanto o petróleo e o gás natural (mistura de hidrocarbonetos leves encontrada no subsolo, na qual o metano tem uma participação superior a 70 % em volume) são *fontes não renováveis de energia*. A energia produzida por geradores eólicos, células solares, biomassa (cana de açúcar, por exemplo), hidroelétricas, etc., são consideradas *fontes renováveis*. A Revolução Industrial, iniciada na Europa no século XVIII, provocou a “exumação” do carvão enterrado há milhões de anos, em proporções gigantescas, com o objetivo de girar as máquinas a vapor recém inventadas. A utilização de carvão mineral ainda é muito grande. Para se ter uma idéia do volume de carvão que necessita ser minerado no mundo, basta dizer que 52% de toda a energia elétrica consumida nos Estados Unidos são provenientes da queima de carvão mineral. Proporções semelhantes ou ainda maiores são utilizadas na China, Rússia e Alemanha. Considerando o consumo atual e futuro, calcula-se que ainda exista carvão para mais 400 anos.

Com o advento da produção em escala industrial dos automóveis, no início do século XX, iniciou-se a produção e o consumo em massa do petróleo e, de utilização mais recente, o gás natural na produção da energia elétrica, aquecimento doméstico e industrial e no uso de automóveis. O processo da queima de combustíveis fósseis criou condições para a melhoria da qualidade de vida da humanidade, porém produz como resíduo o dióxido de carbono e outras substâncias químicas, também muito poluidoras.

Os gases produzidos pela queima de combustíveis fósseis seguem vários caminhos. Boa parte é absorvida pelos oceanos e entra na composição dos carbonatos que constituem as carapaças de muitos organismos marinhos ou é simplesmente dissolvida na água oceânica e finalmente depositada no fundo do oceânico como *carbonatos*. À medida que esses animais vão morrendo, depositam-se no fundo do mar, retirando o carbono, por longo tempo, do ciclo geoquímico. Outra parte é absorvida pelas plantas que fazem a fotossíntese, tanto marinhas (algas e bactérias) como pelas florestas, as quais transformam o carbono coletado da atmosfera em material lenhoso, reiniciando o ciclo de concentração e fossilização dos compostos carbonosos, se as condições ambientais locais assim o permitirem. O que interessa, no entanto, é que uma parte importante do dióxido de carbono concentra-se na atmosfera.

As previsões para os próximos 100 anos (para o ano de 2100) vêm sendo apresentadas pelos pesquisadores do IPCC. No melhor dos cenários previstos, a emissão anual de CO₂ no ano de 2100 será de cinco teratoneladas (10¹² toneladas) de carbono, com uma concentração de 500 ppmpv (partes por milhão por volume) de CO₂, um aumento de temperatura de cerca de 1,5°C e um aumento do nível médio dos mares de 0,1 m. Nos piores cenários (os processos promotores de gases estufa mantidos como são nos dias de hoje), a emissão anual de CO₂ em 2100 será de 30 Gton, a concentração de CO₂ atingirá 900 ppmpv, a temperatura média da terra estará entre 4,5 °C e 6,0 °C mais elevada e o nível médio dos mares terá subido 90 centímetros. A concentração atual de CO₂ na atmosfera encontra-se em torno de 400 ppmpv.

A temperatura aumentou em média 0,7°C nos últimos 140 anos e pode aumentar mais 5°C até o ano 2100. Existem ciclos naturais de mudanças de temperatura na Terra e é difícil entender quanto desse aumento foi natural e quanto foi consequência de ações humanas. Com o objetivo de diminuir as emissões de gases de efeito estufa, o *Protocolo de Quioto*, assinado por diversos países, determina uma redução de, em média, 5,2% nesses gases. O debate em torno do protocolo evidenciou as diferenças políticas entre Europa e Estados Unidos, que mesmo sendo o maior poluidor do planeta não assinou o acordo. Os europeus vêm sofrendo há décadas com as consequências da poluição, como chuvas ácidas e episódios climáticos atípicos, como grandes enchentes. Em função

disso, os países da Europa vêm desenvolvendo alternativas não-poluentes como energia eólica e solar, que já configuram parte importante da matriz energética de alguns deles.

Jean-Baptiste Fourier, um famoso matemático e físico francês do século XIX, foi o primeiro a formalizar uma teoria sobre o efeito dos gases estufa, em 1827. Ele mostrou que o efeito de aquecimento do ar dentro das estufas de vidro utilizadas para manter plantas de climas mais quentes no clima mais frio da Europa, se repetiria na atmosfera terrestre. Em 1860, o cientista britânico John Tyndall mediu a absorção de calor pelo dióxido de carbono e pelo vapor de água. Ele foi o primeiro a introduzir a idéia que as grandes variações na temperatura média da Terra que produziram épocas extremamente frias, como as chamadas “idades do gelo” ou muito quentes, como a que ocorreu na época da transição do Cretáceo para o Terciário, poderiam ser devidas às variações da quantidade de dióxido de carbono na atmosfera. No seguimento das pesquisas sobre o efeito estufa, o cientista sueco Svante Arrhenius, em 1896, calculou que a duplicação da quantidade de CO₂ na atmosfera aumentaria a sua temperatura de 5 a 6°C. Esses números são bastante próximos do que está sendo calculado com os recursos científicos atuais. Pesquisadores dos EUA, no final da década de 1950 (século XX) sugeriram que, com o aumento de CO₂ na atmosfera, os seres humanos estavam conduzindo um enorme e perigoso experimento geofísico. A medição de variação da concentração de CO₂ na atmosfera iniciou-se no final da década de 1950 no observatório de Mauna Loa no Havaí, depois que os EUA lançaram em seu primeiro satélite espacial no Cinturão Van Allen. Segundo o cientista social e diretor de pesquisas do Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Michael Löwy, o enfrentamento das disputas relativas aos problemas climáticos, assim como da questão ambiental em geral, requer uma mudança nos próprios fundamentos da economia, com alteração dos nossos hábitos de consumo e da nossa relação com a natureza.

A utilização de plantas nos processos relacionados à redução do aquecimento global é incontestável, embora, no sudeste americano, árvores estejam contribuindo para poluir o ar e diminuir as temperaturas enquanto o resto do globo se aquece. Em dias de muito calor, árvores e outras plantas emitem compostos orgânicos voláteis, como o *isopreno*. Esses compostos se combinam com a fuligem (produzida por humanos) e outros aerossóis resultando em uma névoa fresca. Segundo descobertas científicas, com o passar do tempo e o aumento do nível de monóxido de carbono presente na atmosfera, o resfriamento induzido pela névoa superou o calor. “Ninguém até agora havia percebido que a formação de uma quantidade suficiente desses aerossóis poderia contribuir para o resfriamento de toda a região”, avaliam os autores dos estudos. É claro que, para simular o efeito em outros ambientes (ou em escala global), seria necessário haver

uma emissão constante de aerossóis em quantidades que mudariam a cor do céu de azul para cinza e seriam prejudiciais à respiração. É pouco provável, portanto, que a névoa produzida por plantas se torne uma solução de geoengenharia no futuro próximo. No entanto, os resultados encontrados até agora são suficientes para explicar por que as temperaturas do sudeste americano estão diminuindo, mesmo com o aumento dos níveis de CO₂ no planeta. Isso não quer dizer que o número de árvores tenha aumentado, mas que, agora, os cientistas encontraram formas mais eficientes de medir poluentes e seus efeitos nas temperaturas locais.

Esfriamento ou Arrefecimento Global:

O termo *esfriamento ou arrefecimento global* pode se referir ao esfriamento da Terra ou, mais especificamente, a uma teoria sobre um esfriamento total da superfície e atmosfera da Terra podendo desencadear numa nova era glacial. Esta teoria ganhou força devido às intensas discussões sobre o *aquecimento global* divulgado no meio científico e, de fato, verifica-se que ao longo dos séculos há ciclos temporários de queda de temperatura precedidos por períodos de aquecimento, o que se deve à prolongada *atividade solar*. Esta teoria contraria a opinião da maioria das organizações de defesa do meio-ambiente e boa parte da comunidade científica, mas mesmo entre esta há quem a defenda e ainda afirme que a *atual atividade industrial não influencia de forma determinante no clima do planeta, que ao longo dos séculos passou por períodos de aquecimento e esfriamento, colocando assim o efeito estufa como um fator secundário e não determinante para o aquecimento global*.

Entre 1645 e 1715, período conhecido como Pequena Idade do Gelo, houve um esfriamento que afetou Europa, América do Norte e Groenlândia, e que coincidiu com uma diminuição da atividade solar, período no qual alguns rios europeus como o Tâmesis e o Sena congelaram. Então segundo essa hipótese, a população não estaria em condições de influenciar no aquecimento global da Terra, que, após um período de aquecimento, sempre experimenta outro de esfriamento. No entanto, um aumento de atividades vulcânicas neste período, também pode ser responsável pelo resfriamento através do efeito do *Escurecimento Global*. Desde o final da década de 40 e até 1970, houve decréscimo da radiação solar e há evidências de que o mundo estava esfriando. De 1970 até a metade da década de 1990, a incidência da radiação solar aumentou e constatou-se que a temperatura terrestre também aumentou nesse período. Porém, no mesmo período, houve grande produção de poluição na forma de partículas de aerossóis, que também provocam o efeito do escurecimento global, que também explicaria o esfriamento.

Alguns cientistas defensores dessa teoria prevêem que entre os anos de 2012 a 2015, a temperatura global da Terra começará uma lenta redução, que

alcançará os níveis mínimos entre 2055 e 2060. Esse período de esfriamento durará pelo menos 50 anos e que, até o século XXII, a Terra começará novamente outra fase de aquecimento global. Segundo o cientista do IPCC, Mojib Latif, do Instituto Leibniz de Ciências Marinhas da Universidade de Kiel, Alemanha, o mundo vai entrar em período de resfriamento global. Segundo o pesquisador, haverá uma espécie de “interrupção” do fenômeno durante uns 20 anos – “nos próximos 10 ou 20 anos uma tendência de resfriamento natural da Terra irá se sobrepor ao aquecimento causado pelos humanos”.

Discurso de um Crédulo, por Mojib Latif:

“Eu não pertenço ao time dos céticos”. Em princípio, não haveria motivos pelos quais ele começasse assim sua apresentação durante a Conferência Mundial do Clima, realizada pela ONU em 2009, em Genebra, na Suíça. Afinal de contas, ele não estava fazendo uma apresentação para mais de 1.500 dos principais cientistas do clima do mundo todo por acaso - ele próprio é um dos autores diretos dos estudos feitos pelo IPCC, o órgão da ONU que vem alertando há anos sobre o aquecimento global e a participação do homem nesse aquecimento. Ser considerado um *cético*, nesse caso, significa não concordar com as conclusões dos estudos feitos pelo IPCC, seja uma discordância total ou mesmo parcial. E, ao longo dos anos, à medida que mais e mais cientistas “aderiam” às conclusões dos estudos patrocinados pela ONU, contrariar essas conclusões passou a ser encarado como uma *postura política*, na qual os argumentos científicos foram deixando rapidamente de serem importantes. Latif, aparentemente temendo ser relegado ao “ostracismo científico” reservado a quem tem ousado desafiar a postura oficial, achou melhor se antecipar a qualquer acusação.

As conclusões que ele iria apresentar a seguir, baseadas nos seus estudos mais recentes, aparentemente contrariariam tudo o que o IPCC tem divulgado. Segundo Latif, “nos próximos 10 ou 20 anos”, uma tendência de resfriamento natural da Terra irá se sobrepor ao aquecimento causado pelos humanos. Se ele estiver correto, o mundo está no limiar de um período de uma ou duas décadas de resfriamento global. Somente depois, diz o cientista, é que o aquecimento global se fará novamente observável.

O resfriamento seria causado por alterações cíclicas naturais nas correntes oceânicas e nas temperaturas do Atlântico Norte, um fenômeno conhecido como Oscilação do Atlântico Norte (NAO - *North Atlantic Oscillation*). Opondo-se ao que hoje pode ser considerada a ortodoxia das mudanças climáticas e do aquecimento global, o pesquisador do IPCC afirmou que os ciclos oceânicos foram provavelmente os grandes responsáveis pela maior parte do aquecimento registrado nas últimas três décadas. E, agora, a *Oscilação do Atlântico Norte* está se movendo rumo a uma fase mais fria. Os dados sobre os ciclos naturais oceânicos

são suficientes para explicar todas as recentes variações nas monções na Índia, nos furacões do Atlântico, o degelo no Ártico e vários outros eventos.

E Latif não está sozinho em suas conclusões contestadoras. Vicky Pope, do Serviço Meteorológico do Reino Unido, lançou um balde de água fria na estrela mais recente dos defensores do aquecimento global antropogênico: a redução da camada de gelo do Ártico. Segundo ele, a perda dramática de gelo na cobertura do Ártico é parcialmente um produto de ciclos naturais, e não do aquecimento global. Relatórios preliminares sugerem que o degelo neste ano já é muito menor do que foi em 2007 e 2008.

“As pessoas vão dizer que isso significa o fim do aquecimento global. Mas nós temos que fazer esses questionamentos, antes que outras pessoas os façam,” defendeu-se novamente Latif. O reconhecimento da importância dos fatores naturais sobre tantos eventos antes atribuídos ao aquecimento global causado pelo homem equivale a assumir que os modelos climáticos não são tão bons quanto se desejaria para predizer eventos de curto prazo. “Em muitos sentidos, nós sabemos mais sobre o que irá acontecer em 2.050 do que no próximo ano,” admite Pope. A afirmação tem mais sentido do que possa parecer à primeira vista. Os modelos climáticos são projeções estatísticas a partir de eventos passados. Isso os torna adequados para prever tendências, embora haja muito menos certeza sobre um ponto específico na curva de projeção, sobre a previsão para um ano específico.

Perda de credibilidade do IPCC?

Os modelos do IPCC têm sido alvo de uma sequência de críticas que podem minar muito mais a credibilidade das recomendações do órgão do que suas conclusões científicas. A rigor, a descoberta de inconsistências e incompletudes nos modelos climáticos é algo mais do que previsível e verdadeiramente faz parte do desenvolvimento dos trabalhos científicos. Nenhum cientista jamais defenderia que esses modelos sejam completos ou acabados. Na verdade, essas críticas e defeitos são até mesmo desejáveis, na medida em que demonstram que o conhecimento está fazendo progressos. O grande problema é que esses modelos e seus resultados têm sido rotineiramente apresentados como fatos definitivos ao grande público, principalmente através do que se convencionou chamar de “*catastrofismo climático*” uma série de projeções alarmistas, feitas por cientistas, que têm chegado ao noticiário, mas que pouco tem a ver com ciência. O próprio fato do IPCC apresentar projeções para o ano 2100 sempre foi alvo de críticas dentro da comunidade científica, uma vez que nenhum outro campo das ciências se atreveria a tanto. E o campo específico da meteorologia sempre afirmou que a precisão das suas previsões está na exata medida do volume de dados coletados e do período de tempo coberto pela previsão - quanto mais curto o prazo, mais precisa seria a previsão. Com isto, torna-se muito mais problemático convencer

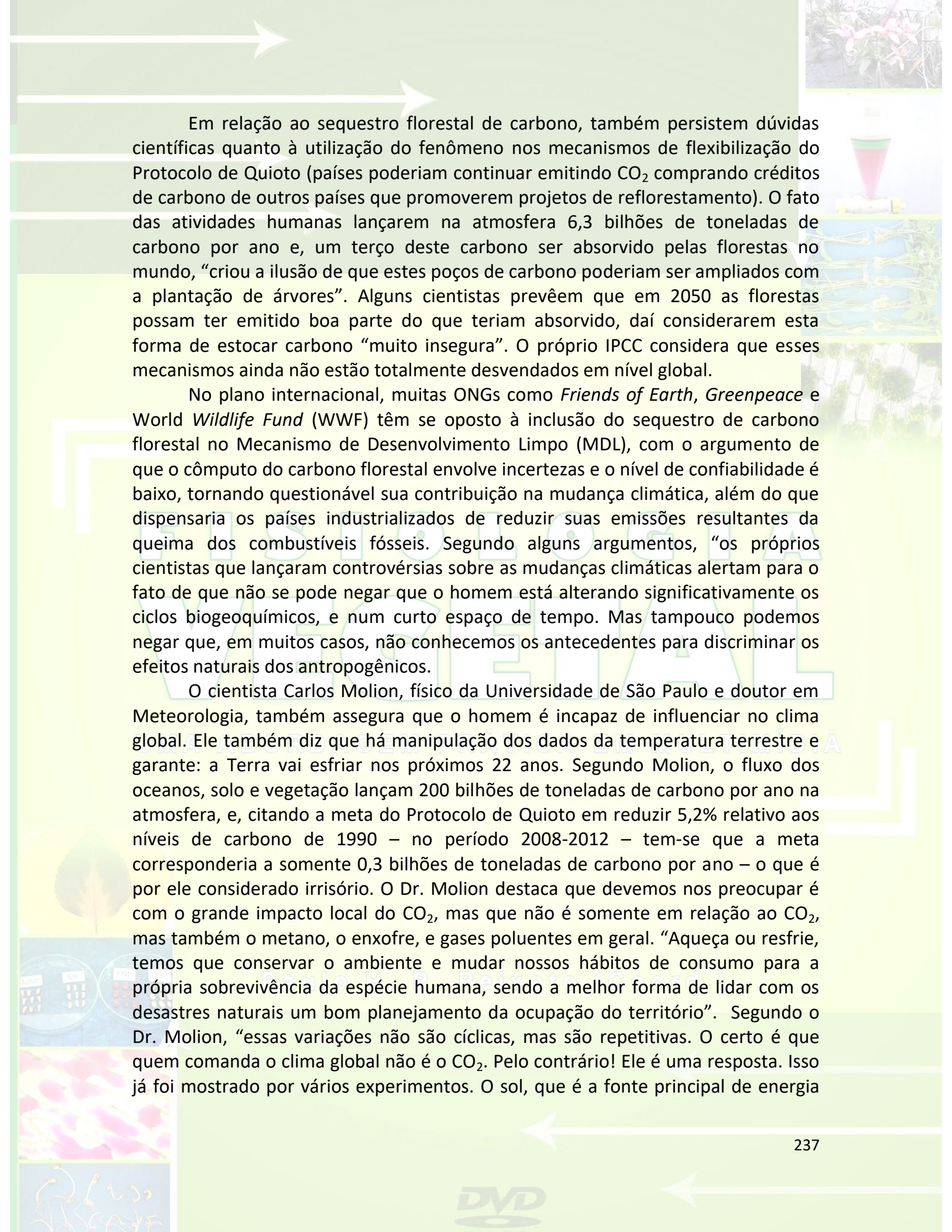
qualquer um de que as conclusões dos modelos climáticos acertarão as previsões para daqui a 50 ou 100 anos se eles não conseguem dar conta de eventos de curto prazo. Será mais difícil convencer, sobretudo os políticos, que têm o poder para iniciar atitudes concretas de combate aos efeitos do atual estilo de desenvolvimento grandemente danoso ao meio ambiente, cause ele aquecimento global ou não.

O IPCC ainda vem investigando acusações de que cientistas britânicos teriam manipulado dados sobre o aquecimento global, para fortalecer o argumento de que mudanças climáticas têm origem em ações humanas. As acusações surgiram em 2009, com o vazamento, pela internet, de emails trocados por integrantes da Unidade de Pesquisa Climática da Universidade de East Anglia, na Grã-Bretanha, e cientistas de outros países. Um dos emails parecia sugerir que o chefe da Unidade de Pesquisa Climática, Phil Jones, queria excluir documentos da próxima grande avaliação da ONU em ciências climáticas. Jones, que se afastou do caso até o final de uma investigação interna, negou veementemente a manipulação de dados e afirmou que os emails foram divulgados fora de contexto. Outros cientistas envolvidos no incidente negaram que tenha havido manipulação de dados.

Os chamados “céticos” em relação ao aquecimento global alegam que os emails divulgados prejudicam os argumentos científicos que afirmam que a mudança climática é causada pelas emissões de gases de efeito estufa, e apelidaram o incidente de “Climagate”, numa alusão ao caso Watergate, o escândalo que levou à renúncia do presidente americano Richard Nixon em 1974.

A Arábia Saudita, por exemplo, tradicional oponente das propostas de cortes no uso de combustíveis fósseis, afirmou que o incidente significava que a Conferência das Nações Unidas sobre Mudanças Climáticas, realizada em Copenhague, na Dinamarca, deveria abandonar os planos para redução das emissões. Outros importantes acadêmicos do setor de estudos de mudança climática afirmam que a divulgação destes documentos não muda nada na avaliação feita pelo IPCC em 2007.

Como observado por alguns cientistas, o clima pode surpreender com novidades. Um exemplo pode ocorrer com a atividade solar. Segundo previsões, o sol está ampliando ainda mais sua atividade podendo provocar um aquecimento ainda maior ao que é observado no momento. A questão é nunca colocar hipóteses como se fossem "verdades". Outro ponto é que os mares, com a enorme complexidade das correntes, podem ser controlados pela lua, sol, pela variação do sal contido em determinada área e em até certo ponto por um grande deslocamento de seres vivos (como no caso do Kril). Tudo isso torna muito difícil sabermos o que ocorrerá com determinada região. Mas os computadores estão cada vez processando uma quantidade maior de dados em velocidade cada vez mais rápidas, tornado assim as previsões mais precisas.

The background of the page features a collage of images and decorative elements. At the top, there are two white arrows pointing to the right. On the right side, there is a vertical strip of images: a pink flower, a pink funnel, a blue and green landscape, and a green forest. At the bottom, there are two white arrows pointing to the left. In the bottom center, there is a DVD logo. The overall color scheme is light green and white.

Em relação ao sequestro florestal de carbono, também persistem dúvidas científicas quanto à utilização do fenômeno nos mecanismos de flexibilização do Protocolo de Quioto (países poderiam continuar emitindo CO₂ comprando créditos de carbono de outros países que promoverem projetos de reflorestamento). O fato das atividades humanas lançarem na atmosfera 6,3 bilhões de toneladas de carbono por ano e, um terço deste carbono ser absorvido pelas florestas no mundo, “criou a ilusão de que estes poços de carbono poderiam ser ampliados com a plantação de árvores”. Alguns cientistas prevêem que em 2050 as florestas possam ter emitido boa parte do que teriam absorvido, daí considerarem esta forma de estocar carbono “muito insegura”. O próprio IPCC considera que esses mecanismos ainda não estão totalmente desvendados em nível global.

No plano internacional, muitas ONGs como *Friends of Earth*, *Greenpeace* e *World Wildlife Fund* (WWF) têm se oposto à inclusão do sequestro de carbono florestal no Mecanismo de Desenvolvimento Limpo (MDL), com o argumento de que o cômputo do carbono florestal envolve incertezas e o nível de confiabilidade é baixo, tornando questionável sua contribuição na mudança climática, além do que dispensaria os países industrializados de reduzir suas emissões resultantes da queima dos combustíveis fósseis. Segundo alguns argumentos, “os próprios cientistas que lançaram controvérsias sobre as mudanças climáticas alertam para o fato de que não se pode negar que o homem está alterando significativamente os ciclos biogeoquímicos, e num curto espaço de tempo. Mas tampouco podemos negar que, em muitos casos, não conhecemos os antecedentes para discriminar os efeitos naturais dos antropogênicos.

O cientista Carlos Molion, físico da Universidade de São Paulo e doutor em Meteorologia, também assegura que o homem é incapaz de influenciar no clima global. Ele também diz que há manipulação dos dados da temperatura terrestre e garante: a Terra vai esfriar nos próximos 22 anos. Segundo Molion, o fluxo dos oceanos, solo e vegetação lançam 200 bilhões de toneladas de carbono por ano na atmosfera, e, citando a meta do Protocolo de Quioto em reduzir 5,2% relativo aos níveis de carbono de 1990 – no período 2008-2012 – tem-se que a meta corresponderia a somente 0,3 bilhões de toneladas de carbono por ano – o que é por ele considerado irrisório. O Dr. Molion destaca que devemos nos preocupar é com o grande impacto local do CO₂, mas que não é somente em relação ao CO₂, mas também o metano, o enxofre, e gases poluentes em geral. “Aqueça ou esfrie, temos que conservar o ambiente e mudar nossos hábitos de consumo para a própria sobrevivência da espécie humana, sendo a melhor forma de lidar com os desastres naturais um bom planejamento da ocupação do território”. Segundo o Dr. Molion, “essas variações não são cíclicas, mas são repetitivas. O certo é que quem comanda o clima global não é o CO₂. Pelo contrário! Ele é uma resposta. Isso já foi mostrado por vários experimentos. O sol, que é a fonte principal de energia

para todo sistema climático. E há um período de 90 anos, aproximadamente, em que ele passa de atividade máxima para mínima. Registros de atividade solar, da época de Galileu, mostram que, por exemplo, o sol esteve em baixa atividade em 1820, no final do século 19 e no início do século 20. Agora o sol deve repetir esse pico, passando os próximos 22, 24 anos, com baixa atividade”. Ainda segundo o Dr. Molion, “vai diminuir a radiação que chega e isso vai contribuir para diminuir a temperatura global. Mas tem outro fator interno que vai reduzir o clima global: os oceanos e a grande quantidade de calor armazenada neles. Hoje em dia, existem bóias que têm a capacidade de mergulhar até 2.000 metros de profundidade e se deslocar com as correntes. Elas vão registrando temperatura, salinidade, e fazem uma amostragem. Essas bóias indicam que os oceanos estão perdendo calor. Como eles constituem 71% da superfície terrestre, claro que têm um papel importante no clima da Terra. O oceano Pacífico representa 35% da superfície, e ele tem dado mostras de que está se resfriando desde 1999, 2000. Da última vez que ele ficou frio na região tropical foi entre 1947 e 1976. Portanto, permaneceu 30 anos resfriado. Na época da segunda Guerra Mundial, quando a globalização começou pra valer. Para produzir, os países tinham que consumir mais petróleo e carvão, e as emissões de carbono se intensificaram. Mas durante 30 anos houve resfriamento e se falava até em uma nova era glacial. Depois, por coincidência, na metade de 1976 o oceano ficou quente e houve um aquecimento da temperatura global. Surgiram então umas pessoas - algumas das que falavam da nova era glacial - que disseram que estava ocorrendo um aquecimento e que o homem era responsável por isso”.

O Protocolo de Quioto:

O *Protocolo de Quioto* foi consequência de uma série de eventos iniciados a partir da realização da *Toronto Conference on the Changing Atmosphere*, no Canadá (outubro de 1988), seguida pelo *IPCC's First Assessment Report* em Sundsvall, Suécia (agosto de 1990) e que culminou com a *Convenção-Quadro das Nações Unidas sobre a Mudança Climática* (CQNUMC, ou UNFCCC em inglês) na ECO-92 no Rio de Janeiro, Brasil (junho de 1992).

O protocolo constitui-se de um *tratado internacional* com compromissos mais rígidos para a redução da emissão dos gases que agravam o efeito estufa, considerados, de acordo com a maioria das investigações científicas, como causas antropogênicas do aquecimento global. Discutido e negociado em Quioto, no Japão em 1997, foi aberto para assinaturas em 11 de Dezembro de 1997 e ratificado em 15 de março de 1999. Sendo que para entrar em vigor precisou que 55% dos países, que juntos, produzem 55% das emissões, o ratificassem. Assim, entrou em vigor em 16 de fevereiro de 2005, depois que a Rússia o ratificou em Novembro de 2004.

O protocolo estabeleceu um calendário pelo qual os países-membros (principalmente os desenvolvidos) teriam a obrigação de reduzir a emissão de gases do efeito estufa em, pelo menos, 5,2% em relação aos níveis de 1990 no período entre 2008 e 2012, também chamado de *primeiro período de compromisso* (para muitos países, como os membros da UE, isso correspondia a 15% abaixo das emissões esperadas para 2008).

As metas de redução não são homogêneas a todos os países, colocando níveis diferenciados para os 38 países que mais emitem gases. Países em franco desenvolvimento como Brasil, México, Argentina e Índia não receberam metas de redução, pelo menos momentaneamente. A redução dessas emissões deverá acontecer em várias atividades econômicas. O protocolo estimula os países signatários a cooperarem entre si, através de algumas ações básicas: Reformar os setores de energia e transportes; Promover o uso de fontes energéticas renováveis; Eliminar mecanismos financeiros e de mercado inapropriados aos fins da Convenção; Limitar as emissões de metano no gerenciamento de resíduos e dos sistemas energéticos; Proteger florestas e outros sumidouros de carbono.

Se o *Protocolo de Quioto* tivesse sido implementado com sucesso, estimava-se que a temperatura global reduziria entre 1,4°C e 5,8 °C até 2100. Entretanto, isto dependerá muito das negociações após o período 2008/2012, pois há comunidades científicas que afirmam categoricamente que a meta de redução de 5% em relação aos níveis de 1990 é insuficiente para a mitigação do aquecimento global.

Os Estados Unidos se negaram a ratificar o Protocolo de Quioto de acordo com a alegação do ex-presidente George W. Bush de que os compromissos acarretados pelo protocolo interfeririam negativamente na economia norte-americana. A Casa Branca também questiona a teoria de que os poluentes emitidos pelo homem causem a elevação da temperatura da Terra. Mesmo o governo dos Estados Unidos não assinando o Protocolo de Quioto, alguns municípios, o estado da Califórnia e donos de indústrias do nordeste dos Estados Unidos já começaram a pesquisar maneiras para reduzir a emissão de gases promotores do efeito estufa, tentando, por sua vez, não diminuir sua margem de lucro com essa atitude.

Em julho de 2001, o *Protocolo de Quioto* foi referendado em Bonn, Alemanha, quando abrandou o cumprimento das metas previstas anteriormente, através da criação dos “*sumidouros de carbono*”. Segundo essa proposta, os países que tivessem grandes áreas florestadas, que absorvem naturalmente o CO₂, poderiam usar essas florestas como crédito em troca do controle de suas emissões. Devido à necessidade de manter sua produção industrial, os países desenvolvidos, os maiores emissores de CO₂ e de outros poluentes, poderiam transferir parte de suas indústrias mais poluentes para países onde o nível de emissão é baixo ou investir nesses países, como parte de negociação.

Entretanto, torna-se necessário realizar estudos mais aprofundados sobre a quantidade de carbono que uma floresta é capaz de absorver, para que não haja super ou subvalorização de valores pagos por meio dos *créditos de carbono*. Porém, a partir da Conferência de Joanesburgo esta proposta tornou-se inconsistente em relação aos objetivos do Tratado, qual seja, a redução da emissão de gases que agravam o efeito estufa. Deste modo, a política deve ser deixar de poluir, e não poluir onde há florestas, pois o saldo dessa forma continuaria negativo para com o planeta.

Os Céticos e o Protocolo de Quioto:

O Protocolo de Quioto somente faz sentido para aqueles que acreditam que as emissões de gases poluentes, principalmente aqueles provenientes da queima de combustíveis fósseis, são os principais responsáveis pelo aquecimento global. Como consequência do Protocolo, os países desenvolvidos teriam que diminuir drasticamente suas emissões, inviabilizando, em médio prazo, o seu *crescimento econômico continuado* que, acreditam os céticos, é a única forma de se atingir a abundância de bens e serviços de que tanto necessita a humanidade.

Assim, o segundo maior emissor de gases causadores do efeito estufa do planeta, os Estados Unidos, não ratificaram e, provavelmente não o ratificarão num prazo previsível. Tal atitude é considerada prudente por parte dos céticos. De fato, todas as nações européias e o Japão ratificaram o Protocolo, e algumas delas, embora tenham concordado em diminuir suas emissões em 2010 em 8% abaixo dos níveis de 1990, já admitem que não conseguirão atingir esta meta e somente poderão conseguir reduzir as emissões em 1% em 2010. A União Européia esperava atingir as metas compromissadas, aproveitando as possibilidades da Inglaterra, França e Alemanha de reduzirem suas emissões aos níveis de 1990, utilizando a política de abandonar o uso do carvão, aumentar o uso da energia nuclear (após acidente nuclear de Fukushima, Japão, 2011, a Alemanha propôs abandonar uso de energia nuclear) e fechar as portas das indústrias poluidoras do leste alemão. Considerando estas possibilidades, as outras nações não precisariam ser tão severas na redução das suas emissões sob a política original do Protocolo de Quioto. Como consequência, esses países aumentaram maciçamente suas emissões, reduzindo assim os ganhos dos países grandes. Pelo menos 12 dos 15 países europeus estão preocupados em poder cumprir as suas metas; nove deles romperam-nas, com emissões aumentando entre 20% e 77%.

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)

Sequestro de carbono:

O "*sequestro de carbono*" é uma política oficial dos EUA e da Austrália que trata de estocar o excesso de carbono, por longo e indeterminado prazo, na biosfera, no subsolo e nos oceanos. Os projetos do DOE's *Office of Science* dos EUA

são: 1) Sequestrar carbono em repositórios subterrâneos; 2) Melhorar o ciclo terrestre natural através da remoção do CO₂ da atmosfera pela vegetação e estocar a biomassa criada no solo; 3) Sequestrar carbono nos oceanos através do aumento da dissolução do CO₂ nas águas oceânicas pela fertilização do fitoplâncton com nutrientes e pela injeção de CO₂ nas profundezas dos oceanos, a mais de 1000 metros de profundidade; 4) Sequenciar o genoma de microorganismos para o gerenciamento do ciclo do carbono; 5) Enviar através de foguetes (naves) milhares de mini-satélites (espelhos) para refletir parte do sol, em média 200.000 mini-satélites, reduziram 1% do aquecimento.

O plano de *sequestro de carbono* norte-americano já está em andamento e demonstra a preocupação dos céticos em ajudar a remover uma das causas (embora a considerem insignificante) do aquecimento global. A Austrália possui um plano semelhante ao dos EUA. Para maiores detalhes sobre os programas de sequestro de carbono norte-americano e australiano ver as publicações "*Carbon Sequestration - Technology Roadmap and Program Plan*" de março de 2003, do U.S. DOE Office of Fossil Energy - National Technology Laboratory e o "*Carbon Dioxide - Capture and Storage*" do *Research Developments & Demonstration in Australia*, 2004.

Um dos fatores alegados pelos Estados Unidos para a não ratificação do Protocolo de Quioto é a inexistência de metas obrigatórias de redução das emissões de gás carbônico para os países em desenvolvimento. Apesar de não serem obrigados a cumprir metas de redução, tais países já respondem por quase 52% das emissões de CO₂ mundiais e por 73% do aumento das emissões em 2004. Segundo a Agência de Avaliação Ambiental da Holanda, em 2006, a China ultrapassou em 8% o volume de gás carbônico emitido pelos EUA, tornando-se o maior emissor desse gás no mundo, emitindo, sozinha, quase um quarto do total mundial, mais do que toda a UE. Existe o consenso de que os maiores emissores de gases responsáveis pelo efeito estufa são China, Estados Unidos, União Européia, Rússia, Japão e Índia. Entre essas nações, os Estados Unidos lideram as emissões per capita. Já a China ultrapassou os norte-americanos em termos de emissões absolutas. Entretanto, para Karen Suassuna, técnica em mudanças climáticas do WWF-Brasil, o Brasil é o *quarto* colocado no ranking dos maiores emissores mundiais de CO₂ principalmente por causa do desmatamento da Amazônia e das queimadas.

Um dos motivos dessa escalada das emissões chinesas é a queima do carvão mineral, que responde por cerca de 68,4% da produção de energia na China. Segundo relatório da AIE, 40,5% das emissões mundiais do CO₂ são provenientes da queima desse mineral, sendo considerado o maior contribuidor para o aquecimento global. Em 2007, quase duas novas termoelétricas eram inauguradas por semana, então, a tendência é um crescimento continuado do consumo de

carvão mineral, bem como das emissões de CO₂ na China, algo também verificado na Índia. Esses dois países juntos responderão por 45% do aumento mundial da demanda por energia até 2030. Tal aumento pode significar uma elevação em 57% das emissões mundiais de gás carbônico no mesmo período. Assim, as atuais 27 bilhões de toneladas de CO₂ lançadas anualmente na atmosfera passariam para 42 bilhões em 2030. Frente ao rápido crescimento econômico de economias emergentes, cuja matriz energética é extremamente dependente da queima de combustíveis fósseis, em especial do carvão mineral, o aumento nas emissões de gás carbônico parece inevitável para as próximas décadas, frustrando possivelmente as pretensões do Protocolo de Quioto.

O protocolo de Quioto expirou em 2012 e já há o compromisso da ONU e de alguns governos para o delineamento de um novo acordo ou, o que é mais provável, de uma emenda no Protocolo de Quioto, que estabeleceria novas metas a serem cumpridas após 2012. As discussões começaram em 16 de Fevereiro de 2007 em Washington. Os chefes de estado do Canadá, França, Alemanha, Itália, Japão, Rússia, Reino Unido, Estados Unidos, Brasil, China, Índia, México e África do Sul concordaram em princípio sobre o esboço de um sucessor para o Protocolo de Quioto.

Em 7 de Junho de 2007, os líderes na 33ª reunião do G8, afirmaram que as nações do G8 visam reduzir, pelo menos, para metade as emissões globais de CO₂ até 2050. Uma rodada de conversações sobre as alterações climáticas realizada durante a Convenção das Nações Unidas sobre as Alterações Climáticas (UNFCCC) (Viena, Encontro sobre Mudanças Climáticas), foi celebrada em 31 agosto 2007, com o acordo sobre os principais elementos para uma eficaz resposta internacional às alterações climáticas, o Mapa do Caminho (roteiro de negociações que nortearam tal convenção), não propunha um novo protocolo para substituir o de Quioto, uma vez que o mesmo exigiria uma nova rodada de ratificações que poderia perdurar por anos como foi o caso do Protocolo de Quioto (que só entrou em vigor após ser ratificado por uma quantidade de países que perfaziam 55% das emissões mundiais de CO₂, tendo decorrido da abertura para às adesões até sua entrada em vigor mais de sete anos), mas sim um segundo período de vigoração do protocolo, com novas metas a serem definidas. A Conferência de 2008 foi realizada em dezembro, em Poznan, Polônia. Um dos principais tópicos sobre esta reunião foi a discussão de uma possível implementação do “desmatamento evitado”, também conhecido como redução das emissões de desmatamento e degradação florestal (REDD), o que tange a adoção de um sistema de créditos de carbono concedidos a projetos que evitem o desflorestamento, uma vez que o “desmatamento evitado” é suposto servir como medida de redução das emissões de CO₂ (como sumidouro de carbono), posto que as florestas são importantes fontes de absorção de gás carbônico e que o desmatamento por meio de

queimadas é o principal fator de emissões em alguns países em desenvolvimento. A Conferência de 2009 foi sediada em Copenhague e após grandes divergências entre os países ricos e o grupo dos países em desenvolvimento acerca de temas como metas de redução de emissão de gases do efeito estufa e contribuição para um possível “fundo climático”, terminou sem que se atingisse um acordo definitivo, que seria discutido na próxima conferência da ONU sobre mudanças climáticas, a COP 16, a realizada no México em dezembro de 2010. No dia 24 de outubro de 2009, celebrado como Dia Internacional da Ação Climática, milhares de pessoas em 180 países, manifestaram-se pela diminuição dos níveis de CO₂ na atmosfera. Estas manifestações foram convocadas por uma ONG chamada 350.org, que advoga que os níveis de CO₂ devem baixar dos valores de 385-389 ppm, existentes atualmente, para um valor seguro de 350 ppm. Para esse efeito, grupos de pessoas sentaram-se no chão, em cidades, campos de neve e no fundo do oceano, junto à Grande Barreira de Coral, formando os Algarismos 350.

Créditos de Carbono ou Redução Certificada de Emissões (RCE):

Dependendo do contexto do mercado, os tipos de créditos de carbono, a forma de comercialização e os preços dos créditos variam. A preocupação com o meio ambiente levou os países da ONU a assinarem o Protocolo de Quioto, que determinava a redução nas emissões de gases de efeito estufa em 5,2%, em média, relativas ao ano de 1990, entre 2008 e 2012. Esse período foi denominado *período de compromisso*. Para não comprometer as economias desses países, o protocolo estabeleceu que parte dessa redução poderia ser feita através de negociação com nações através dos *mecanismos de flexibilização*.

Um dos *mecanismos de flexibilização* criado foi o *Mecanismo de Desenvolvimento Limpo* (MDL). O crédito de carbono do MDL é denominado *Redução Certificada de Emissão* (RCE) - ou em inglês, *Certified Emission Reductions* (CER). Uma RCE corresponde a uma tonelada de CO₂ equivalente. O Mercado resultante tem o nome de Regime Comunitário de Licenças de Emissão da União Europeia. As permissões de emissões das diferentes indústrias podem ser negociadas entre elas. Créditos obtidos a partir de projetos de Mecanismo de Desenvolvimento Limpo (MDL) também podem ser usados para diminuir partes das emissões. Grupos e setores que não precisam diminuir suas emissões de acordo com o Protocolo de Quioto ou empresas localizadas em países não signatários do Protocolo de Quioto (como as empresas dos USA) têm a alternativa de comercializar reduções de emissões nos chamados mercados voluntários. Um exemplo de mercado voluntário é o Chicago Climate Exchange (<https://www.theice.com/ccx.ihtml>).

Gases de Efeitos Estufa (GEE) e créditos de carbono:

Uma tonelada de CO₂ equivalente corresponde a um crédito de carbono. O CO₂ equivalente é o resultado da multiplicação das toneladas emitidas do GEE pelo seu potencial de aquecimento global. O potencial de aquecimento global do CO₂ foi estipulado como 1. O potencial de aquecimento global do gás metano (CH₄) é 21 vezes maior do que o potencial do CO₂, portanto o CO₂ equivalente do metano é igual a 21. Portanto, uma tonelada de metano reduzida corresponde a 21 créditos de carbono. O Protocolo de Quioto destaca sete gases cujas emissões devem ser reduzidas: CO₂, Dióxido de Carbono; N₂O, Óxido nitroso; CH₄, Metano; CFCs, Clorofluorcarbonetos; HFCs, Hidrofluorcarbonetos; PFCs, Perfluorcarbonetos; SF₆, Hexafluoreto de enxofre. O potencial de aquecimento global dos GEE é o seguinte: CO₂ - Dióxido de Carbono = 1; CH₄ - Metano = 21; N₂O - Óxido nitroso = 310; HFCs - Hidrofluorcarbonetos = 140 ~ 11700; PFCs - Perfluorcarbonetos = 6500 ~ 9200; SF₆ - Hexafluoreto de enxofre = 23900.

Algumas correntes defendem a idéia de que os *créditos de carbono* acabam favorecendo mais ao mercado do que ao ambiente, e outras defendem a idéia de que os mesmos são certificados que autorizam aos países desenvolvidos o *direito de poluir*. Comprar créditos de carbono no mercado corresponde aproximadamente a comprar uma permissão para emitir GEE. O preço dessa permissão, negociado no mercado, deve ser necessariamente inferior ao da multa que o emissor deveria pagar ao poder público, por emitir GEE. Para o emissor, portanto, comprar créditos de carbono no mercado significa, na prática, obter um desconto sobre a multa devida.

Acordos internacionais como o Protocolo de Quioto determinam uma cota máxima de GEE que os países desenvolvidos podem emitir. Os países, por sua vez, criam leis que restringem as emissões de GEE. Assim, aqueles países ou indústrias que não conseguem atingir as metas de reduções de emissões, tornam-se compradores de créditos de carbono. Por outro lado, aquelas indústrias que conseguiram diminuir suas emissões abaixo das cotas determinadas, podem vender, a preços de mercado, o excedente de “redução de emissão” ou “permissão de emissão” no mercado nacional ou internacional. Os países desenvolvidos podem estimular a redução da emissão de gases causadores do efeito estufa (GEE) em países em desenvolvimento através do mercado de carbono, quando adquirem créditos de carbono provenientes destes últimos.

Definição de Créditos de Carbono e das condições para que uma diminuição das emissões ou aumento no sequestro de carbono sejam convertidos em Créditos de Carbono, ou seja em *produto de base* é definida no Artigo 12.º do Protocolo de Quioto. O Artigo 12.º, institui o Mecanismo de Desenvolvimento Limpo. O parágrafo 5.º define que “As reduções de emissões resultantes de cada atividade de projeto devem ser certificadas por entidades operacionais a serem designadas

pela Conferência das Partes na qualidade de reunião das Partes deste Protocolo, com base em: participação voluntária aprovada por cada Parte envolvida; benefícios reais mensuráveis e de longo prazo relacionados com a mitigação da mudança do clima, e reduções de emissões que sejam adicionais as que ocorreriam na ausência da atividade certificada de projeto.”

O Mecanismo de Desenvolvimento Limpo (MDL):

O *mecanismo de desenvolvimento limpo* (MDL), é um dos mecanismos de flexibilização criados pelo Protocolo de Quioto para auxiliar o processo de redução de emissões de gases do efeito estufa (GEE) ou de captura de carbono (ou sequestro de carbono) por parte dos países do Anexo I. O propósito do MDL é prestar assistência às Partes Não Anexo I da Convenção-Quadro das Nações Unidas sobre Mudança do Clima (CQNUMC, ou com a sigla em inglês UNFCCC) para que viabilizem o desenvolvimento sustentável através da implementação da respectiva atividade de projeto e contribuam para o objetivo final da Convenção e, por outro lado, prestar assistência às Partes Anexo I para que cumpram seus compromissos quantificados de limitação e redução de emissões de gases do efeito estufa.

No *Anexo I* do Protocolo de Quioto são incluídos países em dois sub-grupos: (1) aqueles países que necessitam diminuir suas emissões e portanto podem tornar-se compradores de créditos provenientes do MDL, como a Alemanha, Japão, Países Baixos; e, (2) os países que estão em transição econômica e por isso podem ser anfitriões de projetos do tipo Implementação conjunta (que é outro mecanismo de flexibilização do Protocolo de Quioto), como a Ucrânia, Rússia, Romênia, etc.

Países participantes do Anexo 1: Australia, Austria, Belarus, Belgium, Bulgaria, Canada, Croatia, Czech Republic, Denmark, Estonia, Finland, France, Germany, Greece, Hungary, Iceland, Ireland, Italy, Japan, Latvia, Liechtenstein, Lithuania, Luxembourg, Malta, Monaco, Netherlands, New Zealand, Norway, Poland, Portugal, Romania, Russian Federation, Slovakia, Slovenia, Spain, Sweden, Switzerland, Turkey, Ukraine, United Kingdom, United States of America. *Países incluídos no Anexo 2:* Australia, Austria, Belgium, Canada, Denmark, Finland, France, Germany, Greece, Iceland, Ireland, Italy, Japan, South Korea, Luxembourg, Netherlands, New Zealand, Norway, Portugal, Spain, Sweden, Switzerland, United Kingdom, United States of America

Países em desenvolvimento podem implementar projetos que contribuam para a sustentabilidade apresentando uma redução ou captura de emissões de gases causadores do efeito estufa, obtendo como resultado as Reduções Certificadas de Emissões (RCEs, ou na sigla em inglês, CERs). Os RCEs emitidos pelo Conselho Executivo do MDL podem ser negociados no mercado global. Como os países industrializados (Partes Anexo I) possuem cotas de redução de emissões de gases causadores do efeito estufa, estes podem adquirir os RCEs de

desenvolvedores de projetos em países em desenvolvimento para auxiliar no cumprimento de suas metas. O MDL visa ao alcance do desenvolvimento sustentável em países em desenvolvimento (país anfitrião), a partir da implantação de tecnologias mais limpas nestes países, e a contribuição para que os países do Anexo I cumpram suas reduções de emissão. Os projetos de MDL podem ser baseados em fontes renováveis e alternativas de energia, eficiência e conservação de energia ou reflorestamento. Existem regras claras e rígidas para aprovação de projetos no âmbito do MDL. Estes projetos devem utilizar metodologias aprovadas, devem ser validados e verificados por Entidades Operacionais Designadas (EODs), e devem ser aprovados e registrados pelo Conselho Executivo do MDL. Os projetos devem ser aprovados pelo governo do país anfitrião através da Autoridade Nacional Designada (AND), assim como pelo governo do país que comprará os CERs.

No Brasil, a Comissão Interministerial de Mudança Global do Clima, estabelecida em 1999, atua como a AND Brasileira. O primeiro projeto de MDL, aprovado pela ONU, no mundo, foi o do aterro sanitário Nova Gerar, no Rio de Janeiro, Brasil, que utiliza tecnologias bem precisas de engenharia sanitária. O aterro sanitário Bandeirantes do bairro Perus, na zona norte da Capital do Estado de São Paulo, Brasil, realizou o primeiro leilão de RCEs através de bolsa de valores no mundo, cuja empresa vencedora foi a Fortis Bank NV/SA, da Holanda. O site do Ministério do Meio Ambiente apresenta inúmeras informações complementares (Programa Nacional de Mudanças Climáticas: <http://www.mct.gov.br/index.php/content/view/full/4007.html#tt>)

Categorias de Projetos MDL:

O Conselho Executivo (CE) do MDL numerou os seguintes setores onde projetos MDL podem ser desenvolvidos. O CE-MDL baseou-se no Anexo A do Protocolo de Quioto para elaboração da mesma. Uma atividade de projeto MDL pode estar relacionada a mais de um setor. Setor 1. Geração de energia (renovável e não-renovável); Setor 2. Distribuição de energia; Setor 3. Demanda de energia (projetos de eficiência e conservação de energia); Setor 4. Indústrias de produção; Setor 5. Indústrias químicas; Setor 6. Construção; Setor 7. Transporte; Setor 8. Mineração e produção de minerais; Setor 9. Produção de metais; Setor 10. Emissões de gases fugitivos de combustíveis; Setor 11. Emissões de gases fugitivos na produção e consumo de halocarbonos e hexafluorido de enxofre; Setor 12. Uso de solventes; Setor 13. Gestão e tratamento de resíduos; Setor 14. Reflorestamento e florestamento; Setor 15. Agricultura (Coord.)

Etapas dos Projetos MDL:

As seguintes etapas devem ser consideradas nas propostas envolvendo o MDL: Concepção do projeto; Preparo do documento de concepção do projeto

(DCP); Validação; Obtenção da aprovação do país anfitrião; Registro; Implementação do projeto; Monitoramento; Verificação e certificação; Emissão dos RCEs (créditos de carbono). Os principais tipos de projetos de MDL podem envolver: Captura de gás em aterro sanitário; Tratamento de dejetos suínos e reaproveitamento de biogás; Troca de combustível; Geração de energia por fontes renováveis (biomassa, energia eólica, pequenas e médias hidroelétricas), energia solar; Compostagem de resíduos sólidos urbanos; Geração de metano a partir de resíduos orgânicos (biogásificação); Pirólise de resíduos; Florestamento e reflorestamento em áreas degradadas; Proteção de áreas de florestas ou desmatamento evitado não são projetos MDL e, portanto, não podem requerer RCEs.

O El Niño:

Um componente do sistema climático da terra é representado pela interação entre a superfície dos oceanos e a baixa atmosfera adjacente a ele. Os processos de troca de energia e umidade entre eles determinam o comportamento do clima, e alterações nesses processos podem afetar o clima regional e global. O fenômeno *El Niño* consiste no *aquecimento anormal das águas superficiais e sub-superficiais do Oceano Pacífico Equatorial*. A palavra *El Niño* é derivada do espanhol, e refere-se à presença de águas quentes que todos os anos aparecem na costa norte de Peru na época de Natal. Os pescadores do Peru e Equador chamaram a esta presença de águas mais quentes de "*Corriente de El Niño*" em referência ao "*Niño Jesus* ou *Menino Jesus*". Na atualidade, as anomalias do sistema climático que são mundialmente conhecidas como "*El Niño* e *La Niña*" representam uma alteração do sistema oceano-atmosfera no Oceano Pacífico tropical, e que tem consequências no tempo e no clima em todo o planeta. Os fenômenos *El Niño* são alterações significativas de curta duração (15 a 18 meses).

Nessa definição, considera-se não somente a presença das águas quentes da *Corriente El Niño*, mas, também, as mudanças na atmosfera próxima à superfície do oceano, com o enfraquecimento dos ventos alísios (ventos que ocorrem durante todo o ano nas regiões tropicais, sendo muito comuns na América Central; são o resultado da ascensão de massas de ar que convergem de zonas de alta pressão (anticiclônicas), nos trópicos, para zonas de baixa pressão (ciclônicas) no Equador, formando um ciclo; são ventos úmidos, provocando chuvas nos locais onde convergem; por essa razão, a zona equatorial é a região das calmarias equatoriais chuvosas na região equatorial. Com esse aquecimento do oceano e com o enfraquecimento dos ventos, começam a ser observadas mudanças de circulação na atmosfera nos níveis baixos e altos, determinando mudanças nos padrões de transporte de umidade e, portanto, variações na distribuição das chuvas em

regiões tropicais e de latitudes médias e altas. Em algumas regiões do globo também são observados aumento ou queda de temperatura.

Talvez a melhor maneira de se referir ao fenômeno *El Niño* seja pelo uso da terminologia mais técnica, que inclui as características oceânicas-atmosféricas, associadas ao aquecimento anormal do oceano Pacífico tropical. O *ENOS*, ou *El Niño Oscilação Sul* representa, de forma mais genérica, um fenômeno de interação atmosfera-oceano, associado a alterações dos padrões normais da Temperatura da Superfície do Mar (TSM) e dos ventos alísios na região do Pacífico Equatorial, entre a Costa Peruana e no Pacífico oeste próximo à Austrália.

Além de índices baseados nos valores da temperatura da superfície do mar no Oceano Pacífico equatorial, o fenômeno *ENOS (El Niño-Oscilação Sul)* pode ser também quantificado pelo *Índice de Oscilação Sul (IOS)*. Este índice representa a diferença entre a pressão ao nível do mar entre o Pacífico Central (Taiti) e o Pacífico do Oeste (Darwin/Austrália). O *IOS* está relacionado com as mudanças na circulação atmosférica nos níveis baixos da atmosfera, consequência do aquecimento/resfriamento das águas superficiais na região. Valores negativos e positivos da *IOS* são indicadores da ocorrência do *El Niño* e *La Niña*, respectivamente. Eventos de *El Niño* e *La Niña* têm uma tendência a se alternar a cada 3-7 anos. Porém, de um evento ao seguinte, o intervalo pode mudar de 1 a 10 anos. As intensidades dos eventos variam bastante de caso a caso. O *El Niño* mais intenso desde a existência de registros de Temperatura da Superfície do Mar (TSM) ocorreu em 1982-83 e 1997-98. Algumas vezes, os eventos *El Niño* e *La Niña* tendem a ser intercalados por condições normais.

Como funciona a atmosfera durante uma situação normal e durante uma situação de *El Niño*?:

Imagine uma piscina cheia de água, em um dia ensolarado. Coloque numa das bordas da piscina um grande ventilador, de modo que este seja da largura da piscina. Ligue o ventilador; O vento irá gerar turbulência na água da piscina; Com o passar do tempo, você observará um represamento da água no lado da piscina oposto ao ventilador e até um desnível, ou seja, o nível da água próximo ao ventilador será menor que do lado oposto a ele, e isto ocorre pois o vento está "empurrando" as águas quentes superficiais para o outro lado, expondo águas mais frias das partes mais profundas da piscina.

É exatamente isso que ocorre no Oceano Pacífico sem a presença do *El Niño*, ou seja, é esse o padrão de circulação que é observado. O ventilador faz o papel dos ventos alísios e a piscina, é claro, do Oceano Pacífico Equatorial. Águas mais quentes são observadas no Oceano Pacífico Equatorial Oeste. Junto à costa oeste da América do Sul as águas do Pacífico são um pouco mais frias. Com isso, no Pacífico Oeste, devido às águas do Oceano serem mais quentes, há mais

evaporação. Havendo evaporação, há a formação de nuvens numa grande área. Para que haja a formação de nuvens o ar teve que subir. O contrário, em regiões com o ar vindo dos altos níveis da troposfera (região da atmosfera entre a superfície e cerca de 15 km de altura) para os baixos níveis raramente há a formação de nuvens de chuva.

Mas até onde e para onde vai este ar? Um modo simplista de entender isso é imaginar que a atmosfera é compensatória, ou seja, se o ar sobe numa determinada região, deverá descer em outra. Se em baixos níveis da atmosfera (próximo à superfície) os ventos são de oeste para leste, em altos níveis ocorre o contrário, ou seja, os ventos são de leste para oeste. Com isso, o ar que sobe no Pacífico Equatorial Central (Tahiti) e Oeste (Austrália) e desce no Pacífico Leste (junto à costa oeste da América do Sul), juntamente com os ventos alísios em baixos níveis da atmosfera (de leste para oeste) e os ventos de oeste para leste em altos níveis da atmosfera, formam o que os Meteorologistas chamam de *célula de circulação de Walker*, nome dado ao Sir Gilbert Walker, um dos mais importantes climatologistas do século XX.

Outro ponto importante é que os ventos alísios, junto à costa da América do Sul, favorecem um mecanismo chamado pelos oceanógrafos de *ressurgência*, que seria o afloramento de águas mais profundas do oceano. Estas águas mais frias têm mais oxigênio dissolvido e vêm carregadas de nutrientes e micro-organismos vindos de maiores profundidades do mar, que vão servir de alimento para os peixes daquela região. Não é por acaso que a costa oeste da América do Sul é uma das regiões mais piscosas do mundo. O que surge também é uma cadeia alimentar, pois os pássaros que vivem naquela região se alimentam dos peixes, que por sua vez se alimentam dos microorganismos e nutrientes daquela região. Existe uma região chamada *termoclina* onde há uma rápida mudança na temperatura do oceano. Esta região separa as águas mais quentes (acima desta região) das águas mais frias (abaixo desta região). Os ventos alísios “empurrando” as águas mais quentes para oeste faz com que a *termoclina* fique mais rasa do lado leste, expondo as águas mais frias.

Voltando ao “modelo da piscina”, vamos agora imaginar o seguinte: Desligue o ventilador ou coloque-o em potência mínima. O que vai acontecer? Agora, o arrasto que o vento estava provocando na água da piscina irá desaparecer ou diminuir. As águas do lado oposto ao ventilador irão então refluir para que o mesmo nível seja observado em toda a piscina. O Sol continuará aquecendo a piscina e as águas deverão, teoricamente, estar aquecidas igualmente em todos os pontos da piscina. Vamos, então, correlacionar novamente com o Oceano Pacífico. O ventilador desligado ou em potência mínima, significa neste caso o enfraquecimento dos ventos alísios. Veja que os ventos não param de soprar. Em algumas regiões do Pacífico ocorre até a inversão dos ventos, ficando estes de

oeste para leste. Agora, todo o Oceano Pacífico Equatorial começa a aquecer. E como dito anteriormente, aquecimento gera evaporação com movimento ascendente que por sua vez gera a formação de nuvens. A diferença agora é que ao invés de observarmos a formação de nuvens com intensas chuvas no Pacífico Equatorial Ocidental (Peru), vamos observar a formação de nuvens principalmente no Pacífico Equatorial Central (Tahiti) e Oriental (Austrália).

La Niña:

Você agora pode estar pensando que o *La Niña* seria o oposto do *El Niño*, ou seja, o resfriamento das águas do Oceano Pacífico Equatorial. Portanto, os efeitos são exatamente opostos! Não é bem assim. O termo *La Niña* ("a menina", em espanhol) surgiu, pois o fenômeno se caracteriza por ser oposto ao *El Niño*. Pode ser chamado também de *episódio frio*, ou ainda *El Viejo* ("o velho", em espanhol). Algumas pessoas chamam o *La Niña* de *anti-El Niño*.

Para entender sobre *La Niña*, vamos retornar ao "modelo" descrito no item sobre *El Niño*. Imagine a situação normal que ocorre no Pacífico Equatorial (Peru), que seria o exemplo da piscina com o ventilador ligado, o que faria com que as águas da piscina fossem empurradas para o lado oposto ao ventilador, onde há então acúmulo de águas. Voltando para o Oceano Pacífico, sabemos que o ventilador faz o papel dos ventos alísios e que o acúmulo de águas se dá no Pacífico Equatorial Ocidental, onde as águas estão mais quentes. Há também aquele mecanismo que citado anteriormente, o qual é chamado de *ressurgência*, que faz com que as águas das camadas inferiores do Oceano, junto à costa oeste da América do Sul aflorem, trazendo nutrientes e que por isso, é uma das regiões mais piscosas do mundo. Até aqui tudo bem, esse é o mecanismo de circulação que observamos no Pacífico Equatorial em anos normais, ou seja, sem a presença do *El Niño* ou *La Niña*.

Agora, ao invés de desligar o ventilador, vamos ligá-lo com potência ainda maior, ou seja, fazer com que ele produza ventos mais intensos. O que vai acontecer? Com os ventos mais intensos, maior quantidade de água vai se acumular no lado oposto ao ventilador na piscina. Com isso, o desnível entre um lado e outro da piscina também vai aumentar. Vamos retornar ao Oceano Pacífico. Com os ventos alísios (que seriam os ventos do ventilador) mais intensos, mais águas irão ficar "represadas" no Pacífico Equatorial Oeste (Austrália) e o desnível entre o Pacífico Ocidental e Oriental irá aumentar. Com os ventos mais intensos a *ressurgência* também irá aumentar no Pacífico Equatorial Oriental e, portanto, virão mais nutrientes das profundezas para a superfície do Oceano, ou seja, aumenta a chamada *ressurgência* no lado Leste do Pacífico Equatorial (Peru). Por outro lado, devido à maior intensidade dos ventos alísios as águas mais quentes irão ficar represadas mais a oeste do que o normal e, portanto, novamente

teríamos aquela velha história: águas mais quentes geram evaporação e, conseqüentemente, movimentos ascendentes, que por sua vez geram nuvens de chuva e que geram a *célula de Walker*, que em anos de *La Niña* fica mais alongada que o normal. A região com grande quantidade de chuvas é do nordeste do Oceano Índico a oeste do Oceano Pacífico passando pela Indonésia, e a região com movimentos descendentes da célula de Walker é no Pacífico Equatorial Central e Oriental. É importante ressaltar que tais movimentos descendentes da célula de Walker no Pacífico Equatorial Oriental (Peru) ficam mais intensos que o normal o que inibe, e muito, a formação de nuvens de chuva.

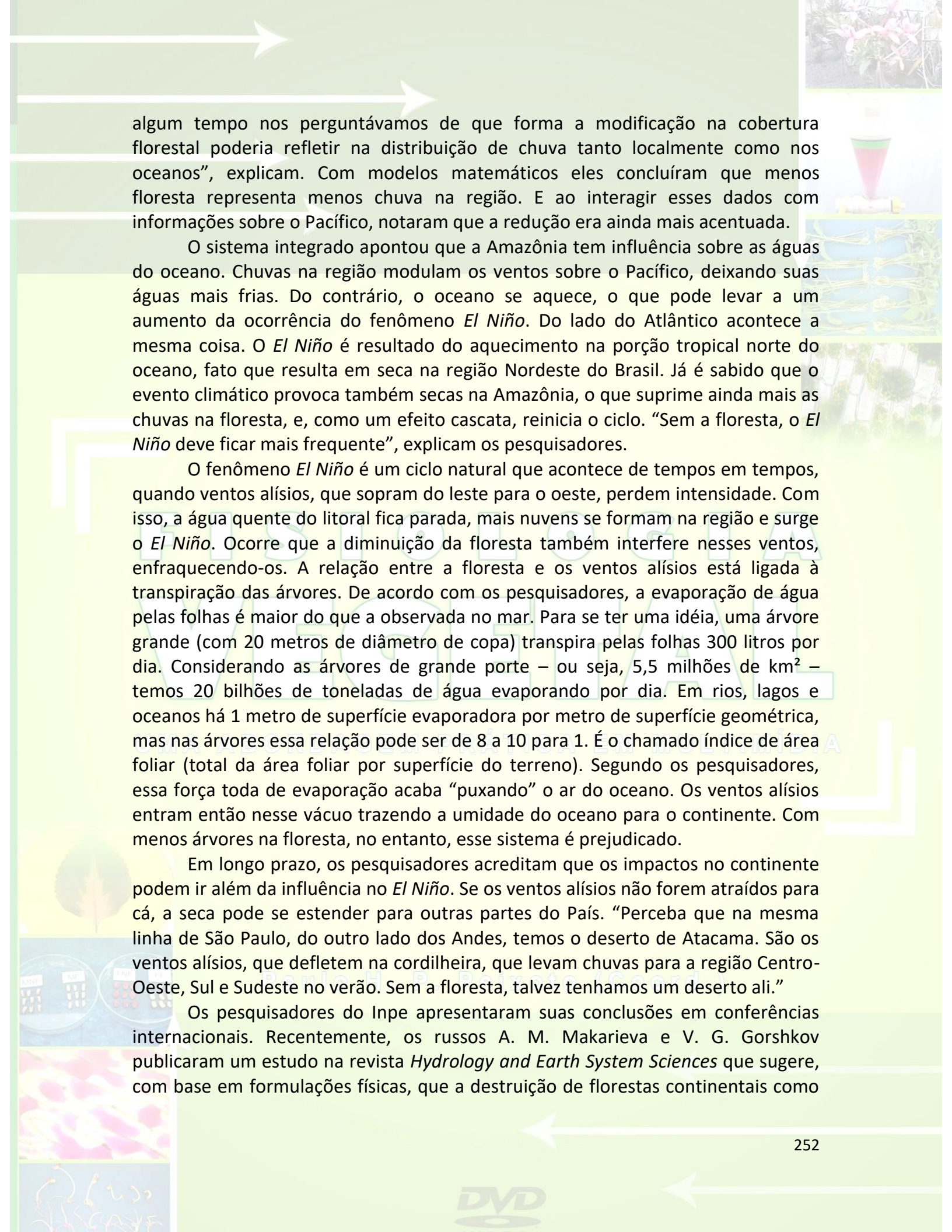
Em geral, episódios *La Niñas* também têm frequência de 2 a 7 anos, todavia tem ocorrido em menor frequência que o *El Niño* durante as últimas décadas. Além do mais, os episódios *La Niña* têm períodos de aproximadamente 9 a 12 meses, e somente alguns episódios persistiram por mais que 2 anos. Outro ponto interessante é que os valores das anomalias de *temperatura da superfície do mar* (TSM) em anos de *La Niña* têm desvios menores que em anos de *El Niño*, ou seja, enquanto observam-se anomalias de até 4-5°C acima da média em alguns anos de *El Niño*, em anos de *La Niña* as maiores anomalias observadas não chegam a 4°C abaixo da média. Episódios recentes do *La Niña* ocorreram nos anos de 1988/89 (que foi um dos mais intensos), em 1995/96 e em 1998/99. "

Savanização da Amazônia:

A *savanização* da Amazônia, reconhecida pelo Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC) como provável consequência do aquecimento global, pode causar impacto no clima de todo o País. O relatório apresentado em Bruxelas trouxe um quadro sombrio sobre os impactos que as mudanças climáticas vão ter no mundo, com reflexos na biodiversidade, na saúde e em escassez de água e alimentação.

Estudos do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (Inpe), mostram que a floresta tem influência na circulação de ar sobre os oceanos Atlântico e Pacífico. A diminuição da mata pode afetar os regimes dos ventos levando, por exemplo, a uma frequência maior do fenômeno *El Niño* e, em última instância, pode provocar seca em áreas produtivas do Brasil. De acordo com as pesquisas, a floresta amazônica funciona como uma reguladora do clima. "O sistema climático da América do Sul depende umbilicalmente da Amazônia. Ao destruímos a mata para a agricultura, por exemplo, estamos dando um tiro no pé porque vai acabar faltando água para as plantações no futuro", afirmam diversos cientistas.

A ideia de que a floresta tropical úmida poderá ser substituída por uma vegetação rasteira e menos rica, semelhante à encontrada na África e no cerrado, foi proposta pela primeira vez pelo climatologista Carlos Nobre, do INPE. Os pesquisadores buscavam entender os impactos no regime de precipitações. "Há



algum tempo nos perguntávamos de que forma a modificação na cobertura florestal poderia refletir na distribuição de chuva tanto localmente como nos oceanos”, explicam. Com modelos matemáticos eles concluíram que menos floresta representa menos chuva na região. E ao interagir esses dados com informações sobre o Pacífico, notaram que a redução era ainda mais acentuada.

O sistema integrado apontou que a Amazônia tem influência sobre as águas do oceano. Chuvas na região modulam os ventos sobre o Pacífico, deixando suas águas mais frias. Do contrário, o oceano se aquece, o que pode levar a um aumento da ocorrência do fenômeno *El Niño*. Do lado do Atlântico acontece a mesma coisa. O *El Niño* é resultado do aquecimento na porção tropical norte do oceano, fato que resulta em seca na região Nordeste do Brasil. Já é sabido que o evento climático provoca também secas na Amazônia, o que suprime ainda mais as chuvas na floresta, e, como um efeito cascata, reinicia o ciclo. “Sem a floresta, o *El Niño* deve ficar mais frequente”, explicam os pesquisadores.

O fenômeno *El Niño* é um ciclo natural que acontece de tempos em tempos, quando ventos alísios, que sopram do leste para o oeste, perdem intensidade. Com isso, a água quente do litoral fica parada, mais nuvens se formam na região e surge o *El Niño*. Ocorre que a diminuição da floresta também interfere nesses ventos, enfraquecendo-os. A relação entre a floresta e os ventos alísios está ligada à transpiração das árvores. De acordo com os pesquisadores, a evaporação de água pelas folhas é maior do que a observada no mar. Para se ter uma idéia, uma árvore grande (com 20 metros de diâmetro de copa) transpira pelas folhas 300 litros por dia. Considerando as árvores de grande porte – ou seja, 5,5 milhões de km² – temos 20 bilhões de toneladas de água evaporando por dia. Em rios, lagos e oceanos há 1 metro de superfície evaporadora por metro de superfície geométrica, mas nas árvores essa relação pode ser de 8 a 10 para 1. É o chamado índice de área foliar (total da área foliar por superfície do terreno). Segundo os pesquisadores, essa força toda de evaporação acaba “puxando” o ar do oceano. Os ventos alísios entram então nesse vácuo trazendo a umidade do oceano para o continente. Com menos árvores na floresta, no entanto, esse sistema é prejudicado.

Em longo prazo, os pesquisadores acreditam que os impactos no continente podem ir além da influência no *El Niño*. Se os ventos alísios não forem atraídos para cá, a seca pode se estender para outras partes do País. “Perceba que na mesma linha de São Paulo, do outro lado dos Andes, temos o deserto de Atacama. São os ventos alísios, que defletem na cordilheira, que levam chuvas para a região Centro-Oeste, Sul e Sudeste no verão. Sem a floresta, talvez tenhamos um deserto ali.”

Os pesquisadores do Inpe apresentaram suas conclusões em conferências internacionais. Recentemente, os russos A. M. Makarieva e V. G. Gorshkov publicaram um estudo na revista *Hydrology and Earth System Sciences* que sugere, com base em formulações físicas, que a destruição de florestas continentais como

a Amazônia deve gerar desertos em médio prazo. “Tudo começa a se encaixar e vemos com clareza o papel da região, comentam os pesquisadores.”

Desertificação:

A desertificação é o fenômeno de transformação de uma área úmida em um deserto. Segundo a Convenção das Nações Unidas de Combate à Desertificação, a desertificação é “a degradação da terra nas regiões áridas, semiáridas e subúmidas secas, resultante de vários fatores, entre eles as variações climáticas e as atividades humanas”. Consideram-se áreas suscetíveis aquelas com índice de aridez entre 0,05 e 0,65. A ONU adotou o dia 17 de Junho como o Dia Mundial de Combate à Desertificação.

O termo *desertificação* tem sido muito utilizado para a perda da capacidade produtiva dos ecossistemas causada pela atividade humana. Devido às condições ambientais, as atividades econômicas desenvolvidas em uma região podem ultrapassar a capacidade de suporte e sustentabilidade. O processo é pouco perceptível em curto prazo pelas populações locais. Há também erosão genética da fauna e flora, extinção de espécies e proliferação eventual de espécies exóticas.

O que acontece é um processo em que o solo de determinados lugares começa a ficar cada vez mais estéril. Isso quer dizer que a terra perde seus nutrientes e a capacidade de manter qualquer tipo de vegetação, seja florestas naturais ou plantações feitas pelo homem. Sem vegetação, as chuvas vão rareando, o solo vai ficando árido e sem vida, e a sobrevivência fica muito difícil. Os moradores, agricultores e criadores de gado geralmente abandonam essas terras e vão procurar outro lugar para viver. No caso de desertos arenosos, originam-se a partir do empobrecimento do solo e consequente morte da vegetação, sendo substituída por terreno arenoso. No caso dos desertos polares, a causa evidente é a temperatura extremamente baixa daquelas regiões. Nas regiões semiáridas e semiúmidas secas, a ação humana intensifica os processos de desertificação. As atividades agropecuárias insustentáveis são responsáveis pela salinização de solos por irrigação, sobrepastoreio e esgotamento pela utilização intensiva e insustentável dos recursos hídricos devido a procedimentos intensivos e não adaptados às condições ambientais, além do manejo inadequado na agropecuária.

O risco de desertificação atinge 33% da superfície terrestre, envolvendo uma população de 2,6 bilhões de pessoas. Na África, são 200 milhões de pessoas atingidas pelo processo na região subsaariana. A degradação nos vários países subsaarianos varia de 20% a 50% do território. Na Ásia e na América Latina, são 357 milhões de hectares afetados. A cada ano, perde-se 2,7 bilhões de toneladas de solo. As adaptações a estas mudanças provocam mais pressões sobre o uso do solo, aumentando sua degradação pelo manejo inadequado. Em agosto de 2010, a

ONU lançou a *Década da ONU sobre Desertos e de Combate à Desertificação*, a fim de fortalecer o combate ao processo e conscientizar sobre a questão.

No Brasil, as áreas suscetíveis à desertificação são as regiões de clima semiárido ou subúmido seco, encontradas no Nordeste Brasileiro e Norte de Minas Gerais. Situam-se nesta região suscetível 1201 municípios, numa área de 1.130.790,53 km², 710.437,30 km² (62,8 %) de clima semiárido e 420.258,80 km² (37,2 %) de clima subúmidos secos. São quatro os núcleos de desertificação intensa, que abrangem uma área de 18.743,5 km²: Gilbués-PI, Irauçuba-CE, Seridó-RN e Cabrobó-PE. O semiárido brasileiro também apresenta em 10% de sua área processos graves de desertificação.

Para combater estes efeitos foi criado o *Programa de Ação Nacional de combate à Desertificação e Mitigação dos Efeitos da Seca* (PAN), sob coordenação da Secretaria de Recursos Hídricos do Ministério do Meio Ambiente. Em julho de 2008 foi criada a *Comissão Nacional de Combate à Desertificação*, coordenada pelo Ministério do Meio Ambiente, com a função de estabelecer estratégias de combate à desertificação e mitigar os efeitos da seca, bem como implementar os compromissos assumidos pelo Brasil na Convenção das Nações Unidas de Combate à Desertificação e Mitigação dos Efeitos da Seca, promulgada pelo Decreto nº 2.741, de 20 de agosto de 1998.

7. Poluição Atmosférica:

Qualquer contaminação do ar por meio de componentes gasosos, líquidos, sólidos, ou por quaisquer outros produtos que podem vir (direta ou indiretamente) a ameaçar a saúde humana, animal ou vegetal, ou atacar materiais, reduzir a visibilidade ou produzir odores indesejáveis pode ser considerada *poluição atmosférica*. Além de prejudicar a saúde, pode igualmente reduzir a visibilidade, diminuir a intensidade da luz ou provocar odores desagradáveis. Essa poluição causa ainda mais impactos no campo ambiental, tendo ação direta no aquecimento global, sendo responsável por degradação de ecossistemas e potenciadora de chuvas ácidas.

A concentração dos contaminantes reduz-se à medida que estes são dispersos na atmosfera, o que depende de fatores climatológicos, como a temperatura, a velocidade do vento, o movimento de sistemas de alta e baixa pressão e a interação destes com a topografia local, montanhas e vales por exemplo. A temperatura normalmente diminui com a altitude, mas quando uma camada de ar frio fica sob uma camada de ar quente produzindo *inversão térmica*, a dispersão ocorre muito lentamente e os contaminantes acumulam-se perto do solo. Para analisar a dispersão, recorre-se a modelos de dispersão atmosférica, que são modelos computadorizados onde através de formas matemáticas complexas

são simulados os comportamentos físico e químicos dos contaminantes, podendo caracterizar ou prever a ação dos mesmos no meio envolvente.

Poluição atmosférica resulta da introdução antropogênica, direta ou indireta, de substâncias ou energia no ar, resultando em efeitos prejudiciais de modo a colocar em perigo a saúde humana, causar danos nos recursos vivos e nos ecossistemas assim como nos bens materiais, colocando em risco ou prejudicando os valores estéticos e as outras utilizações legítimas do ambiente. A influência dos contaminantes, ou substâncias poluentes, no grau de poluição depende da sua composição química, concentração na massa de ar ou mesmo das condições climáticas, que podem influenciar a sua dissipação, ou os mecanismos reacionais que podem dar origem a novos poluentes.

A poluição já era encontrada em cidades pré-industriais, onde as pessoas queimavam madeira e trabalhavam em artesanato e em indústrias caseiras. Já no Século V, A.C., Hipócrates observou o efeito dos alimentos, da ocupação e, sobretudo, do clima nas doenças, escrevendo o livro *“Ar, água e lugares”*, onde fala da importância do clima, as diferentes propriedades do ar em função de diferentes ventos e da qualidade do ar e da água. Posteriormente, outra referência surgiu em 61 A.C., através de Séneca, que afirma: *“mal deixei o ar pesado de Roma para trás e o mau cheiro do fumo das chaminés... que derramam vapor pestilento e fuligem... senti uma alteração do meu humor”*. Em 1257, a Rainha Leonor de Provença foi forçada a deixar o Castelo de Nottingham devido às faltas de ar causadas pelas intensas fumaças de carvão. Mais tarde, em 1558, A Rainha Isabel I de Inglaterra e Escócia, proibiu a queima de carvão durante as Sessões do Parlamento por ser alérgica às fumaças liberadas. No século seguinte, em 1661, John Evelyn escreve *“Fumifugium, or the Inconveniencie of the Aer and the Smoake of London Dissipated”*, onde retrata o nível de poluição que afetava a capital inglesa, e propunha medidas mitigadoras, como limitar o uso de carvão, realocar as indústrias, desenvolver novos combustíveis ou mesmo plantar corredores verdes ao longo da cidade.

Contudo, os problemas persistiram e com a revolução industrial um novo aumento ocorreu no campo da poluição atmosférica. De fato, a combustão de carvão aumentou mais de 100 vezes no século XIX na Grã-Bretanha, tendo sido tentado por inúmeras vezes estabelecer critérios de emissões poluentes. Já no século XVIII, nos Estados Unidos surgiram as primeiras leis municipais que buscavam reduzir a poluição atmosférica de fábricas, ferrovias e navios. Em 1896, o químico Sueco Svante August Arrhenius desenvolveu um estudo sobre os efeitos do dióxido de carbono na atmosfera, prevendo um aumento da temperatura global na ordem dos 12°C caso se duplicasse a concentração de CO₂ no trabalho *“On the Influence of Carbonic Acid in the Air upon the Temperature of the Ground”*.

Entre os poluentes do ar oriundos de fontes naturais, o Radônio (Rn) - gás radioativo, é o único altamente prejudicial à saúde humana. O Rn é originado pela degradação do Urânio e quando se liberta torna-se perigoso para os organismos vivos. Um dos perigos comuns desse gás é a sua acumulação em compartimentos de casas situadas sobre certos tipos de rochas que em reação com o Urânio liberam o Rn. O Rn está presente em quase 20% das casas americanas em concentrações perigosas ao ponto de poder causar câncer pulmonar. Por ser um gás nobre, difunde-se em ambientes de convívio humano através de materiais de construção, solos, água podendo continuar seu processo de fissão emitindo partículas alfa, beta e gama tornando esses ambientes radioativos. A radioatividade devido ao Rn equivale a 54% das radiações que estamos sujeitos.

Muitos dos poluentes são originados por fontes diretamente identificáveis como, por exemplo, o dióxido de enxofre que tem como origem as centrais termoelétricas movidas a carvão ou petróleo. Existem outros casos nos quais a origem é bem mais remota e os poluentes formam-se a partir da ação da luz solar sobre materiais bastante reativos. Para este caso temos o exemplo do ozônio (O_3) que é um poluente muito perigoso quando constituinte do chamado "smog". O O_3 é produto das interações entre hidrocarbonetos e óxidos de azoto (NO_2) quando sob a influência da luz solar. Mas mesmo sem conseguir identificar objetivamente a sua origem sabe-se que o O_3 tem sido causa de grandes danos sobre campos de cultivo.

Os países industrializados são os maiores produtores de poluentes, enviando anualmente bilhões de toneladas para a atmosfera. A tabela que se segue mostra os principais poluentes do ar e os seus efeitos. O seu nível de concentração no ar é dado pelo número de microgramas de poluente por m^3 de ar, ou, no caso dos gases, em termos de partes por milhão (ppm), o que expressa o número de moléculas do poluente por um milhão de moléculas constituintes do ar.

Por outro lado, as descobertas, na década de 80, de poluentes, tais como os clorofluorcarbonetos (CFCs), que causam perdas na camada de ozônio (onde este é mais do que benéfico) que protege a Terra, vieram a despopularizar o uso de produtos contendo CFCs e são alvos de grandes campanhas na atualidade cujos resultados bastante positivos estão à vista. Apesar de tudo não se sabe se as ações tomadas de forma a preservar a camada de Ozônio foram em tempo de evitar um desastre.

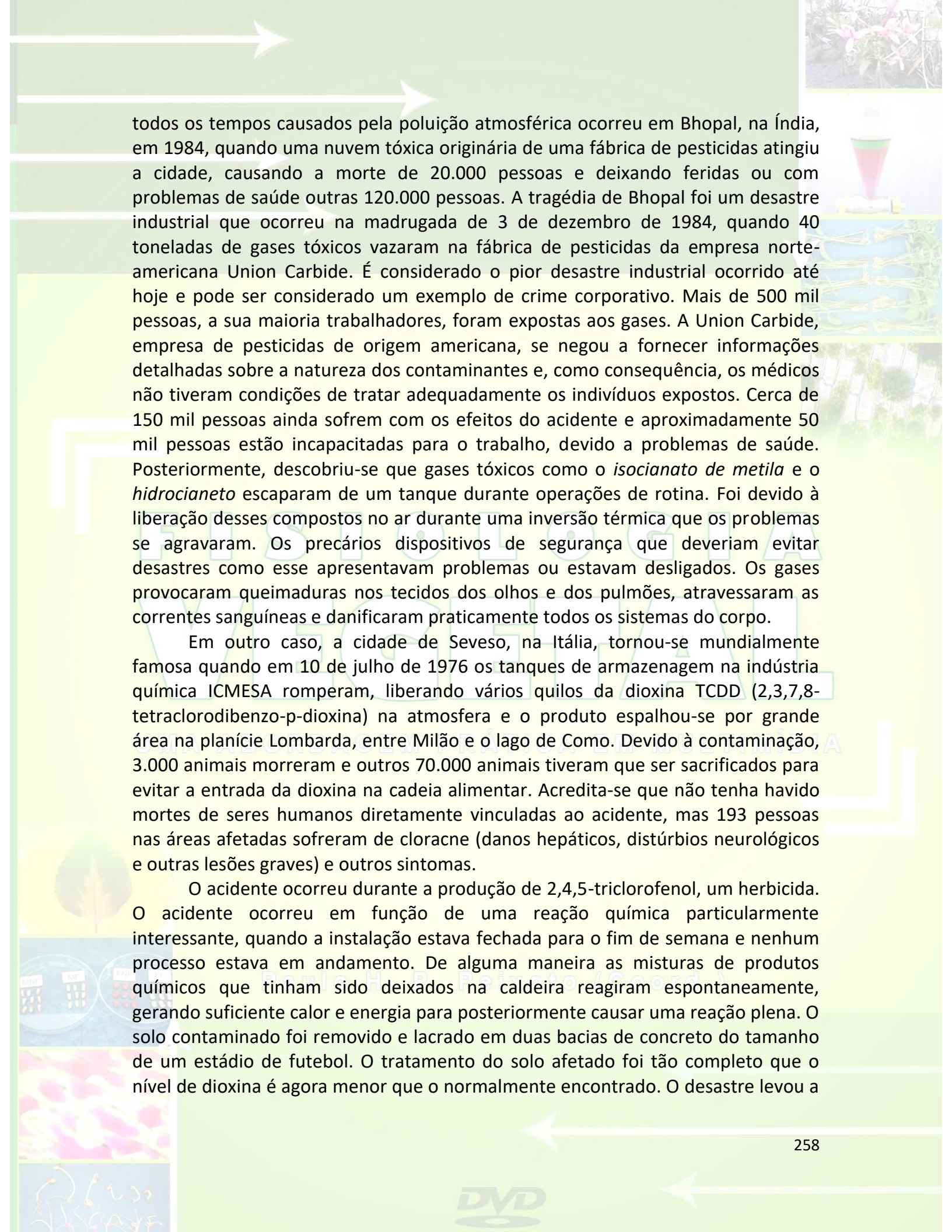
A poluição, quando concentrada, acaba por se diluir ao misturar-se com a atmosfera. O grau de diluição é algo que depende, além da própria natureza do poluente, de um grande número de fatores como temperatura, velocidade do vento, movimento dos sistemas de alta e de baixas pressões e a sua interação com a topografia local. Apesar de na Troposfera (camada atmosférica mais superficial) a

temperatura ter tendência a diminuir com a altitude, o caso da inversão térmica contraria tal tendência.

Poluente	Principal Fonte	Comentários
Monóxido de Carbono (CO)	Escape dos veículos motorizados; alguns processos industriais.	Limite máximo suportado: 10 mg/m ³ em 8 h (9 ppm); 40 mg/m ³ em uma 1 h (35 ppm)
Dióxido de Enxofre (SO₂)	Centrais termoelétricas a petróleo ou carvão; fábricas de ácido sulfúrico	Limite máximo suportado: 80 mg/m ³ em um ano (0,03 ppm); 365 mg/m ³ em 24 h (0,14 ppm)
Partículas em suspensão	Escape dos veículos motorizados; processos industriais; centrais termoelétricas; reação dos gases poluentes na atmosfera	Limite máximo suportado: 75 mg/m ³ em um ano; 260 mg/m ³ em 24 h; compostas de carbono, nitratos, sulfatos, e vários metais como o chumbo, cobre, ferro
Chumbo (Pb)	Escape dos veículos motorizados; centrais termoelétricas; fábricas de baterias	Limite máximo suportado: 1,5 mg/m ³ em 3 meses; sendo a maioria do chumbo contida em partículas suspensão.
Óxidos de Azoto (NO, NO₂)	Escape dos veículos motorizados; centrais termoelétricas; fábricas de fertilizantes, de explosivos ou de ácido nítrico	Limite máximo suportado: 100 mg/m ³ em um ano (0,05 ppm)- para o NO ₂ ; reage com Hidrocarbonos e luz solar para formar oxidantes fotoquímicos
Oxidantes fotoquímicos- Ozônio (O₃)	Formados na atmosfera devido à reação de Óxidos de Azoto, Hidrocarbonos e luz solar	Limite máximo suportado: 235 mg/m ³ em uma hora (0,12 ppm)
Etano, Etileno, Propano, Butano, Acetileno, Pentano	Escape dos veículos motorizados; evaporação de solventes; processos industriais; lixos sólidos; utilização de combustíveis	Reagem com Óxidos de Azoto e com a luz solar para formar oxidantes fotoquímicos
Dióxido de Carbono (CO₂)	Todas as combustões	São perigosos para a saúde quando em concentrações superiores a 5000 ppm em 2-8 h; os níveis atmosféricos aumentaram de cerca de 280 ppm, há um século atrás, para 400 ppm atualmente, algo que pode estar a contribuir para o Efeito de Estufa

Histórico da Poluição Atmosférica:

Nos Estados Unidos, em 1954, a visibilidade foi drasticamente reduzida pela densa camada de *smog* em Los Angeles, estando na origem de cerca de 2000 acidentes rodoviários num único dia. Um dos maiores desastres (senão o maior) de



todos os tempos causados pela poluição atmosférica ocorreu em Bhopal, na Índia, em 1984, quando uma nuvem tóxica originária de uma fábrica de pesticidas atingiu a cidade, causando a morte de 20.000 pessoas e deixando feridas ou com problemas de saúde outras 120.000 pessoas. A tragédia de Bhopal foi um desastre industrial que ocorreu na madrugada de 3 de dezembro de 1984, quando 40 toneladas de gases tóxicos vazaram na fábrica de pesticidas da empresa norte-americana Union Carbide. É considerado o pior desastre industrial ocorrido até hoje e pode ser considerado um exemplo de crime corporativo. Mais de 500 mil pessoas, a sua maioria trabalhadores, foram expostas aos gases. A Union Carbide, empresa de pesticidas de origem americana, se negou a fornecer informações detalhadas sobre a natureza dos contaminantes e, como consequência, os médicos não tiveram condições de tratar adequadamente os indivíduos expostos. Cerca de 150 mil pessoas ainda sofrem com os efeitos do acidente e aproximadamente 50 mil pessoas estão incapacitadas para o trabalho, devido a problemas de saúde. Posteriormente, descobriu-se que gases tóxicos como o *isocianato de metila* e o *hidrocianeto* escaparam de um tanque durante operações de rotina. Foi devido à liberação desses compostos no ar durante uma inversão térmica que os problemas se agravaram. Os precários dispositivos de segurança que deveriam evitar desastres como esse apresentavam problemas ou estavam desligados. Os gases provocaram queimaduras nos tecidos dos olhos e dos pulmões, atravessaram as correntes sanguíneas e danificaram praticamente todos os sistemas do corpo.

Em outro caso, a cidade de Seveso, na Itália, tornou-se mundialmente famosa quando em 10 de julho de 1976 os tanques de armazenagem na indústria química ICMESSA romperam, liberando vários quilos da dioxina TCDD (2,3,7,8-tetraclorodibenzo-p-dioxina) na atmosfera e o produto espalhou-se por grande área na planície Lombarda, entre Milão e o lago de Como. Devido à contaminação, 3.000 animais morreram e outros 70.000 animais tiveram que ser sacrificados para evitar a entrada da dioxina na cadeia alimentar. Acredita-se que não tenha havido mortes de seres humanos diretamente vinculadas ao acidente, mas 193 pessoas nas áreas afetadas sofreram de cloracne (danos hepáticos, distúrbios neurológicos e outras lesões graves) e outros sintomas.

O acidente ocorreu durante a produção de 2,4,5-triclorofenol, um herbicida. O acidente ocorreu em função de uma reação química particularmente interessante, quando a instalação estava fechada para o fim de semana e nenhum processo estava em andamento. De alguma maneira as misturas de produtos químicos que tinham sido deixados na caldeira reagiram espontaneamente, gerando suficiente calor e energia para posteriormente causar uma reação plena. O solo contaminado foi removido e lacrado em duas bacias de concreto do tamanho de um estádio de futebol. O tratamento do solo afetado foi tão completo que o nível de dioxina é agora menor que o normalmente encontrado. O desastre levou a

União Europeia a publicar a Diretiva de Seveso com regulamentos industriais mais rígidos. A Diretiva de Seveso foi atualizada em 1999 e complementada em 2005 e é atualmente conhecida como Diretiva de Seveso II (ou Regulamentos COMAH no Reino Unido).

Inversão Térmica:

Em dias normais, o ar próximo ao solo se aquece e sobe (por convecção), carregando os poluentes. Quando a inversão térmica ocorre, esse processo não se observa e a poluição fica retida em camadas mais baixas causando sérios problemas. A *inversão térmica* ocorre quando uma camada de ar quente se sobrepõe a uma mais fria à superfície terrestre. Em função disso, o ritmo em que a poluição se mistura com o ar é retardado e a poluição acumula-se próximo ao solo. O fenômeno da inversão térmica é capaz de confinar grandes quantidades de poluentes numa estreita camada da atmosfera, sendo um fenômeno onde a *convecção* natural (movimento de moléculas em fluidos) é dificultada pela inversão do gradiente de temperatura em função da altitude necessária para a livre dispersão dos solutos do ar que formam a poluição. Na inversão térmica, o gradiente de temperatura do ar segue um perfil aproximadamente adiabático (tipicamente de $-1^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$) até determinada altitude, onde há um aumento da temperatura em função da altitude. O *gradiente adiabático* representa a variação de temperatura que ocorre nas massas de ar em movimento vertical. Se não ocorrer condensação de vapor de água, esse gradiente é denominado *seco*, sendo de aproximadamente -10°C a cada 1.000 metros de elevação. Quando ocorre condensação de vapor de água, o gradiente é denominado *saturado*, sendo de -5°C para cada 1.000 m. Essa inversão no gradiente de temperatura inviabiliza a formação da *convecção natural* entre essas camadas de ar. A partir de uma altitude um pouco maior, o gradiente de temperatura do ar volta a seguir a aproximação adiabática da atmosfera que se estende até altitudes de 10 km. As inversões térmicas podem ocorrer em várias altitudes da atmosfera. Contudo, as mais preocupantes são as inversões em baixa altitude (100 a 300 metros) por sua capacidade de dificultar a dispersão dos poluentes gerados nos centros urbanos.

O relato da primeira inversão térmica associada a grandes proporções de concentração de poluentes no ar ocorreu em 1952 em Londres, sendo conhecida como *The Great Smog* (uma mistura de neblina com poluição). O Nevoeiro de 1952 foi um período de severa poluição atmosférica, entre os dias 5 e 9 de dezembro de 1952, que encobriu a cidade de Londres. Acredita-se que o nevoeiro tenha causado a morte de 12.000 pessoas e deixado outros 100.000 doentes.

Em dezembro de 1952, uma frente fria chegou a Londres e fez com que as pessoas queimassem mais carvão que o usual no inverno. O aumento na poluição do ar foi agravado por uma inversão térmica, causada pela densa massa de ar frio.

O acúmulo de poluentes foi crescente, especialmente de fumaça e partículas do carvão que era queimado. Devido aos problemas econômicos no pós-guerra, o carvão de melhor qualidade para o aquecimento havia sido exportado. Como resultado, os londrinos usaram carvão de baixa qualidade, rico em enxofre, o que agravou muito o problema. O carvão, além de enxofre, contém metais pesados e altamente tóxicos como mercúrio, cádmio, níquel, arsênio, entre outros. O nevoeiro resultante, uma mistura de névoa natural com muita fumaça negra, tornou-se muito denso, chegando a impossibilitar o trânsito de automóveis nas ruas. Muitas sessões de filmes e concertos foram canceladas, uma vez que a platéia não podia ver o palco ou a tela, pois a fumaça também invadiu os ambientes fechados.

Inicialmente, não houve pânico, pois os nevoeiros em Londres, conhecidos por *fog*, são comuns e famosos. Porém, nas semanas seguintes as estatísticas compiladas pelos serviços médicos descobriram que o nevoeiro já havia matado 4.000 pessoas. A maioria das vítimas foram crianças muito novas, idosos e pessoas com problemas respiratórios pré-existentes. As mortes, na maioria dos casos, ocorreram em consequência de infecções do trato respiratório, causada por hipóxia, e também pela obstrução mecânica das vias respiratórias superiores por deposição de secreções causada pela fumaça negra e afecções. Um total de 8.000 pessoas morrem nas semanas e meses seguintes. O grande número de mortes deu um importante impulso aos movimentos ambientais e levou a uma reflexão acerca da poluição do ar, pois a fumaça havia demonstrado grande potencial letal. Então, novas regulamentações legais foram baixadas, restringindo o uso de combustíveis sujos na indústria e banindo a fumaça negra. Nos anos seguintes, uma série de normas legais como o *Clean Air Act 1956* and *Clean Air Act 1968*, restringiram a poluição do ar em Londres.

Em 2007, a cidade de Santiago no Chile enfrentou vários dias de condições desfavoráveis à dispersão dos poluentes devido a uma inversão térmica prolongada. Foram decretadas três situações de pré-emergência ambiental onde 60% dos veículos sem conversor catalítico e 20% dos equipados com o dispositivo não podiam circular. Em 1º de setembro de 2007, a cidade de São Paulo enfrentou uma inversão térmica que se estabilizou a 58 metros de altura provocando uma das piores condições para a dispersão dos poluentes na cidade. Nenhuma estação medidora da CETESB apresentou boa qualidade do ar naquele dia. Uma inversão térmica sobre Donora no estado da Pensilvânia-E.U.A., no ano de 1948, causou doenças respiratórias em 6.000 pessoas e levou à morte de 20.

Condições para a Ocorrência da Inversão Térmica:

A inversão térmica por ser um fenômeno de curta duração, variando tipicamente de algumas horas a alguns dias, está intimamente relacionada às variações climáticas. O fenômeno é mais comum após a passagem de uma frente

fria quando o tempo se abre e uma massa de ar fria e seca, de ventos fracos, recobre uma região que recebeu chuvas recentes. A presença de nevoeiros de superfície na madrugada e no início da manhã também é um fenômeno comum durante a inversão térmica.

As soluções para este problema estão ligadas à adoção de políticas ambientais eficientes que visem diminuir o nível de poluição do ar nos grandes centros urbanos. A substituição de combustíveis fósseis por biocombustíveis ou energia elétrica poderia reduzir o problema. Campanhas públicas conscientizando as pessoas sobre a necessidade de trocar o transporte individual (particular) pelo transporte público (ônibus e metrô) também ajudaria a amenizar o problema. A fiscalização nas regiões onde ocorrem queimadas irregulares também contribuiria neste sentido.

A combustão do carvão, petróleo e derivados é culpada pela grande parte dos poluentes em suspensão no ar: 80% do CO_2 , 50% do NO_2 e ainda de 30% a 40% das partículas emitidas para a atmosfera. Nos E.U.A. são produzidos em centrais termoelétricas que fazem uso de combustíveis fósseis, caldeiras industriais e fornalhas domésticas. 80% do CO_2 e 40% dos NO_2 e outros hidrocarbonetos são oriundos da combustão da gasolina e dos combustíveis diesel em carros e caminhões. Outras grandes fontes de poluição incluem siderurgias, incineradoras municipais, refinarias de petróleo, fábricas de cimento e fábricas de ácido nítrico e sulfúrico.

Os poluentes potenciais podem estar presentes entre os materiais que tomam parte numa combustão ou reação química (como o chumbo na gasolina), ou podem ser produzidos como resultado da reação. O monóxido de carbono (CO) é, por exemplo, produto típico dos motores de combustão interna. Os métodos para controlar a poluição têm que englobar a remoção do material nocivo antes da sua utilização, a remoção do poluente depois da sua formação ou a alteração do processo de forma a que o poluente não se forme ou que libertem baixíssimas quantidades destes. Os poluentes oriundos dos automóveis podem ser controlados pela combustão da gasolina da forma mais eficiente possível, pela reposição em circulação de gases oriundos do tanque de combustível, do carburador e do cárter, e pela transformação dos gases de escape em substâncias inofensivas por meio de catalisadores. As partículas emitidas pelas indústrias podem ser aprisionadas em ciclones, precipitações eletrostáticas e em filtros. Os gases poluentes podem ser capturados em líquidos ou sólidos ou incinerados de forma a obter substâncias inofensivas.

As chaminés altas usadas pela indústria não removem os poluentes, simplesmente expõem-nos um pouco mais alto para a atmosfera, logo reduzindo a sua concentração no local, ao nível do solo. Esses poluentes dissipados podem assim ser transportados para zonas longínquas e produzir efeitos adversos em

áreas distantes da zona de emissão. As emissões de SO_2 e NO_x nos EUA e áreas centrais e orientais estão causando chuvas ácidas no estado de Nova Iorque, Nova Inglaterra e na parte oriental do Canadá. Os níveis de pH de vários lagos de água doce na região foram alterados dramaticamente por essa chuva que acabam por exterminar cardumes inteiros de peixes. Efeitos idênticos também foram observados na Europa. As emissões de SO_2 e a subsequente formação de ácido sulfúrico podem também ser responsáveis por ataques em mármore e pedras calcárias em longas distâncias da sua origem.

Camadas da Atmosfera Terrestre:

A atmosfera da Terra é uma camada de gases ao redor do planeta Terra, mantida pela força gravidade. É um sistema natural dinâmico e complexo, que protege a vida na Terra, absorvendo radiação solar ultravioleta, aquecendo a superfície através da retenção de calor, o conhecido efeito de estufa, reduzindo os extremos de temperatura entre dia e noite. A análise das suas camadas é fundamental para a compreensão da dispersão dos poluentes atmosféricos, assim como das suas reações. As camadas mais importantes no âmbito da poluição atmosférica são a *troposfera* e a *estratosfera*.

A camada mais próxima à superfície da Terra é conhecida como a *troposfera*, que se estende do nível do mar a uma altura de cerca de 18 km e contém cerca de 80 por cento da massa da atmosfera global. Esta camada é subdividida em camadas, de acordo com as suas especificidades. A parte mais baixa da troposfera é chamada Camada Limite Atmosférica (CLA) ou Camada Limite Planetária (CLP) e estende-se desde a superfície da Terra até cerca de 1,5 a 2,0 km de altura. Nessa camada, a temperatura média varia entre 20°C na parte inferior a 60°C negativos na parte superior, ou seja, diminui com o aumento da altitude até atingir o que se denomina *camada de inversão*, onde a temperatura passa a aumentar com o aumento da altitude, e que cobre a camada limite atmosférica. A parte superior da troposfera, ou seja, acima da camada de inversão, é chamada de troposfera livre e estende-se até cerca de 18 km do início da troposfera. É na troposfera que se verificam os fenômenos atmosféricos, e grande parte dos fenômenos associados à poluição atmosférica.

A *estratosfera* é a segunda maior camada da atmosfera da Terra, logo acima da troposfera, e abaixo da mesosfera. Apresenta estratificação na temperatura, com as camadas superiores mais quentes e as camadas inferiores mais frias. Isso contrasta com a troposfera, próximo à superfície da Terra, que é mais fria nas zonas altas e mais quente à superfície terrestre. A fronteira da troposfera com a estratosfera é a tropopausa, onde se verifica essa inversão térmica. A estratosfera situa-se entre cerca de 10 km e 50 km de altitude acima da superfície nas latitudes

moderada, enquanto nos pólos começa em cerca de 7 km de altitude. É nesta camada que se encontra a camada de ozônio, entre os 15 e os 35 km.

Tipos de Poluentes do Ar:

Os poluentes são normalmente classificados como *primários* ou *secundários*. *Poluentes primários* são os contaminantes diretamente emitidos no ambiente, como no caso dos gases dos automóveis, e os *secundários* resultam de reações dos poluentes primários na atmosfera.

Poluentes primários:

Os *óxidos de enxofre*, em especial o dióxido de enxofre (SO_2), são majoritariamente emitido por vulcões, produzidos em grande escala por processos industriais e pelo tráfego de veículos a motor. O enxofre é um composto abundante no carvão e petróleo, sendo que a combustão dos mesmos emite quantidades consideráveis de SO_2 . A contribuição dos veículos motorizados é variável, sendo responsáveis, por exemplo, por valores na ordem dos 80% da emissão de SO_x em Auckland, na Nova Zelândia, e cerca de 50% no Canadá e na União Europeia. Na atmosfera, o SO_2 dissolve-se no vapor de água, formando um ácido que interage com outros gases e partículas presentes, originando sulfatos e outros poluentes secundários nocivos. Uma maior oxidação de SO_2 , normalmente na presença de um catalisador, como NO_2 , forma H_2SO_4 e, assim, a chuva ácida. Esta é uma das causas de preocupação sobre o impacto ambiental da utilização desses combustíveis como fontes de energia.

Os *óxidos de azoto*, em especial o dióxido de azoto (NO_2) são emitidos a partir de combustão a altas temperaturas e pelo setor rodoviário. A maior parte do dióxido de azoto na atmosfera é formada a partir da oxidação do óxido nítrico (NO). É um forte oxidante que reage no ar para formar ácido nítrico (HNO_3), bem como a nitratos orgânicos tóxicos. Também desempenha um papel importante na atmosfera com reações que produzem ozônio ao nível do solo ou *smog*. Uma vez que o dióxido de azoto é um poluente relacionado ao tráfego de veículos, as emissões são geralmente mais elevadas nas zonas urbanas. A média anual das concentrações de dióxido de azoto em áreas urbanas está geralmente na faixa de 10-45 ppb, sendo menor nas zonas rurais. Os níveis variam consideravelmente ao longo do dia, com picos ocorrendo geralmente duas vezes por dia como uma consequência da hora de pico do tráfego. As concentrações podem chegar a 200 ppb.

O *monóxido de carbono* (CO) é um produto da combustão incompleta de combustíveis como o gás natural, carvão ou madeira. Na presença de um suprimento adequado de O_2 , o monóxido de carbono produzido durante a combustão é imediatamente oxidado a dióxido de carbono (CO_2). Os maiores níveis de CO geralmente ocorrem em áreas com tráfego intenso e congestionado. Nas

idades, 85 a 95% de todas as emissões de CO geralmente são provenientes do escape dos veículos a motor. Outras fontes de emissões de CO incluem processos industriais, queima residencial de madeira para aquecimento, ou fontes naturais, como incêndios florestais. Os fogões a gás e as fumaças de cigarro são as principais fontes de emissões de CO em espaços interiores.

Os *compostos orgânicos voláteis* (COV) são produtos químicos orgânicos que facilmente evaporam à temperatura ambiente, como o metano, benzeno, xileno, propano e butano. São chamados orgânicos porque contêm o elemento carbono nas suas estruturas moleculares, e são de especial preocupação, pois na presença do sol, sofrem reações fotoquímicas que podem originar ozônio ou *smog*.

As *partículas finas ou inaláveis*, são uma mistura complexa de substâncias orgânicas e inorgânicas, presentes na atmosfera, líquidos ou sólidos, como poeira, fumaça, fuligem, pólen e partículas do solo. O tamanho das partículas está diretamente ligado ao seu potencial para causar problemas de saúde, sendo classificadas de acordo com o seu tamanho: PM10 - partículas com diâmetro equivalente inferior a 10 μm , e PM 2,5, para partículas com diâmetro equivalente inferior a 2,5 μm . As fontes primárias mais importantes destas substâncias são o transporte rodoviário (25%), processos de não combustão (24%), instalações de combustão industriais e processos (17%), combustão comercial e residencial (16%) e o poder público (15%). As partículas com menos de 10 micrômetros (μm) de diâmetro pode penetrar profundamente no pulmão e causar sérios danos na saúde.

Principais poluentes secundários:

Os *poluentes secundários* são resultantes de transformações físicas e químicas na atmosfera, por parte de *poluentes primários*, partículas finas formadas a partir de gases poluentes primários e compostos do nevoeiro fotoquímico. Uma parte é formada por reações químicas entre compostos da atmosfera, formando aerossóis ou então resultam do choque entre vários compostos atmosféricos, formando partículas de maiores dimensões, como o ozônio troposférico (O_3), formado por reações químicas entre o NO_x e COV's. O O_3 provoca vários problemas de saúde, dores torácicas, tosse e irritação da garganta, causando ainda vários danos nas plantas e em outros seres vivos. As reações químicas envolvidas na formação de ozônio troposférico são uma série de ciclos complexos em que o monóxido de carbono e compostos orgânicos voláteis são oxidados a vapor de água e dióxido de carbono, através de reações químicas e fotoquímicas.

Fontes de Poluição:

As fontes de poluição atmosférica são variadas e classificadas como antropogênicas ou naturais, dependendo das causas das suas emissões ou de acordo com a sua especificidade e dispersão territorial e temporal.

Tipo de fonte	Exemplos
Antropogênicas	Poluição gerada por carros, fábricas, aerossóis, produção de energia, evaporação de químicos voláteis, emissão de poeiras como se verifica nas indústrias madeireiras e de extração mineral.
Naturais	Emissões provenientes de vulcões, furneiras (cavernas), metanos emitidos naturalmente por animais, fumaças e fuligem de incêndios florestais, libertação de compostos radioativos por rochas, como no caso do radônio (Rn).
Fontes Estacionárias	Emissões provenientes de fontes fixas, como centrais elétricas e termoelétricas, instalações de produção, incineradores, fornos industriais e domésticos, aparelhos de queima e fontes naturais como vulcões, incêndios florestais ou pântanos.
Fontes Móveis	Emissões provenientes de fontes em movimento, como o tráfego rodoviário, aéreo, marítimo e fluvial, incluindo as emissões sonoras e térmicas.
Fontes em Área	Fontes localizadas em uma área específica, sendo, no caso de emissões difusas, com uma distribuição homogênea. São exemplo os grandes complexos industriais, que ocupam uma determinada área.
Fontes em Linha	Associadas a fontes móveis. Os veículos automóveis, por exemplo, são uma fonte móvel; contudo ao longo de vias rodoviárias constituem uma fonte em linha.
Fontes Pontuais	Casos especiais de fontes emissoras, cuja análise e tratamento apresentam particularidades específicas, como no caso das chaminés de uma central térmica; os incêndios florestais ou as erupções vulcânicas podem ser consideradas como fonte pontual, pois são limitadas no tempo.

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



Poluentes e Efeitos na Saúde Humana:

Poluente	Efeitos na saúde humana
Dióxidos de enxofre (SO ₂)	Altas concentrações de SO ₂ podem provocar problemas no trato respiratório, com especial incidência em grupos sensíveis como asmáticos.
Dióxidos de azoto (NO ₂)	Exposições críticas ou por tempo prolongado, originam dores de garganta, tosse, falta de ar, enfisema e alergias.
Monóxido de carbono (CO)	A periculosidade do CO explica-se pela inibição que causa nas atividades de troca de oxigênio que o sangue efetua nos tecidos vitais, sendo mortal em doses elevadas. Os principais problemas de saúde são sentidos no sistema cardiovascular e nervoso especialmente em indivíduos com problemas coronários. Em concentrações mais elevadas pode causar tonturas, dores de cabeça e fadiga.
Compostos Orgânicos Voláteis (COV's)	Estes compostos podem causar irritação das mucosas, conjuntivite, danos na pele e nas vias respiratórias superiores independentemente de estarem no estado gasoso, assim como <i>spray</i> ou aerossol. Em contato com a pele podem causar sensibilidade e enrugamento; quando ingeridos ou inalados em quantidades elevadas causam lesões no esôfago, traqueia, trato gastrointestinal, vômitos, perda de consciência e desmaios.
Partículas finas	São um dos principais poluentes com efeitos diretos na saúde humana, especialmente no caso de partículas finas. Inaladas, penetram no sistema respiratório causando sérios danos. Estudos recentes comprovam que são responsáveis pelo aumento de doenças respiratórias como a bronquite asmática.
Chumbo (Pb)	Causa danos no sistema nervoso, originando convulsões, e, no caso de crianças, potencia uma redução das capacidades de aprendizagem. Afeta ainda o sistema renal, circulatório e reprodutor.
Ozono troposférico (O ₃)	Provoca irritação das vias respiratórias, tosse e dor quando se procede a uma inspiração profunda; diminui a capacidade respiratória ao realizar atividades físicas ao ar livre, agravamento de asma assim como um aumento da susceptibilidade a doenças respiratórias como pneumonias, bronquites e lesões pulmonares que se podem tornar permanentes em casos de exposições prolongadas ou repetidas. Ao nível da pele, provoca inflamações similares a queimaduras solares.

Tecnologias de Controle da Poluição Atmosférica:

Existem várias tecnologias de controle da poluição atmosférica e estratégias disponíveis para reduzir a poluição do ar, sendo os mais utilizados nas indústrias e no setor automobilístico. Para redução da emissão de poluentes as seguintes

tecnologias são empregadas: *Ciclones de poeiras*: São separadores mecânicos de partículas, onde o gás com partículas é forçado a girar de forma ciclônica, fazendo com que através da diferença de massa entre as partículas e o gás, estas se movam em direção à parte externa do vórtice, podendo então ser recolhidas. *Precipitador eletrostático*: equipamentos industriais utilizados no recolhimento de material particulado de gases de exaustão. Operam carregando eletrostaticamente as partículas e depois captando-as por atração eletromagnética. São máquinas de elevado custo e consumo energético, porém, de alta eficácia. *Carvão ativado*: Os filtros de carvão ativado são normalmente utilizados na purificação de gases, para remover vapores de óleos, cheiros e outros hidrocarbonetos do ar. O carvão ativado é uma forma de carbono que foi transformado para torná-lo extremamente poroso e, portanto, a ter uma grande área disponível para adsorção ou reações químicas. *Conversor catalítico (catalisador)*: dispositivo usado para reduzir a toxicidade das emissões dos gases de escape de um motor de combustão interna. Introduzido nos Estados Unidos a partir de 1975 de forma a que fosse cumprida a Legislação exigida pela EPA sobre emissões de gases nocivos. *Biofiltros*: consistem na aplicação de microorganismos incluindo bactérias e fungos que são imobilizados no biofilme para degradar os compostos poluentes. Estes microorganismos vão oxidar a matéria orgânica a CO_2 e H_2O , eliminando assim os compostos indesejados. É particularmente utilizado no controlo de VOC's, H_2S , odores e amoníacos.

Índice de qualidade do ar:

O *índice de qualidade do ar* (IQA) é um indicador padronizado do nível de poluição do ar numa determinada zona, e resulta de uma média aritmética calculada para cada indicador, de acordo com os resultados de várias estações da rede de medição da zona. Mede, sobretudo, a concentração de ozônio e partículas ao nível do solo, podendo, contudo, incluir medições de SO_2 e NO_2 . Os parâmetros dos índices variam de acordo com a agência ou entidade que os define, podendo haver várias diferenças. A conversão de dados analíticos e científicos num índice de fácil compreensão permite que a população em geral tenha um acesso mais fácil e compreensível da informação. Usualmente é disponibilizada em tempo real a evolução do IQA, especialmente no caso de grandes aglomerados urbanos ou industriais. É atualmente uma ferramenta muito utilizada em todo o mundo como método de controle da qualidade do ar, assim como meio de divulgação de informação científica para a comunidade, de forma facilmente compreensível.

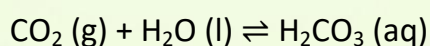
Os dados recolhidos pelas estações meteorológicas são tratados e inseridos em programas computadorizadas de modelagem de dispersão atmosférica, onde são aplicados modelos químicos e físicos de dispersão para prever o comportamento químico e físico dos poluentes e da massa atmosférica, recorrendo a modelos cientificamente validados como o CHIMERE

(<http://www.lmd.polytechnique.fr/chimere/>). Posteriormente, os dados resultantes das modelagens são cruzados pelos recolhidos pelas estações de medição, sendo então validados ou não, de acordo com o grau de concordância. São estes dados validados que entram em conta para a avaliação global do estado geral do nível de qualidade do ar, importante para a verificação do cumprimento ou não das normas e legislação aplicáveis. Nos países desenvolvidos, as pessoas gastam uma média de 80% a 90% do seu tempo em edifícios e interiores de veículos, respirando uma média diária de 15.000 litros de ar. Os mais vulneráveis acabam por isso desenvolvendo doenças respiratórias como asma, alergias ou cancro, devido à poluição. Por essas razões as autoridades de saúde e médicos estão cada vez mais atentos à problemática, que é cada vez mais objeto de estudos da saúde e da ciência.

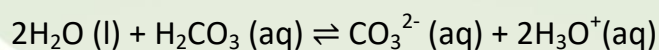
Acidificação da Atmosfera e Chuvas Ácidas:

A “*chuva ácida*”, ou com mais propriedade “*deposição ácida*”, é a designação dada à chuva, ou qualquer outra forma de precipitação atmosférica, cuja acidez seja substancialmente maior do que a resultante da dissociação do dióxido de carbono (CO₂) atmosférico dissolvido na água precipitada. A principal causa dessa acidificação é a presença na atmosfera terrestre de gases e partículas ricas em enxofre e azoto (N₂)reativo, cuja hidrólise no meio atmosférico produz ácidos fortes. Assumem particular importância os compostos azotados (NO_x) gerados pelas altas temperaturas de queima dos combustíveis fósseis e os compostos de enxofre (SO_x) produzidos pela oxidação das impurezas sulfurosas existentes na maior parte dos carvões e petróleos. Os efeitos ambientais da precipitação ácida levaram à adoção, pela maioria dos países, de medidas legais restritivas da queima de combustíveis ricos em enxofre, obrigando à adoção de tecnologias de redução das emissões de azoto reativo para a atmosfera.

Na ausência de qualquer contaminante atmosférico, a água precipitada pela chuva é levemente ácida, com pH de aproximadamente 5,2 a 20 °C, valor inferior ao que resultaria se a solução ocorresse em água destilada (pH = 5,6) devido à presença de outros compostos na atmosfera terrestre não poluída. Essa acidez natural, apesar de localmente poder ser influenciada pela presença de compostos orgânicos voláteis e de óxidos de azoto gerados por trovoadas, resulta essencialmente da dissociação do dióxido de carbono atmosférico dissolvido na água, formando um ácido fraco, conhecido como ácido carbônico, segundo a reação:



O ácido carbônico sofre ionização em solução aquosa, formando baixas concentrações acidificantes de íons hidrônio ($2\text{H}_3\text{O}^+$):



A ionização acima referida ocorre tanto nas gotículas de água atmosférica (nas nuvens, nevoeiros e neblinas), na água existente na superfície de gelos ou cristais de neve e ainda no orvalho e na água adsorvida em partículas sólidas em suspensão no ar. É devido a essa multiplicidade de vias de formação que o termo *chuva ácida*, apesar de muito difundido, deve ser preferencialmente substituído por *deposição ácida*, uma vez que a acidificação da precipitação, com todas as consequências ambientais resultantes, pode ocorrer na ausência de chuva.

Como resultado dessa acidez natural, o limite para se considerar a precipitação como *ácida* é em geral um pH inferior a 4,5 (a 20 °C), o que corresponde a precipitação que contém concentrações mensuráveis de um ou mais ácidos fortes e que pela sua acidez causa comprovados efeitos negativos sobre plantas, organismos vivos aquáticos, estruturas construídas e equipamentos com os quais entre em contato.

Embora existam processos naturais que contribuem para a acidificação da precipitação, com destaque para os gases lançados na atmosfera pelos vulcões e os gerados pelos processos biológicos que ocorrem nos solos, pântanos e oceanos, as fontes antrópicas são claramente dominantes. A prova dessa predominância foi obtida pela determinação da diferença entre a acidez da precipitação nas zonas industrializadas e em partes remotas do globo, pela comparação da acidez atual com o registro deixado pela captura da precipitação no gelo dos glaciares ao longo de milhões de anos e pelo registro deixado nos fundos de lagos e oceanos pela deposição de restos orgânicos indicadores das condições de acidez prevalentes.

A análise das camadas de gelo depositadas em glaciares e nas calotas polares mostram uma rápida diminuição do pH da precipitação a partir do início da Revolução Industrial, passando em média de 5,6 para 4,5 ou mesmo 4,0 em algumas regiões, mostrando um forte acidificação. Igual conclusão é retirada da análise da prevalência de espécies de diatomáceas em camadas de sedimento recolhidos do fundo de lagos, confirmando a correlação entre a industrialização e a diminuição do pH da precipitação.

As principais fontes humanas dos gases poluentes primários são as indústrias, as centrais termoelétricas e os veículos de transporte motorizado. Os gases libertados podem ser transportados na circulação atmosférica por muitos milhares de quilômetros antes de reagirem com gotículas de água, originando então os compostos que acidificam a precipitação. A sua natureza *transfronteiriça*, uma vez que a circulação atmosférica dispersa os efeitos ao longo de grandes áreas

da Terra, leva a que também afete as regiões localizadas distantes do seu ponto de emissão no sistema de circulação atmosférica, levando a que áreas onde as emissões não são significativas possam ser severamente prejudicadas pela precipitação de poluentes gerados a montante.

História da *chuva ácida*:

As emissões de dióxido de enxofre e de óxidos de azoto têm crescido quase continuamente desde o início da Revolução Industrial. Robert Angus Smith, em estudo realizado em Manchester, Inglaterra, fez em 1852 a primeira demonstração da relação entre a acidez da chuva e a poluição industrial, cunhando em 1872 a designação *chuva ácida*. Apesar da relação entre precipitação ácida e poluição do ar ter sido descoberta em 1852, o seu estudo científico sistemático apenas se iniciou nos finais da década de 1960. Harold Harvey, professor de Ecologia na Universidade de Toronto, publicou em 1972 um dos primeiros trabalhos sobre um lago "morto" em resultado da acidificação das suas águas pela deposição ácida, trazendo a questão da *chuva ácida* para a ciência da política ambiental.

O interesse público pelos efeitos da *chuva ácida* iniciou-se na década de 1970, a partir dos Estados Unidos, quando o New York Times publicou os resultados obtidos em estudos feitos na Hubbard Brook Experimental Forest (HBES), em New Hampshire, que demonstravam os múltiplos danos ambientais que a acidez da precipitação estava causando. Ao longo das últimas décadas têm sido reportadas leituras de pH na água de gotas de chuva e em gotículas de nevoeiro, colhidas em regiões industrializadas, com valores inferiores a 2,4 (a mesma acidez do vinagre).

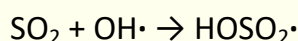
A precipitação ácida com origem industrial é um sério problema em países onde se queimam carvões ricos em enxofre para gerar calor e eletricidade, como na China e Rússia. Embora com outras origens, com destaque para o tráfego automóvel, o problema afeta vastas regiões da Europa e da América do Norte. O problema da precipitação ácida tem crescido com o aumento da população e com a industrialização, abrangendo áreas crescentes do planeta, com destaque para a Índia e o sudeste asiático. O uso de chaminés industriais altas para dispersar os gases emitidos tem contribuído para aumentar as áreas afetadas, uma vez que os poluentes são injetados na circulação atmosférica regional, atingindo vastas áreas a sotavento do ponto de emissão.

Embora a amônia e os compostos orgânicos voláteis, com destaque para o dimetilsulfureto (DMS), de origem oceânica, e o ácido fórmico, em algumas regiões de floresta tropical, contribuam para a acidez da precipitação, os dois principais grupos de compostos que geram a acidez da precipitação são os óxidos de azoto (NO_x) e os óxidos de enxofre (SO_x), com predominância para estes últimos, os quais são esmagadoramente de origem antrópica. A principal causa de acidificação da precipitação é a presença na atmosfera de óxidos de enxofre (SO_x), com destaque

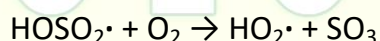
para o dióxido de enxofre (SO₂), um gás proveniente da oxidação de compostos de enxofre (S) contidos nos combustíveis fósseis e na matéria orgânica que é queimada. Outra importante fonte de gases contendo enxofre são as emissões dos vulcões.

Apesar das crescentes restrições ao consumo de combustíveis ricos em enxofre sem os adequados mecanismos de controle das emissões, estudos recentes estimam as quantidades emitidas de SO₂ (expresso em S elementar) em cerca de 70.000.000 toneladas/ano (70 Teragramas/ano) a partir da queima de combustíveis fósseis, 2.800.000 toneladas/ano (2,8 Tg/ano) a partir da queima de biomassa, em especial por fogos florestais, e cerca de 8.000.000 toneladas/ano (8 Tg/ano) em resultado de emissões vulcânicas.

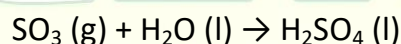
Na fase gasosa o dióxido de enxofre é oxidado por adição do radical hidroxila via uma reação intermolecular:



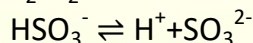
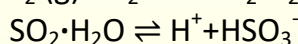
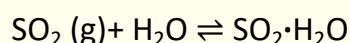
que é seguida por:



Na presença de água líquida nas gotículas das nuvens, nevoeiros e outras formas de condensação atmosférica, o trióxido de enxofre (SO₃) é rapidamente convertido em ácido sulfúrico:



Além das reações apontadas verificam-se outras, em meio aquoso, as quais levam a que o ritmo de perda de SO₂ na presença de nuvens seja substancialmente maior do que o verificado em meio gasoso. Isso se deve à hidrólise nas gotículas de água, na qual o dióxido de enxofre dissolvido, num processo similar ao descrito para o dióxido de carbono, hidrolisa numa série de reações de equilíbrio químico:



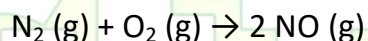
No meio atmosférico ocorrem numerosas reações aquosas que oxidam o enxofre (S) do estado de oxidação S(IV) (S⁺⁴) para o estado de oxidação S(VI) (S⁺⁶), levando à formação de ácido sulfúrico (H₂SO₄), um dos mais fortes ácidos conhecidos. As reações mais importantes, muitas delas com uma forte



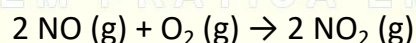
componente fotoquímico, ocorrem com o ozônio (O₃), peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e oxigênio (O₂). As reações com o oxigênio são catalisadas por traços de ferro e manganês presentes nas gotículas das nuvens.

Apesar de o azoto (N₂) ser o gás mais abundante na composição da atmosfera da Terra, esse elemento na sua forma diatômica é muito pouco reativo. Para reagir com o oxigênio gasoso precisa de grande quantidade de energia sob a forma de altas temperaturas e pressões ou uma via catalítica adequada. Além da conversão bioquímica que ocorre em organismos especialmente adaptados à fixação do nitrogênio, na natureza a oxidação do azoto apenas ocorre nas descargas elétricas das trovoadas, fazendo dos óxidos de azoto compostos em geral pouco comuns. Esta situação alterou-se profundamente nas regiões industrializadas com a introdução dos motores a explosão. Naqueles motores, as pressões e temperaturas criadas no interior dos cilindros levam à oxidação do azoto do ar ali injetado, formando uma complexa mistura de óxidos de azoto, em geral designados por N_xO_x, que é libertada para a atmosfera com os gases de escape. São estes gases que, reagindo com os componentes da atmosfera, em particular com a água, formam ácido nitroso (HNO₂) e ácido nítrico (HNO₃), ácidos fortes que contribuem poderosamente para a acidificação da precipitação.

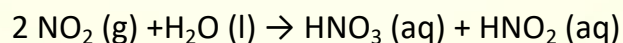
Pela queima de combustíveis fósseis a altas pressões e temperaturas na presença de azoto do ar, temos que na câmara de combustão dos motores, ocorre:



O óxido de azoto formado, instável nas condições atmosféricas normais, na presença do oxigênio do ar, produz:



O dióxido de azoto formado, na presença de água líquida nas gotículas das nuvens, nevoeiros e outras formas de condensação atmosférica, produz por adição do íon hidroxila (NO₂ + OH• → HNO₃):



Mecanismos de precipitação:

A deposição da *precipitação ácida* ocorre essencialmente pela via úmida, tendo a deposição seca um papel secundário (exceto nas proximidades de instalações industriais que emitam grandes volumes de partículas para o ar). A deposição pela via úmida ocorre quando alguma forma de precipitação (chuva, neve, granizo, neblina ou outra) remova os compostos ácidos da atmosfera

depositando-os sobre a superfície. Este tipo de precipitação pode resultar na precipitação das gotículas onde se formaram os ácidos ou do arraste pela precipitação de aerossóis existentes nas camadas atmosféricas atravessadas pela precipitação em queda.

Apesar de menos significativa, a deposição a seco, isto é aquela que ocorre na ausência de precipitação, representa cerca de 20 a 40% da deposição ácida total nas regiões industrializadas. Além da deposição de material sólido em suspensão no ar, este tipo de deposição também inclui a aderência e adsorção de partículas e gases na superfície da vegetação, nos solos e materiais geológicos e nas estruturas construídas.

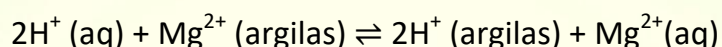
Efeitos da Precipitação Ácida:

Estudos ecotoxicológicos demonstraram que a precipitação ácida tem impactos adversos sobre florestas, massas de água doce e solos, matando o plâncton, insetos, peixes e anfíbios. Também demonstraram efeitos negativos sobre a saúde humana. Além disso, a precipitação ácida aumenta a corrosividade da atmosfera, causando danos em edifícios e outras estruturas e equipamentos expostos ao ar.

Estudos ecológicos e toxicológicos revelam uma forte relação entre baixos níveis de pH e a perda de populações de peixes em lagos. Com pH inferior a 4,5 praticamente nenhum peixe sobrevive, enquanto níveis iguais ou superiores a 6,0 promovem populações saudáveis. Por exemplo, a presença de elevada acidez na água ($\text{pH} < 5$) inibe a produção das enzimas que permitem que as larvas da maior parte das espécies de peixes de água doce, incluindo a maioria das espécies de truta, escapem das suas ovas. Essa mesma acidez inibe o crescimento de fitoplâncton levando a restrições na cadeia trófica que afeta os animais dela dependentes. Em consequência, à medida que as águas se vão acidificando, a biodiversidade é reduzida, do que já resultou o desaparecimento de múltiplas espécies das áreas mais sensíveis. Contudo, a contribuição direta e indireta (isto é, via o escoamento superficial) da precipitação ácida para a acidificação das águas de rios e lagos é variável, dependendo das características da bacia hidrográfica. Estudos revistos pela *Environmental Protection Agency* (EPA) dos Estados Unidos demonstraram que a precipitação ácida causara diretamente a acidificação de 75% dos lagos e de cerca de 50 % dos rios e riachos estudados.

Outro efeito da redução do pH é a mobilização/solubilização dos sedimentos do fundo dos lagos e rios e nos solos de metais como o alumínio, o ferro, o magnésio, o cádmio e o manganês. Em meio aquático, a presença de sais de alumínio em solução faz com que alguns peixes produzam muco em excesso ao redor de suas guelras, prejudicando a respiração. Os lagos são particularmente afetados por receberem e concentrarem a acidez proveniente do escoamento

através de solos acidificados pela precipitação e por concentrarem parte importante da carga dos íons solubilizados. Nos solos, a alteração do pH altera a sua biologia e química, levando a alterações na solubilidade de diversos compostos e a alterações na microbiologia do solo, pois alguns microorganismos são incapazes de tolerar as alterações resultantes. As enzimas desses microorganismos são desnaturadas, perdendo a sua funcionalidade. O íon hidrogênio (H^+) também levam à mobilização de toxinas e à solubilização e consequente perda de nutrientes essenciais à vida vegetal e ao equilíbrio trófico dos solos. Um dos caminhos para a solubilização é o seguinte:



A química dos solos sofre profundas modificações quando cátions importantes para o suporte da vegetação, como o Ca^{++} e Mg^{++} , são perdidos por lixiviação. Helicópteros são utilizados para espalhar cal sobre florestas para correção do pH. Os efeitos adversos da deposição ácida sobre as florestas resultam dos impactos diretos e indiretos da acidez, incluindo os efeitos sobre a mobilização de íons nos solos e as altas concentrações dos gases precursores no ar. As florestas situadas a grandes altitudes são particularmente vulneráveis, pois estão frequentemente imersas em nevoeiros e nuvens cujas gotículas são mais ácidas do que a chuva normal. Pelas mesmas razões, a precipitação oculta tende a ser mais ácida do que a chuva, afetando particularmente as florestas de montanha. A *precipitação oculta* é entendida como o fenômeno em que a vegetação (ou outro objeto, natural ou não) captura, por um processo de impacto ou colisão, as minúsculas gotículas de água existentes no nevoeiro e que na sua ausência seriam mantidas em suspensão na atmosfera. Ao colidirem com as superfícies das folhas ou outros objetos, as gotículas tendem a se agrupar, formando gotas maiores que depois caem no solo, entrando assim no ecossistema.

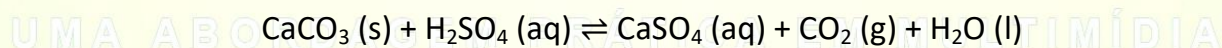
As árvores são danificadas pela precipitação ácida de vários modos: a superfície cerosa das suas folhas é rompida e nutrientes são perdidos, tornando as árvores mais susceptíveis a gelo, fungos e insetos; o crescimento das raízes torna-se mais lento e, em consequência, menos nutrientes são transportados; íons tóxicos acumulam-se no solo, causando fitotoxicidade, em geral afetando as zonas de crescimento das raízes, e minerais valiosos são dispersos e arrastados pelas águas ou (como no caso dos fosfatos) ligam-se às argilas de forma a ficarem inacessíveis para mobilização pelas raízes.

Apesar das plantas cultivadas também poderem sofrer com a acidez da precipitação, particularmente se esta alterar significativamente o pH dos solos, os efeitos são minimizados pela aplicação de calcário e de fertilizantes que repõem os nutrientes perdidos. Em terrenos de cultivo recorrem-se quando necessário à

adição de carbonato de cálcio (calcário) através da calagem, visando aumentar a capacidade tampão e o pH do solo, evitando variações grandes do seu pH. Essa técnica é difícil de utilizar em áreas de vegetação natural, sendo pouco compreendidos os seus efeitos colaterais, particularmente sobre a vida aquática e sobre as turfeiras e outras áreas úmidas. Sabe-se, contudo, que a perda de cálcio das folhas de diversas espécies arbóreas, devido à acidez da chuva, leva a uma perda da tolerância ao frio, levando a danos ou mesmo à morte da planta durante o inverno.

Estudos epidemiológicos sugerem uma ligação direta entre a acidez atmosférica e a saúde das populações, sendo os íons tóxicos libertados devido à precipitação ácida a maior ameaça. O cobre mobilizado (solúvel) foi associado a epidemias de diarréia em crianças pequenas e acredita-se que existem ligações entre o abastecimento de água contaminado com alumínio e o aumento da ocorrência de casos da doença de Alzheimer. Estudos demonstraram que partículas finas em suspensão no ar, uma grande parte das quais são formadas por sais dos ácidos formados na precipitação ácida (sulfatos e nitratos), estão correlacionadas com o aumento da morbidade das pessoas e a morte prematura em resultado de doenças como o câncer.

A precipitação ácida pode causar danos nos edifícios e estruturas expostas ao ar, com destaque para os edifícios históricos e monumentos, especialmente os construídos ou revestidos com calcários e mármore. Esse aumento da corrosividade resulta da reação do ácido sulfúrico contido na precipitação com os compostos de cálcio contidos na pedra, formando gesso que é solubilizado ou se desagrega da estrutura:



A desagregação que se segue é rápida e comum, basta observar esculturas e lápides localizadas nas grandes cidades, onde é comum elementos epigráficos ficarem ilegíveis em poucas décadas. A precipitação ácida também aumenta o ritmo de oxidação das estruturas em ferro, causando um rápido crescimento da ferrugem e dos danos por ela causados. Outro efeito é a redução da visibilidade devido à presença de aerossóis contendo sulfatos e nitratos, em geral associados à formação de nevoeiros fotoquímicos extremamente ácidos.

As regiões particularmente afetadas pela precipitação ácida incluem a maior parte da Europa, particularmente a Escandinávia, onde muitos dos lagos estão tão acidificados que já não têm peixes e com extensas áreas florestais fortemente danificadas, grande parte do nordeste dos Estados Unidos da América e do sueste do Canadá. Outras regiões afetadas são sudeste da China e Taiwan. Regiões potencialmente afetadas nas próximas décadas incluem o sul da Ásia (Indonésia,

Malásia e Tailândia), a África do Sul, o subcontinente indiano e o Sri Lanka e partes da África Ocidental (países como o Gana, Togo e Nigéria).

A natureza transfronteiriça da poluição atmosférica leva a que essa poluição, cuja origem física está total ou parcialmente compreendida numa zona submetida à jurisdição nacional de um Estado, produza os seus efeitos nocivos numa zona submetida à jurisdição de outro Estado, mas a uma distância tal que não é possível distinguir as contribuições de fontes emissoras individuais ou de grupos de fontes. Esses efeitos transfronteiriços levaram à assinatura de diversos acordos e tratados internacionais tendo como objetivo o controle da poluição do ar e em particular as emissões que levam à acidificação da precipitação. Entre esses instrumentos tem particular importância a *Convenção sobre a Poluição Atmosférica Transfronteiriça a Longa Distância* (http://europa.eu/legislation_summaries/environment/air_pollution/l28162_pt.htm). Esta Convenção tem protocolos adicionais sobre o controle das emissões atmosféricas de óxidos de enxofre e de azoto e sobre a acidificação e a eutrofização das massas de água interiores.

Estatísticas de emissão de poluentes atmosféricos:

A poluição atmosférica é geralmente concentrada em áreas metropolitanas densamente povoadas, especialmente nos países em desenvolvimento onde as normas ambientais são menos restritivas ou inexistente. No entanto, mesmo os países desenvolvidos e com normas e legislação ambientais avançadas se pode verificar níveis elevados de poluentes atmosféricos. Grande parte da poluição atmosférica em ambiente urbano é proveniente direta ou indiretamente do setor dos transportes, embora enquanto nos países desenvolvidos a legislação tenha tendência a limitar a capacidade poluente dos mesmos, e a afastar as indústrias potencialmente poluidoras. Nos países subdesenvolvidos ou em via de desenvolvimento, tal situação não se verifica, sendo por isso mesmo que as metrópoles mais poluídas situam-se tendencialmente em zonas fora do chamado mundo desenvolvido.

As cidades mais poluídas do mundo por partículas ($\mu\text{g}/\text{m}^3$, dados de 2004): 169 - Cairo, Egito; 150 - Deli, Índia; 128 - Calcutá, Índia; 125 - Tianjin, China; 123 - Chongqing, China; 109 - Kanpur, Índia; 109 - Lucknow, Índia; 104 - Jakarta, Indonésia; 101 - Shenyang, China. No Brasil, as cidades consideradas mais poluídas são Rio de Janeiro, Porto Alegre e São Paulo (Rio de Janeiro - 2,1 toneladas de gases poluentes por habitante ao ano; 2º - Porto Alegre - 1,48 toneladas de gases poluentes por habitante ao ano; 3º - São Paulo - 1,40 toneladas de gases poluentes por habitante ao ano).

As emissões totais de CO_2 (106 Toneladas de CO_2 por ano): 2.795 - Estados Unidos; 2.680 - China; 661 - Rússia; 583 - Índia; 415 - Japão; 356 - Alemanha; 300 -

Austrália. Emissões de CO₂ per capita (Toneladas de CO₂ anuais per capita): 10 - Austrália; 8.2 - Estados Unidos; 3.2 - Reino Unido; 1.8 - China; 0.5 - Índia.

Escurecimento global

O escurecimento global é um fenômeno atmosférico caracterizado pela redução da visibilidade e da luminosidade. O escurecimento global parece ser causado pelo aumento da quantidade de aerossóis atmosféricos, como o carbono negro (forma impura de carbono produzida durante a combustão incompleta de combustíveis fósseis, madeira -formando fuligem- ou de biomassa), devido a emissões antropogênicas. Esse efeito varia com a localização, mas sabe-se que em nível mundial a redução ocorrida foi da ordem dos 4% ao longo das três décadas entre 1960 e 1990. Essa tendência inverteu-se na década de 1990. O escurecimento global interfere no ciclo hidrológico por via da redução da evaporação e pode ter estado na origem de secas ocorridas em várias regiões. Por outro lado, o escurecimento global cria um efeito de arrefecimento que poderá ter mascarado parcialmente os efeitos dos gases do efeito estufa no aquecimento global.

Os aerossóis e outros particulados absorvem a energia solar e refletem a luz do sol de volta para o espaço. Os poluentes podem ainda transformar-se em núcleos em volta dos quais se formam as gotículas que compõem as nuvens. O aumento da poluição acarreta a produção de maiores quantidades de particulados o que dá origem à formação de nuvens com um maior número de pequenas gotículas (isto é, a mesma quantidade de água encontra-se dispersa num maior número de gotículas). As gotículas menores tornam as nuvens mais refletoras, aumentando assim a quantidade de luz solar que é refletida de volta para o espaço e diminuindo aquela que atinge a superfície terrestre.

As nuvens interceptam tanto o calor proveniente do sol quanto o calor radiado pela Terra. Os seus efeitos são complexos e variam com o tempo, localização e altitude. Geralmente, durante o dia, a interceptação da luz solar é predominante, resultando num efeito de arrefecimento. Durante a noite a re-radiação do calor para a Terra, abranda a perda de calor desta. A combustão incompleta de combustíveis fósseis (como o diesel) ou da madeira, libera o carbono negro para a atmosfera. Apesar do carbono negro, a maior parte do qual é fuligem, constituir uma fração extremamente pequena da poluição do ar ao nível do solo, tem um efeito significativo no aquecimento da atmosfera em altitudes superiores a 2.000 m. Além disso, escurece a superfície dos oceanos ao absorver radiação solar.

Experiências efetuadas nas Ilhas Maldivas, comparando a atmosfera sobre as ilhas do norte e do sul do arquipélago na década de 1990, mostraram que o efeito dos poluentes macroscópicos presentes na atmosfera nessa altura (trazidos

pelo vento desde a Índia) provocou uma redução de 10% na quantidade de luz solar que atingia a superfície terrestre na zona sob a nuvem de poluentes, uma redução muito maior do que a esperada pela presença das próprias partículas. Antes do início deste estudo, as previsões apontavam para um efeito de 0,5 a 1% devido à matéria particulada. O desvio relativamente às previsões pode ser explicado pela formação de nuvens em que as partículas funcionam como núcleos à volta dos quais se formam gotículas. As nuvens são muito eficazes na reflexão da luz para o espaço.

O fenômeno por detrás do escurecimento global pode ter também efeitos regionais. Enquanto grande parte da Terra aqueceu, as regiões situadas a sotavento (lado oposto ao lado do qual sopra o vento) de importantes focos de poluição aérea (especialmente emissões de dióxido de enxofre) de um modo geral arrefeceram. A mesma explicação pode ser considerada para explicar o arrefecimento do leste dos Estados Unidos em relação ao oeste, que se tornou mais quente.

Alguns cientistas consideravam a hipótese de as esteiras de vapor produzidas por aviões a jato estarem implicadas no escurecimento global, mas o fluxo constante de tráfego aéreo impedia que esta hipótese fosse testada. A parada quase total do tráfego aéreo civil durante os três dias que se seguiram aos ataques de 11 de Setembro de 2001 ofereceu aos cientistas uma oportunidade única para observar o clima dos Estados Unidos na ausência de esteiras de vapor no céu. Durante esse período, foi observado um aumento da amplitude térmica diária em cerca de 1°C em algumas partes do Estados Unidos. Acredita-se que as esteiras de vapor podem aumentar as temperaturas noturnas e/ou baixar as temperaturas diurnas de um modo significativo.

As cinzas vulcânicas dispersas na atmosfera também podem refletir os raios solares para o espaço arrefecendo o planeta. Foram observadas diminuições na temperatura da Terra após grandes erupções vulcânicas como as do Monte Gunung Agung, em Bali, em 1963, El Chichón, México, 1983, Nevado del Ruiz, Colômbia 1985 e Pinatubo, Filipinas, 1991. No entanto, mesmo no caso de grandes erupções, as nuvens de cinza dissipam-se passado relativamente pouco tempo.

Alguns autores, recorrendo a medições efetuadas sobre terra, registram um clareamento dos céus desde 1990, enquanto outros apontam para a manutenção do escurecimento (ainda que reduzido) sobre terra e clareamento sobre os oceanos. Um estudo patrocinado pela NASA feito em 2007 utilizando dados obtidos por satélites mostrou que a quantidade de luz solar que atinge a superfície terrestre vinha decrescendo nas últimas décadas, aumentando repentinamente próximo a 1990. Esta mudança de tendência de “*escurecimento global*” para de “*clareamento global*” aconteceu assim que os níveis de aerossóis na atmosfera começaram a baixar. É provável que pelo menos uma parte dessa súbita mudança,

em particular sobre a Europa, seja devido a uma diminuição da poluição. A maioria dos governos das nações desenvolvidas tem se esforçado para a redução dos aerossóis libertados na atmosfera, o que ajuda a reduzir o escurecimento global.

Destilação Global:

A *destilação global* é um processo geoquímico pelo qual certos produtos químicos, principalmente os *poluentes orgânicos persistentes* (POPs), são transportados das zonas mais quentes para as regiões mais frias da terra. O conceito permite explicar as elevadas concentrações de POP encontrados no Ártico, sem serem produtos usados localmente. Produtos químicos como os POPs, quando lançados no ambiente, podem sofrer evaporação, dependendo de a temperatura ser mais ou menos favorável. Esses compostos podem então ser transportados pelo vento, ou dissolverem-se nas gotículas de água que formam as nuvens e serem transportados a longas distâncias, especialmente nos casos onde o transporte atmosférico se dá em altitude. Quando a temperatura diminui ou ocorre a precipitação dessas massas de ar, ocorre a condensação desses compostos, que assim são removidos da atmosfera, podendo contaminar os solos e linhas de água.

Redução da Camada de Ozônio:

O *ozônio* (O_3) atmosférico localiza-se essencialmente a altitudes entre 10 a 50 km acima da superfície terrestre, observando-se as maiores concentrações a altitudes aproximadamente entre 15 e 35 km, formando a conhecida *camada de ozônio*. Atuando como barreira para radiações nocivas a vida ao absorver parte da *radiação ultravioleta*, a diminuição da camada de ozônio pode permitir que estas radiações causem danos nocivos ou letais nos seres vivos, na saúde humana e no ambiente em geral.

Ao longo dos últimos 25 anos, tem-se verificado uma diminuição da camada de ozônio que protege o planeta das radiações ultravioleta. Em 1977, cientistas britânicos detectaram pela primeira vez a existência de um buraco na camada de ozônio sobre a Antártida. Desde essa descoberta, estudos indicam que a camada de ozônio está diminuindo em espessura, especialmente nas regiões polares, tendo-se posteriormente descoberto que essa diminuição se devia a fotodissociação dos *clorofluorocarbonetos* (CFC's), levando a comunidade internacional a adotar o Protocolo de Montreal, ainda hoje considerado um exemplo de tratado internacional bem sucedido.

O *Protocolo de Montreal* foi um tratado internacional destinado a eliminar progressivamente a produção de uma série de substâncias possivelmente relacionadas à destruição do ozônio, protegendo assim a camada de ozônio e os problemas associados. O tratado foi aberto para assinaturas em 16 de Setembro de 1987 e entrou em vigor em 1 de Janeiro de 1989, seguido de uma primeira reunião,

em Maio de 1989, na cidade de Helsínque, Finlândia. Desde essa data sofreu sete revisões: em 1990 (Londres), 1991 (Nairobi), 1992 (Copenhagem), 1993 (Bangkok), 1995 (Viena), 1997 (Montreal) e 1999 (Pequim), no sentido de atualizar metas e conhecimentos. Vinte e sete países assinaram o tratado em 1987, sendo que atualmente conta com mais de 200 estados que ratificaram o acordo, e acredita-se que se o acordo internacional for cumprido, a camada de ozônio deve recuperar totalmente até 2050. Devido à sua adoção e implementação, tem sido considerado como um exemplo de cooperação internacional excepcional, ao ponto de o ex-Secretário Geral da ONU, Kofi Annan, ter afirmado que este é “talvez o único acordo internacional de grande sucesso”.

Camada de Ozônio:

A vida na superfície do planeta Terra só foi possível em virtude da camada de ozônio que o envolve. Inicialmente, a vida apareceu no fundo do mar, com as algas unicelulares, as quais produziram o oxigênio que veio à superfície terrestre e foi transformado em ozônio pela ação dos raios solares ultravioleta. A camada de ozônio está localizada a uma altura que varia de 20 a 40 km da superfície da Terra. O ozônio (O_3) é uma variedade alotrópica (fenômeno em que um mesmo elemento químico pode originar substâncias simples diferentes) do oxigênio (O_2). O ozônio é um gás azulado que protege nosso planeta, filtrando as radiações ultravioletas emitidas pelo Sol. O *ozônio* ou *trioxigênio* (segundo a nomenclatura da IUPAC) é um alótropo triatômico (O_3) do oxigênio muito menos estável que o diatômico O_2 . O ozônio é formado quando as moléculas de oxigênio (O_2) se rompem devido à radiação ultravioleta e os átomos separados combinam-se individualmente com outras moléculas de oxigênio.

A destruição da camada de ozônio é um dos mais graves problemas ambientais herdados do século XX. Essa destruição, ainda que parcial, diminui a resistência natural da Terra e oferece passagem aos raios solares prejudiciais à saúde de seres humanos, animais e plantas. As consequências mais conhecidas são o câncer de pele, problemas oculares, diminuição da capacidade imunológica, etc. O problema começou a partir de 1930, quando algumas substâncias foram produzidas artificialmente em laboratório, especialmente as aplicadas em refrigeração (geladeiras, ar-condicionado etc.) e nos aerossóis.

Em 1985, os cientistas detectaram que o equilíbrio da atmosfera estava sendo alterado. Na Antártida, houve grande redução da espessura dessa camada. Esse fenômeno, denominado “buraco na camada de ozônio”, está em contínua expansão e vem sendo percebido com bastante frequência. Nas últimas décadas, tentou-se evitar ao máximo a utilização do gás que destrói o ozônio, o *clorofluorcarboneto* (CFC). Mesmo assim, o buraco produzido na camada de ozônio continua a aumentar, fato que preocupa cada vez mais a população mundial. As

ineficientes tentativas de se diminuir a produção de CFC, devido à dificuldade de se substituir esse gás, sobretudo nos refrigeradores, poderão ter consequências graves para a humanidade.

As massas de ar circulam no mundo todo. Um poluente lançado no Brasil pode atingir a Europa, devido às correntes de convecção. Essa circulação de ar não ocorre na Antártida, em virtude do rigoroso inverno de seis meses. Os poluentes atraídos durante o verão permanecem nessa área até a época de subirem para a estratosfera. Ao chegar o verão na Antártida, os primeiros raios de sol quebram as moléculas de CFC e aumentam o buraco da camada de ozônio. Em 1998, o tamanho do buraco da camada de ozônio da Antártida foi o maior já registrado, com mais de três vezes o tamanho do Brasil. Ainda não existe um resultado positivo para recuperar a camada de ozônio, não só na Antártida, como também em todo o mundo. O Brasil tem participado desse trabalho de avaliação contínua da camada de ozônio, monitorando o país e a Antártida, onde mantém, desde 1999, uma equipe na Base Comandante Ferraz, para medir o buraco da camada de ozônio por meio de balões de pesquisa. O Hemisfério Norte também é atingido. Estados Unidos, a maior parte da Europa, o norte da China e o Japão já perderam 6% da proteção de ozônio. O Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente (PNUMA) calcula que cada 1% de perda da camada de ozônio cause 50 mil novos casos de câncer de pele e 100 mil novos casos de cegueira, causados por catarata, em todo o mundo.

Ozônio como poluente

Curiosamente o ozônio presente na *troposfera* (baixa atmosfera) é um perigoso poluente que além de provocar problemas respiratórios e o *smog* (nevoeiro fotoquímico), também degrada tecidos e danifica plantas, o que contrasta com o papel protetor que geralmente é atribuído ao *ozônio estratosférico* (alta atmosfera). O ozônio é um poluente secundário, tendo como reagentes principais para sua formação o óxido nítrico e compostos orgânicos voláteis (COVs). Na superfície terrestre, o ozônio contribui para agravar a poluição do ar das cidades e a chuva ácida.

Clorofluorcarbonos (CFCs):

Depois de liberados no ar, os CFCs (usados como propelentes em aerossóis, como isolantes em equipamentos de refrigeração e para produzir materiais plásticos) levam cerca de oito anos para chegar à estratosfera onde, atingidos pela radiação ultravioleta, se desintegram e liberam cloro. Por sua vez, o cloro reage com o ozônio que, conseqüentemente, é transformado em oxigênio (O_2). O problema é que o O_2 não é capaz de proteger o planeta dos *raios ultravioleta*. Uma única molécula de CFC pode destruir 100 mil moléculas de O_3 .

A quebra dos gases CFCs é danosa ao processo natural de formação do ozônio. Quando um desses gases (CFCl_3) se fragmenta, um átomo de cloro é liberado e reage com o ozônio. O resultado é a formação de uma molécula de oxigênio e de uma molécula de monóxido de cloro. Mais tarde, depois de uma série de reações, outro átomo de cloro será liberado e voltará a novamente desencadear a destruição do ozônio.

Apesar de a camada de ozônio absorver a maior parte da radiação ultravioleta, uma pequena porção atinge a superfície da Terra. É essa radiação que acaba provocando o câncer de pele, que mata milhares de pessoas por ano em todo o mundo. A radiação ultravioleta afeta também o sistema imunológico, minando a resistência humana a doenças como o herpes. Os seres humanos não são os únicos atingidos pelos raios ultravioletas. Todas as formas de vida, inclusive plantas, podem ser debilitadas. Acredita-se que níveis mais altos da radiação podem diminuir a produção agrícola, o que reduziria a oferta de alimentos. A vida marinha também está seriamente ameaçada, especialmente o plâncton (plantas e animais microscópicos) que vive na superfície do mar. Esses organismos minúsculos estão na base da cadeia alimentar marinha e absorvem mais da metade das emissões de dióxido de carbono (CO_2) do planeta.

Monte Pinatubo:

O monte Pinatubo é um *estratovulcão* (vulcão em forma de cone, formado pelo magma extravasado) ativo localizado na ilha Luzon, nas Filipinas. Antes de 1991, a montanha estava coberta por floresta densa que mantinha uma população de vários milhares de indígenas, os Aeta, que haviam fugido para as montanhas quando os espanhóis conquistaram as Filipinas em 1565. A sua última erupção ocorreu em Junho de 1991 com a morte de 800 pessoas. Após 500 anos inativo, o vulcão entrou em erupção produzindo uma das erupções mais violentas do século XX. Muitas vidas foram salvas, pois as previsões no início da erupção permitiram evacuar alguns dos povoados que habitavam as áreas em redor do vulcão e que foram severamente destruídas pelo fluxo piroclástico, composto de uma mistura de lenha, lama e cinzas, e mais tarde as chuvas ácidas.

Os efeitos da erupção do Pinatubo foram sentidos em todo o mundo. Mandou grandes quantidades de aerossóis para a estratosfera (mais do que todas as erupções desde o Krakatoa, em Java em 1883). Os aerossóis formaram uma camada global de neblina rica em ácido sulfúrico. Devido à explosão do Pinatubo, durante os meses seguintes as temperaturas globais desceram aproximadamente $0,5^\circ\text{C}$ e isso se deveu ao fato de que, as gotículas de ácido sulfúrico provocam a reflexão dos raios solares evitando que esses cheguem à Terra, ou seja, esfriando a Terra.

Chernobyl:

Chernobyl atualmente é uma usina nuclear fantasma, localizada no norte da Ucrânia, perto da fronteira com a Bielorrússia. Em meados da década de 70, foi construída pela União Soviética. Entretanto, Chernobyl não era a residência dos trabalhadores da usina. Quando a usina estava em construção, Pripyat, uma cidade maior e mais perto da usina, foi planejada e construída como residência para os trabalhadores.

Em 26 de Abril de 1986 ocorreu o acidente nuclear de Chernobyl. Um reator da central de Chernobyl explodiu e liberou uma imensa nuvem radioativa contaminando pessoas, animais e o meio ambiente de uma vasta extensão do tamanho de Guadalupe na África. O acidente se deu durante o teste de um mecanismo de segurança que garantiria a produção de energia em caso de acidentes e por uma sequência de erros humanos na sua operação. As pessoas foram alertadas somente 30 horas após o acidente, até então, tudo havia sido mantido em segredo.

Uma espécie de caixote de concreto, aço e chumbo foi construído sobre o reator a fim de isolar o material radioativo que ali se concentra. O combustível nuclear chega a 200 toneladas de núcleo do reator; uma espécie de magma radioativo. O acidente fez com que fosse questionado o uso da energia nuclear. Em alguns países reduziram-se e outros quase extinguiram os seus projetos. Cinco milhões de hectares de terras foram inutilizados, e houve contaminação significativa de florestas. Apenas 5 trabalhadores da usina sobreviveram ao acidente. O acidente de Chernobyl teve 400 vezes mais radiação do que a bomba atômica de Hiroshima no Japão, após a Segunda Guerra Mundial. O desastre de Chernobyl é até hoje considerado o maior prejuízo da história se tratando de desastres e acidentes, o prejuízo é de mais de US\$ 18.000.000.000 (Dezoito bilhões de dólares). Ainda há efeitos colaterais do desastre e o valor do prejuízo ainda tende a ser maior.

Os cientistas supõem que os elementos radioativos mais perigosos precisarão de 900 anos para atingir níveis que permitam ao ser humano voltar a habitar a zona. O governo soviético procurou esconder o ocorrido da comunidade mundial, até que a radiação em altos níveis foi detectada em outros países. A maior parte da radiação foi emitida nos primeiros dez dias. Durante os 10 dias após o acidente, 130 mil pessoas foram evacuadas. Mais de 250 mil pessoas foram retiradas permanentemente da área próxima ao reator destruído. A área em um raio de 30 quilômetros em torno do reator tem acesso restrito.

Césio-137:

O acidente com o césio-137 em Goiânia, GO, foi um grave episódio de contaminação por radioatividade ocorrido no Brasil. A contaminação teve início em

13 de setembro de 1987, quando um aparelho utilizado em radioterapias das instalações de um hospital abandonado foi encontrado, na zona central de Goiânia. Foi classificado como nível 5 na Escala Internacional de Acidentes Nucleares. O instrumento, irresponsavelmente deixado no hospital, foi encontrado por catadores de sucata. Foi desmontado e repassado para terceiros, gerando um rastro de contaminação, o qual afetou seriamente a saúde de centenas de pessoas. No total 112.800 pessoas foram expostas aos efeitos do césio, muitas com contaminação corporal externa revertida a tempo. A limpeza produziu 13,4 toneladas de lixo atômico, que necessitou ser acondicionado em 14 contêineres que foram totalmente lacrados. Cs-137 apresenta uma meia-vida de aproximadamente 30 anos. Dentro destes estão 1.200 caixas e 2.900 tambores, que permanecerão perigosos para o meio ambiente por aproximadamente 100 anos.

Fukushima:

Em 11 de março de 2011, o reator número 1 da central nuclear de Fukushima, situado a 250 km ao norte de Tóquio, teve uma série de falhas no sistema de resfriamento e aumento de pressão, forçando as autoridades a abrir suas válvulas para liberar o excesso de vapor. O problema foi resultante de um forte terremoto seguido por um tsunami. A nuvem radioativa emitida pelo reator nuclear acidentado atingiu a península Kamtchatka, na Rússia, em menos de 24 horas. Esse acidente e a lembrança de Chernobyl somado à pressão crescente da opinião pública e à ascensão do Partido Verde nas eleições regionais na Alemanha levaram o governo a anunciar a extinção progressiva da energia nuclear no país. O programa de desativação, avaliado em 40 bilhões de euros em 10 anos, será encerrado em 2022 com o fechamento dos 17 reatores nucleares em atividade. Com a decisão, a Alemanha se torna a primeira potência industrial a abandonar a geração de eletricidade pela fissão, apostando suas fichas nas energias renováveis. Vale ressaltar que a tecnologia utilizada nas usinas nucleares brasileiras de Angra I, II e III é Alemã!

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



8. Referências Bibliográficas:

Periódicos:

- Barbosa, J. P. R. A.; Rambal, S.; Soares, A. M.; Mouillot, F.; Nogueira, J. M. P.; Martins, G. A. Plant physiological ecology and the global changes. **Ciência e Agrotecnologia**, 36: 253-269, 2012.
- Cobbett, C., Goldsbrough, P. Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. **Annual Review of Plant Biology**, 53: 159-82, 2002.
- Friend, A. D. Terrestrial plant production and climate change. **Journal Experimental Botany**, 61: 1293-1309, 2010.
- Hank, B. Phytoremediation: Using Plants to Clean Up Soils. **Agricultural Research**, 48: 4-9, 2000.
- Hassinen, V. H., Tervahauta, A. I., Schat, H., Kärenlampi, S. O. Plant metallothioneins – metal chelators with ROS scavenging activity? **Plant Biology**, 13: 225–232, 2011.
- Hassinen, V. H., Tuomainen, M., Peräniemi, S., Schat H., Kärenlampi, S. O., Tervahauta, A. I. Metallothioneins 2 and 3 contribute to the metal-adapted phenotype but are not directly linked to Zn accumulation in the metal hyperaccumulator, *Thlaspi caerulescens*. **Journal Experimental Botany**, 60: 187-196, 2009.
- Kochian, L. V. Cellular Mechanisms of Aluminum Toxicity and Resistance in Plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 46: 237-60, 1995.
- Krämer, U. Metal Hyperaccumulation in Plants. **Annual Review of Plant Biology**, 61: 517-534, 2010.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., Ronce, O. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 41: 321-350, 2010.
- Moradi, A. B., Conesa, H. M., Robinson, B. H., Lehmann, E., Kaestner, A., Schulin, R. Root responses to soil Ni heterogeneity in a hyperaccumulator and a non-accumulator species. **Environmental Pollution**, 157: 2189–2196, 2009.
- Mozeto, A. A. **Química atmosférica: a química sobre nossas cabeças**. Caderno Temático Química Nova na Escola, 1: 41-49, 2001.
- Nobre, C. A, Sampaio, G., Salazar, L. Mudanças climáticas e Amazônia. **Ciência e Cultura**, 59: 22-27, 2007.
- Pilon-Smits, E. Phytoremediation. **Annual Review of Plant Biology**, 56: 15-39, 2005.
- Rajkumar M., Sandhya S., Prasad M. N. V., Freitas H. Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. **Biotechnology Advances**, 30: 1562–1574, 2012.
- Robinson, N. J., Tommey, A. M., Kuske, C. and Jackson, P. J. Plant metallothioneins, **Biochemistry Journal**, 295: 1-10, 1993.
- Salt, D. E., Smith, R. D., Raskin, I.. Phytoremediation. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 49: 643-668, 1998.
- Sarma, H., 2011. Metal Hyperaccumulation in Plants: A Review Focusing on Phytoremediation Technology. **Journal of Environmental Science and Technology**, 4: 118-138, 2001.
- Schwarzenbach, R. P., Egli, T., Hofstetter, T. B., Gunten, Uv., Wehrli, B. Global Water Pollution and Human Health. **Annual Review of Environment and Resources**, 35: 109-136, 2010.

Livros:

- Eichhorn, S. E., Evert, R. F., Raven, P. H. **Biologia Vegetal** - 8ª Edição. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014, 876 p.
- Fearnside, P. M. **A Floresta Amazônica nas mudanças globais**. Manaus: INPA, 2003, 134 p.
- Forman, H. J., Fukuto, J., Torres, M. **Signal Transduction by Reactive Oxygen and Nitrogen Species: Pathways and Chemical Principles**. New York: Kluwer Academic Publishers, 2004, 411 p.
- Fritsche-Neto, R., Borém, A. **Melhoramento de Plantas para Condições de Estresses Abióticos**. Viçosa: Editora UFV, 2011, 250 p.
- Gilbert, D. L., Colton, C. A. **Reactive Oxygen Species in Biological Systems: An Interdisciplinary Approach**. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999, 707 p.
- Kvesitadze, G., Khatishashvili, G., Sadunishvili, T., Ramsden, J. J. **Biochemical Mechanisms of Detoxification in Higher Plants: Basis of Phytoremediation**. Berlin: Springer-Verlag, 2006, 262 p.
- Läuchli, A., Lüttge, U. **Salinity: Environment - Plants - Molecules**. New York: Kluwer Academic Publishers, 2004, 552 p.
- Louzada, J. N. C., Bonetti, R. Z., Schilindwein, M. N. **Bioindicadores de qualidade e de impacto ambiental**. Lavras: UFLA/FAEPE, 2001. 39p.
- Madhava Rao, K.V., Raghavendra, A. S., Reddy, K. J. **Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants**. Dordrecht: Springer, 2006, 345 p.
- Pessarakli, M. **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker, Inc., 1999, 1198 p.
- Pinto, C. A. B. P., Santos, J. B., Ramalho, M. A. P. **Domesticação e Melhoramento de Plantas Medicinais - Textos Acadêmicos**. Lavras: EDUFLA, 2001. 39 p.
- Rai A. K., Takabe, T. **Abiotic Stress Tolerance in Plants Toward the Improvement of Global Environment and Food**. Dordrecht: Springer, 2006, 267 p.
- Sheehan, D. **Bioremediation Protocols**. In. **Methods in biotechnology**, Berlin: Springer, 2009, 339 p.
- Smirnoff, N. **Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants** (Biological Sciences Series). Oxford, Wiley-Blackwell, 2005, 320 p.
- Storey, K. B., Storey, J. M. **Environmental Stressors and Gene Responses**. Amsterdam: Elsevier Science, 2000, 304 p.
- Willey, N. **Phytoremediation: Methods and Reviews**. Totowa: Humana Press Inc., 2007, 516 p.

Internet:

<https://pt.wikipedia.org>

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)

