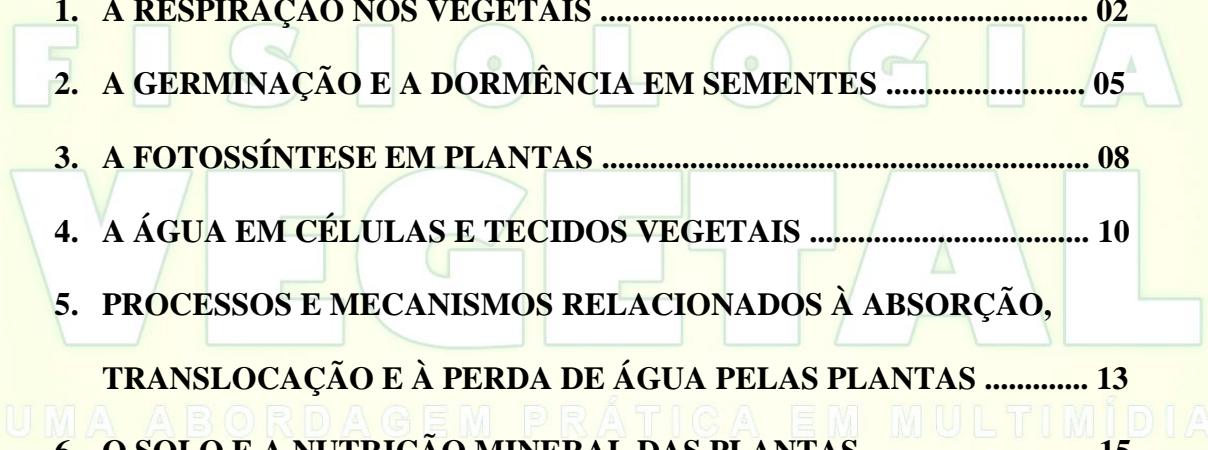




Fisiologia Vegetal: uma abordagem prática em multimídia



Índice dos Subtópicos:

- 
1. A RESPIRAÇÃO NOS VEGETAIS 02
 2. A GERMINAÇÃO E A DORMÊNCIA EM SEMENTES 05
 3. A FOTOSÍNTESE EM PLANTAS 08
 4. A ÁGUA EM CÉLULAS E TECIDOS VEGETAIS 10
 5. PROCESSOS E MECANISMOS RELACIONADOS À ABSORÇÃO,
TRANSLOCAÇÃO E À PERDA DE ÁGUA PELAS PLANTAS 13
 6. O SOLO E A NUTRIÇÃO MINERAL DAS PLANTAS 15
 7. O CRESCIMENTO, A DIFERENCIAÇÃO E O DESENVOLVIMENTO
NOS VEGETAIS 17

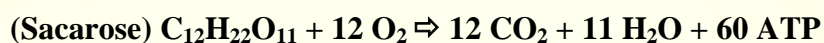
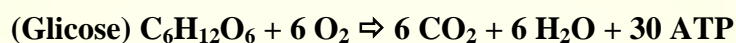


Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



1. A RESPIRAÇÃO NOS VEGETAIS

Na respiração, compostos orgânicos reduzidos (substratos) são mobilizados e oxidados de maneira controlada, sendo a energia livre produzida/liberada utilizada para a síntese de ATP (principal coenzima celular armazenadora de energia). Os substratos respiratórios são armazenados nas plantas na forma de carboidratos, especialmente amido, sacarose e hemicelulose. Outra fonte de energia são os lipídios, particularmente os óleos (triglicerídios). Eventualmente, outras substâncias, como os ácidos orgânicos e os aminoácidos, também são utilizadas como substratos. Todas as moléculas orgânicas têm origem primária na fotossíntese e a respiração é um processo que possibilita a liberação da energia previamente armazenada pela transformação da energia eletromagnética da luz em energia química. O processo da respiração aeróbica é resumido pelas equações a seguir, tendo como substratos a glicose ou a sacarose:



As moléculas de glicose ou de sacarose são oxidadas na respiração. Nas reações, átomos de hidrogênio são removidos desses carboidratos, sendo, posteriormente, combinados com o oxigênio que, por sua vez, é reduzido a água. Durante a respiração, os elétrons vão de níveis mais altos de energia para níveis mais baixos, liberando, assim, energia para a síntese de ATP. Parte da energia química produzida é transformada em calor, promovendo o aquecimento celular e do organismo. Além da respiração aeróbica, cujo rendimento energético (produção de ATP) é maior do que na anaeróbica, a respiração celular também pode ocorrer em ausência de oxigênio (fermentação).

A degradação das moléculas de glicose/sacarose na respiração é fundamentalmente um processo de oxirredução. Enzimas do grupo das oxirredutases, incluindo-se principalmente desidrogenases e oxigenases, atuam em diversos passos da sequência degradativa. A respiração aeróbica é um dos processos mais importantes do metabolismo primário. Ela envolve três etapas distintas: a glicólise, o ciclo de Krebs e a cadeia de transporte de elétrons (CTE).

A glicólise, primeira etapa da respiração, é um processo oxidativo citoplasmático e plastídico que não depende diretamente do oxigênio para ocorrer. A glicólise aeróbica apresenta como produto final o piruvato, podendo também gerar intermediários metabólicos importantes e um saldo energético de duas moléculas de ATP produzidas por molécula de glicose oxidada. Ao final da glicólise, os intermediários formados podem apresentar diferentes encaminhamentos, dependendo das necessidades metabólicas e, principalmente, da disponibilidade de oxigênio (O_2) no meio. Na atmosfera terrestre, a concentração de O_2 encontra-se próxima a 21%. Todavia, em ambientes aquáticos e no solo, sua concentração é menor. Quando a concentração de oxigênio no ambiente se reduz para 2-3% (hipoxia) ou para 0% (anoxia), o processo respiratório normal, envolvendo o ciclo de Krebs e a CTE, é interrompido, ocorrendo a ativação do metabolismo fermentativo.

A fermentação é um processo metabólico de baixa eficiência, uma vez que o número de moléculas de ATP produzidas por molécula de glicose oxidada cai de 30, na respiração aeróbica, para apenas duas na anaeróbica. Além disso, a fermentação resulta na formação de substâncias tóxicas para o metabolismo celular, causando senescência e morte dos tecidos afetados em indivíduos que não possuem adaptações aos ambientes com

tensões reduzidas ou privados de oxigênio. No processo fermentativo, as moléculas de piruvato são transformadas em lactato (fermentação láctica) ou em acetaldeído, por meio de uma reação química que libera CO_2 . O acetaldeído é, então, convertido em etanol (fermentação alcoólica). Em plantas, a fermentação alcoólica predomina sobre a láctica. Tanto o lactato quanto o etanol são tóxicos para as células, devendo ser rapidamente eliminados para não causarem danos metabólicos. As plantas evitam a anoxia/hipoxia pelo desenvolvimento de adaptações morfológicas, como os aerênquimas, pneumatóforos e/ou lenticelas.

Na glicólise, a oxidação da glicose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) é incompleta e resulta na produção de NADH, ATP e piruvato ($\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$). O piruvato é uma molécula ainda reduzida e que apresenta grande quantidade de energia em suas ligações químicas. A oxidação completa da glicose envolve a transferência do piruvato para a matriz mitocondrial. O piruvato, no interior das mitocôndrias, é oxidado em uma série de reações bioquímicas denominadas ciclo de Krebs, em homenagem ao cientista alemão Hans Adolf Krebs que, em 1937, elucidou o ciclo do ácido cítrico, também conhecido como ciclo dos ácidos tricarbóxicos.

Cada molécula de piruvato oxidada no ciclo de Krebs gera três moléculas de CO_2 (local de produção desse gás na respiração aeróbica) e uma de ATP. Os elétrons liberados nas reações oxidativas são utilizados para produzir moléculas de NADH e FADH_2 . Diversas enzimas desidrogenativas estão envolvidas no funcionamento do Ciclo de Krebs (*piruvato desidrogenase, malato desidrogenase, succinato desidrogenase, oxoglutarato desidrogenase*, etc.). O NADH é o principal agente redutor (fonte de elétrons) da cadeia de transporte de elétrons (CTE) da respiração. Como, ao final da glicólise, são produzidas duas moléculas de piruvato, o ciclo de Krebs precisa de dois giros para a oxidação completa da glicose, liberando CO_2 . Portanto, todos os produtos desse ciclo são formados em dobro (6 moléculas de CO_2 , 8 moléculas de NADH, 2 moléculas e FADH_2 e 2 moléculas de ATP).

Na CTE, os elétrons são transportados através de pelo menos quatro complexos proteicos, o que resulta na transferência de prótons (H^+) para o espaço intermembranas e, conseqüentemente, na formação do gradiente de potencial eletroquímico (força próton-motora), utilizado para a síntese de ATP. O ATP é formado quando os H^+ retornam do espaço intermembranas para a matriz mitocondrial através do complexo proteico denominado ATP-sintase (F_0F_1 -ATP-sintase), em mecanismo proposto por Peter Mitchell na conhecida Teoria Quimiosmótica. Estimativas indicam que a cada 3H^+ que retornam à matriz mitocondrial, passando através do complexo ATP-sintase, uma molécula de ATP é formada.

Além dos quatro complexos proteicos, as mitocôndrias vegetais também apresentam, pelo menos, mais quatro proteínas adicionais que participam da transferência de elétrons até o oxigênio. Estudos recentes comprovaram que as mitocôndrias vegetais apresentam uma via auxiliar para o fluxo de elétrons, denominada oxidase alternativa (AOX), que consegue receber elétrons sem passar por complexos proteicos inibidos por cianeto, mantendo o fluxo de elétrons até o O_2 formando H_2O . Essa via tem importância metabólica e adaptativa, envolvendo o aquecimento de certas plantas ou de porções delas, permitindo o aumento da temperatura em climas frios e a liberação de odores atrativos para polinizadores, como observado em algumas espécies da família das Aráceas.

A análise do rendimento da respiração aeróbica mostra que são produzidas aproximadamente 30 moléculas de ATP para cada molécula de glicose oxidada. Comparativamente ao observado na fermentação, cujo saldo energético é de apenas 2 moléculas de ATP por molécula de glicose oxidada, tem-se um rendimento 15 vezes maior na respiração aeróbica. O menor rendimento da fermentação foi observado por Louis Pasteur, em seus estudos com micro-organismos anaeróbicos facultativos. Ele

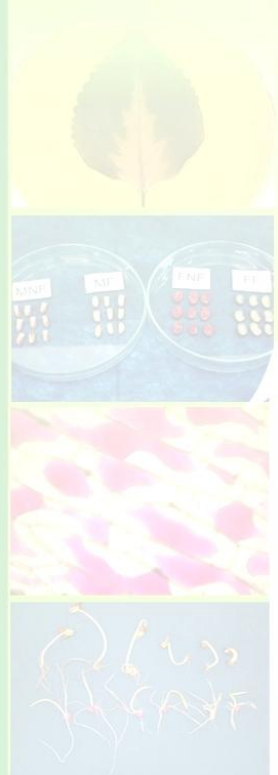
percebeu que quando os micro-organismos eram cultivados em ausência de oxigênio, o consumo de glicose era mais elevado do que sob condições aeróbicas, o que, posteriormente, ficou conhecido como “Efeito Pasteur”.



FISILOGIA VEGETAL

UMA ABORDAGEM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



2. A GERMINAÇÃO E A DORMÊNCIA EM SEMENTES

As sementes são estruturas reprodutivas que contribuem para perpetuação das espécies vegetais em diferentes condições ambientais, muitas das quais as plantas, após a germinação, não conseguem sobreviver. As sementes, em estado de latência (quiescência), ou mesmo de dormência, apresentam taxas respiratórias reduzidas. Após a embebição (reidratação), caso a semente não apresente dormência, a taxa respiratória aumenta, ativando o processo germinativo. 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 imediatos da respiração. A produção de giberelinas nos tecidos do embrião e em outras partes das sementes também é estimulada em resposta à embebição. As giberelinas ativam a síntese *de novo* de enzimas hidrolíticas e fosforolíticas, utilizando como substratos os aminoácidos liberados pela hidrólise de proteínas de reserva armazenadas na camada de aleurona (cereais) e em outras partes das sementes (endosperma).

Quando recém-colhidas, as sementes nem sempre germinam de imediato. Algumas delas passam, logo após a dispersão, por um período de dormência, que se caracteriza pela incapacidade de germinação, mesmo que as condições ambientais estimuladoras desse processo estejam disponíveis. Por sua vez, a quiescência é um fenômeno que se caracteriza pela não germinação das sementes devido à falta de estímulos ambientais necessários a sua ativação. A dormência em sementes tem caráter adaptativo, uma vez que ela, geralmente, impede a germinação sob condições adversas para a espécie. A dormência é comum em espécies não domesticadas, sendo, entretanto, indesejável em sementes de espécies agrícolas cultivadas, que devem germinar rapidamente em resposta a condições ambientais favoráveis, evitando, assim, a concorrência de espécies invasoras.

A dormência primária (natural) é resultante de mecanismos que impedem a germinação das sementes em condições ambientais desfavoráveis ou que atrasam o processo, aumentando as possibilidades de dispersão e, conseqüentemente, minimizando a competição intraespecífica. A dormência primária é controlada por fatores relacionadas à casca (tegumento), ao embrião ou a ambos. A escarificação é o procedimento utilizado para se eliminar a dormência tegumentar, podendo ser realizada pelo tratamento das sementes com ácidos (escarificação química), água quente (escarificação térmica), impactos e lixas (escarificação mecânica), etc. Tais procedimentos fazem com que o material que compõe a estrutura do tegumento seja enfraquecido, arranhado e/ou quebrado, facilitando a embebição e o posterior lançamento da radícula ou da parte aérea.

A dormência embrionária pode ser devida a fatores relacionados ao próprio embrião, ao tegumento e/ou a outras partes internas à casca das sementes, principalmente ao endosperma. Algumas espécies apresentam concentrações elevadas de substâncias inibidoras de germinação, como, por exemplo, as Rosaceae (maçã, pera, etc.), que acumulam níveis elevados de compostos cianogênicos em suas sementes. Outras espécies acumulam substâncias hidrossolúveis que inibem a germinação, como os fenóis e as cumarinas. Na maioria das espécies, a principal substância controladora da dormência primária é o ácido abscísico (ABA). O período de dormência também parece estar relacionado à necessidade de desidratação das sementes ortodoxas, cuja capacidade de germinação aumenta após a sua umidade ser reduzida. Além disso, a dormência também evita a germinação das sementes antes da dispersão, ainda no interior dos frutos.

Em certas espécies, é o embrião que se encontra dormente, fato normalmente relacionado ao desenvolvimento incompleto do eixo embrionário. Esse fenômeno é comum em algumas espécies como o pessegueiro e a erva-mate, por exemplo, cujas

sementes exigem a prática da estratificação para germinar. O procedimento da estratificação consiste na exposição das sementes a temperaturas baixas (7-10°C), até que o embrião complete o seu desenvolvimento, o que ocorre entre 15-30 dias. O processo de estratificação proporciona, artificialmente, as condições ambientais necessárias à pós-maturação das sementes, permitindo a quebra da dormência fisiológica/morfológica do embrião. Posteriormente, as sementes são colocadas para germinar sob temperaturas acima de 20°C, indicando que as temperaturas da estratificação diferem daquelas ideais ao processo germinativo.

Além da água e da temperatura, em algumas espécies, a germinação das sementes também é influenciada pela luz. As sementes que germinam somente em presença de luz são classificadas como fotoblásticas positivas, enquanto aquelas que germinam somente no escuro são denominadas fotoblásticas negativas. Existem, ainda, sementes neutras (não-fotoblásticas), cuja germinação ocorre tanto na presença de luz quanto no escuro. As diferenças de germinação em resposta à luz estão associadas ao fitocromo, pigmento encontrado nas sementes e em todos os órgãos da planta.

O fitocromo é uma cromoproteína que se apresenta sob duas formas fotorreversíveis. Em plantas estioladas, o fitocromo encontra-se predominantemente na forma que absorve a luz vermelha, denominada fitocromo vermelho (F_V). Essa é a forma de fitocromo sintetizada pelas plantas. A forma F_V , que é azulada, é rapidamente convertida pela luz vermelha (V) para a forma que absorve luz vermelho-longo, denominada fitocromo vermelho-longo (F_{VL}), que, por sua vez, é verde-azulada. A forma F_{VL} pode ser convertida rapidamente de volta para a forma F_V pela ação da luz vermelho-longo (VL), ou, lentamente, no escuro. A fotorreversibilidade é a principal propriedade do fitocromo.

Embora as duas formas de fitocromo sejam referidas pelos seus picos máximos de absorção no vermelho (V) ou no vermelho-longo (VL), os espectros de absorção do F_V e do F_{VL} se sobrepõem significativamente na região do vermelho, sendo que a forma F_V também absorve uma pequena quantidade de luz na região do VL. Em função disso, há um equilíbrio dinâmico entre as duas formas de fitocromo, fazendo com que a proporção do F_{VL} , após a irradiação com luz monocromática V, seja de apenas 85% e não de 100%, como seria esperado caso os espectros não se sobrepusessem. De modo similar, uma pequena quantidade da luz V absorvida pela forma F_{VL} impossibilita a conversão de todo o F_{VL} para a forma F_V em resposta à luz monocromática VL. Em vez disso, um equilíbrio de 97% de F_V e de 3% de F_{VL} é alcançado. A proporção entre as formas ativas e inativas do fitocromo, após saturação com as luzes V ou VL, é denominada estado de fotoequilíbrio.

Algumas espécies domesticadas e grande número de espécies selvagens apresentam o fenômeno de fotoblastismo, o que, para muitas delas, está relacionado à inibição da germinação em ambientes escuros ou sombreados. A ação do fitocromo é bastante especializada, uma vez que esse pigmento consegue “detectar” não apenas a presença de luz (intensidade), mas, principalmente, a qualidade da radiação que chega ao ambiente onde as sementes se encontram. Essa capacidade explica, por exemplo, o aparecimento de diferentes espécies de plantas em áreas submetidas à preparação do solo para plantios (aração/gradagem) e, também, após desmatamentos, que, respectivamente, expõe sementes soterradas e altera a qualidade espectral incidente sobre as sementes embebidas.

O vigor é um dos parâmetros fisiológicos mais sensíveis para se avaliar a qualidade das sementes. Sua determinação permite a detecção de possíveis diferenças na qualidade de lotes de sementes que apresentem poder germinativo semelhante e que podem exibir comportamentos distintos em condição de campo ou mesmo durante o

armazenamento. O vigor de uma semente pode ser entendido como o potencial para uma emergência rápida e uniforme e para o desenvolvimento de plântulas normais, sob uma ampla faixa de condições de campo. O vigor se reduz naturalmente com o passar do tempo, embora a perda de vigor seja influenciada pelas condições de armazenamento/manutenção das sementes. A longevidade das sementes está intimamente relacionada à manutenção do vigor. Existem relatos de sementes germinando após mais de 150 anos em espécimes mantidos em herbários, assim como casos ainda mais impressionantes, envolvendo a germinação de sementes soterradas em regiões turfosas por mais de um século. Características comuns a esses ambientes são pequena variação na UR do ar e na temperatura, fatores que contribuem para a redução da atividade metabólica e, conseqüentemente, para o aumento da longevidade das sementes.

FISILOGIA VEGETAL

UMA ABORDAGEM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



3. A FOTOSÍNTESE EM PLANTAS

A fotossíntese é o processo pelo qual as plantas convertem energia luminosa em energia química, transformando dióxido de carbono (CO₂) e água (H₂O) em compostos orgânicos reduzidos (açúcares), liberando oxigênio gasoso (O₂). Na fotossíntese, a radiação eletromagnética da luz é utilizada para disponibilizar os elétrons das moléculas de água (por meio da fotoxidação/fotólise da água), que são utilizados na redução do NADP⁺ a NADPH+H⁺, gerando, paralelamente, energia para síntese de ATP. O NADPH+H⁺ e o ATP são, então, usados para reduzir CO₂ a carboidratos (açúcares), com ganho líquido de energia química. O processo como um todo pode ser resumido pela equação abaixo:



Para ser utilizada pelos sistemas vivos, a energia luminosa deve ser absorvida pelos pigmentos dos cloroplastos. Cada pigmento absorve uma ou mais faixas de comprimento de onda e transmite e/ou reflete os comprimentos de onda não absorvidos. A clorofila é o pigmento responsável pela coloração das folhas, absorvendo radiação luminosa principalmente nas faixas do azul/violeta e do amarelo/vermelho. Como a maior parte da radiação na faixa do verde é refletida pelas clorofilas, as folhas apresentam essa tonalidade.

Os principais pigmentos da fotossíntese são as clorofilas. Apenas as clorofilas *a* especiais (P₆₈₀ e P₇₀₀), localizadas nos centros de reação dos fotossistemas, participam diretamente das reações de transferência de elétrons. A clorofila *b* e os carotenoides são pigmentos acessórios das “antenas” dos fotossistemas, atuando indiretamente, ampliando a faixa de radiação absorvida e canalizando e/ou transferindo a energia luminosa às clorofilas *a* especiais. As moléculas das clorofilas são lipossolúveis e encontram-se associadas às membranas dos tilacoides, no interior dos cloroplastos. Os carotenoides (carotenos e xantofilas) são pigmentos solúveis em lipídios. Eles apresentam coloração vermelha, laranja ou amarela. Assim como as clorofilas, os carotenoides encontram-se associados às membranas dos tilacoides. Em folhas verdes, a coloração dos carotenoides frequentemente é mascarada pela abundância das clorofilas, mas, durante a senescência foliar, os carotenoides tornam-se visíveis quando as clorofilas são degradadas.

A fase fotoquímica da fotossíntese é considerada a etapa inicial do processo. A luz absorvida pelos pigmentos das antenas dos fotossistemas é transferida para os centros de reação, possibilitando o funcionamento da cadeia de transporte de elétrons, o que resulta na produção de NADPH+H⁺ e ATP (fotofosforilação acíclica). Em determinadas condições, parte dos elétrons retorna à cadeia de transporte de elétrons, permitindo a produção de ATP sem a formação de poder redutor (fotofosforilação cíclica). O ATP e, especialmente, o NADPH+H⁺, gerados na fase fotoquímica, são utilizados na etapa bioquímica, possibilitando a redução do CO₂ a açúcares. O processo fotoquímico resulta, portanto, na conversão da energia luminosa em energia química. A fase bioquímica ou enzimática envolve a transformação do CO₂ em açúcares, processo que ocorre no ciclo de Calvin, utilizando o ATP e NADPH+H⁺ provenientes da fase fotoquímica. O processo fotoquímico é afetado principalmente pela luz. Por sua vez, os processos bioquímicos são afetados principalmente pela temperatura. O processo físico de transporte do CO₂ por difusão do ar externo até os locais de reação, no estroma dos cloroplastos, pode ser influenciado por diversos fatores, principalmente pela temperatura do ar, concentração de CO₂ na atmosfera e pelas condições de luminosidade e de umidade, que apresentam influência sobre a abertura dos estômatos.

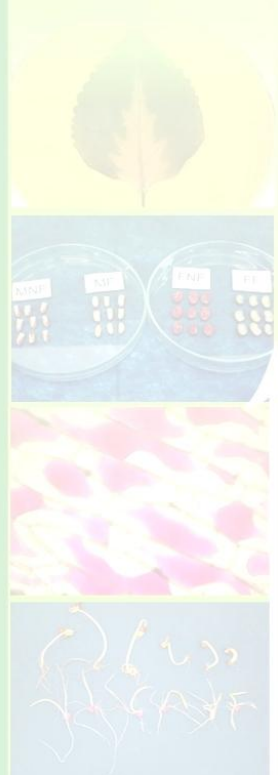
O estado hídrico das folhas (potencial hídrico) tem efeitos indiretos sobre a fotossíntese, influenciando o transporte do CO_2 via estômatos, estruturas que opõem menor ou maior resistência ao fluxo de gases e vapor de água entre o interior da folha e o meio externo. Os estômatos são, portanto, reguladores tanto da fotossíntese quanto da transpiração.



FISILOGIA VEGETAL

UMA ABORDAGEM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



4. A ÁGUA EM CÉLULAS E TECIDOS VEGETAIS

Nas plantas superiores as células são circundadas por membranas que delimitam o protoplasto (plasmalema), o vacúolo (tonoplasto) e as organelas. Investigações a respeito da composição química, da ultraestrutura e das funções das membranas indicam que todas possuem características comuns. A composição química mostra que a maioria das membranas apresenta cerca de 60% de proteínas e 40% de lipídios. Quanto à ultraestrutura, não se conhecem ainda, ao certo, sua arquitetura e os tipos de força que causam a coesão dos constituintes proteicos e lipídicos, sendo o modelo do “mosaico-fluido” o mais aceito para explicar a organização das membranas celulares. Com relação às suas funções, sabe-se que elas apresentam permeabilidade seletiva em relação às moléculas e aos íons. Essa seletividade está, provavelmente, associada à natureza dessas partículas, à ultraestrutura da própria membrana e à disponibilidade de energia metabólica.

As membranas apresentam poros através dos quais a taxa de difusão das moléculas hidrofílicas é inversamente proporcional ao seu tamanho. A entrada de partículas hidrofóbicas, de acordo com o “modelo lipídico” da membrana, esta associada à solubilidade delas nos lipídios. Esse modelo funciona até certo ponto, uma vez que algumas substâncias ionizadas e muitas moléculas atravessam as membranas celulares contra o gradiente de potencial eletroquímico, ou seja, por transporte ativo, se ajustando, portanto, ao modelo do “mosaico fluido” da ultraestrutura das membranas.

As moléculas podem atravessar as membranas por diferentes mecanismos. Na difusão livre, as partículas seguem o gradiente de potencial eletroquímico e se movem livremente do interior para o exterior celular ou vice-versa, alcançando um equilíbrio. Esse processo é afetado pela solubilidade das partículas na fase lipídica (quanto mais lipofílicas, maior a sua penetração na membrana) ou pelo grau de ionização da partícula (quanto menos ionizada, mais fácil a passagem através da membrana). Na difusão facilitada, admite-se que a substância se combina com uma molécula transportadora no interior da membrana celular, atravessa-a e é liberada no meio interno, voltando o transportador a recarregar-se no meio externo. Nesse caso, a taxa de transporte da substância, ao longo do gradiente de potencial eletroquímico, é mais rápida do que a prevista pelo tamanho molecular e pela sua solubilidade em lipídios. Acredita-se que essas substâncias sejam transportadas por proteínas. O transporte ativo envolve principalmente a movimentação de íons minerais e metabólitos insolúveis em lipídios, especialmente os açúcares, aminoácidos e ácidos orgânicos, que entram e saem da célula ou de seus compartimentos por meio de processos envolvendo uma combinação reversível com ATPases das membranas. O movimento ocorre contra o gradiente de potencial eletroquímico, com gasto de energia metabólica (ATP), levando ao acúmulo da substância no meio interno. Todavia, o acúmulo de uma substância não significa necessariamente que houve transporte ativo.

Os níveis de saturação hídrica em tecidos vegetais podem ser determinados pelo potencial hídrico ou pela avaliação do conteúdo relativo de água. O potencial hídrico é determinado levando-se em conta o potencial químico da água, uma expressão quantitativa da energia livre associada a essa molécula. Em termodinâmica, a energia livre é uma medida da capacidade para realizar trabalho. Portanto, 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 dessa mesma substância no estado padrão. Por convenção, estabeleceu-se que o potencial químico da água pura (estado padrão em que somente existem moléculas de H₂O) é 0 (zero). Essa situação inexistente em sistemas biológicos, representando uma condição teórica de máxima energia livre e, portanto, máxima capacidade para realizar trabalho. Nas células vivas, devido a diversas

interações, a energia livre da água é reduzida e, portanto, os valores dos seus potenciais são negativos. Assim, o potencial hídrico de 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), acompanhado de w (*water*, água em inglês), representando uma medida da energia livre da água por unidade de volume ($J m^{-3}$). Essas medidas são estimadas em unidades de pressão, utilizando-se, atualmente, o Pascal (Pa) ou, mais especificamente, o Mega Pascal (MPa) como unidade.

Na maioria dos processos fisiológicos, o grau de saturação hídrica das células é muito importante. Porém, essas células nem sempre se encontram inteiramente saturadas, o que acarreta a formação de forças motoras para o fluxo de água através de tecidos ou de órgãos da planta. Diversas relações têm sido feitas entre o estado hídrico das células ou tecidos e a energia livre da água. Essa energia é afetada por fatores físico-químicos ou meramente mecânicos, como a rigidez da parede celular, por exemplo. A concentração de solutos no vacúolo determina o potencial de solutos (Ψ_s), enquanto a pressão hidrostática, condicionada pela parede celular, determina o potencial de pressão ou de parede (Ψ_p). O potencial mátrico ou matricial (Ψ_m) é afetado pela quantidade de coloides presentes no citossol (como proteínas), nos plastídios (amido) ou de estruturas micelares, constituintes da parede celular. Todos esses potenciais compõem o potencial hídrico total (Ψ_w) da célula ou do tecido, interferindo na sua capacidade de ganhar ou perder água. A equação (1), a seguir, apresenta os principais componentes do potencial hídrico total (Ψ_w):

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m \quad (1)$$

Uma terminologia equivalente a dos potenciais também é usada no estudo de relações hídricas. Nela, os componentes do potencial hídrico são expressos em termos de pressão. Nessa terminologia, o potencial hídrico é representado conforme a equação (2), em que: potencial osmótico $\Psi_s = -\pi$ (pressão osmótica), potencial mátrico $\Psi_m = -\tau$ (pressão mátrica) e potencial de parede $\Psi_p = P$ (pressão de parede).

$$\Psi_w = P - \pi - \tau \quad (2)$$

A maior parte dos métodos utilizados para determinação de cada um desses componentes não são precisos, especialmente aqueles que utilizam medições indiretas. Dentre os métodos existentes, alguns se baseiam na compensação da fase líquida, com destaques para o densimétrico (Scharadakow), o refratométrico, o volumétrico e o de variação de peso ou de comprimento de células ou segmentos vegetais. Todos eles implicam na transferência de água entre as amostras e soluções-teste com concentrações conhecidas.

O potencial de soluto (Ψ_s) pode ser determinado mediante o emprego de microscopia óptica (método da plasmólise-limite ou incipiente) ou pela medição direta da concentração osmótica do suco celular (métodos psicométrico, refratométrico ou criométrico). Para soluções diluídas de substâncias indissociáveis, como a sacarose, por exemplo, o potencial osmótico pode ser estimado pela equação de Van 't Hoff, apresentada a seguir:

$$\Psi_s = -RTC_s, \text{ em que:}$$

R = constante dos gases ($8,32 J mol^{-1} K^{-1}$); **T** = temperatura absoluta em Kelvin ($273 + \text{temperatura em } ^\circ C$); **C_s** = concentração de solutos na solução expressa em osmolalidade (moles de soluto L^{-1} de água). O sinal negativo na equação indica que os

solutos dissolvidos reduzem o potencial hídrico (energia livre da água) da solução em relação ao Ψ_w^* (água pura).

O potencial de pressão ou de parede (Ψ_p) pode ser estimado quando conhecidos o Ψ_w e o Ψ_s . Como a água nas células vivas tem comumente sua energia livre reduzida e, portanto, o potencial hídrico tem valor negativo, o potencial de pressão tem, geralmente, valor positivo.

A determinação do potencial mátrico (Ψ_m) implica na quantificação da água “presa” em decorrência dos fenômenos de embebição ou de adsorção às superfícies (matrizes). Em sistemas biológicos, os métodos para essas determinações são muito refinados e, por isso, pouco utilizados em estudos de relações hídricas. Em sistemas físicos, todavia, a determinação do Ψ_m é simples, podendo ser utilizada para se ilustrar a importância desse componente ao nível celular.

FISILOGIA VEGETAL

UMA ABORDAGEM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



5. PROCESSOS E MECANISMOS RELACIONADOS À ABSORÇÃO, TRANSLOCAÇÃO E PERDA DE ÁGUA PELAS PLANTAS

A divisão de funções nos organismos vegetais multicelulares requer um sistema eficiente de transporte a longas distâncias, tanto para os produtos fotossintéticos quanto para as matérias-primas necessárias à manutenção e ao crescimento. Nas plantas, os sistemas de transporte a longas distâncias são o xilema, onde se movimentam água e especialmente solutos inorgânicos na direção da corrente transpiratória, e o floema, que transporta principalmente solutos orgânicos, nas direções basípeta e acrópeta. Solutos inorgânicos também podem se mover no floema, assim como alguns solutos orgânicos são transportados no xilema. Também é possível a transferência lateral de água e solutos entre esses dois sistemas de condução.



No xilema, o fluxo da seiva ocorre em resposta ao gradiente de potencial hídrico gerado pela transpiração (ou corrente transpiratória). No floema, o fluxo tem como força motriz o gradiente de pressão hidráulica. Esse gradiente é formado pela entrada de solutos nos terminais do floema (carregamento de sacarose) nas fontes, especialmente nas folhas, com consequente absorção de água (devido ao gradiente de Ψ_w), e pela saída dos solutos (descarregamento) dos terminais do floema localizados nos drenos, com perda de água para os tecidos adjacentes. A seiva do floema encontra-se sob pressão positiva, enquanto a seiva do xilema se mantém na maior parte do tempo sob tensão (pressão negativa).

O fluxo de água no contínuo solo-planta-atmosfera ocorre na forma líquida, no solo e na planta, e na forma de vapor, da planta para a atmosfera. Se o ar não está normalmente saturado, o fluxo ocorre na direção solo-atmosfera. Na verdade, os potenciais hídricos na atmosfera são muito baixos, o que gera a força motora para o transporte de água no sistema, uma vez que as partes úmidas expostas, particularmente as folhas, ao perderem água, têm o seu potencial hídrico reduzido. Forma-se, assim, um gradiente de potencial hídrico decrescente, do solo para a atmosfera, com o fluxo de água na mesma direção. Todavia, o fluxo não depende unicamente das diferenças de potenciais (gradientes), mas também das resistências encontradas no percurso. Em qualquer seção do trajeto, o fluxo (J_w) é proporcional à diferença de potenciais ($\Delta\Psi$) e inversamente proporcional às resistências (R), conforme ilustra a equação a seguir:

$$J_w = \frac{-\Delta\Psi}{\Sigma R}$$

Na fase gasosa, o fluxo de água é diretamente proporcional às diferenças de concentração (pressão de vapor) e não às diferenças de potencial, visto que, nessa fase, os potenciais não são linearmente relacionados às concentrações de água. Os valores do Ψ_w na atmosfera são muito baixos e, por isso, de difícil manipulação. O déficit de pressão de vapor é um parâmetro mais prático e compreensível, sendo, por isso, empregado para estimar o potencial hídrico na atmosfera. Em equilíbrio, ou seja, quando a absorção e a perda de água se equivalem, o fluxo é igual em qualquer das seções do sistema. Se as resistências são diferentes nas várias partes da cadeia, as quedas de potenciais necessárias para mover a água, em cada seção, também deverão ser diferentes.

A taxa de fluxo de água no solo depende de dois fatores: do gradiente de pressão e da condutividade hidráulica do solo. A condutividade hidráulica é uma medida da facilidade com que a água se move pelo solo, variando em resposta ao tipo de solo (arenoso ou argiloso) e com o conteúdo de água disponível. Na planta, a resistência total ao fluxo de água corresponde à soma de diversas resistências (fluxos em série) e



condutâncias (fluxos paralelos). Algumas resistências atuam na fase líquida, enquanto outras na fase gasosa (mesofilo, epiderme). A resistência do ar corresponde àquela da camada de ar estacionário, denominada camada limítrofe, localizada entre a superfície foliar e o ar turbulento.

Os fatores que afetam a absorção e a perda de água pela planta atuam modificando os potenciais ou fazendo variar as resistências. Ordinariamente, as resistências suscetíveis a variações são a resistência estomática e a resistência do ar (camada limítrofe). A resistência principal é a estomática, por ser a única regulável em curto prazo pela planta e que pode exercer certo grau de controle sobre a transpiração.

A resistência estomática age em paralelo com a resistência cuticular (soma de condutâncias), constituindo a resistência epidérmica. Como a resistência cuticular é muito alta (baixa condutância), sua contribuição no controle do fluxo de vapor de água (transpiração) é negligenciável. Daí o fato de a transpiração estomática corresponder a maior parte da transpiração total.

Além da perda de água por transpiração, as plantas também podem perder água na forma líquida (gutação ou sudação). Embora não ocorra em todas as plantas, esse fenômeno pode ser observado em certas espécies herbáceas e em espécies arbóreas de pequeno porte, exigindo, entretanto, para a sua ocorrência, um suprimento abundante de água no solo, uma umidade relativa do ar elevada e uma baixa transpiração.

FISILOGIA VEGETAL

UMA ABORDAGEM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA



Paulo H. P. Peixoto (Coord.)



6. O SOLO E A NUTRIÇÃO MINERAL DAS PLANTAS

Além dos elementos gasosos da atmosfera, as plantas também precisam absorver água e elementos minerais. Esses elementos, necessários às reações bioquímicas que ocorrem nos vegetais, são extraídos do solo pelas raízes e distribuídos na planta pelos sistemas de condução. Após absorvidos e transportados, os nutrientes são utilizados na fotossíntese, na síntese de aminoácidos, vitaminas, enzimas e de outras substâncias do metabolismo. Os nutrientes também podem apresentar funções osmóticas e estruturais. O solo não tem como única função fornecer elementos químicos essenciais. Ele também confere sustentação às plantas e armazenamento de água, além de propiciar um ambiente gasoso conveniente para o desenvolvimento do sistema radicular.

Alguns nutrientes inorgânicos utilizados pelas plantas podem ser obtidos na atmosfera. Todavia, as rochas da crosta terrestre constituem a principal fonte de nutrientes inorgânicos e, pela ação do intemperismo, liberam os elementos minerais para a solução do solo. A ação do intemperismo faz com que as rochas ígneas sejam decompostas liberando componentes solúveis (nutrientes) e insolúveis que, transportados pelo vento ou pela água, formam depósitos em outros locais, originando as rochas sedimentares. As rochas metamórficas, por sua vez, se originam de outras rochas submetidas a grandes pressões e temperaturas elevadas.

Estudos realizados a partir da década de 50 resultaram no estabelecimento dos critérios de essencialidade dos elementos minerais. Os elementos minerais incluídos nessa lista atendem a três critérios: 1) na ausência do elemento, a planta não completa o seu ciclo de vida e morre; 2) o elemento não pode ser substituído por outro, por mais próximos quimicamente que eles sejam e; 3) o elemento deve ter efeito direto no metabolismo ou alguma função osmótica na planta e não apenas exercer o papel de, com a sua presença no meio, neutralizar efeitos físicos, químicos e/ou biológicos desfavoráveis à planta.

A partir desses estudos, pelo menos quatorze elementos minerais provenientes do solo (excluindo-se os elementos provenientes da água, do oxigênio e do gás carbônico) foram considerados essenciais. Esses elementos estão reunidos em duas classes: os macronutrientes e os micronutrientes. Essa classificação leva em conta aspectos quantitativos, ou seja, os macronutrientes são necessários em maior quantidade e, por isso, também são encontrados em maior concentração nos tecidos das plantas. Por sua vez, os micronutrientes são necessários em quantidades menores e também são encontrados em concentrações mais baixas nos tecidos das plantas. Os macronutrientes incluem seis elementos (N, P, K, Ca, S e Mg) e os micronutrientes os outros sete (B, Cl, Fe, Mo, Zn, Cu, Mn, Ni).

Os sintomas visuais de deficiência mineral nas plantas dependem das funções do elemento mineral no metabolismo e da sua mobilidade no floema. Considerando a mobilidade no floema, os elementos essenciais se distribuem em três grupos: *a)* elementos móveis: N, P, K, Mg e Cl; *b)* elementos com mobilidade intermediária: Mn, Zn, Cu, Mo e S; *c)* elementos imóveis: Fe, Ca e B.

Os elementos minerais somente exercem as suas funções no metabolismo vegetal quando se encontram no interior das células (simplasto). No entanto, devido à forma com que esses elementos se apresentam (catiônica ou aniônica) na solução do solo, eles não atravessam livremente as membranas. Partes das estruturas lipoproteicas das membranas celulares são apolares e repelem moléculas eletricamente carregadas. Até mesmo a fase polar das membranas pode interagir com íons, dificultando o seu transporte para o simplasto. Em função disso, a atuação de facilitadores proteicos (bombas e os canais iônicos) de transporte dos nutrientes minerais através das biomembranas é fundamental.

7. O CRESCIMENTO, A DIFERENCIAÇÃO E O DESENVOLVIMENTO NOS VEGETAIS

As angiospermas crescem e se desenvolvem em resposta à atividade contínua de meristemas que adicionam novos tecidos às partes mais velhas do corpo vegetal. A atividade meristemática não está, todavia, confinada aos ápices de caules e raízes, pois zonas potencialmente meristemáticas também ocorrem nas partes mais velhas (câmbio vascular), em gemas axilares e epicórmicas e em flores e frutos em desenvolvimento. As plantas passam por uma série de fases durante o desenvolvimento, incluindo a germinação, crescimento vegetativo, floração, frutificação e senescência. Essa sequência ordenada de transformações ontogenéticas, basicamente qualitativas, constitui o desenvolvimento, processo sujeito a um sistema de controle que assegura integração e coordenação no tempo e no espaço.

Os controles que levam à integração espacial ou temporal do crescimento e desenvolvimento das plantas podem ter determinação autônoma ou ambiental (mesológica), isto é, podem ter origem intrínseca ou extrínseca. Desde que as condições mesológicas não variem apreciavelmente ao longo do organismo vegetal, a coordenação espacial é exercida, normalmente, por sistemas de controle autônomo. O ambiente pode, contudo, modificar a forma e a intensidade da integração, como, por exemplo, nos efeitos da luz e de nutrientes minerais na expressão da dominância apical. A coordenação temporal pode ser realizada tanto por fatores autônomos quanto mesológicos. Como exemplo, temos a indução floral em plantas indiferentes e em plantas fotoperiodicamente sensíveis (controle mesológico). A temperatura, a luz (quantidade, qualidade e duração), a água, os gases (CO_2 , O_2 e N_2), os nutrientes minerais, os ventos e os poluentes constituem os principais controles mesológicos do desenvolvimento.

A fase vegetativa do desenvolvimento tem início com a embriogênese, prosseguindo durante toda a vida da planta. O crescimento é resultante de mudanças quantitativas irreversíveis que ocorrem em células, tecidos e órgãos. O crescimento compreende variações em termos de tamanho e volume e apresenta dois componentes básicos: a divisão celular, que ocorre nas células meristemáticas, e o alongamento (expansão) celular, que acontece em células que possuem paredes primárias. A expansão celular está diretamente associada ao aumento do tamanho do vacúolo, processo dependente do acúmulo de substâncias osmoticamente ativas em seu interior, assim como à extensibilidade da parede celular, fenômeno relacionado à ação das auxinas (teoria do crescimento ácido).

A diferenciação celular é um processo pelo qual as células se especializam por meio de alterações bioquímicas, fisiológicas e morfológicas que levam à histogênese e à posterior organogênese. Ao contrário das alterações envolvendo o crescimento, que são irreversíveis, as mudanças relacionadas à diferenciação podem ser reversíveis. O desenvolvimento vegetal é um processo resultante de eventos de crescimento e de diferenciação celular que se encontram sob o controle de fatores genéticos, hormonais e ambientais.

Em função da extrema simplicidade e das características particulares, os hormônios vegetais foram denominados fitormônios (ou fitorreguladores), visando diferenciá-los dos hormônios dos animais. Os fitormônios são mensageiros químicos naturais produzidos em concentração reduzida. Eles apresentam atuação nos locais de síntese e/ou à distância e um amplo espectro de atividades biológicas. Os fitormônios são considerados mensageiros químicos primários e, por isso, são os mais importantes componentes do metabolismo

vegetal. A síntese dos fitormônios se encontra sob controle endógeno (genético e metabólico) e ambiental.

Além dos fitormônios, que são naturais, as plantas também podem ter seu crescimento e desenvolvimento controlados por substâncias sintéticas (artificiais), com atuação análoga às dos fitormônios. Essas moléculas são denominadas reguladores de crescimento, cujas propriedades biológicas são comparáveis às dos fitormônios e também por apresentarem atuação em concentrações reduzidas, tanto nos locais onde foram aplicadas quanto à distância. Em excesso, tal como os fitormônios, os reguladores de crescimento também podem provocar alterações morfológicas e bioquímicas indesejadas, além de toxidez.

As plantas produzem diversas substâncias com propriedades hormonais. A maioria delas pertence a um dos grupos de sinalizadores específicos, identificados como fitormônios clássicos. Essa denominação se aplica devido às suas atividades biológicas serem observadas em todas as espécies vegetais, a sua identificação ter ocorrido há bastante tempo, além da sua popularização no meio científico. Seis diferentes grupos de fitormônios são considerados clássicos: auxinas, giberelinas, citocininas, etileno, ácido abscísico e brassinoesteróides. Nos últimos anos, outras substâncias vêm sendo incluídas no grupo de substâncias controladoras do desenvolvimento vegetal, com destaque para os jasmonatos, os salicilatos, as poliaminas, as estrigolactonas e para alguns polipeptídeos.

O controle da concentração endógena dos fitormônios encontra-se sobre influência de diferentes mecanismos. O equilíbrio dinâmico da concentração dos fitormônios é regulado pelo gerenciamento do processo de síntese (anabolismo), pela compartimentação das suas moléculas em organelas, pela ligação/conjugação a outras moléculas e, também, pelo seu transporte, uso e degradação. A ligação/conjugação resulta em perda de atividade biológica (reversível ou permanente), facilitando o transporte e protegendo contra a degradação. Ao contrário, a degradação enzimática, resulta na inativação permanente (catabolismo) das moléculas do fitormônio.

UMA ABORDAGEM PRÁTICA EM MULTIMÍDIA

Paulo H. P. Peixoto (Coord.)

