

**ÁGUA NA PLANTA E TROCAS
GASOSAS/ENERGÉTICAS
COM A ATMOSFERA**

Introdução ao tratamento biofísico

Luiz Roberto Angelocci

**Professor Associado
Departamento de Ciências Exatas
Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz
Universidade de São Paulo**

*Edição do Autor
2002*

Editado pelo autor

LUIZ ROBERTO ANGELOCCI

Departamento de Ciências Exatas

ESALQ/USP

Caixa Postal 09

13418-900 Piracicaba - SP

Fone: (19) 3429-4283

lrangelo@esalq.usp.br

Capa: Luiz Roberto Angelocci e Fábio Ricardo Marin (fotos);

Robinson Luís Tuon (montagem).

Impressão e Encadernação: Copiadora "Luiz de Queiroz" – Livro Digital

(19) 34344838

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO – ESALQ/USP

Angelocci, Luiz Roberto

Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera: introdução
ao tratamento biofísico / Luiz Roberto Angelocci - - Piracicaba : L.R. Angelocci,
2002.

272. : il.

1. Ecofisiologia vegetal 2. Fisiologia vegetal 3. Relação solo-água-planta-
atmosfera I. Título

CDD 630.2815

Nenhuma parte deste livro pode ser reproduzida ou transmitida de qualquer forma ou
por qualquer meio, incluindo fotocópia, gravação ou informação computadorizada, sem
permissão por escrito do autor.

Dedico
à minha esposa Claudeti,
aos nossos filhos
Leandro
Ligia
Lucas
Laís,
aos meus pais
Luiz (*in memoriam*)
Felicia

SUMÁRIO

PREFÁCIO	ix
I. IMPORTÂNCIA ECOFISIOLÓGICA DA ÁGUA E DAS TROCAS GASOSAS / ENERGÉTICAS ENTRE A PLANTA E A ATMOSFERA.....	1
1. Introdução	1
2. Importância da água para os vegetais	3
3. Importância das trocas gasosas e energéticas entre as plantas e a atmosfera	4
4. Referências	6
II. FUNDAMENTOS DE ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA DAS PLANTAS SUPERIORES.....	7
1. Introdução	7
2. Classificação das plantas superiores com base em estruturas reprodutivas	7
3. Estrutura da célula vegetal	9
4. Estrutura dos órgãos vegetais	13
4.1. Raízes	13
4.2. Caules e ramos	16
4.3. Folhas	20
5. Referências	22
III. CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DA ATMOSFERA TERRESTRE	23
1. Estrutura e composição da atmosfera terrestre	23
2. Papel dos constituintes atmosféricos nos processos de trocas de massa e de energia com as plantas.....	27
3. Quantificação do vapor d'água atmosférico	29
3.1. Caracterização do ar úmido	29
3.2. Determinação da umidade do ar	33
3.3. Higrômetros	36
3.4. Exemplo de quantificação do vapor d'água na atmosfera	36
4. Quantificação do dióxido de carbono no ar	39
5. Referências	41
6. Exercícios	41

IV. PROPRIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DA ÁGUA E DE SOLUÇÕES AQUOSAS.....	43
1. Introdução	43
2. Estrutura e propriedades físico-químicas da água	43
2.1. Estrutura da água	43
2.2. Propriedades físico-químicas da água	46
3. Potencial da água.....	55
3.1. Bases termodinâmicas do potencial químico de uma substância	55
3.2. Potencial químico da água	59
3.3. Unidades de potencial químico da água.....	60
4. Propriedades físico-químicas de soluções aquosas	61
4.1. Pressão de vapor, pontos de ebulição e de congelamento	61
4.2. Pressão osmótica ou potencial osmótico de uma solução	62
5. Referências.....	69
6. Exercícios.....	69
V. RELAÇÕES HÍDRICAS DAS CÉLULAS, TECIDOS E ÓRGÃOS VEGETAIS	71
1. Introdução	71
2. Potencial da água da planta	72
2.1. Potencial de temperatura.....	71
2.2. Potencial de pressão.....	73
2.3. Potencial osmótico ou de solutos.....	74
2.4. Potencial mátrico (ou matricial).....	75
2.5. Potencial gravitacional.....	77
2.6. Potencial total da água na planta.....	78
3. Relações da água em equilíbrio nos tecidos e órgãos vegetais	80
3.1. Relações entre potencial da água e volume celular; papéis da parede e das membranas	81
3.2. Relações da água em equilíbrio no apoplasto.....	86
3.3. Relações entre conteúdo e potencial da água em tecidos, análise de isoterms de Ψ e curvas pressão-volume	89
4. Métodos de medidas do potencial da água da planta.....	95
4.1. Potencial total.....	95
4.2. Componentes do potencial total.....	98
5. Implicações ecofisiológicas das relações hídricas em células e tecidos vegetais	100
5.1. Ajustamento osmótico	100
5.2. Manutenção da turgescência por variação do módulo de elasticidade.....	101
5.3. Relações hídricas, turgescência e crescimento de tecidos vegetais.....	103
5.4. Papel ecofisiológico da água apoplástica.....	104
6. Referências.....	105
7. Exercícios.....	108

VI. DINÂMICA DA ÁGUA NA PLANTA	111
1. Aspectos gerais do transporte de água na planta	111
2. Equações de transporte de água na fase líquida.....	115
3. Absorção e transporte de água pelas raízes.....	119
3.1. Transporte de água do solo até a superfície das raízes	119
3.2. Aspectos morfológicos e anatômicos das raízes relacionados à absorção de água	121
3.3. Caminhos e resistência ao movimento da água no interior das raízes	121
3.4. Forças e mecanismos envolvidos na absorção e transporte de água ..	124
4. Transporte de água no xilema; ascensão da seiva.....	128
4.1. Estrutura do sistema condutor e sua relação com o transporte	128
4.2. Mecanismos da ascensão da seiva	128
4.3. Aspectos quantitativos do transporte de água no xilema	133
4.4. Transporte de água no interior das folhas	137
4.5. Resistências relativas ao fluxo de água na fase líquida	138
5. Referências	140
6. Exercícios	143
VII. FLUXOS DE VAPOR D'ÁGUA E DE DIÓXIDO DE CARBONO ENTRE AS PLANTAS E A ATMOSFERA.....	145
1. Introdução	145
2. O caminho do fluxo de vapor entre as folhas e a atmosfera	146
3. Aspectos quantitativos do fluxo de vapor entre as folhas e o ar	148
3.1. Equações de difusão de vapor; condutâncias e resistências.....	148
3.2. Circuito do fluxo de vapor d'água na transpiração; magnitude das condutâncias e/ou resistências	151
3.3. Magnitude dos fluxos de vapor d'água de uma folha	158
4. Aspectos quantitativos do fluxo de CO_2 entre a atmosfera e as folhas.....	166
4.1. Tipos de metabolismo de assimilação de carbono pelas plantas.....	166
4.2. Fluxos de CO_2 entre as folhas e a atmosfera.....	169
4.3. Resistências/condutâncias aos fluxos de CO_2	171
4.4. Fluxos de CO_2 entre a folha e a atmosfera.....	177
5. Eficiência de uso da água.....	183
6. Medida das trocas gasosas e das condutâncias difusivas	185
6.1. Medida do fluxo de vapor d'água	185
6.2. Porometria	186
6.3. Fluxos de dióxido de carbono.....	188
7. Referências	190
8. Exercícios	190

VIII. FLUXOS DE ENERGIA ENTRE A PLANTA E A ATMOSFERA.....	195
1. Introdução.....	195
2. Características físicas da energia radiante	196
3. Fluxos de energia radiante: terminologia e definições.....	198
3.1. Grandezas radiométricas.....	198
3.2. Grandezas fotométricas.....	200
3.3. Relações entre grandezas radiométricas e fotométricas.....	201
3.4. Densidade de fluxo de fótons.....	201
4. Radiação solar e terrestre: aspectos quali-quantitativos.....	202
5. Balanço de energia radiante das plantas.....	208
5.1. Fluxos de energia radiante entre a planta e o ambiente.....	208
5.2. Reflexão, transmissão e absorção de energia radiante pelas folhas ..	209
5.3. Balanço de energia radiante das folhas.....	216
6. Balanço global de energia da folha.....	220
7. Balanço de energia e temperatura da folha.....	224
8. Determinação dos fluxos do balanço de radiação.....	226
8.1. Sensores térmicos.....	227
8.2. Sensores quânticos.....	229
8.3. Outros aspectos da medida de energia radiante.....	230
9. Referências.....	231
10. Exercícios.....	231
 IX. BALANÇO HÍDRICO DA PLANTA.....	 233
1. Introdução.....	233
2. Fatores que afetam a absorção de água pelas plantas.....	234
2.1. Fatores ambientais.....	234
2.2. Fatores da planta.....	238
3. Fatores que afetam a transpiração.....	240
3.1. Fatores do ambiente.....	240
3.2. Fatores da planta.....	242
4. Balanço de água da planta e indicadores vegetais do déficit hídrico.....	254
4.1. Potencial da água.....	255
4.2. Conteúdo relativo de água (CRA).....	261
4.3. Variações micromorfológicas de órgãos.....	262
4.4. Variação da condutância estomática à difusão de vapor.....	263
4.5. Temperatura foliar.....	264
4.6. Outros indicadores.....	266
5. Referências.....	267

PREFÁCIO

Esta obra originou-se de material didático (apostilas) da disciplina de pós-graduação “Processos de Transferência no Sistema Planta-Atmosfera”, ministrada pelo autor na ESALQ/USP. O programa da disciplina contempla aspectos de relações hídricas na planta e das trocas de vapor d’água e de dióxido de carbono entre a planta e a atmosfera.

O objetivo da disciplina, que passa, portanto, a ser o deste livro, é fazer com que os interessados adquiram conhecimento de como ocorrem as relações da água na planta e os mecanismos de transporte de vapor d’água, de dióxido de carbono e de energia entre a planta e a atmosfera. Esse conhecimento é básico para quem se dedica ou se dedicará à Agrometeorologia, à Física Ambiental, à Ecologia, à Fisiologia Vegetal e outros campos correlatos de estudo. Mais especificamente, ele é de interesse em estudos ecofisiológicos, microclimáticos e de modelagem das relações solo-planta-atmosfera. O estudo das relações da água na planta enquadra-se, originariamente, na Fisiologia Vegetal, mas suas aplicações ultrapassam bastante essa área científica; para isso, basta verificar a importância do conhecimento sobre o balanço hídrico da planta, discutido no capítulo final, em diversos outros campos técnico-científicos.

O conhecimento dos fluxos de massa e de energia no sistema solo-planta-atmosfera (SSPA) é mais vasto do que o apresentado no livro. Embora todo esse sistema atue de forma integrada no transporte, o solo não será considerado a não ser de forma eventual, porque os fluxos de massa e água nesse corpo são tratados com profundidade em outras disciplinas de pós-graduação na ESALQ, com obras já editadas, como *Transferência de Massa e Energia no Sistema Solo-Planta-Atmosfera* de K. Reichardt, e *Dinâmica da Água no Solo*, de P.L. Libardi.

As escalas de estudo no livro vão desde a celular até a de uma planta, não se devendo esperar discussão, por exemplo, na escala de uma comunidade vegetal. Como informado, os fluxos de água, de CO₂ e de energia são estudados prioritariamente sob o aspecto mecânico. O tratamento envolve a discussão de modelos simples, que permitem fixar com maior facilidade os processos de transporte e os conceitos. Em parte faz-se uma abordagem descritiva e, em parte, biofísica.

Como componente biológico, a planta é a parte mais complexa do SSPA quanto aos fluxos. Normalmente há um certo desconforto dos estudantes de Biologia e de Ciências Agrônomicas quando se aplica Física e Matemática nessas áreas, muitas vezes por falta de embasamento teórico. Por outro lado, o estudante com boa formação em Ciências Exatas, mas pequena em Biológicas, normalmente tem tendência de desprezar os detalhes e a complexidade da estrutura e da fisiologia da planta, tratando esta como uma "caixa preta" que funciona como um sistema físico simplificado, o que também restringe o pleno conhecimento dos fenômenos.

Pensando nessa diferença de formação dos interessados, procurou-se introduzir nos quatro primeiros capítulos algum conhecimento básico, tanto biológico como físico, em grau mínimo para entendimento dos capítulos seguintes. Assim, primeiro capítulo é introdutório, sobre a importância da água, das trocas gasosas e energéticas no crescimento e desenvolvimento vegetal. No capítulo II são discutidos aspectos das estruturas de órgãos, tecidos e células vegetais. O terceiro e o quarto capítulos abordam, respectivamente, aspectos físico-químicos da atmosfera e de propriedades físico-químicas da água e de soluções aquosas.

O quinto capítulo aborda as relações da água em equilíbrio em células, órgãos e tecidos vegetais. O sexto capítulo complementa o anterior, discutindo a dinâmica da água no interior da planta, iniciando o estudo do transporte de massa entre a planta e a atmosfera, que se completa no sétimo capítulo, através da descrição das trocas de vapor d'água e de dióxido de carbono. As trocas de energia entre planta e atmosfera são discutidas no oitavo capítulo. Finalmente, um último capítulo tem por tema o balanço hídrico da planta.

A maior pretensão foi apresentar um material, em português, que introduza os interessados no conhecimento de processos importantes que fazem parte das relações planta-ambiente e que se tornam necessários na Ecofisiologia Vegetal, na Ecologia e nas Ciências Agrônomicas. O nível introdutório não significa, necessariamente, que o tratamento é simples, sendo direcionado à profissionais e estudantes com formação mais avançada, ou seja, de pós-graduação. O conhecimento mais profundo e abrangente dos tópicos deve ser procurado na literatura, normalmente em língua estrangeira. Há obras de referência mais completas em tratamento, conteúdo e extensão dos temas, como *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* (P.

S. Nobel), *Biophysical Ecology* (D. Gates); *Water Relations of Plants and Soils* (P. J. Kramer e J. Boyer), *Plant Energetics* (O. S. Ksenzhek e A. G. Volkov), *Climatologie de l'Environnement* (G. Guiot). Em vários capítulos, faz-se descrição de métodos e técnicas de medidas das variáveis empregadas, mas de forma sucinta, pois os objetivos do livro não comportam o grande detalhamento exigido para um bom conhecimento metodológico; para tal, o leitor encontrará literatura indicada.

Espera-se que um texto em português e que fornece o conhecimento básico dos temas tratados, facilite o aprendizado dos estudantes e subsidie os profissionais que necessitam das informações nele constantes.

Como qualquer obra, com certeza não está isenta de erros e problemas, solicitando-se a compreensão e a colaboração dos leitores para que dêem conhecimento deles ao autor. Sinceros agradecimentos devem ser feitos aos nossos orientados de doutorado, Engenheiros Agrônomos MS Fábio Ricardo Marin, Evandro Zanini Righi, Felipe Gustavo Pilau, Shiguekazu Karasawa e ao Bel. MS Robinson Luís Tuon, pelo trabalho de elaboração de figuras, de formatação e de revisão gráfica.

O Autor

IMPORTÂNCIA ECOFISIOLÓGICA DA ÁGUA E DAS TROCAS GASOSAS / ENERGÉTICAS ENTRE A PLANTA E A ATMOSFERA

1. INTRODUÇÃO

O solo e a atmosfera são os constituintes físicos do ambiente no qual a maioria das espécies vegetais de interesse agrônômico crescem e se desenvolvem. São eles que fornecem, de forma natural, as substâncias necessárias ao crescimento e ao desenvolvimento das plantas, regulando a magnitude desses processos com o concurso da energia disponível no meio. O crescimento vegetal é reflexo do balanço de carbono na planta, que depende dos processos de fotossíntese e de respiração nos vegetais, os quais, por sua vez, dependem de uma complexa série de fatores ambientais, como disponibilidade de água, de nutrientes e de energia.

O solo exerce o papel de fixação das plantas e funciona como reservatório de nutrientes e água. No caso de plantas hidrófitas e no uso de determinadas técnicas de produção de alimentos, como na hidropônica, o solo é substituído por um meio aquoso ou um substrato específico. Já o meio gasoso representado pela atmosfera é insubstituível na natureza ao exercer seu papel no crescimento/desenvolvimento vegetal. A atmosfera é a fonte de gás carbônico e oxigênio, dois gases fundamentais para a planta. Além disso, ela desempenha função importante no ciclo hidrológico, ao ser o

"dreno" para o vapor d'água evaporada e/ou transpirada e a fonte natural de reposição hídrica na superfície terrestre, pela precipitação.

Da segunda década à metade do século 20, foi desenvolvido o conceito do "continuum" ou sistema solo-planta-atmosfera (Huber e Gradmann, citados em Kramer e Boyer, 1995), que enfatiza as inter-relações dos fatores edáficos, vegetais e atmosféricos na regulação das condições hídricas das plantas. A partir de Slatyer e Taylor (1960), generalizou-se o uso desse conceito nos estudos das relações hídricas das plantas, já que muitas vezes a completa compreensão do processo de transporte e da regulação hídrica das plantas exige o conhecimento do que ocorre nas três partes do sistema.

Neste texto, essas relações estão centralizadas nas partes planta e atmosfera, constituindo um "subsistema" dentro do sistema principal. O objetivo é estudar a água em equilíbrio e sua dinâmica entre a planta e a atmosfera, bem como a relação com o balanço energético das folhas.

Por outro lado, as trocas hídricas e de dióxido de carbono entre as plantas e a atmosfera estão associadas, em certo grau, às trocas energéticas. O fluxo transpiratório, por exemplo, atua no balanço energético e afeta a temperatura das folhas. Além disso, a água é uma substância envolvida na fotossíntese, tanto pelo fato de participar diretamente de reações nesse processo, como pelo fato de sua disponibilidade atuar na própria regulação estomática e, portanto, nas trocas gasosas.

O enfoque a ser dado estará direcionado aos mecanismos dos processos. A *escala* de estudo será a de uma planta, outras vezes a de uma folha, chegando-se várias vezes à de órgãos e de células. O objetivo não é tratar os processos de trocas gasosas e energéticas na escala de uma comunidade vegetal, como o faz, por exemplo, a Micrometeorologia. O enfoque estará mais próximo da Fisiologia Ecológica, mas com *tratamento* preferencialmente biofísico. A transferência de massa no solo não será discutida com profundidade, podendo o leitor encontrá-la em textos específicos.

O transporte de água será estudado desde a sua absorção pelas raízes, o seu transporte na fase líquida através dos órgãos, variando-se a escala desde a celular até a de uma planta, seguindo-se o estudo da perda de vapor (transpiração). Como base para o conhecimento desse transporte, um capítulo será dedicado à água em equilíbrio na plantas. Aproveitando o tratamento biofísico do fluxo de vapor, será estudado de

forma análoga o mecanismo de transporte de CO₂ até os cloroplastos. O tratamento biofísico dos fluxos será finalizado com as trocas energéticas entre as folhas e a atmosfera, procurando mostrar a eficiência da conversão energética em uma planta a partir da absorção de energia radiante e o aspecto do balanço global de energia.

2. IMPORTÂNCIA DA ÁGUA PARA OS VEGETAIS

A disponibilidade de água e de energia radiante, junto com a temperatura, são importantes fatores físicos do ambiente a governar a distribuição das espécies vegetais na Terra. Na agricultura, a disponibilidade hídrica é um dos grandes fatores que condicionam a produtividade e o sucesso de uma cultura. A importância ecológica da água está associada ao fato de que quase todos os processos fisiológicos das plantas são, direta ou indiretamente, afetados pelo suprimento hídrico (Kramer e Boyer, 1995). A importância fisiológica da água decorre das funções que ela desempenha na planta, como:

a) Principal constituinte

O conteúdo de água dos vegetais varia com o tipo de órgão ou tecido e com o balanço hídrico, mas sob condições normais ela é o principal constituinte dos órgãos vegetais. Exceção feita às sementes secas, nas quais a fração água representa valores baixos em relação à massa de matéria fresca (exemplos: 10 a 13% no milho, 5% em amendoim), em todas as outras partes da planta ela é o constituinte em maior proporção sob condições adequadas de disponibilidade hídrica no solo. Em raízes, representa 70% ou mais da matéria fresca, chegando na região apical, por exemplo, a ultrapassar 90%. Em caules de herbáceas, a água atinge mais de 60%, em certos casos chegando a mais de 80%; em lenhosas a proporção é menor. Em folhas jovens de alface ela representa mais de 90% da massa fresca de milho; mais de 77%, proporções encontradas, também, em frutos de tomateiro e macieira.

b) Excelente solvente

O fato de a água ser praticamente o solvente universal e de estar presente de forma contínua através da planta faz com que ela seja o principal meio de transporte de gases, minerais e solutos nos vegetais.

em pequeníssima proporção, ocorre também a fixação não fotossintética do C, através dos organismos quimiossintéticos), as trocas gasosas atuam no balanço energético das folhas, participando da regulação de sua temperatura, de maneira a deixá-la dentro da faixa de valores adequados aos processos fisiológicos das plantas e de adaptação destas ao ambiente.

O vapor d'água transpirado é o componente que desempenha papel direto nessa regulação. Uma folha exposta à intensa radiação solar sofre uma elevada carga térmica (ou carga radiante), que pode causar um aumento de temperatura à níveis intoleráveis para o órgão em um tempo curtíssimo (minuto, por exemplo). O mecanismo para evitar o superaquecimento da folha é a dissipação da carga radiativa por três processos gerais: a emissão (ou re-irradiação) de ondas longas; a dissipação por calor sensível, por circulação de ar em torno da folha (condução/convecção) e por calor latente de vaporização. Este último exige um dispêndio de energia de cerca de 2,45 MJ por kg de água (a 20° C), contribuindo para o resfriamento da folha. Em geral, o processo de re-irradiação é o predominante na dissipação, mas os outros processos podem colaborar efetivamente para a perda de calor, em circunstâncias e graus que serão discutidos no capítulo VIII.

4. REFERÊNCIAS

- KRAMER, P.J e BOYER J. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, San Diego, 1995.
- VAN DER HONERT, J.H Water transport as a catenary process. *Discussions Faraday Society* 3:146-153. 1948.
- SLATYER, R.O e TAYLOR, S.A. Terminology in plant and soil-water relations. *Nature* (London), 187:922-924. 1960.

II

FUNDAMENTOS DE ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA DAS PLANTAS SUPERIORES

1. INTRODUÇÃO

O entendimento das relações da água na planta, das suas trocas gasosas e energéticas com a atmosfera exige o conhecimento básico da sua organização e estrutura. Nos itens seguintes, faz-se uma revisão resumida da classificação das plantas superiores com base em estruturas reprodutivas, bem como da estruturação das células e de órgãos vegetais. O leitor interessado em aprofundar esse conhecimento pode consultar muitas obras à disposição que tratam especificamente do assunto, citadas no texto.

2. CLASSIFICAÇÃO DAS PLANTAS SUPERIORES COM BASE EM ESTRUTURAS REPRODUTIVAS

O reino vegetal é extremamente diversificado e composto de aproximadamente 350.000 espécies. No nosso caso, interessam as plantas superiores, representadas por cerca de 250.000 espécies, das quais algumas centenas têm interesse agrícola. Quanto à organização e estrutura apresentam, também, grande diversidade, mas para fins didáticos e dentro do interesse dessa obra, as plantas podem ser agrupadas com base em características que as tornam próximas entre si,

como o fato de serem produtoras de sementes (*fanerógamas* ou *espermatófitas*) e de possuírem um sistema vascular bem desenvolvido. A colonização dos continentes pelas plantas superiores e o seu predomínio numérico no reino vegetal são conseqüências desses aspectos. Por exemplo, a existência de um sistema de alta condutância hidráulica no caule permite-lhes transportar água e sais minerais por longa distância do solo até a atmosfera, de forma eficiente e, mesmo com o crescimento vertical acentuado em muitas espécies.

Quanto às formas de produção de sementes, elas podem ser divididas em duas grandes classes: a) as *gimnospermas*, cujas sementes desenvolvem-se na superfície ou em extremidades de uma estrutura denominada carpelo ou folha carpelar, portanto com sementes não encerradas em ovário, sendo o agrupamento de carpelos denominado *cone* ou *estróbilo* (Figura 2.1); b) *angiospermas*, que apresentam óvulos e sementes encerrados dentro do *pistilo* ou *megasporófito* que, ao se dilatar, transforma-se em fruto (Figura 2.2).

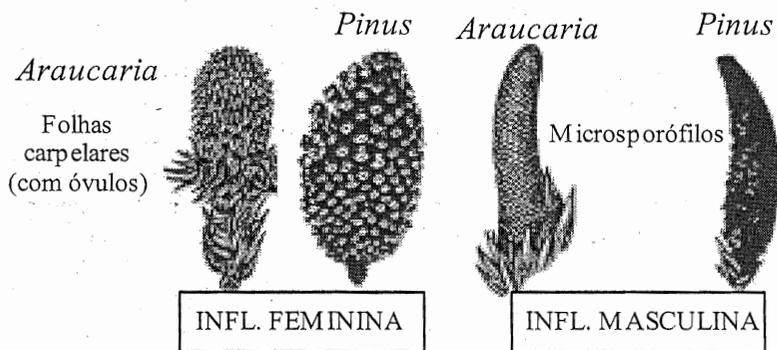


Figura 2.1. Inflorescência masculinas (microstróbilo) e femininas (megastróbilo) de *Araucaria* e *Pinus*. (Adaptado, com base em Joly, 1966 e Ferri, 1974)

Um aspecto estrutural usado para separar as angiospermas em dois grupos é a presença de um ou mais cotilédones, órgãos de reserva importantes na fase inicial de desenvolvimento. As plantas de dicotiledôneas apresentam dois cotilédones ou folhas atípicas, curtas e espessas, que regridem com o desenvolvimento da planta. Nas monocotiledôneas, o cotilédone apresenta-se como um órgão atrofiado (*escutelo*), que permanece nas sementes quando elas germinam,

servindo para transferir à planta em crescimento as reservas armazenadas no endosperma.

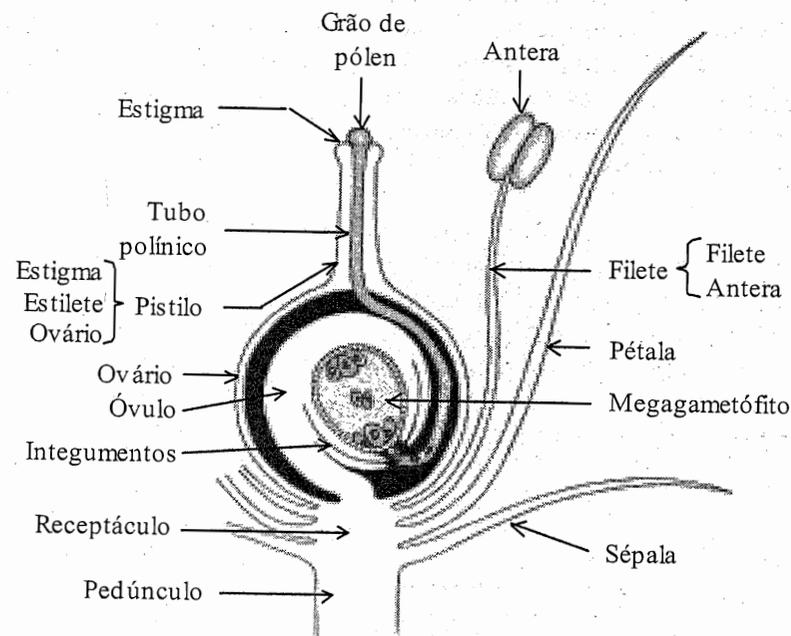


Figura 2.2. Corte longitudinal esquemático de uma flor de angiosperma. (Adaptado de Fuller e Ritchie, 1967).

3. ESTRUTURA DA CÉLULA VEGETAL

As células são as unidades estruturais e funcionais de um ser vivo. A sua estrutura pode variar em alguns detalhes nos diferentes tecidos, em conseqüência da função desempenhada por eles. Um exemplo de estrutura de uma célula vegetal é mostrado na Figura 2.3, com suas estruturas sub-celulares maiores.

Um dos componentes típicos da célula vegetal é a *parede celular*, que desempenha papel importante nas relações hídricas, no fluxo de íons e no crescimento de órgãos. Ela normalmente é composta de três regiões - *parede primária*, *parede secundária* e *lamela média*, sendo que a estrutura secundária deixa a parede menos flexível (Figura 2.4). As paredes são constituídas por *microfibrilas*, que tendem a serem

entrelaçadas na estrutura primária e paralelas na secundária. As microfibrilas são constituídas de celulose, a qual representa 25 a 50% do material orgânico da parede. Os interstícios das paredes são constituídos de polissacarídeos não-celulósicos (hemiceluloses, pectinas, ligninas - estas somente na parede secundária e responsável pelo aumento da rigidez da parede com o passar do tempo), proteínas, silicatos (em gramíneas), água ligada e água livre, cátions (principalmente cálcio).

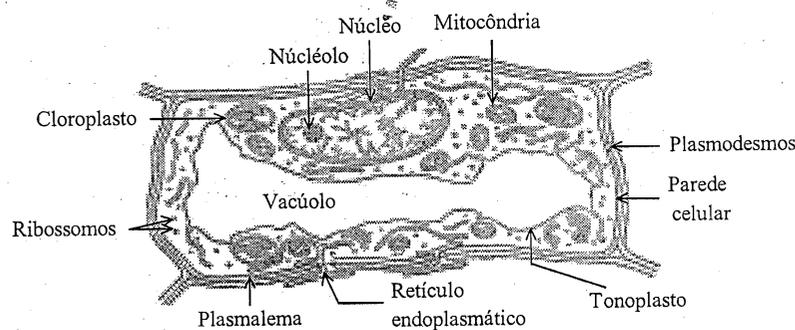


Figura 2.3 Esquema de uma célula de folha vegetal. (Adaptado de Ferri, 1974).

Todo o complexo da célula vegetal, desconsiderando-se a parede, é denominado de *protoplasto*. A compartimentagem da célula é decorrente da presença das membranas, que são estruturas extremamente importantes para o metabolismo celular, pela sua propriedade de permeabilidade diferencial, constituindo-se em verdadeiros "filtros" para a célula e suas organelas, permitindo, por exemplo, a difusão de gases, de água, de minerais e a retenção de substâncias importantes como o trifosfato de adenosina. Além disso, os sistemas membranosos contêm enzimas para as reações bioquímicas.

As membranas são tão importantes para as células que há um ramo científico da Biologia – a Membranologia – para seu estudo. As propriedades físico-químicas das membranas derivam da sua organização estrutural que, embora objeto de pesquisa há muito tempo, ainda é motivo de estudo. Assume-se que sua estrutura é composta de proteínas e uma dupla camada de fosfolípidos (modelo de mosaico fluido, Figura 2.5). A dupla camada de fosfolípidos apresenta regiões que atraem água ("regiões hidrofílicas") e regiões que a repelem ("regiões hidrofóbicas"). Os terminais hidrofílicos são voltados para a

parte externa e os hidrofóbicos para as internas da membrana. As proteínas são classificadas em dois tipos: a) as *integrals*, embebidas na dupla camada lipídica, permitindo que uma parte delas interaja com a parte externa da célula, outra parte com a região hidrofóbica e uma terceira com o citossol; b) as *periféricas*, ligadas à superfície da membrana. Outros componentes da membrana são água, que ocupa até metade da sua massa, esteróides e oligossacarídeos.

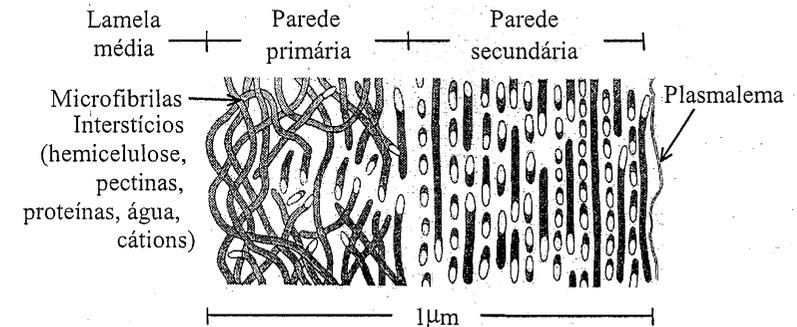


Figura 2.4 Esquema da estrutura da parede em célula adulta. (Adaptado de Nobel, 1999).

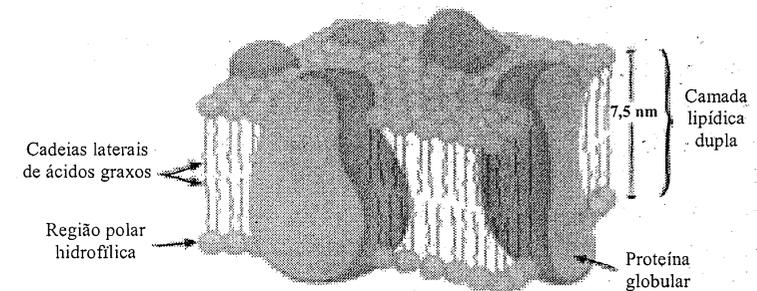


Figura 2.5 Modelo de estrutura de membrana celular. (Adaptado com base em Campbell, 1993)

As organelas das células são delimitadas por membranas. Os cloroplastos (Figura 2.6), fundamentais no processo fotossintético, são constituídos de uma matriz denominada *estroma*, que contém as enzimas de fixação de CO_2 , circundada por membranas duplas onde a proporção de lipídeos é maior que a de proteínas, sendo a externa mais

permeável à pequenos solutos. O sistema membranoso dos cloroplastos estende-se ao seu interior formando as lamelas, que em muitas regiões formam discos (*tilacóides*) cuja superposição forma os *grana*, ligados por extensões lamelares. Esse sistema é constituído em proporções aproximadamente iguais de proteínas e lipídeos, sendo que os pigmentos fotossintéticos ficam ancorados nas lamelas. As proteínas favorecem a transferência eletrônica na fotossíntese.

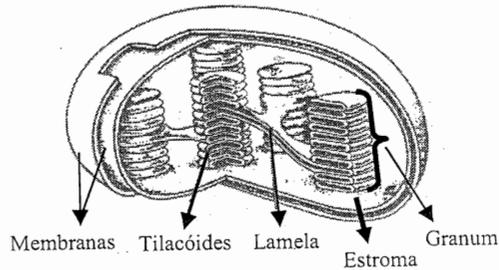


Figura 2.6 Esquema de estrutura de um cloroplasto.

As mitocôndrias (Figura 2.7), ligadas à respiração, ao ciclo de oxidação e à síntese de ATP, são também constituídos por uma *membrana limitante dupla*, permeável à sacarose, ânions e cátions pequenos, sendo que o sistema membranoso estende-se ao interior para formar as cristas, que contém enzimas responsáveis pelo transporte eletrônico e formação do ATP. A estrutura da mitocôndria é completada com a *matriz*, região viscosa contendo as enzimas envolvidas no ciclo de oxidação..

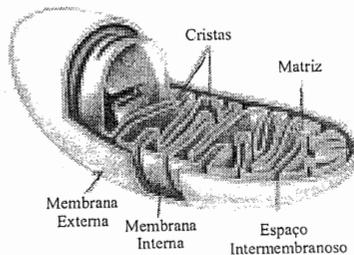


Figura 2.7 Corte esquemático mostrando estrutura de uma mitocôndria.

Outras organelas são: os *ribossomos* ou *microssomos*, ligados à síntese de proteínas; os *peroxissomos*, ligados à fotorrespiração; os *glioxissomos*, que contém enzimas para desdobramento de ácidos graxos, principalmente nas sementes em germinação.

A estrutura celular tem a presença do *vacúolo*, um compartimento importante para as relações hídricas e que chega a ocupar até 90% do volume da célula adulta, tendo funções de isolamento de substâncias indesejáveis ao metabolismo celular e de regulação da pressão de turgescência para manutenção da sua forma. Ele é delimitado pelo *tonoplasto*, membrana que contém em seu interior uma solução aquosa com íons orgânicos e inorgânicos, açúcares, sais, aminoácidos, proteínas, taninos, pigmentos e cristais minerais. Além disso, a célula contém o *núcleo* (sede do material genético), a *estrutura de Golgi ou dictiossomos* (provavelmente envolvidos em síntese de polissacarídeos para a formação da parede celular), o *retículo endoplasmático* (sistema que, junto com a estrutura de Golgi, pode estar ligado à distribuição de produtos através das células) e inclusões denominadas *plastídeos* (cromoplastos, pigmentados, o maior dos quais são os próprios cloroplastos e os leucoplastos incolores, armazenadores de substâncias como amidos, óleos e proteínas). Uma característica interessante são as interligações entre células, denominados de *plasmodesmos*.

A estrutura celular genérica discutida acima pode ser modificada nos diferentes tecidos. As principais modificações de interesse para o nosso estudo serão ressaltadas na descrição da estrutura dos órgãos.

4. ESTRUTURA DOS ÓRGÃOS VEGETAIS

4.1. Raízes

A raiz é o órgão de absorção de água e minerais, além de exercer a função de ancoragem da planta no solo. As dicotiledôneas normalmente apresentam raízes ramificadas, sendo uma principal, enquanto que as monocotiledôneas tendem a apresentar raízes fasciculadas.

A Figura 2.8a mostra um diagrama de uma raiz primária em alongação. A região apical apresenta a *coifa*, composta de células não diferenciadas, com função de penetração e orientação no solo, seguida

pela *região meristemática* de crescimento da raiz. Essas duas regiões são pouco eficientes quanto à absorção de água e nutrientes. Mais acima, encontra-se a *região de alongamento* com elementos imaturos do xilema, seguida pela *região de maturação* com vasos líbero-lenhosos totalmente diferenciados e onde ocorre o máximo de absorção. A distância a partir do ápice na qual os vários tipos de tecidos se diferenciam e entram em maturação depende do tipo de raiz e das condições de crescimento, sendo a eficiência de absorção variável ao longo do eixo longitudinal.

A Figura 2.8b mostra um corte transversal da região de absorção de água e sais. A *epiderme* é importante na absorção por conter os *pêlos radiculares*, que permitem até dobrar a superfície de contato com o solo. Os pêlos originam-se como protuberâncias das células epidérmicas ou de células especializadas (*tricoblastos*) em algumas espécies, podendo também crescer a partir da *hipoderme*, uma camada compacta de células atrás da epiderme. O tecido seguinte é o *córtex*, constituído de algumas camadas de células. Ele é seguido, mais internamente, pela *endoderme*, uma camada de células com a característica principal de ter um espessamento grande das paredes tangenciais, com reforços de lignina nas paredes radiais, que desempenham um papel importante no transporte hídrico, pois aparentemente representam uma barreira à entrada de água e solutos. Nas paredes dessas células há perfurações e os plasmodesmos estendem-se através delas, ligando-as com o cilindro central. O grau de suberização varia ao longo do eixo longitudinal: há regiões de endoderme suberizada, mas que possuem *células de passagem* para facilitar o transporte de substâncias, principalmente em gramíneas. Em dicotiledôneas com crescimento secundário das raízes, a deposição de lignina ou suberina ocorre como estrias presentes nas paredes anticlinais (*estrias de Caspary*). As estrias fazem com que a endoderme não fique excessivamente reforçada, o que dificultaria o crescimento secundário. Mais internamente ocorre o *periciclo*, tecido meristemático que produz raízes laterais. Finalmente, a região mais interna é constituída pelos tecidos vasculares (*xilema e floema*), entre os quais encontra-se o *câmbio*, cujas células dividem-se e se diferenciam em novos tecidos de xilema e floema.

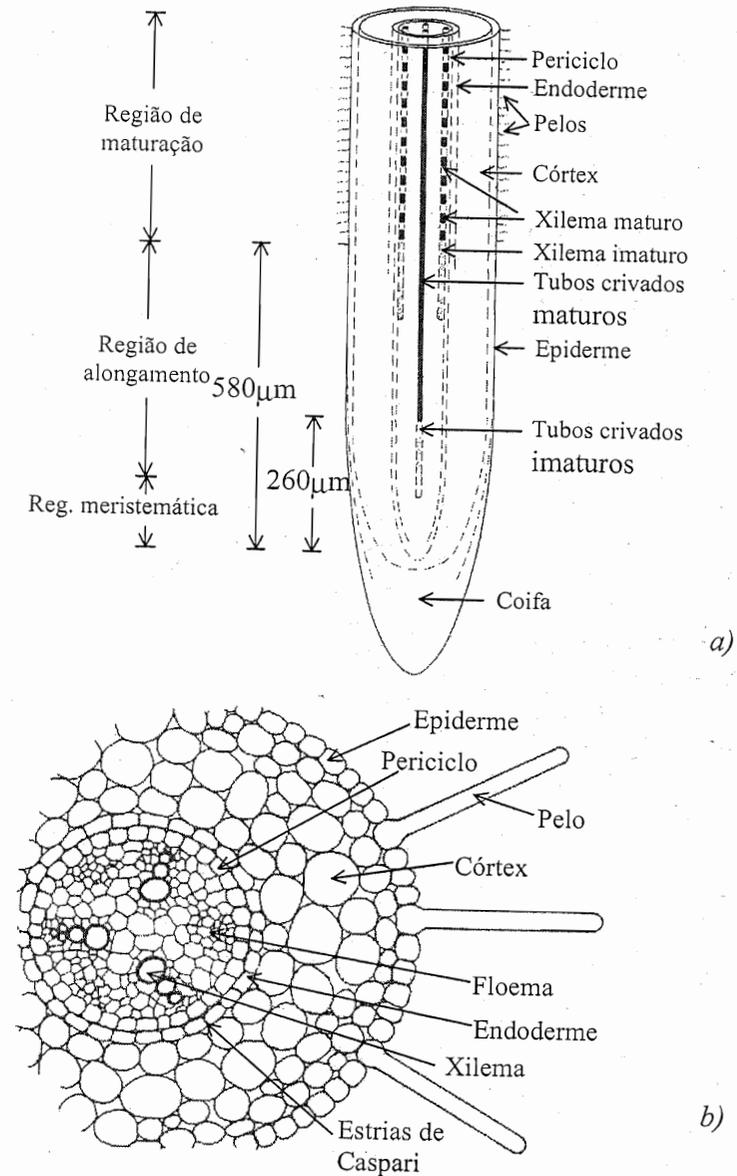


Figura 2.8 Esquemas de estrutura longitudinal de raiz primária: (a) em alongamento; (b) corte transversal na região de absorção (b). (Fonte Kramer, 1983).

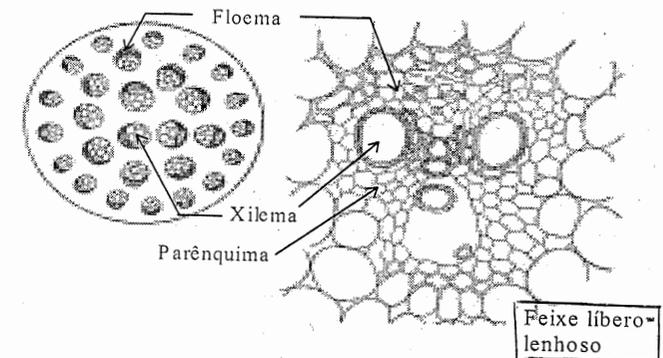
Embora se tornem mais suberizadas, as raízes velhas não perdem toda sua capacidade de absorver água. Em plantas perenes, elas continuam a desempenhar papel importante na absorção, pois embora as raízes novas sejam mais eficientes nesse processo, sua quantidade não seria suficiente para suprir as necessidades hídricas da parte aérea. Em muitas árvores e espécies herbáceas, pode haver invasão das raízes por fungos, formando associações denominadas micorrizas. Presume-se que elas facilitem a absorção de água e nutrientes sob condições de déficit hídrico.

4.2. Caules e ramos

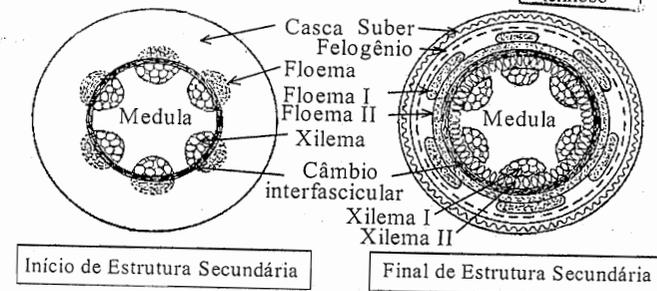
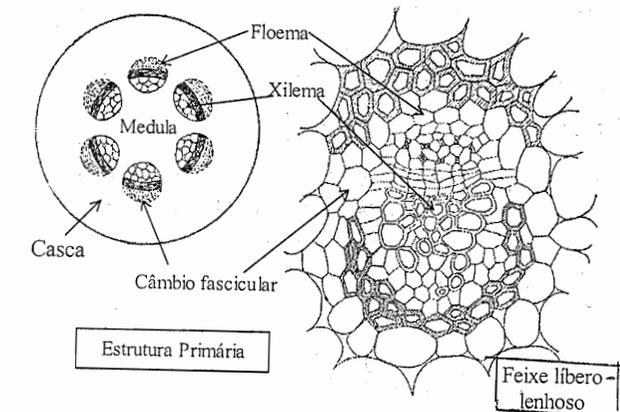
São órgãos destinados à sustentação e ao transporte de seiva bruta e seiva elaborada. Embora basicamente sejam compostos de tecidos de condução (*feixes libero-lenhosos*) e de sustentação (*parênquima*), há uma grande variação estrutural entre as espécies.

Nas monocotiledôneas, por exemplo, que sofrem pouco crescimento secundário em espessura, os feixes libero-lenhosos ficam dispersos por toda a secção transversal (Figura 2.9), entre células de parênquima. Os feixes maiores ficam no centro. Nas dicotiledôneas e gimnospermas, que podem sofrer crescimento secundário em espessura, a estrutura primária mostra o cilindro central com feixes libero-lenhosos. Entre o líber e o lenho ocorre o *câmbio fascicular* (meristema primário), enquanto que o restante do cilindro pode ser ôco ou preenchido com tecido parenquimático (*medula*). O *cilindro central* é envolto pela casca, formada de tecido parenquimático. Nas espécies com crescimento secundário em espessura, tanto o cilindro central quanto a casca crescem, o primeiro devido à presença de células meristemáticas (*câmbio*), que produzem vasos de xilema mais internos e de floema externamente (o floema e o xilema mais antigos ficam mais para o exterior e para o interior, respectivamente). Na casca ocorre o *felogênio*, tecido meristemático que permite a formação de *súber* para o exterior e *parênquima* para o interior. A camada exterior ao felogênio acaba morrendo, formando os tecidos mortos da casca.

Esse crescimento secundário faz com que ocorram cilindros de xilema em forma de anéis concêntricos. Principalmente nas lenhosas



CAULE DE MONOCOTILEDÔNEA



CAULE DE DICOTILEDÔNEA

Figura 2.9 Corte transversal de caule de monocotiledônea e de dicotiledônea (estrutura primária e secundária), com ênfase para distribuição de vasos libero-lenhosos. (Adaptado de Ferri, 1974).

perenes, o funcionamento do câmbio na primavera e verão torna esses anéis evidentes, principalmente em regiões de clima temperado com diferenciação entre estações. Com isso ocorre a formação do lenho primaveril e do lenho estival. No tronco de determinadas espécies arbóreas, os elementos vivos do lenho podem morrer, constituindo o *cerne*, enquanto que a região mais externa onde não ocorreu a morte desses elementos forma o *alburno*.

Uma característica de interesse no estudo de transporte de seiva bruta é a estrutura das células do xilema. Em primeira aproximação, o sistema condutor pode ser imaginado como um feixe de condutos, formados por uma coleção de elementos, que no xilema são células cujo protoplasma degenerou-se, permanecendo as paredes lignificadas.

Há dois tipos fundamentais de células do xilema: a) as *traqueídes*, consideradas filogeneticamente mais primitivas, encontradas tanto nas gimnospermas quanto nas angiospermas; b) os *elementos de vasos*, presentes nas angiospermas, com comprimento variáveis entre 20 mm e 800 mm, que ao serem ligados pelas extremidades formam a estrutura tubular conhecida como *vasos do xilema*. O comprimento dos vasos é variável, podendo ser de alguns centímetros em certas espécies, à metros noutras, como nas lianas e em algumas árvores. Nas plantas lenhosas que apresentam anéis de crescimento (de "*porosidade em anel*"), os vasos normalmente são curtos e mais largos nas espécies que possuem o xilema ativo no anel do ano e às vezes também no do ano anterior, comparadas com as espécies arbóreas denominadas de "*porosidade difusa*", nos quais os vasos são funcionais por vários anos, sendo mais longos e de menor raio.

Os condutos contêm paredes transversais, com pontuações que permitem a passagem da seiva. A presença das paredes é importante, pois se houver bolhas gasosas na seiva, elas podem ser confinadas dentro de cada elemento, dificultando o seu espalhamento e minimizando a embolia do vaso. O sistema condutor das mono e das dicotiledôneas herbáceas apresenta ramificação complexa a partir de nós. O conhecimento do sistema de distribuição da seiva é importante sob o ponto de vista metodológico como, por exemplo, na escolha de folhas para amostrar o estado de hidratação da parte aérea ou em estudos de modelos de transporte hídrico em plantas. Em espécies de dicotiledôneas, muitas vezes as folhas adjacentes são consideradas

como comparáveis sob o ponto de vista de hidratação, mas nem sempre isto é verdade, pois elas podem estar sendo supridas por feixes hídricos diferentes, com resistências também diferentes ao transporte de água. Nas monocotiledôneas a ramificação e a interconexão são acentuadas. Em milho e sorgo, os feixes vasculares que suprem as folhas são tão intensamente interligados nos nós inferiores, que pode-se considerar terem as folhas um suprimento hídrico comum (Kramer e Boyer, 1995).

Como resultado da distribuição dos feixes vasculares, nas espécies arbóreas de "*porosidade em anel*" a seiva flui basicamente pelo anel mais externo, enquanto que nas de "*porosidade difusa*" e nas coníferas vários anéis anuais podem ser funcionais. Observa-se, também, que as árvores podem ter crescimento em espiral do xilema no sentido axial, supondo-se que isso promova uma distribuição mais eficiente da água para a copa.

A estrutura do caule contém células fibrosas sem protoplasma, com papel de suporte estrutural da planta. Há, também, células parenquimatosas vivas, armazenadoras de carboidratos e que podem participar do movimento lateral de solutos e água e que desempenham papel importante no armazenamento hídrico, principalmente nas lenhosas. O feixe vascular contém, também, células meristemáticas e os elementos do floema. A Figura 2.10 mostra a estrutura de vasos condutores e tecidos associados no caule de *Pinus*, incluindo-se o

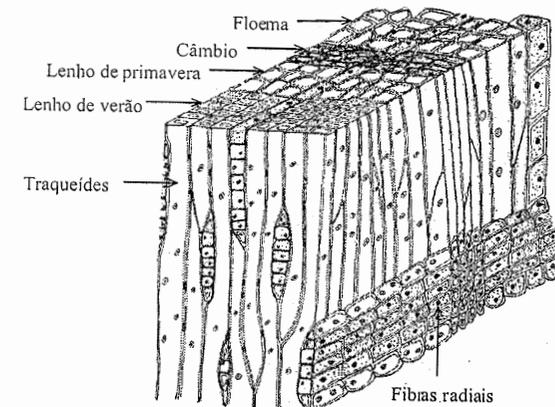


Figura 2.10 Estrutura tridimensional de células condutoras e tecidos associados no caule de *Pinus*. (Adaptado de Fuller e Ritchie, 1967).

floema. Nas gimnospermas, ocorrem as traqueídes como elementos condutores do xilema; a estruturação nelas é tal que produzem o lenho ou madeira "mole", ao contrário das angiospermas lenhosas, que produzem lenho "mais duro".

4.3. Folhas

As folhas de gimnospermas e angiospermas apresentam características morfológicas externas diferentes. Nas primeiras, normalmente apresentam-se como acículas ou como escamiformes, que nascem em ramos pequenos, de crescimento limitado e entrenós. Nas angiospermas, as folhas das dicotiledôneas normalmente apresentam enervação reticulada e as das monocotiledôneas tem enervação paralela e bainha, embora ocorram exceções. A Figura 2.11 mostra a estrutura básica de folhas de angiospermas, composta de vários tecidos:

a) *epiderme*: tecido com uma camada de células com poucos ou nenhum cloroplasto, recobertas de cutícula contendo cutina à prova d'água. A epiderme contém os estômatos, estruturas especializadas compostas pelas células-guarda contendo cloroplastos, cujo movimento permite a variação do diâmetro do poro formado entre elas, alterando a porosidade da epiderme. A epiderme desempenha um papel fundamental nas trocas gasosas com a atmosfera, através das diferenças de grau de cutinização entre as espécies, mas principalmente através das diferenças de porosidade da folha decorrentes das diferentes densidades de estômatos e da variação da abertura estomática, pois os estômatos representam a principal via de transporte gasoso através da epiderme.

b) *mesofilo*: composto normalmente de dois tipos de tecidos, os parênquimas *paliádico* e *esponjoso*. O primeiro encontra-se logo abaixo da epiderme superior, formado por células cilíndricas muito próximas entre si. O segundo encontra-se entre o paliádico e a epiderme inferior, com células esferóides e espaços intercelulares de ar mais acentuados.

c) *tecido condutor*: compõe-se de floema e de xilema, o primeiro normalmente voltado para a epiderme inferior e o segundo para a

superior. Podem ocorrer fibras, elementos mecânicos e, em certas espécies, como nas de metabolismo C₄, o tecido vascular pode estar envolvido pela bainha vascular, que pode conectar-se à epiderme através de extensões.

As folhas podem sofrer modificações em função do ambiente em que se formam, como: presença de pêlos; espessamento da cutina; estômatos em depressão na epiderme; presença de tecidos mecânicos, representando caráter *xeromórfico* (adaptação à ambientes secos) ou *escleromórficos* (de folhas coriáceas, adaptadas à solos pobres quanto à nutrição mineral).

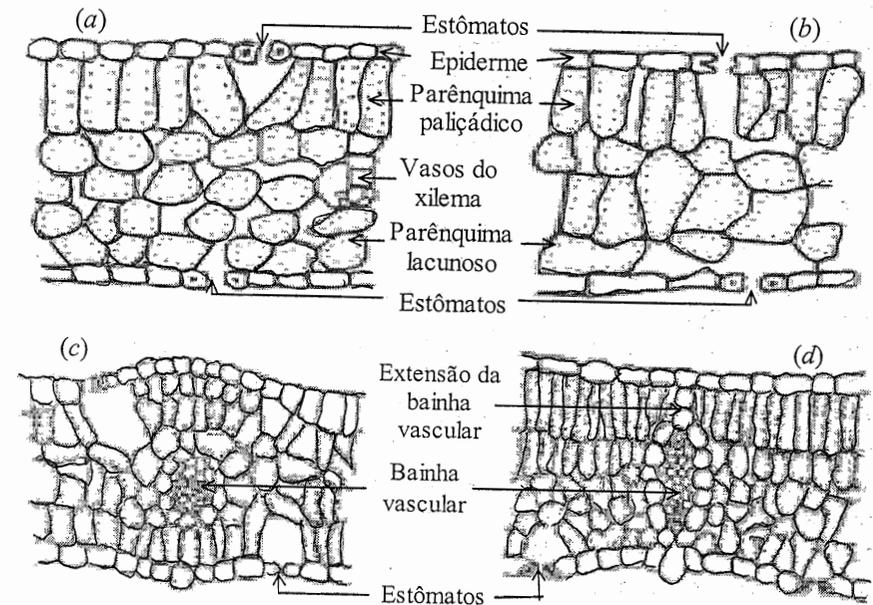


Figura 2.11 Corte esquemático transversal da lâmina de folhas anfistomáticas (a, b e c) e hipostomática (d). c e d: folhas com bainha vascular, respectivamente sem e com extensão até a epiderme (adaptadas de Kramer, 1983).

Os estômatos ocorrem principalmente nas folhas, tanto em ambas as faces (folhas *anfistomáticas*), como em uma face, mais comumente na inferior (folhas *hipostomáticas*), mas também estão representados em caules, flores e frutos. Entre espécies há uma variação grande de dimensões e frequência (densidade: n° por unidade de área), o que tem grande importância nas diferenças de regulações das trocas gasosas ,

como será visto no capítulo VII. A Figura 2.12 mostra exemplos da estrutura de tipos de estômatos, representados por aqueles típicos de folhas de dicotiledôneas, com células-guardas reniformes e de gramíneas com células-guardas na forma de halteres. A distribuição em certas espécies (principalmente monocotiledôneas e coníferas) ocorre em linhas paralelas e noutras, com espalhamento ao acaso.

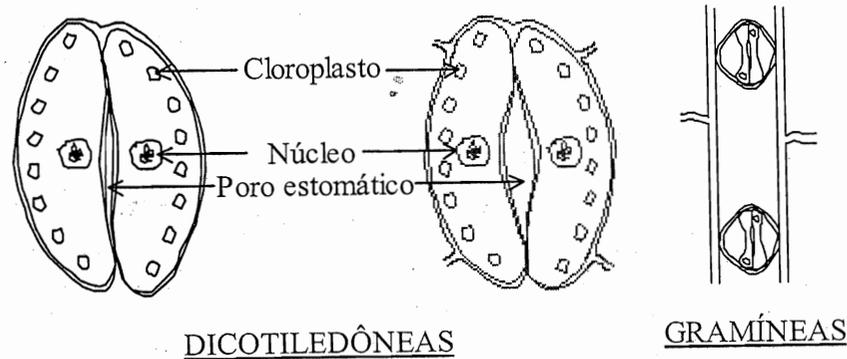


Figura 2.12 Esquema da estrutura de estômatos de dicotiledôneas e de gramíneas.

5. REFERÊNCIAS

- BOLD, H.C. O Reino Vegetal. Editora Edgar Blucher Ltda. e Editora da Universidade de São Paulo: 189 p. 1972.
- CAMPBELL, N. A. Biology. The Benjamin/Cummings Publ. Co, Redwood City, CA. 1993.
- FERRI, M.G. Botânica. Morfologia Interna das Plantas (Anatomia). Melhoramentos e Editora da USP, 113 p. 1974.
- FULLER, H.J. e RITCHIE, D.D. General Botany. Barnes & Noble, Inc. 1967.
- JOLY, A. B. Botânica. Introdução à Taxonomia Vegetal. Companhia Editora Nacional e Editora da USP. Sao Paulo, 1966.
- KRAMER, P.J. e BOYER, J. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press. 1995.
- KRAMER, P.J. Water Relations of Plants Academic Press. 1983.
- NOBEL, P.S. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Academic Press, San Diego. 1999.

III

CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DA ATMOSFERA TERRESTRE

1. ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO DA ATMOSFERA TERRESTRE

A atmosfera terrestre apresenta estrutura vertical com variação nas propriedades físicas, como temperatura, pressão, umidade, densidade, etc., caracterizando as seguintes camadas a partir da superfície: troposfera, estratosfera, mesosfera e termosfera. Entre elas, encontram-se camadas de transição, denominadas "pausas": tropopausa, estratopausa e mesopausa. A troposfera interessa-nos mais de perto, por ser aquela que afeta diretamente as trocas energéticas, de massa e de momento com a superfície. Ela é, também, a sede dos fenômenos meteorológicos. É uma camada com grande variabilidade espacial e temporal de suas propriedades.

A atmosfera terrestre é constituída de gases, vapores, líquidos e sólidos, com predominância dos gases (Tabela 3.1). Uma parte deles mantém-se em níveis aproximadamente constantes em longos intervalos de tempo, como o nitrogênio, o oxigênio e o argônio, além de gases em concentrações muito baixas, como xenônio, hélio, criptônio e neônio. Os constituintes variáveis em maior concentração são o vapor d'água e o dióxido de carbono. Muitas outras substâncias são encontradas em baixa concentração, como ozônio, hidrogênio, óxido nítrico, dióxido de nitrogênio, dióxido de enxofre, hidrogênio sulfídrico, amônia, ácido

nítrico, clorofluorcarbonos (CFCs), carbono tetracloreto, etc., grande parte decorrentes de poluição. A Tabela 3.2 mostra algumas características físicas dos gases em maior proporção (razão de mistura) e do CO₂.

Tabela 3.1. Composição do ar atmosférico seco e massa molecular de cada constituinte. (Fontes: Goody e Walker, 1975; Varejão-Silva, 2000).

Constituinte	Fração molar (% em vol.)	massa molecular (g.mol ⁻¹)
Nitrogênio	78,0840	28,013
Oxigênio	20,9460	32,000
Argônio	0,9340	39,948
Dióxido de carbono	0,0310	44,010
Neônio	0,0018	20,183
Hélio	5,24.10 ⁻⁴	4,003
Criptônio	1,14.10 ⁻⁴	83,800
Hidrogênio	5,00.10 ⁻⁵	2,016
Xenônio	8,7.10 ⁻⁶	131,300
Ozônio	até 10 ⁻⁵	47,998
Radônio	6,0.10 ⁻¹⁸	222,000
Metano	1,5.10 ⁻⁴	16,042
Óxido nítrico	3,0.10 ⁻⁵	44,013

Tabela 3.2. Características dos três gases em maior proporção no ar seco, do CO₂ e sua participação porcentual (em volume de ar seco) na atmosfera.

Gás	Massa molecular	Densidade (CNTP) (kg.m ⁻³)	Razão de mistura em vol. (%)	Concentração (kg.m ⁻³)
Nitrogênio	28,01	1,250	78,080	0,975
Oxigênio	32,00	1,429	20,960	0,300
Argônio	39,95	1,783	0,920	0,016
CO ₂	44,01	1,977	0,036	0,001

O dióxido de carbono é um componente importante das trocas gasosas entre as plantas e a atmosfera. A sua concentração na atmosfera (razão de mistura) sofre flutuações sazonais ao longo do ano e tem

apresentado um incremento temporal ao longo das últimas décadas, em função das atividades humanas. Estima-se em 25% o aumento da sua concentração a partir do início da era industrial, com crescimento acentuado nas últimas décadas, como se vê na Figura 3.1, obtida a partir de medidas contínuas em Mauna Loa, no Havaí, causando grandes preocupações quanto aos seus efeitos sobre a temperatura do planeta, por ser um gás de "efeito estufa", isto é, que absorve radiação de ondas longas de origem terrestre. Deve-se considerar, também, a importância desse aumento pelos efeitos sobre o processo fotossintético e o crescimento vegetal. Outros componentes, embora em pequena concentração, tornam-se importantes por seu efeito poluidor ou por exercerem "efeito estufa". Ao lado do CO₂, destacam-se como "gases de estufa" o CH₄ e o N₂O, de origem natural e antropogênica, e os CFCs, de fontes antropogênicas. Além do seu aumento anual (por exemplo, a concentração de metano tem aumento recente na proporção de 13 ppbv, o óxido nítrico de 0,75 ppbv, os CFCs de 7 a 20 pptv), deve-se considerar o tempo de residência e a eficiência em absorver ondas longas; o CH₄ e o N₂O são 20 e 200 vezes, respectivamente, mais eficientes que o CO₂ quanto a absorção de ondas longas.

A água faz-se presente em suspensão na atmosfera nas formas líquida (gotículas), sólida e de vapor. A concentração de vapor na atmosfera é bastante variável no tempo e no espaço, com participação desde próximo de zero até cerca de 4% em volume de ar úmido, afetando tanto a perda de vapor pela superfície, como o balanço de energia radiante no sistema solo-planta-atmosfera.

A Figura 3.2 mostra exemplos de variação horária da umidade relativa, da concentração de vapor e da temperatura do ar em vários dias do ano em Piracicaba, SP, sob condições padrões de medida em estação meteorológica, próximo à superfície gramada. Observa-se que em dias cujas condições atmosféricas são condicionadas pelo balanço energético local, sem entrada de massas ou sem penetração de vapor, há uma tendência de variação pouco acentuada da concentração de vapor ao longo do dia, em consequência do balanço entre o vapor produzido pela superfície e o transferido verticalmente por convecção turbulenta.

Observa-se uma variação inversa entre a umidade relativa e a temperatura do ar nesses dias. A umidade relativa tem relação inversa com a temperatura do ar pelo fato dela representar uma relação entre a pressão atual e a pressão saturante de vapor. Enquanto a primeira tende

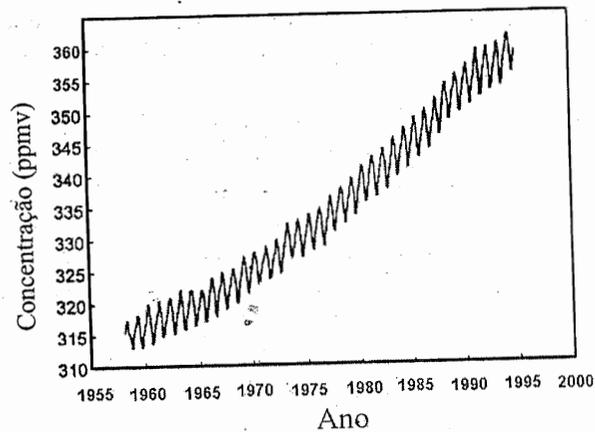


Figura 3.1. Variação da concentração de CO_2 (em partes por milhão em volume de ar seco) observada a partir da década de 50 em Mauna Loa, Havaí. (Fonte: Rosenzweig e Hillel, 1998).

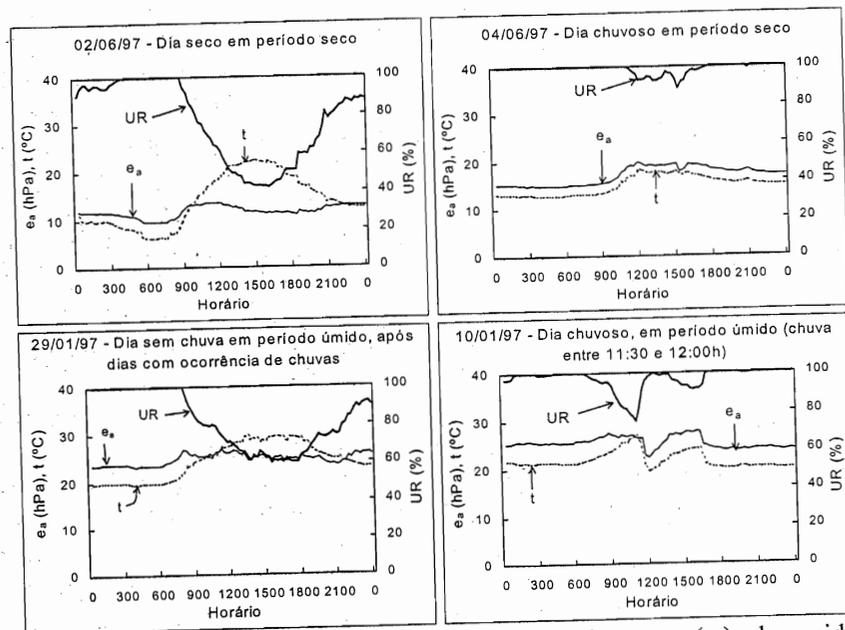


Figura 3.2. Variação ao longo do dia da pressão de vapor (e_a), da umidade relativa (UR) e temperatura do ar (t) em abrigo meteorológico, em várias épocas do ano em Piracicaba, SP.

a ter pequena variação em dias típicos, a pressão saturante tem uma variação relacionada de forma exponencial com a temperatura do ar (ver item 3 deste capítulo).

As variações sazonais da concentração de vapor podem ser acentuadas, como se verifica em Piracicaba ao se comparar meses secos (agosto, por exemplo) e úmidos (janeiro, por exemplo).

2. PAPEL DOS CONSTITUINTES ATMOSFÉRICOS NOS PROCESSOS DE TROCAS DE MASSA E ENERGIA COM AS PLANTAS

Sob o ponto de vista físico, as trocas de massa entre as plantas e a atmosfera ocorrem devido à diferença de concentração das substâncias envolvidas (vapor d'água, dióxido de carbono) entre o ar turbulento e o interior da folha. Em função dessas trocas, ocorrem perfis verticais de concentração de vapor d'água e de CO_2 na camada próxima à superfície (escala micrometeorológica), que dependem da própria cobertura vegetal e das condições de solo e atmosfera. Os valores de concentração de vapor d'água, na escala do dossel vegetativo ou na escala da camada adjacente às folhas, por exemplo, podem ser diferentes, portanto, daquele medido em condições climatológicas padrões, embora a ordem de grandeza mostrada nas Figuras 3.1 e 3.2 seja mantida. Na Figura 3.3 são mostrados perfis característicos de vapor e dióxido de carbono em micro-escala (próximo à superfície), ou seja, aquela condicionada pelo tipo de cobertura do terreno.

Os componentes atmosféricos apresentam propriedades de espalhamento (ou difusão) e de absorção de radiação eletromagnética de ondas curtas (comprimentos de onda até 3.000 nm), que constituem a radiação solar, bem como a absorção de ondas longas emitidas principalmente pelos corpos naturais na Terra.

O espalhamento ou difusão de energia radiante é realizado pelos gases e partículas do ar, denominando-se *difusão seletiva* quando a interação da radiação ocorre com as moléculas gasosas de diâmetro muito pequeno (moléculas de gases, por exemplo), sendo seletiva porque a maior eficiência desse processo ocorre em comprimentos de onda dentro da faixa do azul e do violeta. Na difusão *não-seletiva*, que ocorre na interação com partículas atmosféricas maiores (poeiras,

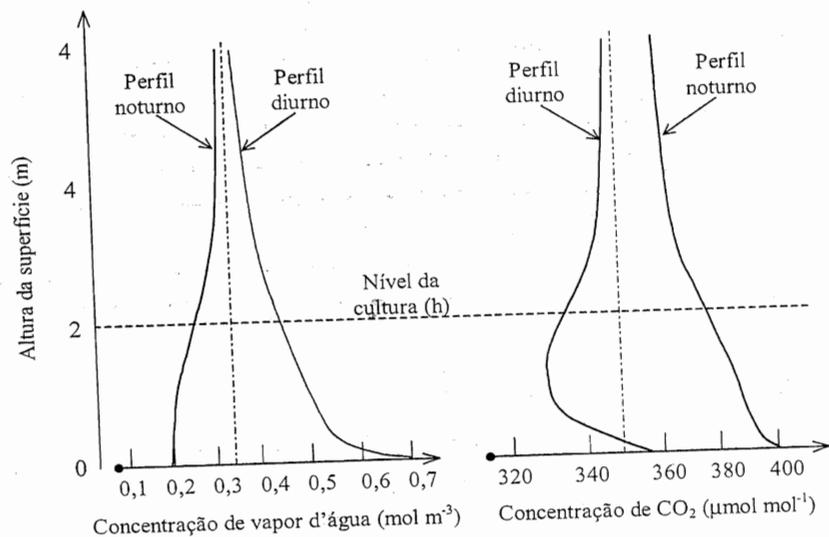


Figura 3.3 Perfis característicos (genéricos) de vapor d' água e dióxido de carbono na atmosfera próxima a uma cobertura vegetal.

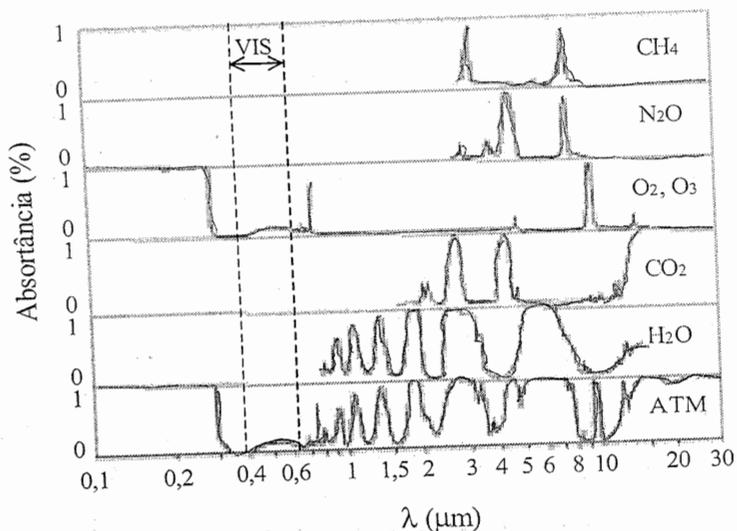


Figura 3.4. Espectro de absorção da energia radiante por componentes da atmosfera e pela atmosfera como um todo. (Fonte: Vianello e Alves, 1991)

aerossóis, gotículas de água, etc.), todos os comprimentos de onda na faixa do visível podem ser espalhados.

Os constituintes atmosféricos absorvem radiação eletromagnética de diferentes comprimentos de onda (Figura 3.4). O oxigênio absorve na faixa do visível e do infravermelho térmico, enquanto o ozônio o faz na faixa do ultravioleta. A água e o dióxido de carbono absorvem tanto na faixa de infravermelho de ondas curtas como de ondas longas, enquanto o metano e o óxido nitroso absorvem na banda do infravermelho termal.

3. QUANTIFICAÇÃO DO VAPOR D'ÁGUA ATMOSFÉRICO

3.1. Caracterização do ar úmido

Embora em pequena proporção na atmosfera quando comparado a outros componentes como o nitrogênio e o oxigênio, o vapor d'água desempenha papel importante na perda de água dos vegetais e no conseqüente balanço de energia. O estudo desses processos exige o conhecimento da quantidade de vapor presente na atmosfera em determinado local e instante. As diferenças de disponibilidade hídrica na superfície terrestre e a dinâmica atmosférica fazem com que a concentração de vapor d'água do ar tenha grande variação espacial e sazonal.

A caracterização do vapor d'água do ar é realizada tomando-se por base o fato da atmosfera ser constituída por uma mistura de gases à baixa pressão. Nesse caso, a equação dos gases ideais é aplicável tanto ao estudo da mistura, como de qualquer um dos seus componentes isoladamente:

$$P.V = n.R.T = (m/M).R.T \quad (3.1)$$

sendo P a pressão, V o volume considerado, n o número de moles contido no volume V , R a constante universal dos gases ideais ($8,3143 \text{ J.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}$ ou $8,3143.10^{-6} \text{ m}^3.\text{MPa.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}$ ou $0,0625 \text{ mmHg.m}^3.\text{mol}^{-1}.\text{K}^{-1}$), m a

massa do gás, M a massa molecular do ar seco (29 g.mol^{-1}) e T a temperatura em K.

A pressão atmosférica indica a força-peso da coluna de ar por unidade de área da superfície na qual ela atua, sendo igual à soma das pressões parciais que cada componente exerce, visto que em uma mistura à baixa pressão, cada gás comporta-se como se estivesse sozinho na mistura. A unidade de pressão no SI é o pascal (Pa), sendo usados os múltiplos hectopascal (hPa, equivalente ao milibar), o quilopascal (kPa) e o megapascal (MPa). Fora do SI, as unidades utilizadas para estudos atmosféricos são a atmosfera (atm) e a altura da coluna de mercúrio (por exemplo, mmHg). As relações entre essas unidades são:

$$1 \text{ atm} = 101,3 \text{ kPa} = 1013 \text{ hPa} = 760 \text{ mmHg}$$

A participação quantitativa de um gás ou do vapor d'água na atmosfera pode ser expressa por sua fração molar N , ou seja, o número de moles do gás em relação ao número total de moles na mistura atmosférica.

Através da equação 3.1, é possível demonstrar que N é igual à relação entre a pressão parcial do gás (ou vapor) e a pressão total na mistura (no caso, a pressão atmosférica P_{at}). Por exemplo, chamando de e_a a pressão parcial (ou atual) de vapor e de P_{CO_2} a pressão parcial do dióxido de carbono no ar atmosférico, as suas frações molares serão, respectivamente, expressas por $N_{va} = e_a/P_{at}$ e $N_{CO_2} = P_{CO_2}/P_{at}$.

A quantificação da umidade do ar pode ser feita por uma série de variáveis. A primeira variável é a própria pressão de vapor e_a . Uma variável decorrente é a pressão saturante e_s , que corresponde à pressão máxima de vapor d'água que o ar em condições naturais pode atingir em determinada temperatura, a qual pode ser calculada pela equação de Tetens:

$$e_s = k \cdot 10^{\frac{7,5 \cdot t}{237,3+t}} \quad (3.2)$$

na qual k é um coeficiente de ajuste igual a 6,108 (se e_s é expressa em hPa) ou 4,58 (se e_s é dada em mm Hg) e t é a temperatura do ar em °C.

Pode-se, então caracterizar o déficit de saturação de vapor (DSV) do ar como:

$$DSV = e_s - e_a \quad (3.3)$$

A Figura 3.5 mostra a representação gráfica da equação de Tetens, indicando que e_s aumenta exponencialmente com a temperatura do ar. Observa-se na figura, o significado da temperatura do ponto de orvalho t_o , ou seja, a temperatura na qual o ar em determinado estado de umidade se satura caso sua temperatura seja diminuída (atenção: o conceito de t_o envolve somente o atingimento do estado de saturação por diminuição da temperatura, mantendo-se e_a constante).

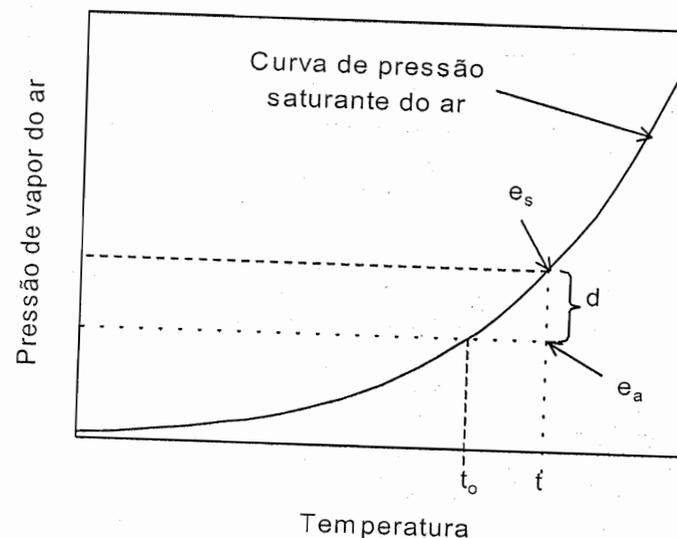


Figura 3.5. Relação entre a pressão saturante de vapor $e_s(t)$ e a temperatura do ar t . É representada uma condição em que o ar não está saturado, através da indicação de e_a e a correspondente temperatura do ponto de orvalho t_o nessa condição.

Através do uso da equação de Tetens, é possível chegar-se a seguinte expressão para cálculo de t_o :

$$t_o = \frac{237,3 \cdot \log(e_a/6,108)}{7,5 - \log(e_a/6,108)} \quad (3.4)$$

sendo e_a expressa em hPa.

Assim, quanto menor for o valor de e_a (mais seco estiver o ar) em uma determinada temperatura, maior será o déficit de saturação e menor será t_o , significando que o ar deve sofrer maior resfriamento para atingir o ponto de orvalho quanto mais seco ele estiver.

A quantificação do vapor d'água no ar é feita pelas seguintes outras variáveis, com as respectivas equações que as ligam à pressão de vapor:

a) **Concentração de vapor** C_{va} (por unidade de volume de ar úmido), também denominada de *umidade absoluta*:

$$C_{va} = K \cdot (e_a / T_{ar}) \quad (3.5)$$

sendo C_{va} expressa em g de vapor. m^{-3} de ar úmido, K um coeficiente de ajuste igual a 216,5 (se e_a é expressa em hPa), ou 2165 (e_a em kPa) ou 288 (e_a em mm Hg); T_{ar} é a temperatura do ar em K.

A concentração de vapor na saturação C_{vas} é calculada por

$$C_{vas} = K \cdot (e_s / T_{ar}) \quad (3.6)$$

A concentração de vapor pode ser expressa, também, em mol de vapor. mol^{-1} de ar.

b) **Umidade específica** U_e , que expressa uma relação entre a massa de vapor d'água e a massa de ar úmido:

$$U_e = \frac{0,622 \cdot e_a}{(P_{at} - 0,378 \cdot e_a)} \quad (3.7)$$

sendo P_{at} a pressão atmosférica

c) **Umidade relativa** UR , expressa porcentualmente como:

$$UR\% = \frac{e_a}{e_s} \cdot 100 = \frac{C_{va}}{C_{vas}} \cdot 100 \quad (3.8)$$

A expressão 3.8 explica porque em dias típicos e sob condições padrões de medida (sobre gramado, a 1,70 m acima do nível do solo e em abrigo meteorológico), a umidade relativa varia inversamente à temperatura (Figura 3.2). Como e_a mantém-se relativamente constante no

dia (devido ao balanço do vapor produzido e transportado verticalmente), e e_s varia exponencialmente com a temperatura (equação 3.2), UR diminui com o aumento da temperatura durante o período diurno (até o horário de ocorrência da temperatura máxima), para depois aumentar, tendendo a ter valores elevados, muitas vezes atingindo a saturação, no período noturno.

d) **Razão de mistura** R , que expressa uma relação entre a massa de vapor e a massa de ar seco:

$$R = 0,622 \cdot \frac{e_a}{(P_{at} - e_a)} \quad (3.9)$$

3.2. Determinação da umidade do ar

3.2.1. Psicrometria

O método básico para determinação da umidade do ar é a psicrometria. Um psicrômetro (Figura 3.6a) é constituído de 2 termômetros, o bulbo de um dos quais é mantido continuamente úmido, pelo uso de musselina envolvendo-o, alimentada por água de um reservatório, indicando a *temperatura do bulbo úmido* (t_u), enquanto o outro indica a *temperatura do bulbo seco* (t_s) ou seja, a própria temperatura do ar. Devido à evaporação do bulbo úmido, a sua temperatura tende a ser menor do que a do bulbo seco, sendo que $(t_s - t_u)$ – denominada *depressão psicrométrica* – é uma indicação da umidade do ar; quanto mais seco o ar, maior a depressão, sendo que se o ar estiver saturado, a depressão é nula. O psicrômetro da Figura 3.6.a, classificado como de ventilação natural, deve ser usado sempre ao abrigo da radiação direta e da velocidade do vento, pois esta não é controlada e tem efeito importante sobre a medida, como discutir-se-á a seguir.

Para medidas pontuais no campo, é recomendável o uso do psicrômetro aspirado tipo Assmann (Figura 3.6b), que possui uma pequena turbina na parte superior, acionada por corda, que aspira ar em velocidade adequada para eliminar o efeito do vento. Os bulbos são protegidos da insolação por tubos metálicos.

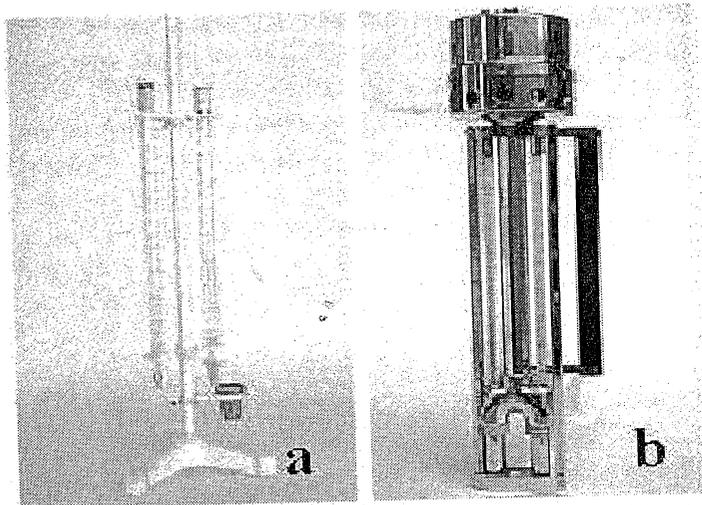


Figura 3.6.a. Psicrômetro não aspirado, de termômetros de líquido em vidro; b. psicrômetro aspirado tipo Assmann.

A pressão atual de vapor do ar pode ser determinada a partir da equação psicrométrica:

$$e_a = e'_s - A.P_{at} \cdot (t_s - t_u) \quad (3.10)$$

sendo e'_s a pressão saturante de vapor à temperatura do termômetro de bulbo úmido (t_u) e t_s a temperatura do termômetro de bulbo seco. O termo A é o *coeficiente psicrométrico termodinâmico*, igual a $0,000646^\circ\text{C}^{-1}$ (a 0°C) e P_{at} é a pressão atmosférica em hPa, sendo A relacionado à temperatura do bulbo úmido por (Fristchen e Gay, 1979):

$$A = 0,000646 \cdot (1 + 0,000946 \cdot t_u) \quad (3.11)$$

O valor de t_u é afetado pela velocidade do vento, tamanho e geometria do bulbo, o que faz com que o coeficiente psicrométrico (denominado incorretamente de "constante psicrométrica") seja modificado, principalmente quando a ventilação do bulbo é baixa. Para velocidades do vento acima de 3 m.s^{-1} , ocorre praticamente o máximo de depressão da temperatura do bulbo úmido para um determinado conjunto de condições físicas do ar. Assim, a recomendação para os

psicrômetros "aspirados", nos quais é passado um fluxo de ar pelos bulbos para minimizar o efeito da ventilação, é de que a taxa de aspiração esteja entre 4 e 11 m.s^{-1} . A diminuição da velocidade do vento de 4 m.s^{-1} para 1 m.s^{-1} aumenta em cerca de 15% o coeficiente psicrométrico e este praticamente duplica para a velocidade de $0,12 \text{ m.s}^{-1}$. Segundo Guiot (1999), a não consideração do efeito da velocidade do vento nos psicrômetros ventilados naturalmente (psicrômetros sem aspiração) pode levar a superestimativas de e_a de até 20%.

Para fins práticos, estabeleceu-se uma equação psicrométrica com introdução do valor de um *parâmetro psicrométrico* γ (também conhecido, impropriamente, por "constante psicrométrica"):

$$e_a = e'_s - \gamma \cdot (t_s - t_u) \quad (3.12)$$

na qual γ é dado em Pa.K^{-1} , sendo igual a 66 Pa.K^{-1} ($0,66 \text{ hPa.K}^{-1}$) se a velocidade de ventilação é maior que 3 m.s^{-1} .

Uma outra equação empírica de A é aquela proposta por Ferrel em 1882 (Varejão-Silva, 2000):

$$A = 0,00066 \cdot (1 + 0,00115 \cdot t_u) \quad (3.13)$$

que é válida quando se trabalha com a pressão em hPa.

Os psicrômetros aspirados são considerados referências na medida da umidade do ar por permitirem o uso do coeficiente psicrométrico descrito. Além dos termômetros de líquido em vidro, outros podem ser utilizados, de acordo com o objetivo do trabalho, como os termômetros de termopar, que podem ser miniaturizados, o mesmo acontecendo com termômetros de termistor. Nos de termopar, a junção úmida pode ser umedecida a partir do seu resfriamento por efeito Peltier. Um problema é a manutenção do bulbo adequadamente umedecido. No lugar de turbinas mecânicas, nos aspirados podem ser usadas turbinas movidas por eletricidade.

3.3. Higrômetros

No lugar dos psicrômetros, podem ser usados higrômetros, que são instrumentos que utilizam uma propriedade física de um material ou meio, variável com a umidade do ar. Entre os tipos de sensores que utilizam tais propriedades, pode-se citar:

a) *higrômetros de cabelo*, que utilizam a propriedade de alongação do cabelo humano com a umidade do ar. Permitem o registro gráfico da umidade do ar, após calibração, nos chamados "higrógrafos". Apresentam precisão menor do que os psicrômetros;

b) *higrômetros de ponto de orvalho*, no qual uma superfície (por exemplo, um espelho) é resfriada até atingir a temperatura do ponto de orvalho, havendo uma calibração desta em função da umidade do ar;

c) *higrômetros de absorção elétrica*, ou eletrolíticos, que usam a variação das propriedades de condução elétrica de um material ou solução saturada (por exemplo, cloreto de lítio) com a variação da umidade do ar;

d) *higrômetros por absorção de radiação ou analisadores de gás*, principalmente na banda do ultra-violeta, infra-vermelho próximo e médio e no infra-vermelho térmico, pois o vapor d'água absorve radiação nesses bandas, tornando-se a absorção proporcional à concentração do vapor no ar. Maiores detalhes sobre técnicas de medidas da umidade do ar podem ser encontrados em Viton (1970), Brustet et al., (1970), Seck e Perrier (1970) Guizouarn (1970), Fritschen e Gay (1970), Spommer e Tibbitts (1970) e Guiot (1999).

3.4. Exemplo de quantificação do vapor d'água na atmosfera

As medidas de um psicrômetro em abrigo meteorológico (ao abrigo do vento) indicaram os seguintes valores em determinado instante: $t_s = 26,8^\circ\text{C}$ e $t_u = 19,8^\circ\text{C}$. Sendo a pressão atmosférica do momento igual a 955 hPa, calcular as variáveis quantificadoras do vapor d'água do ar acima descritas.

Resolução:

As duas variáveis básicas são a pressão saturante e a pressão atual de vapor. A primeira pode ser estimada pela equação 3.2:

$$e_s = 6,108.10^{\frac{7,5.t}{(237,3+t)}} = 6,108.10^{\frac{7,5.26,8}{237,3+26,8}} = 35,24\text{hPa}$$

A pressão atual de vapor e_a é calculada pela equação psicrométrica (3.10). Em princípio, use-se o coeficiente psicrométrico A calculado pela equação 3.11:

$$A = 0,000646.(1 + 0,000946.t_u) = 0,000658$$

$$e'_s = 6,108.10^{\frac{7,5.t_u}{237,3+t_u}} = 6,108.10^{\frac{7,5.19,8}{(237,3+19,8)}} = 23,09\text{hPa}$$

Sendo:

$$e_a = e'_s - A.P_{at}.(t_s - t_u)$$

$$e_a = 23,09 - 0,000658.955.(26,8 - 19,8)$$

$$e_a = 18,96\text{hPa}$$

Esse valor é o calculado considerando-se um coeficiente psicrométrico termodinâmico. Na realidade, como os dados foram obtidos com um psicrômetro não aspirado em abrigo, considere-se a informação de que se a velocidade do vento for muito baixa, esse coeficiente praticamente dobra. Adotemos $A = 0,00130\text{ C}^{-1}$:

$$e_a = 23,09 - 0,0013.955.(26,8 - 19,8) = 14,40\text{hPa}$$

Adote-se esse último valor e calcule-se as variáveis caracterizadoras da umidade do ar dadas pelas equações 3.3 a 3.9:

a) Déficit de pressão de vapor do ar:

$$DSVA = 35,24 - 14,40 = 20,84\text{hPa}$$

Portanto, um *DSVA* elevado.

b) Temperatura do ponto de orvalho:

$$t_o = \frac{237,3 \cdot \log(14,40/6,108)}{7,5 - \log(14,40/6,108)} = 12,40^\circ C$$

A depressão da temperatura do ponto de orvalho ($\Delta t_o = t_{ar} - t_o$) é portanto:

$$\Delta t_o = 26,8 - 12,4 = 14,4^\circ C$$

c) Concentração de vapor:

$$C_{va} = K \cdot \frac{e_a}{T_{ar}} = 216,7 \cdot \frac{14,40}{(273,16 + 26,8)} = 10,41 \text{ g de vapor} \cdot \text{m}^{-3} \text{ de ar}$$

ou $10,41 : 18,016 = 0,578 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-3}$.

d) Umidade específica:

$$U_e = \frac{0,622 \cdot e_a}{(P_{at} - 0,378 \cdot e_a)} = \frac{0,622 \cdot 14,40}{955 - 0,378 \cdot 18,69} = 0,00945$$

Essa relação significa que se tem 0,00945 kg de vapor por kg de ar úmido.

e) Umidade relativa:

$$UR\% = \frac{e_a}{e_s} \cdot 100 = \frac{14,40}{35,24} \cdot 100 = 40,86\%$$

f) Razão de mistura:

$$R = 0,622 \cdot \frac{e_a}{P_{at} - e_a} = 0,622 \cdot \frac{14,40}{955 - 14,40} = 0,00952$$

Este valor significa que o ar contém 0,00952 kg de vapor por kg de ar seco.

4. QUANTIFICAÇÃO DO DIÓXIDO DE CARBONO NO AR

O CO_2 pode ser quantificado por sua concentração, por sua fração molar e pela sua pressão parcial no ar.

A concentração normalmente é expressa em partes por milhão em volume (*ppmv*). Entretanto, a unidade recomendada no Sistema Internacional (SI) é mol. Portanto, outra unidade usada é $\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ de ar, sendo normalmente usado $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$. Outra unidade é $\mu\text{L}(\text{CO}_2) \cdot \text{L}^{-1}$ ar. A interconversão entre essas unidades é unitária, ou seja:

$$1 \text{ ppmv} = 1 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} = 1 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$$

A concentração pode ser expressa também em mol de CO_2 /volume de ar ou massa de CO_2 /volume de ar. A pressão parcial de CO_2 no ar (P_{CO_2}) também pode ser usada para quantificá-lo no ar, devendo-se lembrar que a fração molar ($\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ ar, sem unidades) pode ser calculada também como $N_{\text{CO}_2} = P_{\text{CO}_2} / P_{at}$, sendo P_{at} a pressão atmosférica. A interconversão entre unidades nessas formas de expressão da quantidade de CO_2 no ar não é tão direta como no caso anterior, pois deve-se levar em conta as relações entre pressão, volume, massa (ou número de moles) e temperatura, expressas pela equação 3.1.

Como $P \cdot V = n \cdot R \cdot T$, pode se determinar a relação entre P_{CO_2} e uma certa forma de expressão de concentração, digamos $1,0 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3}$

do seguinte modo, adotando-se como exemplo $T = 293,15\text{K}$ (20°C) e $P_{\text{atm}} = 0,1\text{MPa}$:

$$P_{\text{CO}_2} \cdot 1,0\text{m}^3 = 10^{-3}\text{mol} \cdot 8,3143 \cdot 10^{-6}\text{m}^3 \cdot \text{MPa} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1} \cdot 293,15\text{K}$$

$$P_{\text{CO}_2} = 2,347 \cdot 10^{-6}\text{MPa} = 2,437\text{Pa}$$

Portanto, $1\text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-3}\text{ ar} = 2,437\text{Pa}$ (a 20°C).

Como fração molar é $N_{\text{CO}_2} = P_{\text{CO}_2} / P_{\text{atm}}$, tem-se:

$$N_{\text{CO}_2} = \frac{2,437\text{Pa}}{0,1 \cdot 10^6\text{Pa}} = 24,37 \cdot 10^{-6}$$

Portanto, $1\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3} = 24,37 \cdot 10^{-6}$ (fração molar) $= 24,37\text{Pa} \cdot \text{MPa}^{-1}$.

Como a fração molar corresponde a mol (CO_2) $\cdot \text{mol}^{-1}$ (ar) e como 1 mol de $\text{CO}_2 = 44,0\text{g}$ chega-se as seguintes relações:

$$1,0\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3} = 44,0\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} = 24,37\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} = 24,37\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} = \\ = 24,37\text{ppmv} = 24,37\mu\text{bar} \cdot \text{bar}^{-1} = 2,437\text{Pa}$$

ou, de forma inversa:

$$1\text{ppmv} = 0,041\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3} = 1,805\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} = 0,1\text{Pa}$$

Por exemplo, uma concentração de 350 ppmv corresponde a:

$$350\text{ppmv} = 14,3\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3} = 631,75\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} = 35\text{Pa}$$

Procedendo-se desta forma, é possível fazer a interconversão de unidades para qualquer valor de temperatura e pressão do ar.

Uma rápida discussão sobre as técnicas usadas na quantificação do CO_2 no ar será feita no capítulo VII, paralelamente à determinação de fluxos de CO_2 entre a planta e a atmosfera.

5. REFERÊNCIAS

- BRUSKET, J.M.; CASAMAYOR, P. e SAPORTE, R. Higrométrie par absorption du rayonnement infrarouge. *In: Techniques d'étude des facteurs de la biosphère*. I.N.R.A. Publ. 70-4. 1970. p. 209-217.
- FRITSCHEN, L.J. e GAY, L. W. Environmental Instrumentation. Springer-Verlag. 1979.
- GOODY, R.M. e WALKER, J.C.G. Atmosferas Planetárias. Edgard Blucher Ltda., São Paulo. 1975.
- GUIOT, G. Climatologie de l'Environnement. Dunod, Paris 1999.
- GUIZOVARN, L. Higrométrie a oxide d'aluminium. *In: Techniques d'étude des facteurs de la biosphère*. I.N.R.A. Publ. 70-4, 1970. p. 235-241.
- ROSENZWEIG, C. e HILLEL, D. Climate Change and the Global Harvest. Potential Impacts of the Greenhouse Effect on Agriculture. University Press. Oxford, 1998.
- SECK, M. e PERRIER, A. Description d'un psychromètre a thermocouples. Son application a la mesure des gradients d'humidité. *In: Techniques d'étude des facteurs de la biosphère*. I.N.R.A. Publ. 70-4, p. 223-234.1970.
- SPOMMER, L.A. e TIBBITTS, W. Humidity. *In: Plant growth chamber handbook*. North - Central Regional Research Publication n°. 340 (Longhans, R.W. e Tibbitts, T.W., eds.), Iowa Agriculture and Home Economics Experimental Station, Special Report n°. 99. p. 43-64.1997.
- VAREJÃO-SILVA, M.A. Meteorologia e Climatologia. INMET, Gráfica e Editora Stilo. 2000.
- VIANELLO, R. L. e ALVES, A. R. Meteorologia Básica e Aplicações. Imprensa Universitária, UFV. 1991.
- VITON, P. Higromètre a point de rosée. *In: Techniques d'étude des facteurs de la biosphère*. I.N.R.A. Publ. 70-4. 1970. p. 203-207.

6. EXERCÍCIOS

1. Com os dados da Tabela 3.2, calcular a massa molecular média aproximada do ar seco ($\text{g} \cdot \text{mol}^{-1}$) do ar atmosférico, sob condições normais de temperatura e pressão (CNTP).

2. Qual é a massa molecular média de uma parcela de ar úmido com 1,0 % de vapor d'água (em volume de ar úmido)? Adotar os valores para os gases do ar seco constantes na Tabela 3.2.

3. Considerando a densidade e composição dos gases componentes do ar atmosférico seco (Tabela 3.2), demonstrar que os valores de concentração de nitrogênio, oxigênio, argônio e gás carbônico são os citados na Tabela 3.2. Calcular, também, a fração molar de cada gás no ar seco nessas condições.

4. Qual é a densidade média do ar seco nas condições normais de temperatura e pressão?

5. Calcular a pressão parcial do N_2 , O_2 , Ar e CO_2 consideradas as condições expostas na Tabela 3.2 e temperatura de $0^\circ C$. Expressar os valores em hPa, kPa, MPa, atm e mmHg.

6. Transformar a concentração de 340 e 360 ppm (em volume) de CO_2 a $25^\circ C$ e pressão atmosférica igual a 0,096 MPa em $mmol.m^{-3}$, $g.m^{-3}$, $\mu L.L^{-1}$, Pa, $\mu bar.bar^{-1}$ e $Pa.MPa^{-1}$.

7. Um psicrômetro aspirado trabalhando nas condições adequadas de ventilação dos bulbos, marca em certo instante a temperatura do bulbo seco igual a $24,4^\circ C$ e a do bulbo úmido $19,5^\circ C$. Sendo a pressão atmosférica no momento igual a 966 hPa, caracterizar quantitativamente a umidade do ar com as variáveis discutidas no item 3.1.

8. Tomar o maior (26,0 hPa) e o menor (23,5 hPa) valor de e_a do dia 29/01/92 (figura 3.2) e calcular a concentração atual (ou umidade absoluta) e a concentração de saturação de vapor d'água, a umidade específica, a razão de mistura e a fração molar de vapor d'água no ar para cada caso. Considerar $P_{atm} = 949$ hPa. A temperatura do ar $26^\circ C$ (maior e_a) e $20^\circ C$ (menor e_a).

IV

PROPRIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DA ÁGUA E DE SOLUÇÕES AQUOSAS

1. INTRODUÇÃO

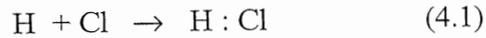
Como descrito no capítulo I, a água é o principal constituinte de células e tecidos vegetais, nos quais ela está presente principalmente em solução. As propriedades físico-químicas da água e das soluções aquosas devem, então, ser consideradas no estudo das relações hídricas das plantas.

2. ESTRUTURA E PROPRIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DA ÁGUA

2.1. Estrutura da água

As propriedades físico-químicas de uma substância dependem de sua estrutura molecular e de como ocorrem as ligações entre átomos e entre moléculas. As forças (ligações) que atuam entre átomos são basicamente de dois tipos: as *eletrovalentes* (ou iônicas) e as *covalentes*, nas quais ocorre compartilhamento de elétrons. Na verdade, as ligações covalentes puras só ocorrem entre átomos idênticos (exemplo: N_2). Noutros casos, ocorrem as ligações *dativas* (ou covalentes coordenativas) e as *covalentes-polares*, além do caso

especial das ligações metálicas. Nas dativas, ambos os elétrons são doados pelo mesmo átomo (por exemplo, o N do NH_3 doa 2 elétrons na reação com BF_3). Um exemplo de ligação covalente-polar é encontrada na molécula de HCl , no qual o Cl tem alta afinidade por elétrons:



Denomina-se polar porque forma-se um dipolo elétrico na molécula, cuja intensidade depende da relação entre as afinidades eletrônicas dos átomos. Na molécula da água, o átomo de oxigênio tem alta afinidade por elétrons, tornando-a polarizada. A mecânica ondulatória explica a conformação da molécula de água (figura 4.1), com um ângulo de $104,5^\circ$ entre o átomo de oxigênio e os de hidrogênio, na qual são observadas as regiões de polaridade.

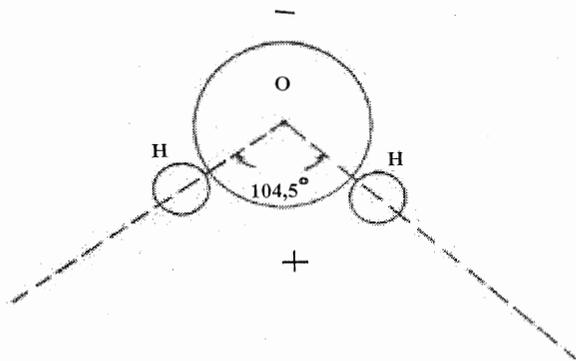


Figura 4.1. Conformação dos átomos na molécula d'água

As ligações entre moléculas são de dois tipos: a) *forças de van der Waals*, de fraca magnitude (1 a 10 kJ/mol) predominantes, por exemplo, em gases; b) *pontes de hidrogênio*, que ocorrem em moléculas polarizadas, como é o caso da água.

Na molécula de água, em consequência do ângulo das ligações e da eletronegatividade do oxigênio, os átomos de H ficam relativamente "desprotegidos" dos elétrons e adquirem a capacidade de interagir com

os pares eletrônicos de moléculas vizinhas, formando as "pontes de hidrogênio". As ligações de H são bem mais fortes do que as de van der Waals, correspondendo a uma energia de 20 kJ/mol de "pontes" ou 40 kJ/mol de água e explicam a associação das moléculas da água nas fases sólida, líquida e gasosa. O gelo apresenta-se como uma rede cristalina aberta (figura 4.2). A água líquida apresenta-se em desordem crescente com o aumento da temperatura e na fase de vapor as moléculas individuais não estão totalmente associadas.

A estrutura da água na fase líquida é motivo de controvérsia. A teoria de que nessa fase ela seria constituída de "aglomerados oscilantes" ou "icebergs", isto é, uma mistura de moléculas ligadas como no gelo, associadas a outras não estruturadas, tendo os aglomerados uma vida curtíssima (da ordem 10^{-10} s), tem sido colocada em dúvida. Stillinger (1980) propõe que a água é constituída de moléculas com uma tendência de geometria tetraédrica, mas que conteria ligações deformadas ou quebradas.

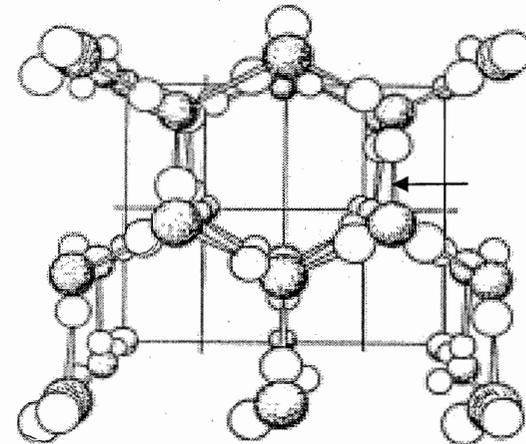


Figura 4.2. Estrutura em rede da água na fase sólida, com as pontes de hidrogênio (seta) ligando os átomos de oxigênio (esferas escuras) aos de hidrogênio (esferas claras). (Fonte: Kramer, 1983).

Quando o gelo se funde, 13 a 15% das pontes são rompidas e parte das moléculas escapa da rede, resultando no colapso desta e levando a uma estrutura mais desordenada, mas ao mesmo tempo mais

compacta, o que causa um aumento da densidade até a temperatura chegar a 4°C. Acima desse valor, o aumento adicional no rompimento e na deformação das pontes de hidrogênio resulta num acréscimo do volume e diminuição da densidade. Teoricamente, cerca de 70% das ligações permanecem ainda não afetadas a 100°C, conforme cálculos teóricos.

2.2. Propriedades físico-químicas da água de interesse em relações hídricas

O relevante papel que a água desempenha nas plantas é consequência de uma série de propriedades físico-químicas, que a tornam uma substância única em Ecofisiologia. As principais propriedades são:

2.2.1 Altos valores de calor latente de fusão e de vaporização

Essas propriedades permitem que a água tenha capacidade de estar nos estados sólido, líquido e gasoso na faixa de valores de temperatura que ocorrem na biosfera. Comparados com os de substâncias de massa molecular próxima a dela, como CH₄, NH₃ e H₂F, seus valores de ponto de fusão e ebulição são altos (tabela 4.1).

Tabela 4.1 .Comparação dos pontos de fusão (t_F) e de ebulição (t_E) da água pura e de outros compostos de massa molecular semelhante.

Substância	fórmula	Massa molecular	t_F (°C)	t_E (°C)
Metano	CH ₄	16	-184	-161
Amônia	NH ₃	17	- 78	-33
Água	H ₂ O	18	0	+100
Fluoreto de H	H ₂ F	20	- 92	+19

O calor de fusão representa o trabalho necessário para contrabalancear as forças de atração entre moléculas e o ponto de fusão representa a temperatura na qual a energia cinética média das moléculas começa a suplantam as forças que impedem sua migração no sólido. O

calor de vaporização está relacionado à energia necessária para a separação das moléculas à distâncias tais que as forças de curto alcance que agem entre elas tornam-se praticamente inoperantes. Por exemplo, a água tem comportamento diferente quanto aos pontos de fusão e ebulição quando comparada com metano, porque ela possui as pontes de hidrogênio, ao contrário do segundo.

O calor latente de vaporização (2,25 MJ kg⁻¹ ou 540 cal.g⁻¹, a 100°C) e o de fusão da água (335 kJ.kg⁻¹ ou 80 cal.g⁻¹) são os mais altos conhecidos entre os líquidos.

2.2.2. Alto calor específico

O calor específico da água é o mais alto de todas as substâncias conhecidas (4,18 kJ.kg⁻¹), com exceção da amônia (13% maior), o que a torna uma substância moderadora das flutuações térmicas. No caso de tecidos vegetais, que normalmente possuem elevado conteúdo de água, isso concorre para que órgãos volumosos não sofram alterações bruscas de temperatura quando as condições térmicas e de energia radiante variam.

2.2.3. Alta constante dielétrica

A constante dielétrica da água (D) é bastante elevada (80,2 a 20°C; 78,4 a 25°C) quando comparada com outros líquidos (por exemplo, a do hexano é 1,87), pelo fato de sua molécula apresentar momento de dipolo elétrico, o que a torna praticamente um solvente universal. Em uma solução salina há dificuldade dos íons se recombinarem devido a sua associação com moléculas de água, que formam uma "capa" em torno de cada íon com espessura dependente da densidade de carga elétrica e do raio de cada íon.

As substâncias polares, como os açúcares, alcoóis e amidos formam ligações de H e são altamente solúveis em água, enquanto que as apolares, como os hidrocarbonetos (exemplo: parafina) apresentam pequena solubilidade. Substâncias cujas moléculas apresentam regiões polares e apolares (substâncias *anfipáticas*), como os lipídeos e as proteínas, ligam-se à água através da parte polar das suas moléculas, que ficam orientadas em direção à molécula de H₂O, formando micelas (sistema coloidal), o que aumenta a "concentração" local da água em

sítios de reação (água "ligada"). Esses aspectos são importantes para as relações hídricas nas células vegetais.

A solubilidade de gases em água é alta. Em termos fisiológicos, os dois gases mais importantes são o CO₂ e o O₂, cujas solubilidades na água em função da temperatura são dadas na tabela 4.2. A maior solubilidade do CO₂ é consequência do fato dele se dissociar em água, produzindo H⁺ e HCO₃⁻.

Tabela 4.2 .Solubilidade de CO₂ e O₂ na água (mol.litro⁻¹) em função da temperatura.

	10°C	20°C	30°C
CO ₂	0,0514	0,03650	0,02670
O ₂	0,00017	0,00013	0,00010

2.2.4. Tensão superficial e capilaridade

A tensão superficial (σ) é um fenômeno que ocorre em uma interface líquido-gás. Demonstra-se experimentalmente que, nesses casos, o líquido comporta-se como se estivesse coberto por uma membrana contrátil, que tende a atingir área mínima. A explicação detalhada a nível molecular para o fenômeno é dada em Libardi (2000). Em resumo: as moléculas situadas em uma "camada ativa" têm uma forte tendência de se moverem para dentro do líquido, devido às forças de coesão entre as moléculas no interior da massa líquida, minimizando sua área superficial. Além disso, essa tendência de se contrair faz com que o interior do líquido fique sujeito a grande pressão, denominada de pressão molecular, estimada em cerca de 1000 MPa.

Uma forma de calcular o valor de σ é considerar uma película de um líquido dentro de uma armação de arame (figura 4.3).

Se a esse sistema for aplicado uma força **F**, a película expande-se de uma distancia **d** e caso o sistema seja solto, ela contrai-se da mesma dimensão. O trabalho **W** para se conseguir o deslocamento **d** é:

$$W = F.d \quad (4.2)$$

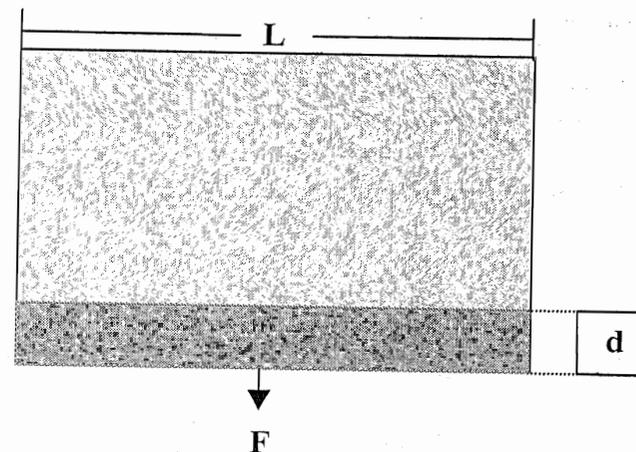


Figura 4.3. Exemplo esquemático para se calcular a tensão superficial de um líquido.

Caso denomine-se de σ o trabalho realizado contra a pressão molecular, para trazer um certo número de moléculas do interior do líquido, com o intuito de aumentar de uma unidade a sua área superficial, tem-se a seguinte relação:

Para aumento da superfície -----W
 Para aumento de uma unidade de área----- σ

ou seja: $W = 2.L.d.\sigma \quad (4.3)$

ou, substituindo (4.2) em (4.3):

$$F.d = 2.L.d.\sigma \quad (4.4)$$

Portanto,

$$\sigma = F/2.L \quad (4.5)$$

ou, caso se expresse por unidade de área de um só lado:

$$\sigma = F/L \quad (\text{unidades: } \text{N}\cdot\text{m}^{-1} \text{ no SI}) \quad (4.6)$$

Caso se faça $\sigma = (F\cdot L/L\cdot L)$ sem modificar a relação, chega-se à expressão da grandeza em unidades de energia por área:

$$\sigma = \text{energia}/\text{área} \quad (\text{unidades: } \text{J}\cdot\text{m}^{-2}) \quad (4.7)$$

ou, dimensionalmente:

$$\sigma = \frac{M\cdot L^2\cdot T^{-2}}{L^2} = M\cdot T^{-2}$$

ou, também, $\sigma = (F/L^2)\cdot L = \text{pressão}\cdot L$.

As unidades de σ no SI podem ser , portanto, $\text{kg}\cdot\text{s}^{-2}$ ou $\text{Pa}\cdot\text{m}$. Os valores de tensão superficial da água pura em contato com o ar (tabela 4.3) são cerca de 4 vezes maior que a do éter e 3 vezes que a do álcool e da benzina em contato com o ar. A colocação de solutos na água altera os valores de σ , alguns aumentando-os como os eletrólitos, outros diminuindo-os, como os ácidos graxos e proteínas degradadas.

Tabela 4.3. Valores de tensão superficial σ (em $\text{N}\cdot\text{m}^{-1}$ ou $\text{Pa}\cdot\text{m}$) da água pura em contato com ar, em função da temperatura t .

$t(^{\circ}\text{C})$	0	5	10	15	20	25	30	40
σ	0,0756	0,0749	0,0742	0,0735	0,0723	0,0718	0,0712	0,0696

Um fenômeno no qual a tensão superficial faz-se presente é a capilaridade. Quando um tubo capilar é colocado, por exemplo, dentro de uma vasilha contendo um líquido, resulta um desnível h entre a superfície plana do líquido na vasilha e a superfície livre do líquido no capilar (figura 4.4). A superfície livre do líquido no capilar torna-se côncava quando ele molha a parede do tubo, ocorrendo elevação capilar e torna-se convexa, com depressão capilar, se o líquido não molha a parede. Nas plantas, há sistemas capilares com água nas paredes celulares, membranas, espaços celulares e vasos líbero-lenhosos.

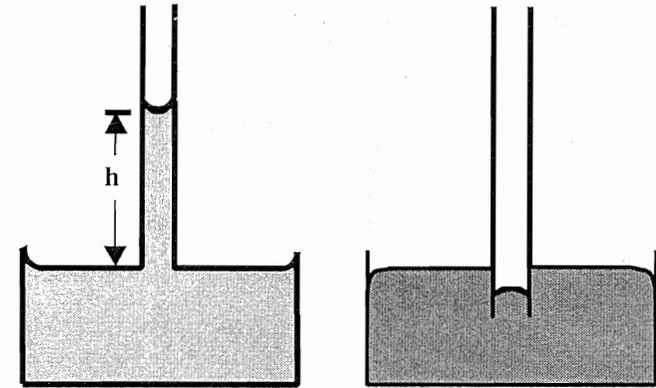


Figura 4.4. Ascensão e depressão capilar.

Um detalhamento físico dos fenômenos capilares é descrito em Libardi (2000). Em resumo, suponha-se o caso de água em um capilar de vidro e analise-se o sistema de forças atuante nas moléculas situadas na linha de contato líquido-parede. As forças envolvidas são a de gravidade e a molecular de atração adesiva sólido-líquido. Demonstra-se, através da relação entre as forças moleculares que o ângulo de contato α entre o líquido e a parede (Figura 4.5.a) será menor que 90° , formando no capilar um menisco côncavo. A curvatura do menisco aumenta com a diminuição do diâmetro do tubo, sendo que pela dedução de Laplace, conclui-se que sob uma superfície côncava a pressão extra causada pela curvatura da superfície é contrária à pressão molecular, de modo que esta se torna menor sob o menisco côncavo do que a pressão molecular sob a superfície plana. Chamando a pressão molecular de p' , o sistema da figura 4.5.b somente estará em equilíbrio se $P_A = P_B$ e para que isso ocorra, o líquido eleva-se no capilar, devido à maior pressão molecular da superfície plana.

A diferença de pressão molecular p para causar o equilíbrio é a própria pressão hidrostática dada pela coluna de líquido, ou seja, pgh , sendo ρ a massa específica do líquido e g a aceleração da gravidade, que pode ser calculada pela equação de Laplace:

$$p = \sigma (1/R_1 + 1/R_2) \quad (4.8)$$

sendo R_1 e R_2 os raios de curvatura de uma superfície *sinclástica* isto é, superfície curva com os raios de curvatura na mesma direção (Figura 4.6).

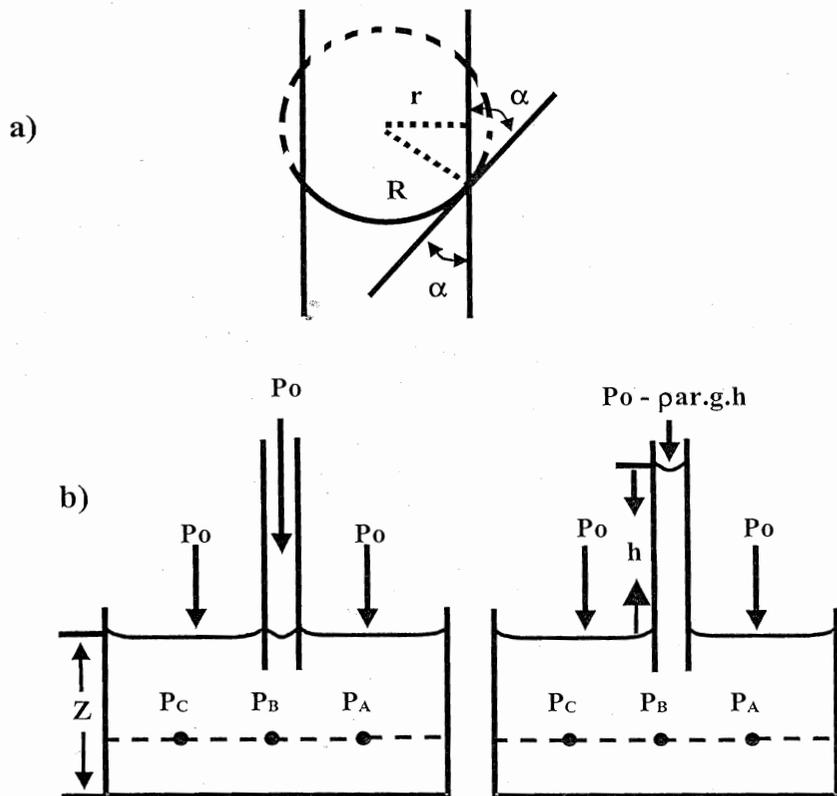


Figura 4.5. a) Ângulo de contato da água em um capilar; b) representação esquemática da elevação da água em um capilar.

Para os casos cuja superfície do líquido é esférica, $R_1 = R_2 = R$, sendo R o próprio raio da esfera, de modo que:

$$p = 2.\sigma/R \quad (4.9)$$

ou, sabendo-se que $p = \rho g h$:

$$\rho.g.h = 2.\sigma/R \quad (4.10)$$

ou:

$$h = 2.\sigma/\rho.g.R \quad (4.11)$$

A equação acima pode ser modificada no sentido de incluir o raio r do capilar (figura 4.5.a):

$$R = r/\cos \alpha \quad (4.12)$$

e:

$$h = 2.\sigma.\cos \alpha/\rho.g.r \quad (4.13)$$

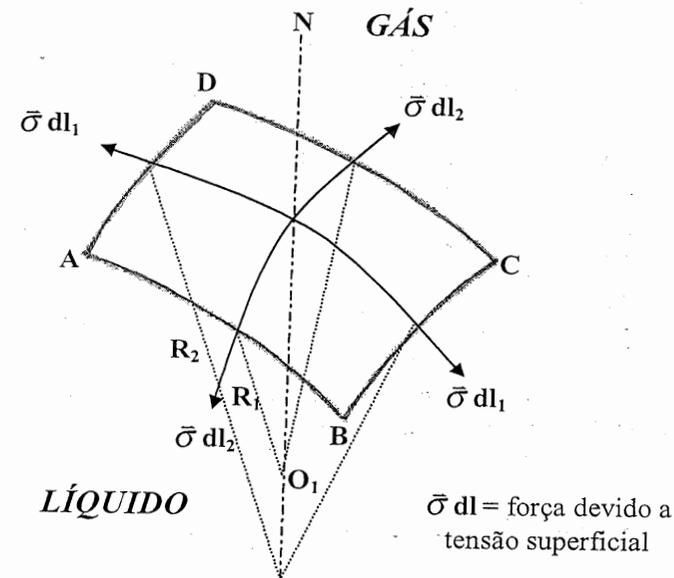


Figura 4.6. Exemplo de uma porção infinitesimal de superfície sinclástica convexa, com os raios de curvatura.

2.2.5. Viscosidade

É a propriedade de um fluido decorrente da interação entre suas moléculas (atrito interno), caracterizando uma medida da dificuldade das moléculas deslizarem-se umas sobre as outras. Ela é encontrada em

fluidos em movimento, sendo importante nos processos de transporte. Imaginando-se um fluido constituído de placas que deslizam umas sobre as outras, a força para o movimento das lâminas é proporcional à velocidade de deslizamento dv/dz (perpendicular ao movimento fluido) e à área de contato A entre as lâminas (A):

$$F = \mu \cdot A \cdot (dv/dz) \quad (4.14)$$

sendo μ um coeficiente de proporcionalidade denominado *viscosidade dinâmica*, que tem as dimensões:

$$\mu = \frac{F \cdot dz}{A \cdot dv} = \frac{M \cdot L \cdot T^{-2} \cdot L}{L^2 \cdot L \cdot T^{-1}} = M \cdot L^{-1} \cdot T^{-1} \text{ (unidades: } g \cdot s^{-1} \cdot m^{-1} \text{ no SI)}$$

ou

$$\mu = \frac{F \cdot L}{L^2 \cdot L \cdot T^{-1}} = F \cdot L^{-2} \cdot T = \text{Press\~{a}o} \cdot T \text{ (unidades: Pa} \cdot \text{s no SI)}$$

A água no estado líquido tem baixa viscosidade, o que facilita o seu movimento na planta. O valor de μ depende da temperatura, conforme mostra a tabela 4.4, sendo que a viscosidade praticamente dobra quando a temperatura da água diminui de 30°C para 0°C. Isto tem importância na absorção e transporte de água nas plantas, principalmente a baixas temperaturas.

Tabela 4.4. Valores da viscosidade da água (μ) em Pa.s em função da temperatura (t) em °C.

T	0	20	30	40
μ	$1,781 \times 10^{-3}$	$1,002 \times 10^{-3}$	$0,798 \times 10^{-3}$	$0,653 \times 10^{-3}$

3. POTENCIAL DA ÁGUA

3.1. Bases termodinâmicas do potencial químico de uma substância

O formalismo termodinâmico como base para o estudo de sistemas biológicos é tratado com profundidade por Libardi (2000). Na discussão seguinte, é feito um resumo dos aspectos de interesse para o estudo do potencial químico de uma substância.

Embora o emprego da Termodinâmica nos estudos de relações hídricas no sistema solo-planta-atmosfera não esteja livre de críticas, não há dúvida de que a aplicação dos conceitos e do formalismo termodinâmico foi fundamental para o avanço do conhecimento dessas relações. Até o final da década de 1950, a terminologia e a conceituação de base termodinâmica que vinham sendo empregadas há várias décadas pelos físicos de solo, não tinham ainda a aceitação dos fisiologistas vegetais, o que causava confusões desnecessárias no intercâmbio de idéias, além de dificultar os estudos integrados no sistema solo-planta-atmosfera. Com as proposições de Taylor e Slatyer (1961, 1962) no Simpósio da UNESCO sobre relações hídricas em vegetais (Madri, 1959) e no 7º Congresso Internacional de Ciência do Solo (Madison, 1960), elas passaram a ser aceitas e aplicadas a todo o sistema solo-planta-atmosfera e atualmente o seu uso é corriqueiro.

O potencial da água baseia-se em conceitos de Termodinâmica dos processos reversíveis, que apresenta diferentes funções, empregadas de acordo com o tipo de estudo a ser feito. Por exemplo, a função *entalpia* H , derivada da 1ª lei da Termodinâmica, é aplicada em estudos de energia das reações químicas, pois a variação de H é igual à variação do calor de reação (∂q) envolvido num processo à pressão constante:

$$dH = \partial q \quad (4.15)$$

A função *entropia* S , ligada à segunda lei da Termodinâmica, permite concluir que na natureza todos os corpos tendem a atingir o equilíbrio e mostra que num processo espontâneo (irreversível), a

tendência da entropia do universo é aumentar, enquanto num processo reversível ela é constante. Matematicamente, isso é expresso por:

$$dS = \delta q_{\text{rev}} / T \quad (4.16)$$

sendo q_{rev} o calor no processo reversível e T a temperatura do sistema; δ representa diferenciais inexatas ou imperfeitas, por se referirem à quantidade de trabalho, a qual depende do caminho da transformação.

A *energia livre de Gibbs* (G) é uma função bastante utilizada em estudos biológicos. Os seres vivos exigem fornecimento contínuo de energia livre, senão tenderiam ao equilíbrio e a vida cessaria. Para as plantas, a fonte primária de energia é o Sol e a conversão de energia radiante em energia química armazenada em compostos orgânicos é usada para realizar trabalho biológico, com decréscimo da energia livre do sistema.

O uso de G em estudos biológicos, neles incluídos os de relações hídricas em plantas, é apropriado porque se demonstra que a variação dessa função durante uma transformação em um sistema que se transforma de um estado A para um outro B , representa o máximo trabalho que o sistema executa à pressão (P) e temperatura (T) constantes, isto é, representa a parte da energia do sistema que está *livre* para realizar *trabalho líquido* (isto é, trabalho realizado menos o trabalho pressão-volume). Pode-se admitir que a maioria das transformações em sistemas biológico ocorre à pressão atmosférica e temperatura praticamente constantes, pelo menos em curtos intervalos de tempo.

Na verdade, a definição de energia livre de Gibbs não exige que T e P sejam constantes durante uma transformação, mas caso isso ocorra, a diminuição de G é convertida em trabalho útil. Além disso, essa função é uma propriedade termodinâmica do sistema que é função de ponto, isto é, se o sistema passa de um estado A com energia livre G_A , para um estado B , com energia livre G_B , o valor de G dependerá, qualquer que seja o caminho da transformação, apenas dos valores de parâmetros do sistema, como temperatura (T), pressão (P), volume (V) e número de moles (n) em cada estado, de modo que $\Delta G = G_B - G_A$. A expressão matemática da função G , deduzida através da associação do 1º princípio da Termodinâmica (que diz respeito à variação da energia interna U do sistema) com a função entropia S é:

$$G = H - TS = U + PV - TS \quad (4.17)$$

Derivando-se (4.17), tem-se:

$$dG = dU + PdV + VdP - TdS - SdT \quad (4.18)$$

Para um processo reversível em um sistema aberto, no qual pode haver variação de seus componentes, a energia interna do sistema varia com a entrada e a saída das substâncias. Se o sistema, por exemplo, tiver um volume fixo e não trocar calor com o meio (mesma temperatura entre o sistema e o meio) e se há nele um incremento de dn_j moles de uma espécie química j , o aumento de energia interna U é expressa pelo produto $\mu_j \cdot dn_j$, sendo μ_j a contribuição da energia livre por mol da espécie que entra ou deixa o sistema. Outros tipos de trabalho podem contribuir para a variação de energia interna do sistema, como o elétrico (se a substância tiver carga elétrica líquida), gravitacional, etc. Nessa situação, a variação da energia interna dU pode ser expressa por:

$$dU = T dS - P dV + \sum_{j=1}^i \mu_j dn_j + \sum_{i=1}^i x_i dy_i \quad (4.19)$$

onde j refere-se às diferentes espécies químicas do sistema.

Como $TdS = \delta q_{\text{rev}}$, a equação (4.19) nada mais é do que a expressão do 1º princípio da Termodinâmica para a variação da energia interna, acrescida dos termos que representam trabalhos outros que não o de pressão-volume, como o químico (pela variação do número de moles n dos componentes num sistema aberto - terceiro termo da equação 4.19), o gravitacional, o elétrico, etc. (quarto termo da equação 4.19). Deve-se lembrar que trabalho é expresso pelo produto de uma quantidade intensiva (isto é, que não depende do tamanho do sistema, como é o caso de μ_j) por uma extensiva (relacionada ao tamanho do sistema, como, por exemplo, dn_j).

Substituindo (4.19) em (4.18), vem:

$$dG = T \cdot dS - P \cdot dV + \sum_{j=1}^i \mu_j \cdot dn_j + \sum_{i=1}^i x_i \cdot dy_i + P \cdot dV + V \cdot dP - T \cdot dS - S \cdot dT \quad (4.20)$$

ou

$$dG = -S.dT + V.dP + \sum_{j=1}^j \mu_j . dn_j + \sum_{i=1}^i x_i . dy_i \quad (4.21)$$

e se P e T forem constantes,

$$dG = \sum_{j=1}^j \mu_j . dn_j + \sum_{i=1}^i x_i . dy_i \quad (4.22)$$

A expressão (4.22) confirma o descrito anteriormente de que a variação da energia livre de Gibbs numa transformação isobárica e isotérmica para um sistema aberto, é a medida dos trabalhos envolvidos na transformação. O primeiro termo da equação (4.22) justifica a variação da energia livre devida à variação da composição química do sistema. Caso se queira estudar a variação de G em um sistema aberto devido à variação do número de moles de uma substância química 1 nele existente, mantendo-se constantes T, P e todos os componentes, químicos ou não, que afetam G, pode-se escrever:

$$dG = \mu_1 . dn_1 \quad (4.23)$$

ou

$$\mu_1 = dG/dn_1 \quad (4.24)$$

sendo μ_1 denominado potencial químico da substância 1, podendo-se melhor representá-lo por uma derivada parcial:

$$\mu_1 = \left(\frac{\partial G}{\partial n_1} \right)_{T, P, n_{j-1}, Y_i} \quad (4.25)$$

onde n_{j-1} refere-se ao número de moles de todas as espécies químicas presentes no sistema, exceto a 1.

O potencial químico é uma grandeza intensiva, representando a variação da energia livre de Gibbs por unidade de variação do número de moles da substância considerada, quando T, P, Y e o número de moles das outras substâncias do sistema permanecem constantes. Ressalte-se que embora na definição acima T, P e Y sejam constantes, μ_1 é função dessas variáveis, isto é:

$$\mu_1 = \mu_1(T, P, n_{j-1}, Y_i) \quad (4.26)$$

3.2. Potencial químico da água

Se a substância 1 que interessa é a água, a equação (4.26) pode ser escrita como:

$$\mu_{ag} = \mu_{ag}(T, P, n_{j-1}, Y_i) \quad (4.27)$$

Para se saber como o potencial químico da água μ_{ag} varia com T, P, n_{j-1} e Y_i , toma-se a equação diferencial total de (4.27):

$$d\mu_{ag} = \left(\frac{\partial \mu_{ag}}{\partial T} \right)_{P, n_{j-1}, Y_i} . dT + \left(\frac{\partial \mu_{ag}}{\partial P} \right)_{T, n_{j-1}, Y_i} . dP + \sum_{j=1}^{j-1} \left(\frac{\partial \mu_{ag}}{\partial n_{j-1}} \right)_{T, P, Y_i} . dn_{j-1} + \sum_{i=1}^i \left(\frac{\partial \mu_{ag}}{\partial Y_i} \right)_{T, P, n_{j-1}} . dy_i \quad (4.28)$$

A equação (4.28) mostra a propriedade de adição dos componentes que afetam μ_{ag} e para ser utilizada, deve ser colocada em uma forma finita. Como é difícil medir-se o potencial químico absoluto de uma substância, toma-se um estado de referência padrão μ_{ag}^0 , convencionado como sendo aquele da água livre, plana e pura, em dado referencial de posição, na mesma temperatura e mesma pressão do local onde se encontra o sistema. Assim, integrando-se a equação (4.28), vem:

$$\int_{\mu_{ag}^0}^{\mu_{ag}} d\mu_{ag} = \mu_{ag} - \mu_{ag}^0 = \int_{T_0}^T \left(\frac{\partial \mu_{ag}}{\partial T} \right)_{P, n_{j-1}, Y_i} . dT + \int_{P_0}^P \left(\frac{\partial \mu_{ag}}{\partial P} \right)_{T, n_{j-1}, Y_i} . dP + \sum_{j=1}^{j-1} \int_{n_j^0}^{n_j} \left(\frac{\partial \mu_{ag}}{\partial n_{j-1}} \right)_{T, P, Y_i} . dn_{j-1} + \sum_{i=1}^i \int_{Y_i^0}^{Y_i} \left(\frac{\partial \mu_{ag}}{\partial Y_i} \right)_{T, P, n_{j-1}} . dy_i \quad (4.29)$$

Expressando cada componente da equação 4.29 na forma simbólica comumente encontrada na literatura, tem-se:

$$\Psi = \Psi_T + \Psi_P + \Psi_S + \Psi_{\pi} + \Psi_g \quad (4.30)$$

sendo Ψ o potencial total da água no sistema e Ψ_T , Ψ_P , Ψ_S , Ψ_{π} e Ψ_g os componentes de temperatura, pressão, de solutos ("osmótico"), matricial e gravitacional, respectivamente.

3.3. Unidades de potencial químico da água

Sendo, por definição, a relação da variação da energia livre de Gibbs pela variação do número de moles de água, o potencial químico da água pode ser expresso em unidades de:

$$\text{energia/mol (erg. mol}^{-1}, \text{ J. mol}^{-1}\text{)}$$

A forma mais utilizada, entretanto, é a expressão do potencial da água por unidade de volume molar parcial da água (\bar{V}_{ag}), sendo $\bar{V}_{ag} = 18,05 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}$ a 20°C :

$$\frac{\mu_{ag} - \mu_{ag}^0}{\bar{V}_{ag}} \rightarrow \frac{\text{energia/mol}}{\text{volume/mol}} \rightarrow \text{pressão}$$

com unidades no SI $\rightarrow \text{J. m}^{-3} \rightarrow 1 \text{ J.m}^{-3} = 1 \text{ N.m.m}^{-3} = 1 \text{ N.m}^{-2} = 1 \text{ Pa}$

Como 1 Pa representa uma unidade pequena para a grandeza de valores encontrados no sistema solo-planta-atmosfera, são utilizados seus múltiplos (hPa, kPa e MPa). O mesmo acontece com a bária, utilizando-se o bar (10^6 bárias). Uma unidade utilizada fora do sistema internacional é a atmosfera (1 atm = 0,1013 MPa).

Outras formas de expressão do potencial químico da água são:

a) Variação da energia livre por unidade de massa molar da água:

$$\frac{\mu_{ag} - \mu_{ag}^0}{m_{ag}} \rightarrow \frac{\text{energia.mol}^{-1}}{\text{massa.mol}^{-1}} \rightarrow \text{energia.massa}^{-1}$$

Unidades: J.kg^{-1} , erg.g^{-1}

b) Variação da energia por unidade de força-peso da água:

$$\frac{\mu_{ag} - \mu_{ag}^0}{m_{ag} \cdot g} \rightarrow \frac{\text{energia.mol}^{-1}}{\text{força-peso.mol}^{-1}} \rightarrow \frac{\text{energia.mol}^{-1}}{\text{força-peso.mol}^{-1}}$$

ou:

$$\text{F.L/F} = \text{L}$$

ou seja, sua dimensão equivale a uma altura de coluna de água (unidades: cm ou m de coluna d'água).

4. PROPRIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DE SOLUÇÕES AQUOSAS

4.1. Pressão de vapor, pontos de ebulição e de congelamento

Qualquer solução aquosa apresenta uma pressão de vapor d'água em equilíbrio com ela. A uma determinada temperatura, a pressão de vapor em equilíbrio é máxima quando se tem água pura. A adição de solutos na água representa uma diminuição da concentração da própria água como um dos componentes da solução e promove um abaixamento da pressão de vapor, que depende da fração molar do solvente (N_{ag}), definida por:

$$N_{ag} = n_{ag} / (n_{ag} + n_s) \quad (4.31)$$

sendo n_{ag} o número de moles do solvente (água) e n_s o número de moles de soluto ou de solutos.

A pressão parcial de vapor e_a está relacionada com N_{ag} pela expressão da lei de Raoult:

$$e_a = e_s \cdot N_{ag} = e_s \cdot n_{ag}/(n_{ag} + n_s) \quad (4.32)$$

sendo e_s a pressão saturante de vapor do ar. Dessa forma, a dissolução de solutos na água diminui a pressão parcial de vapor em equilíbrio.

A diminuição da pressão de vapor da solução quando se adiciona solutos leva ao decréscimo da temperatura do ponto de congelamento, ou seja, diminui a temperatura na qual as fases vapor, líquido e sólido estão em equilíbrio. Do mesmo modo, a ebulição da água pura ocorre quando sua pressão de vapor é aumentada até a pressão atmosférica, mas quando se tem uma solução, a temperatura deve ser aumentada acima daquela da água pura, para que o aumento exigido na pressão de vapor seja atingido. Os pontos de congelamento (ou de fusão) e de ebulição dependem, também, da pressão atmosférica. O ponto de congelamento das soluções tem importância fisiológica, pois temperaturas baixas ocorrem comumente na natureza, como em dias de geadas, podendo concorrer para o congelamento da seiva intra e extracelular, causando danos dos tecidos.

4.2. Pressão osmótica ou potencial osmótico de uma solução

A pressão osmótica de uma solução é definida como a pressão em excesso à pressão hidrostática do solvente que deve ser exercida sobre a solução para que nela se evite a entrada adicional de água. Na verdade, essa pressão somente é originada se há uma membrana obstruindo a passagem do soluto. Se por exemplo, a solução estiver isolada num recipiente, não haverá o desenvolvimento dessa pressão, mas o que se quer dizer com o termo "pressão osmótica de uma solução" é que se colocada em um osmômetro, a solução desenvolveria tal pressão ou uma capacidade equivalente de realizar trabalho.

A pressão osmótica de uma solução pode ser determinada por um osmômetro (Figura 4.7). Ele é composto por uma membrana semi-permeável (por exemplo, de ferrocianeto de cobre ou acetato de celulose), que permite trocas de água, mas não de solutos. A membrana é instalada entre dois vasos, um com a solução, estando a água pura em outro vaso, colocada em contato com a membrana. A água tende a

entrar no vaso da solução, aumentando o volume desta, de modo que se o osmômetro tem volume fixo, é produzido uma pressão ("pressão osmótica"). Teoricamente o volume de solução pode ser mantido constante exercendo-se pressão adicional para evitar a entrada de água em B.

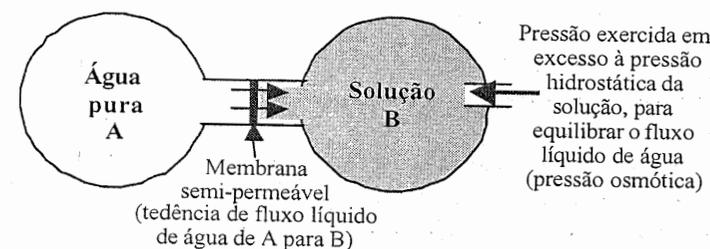


Figura 4.7. Esquema do princípio de osmômetro.

A pressão osmótica de uma solução aquosa diluída pode ser calculada pela equação de Vant'Hoff:

$$\pi = \frac{n_s}{V} \cdot R.T = R.T.C_s \quad (4.33)$$

sendo π a pressão osmótica, n_s o número de moles do soluto (ou de partículas dissociadas, no caso de eletrólitos), V o volume da solução (para soluções diluídas, praticamente o volume do solvente), R a constante dos gases ideais, T é a temperatura (K) e C_s a concentração de solutos. Para eletrólitos, o valor de n_s é proporcional ao número de partículas dissociadas; por exemplo, para NaCl, o número de espécies iônicas dissociadas é 2, portanto o número de moles a ser adotado é o dobro da concentração do soluto.

A similaridade da equação (4.33) com a dos gases ideais originou, no século XIX, a teoria de que a pressão osmótica seria devida ao bombardeamento das paredes da membrana semi-permeável pelas moléculas ou partículas de soluto. Atualmente, sabe-se pela teoria do potencial químico, que a água (solvente) passa pela membrana, fluindo para o lado da solução onde ela, água, encontra-se mais "diluída", isto é, no lado em que a sua "concentração" (número de moles de água por unidade de volume da solução) é menor devido à presença de solutos.

Isto pode ser entendido através da equação do potencial químico da água, caso se considere esta como um dos componentes do termo

$$\sum_{j=1}^j \int_j^n \mu_j dn_j \quad (4.34)$$

O aumento do número de moles de solutos por unidade de volume da solução significa a diminuição do número de moles de água por unidade de volume, ocasionando a diminuição do potencial químico desse último componente.

O potencial da água em uma solução é denominado de *potencial osmótico*, sendo decorrente da diminuição da energia livre da água devido à presença de solutos. Uma das formas de se calcular seu valor é considerar-se a água no estado de vapor na atmosfera em equilíbrio com a fase líquida na solução. No equilíbrio, o potencial químico da água é o mesmo na fase líquida (ψ_s) e na fase de vapor (ψ), sendo que nessa última ele está relacionado à pressão parcial de vapor d' água no ar, de modo que:

$$\Psi = \Psi_s = R.T. \ln(e_a/e_s) = \frac{R.T}{\bar{V}_{ag}} \cdot \ln(e_a/e_s) \quad (4.35)$$

onde ψ é o potencial químico da água na fase vapor, e_a e e_s são, respectivamente, a pressão parcial e a pressão saturante do vapor d'água. A unidade de ψ é dada por R.T ou por $R.T/\bar{V}_{ag}$, sendo no SI:

$$R.T = J. mol^{-1} . K^{-1} . K = J. mol^{-1}$$

$$\frac{R.T}{\bar{V}_{ag}} = J. mol^{-1} . K^{-1} \frac{K}{m^3 . mol^{-1}} = J. m^{-3}$$

A pressão saturante de vapor é dependente da temperatura e pode ser calculada pela equação de Tetens (equação 3.2).

Outra forma de se determinar o potencial da água na solução (ψ_s) é através da sua relação com a concentração de solutos. Segundo a lei

de Raoult, a pressão parcial de vapor de um componente da solução é linearmente relacionada à fração molar desse componente na própria solução (equação 4.32). A associação das equações (4.32) e (4.35) permite escrever que:

$$\psi_s = R.T. \ln N_{ag} = \quad (4.36)$$

A expressão da fração molar da água (equação 4.31) pode ser modificada para:

$$N_{ag} = \frac{n_{ag} + n_s - n_s}{n_{ag} + n_s} \quad (4.37)$$

ou, ainda, se a solução for bem diluída ($n_{ag} \gg n_s$), ser aproximada para:

$$N_{ag} = 1 - \frac{n_s}{n_{ag} + n_s} \quad (4.38)$$

$$N_{ag} = 1 - \frac{n_s}{n_{ag}} \quad (4.39)$$

sendo n_{ag} o número de moles de água e n_s a soma do número de moles de todas as espécies de solutos, com as espécies iônicas calculadas separadamente. Através de aproximações matemáticas, pode-se demonstrar que:

$$\frac{1}{\bar{V}} \ln N_{ag} = -\frac{1}{\bar{V}_{ag}} \cdot \frac{n_s}{n_{ag}} \quad (4.40)$$

Para soluções ideais com concentração até 2 molal, a equação 4.36 pode, então, ser aproximada para a equação 4.41, com introdução de um erro inferior a 2%:

$$\psi_s = -\frac{R.T.n_s}{\bar{V}_{ag}.n_{ag}} = -\frac{R.T.n_s}{V} = -R.T.C_s \quad (4.41)$$

ou

$$\psi_s = -R.T.\rho_{ag} \cdot C_s^* \quad (4.42)$$

sendo $V (= \bar{V}_{ag} \cdot n_{ag})$ o volume de água, C a concentração de solutos por unidade de volume de água, C_s^* a concentração de solutos por unidade de massa de água ($= n_s/M_{ag}$) e ρ_{ag} a densidade da água. A expressão de ψ_s em função da massa de água é feita para permitir o cálculo com concentração das soluções em molalidade (solução 1 molal = 1 mol de solutos.kg⁻¹ de água). Note-se que as equações 4.41 e 4.42 são idênticas à equação de Van't Hoff, com a diferença do sinal negativo (correspondente ao conceito de potencial) e do termo densidade da água, quando se deseja trabalhar com molalidade (mol.kg⁻¹ de solvente).

Uma solução real apresenta desvios da idealidade. Soluções de sais simples de concentração até 2 molal apresentam valores de ψ_s até 20% menor que o calculado para condições de idealidade. Para polietilenoglicol 6000 (PEG 6000) o desvio pode ser até 100% mais negativo. Para considerar esses desvios, introduz-se um coeficiente osmótico ϕ , de modo que o potencial osmótico pode ser calculado por:

$$\psi_s = -R.T.C_s \cdot \phi \quad (4.43)$$

O valor de ϕ depende da temperatura e da própria concentração da solução e deve ser usado como uma correção em todas as equações de cálculo de ψ_s discutidas acima. A tabela 4.8 mostra valores de ϕ para alguns tipos de soluções.

Tabela 4.8. Coeficiente osmótico ϕ de soluções de sacarose e de eletrólitos a 25°C (fonte: Milburn, 1979).

Molaridade	Sacarose	NaCl	KCl	CaCl ₂
0,1	1,008	0,9324	0,9266	0,854
0,2	1,017	0,9245	0,9130	0,862
0,3	1,024	0,9215	0,9063	0,876
0,4	1,033	0,903	0,9017	0,894
0,5	1,041	0,9209	0,8989	0,917
0,6	1,050	0,9230	0,8976	0,940
0,7	1,060	0,9257	0,8970	0,963
0,8	1,068	0,9288	0,8970	0,988
0,9	1,079	0,9320	0,8971	1,017
1,0	1,088	0,9355	0,8974	1,046
1,2	1,108	0,9428	0,8986	1,107
1,4	1,129	0,9513	0,9010	1,171
1,5	1,150	0,9616	0,9042	1,231

Como se observa, o coeficiente osmótico tem valores menores que 1 para eletrólitos que se dissociam em dois íons, atribuindo-se isso à dissociação incompleta devido às forças de van der Waals. Por outro lado, solutos indissociáveis, como a sacarose, tornam-se hidratados ou tem moléculas ligadas à água, havendo assim um efeito de redução efetiva da atividade (ou concentração) da água, diminuindo o seu potencial (portanto, valores de ϕ maiores que 1).

Uma outra forma de considerar o desvio da idealidade é trabalhar com a *atividade da água* a_{ag} , que é definida como $a_{ag} = \gamma_{ag} \cdot N_{ag}$, sendo γ_{ag} o *coeficiente de atividade*, igual a 1 para a água pura ou para uma solução ideal. Na prática γ_{ag} é igual a 1 somente para soluções no limite da diluição, pois demonstra-se que

$$\ln a_{ag} \cong - \sum N_s / N_{ag} \quad (4.44)$$

sendo $\sum N_s$ o somatório das frações molares dos solutos presentes, de modo que:

$$\Psi_s = \frac{R.T}{\bar{V}_{ag}} \ln a_{ag} = \frac{R.T}{\bar{V}_{ag}} \ln(\gamma_{ag} \cdot N_{ag}) \quad (4.45)$$

Usando o tratamento acima pode-se calcular, por exemplo, o potencial osmótico de uma solução 1 molal de sacarose, a 20°C. Adotando-se a equação 4.36 e sabendo-se que 1 kg de água equivale a 55,5556 moles (ou seja, 1000 g/18 g.mol⁻¹), vem:

$$N_{ag} = 55,5556/(55,5556+1) = 0,9823$$

$$RT/\bar{V}_{ag} = 8,3143 \cdot 10^{-6} \text{ MPa} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{K}^{-1} \cdot 293,16 \text{ K} / 18,05 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \cdot \text{mol}^{-1} = 135 \text{ MPa}$$

$$\Psi_s = \frac{R.T}{\bar{V}_{ag}} \ln N_{ag} = 135 \cdot \ln 0,9823 = -2,41 \text{ MPa}$$

Entretanto, esse valor deve ser multiplicado pelo coeficiente osmótico ϕ , que para o caso é 1,088 (Tabela 4.8). Portanto:

$$\Psi_s = -2,41 \cdot 1,088 = -2,62 \text{ MPa}$$

O uso da equação 4.42, que se aplica à concentração em molalidade, também leva a valor muito próximo a esse.

Caso se queira calcular a pressão de vapor do ar em equilíbrio com essa solução, tem-se pela equação 4.35:

$$\Psi_s = RT/\bar{V}_{ag} \cdot \ln(e_a/e_s)$$

$$-2,62 = 135,0 \ln(e_a/e_s)$$

$$\ln(e_a/e_s) = -0,01941 \quad e \quad e_a/e_s = 0,98077$$

Isso corresponde à umidade relativa de 98,077%. O valor de e_a pode ser determinado, calculando-se e_s pela equação 3.2:

$$e_s = 6,108 \cdot 10^{[(7,5 \cdot 20)/(237,3 + 20)]} = 23,38 \text{ hPa}$$

Como $UR = e_a/e_s$, vem:

$$e_a = 0,98077 \cdot 23,38 = 22,93 \text{ hPa}$$

5. REFERÊNCIAS

- KRAMER, P.J. *Water Relations of Plants*. Academic Press, New York. 1983.
- LIBARDI, P.L. *Dinâmica da Água no Solo*. Edição do autor. Departamento de Ciências Exatas. ESALQ/USP. 2000.
- NOBEL, P.S. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego. 1999.
- STILLINGER, F.H. Water revisited. *Science*, **209**: 451-457.1980.
- TAYLOR, S.A. e R. O. SLATYER. *Water-soil-plant relationship terminology*. Proceedings of the International Congress of Soil Science, Madison, **1**: 39-403.1961
- TAYLOR, S.A. e R.O. SLATYER. Proposal for a unified terminology in studies of plant-soil-water relationships. In: *Plant-Water Relationships in Arid and Semi-Arid Conditions*. Proceedings of Madrid Symposium (Arid Zone Research. 16, UNESCO), 339-349.1962.

6. EXERCÍCIOS

1. A energia de ligação (“ponte”) de H tem valor equivalente a 20 kJ/mol de ligações (ou 40 kJ/mol de água). Se o calor latente de fusão do gelo é de 336,9 kJ/kg, demonstrar que cerca de 15% das “pontes” são “rompidas” quando o gelo funde-se a 0°C, sob condições normais de pressão atmosférica.

2. a) Qual a quantidade de energia (em kJ) necessária para aquecer 1 mol de água de 0 a 25°C e de 0 a 100°C (considerar o calor específico da água constante e igual a 4,186 kJ . kg⁻¹ . °C⁻¹) em cada uma dessas faixas de temperatura? b) Se essas quantidades de energia fossem usadas para romper ligações de H, qual a porcentagem dessas ligações que, teoricamente, permaneceriam intactas a 25°C e a 100°C? c) O calor de vaporização da água nas CNTP é 2,44 MJ . kg⁻¹ a 25°C e 2,26 MJ . kg⁻¹ a 100°C. Quanto dessa energia é usada para rompimento de pontes de H? E o restante de calor em cada temperatura, é usado em quais tipos de trabalho?

3. Tem-se um tubo capilar longo de vidro com diâmetro de 1,0 mm, que é colocado em água pura a 20°C. Nessa condição, o ângulo de contato é zero.

a) Qual a altura de elevação da água no capilar?

b) Se o capilar for inclinado de 60°, em relação à horizontal, qual será a altura vertical dessa elevação (assumir que o ângulo de contacto não muda após a inclinação)?

c) Se o capilar tivesse uma altura que fosse somente metade da altura inicial de elevação da água (item a), qual seria o ângulo de contacto?

4. Calcular a pressão osmótica (ou o potencial osmótico) e a pressão de vapor em equilíbrio das seguintes soluções aquosas a 25°C:

a) 1,2 molal de cloreto de potássio (massa molar=74,557 g mol⁻¹), adotando um coeficiente osmótico de 0,8986.

b) de sacarose (massa molar = 342,3 g mol⁻¹) quando são dissolvidos 171,15 g dessa substância em 1 kg de água pura (adotar coeficiente osmótico igual a 1,041). Adotar o volume molar da água como 18,056.10⁻³ m³.

c) 2,0 molal de cloreto de cálcio (massa molar=110,986 g mol⁻¹), considerando um coeficiente osmótico de 1,376. Calcular a fração molar da água nessa solução.



RELAÇÕES HÍDRICAS DAS CÉLULAS, TECIDOS E ÓRGÃOS VEGETAIS

1. INTRODUÇÃO

O estudo das relações hídricas de células, tecidos e órgãos é fundamental para se entender a água em equilíbrio e em movimento nos vegetais. Um aspecto importante a se considerar no estudo é a existência de compartimentagem da água em *simplast* (espaço interno à plasmalema) e *apoplasto* (paredes, vasos, lúmen dos vasos etc.).

Na quantificação dessas relações, uma variável usada é a massa (ou o volume) de água das células, tecidos e órgãos. No capítulo IV foram indicados valores para vários órgãos com base na expressão:

$$U\% = (\text{massa de água} / \text{massa de matéria seca}) * 100 \quad (5.1)$$

O uso de U% muitas vezes não é conveniente, pois a massa de matéria seca sofre modificações temporais e não se constitui em uma referência para comparações no tempo. Além disso, U% pode atingir valores elevados (por exemplo 1000%), em uma escala nem sempre de fácil percepção. Por esse motivo, para folhas é mais comum utilizar o "teor" ou "conteúdo relativo de água" (CRA):

$$CRA\% = (\text{massa atual de água} / \text{máxima massa de água}) * 100 \quad (5.2)$$

Na determinação necessita-se a medida da massa atual m_a , da massa na turgescência plena m_t (massa túrgida) e da massa seca m_s da folha de modo a se usar a expressão:

$$CRA\% = 100 (m_a - m_s) / (m_t - m_s) \quad (5.3)$$

Um problema é a determinação de m_t , a qual é realizada com excisão das folhas, colocadas a saturar em água pura, através do pecíolo. Entretanto, prefere-se trabalhar com discos, com diâmetros da ordem de 1,0 cm, minimizando o tempo de saturação para algumas horas.

Outro problema é a variação de m_s durante a saturação, com ganho ou perda de massa, em função da luminosidade ambiente sob a qual a saturação é conduzida. Recomenda-se, então, saturar a folha sob condições de ponto de compensação luminosa. Durante a saturação ocorre, também, o crescimento em extensão do tecido, pois o déficit hídrico é eliminado pela absorção de água, o que promove uma absorção adicional de água que não reflete a condição hídrica no momento da excisão, introduzindo um erro na determinação de m_t . A minimização desse erro pode ser feita por inibidores químicos ou físicos do crescimento, ou por método de "extrapolação" da curva de ganho de massa de água com o tempo de saturação. Slavik (1975) faz discussão detalhada dos procedimentos.

A laboriosidade, o tempo envolvidos na determinação, a pequena faixa de variação (por exemplo, de 10%) entre a turgescência plena e a perda desta em muitas espécies, que dificulta que o índice seja suficientemente sensível, e a sua aplicação somente em folhas, fizeram com que o CRA fosse relegado a segundo plano nos estudos de déficit hídrico, comparado ao potencial da água, embora haja agora renovado interesse em seu uso em estudos fisiológicos (ver item 4.2, cap. X).

2. POTENCIAL DA ÁGUA DA PLANTA

Retome-se a equação:

$$\Psi = \Psi_T + \Psi_P + \Psi_s + \Psi_\tau + \Psi_g \quad (5.4)$$

Ela mostra que o potencial total é a soma de vários componentes. Discute-se a seguir cada um deles e o seu significado na planta.

2.1. Potencial de temperatura

É a variação parcial do potencial químico da água devido à diferença entre a temperatura do sistema em um determinado estado e a temperatura da água no estado tomado como padrão. Devido ao efeito complexo da temperatura sobre o potencial químico de um sistema, normalmente esse componente não tem sido considerado nos estudos que envolvem energia livre da água. Sendo um componente dependente do referencial, isto é, tomado em relação a um estado padrão, a temperatura de referência adotada é a própria temperatura do sistema em estudo. Portanto, seria importante sempre informar a temperatura na qual a medida foi feita, para fins comparativos.

2.2. Potencial de pressão

Definido como a variação do potencial químico da água devida à diferença de pressão exercida sobre o sistema em determinado estado e a pressão no estado padrão, adotada convencionalmente como a pressão atmosférica local. Da termodinâmica, obtém-se:

$$\int_{P_0}^P (\partial \mu_{ag} / \partial P)_{T,n,y} .dP = \int_{P_0}^P \bar{V}_{ag} .dP = P . \bar{V}_{ag} = \Psi_P \quad (5.5)$$

onde P é a pressão hidrostática em excesso à pressão atmosférica ambiente, \bar{V}_{ag} é volume molar da água e P_0 é igual a zero (pois é o padrão).

Se a pressão do sistema estiver acima da pressão atmosférica do ambiente em que se encontra, o valor de Ψ_p será positivo. Isso ocorre em uma célula túrgida, que fica submetida a uma pressão maior que a atmosférica, devido à resistência oposta pela parede e membranas internas à deformação causada pela variação do volume celular devido à água. Dessa forma, esse componente torna-se importante quando o sistema estudado é a célula.

O potencial de pressão (às vezes denominado de potencial de turgescência) tem uma escala positiva, isto é, varia de um valor positivo máximo quando a célula está na turgidez máxima a zero quando ela perdeu a turgescência, tornando-se flácida por perda de água para o ar (secagem do tecido) ou em situações em que se impõe artificialmente a

perda de água pela imersão do tecido em soluções (plasmólise, denominada de *plasmólise incipiente* no ponto em que a turgidez é perdida).

2.3. Potencial osmótico ou de solutos

Os tecidos vegetais são constituídos, em seu maior volume, por soluções aquosas, sendo a osmose um processo que ocorre na presença de membranas celulares.

No simplasto a seiva tem maior concentração de solutos do que no apoplasto. O vacúolo ocupa até 90% do volume das células adultas, o que o torna uma estrutura determinante do potencial osmótico e das relações hídricas das células. Ele contém poucos componentes coloidais e interfaces sólido-água, sendo constituído por uma fase homogênea em que a concentração de solutos é o grande fator determinante da diminuição da atividade termodinâmica da água, ou seja, pelo efeito de diminuição da fração molar desse líquido, podendo-se considerar que a água está atuando no compartimento como um solvente ideal ($\gamma=1$).

Já o citoplasma, que é composto pelas organelas, excluído o núcleo celular, contém solutos e, também, colóides e interfaces. A fração de água nos cloroplastos, por exemplo, é estimada como sendo entre 41% a 51% do volume total, dependendo da iluminância a que estão submetidos, sendo grande parte do volume ocupado pelo sistema membranoso lamelar. O citossol, que é constituído pela solução citoplasmática exterior às organelas que se encontram entre a plasmalema e o tonoplasto, é constituído de proteínas e colóides, cuja interação com a água diminui a atividade termodinâmica desta, podendo-se entender esse efeito como sendo de caráter mátrico, com a conotação discutida no item a seguir.

Pela menor concentração da seiva apoplástica, o potencial de solutos é bem maior do que o da seiva simplástica, sendo que nas paredes celulares a água é retida por superfícies hidrofílicas, tendo também a sua atividade diminuída pela tensão superficial nas interfaces líquido-ar dos meniscos, o que pode ser considerado como um efeito mátrico (ver itens 2.4 e 3.2).

2.4. Potencial mátrico (ou matricial)

Esse componente, bastante importante no solo e definido para representar efeitos da matriz sólida, não tem seu significado nas plantas definido de forma uniforme na literatura. Ele tem sido usado para representar os efeitos da presença de interfaces constituídas por colóides, proteínas e macromoléculas presentes em células, sobre a energia livre da água.

Para alguns autores, não há necessidade de representar os efeitos dessas forças interfaciais sobre a energia livre da água por um novo componente de Ψ . Para eles, tais efeitos podem ser adequadamente representados dentro do componente osmótico. A água associada com partículas coloidais tem menor tendência de reagir quimicamente em solução ou de escapar para a fase de vapor, ou seja, a presença de colóides na célula reduz a atividade termodinâmica da água, do mesmo modo que o faz a presença de solutos.

Nobel (1999) considera, em uma primeira aproximação, que os efeitos de solutos e de colóides são aditivos no sentido de diminuir a atividade da água e denomina de pressão osmótica π ao componente resultante desses efeitos. Para aquele autor, é importante considerar que o valor dessa pressão osmótica é dependente da atividade real da água (a_{ag}), sem se importar com a causa pela qual a_{ag} foge do valor unitário, valor esse que ocorre quando a atividade da água é máxima (água pura, livre e plana). Para ele, como uma aproximação teórica, pode-se definir a pressão osmótica a partir das seguintes relações:

$$\pi = -\left(RT/\bar{V}_{ag}\right) \ln(\gamma_{ag} \cdot N_{ag}) = -\left(RT/\bar{V}_{ag}\right) \ln \gamma_{ag} - \left(RT/\bar{V}_{ag}\right) \ln N_{ag} = \tau + \pi_s \quad (5.6)$$

sendo τ a pressão mátrica decorrente das interações água-sólido nas superfícies coloidais e π_s a pressão decorrente da presença de solutos.

Correspondentemente, expressa-se a equação acima em termos de potencial da água por:

$$\Psi_{\pi} = \left(RT/\bar{V}_{ag}\right) \ln(\gamma_{ag} \cdot N_{ag}) = \left(RT/\bar{V}_{ag}\right) \ln \gamma_{ag} + \left(RT/\bar{V}_{ag}\right) \ln N_{ag} \quad (5.7)$$

ou:

$$\Psi_{\pi} = \Psi_{\tau} + \Psi_s \quad (5.8)$$

Note-se pela equação (5.7), caso se adote γ_{ag} unitário (portanto, $\ln \gamma_{ag} = 0$), que Ψ_{π} será igual a Ψ_s , uma situação em que água está funcionando como um solvente ideal, o que na verdade não é a realidade se existirem interfaces líquido-sólido. O termo $(RT/\bar{V}_{ag}) \ln \gamma_{ag}$ está relacionado, portanto, à redução da atividade termodinâmica da água devido à interação interfacial.

Como afirma Nobel (1999), a equação 5.7 não deve ser vista como uma relação que define um potencial mátrico em todas as situações em que ele pode ocorrer. Antes de tudo, ela é um exemplo de como as interações interfaciais podem ser representadas por um termo separado, adicionado a π_s , este último representando o efeito dos solutos sobre π . Essa é uma forma teórica de explicar que em qualquer parte de um sistema aquoso contendo solutos e colóides, como ocorre em uma célula vegetal, a atividade da água pode ser diminuída no interior da solução pela presença de solutos, enquanto que nos colóides ou nas suas proximidades, o fator que decresce essa atividade é a própria interação interfacial água-colóide, a qual não muda a fração molar do líquido, mas altera o valor de γ_{ag} .

Em estudos de relações hídricas considera-se, também, a existência do componente matricial nas paredes celulares e no apoplasto, devido às interações interfaciais entre superfícies que revestem seus interstícios e a água, conduzindo o líquido a ficar sob tensão. As paredes dos poros são superfícies molháveis, principalmente pelas ligações de hidrogênio entre as moléculas de água e os grupos O e OH das superfícies; além disso, cargas na superfície atraem a molécula dipolar da água e os íons nela presentes, forçando ambos (água e íons) a ficarem próximos à parede. Os poros tornam-se preenchidos com água e os meniscos formados apresentam tensão superficial, conforme mostrado no item sobre capilaridade. Uma indefinição quanto ao significado desse componente é encontrada na literatura. Às vezes ele é denominado potencial mátrico negativo e às vezes potencial mátrico positivo. Nobel (1999) sugere ser mais correto e consistente referir-se ao componente que reduz o potencial da água nos poros da parede como *pressão hidrostática negativa*.

2.5. Potencial gravitacional

O campo gravitacional da Terra afeta o movimento da água. Por exemplo, necessita-se uma certa quantidade de trabalho para elevar água nesse campo, de modo que um componente gravitacional do potencial da água deve ser considerado. O *potencial gravitacional* é definido como a quantidade de trabalho exigida para transportar, reversível e isotermicamente, uma quantidade unitária de água pura, desde um “reservatório” com determinada solução, à pressão atmosférica e em determinada posição de referência no campo gravitacional, até um reservatório similar mas situado num outro ponto de interesse (acima ou abaixo do ponto de referência). Uma forma de quantificar esse trabalho é considerar uma coluna de água pura de altura z , sendo z a distância vertical do ponto em relação à referência. O trabalho correspondente é:

$$W = m_{ag} \cdot g \cdot z \quad (5.9)$$

sendo m_{ag} a massa molar da água e g a aceleração da gravidade. Esse trabalho corresponde a própria variação de energia livre do sistema. Se definido por unidade de mol da água, pode-se escrever:

$$\frac{\mu_{ag} - \mu_{ag}}{\bar{V}_{ag}} = \Psi_g = \frac{m_{ag}}{\bar{V}_{ag}} \cdot g \cdot z = \rho_{ag} \cdot g \cdot z. \quad (5.10)$$

sendo Ψ_g o símbolo para potencial gravitacional e ρ_{ag} a densidade da água. Nessa forma, a unidade de Ψ_g é a mesma da pressão hidrostática, como se mostra dimensionalmente:

$$M \cdot L^{-3} \cdot L^2 \cdot T^{-1} \cdot L = \text{Força} \cdot L^{-2} = \text{Pressão}$$

A título de exemplo de cálculo da influência do valor da elevação vertical sobre o potencial gravitacional, adote-se:

$$\rho_{ag} = 998 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}; \quad g = 9,79 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}; \quad z = +10 \text{ m}$$

Assim,

$$\Psi_g = 998 \text{ kg.m}^{-3} \cdot 9,79 \text{ m.s}^{-2} \cdot 10 \text{ m} = 9,77 \cdot 10^3 \text{ Pa.m}^{-1} \times 10 \text{ m} = 0,0977 \text{ MPa}$$

ou seja, correspondente à variação de 0,00977 MPa por metro de elevação.

Verifica-se, por exemplo, que para o estudo da água em células, ou do transporte à curtas distâncias na planta, o valor de Ψ_g pode ser desprezado, o que já não acontece por exemplo, quando se trabalha com árvores altas.

Note-se, também, que o valor de z foi adotado como positivo para o ponto acima do plano de referência, mas dependendo do referencial, ele pode assumir valores negativos (ponto abaixo do plano de referência).

2.6. Potencial total da água na planta

A partir dos seus componentes pode-se estudar o potencial total da água das plantas. Em comparação com o solo e a atmosfera, a planta apresenta uma estrutura mais complexa e o potencial total da água nela presente necessita ser analisado em partes (órgãos, tecidos e compartimentos) que a constituem. Na discussão acima, ficou claro que o potencial de temperatura tem as suas peculiaridades, sendo definido de uma forma em que, na prática, ele não é considerado no potencial total. O potencial gravitacional é importante quando se trabalha com transporte de água em plantas altas, mas mostra-se desprezível quando o estudo ocorre em plantas pequenas, em órgãos ou tecidos. Mostrou-se, também, que o potencial de solutos e o matricial na planta podem ser descritos como a soma dos dois, sendo o termo denominado de potencial osmótico. Nesses casos, a equação 5.4 é reduzida a:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_\pi \quad (5.11)$$

Nas células vivas, Ψ_π apresenta-se com valores sempre negativos, variando, por exemplo, de $-2,0$ a $-2,5$ MPa em células das raízes e das folhas, enquanto que Ψ_p tem escala positiva, variando nesses órgãos, por exemplo, de 0 a $+2,0$ MPa. O valor de Ψ_p não compensa, em valor

absoluto, o de Ψ_π , de modo que normalmente o valor de Ψ celular é sempre negativo. Caso se divida a planta nos seus "compartimentos", o potencial total da água do simplasto Ψ_{simp} pode ser representado, portanto, por:

$$\Psi_{simp} = \Psi_{p(simp)} + \Psi_{\pi(simp)} \quad (5.12)$$

No apoplasto, há um componente de solutos e um componente devido à tensão com que a água fica submetida. Ambos são negativos, sendo o potencial de solutos (osmótico) do apoplasto menos negativo do que o do simplasto, devido à maior diluição da seiva apoplástica. Alguns autores, como Boyer (1995), reconhecem o componente devido à tensão como sendo um potencial *mátrico* do apoplasto, que será denominado de $\Psi_{m(apo)}$. O potencial total do apoplasto Ψ_{apo} pode, então, ser representado por:

$$\Psi_{apo} = \Psi_{s(apo)} + \Psi_{m(apo)} \quad (5.13)$$

Considerando-se que na escala celular ou de tecido há quase sempre equilíbrio entre o protoplasto e a parede celular (Molz e Ferrier, 1982, Boyer, 1995), pode-se assumir que nessa escala de estudo valem as seguintes relações:

$$\Psi_{simp} = \Psi_{apo} \quad (5.14)$$

$$\text{ou: } \Psi_{p(simp)} + \Psi_{\pi(simp)} = \Psi_{s(apo)} + \Psi_{m(apo)} \quad (5.15)$$

Tais relações podem ser representadas em um diagrama, como mostra a Figura 5.1.

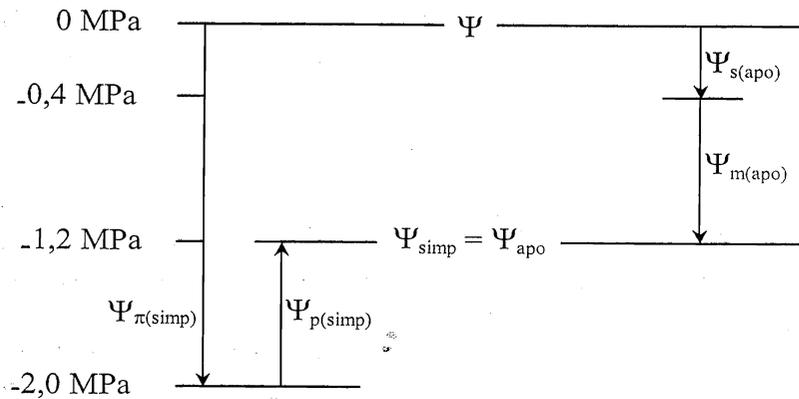


Figura 5.1. Diagrama representativo dos componentes de potencial da água em um órgão vegetal, considerando a água no simplasto e no apoplasto, com valores hipotéticos e representativos de cada componente. As setas indicam se o valor do potencial total é aumentado ou diminuído pelo efeito de cada componente. (Modificado de Boyer, 1995).

3. RELAÇÕES DA ÁGUA EM EQUILÍBRIO NOS TECIDOS E ÓRGÃOS VEGETAIS

Já se explicou que os tecidos e órgãos vegetais apresentam diferentes quantidades de água, em condições normais de crescimento. Em geral, as folhas e raízes são os órgãos que apresentam as maiores proporções de água em relação à matéria seca, cerca de 80% da água no protoplasto e 20% na parede celular. Devido ao volume que ocupa e também por conter componentes químicos que afetam o potencial osmótico, o vacúolo exerce grande influência nas relações hídricas de células adultas dos tecidos parenquimatosos desses órgãos.

Outra estrutura importante no estudo dessas relações é a parede celular, semi-rígida e com propriedades de elasticidade e plasticidade, de modo que o aumento do teor de água no protoplasto eleva a pressão no interior da célula acima da atmosférica. O incremento da pressão interna é contrabalançada pela parede celular. Outro componente da estrutura celular a se considerar são as membranas que, por serem semi-permeáveis, desempenham papel importante nas trocas de água e de solutos entre a parede e o protoplasma.

3.1. Relações entre potencial da água e volume celular; papéis da parede e das membranas

Os estudos de relações hídricas em células tiveram impulso no final do século XIX, principalmente com Pfeifer e DeVries. Uma técnica usada nos estudos é a colocação de tecidos com células vacuoladas em séries de soluções com potencial osmótico conhecido, de modo a permitir as trocas de água entre tecido e cada solução, até se atingir o equilíbrio. Com a diminuição gradual do potencial osmótico na série das soluções, há um grau crescente de perda da turgescência, diminuição do volume e contração do protoplasto ("plasmólise"), até que se chega a um ponto em que ele se desprende da parede (ponto de *plasmólise incipiente*). Nesse ponto, considera-se que a célula perdeu sua turgescência, nenhuma pressão hidrostática adicional à pressão atmosférica é exercida sobre a parede, ou seja, $P = 0$ e $\Psi_p = 0$ e, portanto, o potencial osmótico do suco celular fica igual ao da solução plasmolisante, isto é:

$$\Psi_{\pi}(\text{sol. plasmolisante}) = \Psi_{\pi}(\text{protoplasto}) = \Psi_{\pi}(\text{vacúolo})$$

A plasmólise é um fenômeno que não ocorre naturalmente e sim em condições de imersão do tecido em solução plasmolisante que penetra livremente na parede celular. Em condições naturais, as células vão gradualmente perdendo água por exposição ao ar e se contraem como um todo, de modo que a parede celular e o protoplasma permanecem em contato.

Devido à diferente permeabilidade da plasmalema aos tipos de solutos, a plasmólise somente é conseguida quando se utiliza um soluto apropriado, de maneira que a água consiga passar pela membrana muito mais rapidamente que o próprio soluto da solução plasmolisante. Etanol e metil-uréia, por exemplo, não são indicados. Sacarose, açúcares-alcoóis como mannitol e polietilenoglicol, são causadores do fenômeno, apesar de a membrana não ser totalmente impermeável a eles; sais, como CaCl_2 e KCl também são bons plasmolisantes. Dependendo do tipo de soluto, o protoplasto pode assumir várias formas (Figura 5.2), ocorrendo diferentes tipos de plasmólise; a explicação das causas desses tipos de plasmólise pode ser encontrada em Sutcliffe (1980).

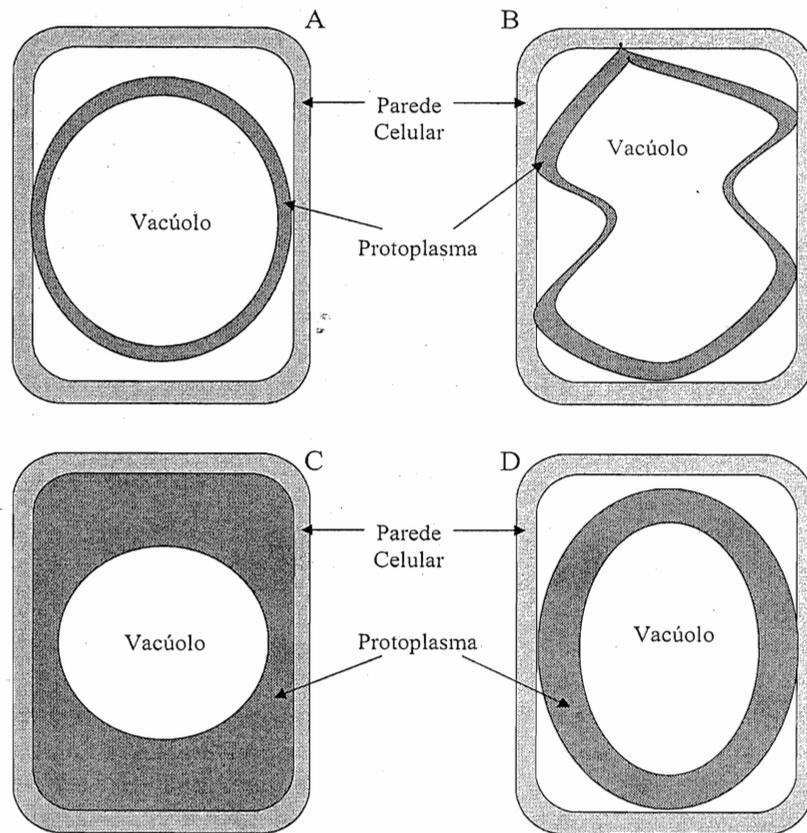


Figura 5.2. Tipos de plasmólise: (a) convexa (solutos desencadeadores: sais de cálcio); (b) côncava (sais de potássio); (c) tonoplástica (tiocianeto de potássio), (d) elíptica. Adaptado de Sutcliffe (1980).

A partir dos estudos de plasmólise, descobriu-se que as células comportam-se como se fosse um osmômetro natural. Comparada com um osmômetro de laboratório, a célula apresenta diferenças importantes, como o fato de suas membranas não serem totalmente semipermeáveis. Além disso, as membranas possuem coeficiente de permeabilidade dependente do tipo de soluto. Outra diferença é a variação do volume celular em função das trocas hídricas. Por exemplo, se a quantidade de água no protoplasto aumenta, a parede celular semi-rígida opõe uma resistência à entrada de água, causando um aumento da

pressão interna na célula. Essa pressão em excesso à pressão atmosférica afeta a energia livre da água, representando o já discutido potencial de pressão (ou de turgescência ou de parede).

Assim, a explicação de como a célula funciona no processo de trocas hídricas deve considerar as relações entre potencial osmótico, potencial de pressão e volume celular. Na terceira década do século XX, Höfler propôs um diagrama das relações entre essas variáveis para uma célula vacuolada ideal. A Figura 5.3 mostra um diagrama de Höfler com base em conceituação e terminologia atuais.

Com o decréscimo do volume celular, expresso como o volume relativo ao daquele na plasmólise incipiente, há decréscimo no valor de $\Psi\pi$ pelo fato da atividade da água diminuir, devido a sua menor fração molar e a diminuição do seu coeficiente de atividade no suco celular.

Por outro lado, o valor de Ψ_p é equivalente $P\bar{V}_{ag}$, se expresso em energia.mol⁻¹, ou equivalente a P se expresso em termos de pressão, sendo P a pressão do sistema em excesso à pressão atmosférica. Enquanto a célula estiver túrgida, o valor de P é positivo, mas com a perda progressiva de água pode se tornar nulo (isto é, a pressão do sistema é igual à pressão atmosférica), quando ocorre a plasmólise incipiente ou a perda de turgescência. O potencial total da água no protoplasto é dado, então, por:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_\pi \quad (5.16)$$

A curva de Ψ_π é explicada pela relação de Boyle-Van't Hoff:

$${}^1\Psi_\pi^1 V \doteq {}^2\Psi_\pi^2 V \doteq {}^3\Psi_\pi^3 V \quad (5.17)$$

sendo V o volume denominado "osmoticamente ativo". Os números sobrescritos representam os valores em cada estado de hidratação (pontos na curva) de Ψ_π e de V . A equação genérica torna-se:

$$\Psi_\pi \cdot V = \text{constante} \quad (5.18)$$

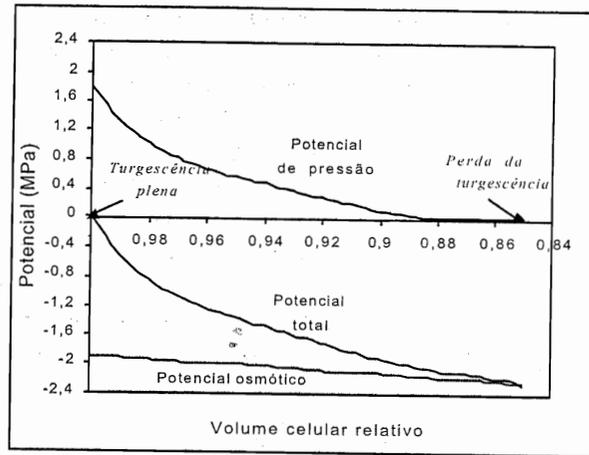


Figura 5.3. Exemplo de diagrama de Höfler com base em conceituação e terminologia atuais

A curva de potencial de pressão ou de turgescência é explicada a partir de propriedades de elasticidade e plasticidade da parede. As de elasticidade são responsáveis pela geração da força restauradora sobre a seiva celular, produzindo então a pressão interna em excesso à pressão atmosférica, enquanto que as propriedades de plasticidade permitem um acréscimo permanente de volume (crescimento por alongação) mesmo sem um aumento permanente de P , embora um alto valor de P seja necessário para produzir a deformação plástica.

Para quantificar a propriedade de elasticidade da parede, usa-se o *módulo de elasticidade volumétrico* ϵ , que representa o incremento de pressão interna necessário para ocorrer um aumento relativo do volume celular (dV/V):

$$\epsilon = \frac{dP}{dV/V} \quad (5.19)$$

O valor de ϵ é expresso em unidades de pressão. Quanto mais elástica a parede, menor o valor de ϵ . Mesmo para uma determinada célula, o valor de ϵ não é constante, mas varia com a própria pressão e o volume celular (células pequenas em crescimento apresentam valores

menores que as plenamente expandidas). Com a introdução de técnicas adequadas de medida, tem sido possível realizar determinações diretas em células de plantas superiores, o que antes somente era possível em algas gigantes, como os gêneros *Nitella* e *Chara*. Em células do mesofilo e da epiderme de *Tradescantia virginiana*, os valores de ϵ variaram de zero para valores de P próximos a 0 MPa até cerca de 10 MPa para P próximos de 0,5 MPa (Zimmermann e Steudle, 1980, citados em Tyree e Jarvis, 1982). Para a espécie *Kalanchoe daigremontiana*, ϵ variou de 1,3 a 12,8 MPa, com valor médio de 4,2 MPa para P entre 0 a 0,34 MPa (Steudle et al., 1980). Em certas algas, para valores elevados de Ψ (cerca de 0), os valores de ϵ encontrados variaram de 1 a 73 MPa.

É possível determinar um módulo de elasticidade médio $\bar{\epsilon}$ para um tecido. Deve-se ressaltar que em um tecido, cada célula interage com as vizinhas, podendo haver sua compressão ou descompressão em função de alteração do volume celular, interferindo com a pressão de turgescência de cada uma.

Além disso, não se pode esquecer da existência de água nas paredes e nos vasos do xilema (apoplasto), cujas pressões não estão dissociadas do restante do tecido. Assim, a pressão osmótica π (ou o seu correspondente potencial osmótico Ψ_π) da célula, acaba sendo contrabalançada em parte pela distensão da parede celular, mas também pela pressão mútua das células, denominada de pressão de tecido.

Um exemplo de variação de módulo de elasticidade em um tecido é dado na Figura 5.4, junto ao diagrama de Höfler. No lugar de volume relativo da célula, utiliza-se o conteúdo relativo de água, cuja variação reflete a variação de massa de água do tecido, a qual, por sua vez, decorre da variação da massa de água da célula e, conseqüentemente, da variação do volume celular, entre a turgescência plena e a perda da turgescência. O módulo de elasticidade pode ser calculado, então, por:

$$\bar{\epsilon} = (dP/dM_{ag})M_{ag} \quad (5.20)$$

sendo P determinado no tecido e M_{ag} a massa de água do simplasto, estimada a partir de análise de isotermas de Ψ , discutida adiante.

Além de explicar as relações hídricas celulares discutidas anteriormente, o diagrama de Höfler tem aplicações metodológicas

importantes e é usado para mostrar como certos materiais genéticos podem ter mecanismo de tolerância à seca através da regulação do seu potencial osmótico, denominado de *ajuste osmótico*.

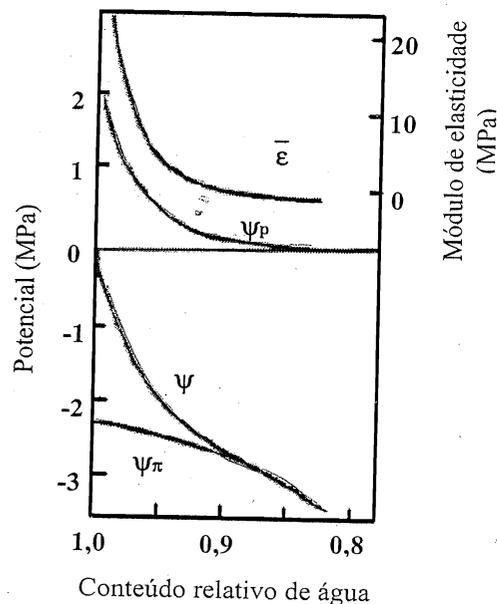


Figura 5.4: Diagrama de Höfler e módulo de elasticidade para ramos de *Picea sitchensis* bem expostos à radiação solar. (Adaptado de Tyree e Jarvis, 1982, com dados de Hellkvist et al., 1974).

3.2. Relações da água em equilíbrio no apoplasto

O conteúdo de água do apoplasto representa cerca de 20% da massa de água de um tecido vegetal, variando com a idade, a espessura e composição das paredes, com o tipo de órgão e com a espécie. Em raízes de trigo, seu valor é de 15 a 20% (Butler, 1953). Em folhas, encontrou-se 5% em batata (Campbell et al, 1979) e 40% em eucalipto (Gaff e Carr, 1961); em folhas em expansão de soja encontrou-se 16%, contra 30% em folhas expandidas (Wenkert et al, 1978).

A parede celular tem carga elétrica líquida negativa, devido aos grupos carboxílicos imóveis (-COOH) das pectinas e macromoléculas

das quais os íons H se dissociam (fase de Donnan). Íons com carga positiva, como o Ca^{2+} , por exemplo, são atraídos pelas cargas negativas da parede e substituem o H^+ , formando uma camada de cátions móveis adjacente à parede, em oposição à camada de cargas negativas fixas da própria parede. A consequência é o aumento da concentração de solutos e diminuição do potencial osmótico muito próximo da parede, com valores localizados de ψ_π que podem ser muito negativos (por exemplo, -4,0 a -5,0 MPa). Outro efeito localizado que pode ocorrer é consequência da parte positiva das moléculas dipolares de água serem atraídas pelas cargas negativas da fase de Donnan, ficando ligadas às paredes, configurando-se um efeito diminuição da energia livre da água que pode ser reconhecido como um efeito mátrico.

Entretanto, tanto o efeito de concentração de solutos como o efeito mátrico manifestam-se predominantemente em uma camada muito próxima à parede. Calcula-se que o efeito mátrico acima descrito atua numa camada de 1 a 2 nm adjacente à parede, num poro com diâmetro de 10 nm e um potencial da água em equilíbrio com a fase de vapor de -1,5 MPa (Tyree e Karamanos, 1980; Tyree e Jarvis, 1982). Quando se avança da parede para o interior dos poros, esses efeitos ficam minimizados, de modo que se considera que mais de 90% do valor do potencial da água da massa líquida nos poros é decorrente do efeitos de pressão hidrostática negativa, que surge dos efeitos da tensão superficial nas interfaces ar-líquido dos capilares.

A magnitude dessa pressão hidrostática negativa e os fatores que a afetam podem ser estudados através da geometria dos poros e do ângulo de contato da água com as paredes, de modo análogo ao que se fez no estudo de capilaridade. Uma das forças atuante nos poros é a tensão superficial, sendo seu valor total, considerando um poro cilíndrico de raio r e a componente vertical dessa força (F_σ), igual a:

$$F_\sigma = 2\pi r \sigma \cos \alpha \quad (5.21)$$

Por outro lado, as forças de adesão da água às paredes são transmitidas ao resto do fluido, devido à coesão das moléculas, originando a força de tensão ou pressão hidrostática negativa $-P$ no fluido, de modo que a força total devida a essa pressão pode ser estimada como:

$$F_p = \pi r^2 \cdot (-P) \quad (5.22)$$

Considerando-se o equilíbrio de forças, pode-se igualar F_σ e F_p , de modo que o valor de P fica:

$$P = -\frac{2 \cdot \sigma \cdot \cos \alpha}{r} \quad (5.23)$$

A equação (5.23) mostra a relação entre o raio do poro, o ângulo de contato da água com as paredes e a pressão hidrostática negativa. Se adotada uma temperatura de 20°C ($\sigma = 7,28 \cdot 10^{-8}$ MPa.m) e ângulo de contato de 0° como em um capilar com superfícies molháveis, obter-se-á os seguintes valores de P para capilares com os respectivos raios (r) de ordem de grandeza encontrada nas paredes:

$r = 1,5$ nm	→	$P = -94,0$ MPa
$r = 5,0$ nm	→	$P = -29,0$ MPa
$r = 10,0$ nm	→	$P = -14,5$ MPa
$r = 25,0$ nm	→	$P = -5,8$ MPa

Devido a alta tensão de cisalhamento da água, uma coluna do líquido poderia teoricamente suportar essas pressões hidrostáticas negativas elevadas, mas os valores de P encontrados em plantas em condições normais de disponibilidade hídrica no solo acabam sendo maiores (menos negativos) do que $-3,5$ MPa, porque se há água disponível, esta é tracionada para o interior dos poros, deixando-os aproximadamente cheios e mudando o ângulo de contato. Por exemplo, considerando-se um valor de potencial da água de $-1,5$ MPa como representativo de P , os ângulos de contato a 20° C para dois poros com raio de 5 e 20 nm seriam, respectivamente, 87,0° e 78,1°, calculados a partir da equação (5.23), pelo isolamento de $\cos \alpha$.

Apesar das medidas com câmara de pressão a partir da década de 60 (Scholander et al., 1965) indicarem a existência de pressões altamente negativas (por exemplo $-3,0$ MPa) no xilema da folha sob elevada demanda atmosférica, nos últimos anos tem havido questionamento sobre o significado de valores tão negativos e se eles

sempre ocorrem nessas condições. A medida direta da pressão em vasos do xilema por micro-sondas de pressão, tem mostrado valores menos negativos do que as medidas simultâneas com a câmara de pressão, sendo em vários casos obtidos valores positivos, mas sub-atmosféricos (Balling et al., 1988; Zimmermann et al., 1993, 1995). Outras evidências experimentais levaram Canny (1995) a questionar a necessidade da existência de gradientes elevados de tensão hidrostática no xilema para transporte à longa distância nas plantas. O assunto é muito polêmico e sua discussão será retomada no estudo de transporte de água nas plantas.

3.3. Relações entre conteúdo e potencial da água em tecidos, análise de isotermas de Ψ e curvas pressão-volume

A integração das relações em cada compartimento aquoso (simplasto e apoplasto) de um tecido leva a uma relação geral entre CRA e o potencial total da água do tipo mostrado na Figura 5.5. Relações desse tipo são denominadas de *isotermas de Ψ* , porque teoricamente são válidas para cada temperatura. A importância fisiológica da folha como sede da fotossíntese e da transpiração, além da maior facilidade metodológica para se trabalhar com esse órgão em comparação com outros, faz com que ela seja preferida nas determinações.

A relação entre CRA e Ψ mostrada na figura 5.5 é análoga à curva de retenção da água do solo, característica para o tipo de solo usado. Entretanto, no caso de uma folha, embora sejam encontrados relações características para cada espécie, mesmo dentro de uma espécie são encontradas variações em função da idade da folha, das condições de crescimento, bem como das condições fisiológicas atuais, como ver-se-á no item de implicações ecofisiológicas das relações hídricas em células e tecidos vegetais.

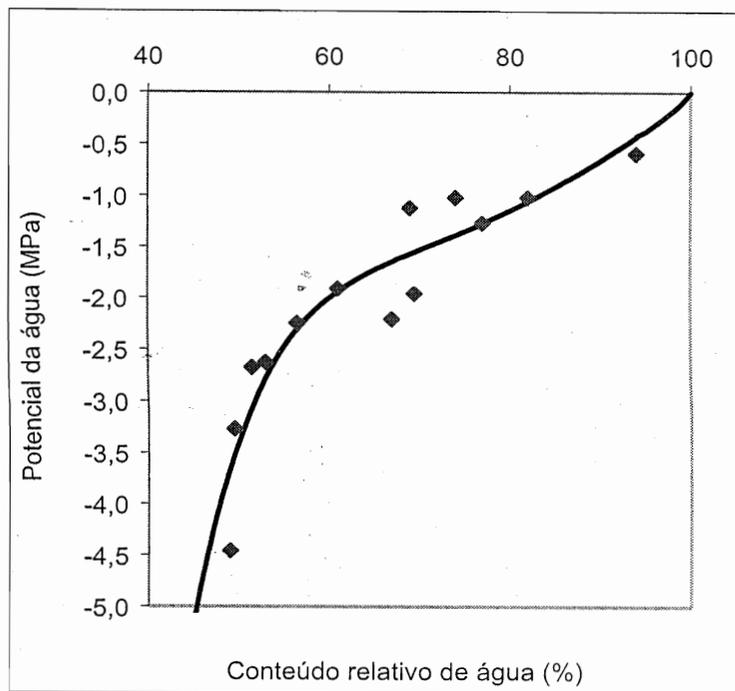


Figura 5.5. Relações entre potencial da água e conteúdo relativo de água de folhas de soja. Com base em Angelocci (1976).

A análise de isotermas de Ψ em tecidos, em uma forma transformada como descrita a seguir, permite um estudo das relações entre os valores dos componentes do potencial da água e as quantidades de água no simplasto e no apoplasto, com implicações metodológicas importantes. Por exemplo, o potencial de pressão Ψ_p cai a zero no ponto de perda de turgescência. Após a perda de turgescência, tem-se $\Psi = \Psi_\pi$.

Considerando-se, em primeira aproximação, que Ψ_π pode ser estimado somente pelo efeito da concentração de solutos através das equações 4.41 e 4.42 e que a água perdida pelo tecido durante a desidratação é extraída somente do simplasto, tem-se na condição de perda total de turgescência ($\Psi_p=0$)

$$\Psi = \Psi_\pi = -\frac{n_s \cdot R \cdot T}{V} = -R \cdot T \cdot \rho_{ag} \cdot C_s^* = -\frac{R \cdot T \cdot \rho_{ag} \cdot n_s}{M_{ag}^s} \quad (5.24)$$

ou

$$\frac{1}{\Psi} = -\frac{M_{ag}^s}{R \cdot T \cdot n_s \cdot \rho_{ag}} = -\frac{M_{ag}^o - M_{ag}^e}{R \cdot T \cdot n_s \cdot \rho_{ag}} = \frac{M_{ag}^e}{R \cdot T \cdot n_s \cdot \rho_{ag}} - \frac{M_{ag}^o}{R \cdot T \cdot n_s \cdot \rho_{ag}} \quad (5.25)$$

sendo M_{ag}^s a massa atual de água no simplasto, M_{ag}^o a massa de água no simplasto na hidratação plena, M_{ag}^e a massa de água extraída do tecido (por extração forçada com uso de câmara de pressão ou por evaporação).

Assim, um gráfico de $1/\Psi$, contra M_{ag}^e origina uma linha reta quando $\Psi_p = 0$, sendo que a intersecção dessa reta no eixo das ordenadas é igual a $-M_{ag}^o / (R \cdot T \cdot n_s \cdot \rho_{ag}) = 1/\Psi_\pi^o$, (sendo Ψ_π^o o potencial osmótico do tecido na hidratação plena) com declividade igual a $1/R \cdot T \cdot n_s \cdot \rho_{ag}$.

O uso da equação 5.25 envolve duas aproximações. A primeira, pelo fato de na dedução teórica o valor de Ψ_π ter sido calculado a partir de uma equação definida para uma solução ideal. Assim, a fuga da idealidade quando as concentrações de solutos aumentam ou quando se considera o efeito de diminuição da atividade da água devido às interfaces líquido-sólido, pode introduzir erros. No caso de solutos, a fuga da idealidade poderia ser considerada, teoricamente, através da introdução de um coeficiente osmótico ϕ (ver equação 4.43), o que modificaria os valores da intersecção da reta no eixo das ordenadas e da sua declividade, com certo desvio da linearidade, pois ϕ pode variar com a concentração de solutos, conforme avança a secagem do tecido. Entretanto, para Tyree e Richter (1981) o desvio da linearidade nesse caso é muito pequeno para ser detectado, sendo desprezível.

Quanto ao efeito das interfaces líquido-sólido no interior da célula, o tratamento que foi utilizado para a definição de um componente mátrico não permite saber em que grau o valor de Ψ_π^o

determinado através do gráfico $1/\Psi$ versus M_{ag}^o representa, também, tal componente. Além disso, a variação do coeficiente de atividade da água quando da secagem do tecido também pode introduzir desvios da linearidade. Apesar desses problemas, considera-se que essa aproximação não introduz erro apreciável, de tal maneira que Ψ_π^o assim determinado é representativo do potencial osmótico na hidratação plena.

A segunda aproximação refere-se ao fato de que a equação 5.25 foi obtida considerando-se somente a água simplástica do tecido, de modo que ela somente é válida se a massa de água apoplástica (M_{ag}^o) não variar durante a desidratação. Segundo Tyree e Richter (1982) é necessário cuidado em assumir essa aproximação, pois embora a drenagem dos poros das paredes celulares provavelmente só ocorra a valores de Ψ inferiores a -3,0 MPa, quando da extração da água dos lúmens dos vasos maiores do xilema e das traqueídes pode haver cavitação e retirada de água a valores superiores (menos negativos) que esse considerado. Mas, aqueles autores concluem que a perda de água apoplástica durante a desidratação tem um pequeno efeito sobre o desvio da linearidade da relação $1/\Psi$ versus M_{ag}^s , com erro desprezível na estimativa de Ψ_π^o . Além disso, admite-se que a secagem do tecido pela extração da água pelo uso de câmara de pressão minimiza a cavitação e a perda da água apoplástica.

A estimativa de Ψ_π^o pode ser feita também traçando-se $1/\Psi$ versus o conteúdo relativo de água (CRA), pois M_{ag}^s é a massa atual de água no simplasto. Deve-se lembrar que o CRA pode ser definido como:

$$CRA = (M_{ag}^s + M_{ag}^a) / (M_{ag}^o + M_{ag}^a) \quad (5.26)$$

sendo M_{ag}^a a massa atual de água no apoplasto. Isolando-se M_{ag}^s , vem:

$$M_{ag}^s = (M_{ag}^o + M_{ag}^a) \cdot CRA - M_{ag}^a \quad (5.27)$$

Substituindo 5.27 em 5.25, chega-se a:

$$\frac{1}{\Psi} = - \frac{M_{ag}^s}{R.T.n_s \cdot \rho_{ag}} = - \frac{M_{ag}^a}{R.T.n_s \cdot \rho_{ag}} - \frac{CRA.(M_{ag}^o + M_{ag}^a)}{R.T.n_s \cdot \rho_{ag}} \quad (5.28)$$

A equação 5.28 mostra que, quando se elabora um gráfico de $1/\Psi$ contra CRA , tem-se uma linha reta na faixa em que o tecido perdeu a turgescência (isto é, $\Psi_p = 0$) e a extrapolação dessa linha para $CRA = 1$ (ou 100%) dará a estimativa de $1/\Psi_\pi^o$ pois nesse caso:

$$\frac{1}{\Psi} = \frac{1}{\Psi_\pi^o} = - \frac{M_{ag}^a}{R.T.n_s \cdot \rho_{ag}} - \frac{M_{ag}^o}{R.T.n_s \cdot \rho_{ag}} = - \frac{M_{ag}^o}{R.T.n_s \cdot \rho_{ag}} \quad (5.29)$$

Portanto, a construção do gráfico de $1/\Psi$ (quando se usa a câmara de pressão, fala-se em $1/P$) em função da massa de água extraída ou do conteúdo relativo de água da folha, permite a estimativa de Ψ_π^o , através da extrapolação da parte linear da curva (Figura 5.6).

A partir de Ψ_π^o é possível determinar o valor de Ψ_π em qualquer outro estado de hidratação do tecido, caso se considere que o volume celular varia em função do volume de água perdido e que o próprio volume de água simplástica num determinado estado de hidratação está relacionado à massa atual de água simplástica (M_{ag}^s) em cada estado.

Assim, o valor de Ψ_π em qualquer condição de hidratação está relacionado à massa da água simplástica naquele estado (M_{ag}^s) por:

$$\Psi_\pi = \frac{\Psi_\pi^o \cdot M_{ag}^o}{M_{ag}^s} \quad (5.30)$$

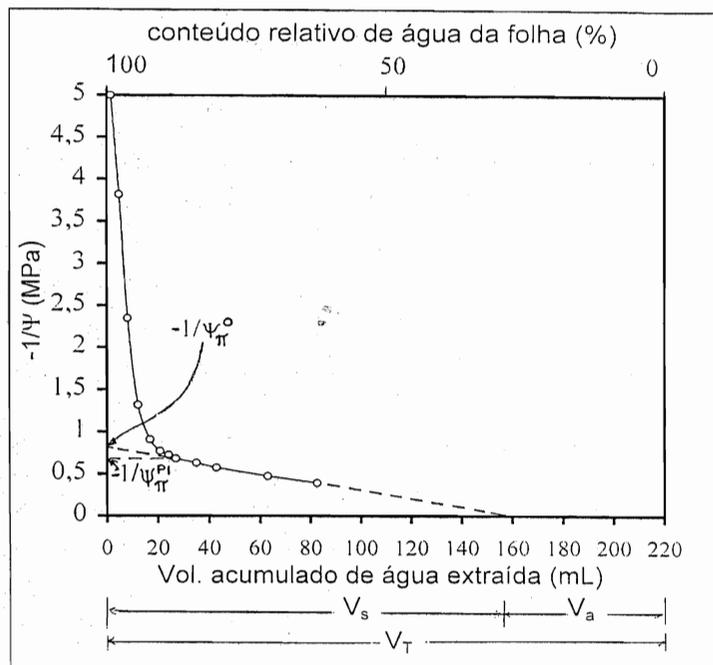


Figura 5.6. Exemplo de curva pressão-volume em tecido vegetal. V_A, V_S e V_T são, respectivamente, os volumes de água do apoplasto, do simplasto e total do tecido; Ψ_π^o é o potencial osmótico na turgescência plena. Ψ_π^{pi} na plasmólise incipiente

A fração relativa de água do apoplasto (A_a) em relação à massa total de água do tecido pode ser estimada, extrapolando-se a reta de $1/\Psi$ versus A para $1/\Psi = 0$ (intersecção do eixo das abscissas na Figura 5.6) que permite calcular o volume (ou a massa) total de água simplástica; por diferença entre V_T e V_S pode-se calcular V_A e, então, um índice denominado *conteúdo relativo de água do apoplasto* (CRA_{ap}):

$$CRA_{ap} = \frac{M_{ag}^a}{M_{ag}^o + M_{ag}^o} \quad (5.31)$$

Desse modo, a partir de um gráfico do tipo da Figura 5.6, é possível descrever as relações hídricas de um tecido, ou seja, pode-se construir o diagrama de Höfler (ver exercício 3).

Ao invés de se construir um gráfico de $1/\Psi$ em função de CRA , pode-se utilizar um gráfico de Ψ em função de $1/CRA$, mas essa relação não se torna linear e a estimativa de Ψ_π^o por extrapolação pode conter erros. Além disso, Tyree e Richter (1982) mostram que sob o ponto de vista de outros erros introduzidos, é preferível o uso de relação $1/\Psi$ em função de CRA , ao invés de Ψ em função de $1/CRA$.

4. MÉTODOS DE MEDIDA DO POTENCIAL DA ÁGUA DA PLANTA

4.1. POTENCIAL TOTAL

Embora sejam feitas medidas em raízes e no caule, prefere-se trabalhar com folhas. Dois métodos se destacam:

A) Método de equilíbrio de pressão (câmara de pressão)

Uma folha transpirando apresenta pressão hidrostática negativa (tensão) no xilema e se o pecíolo for cortado em certo ponto, a tensão é despreendida e a coluna líquida retrocede no xilema para o interior da folha. Se a folha for, então, colocada rapidamente em uma câmara de pressão herméticamente fechada e pressurizada gradualmente com um gás (Figura 5.7), a coluna tende a retornar para a superfície cortada do pecíolo, podendo-se visualizar o momento do retorno com uma lupa. Demonstra-se que nesse ponto, a pressão aplicada balanceia a tensão do xilema no momento do corte. O valor (negativo) da pressão de balanceamento representa o potencial médio da água da folha, visto que não devem ocorrer diferenças significativas de Ψ entre o apoplasto e o simplasto. Boyer (1995) e Angelocci (2001) discutem com detalhes o princípio, as fontes de erro do método e os procedimentos de medida.

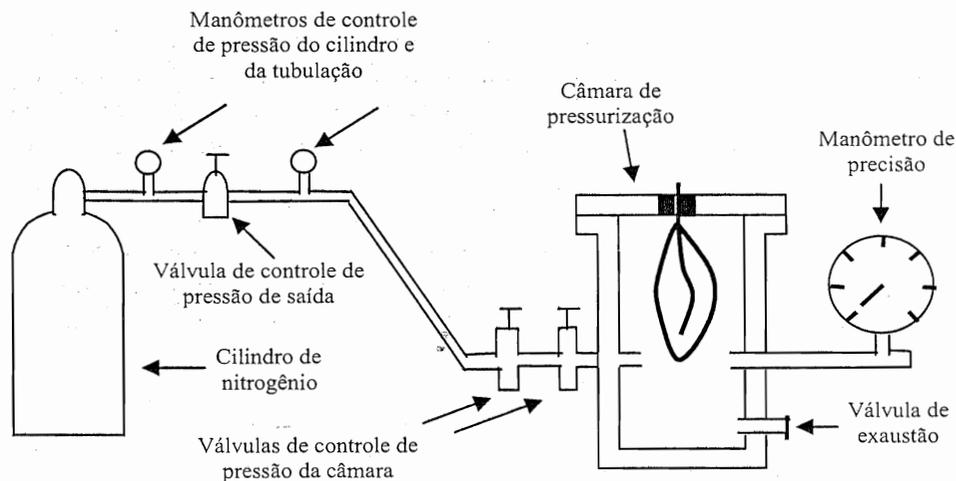


Figura 5.7. Esquema de uma câmara de pressão.

B) Método de equilíbrio de pressão de vapor; técnicas higrométrica/psicrométrica e isopiástica.

No capítulo IV mostrou-se que num compartimento fechado, sem trocas de massa com o meio externo, a pressão de vapor e_a (ou, de forma correspondente, a umidade relativa) do ar e o potencial da água do sistema (no caso, ar e amostra) em equilíbrio estão relacionados (eq. 4.35). Nessa condição, e_a pode ser medida por um micropsicrômetro de termopar instalado no interior da câmara (Figura 5.8). A junção a é resfriada por efeito Peltier até abaixo da temperatura do ponto de orvalho, tornando-se úmida por condensação de uma quantidade mínima de vapor do ar (técnicas higrométrica e psicrométrica).

Quando a corrente Peltier é desligada, o circuito de termopar passa a funcionar como um micropsicrômetro, no qual a junção a atua como um bulbo úmido e as junções b e c , em conjunto, atuam como o bulbo seco. Após o desligamento da corrente de resfriamento, há fluxo de calor do ar da câmara para a junção a , a qual tem sua temperatura aumentada até atingir a temperatura do ponto de orvalho na técnica higrométrica ou a temperatura do bulbo úmido na técnica psicrométrica, pontos nos quais a leitura é feita. A diferença entre a temperatura da junção a e a das junções b e c representa, respectivamente para cada técnica, a depressão da temperatura do ponto de orvalho ($t_s - t_0$) e a

depressão da temperatura do bulbo úmido ($t_s - t_u$), ambas relacionadas à concentração de vapor do ar e, portanto, ao ψ do ar e da amostra. Na prática, não há necessidade de se encontrar a relação entre essas depressões de temperatura e ψ , pois cada uma delas gera uma força eletromotriz (fem) medida nos terminais do circuito de termopar. A fem é proporcional a $(t_s - t_0)$ ou a $(t_s - t_u)$, dependendo da técnica usada (higrométrica ou psicrométrica), de modo que uma calibração entre a fem e ψ é feita em cada caso (Figura 5.8 b), pelo uso de uma série de soluções salinas ou de sacarose com potenciais osmóticos conhecidos.

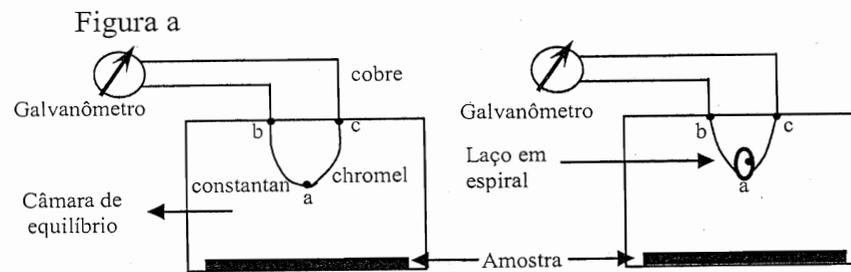


Figura b

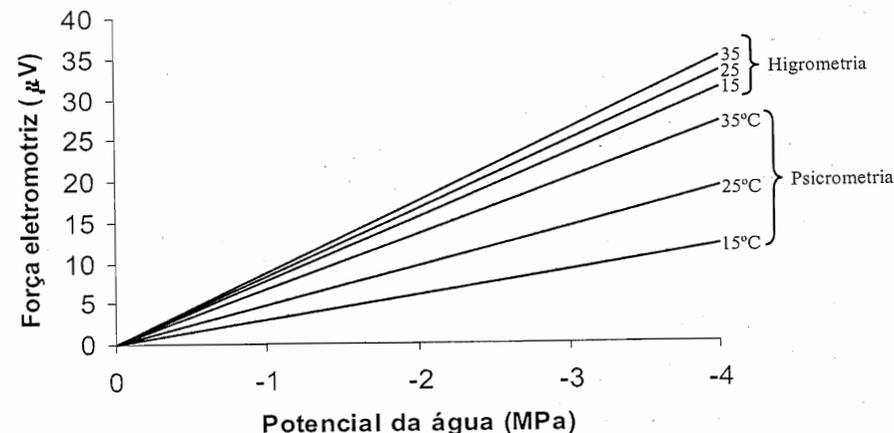


Figura 5.8. a) Esquema de câmara com micropsicrômetro de termopar. b) Exemplo de curva de calibração entre fem e ψ , em função da temperatura.

Uma alternativa à higrometria/psicrometria é a técnica isopiástica, na qual o resfriamento da junção de trabalho é substituído pela colocação de uma gotícula muito pequena de solução com potencial da água conhecido. A gotícula troca vapor d'água com o ar em equilíbrio com a amostra. Fazendo-se uma série seqüencial de medidas com soluções de diferentes valores de potencial, é possível detectar, acompanhando-se o sinal gerado no circuito de termopar, a solução que não troca água com a amostra (isopiástica), sendo o seu potencial considerado como aquele da amostra estudada.

Maiores detalhes do método podem ser encontrados em Boyer (1995) e em Angelocci (2001). O método de equilíbrio de pressão pode ser usado para determinação do potencial da água em raízes, em caules e ramos, conforme discutido no capítulo IX.

4.2. Componentes do potencial total

O potencial osmótico da folha pode ser determinado em seiva extraída da folha, pelo uso de higrometria/psicrometria de termopar, de refratometria ou de crioscopia. A extração é feita após a fixação (morte) do tecido, preferencialmente por baixa temperatura (imersão da folha em nitrogênio líquido, protegida do contato direto com este). O objetivo da fixação é destruir a semipermeabilidade das membranas citoplasmáticas, para que os compostos osmoticamente ativos dos tecidos vivos sejam desprendidos e fiquem contidos na seiva extraída. Slavik (1974) detalha as técnicas de extração da seiva (por prensagem à alta pressão) e de toda a determinação, discutindo as fontes de erro. Um problema que surge é o fato de na extração não haver como não misturar seiva simplástica e apoplástica, de modo que o resultado final da medida é uma média ponderada para os volumes e para o valor do potencial em cada uma das frações (apoplástica e simplástica).

O potencial de pressão pode ser estimado pela diferença entre os valores de ψ da folha e de ψ_{π} da seiva extraída. Esse procedimento é criticável, pela propagação dos erros de ambas as determinações para o valor de ψ_p , além de existir o problema de representatividade da medida em seiva extraída, pois nesse caso o valor medido de potencial osmótico é maior (menos negativo) do que o da seiva simplástica, pelo efeito de diluição dessa na mistura com a seiva apoplástica.

Uma técnica de determinação de potencial de pressão usada nos últimos tempos é a micro-sonda de pressão, que é um instrumento que permite medir diretamente a pressão de turgescência de uma célula isolada ou de células de um tecido. Desenvolvida na década de 1970 originariamente para células de grandes dimensões (de algas gigantes) a sonda foi miniaturizada, sendo hoje utilizada em medidas de relações hídricas de células de tecidos parenquimáticos e de vasos do xilema.

Uma sonda (Figura 5.9) é usada inserindo-se a ponta do microcapilar na célula, o que permite a formação de um menisco entre a solução celular e o óleo, observando-se com um microscópio a movimentação do capilar, já que a tendência é a seiva celular sob maior pressão que a atmosférica, penetrar o menisco e retroceder o capilar. O capilar pode ser movimentado por um bastão metálico acionado por um parafuso micrométrico, o que permite aumentar ou diminuir a pressão do óleo, sendo esta monitorada por um transdutor. A medida da pressão de turgescência da célula é realizada aumentando-se a pressão do óleo, que proporciona o retorno da seiva para o interior da célula, sendo que a pressão medida quando o menisco atinge sua posição original antes de perfurar a parede celular é a mesma que existia na célula. O manejo da pressão interna da célula por modificações da pressão do óleo permite o estudo, também, da elasticidade da parede, de condutividade hidráulica e de seletividade da plasmalema para solutos e água.

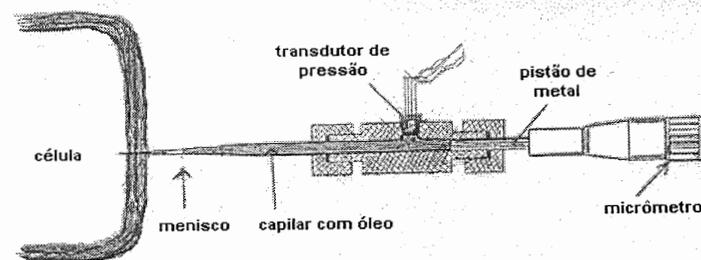


Figura 5.9. Diagrama esquemático de uma sonda de pressão.

Não se deve esquecer que a técnica pressão-volume já discutida permite o estudo das relações entre volume relativo do simplasto, do potencial total e de seus componentes em um órgão como a folha.

5. IMPLICAÇÕES ECOFISIOLÓGICAS DAS RELAÇÕES HÍDRICAS DAS CÉLULAS E TECIDOS VEGETAIS

5.1. Ajustamento osmótico

O potencial osmótico da solução celular ou simplástica pode diminuir por perda de água ou por aumento do número de moles de solutos (n_s). O aumento de n_s pode ser resultado de um incremento da absorção de íons inorgânicos como Na^+ , K^+ , Cl^- e NO_3^- ou da síntese de solutos orgânicos, (açúcares redutores, sacarose, ácidos orgânicos, glicerol, aminoácidos).

Denomina-se ajustamento osmótico às variações de Ψ_π causadas por variações de n_s .

Esse mecanismo tem sido encontrado frequentemente em folhas, em raízes e nos ápices de ramos, através da determinação do potencial osmótico e de pressão pela técnica pressão-volume (associada à análise de isoterma de Ψ discutida anteriormente) ou através da medida de Ψ em seiva extraída. Medidas de concentração de solutos também tem sido realizadas como base para a detecção do ajuste.

Tem-se encontrado variações diurnas de Ψ_π de -0,4 a -1,6 MPa, resultantes da flutuação de n_s . O mecanismo que induz tais flutuações não é totalmente conhecido, mas supõe-se que o estresse hídrico pode afetar vias metabólicas ou "bombas" de íons ou causar um desbalanceamento entre fotossíntese e translocação de solutos. Tem sido encontradas reduções a médio prazo (3 dias a 3 semanas) de 0,1 a 1,0 MPa, como consequência do aumento de n_s .

O grau de ajustamento osmótico na escala diária e a médio prazo varia bastante entre as espécies. Ele foi detectado em grande número de plantas cultivadas, como em variedades de trigo, arroz, cevada, milho, sorgo, soja, brassicas, etc. e desenvolve-se preferencialmente em plantas que sofrem uma secagem lenta, não persistindo mais que alguns dias. Ocorre em gama limitada de Ψ , sendo que aparentemente há limites para o acúmulo de solutos osmoticamente ativos e o declínio de Ψ_π .

Há algum tempo adota-se a hipótese de que o ajuste osmótico é uma característica importante de adaptação, que confere vantagens às plantas tolerantes, tanto ao estresse hídrico quanto ao salino, porque é um modo de se manter o conteúdo de água da célula em níveis adequados à atividade fisiológica. Isso ocorre porque a força motriz de origem osmótica é aumentada com o acúmulo de solutos e permite a manutenção da absorção de água pela célula, mesmo à déficits acentuados. Ao reforçar a habilidade da célula em absorver água de solos secos ou salinos, a diminuição de Ψ_π pelo aumento do número de moles de solutos mantém a turgescência (isto é, valores de Ψ_p acima de zero) quando os potenciais da água Ψ da folha são baixos. Desse modo, a turgescência e o crescimento celular podem ser mantidos mesmo em condições de deficiência hídrica no solo.

Essa visão do ajuste osmótico como um mecanismo de manutenção da turgescência e do crescimento do tecido sob deficiência hídrica ou estresse salino é contestada por Munns (1988) que, com base em algumas evidências experimentais, expõe dúvidas sobre o papel da pressão de turgescência no controle do crescimento. Argumenta aquele autor, também, que o aumento de n_s é consequência do decréscimo da taxa de expansão celular e que em folhas de plantas superiores não há evidências de um sistema de regulação de turgescência. Para ele, o ajustamento osmótico seria mais uma adaptação para sobreviver ao estresse do que para manter o crescimento durante a ocorrência da deficiência. Além disso, se houvesse relação entre ajustamento osmótico e crescimento por aumento da matéria seca, isso representaria um paradoxo, pois um processo como o ajuste, que desvia solutos em princípio destinados à expansão celular, acabaria prejudicando o próprio crescimento. O processo é limitado pela própria fotossíntese, que é a fonte de solutos orgânicos compatíveis para o ajuste. Se a fotossíntese é inibida pela seca, por exemplo, o ajuste é reduzido e somente retarda, mas não evita a desidratação (Kramer e Boyer, 1995).

5.2. Manutenção da turgescência por variação do módulo de elasticidade

A manutenção da turgescência quando há diminuição de Ψ ou do conteúdo relativo de água pode resultar, teoricamente, não somente da redução de Ψ_π (ajuste osmótico), mas também do módulo de

elasticidade ϵ . Por exemplo, em um tecido elástico, com pequeno valor de ϵ , há um decréscimo menor na turgescência por unidade de volume de perda de água quando se compara com um tecido mais rígido, de modo que para um dado valor de ϵ o tecido mais elástico tem CRA e Ψ_{π} menores, mas Ψ_p maior que o mais rígido. Isto pode ser visualizado pelo diagrama de Höfler. Tyree e Jarvis (1982) afirmam que a ênfase dada à explicação da manutenção da turgescência através de ajuste osmótico muitas vezes ocorre porque faltam maiores informações sobre o comportamento de ϵ . Como ϵ é dependente de propriedades da estrutura da parede, da pressão e do volume das células, deve-se esperar que seus valores variem bastante com espécies, com a ontogenia e com o estresse ambiental (Tyree e Jarvis, 1982).

Os dados de literatura são conflitantes quanto ao efeito do estresse hídrico sobre ϵ . Por exemplo, não foram encontradas variações na relação entre ϵ e Ψ_p em girassol (Jones e Turner, 1980; Sobrado e Turner, 1983), em arroz (Cutler et al., 1980a e 1980b; Turner et al., 1986) e trevoço (Turner et al., 1987). Em *Vicia faba* foi observada diminuição de ϵ (Kassen e Elston, 1974; Elston et al., 1976), enquanto que em sorgo (Jones e Turner, 1978) e em trigo (Melkonian et al., 1982) foi observado aumento de seu valor em decorrência dos tratamentos de déficit hídrico. Turner (1986) sugere que essa variação de comportamento pode refletir o fato de que somente folhas produzidas sob estresse mostram mudanças de elasticidade e que a inexistência de variação em arroz e girassol pode ter decorrido do fato de que as folhas usadas não se desenvolveram sob essas condições.

Nos resultados encontrados na literatura, aos efeitos do tratamento hídrico podem estar somados efeitos relacionados às mudanças ontogenéticas e estacionais. Em macieiras o valor de ϵ decresceu durante a primavera e o início do verão, mas a seguir voltou a crescer (Davies e Lakso, 1979).

Diferenças entre cultivares também são encontradas. Na comparação de duas cultivares de trigo, a resistente ao frio apresentou menor valor de ϵ (Gesch et al., 1992), mas não foram encontradas diferenças entre algumas variedades de arroz (Turner et al., 1986). Turner (1986) apresenta valores de ϵ para diversas espécies, mas como eles foram influenciados pelos fatores acima descritos, a gama de variação observada foi grande e, além disso, as diferentes condições de

crescimento a que estiveram submetidas as plantas não permitem uma comparação direta das espécies.

Em alguns estudos foi possível separar os efeitos da variação de Ψ_{π} sobre a resposta das plantas ao aumento da desidratação do tecido, enquanto que em outros não.

Observações de manutenção parcial da turgescência ao longo do dia foram feitas por Hsiao et al., (1976), que observaram variação restrita de Ψ_p (0,2 a 0,6 MPa) quando Ψ variou de -0,3 a -1,2 MPa. As espécies aptas a manterem a turgescência a baixos valores de Ψ normalmente são consideradas mais resistentes à seca (Tyree e Jarvis, 1982). Tem-se observado, também, manutenção de turgescência a longo-prazo, como em sorgo, onde a diminuição de Ψ_{π} foi suficiente para manter Ψ_p em valor médio de 0,5 MPa durante 100 dias na estação de crescimento, embora em milho essa manutenção tenha sido parcial e somente nas plantas sem irrigação (Feres et al., 1978).

5.3. Relações hídricas, turgescência e crescimento de tecidos vegetais

O crescimento de um tecido envolve a alongação da célula devido às propriedades de elasticidade e plasticidade da parede.

Não há dúvida que as relações hídricas das células e tecidos estão envolvidas nesse processo, embora haja controvérsia sobre os mecanismos que o regulam. Há algum tempo sugere-se que o crescimento vegetal está intimamente associado aos potenciais osmótico e de pressão. A verificação de que as plantas acumulam solutos e mantêm sua turgescência em resposta ao déficit hídrico, juntamente com as evidências de que os estômatos fecham e que há acúmulo de ácido abscísico quando a pressão de turgescência é zero, levaram à adoção da hipótese de que o componente de pressão controla esse crescimento.

Entretanto, nem todos os dados da experimentação confirmam essa hipótese. Duas linhas de evidências experimentais de que Ψ_p não determina a taxa de crescimento em folhas e raízes são apontadas por Munns (1988): a primeira é que a turgescência é mantida nos tecidos em crescimento nas folhas e raízes, mesmo quando a taxa de crescimento é diminuída; a segunda, é que experimentos onde se manipulou artificialmente a turgescência, mostram que Ψ_p não controla a taxa de

expansão foliar e da raiz, seja em solos úmidos, secos ou salinos, e nem controla a condutância estomática em solos salinos ou secos. Além disso, Munns (1988) argumenta não estar provado que a turgescência é regulada fisiologicamente.

Essa falta de consenso é decorrente do fato de que o processo de crescimento é complexo e não completamente entendido, de modo que fatores importantes ainda não considerados podem estar atuando. Turner (1986) sugere que a falta de ligação entre turgescência e crescimento celular pode ter sido decorrente de problemas metodológicos na determinação da pressão de turgescência, e da dificuldade de se isolar partes em crescimento e já expandidas da folha durante as medidas. Há evidências, também, que certos processos fisiológicos associados ao crescimento, como fotossíntese e abertura estomática, podem estar mais correlacionados à umidade ou ao potencial da água do solo que da folha. Há observações que o crescimento foliar seria afetado mais pela pressão osmótica em torno da raiz do que pela das células da folha.

A discussão acima mostra que estudos adicionais são necessários para definir o exato papel da turgescência no crescimento de tecidos. De qualquer forma, o estresse hídrico pode afetar a elongação celular antes que a fotossíntese seja afetada, de acordo com Boyer (1970), o qual mostrou que em folhas de soja houve um decréscimo praticamente exponencial da elongação, a qual cessou a um valor de Ψ da folha igual a $-1,1$ MPa, no qual estava somente começando a redução da fotossíntese.

5.4. Papel ecofisiológico da água apoplástica

A quantidade de água apoplástica varia de 5 a 40% em relação ao total na folhas, dependendo da espécie. Cutler et al. (1977) sugeriram que uma característica de plantas adaptadas à seca seria o maior teor de água apoplástica, a qual poderia atuar como um reservatório para as células quando essas perdem água. Essa hipótese não é totalmente aceita, pois a água transpirada num dia excede a capacidade de armazenamento das folhas e, além disso, a água da parede exige altas tensões para ser removida quando há secagem. Entretanto, a água armazenada nos ramos e caules de árvores pode atuar como um "tampão" contra a perda de água foliar.

Em coníferas foram descobertas variações estacionais de porcentagem de água apoplástica nos ramos, com aumento no outono, fato que foi associado com uma característica de aumento da resistência ao frio. Considera-se que esse aumento da água apoplástica seria resultado de crescimento em espessura ou de mudanças na estrutura da parede celular. Sugere-se, também, que o decréscimo de Ψ_{π} observado estacionalmente (a médio e longo prazos) poderia explicar a diminuição de Ψ_{π} da água do simplasto (o conteúdo de água simplástica diminuiria em favor do aumento da fração apoplástica), mesmo que n_s na célula permaneça constante, embora Tyree e Jarvis (1982) expliquem ser improvável que o crescimento secundário da parede esteja ligado somente ao efeito de diminuição de Ψ_{π} , pois este seria um modo dispendioso, sob o ponto de vista energético, de abaixar o valor desse componente do potencial da água.

6. REFERÊNCIAS

- ANGELOCCI, L.R. Métodos e Técnicas de Estudo das Relações Água-Planta-Atmosfera. Depto. de Ciências Exatas, E. S. A. "Luiz de Queiroz"/USP. Apostila. 2001
- BALLING, A.; ZIMMERMANN, U.; BÜCHNER, K.-H. e LANGE, O.L. Direct measurement of negative pressure in artificial-biological system. *Naturwissenschaften*, **75**: 409-411.1988.
- BOYER, J. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, bean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology*, **46**: 233-235. 1970.
- BOYER, J.S. Measuring the Water Status of Plants and Soils. Academic Press. 1995.
- BUTLER, G.W. Ion uptake by young wheat plants. II. The "apparent free space" of wheat roots. *Physiologia Plantarum*, **6**: 617-635. 1953.
- CANNY, M.J. A new theory for the ascent of sap-cohesion supported by the tissue pressure. *Annals of Botany* **75**: 343-357. 1995.
- CANNY, M.J. Applications of the compensating pressure theory of water transport. *American Journal of Botany*, **85**(7): 897-909. 1998.
- CAMPBELL, G.S.; PAPENDICK, R.L.; RABIE, E. e SHAYO-NGOWI, A.J. A comparison of osmotic potential, elastic modulus, and apoplasmic water in leaves of dryland winter wheat. *Agronomy Journal*, **71**: 31-36.1979.
- CUTLER, J.M.; RAINS, D.W. e LOOMIS, R.S. On the importance of cell size in the relations of plants. *Physiologia Plantarum*, **40**: 256-259.1977.

- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. e STEPONKUS, P.L. Alteration of the internal water relations of rice in response to drought hardening. *Crop Science*, 20: 307-310. 1980a.
- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. e STEPONKUS, P.L. Dynamics of osmotic adjustment in rice. *Crop Science* 20: 310-314. 1980b.
- DAVIES, F.S. e LAKSO, A.N. Diurnal and seasonal changes in leaf water potential components and elastic properties in response to water stress in apple trees. *Physiologia Plantarum*, 46:109-114. 1979.
- ELSTON, J.; KARAMANOS, A.J; KASSAM, A.H. e WADSWORTH, R.M. The water relations of the field bean crop. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*; Sér. B. 273: 581-591. 1976.
- KASSAN, A.H. e ELSTON, J.F. Seasonal changes in the status of water and tissue characteristics of leaves of *Vicia faba* L. *Annals of Botany*, 38: 419-429. 1974.
- FERERES, E.; ACEVEDO, E.; HENDERSON, D.W. e HSIAO, T.C. Seasonal changes in water potential and turgor maintenance in sorghum and maize under water stress. *Physiologia Plantarum*, 44: 261-267. 1978.
- GAFF, D.F. e CARR, D.J. The quantity of water in the cell wall and its significance. *Australian Journal of Biological Sciences*, 14:299-311. 1961.
- GESCH, R.W.; KENEFICK, D.G. E KOEPKE, J.A. Leaf water adjustment and maintenance in hard red winter wheat. *Crop Science*. 32:180-186. 1992.
- HELLKVIST, J.; RICHARDS, G.P. e JARVIS, P.G. Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *Journal of Applied Ecology*. 11: 637-668. 1974.
- HSIAO, T.C.; ACEVEDO, E.; FERERES, E. e HENDERSON, D.W. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Ser. B. 273: 479-500. 1976.
- JONES, M.M. e TURNER, N.C. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. 61:122- 126. 1978.
- JONES, M.M. e TURNER, N.C. Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. *Australian Journal of Plant Physiology*. 7:181-192. 1980.
- JONES, M.M. e TURNER, N.C. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* 61:122-126. 1978.
- KRAMER, P.J. e BOYER, J.S. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, San Diego. 1995.
- MELKONIAN, J.L.; WOLFE, J. e STEPONKUS. Determination of the volumetric modulus of elasticity of wheat leaves by pressure-volume relations and effect of drought conditioning. *Crop Science* 22:116-123. 1982.
- MILBURN, J.A. *Water Flow in Plants*. Longman, London, New York. 1979.

- MOLZ, F.J. e FERRIER, J.M. Mathematical treatment of water movement in plant cells and tissues: a review. *Plant, Cell & Environment*, 5:191-206.1982.
- MUNNS, R. Why measure osmotic adjustment? *Australian Journal of Plant Physiology*. 15: 717-726. 1988.
- NOBEL, P.S. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego. 1999.
- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET, E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148:339-346.1965.
- SLAVIK, B. *Methods of Studying Plant Water Relations*. Springer-Verlag, Berlim. 1974.
- SOBRADO, M.A. e TURNER, N.C. Comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolare* when subjected to water deficits. *Oecologia*, 58: 309-313. 1983.
- STEUDLE, E.; SMITH, J.A.C e LUTTGE, U. Water-relation parameters of individual mesophyll cells of the crassulacean acid metabolism plant *Kalanchoe daigremontiana*. *Plant Physiology*, 66:1155-1163. 1980.
- SUTCLIFE, J. *As Plantas e a Água*. Editora pedagógica e Universitaria Ltda. e Editora da Universidade de São Paulo. Sao Paulo.1980.
- TURNER, N.C. Crop water deficits: a decade of progress. *Advances in Agronomy*, 39:1-48. 1986.
- TURNER, N.C. e JONES, M.M. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: Turner, N.C e Kramer, P.J. (eds). *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, p.87-103. Wiley, New York. 1980.
- TURNER, N.C; O'TOOLE, J.C.; CRUZ, R.T.; YAMBAO, E.B.; AHMAD, S.; NAMUCO, O.S.; DINGKUHN, M. Responses of seven rice cultivars to water deficits. II. Osmotic adjustment, leaf elasticity, leaf extension, leaf death, stomatal conductance and photosynthesis. *Field Crops Research*. 13: 273. 1986.
- TURNER, N.C.; STERN, W.R. e EVANS, P. Water relations and osmotic adjustment of leaves and roots of lupins in response to water deficits. *Crop Science*, 27: 977. 1987.
- TYREE, M.T. e JARVIS, P.G. Water in tissues and cells. In: *Physiological Plant Ecology*. Lange, O. L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. e Ziegler, H. (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology*, Springer-Verlag, Berlim, p.36-77. 1982.
- TYREE, M.T. e KARAMANOS, A.J. Water stress as an ecological factor. In: GRACE, J.; FORD, E.D. e JARVIS, P.G. (eds.). *Plants and their atmospheric environment*. Blackwell, Oxford, p.237-261. 1980.

TYREE, M.T e RICHTER, H. Alternative methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. I. The impact of non-ideality and some experimental errors. *Journal of Experimental Botany*, 32: 643-653. 1981.

TYREE, M.J. e RICHTER, H. Alternative methods of analysing water potential isotherms: some cautions e clarifications. II. Curvilinearity in water potential isotherms. *Canadian Journal of Botany*, 66: 911-916.1982.

ZIMMERMANN, U. et al. Xylem pressure and transport in higher plants and tall trees. In : Smith, J.A.C. e Griffiths, H. (eds.) Water deficits-plant responses from cell to community. Bios Scientific Publishers, p.87-111, 1993.345 p.

ZIMMERMANN, U.; MEINZER, F. e BENTRUP, F.W. How does ascend in tall trees and other vascular plants. *Annals of Botany*, 76: 545-551.1995.

WENKERT, W.; LEMON, E.R. e SINCLAIR, T.R. Leaf elongation and turgor pressure in field-grown soybean. *Agronomy Journal*, 70:760-764. 1978.

7. EXERCÍCIOS

1. A pressão em excesso à pressão atmosférica no interior de uma célula a 20°C é de 0,8 MPa. Calcular o potencial de pressão da célula, nas seguintes unidades: J mol⁻¹, bar, MPa, kPa, J kg⁻¹, atm e metros de coluna de água. Adotar o volume molar da água nessa temperatura como 18,05 . 10⁻⁶ m³.mol⁻¹.

2. Tem-se uma árvore com 32 m de altura. Qual é o potencial total da água em um ponto situado em uma raiz a 0,60 m abaixo da superfície do solo (sendo essa superfície tomada como referência), sendo o potencial de pressão celular é igual a 0,525 MPa e o potencial (osmótico + mátrico) igual a -0,630 MPa? E qual é o potencial total em uma folha situada a 30 m acima do solo, no qual a medida do potencial (osmótico + mátrico) + potencial de pressão indicou um valor de -2,17 MPa? Considerar que há equilíbrio hídrico entre os tecidos dentro de cada órgão. Adotar aceleração da gravidade igual a 9,8 m.s⁻².

3. Abaixo são dados valores de levantamento de curvas pressão-volume em folhas ou em ramos de várias espécies. Para cada espécie, são dados os valores de pressão de equilíbrio *P* na câmara de pressão , com os respectivos volumes *V_e* ou massas (*M_e*) acumuladas de seiva extraída durante a secagem, bem como a massa atual na turgescência plena (M. Sat.) e a matéria seca(M. Seca). Quando necessário, considerar a densidade da água igual a 1000 kg.m⁻³.

TRIGO

P(MPa)	0,60	1,02	1,40	1,80	2,20	2,50	2,70	2,90	3,30	3,60
V _e (cm ³)	0,025	0,049	0,070	0,115	0,170	0,275	0,345	0,400	0,500	0,560

M.Sat.: 1,75 g; M. Seca= 0,25 g

ROSEIRA

P(MPa)	0,200	0,262	0,426	0,759	1,100	1,294	1,375	1,467	1,538	1,741	2,115	2,558	2,821
M _e (mg)	1,530	4,900	8,260	12,24	16,83	20,81	24,17	26,93	35,00	42,84	63,04	82,62	97,00

M. Sat.: 368,10 mg; M. Seca= 62,25mg

Pinus resinosa

P(MPa)	0,74	0,94	1,12	1,49	1,80	1,92	2,06	2,22	2,41	2,60	2,94	3,00	3,23	3,63
M _e (g)	0,1	0,39	0,43	0,60	0,63	0,74	0,86	1,02	1,08	1,18	1,42	1,60	1,75	1,90

M. Sat.:5,16 g; M. Seca: 0,86 g

BERINJELA

P(MPa)	0,13	0,143	0,238	0,334	0,370	0,455	0,520	0,645	0,711	0,741	0,848	0,909	1,176	1,220
M _e (mg)	20,0	25,1	49,9	55,0	64,8	85,8	109,1	134,8	178,6	301,5	354,0	475,0	603,2	664,2

M. Sat.=2,52 g; M. Seca: 0,51 g

Calcular para cada espécie:

- a) o potencial osmótico Ψ_{π} na turgescência plena e na turgescência zero, através da elaboração de uma curva pressão-volume. Expressar na abscissa da curva *PV* os valores de volume relativo e de CRA do tecido;
- b) o conteúdo relativo de água na turgescência zero;
- c) a fração ocupada pela água simplástica no tecido em relação à massa total de água, na turgescência plena.

Construir a partir desses dados um diagrama de Höfler para cada espécie, com eixo da abscissa expresso em volume celular relativo (*VCR*; para maior facilidade, adotar *VCR* = 1 na turgescência plena) desde a turgescência plena até a turgescência zero. Construir no diagrama uma curva de variação do módulo volumétrico médio de elasticidade do tecido ($\bar{\epsilon}$) com a variação do *VCR* (ou se preferir, do *CRA*).

Para construir o diagrama de Höfler, seguir os seguintes passos:

1º) Com os dados de Ψ_{π} na turgescência plena e na turgescência zero (item a), construir no diagrama a curva desse componente do potencial, através da equação de Boyle-Vant'Hoff. Considerar, como aproximação, que a variação de volume celular nessa faixa de valores, é dada pela variação do volume da água do simplasto e que ele representa a variação do volume osmoticamente ativo.

2º) Com os dados de *P* (pressão de equilíbrio na câmara de Scholander, a qual pode ser adotada com igual, mas de sinal inverso, ao

potencial total da água do tecido e, por aproximação, das células), construir a curva de Ψ_c (potencial total da água celular).

3º) Gerar no diagrama a curva de Ψ_p em função de VCR (ou CRA), através da determinação de pontos na gama de variação de VCR . Em cada ponto da curva, $\Psi_p = \Psi_c - \Psi_\pi$.

4º) Gerar a curva de $\bar{\mathcal{E}}$, utilizando a definição desse parâmetro ($\bar{\mathcal{E}} = \Delta P / \Delta V$), simulando variações discretas de P e de V em torno de pontos na faixa de variação de VCR . Quanto maior o número de pontos, melhor será o ajuste da curva. Não esquecer que o módulo é expresso em unidades de pressão.

Colocar, então, um eixo específico para $\bar{\mathcal{E}}$ na ordenada do diagrama.

Discutir, de forma comparativa, os resultados para as espécies

4) Considerando um poro capilar da parede celular com raio igual a 10 nm, em uma folha com potencial da água igual a -0,55 MPa e em outra com -1,93 MPa, quais seriam os respectivos ângulos de contato da superfície líquida na interface água-ar, a 20º C, caso se considere o potencial da água em equilíbrio em todo o tecido?

DINÂMICA DA ÁGUA NA PLANTA

1. ASPECTOS GERAIS DO TRANSPORTE DE ÁGUA NA PLANTA

A maior parte da água absorvida movimentada-se no interior de uma planta por fluxo de massa, constituindo a "corrente transpiratória", que representa o transporte de "longa distância" na planta. Ocorre, também, o transporte da água na escala celular, pela difusão através de membranas, determinando as relações hídricas de células, tecidos e órgãos discutidas no capítulo anterior.

O desenvolvimento vertical das plantas terrestres foi possível pela evolução de um sistema eficiente de condução de seiva bruta, constituído de vasos e traqueídes rígidos e metabolicamente inertes. Ao contrário do xilema, os tecidos vivos têm condutividade hidráulica relativamente baixa e se as plantas não tivessem evoluído o sistema de baixa resistência hidráulica, teriam dificuldade em se desenvolver verticalmente, pois o transporte seria suficiente para atender somente uma camada de tecido muito próxima à fonte de água.

A transpiração, que desempenha um papel importante no balanço energético do órgão, e a absorção de dióxido de carbono para a fotossíntese exigiu a evolução de uma epiderme relativamente impermeável às trocas gasosas, e de um sistema controlador de fluxo dessas substâncias, com porosidade variável e relativamente pequena, representado pela presença dos estômatos. Mesmo quando os estômatos

estão totalmente abertos, essa porosidade é baixa (1 a 2% da área foliar) e pode ser diminuída ainda mais pelo fechamento estomático.

Quando a abertura estomática é reduzida, o fluxo de vapor d'água diminui proporcionalmente em maior grau do que a diminuição do fluxo de absorção de CO₂. Num caso extremo em que as perdas por transpiração podem afetar irreversivelmente o crescimento ou a sobrevivência da planta, os estômatos tendem a fechar completamente, cortando o suprimento de CO₂.

O controle das trocas gasosas representa o denominado "dilema das prioridades opostas" das plantas, ou seja, elas devem regular fluxos opostos de uma forma tal que o balanço hídrico e o de carbono sejam mantidos em condições de permitir máxima eficiência de uso dessas substâncias.

A existência do sistema condutor permite que a água seja transportada do solo até a atmosfera, às vezes através de dezenas de metros como em árvores altas, passando somente por algumas camadas de células vivas, cerca de uma dúzia delas desde o solo até os vasos líbero-lenhosos das raízes, mais duas ou três desde o sistema condutor até as células do mesófilo e da epiderme foliar. Mesmo com essa pequena espessura de tecido vivo, o caminho total de fluxo hídrico desde o solo até a atmosfera tem peculiaridades importantes, que impõem uma resistência friccional de certa magnitude, gerando uma queda de potencial da água ao longo de todo o caminho.

Esse fato levou Van der Honert (1948) a retomar as idéias anteriores de Hüber e Gradman e a propor uma análise do transporte de água no sistema solo-planta-atmosfera -SSPA (ver Figura 6.1a) como se ele ocorresse em analogia a um circuito elétrico de resistências, ao qual se aplica a lei de Ohm. Na forma atual, a proposta de Van der Honert pode ser escrita como:

$$F = \frac{\Delta\Psi}{r} = \frac{\Psi_{sr} - \Psi_s}{r_s} = \frac{\Psi_{ix} - \Psi_{sr}}{r_r} = \frac{\Psi_{fx} - \Psi_{ix}}{r_x} = \frac{\Psi_{se} - \Psi_{fx}}{r_f} = \frac{\Psi_{ar} - \Psi_{se}}{r_g} \quad (6.1)$$

sendo Ψ_s , Ψ_{sr} , Ψ_{ix} , Ψ_{fx} , Ψ_{se} e Ψ_{ar} , respectivamente, os potenciais da água no solo, na superfície radicular, no início do xilema da raiz, e no final do xilema, na folha, nos sítios de evaporação e no ar, enquanto que r_s ,

r_r , r_x , r_f e r_g representam, respectivamente, as resistências ao fluxo de água no solo, na raiz, no xilema, na folha e gasosa.

O modelo de Van der Honert exerceu grande e positiva influência nos estudos sobre transporte de água no SSPA, consolidando a idéia de que o SSPA deve ser visualizado como um "continuum" com interdependência de suas partes. Como todo modelo, ele é uma aproximação da realidade, mas seu uso facilita o entendimento do fluxo de água no SSPA.

Apesar dos aspectos favoráveis, suas super-simplificações podem causar problemas. Por exemplo, ele assume condições de equilíbrio dinâmico no transporte, algo que dificilmente acontece no SSPA, principalmente a curtos intervalos de tempo, nos quais o modelo não deve ser aplicado. Embora estruturalmente simples, o caminho de fluxo é funcionalmente complexo e os mecanismos de transporte de água, principalmente através dos tecidos das raízes e das folhas, somente são conhecidos parcialmente. Esses mecanismos permitem, por exemplo, que sob condições de boa disponibilidade hídrica, mais de 98% da água absorvida por uma planta de milho seja perdida por evaporação, sendo que a maior parte dos 2% restantes fica retida nos tecidos e uma parte muito pequena é usada nos processos metabólicos. Entretanto, ao longo de um dia há defasagem entre os fluxos nas diferentes partes do SSPA, com variação do armazenamento hídrico nos diferentes tecidos. Uma forma mais adequada de representar esse transporte em analogia com circuito elétrico é o uso de capacitância (Figura 6.1.b), embora isso ainda represente uma simplificação a curtos intervalos de tempo.

Outra simplificação do modelo é que, em analogia com a lei de Ohm, ele assume ser constante a resistência de cada parte do caminho de transporte na fase líquida, qualquer que seja o valor do fluxo. Embora seja um ponto de controvérsia, há evidências de que essa resistência é variável com o fluxo, principalmente nas raízes. O fato de não se conhecer exatamente como ocorre o transporte em tecidos, onde estão envolvidos fluxos simultâneos de água e de solutos através das membranas, ou seja, forças de origem diferentes, além da dificuldade de estudos em raízes intactas, não permitiram até o momento dirimir a controvérsia sobre a constância ou não dessas resistências.

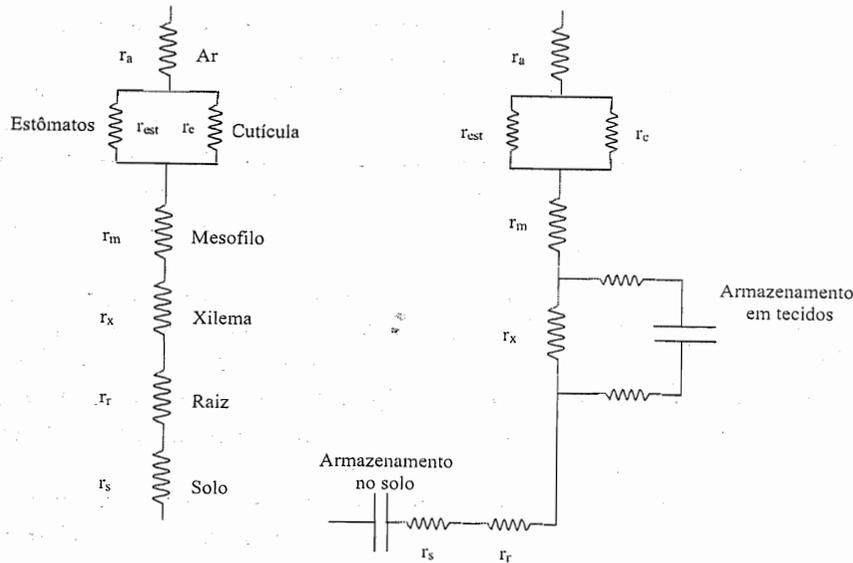


Figura 6.1. Representação de modelos de transporte de água em plantas em analogia com circuito elétrico.

A terceira simplificação refere-se ao fato de que parte do caminho de fluxo ocorre na fase líquida da água e parte na fase de vapor. Embora a força motriz para o fluxo seja a diferença de potencial químico da água, na fase de vapor o fluxo é proporcional à diferença da concentração de vapor, ou como consequência, à diferença de pressão de vapor entre o interior da folha e a atmosfera. O potencial da água está relacionado à pressão relativa de vapor (ou umidade relativa) através do termo logarítmico $\Psi = R.T \ln P_{ag} / P_{ag}^o$, como discutido no capítulo sobre a água em equilíbrio. Assim calculado, a diferença de potencial da água da folha e da atmosfera é extremamente grande, por exemplo, -1,0 MPa na folha e -100 MPa na atmosfera, de modo que um puro exercício aritmético de cálculo de resistência na fase de vapor a partir da relação entre a diferença de potencial da água e o fluxo aumenta desproporcionalmente o valor relativo de resistência nessa fase de vapor, levando à interpretação equivocada de existir uma relação extremamente grande entre as resistências da fase de vapor e da fase líquida.

Isso não quer dizer que a resistência à difusão de vapor entre as folhas e o ar não exerça influência fundamental sobre a magnitude de fluxo global de água no SSPA. Kramer (1983) afirma que a taxa de movimento da água através e para fora da planta é controlada primariamente pela resistência dos estômatos, da cutícula e da interface folha-ar. Entretanto, devido à interdependência entre as diferentes partes do SSPA, qualquer alteração em uma das partes pode afetar as outras. Por exemplo, se diminuir a absorção de água pelas raízes por alguma causa, ocorre um déficit hídrico nas folhas que diminui sua turgescência e a abertura estomática, aumentando a resistência desse órgão à perda, como mecanismo de recuperar a própria turgescência. Isso demonstra como o conhecimento do transporte hídrico exige o tratamento integrado do SSPA e, ao mesmo tempo, que as particularidades de cada parte do caminho de fluxo sejam consideradas.

O tipo de tratamento que será dado ao estudo de movimento de água envolve aspectos físicos de equações de transporte. Posteriormente, as particularidades de cada caminho de fluxo serão consideradas. Os conhecimentos aqui adquiridos serão úteis no entendimento de como se processa o balanço hídrico das plantas.

2. EQUAÇÕES DE TRANSPORTE DE ÁGUA NA FASE LÍQUIDA

O transporte de água na fase líquida através da planta pode ser descrito em uma forma genérica, por uma equação fenomenológica, relacionando fluxo de água com uma força motriz:

$$\text{FLUXO} = \text{COEFICIENTE DE PROPORCIONALIDADE} \times \text{FORÇA MOTRIZ}$$

Essa relação pode ser expressa em termos do fluxo volumétrico q por unidade de área A (ou seja, densidade de fluxo volumétrico F_{ag}) em função do gradiente de potencial da água ($d\psi/dz$):

$$F_{ag} = q/A = K \cdot d\psi/dz \quad (6.2)$$

A constante K representa a *condutividade hidráulica* do caminho de fluxo e suas unidades podem ser conhecidas a partir do seu isolamento na equação (6.2):

$$K = \frac{q}{A} \frac{dz}{d\psi} \quad (6.3)$$

Em unidades do sistema internacional, tem-se:

$$K \rightarrow \text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} = \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$$

Caso ψ seja expresso em unidades relativas à força-peso (isto é, altura de coluna de água), tem-se:

$$K \rightarrow \text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} = \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$$

A *resistividade hidráulica* R é o inverso de K , sendo suas unidades no sistema internacional (S.I.) $\text{MPa} \cdot \text{s} \cdot \text{m}^{-2}$ ou $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$.

Muitas vezes a densidade de fluxo é expressa em função da diferença de potencial da água entre dois pontos considerados e o coeficiente de proporcionalidade passa a ser chamado de *condutância hidráulica* (k), sendo suas unidades definidas a partir de:

$$F_{ag} = q/A = k \cdot d\psi \quad (6.4)$$

$$k = q/A \cdot d\psi \rightarrow \text{unidades no SI: } \text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \quad (\text{ou } \text{s}^{-1})$$

O inverso da condutância hidráulica é a *resistência hidráulica* (r), com unidades no SI de $\text{MPa} \cdot \text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ (ou s , se usada força-peso). Na literatura sobre relações hídricas das plantas há considerável confusão quanto ao uso dos termos condutância e condutividade, resistência e resistividade. Muitas vezes, o coeficiente de proporcionalidade vem expresso em unidades $\text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ e é denominado de condutância e de condutividade, indistintamente. Neste texto, adotar-se a terminologia dos parágrafos anteriores, com o propósito de torná-la uniforme com o tratamento de transporte de água no solo.

Na literatura encontra-se também o termo *permeabilidade* ou *coeficiente de permeabilidade* da água como sinônimo de condutância hidráulica, principalmente quando se trata de transporte através de membranas vegetais. Um esclarecimento nesse sentido é necessário.

Nas membranas, o transporte de água não é dissociado do transporte de solutos. Embora não se conheça totalmente o mecanismo de transporte da água através de membranas, na sua quantificação ele pode ser tratado como um processo de difusão. Esse tratamento também pode ser usado para os solutos, embora com limitações, pois certos deles, como os íons, sofrem transporte ativo através das membranas. No processo difusivo, pode-se empregar a lei de Fick na seguinte forma:

$$F_i = D_i \frac{K_j (C_j^e - C_j^i)}{\Delta x} \quad (6.5)$$

sendo F_j o fluxo volumétrico do soluto j , D_j o coeficiente de difusão do soluto estudado, $C_j^e - C_j^i$ a diferença entre as concentrações efetivas no lado externo e interno das membranas, Δx a espessura da membrana e K_j um "coeficiente adimensional de partição" da membrana para o soluto. K_j representa uma correção para as concentrações nas membranas, levando em conta que elas não se comportam, atuando no caso como um solvente, de maneira idêntica à água. O coeficiente de permeabilidade da membrana ao soluto é definido, então, como:

$$P_j = \frac{D_j \cdot K_j}{\Delta x} \quad (6.6)$$

As suas dimensões, no Sistema Internacional de unidades, são:

$$P_j \rightarrow \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m} = \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$$

Para o caso da água, a difusão pode ser descrita por uma expressão modificada da lei de Fick, na qual as concentrações do solvente foram substituídas pelas frações molares da água na solução na parte externa e interna da membrana, sendo o coeficiente de partição tomado como 1. Assim:

$$F_{ag} = P_{ag} (N_{ag}^e - N_{ag}^i) \quad (6.7)$$

Portanto, as unidades de P_{ag} (coeficiente de permeabilidade da membrana à água), são as mesmas de F_{ag} , ou seja, as mesmas de P_j . No SI, por exemplo, $m.s^{-1}$ ou, também, $mol.m^{-2}.s^{-1}$.

É possível demonstrar (ver Nobel, 1999, cap. 2) que a condutância hidráulica L_{ag} de uma barreira no caminho de fluxo, como por exemplo, das membranas, está associada ao seu coeficiente de permeabilidade P_{ag} pela expressão:

$$L_{ag} = \left(P_{ag} \cdot \bar{V}_{ag} \right) / R.T \quad (6.8)$$

sendo \bar{V}_{ag} o volume molar da água, R a constante dos gases ideais e T a temperatura. Se R for expresso em $m^3.MPa.mol^{-1}.K^{-1}$, L_{ag} o será em $m.s^{-1}.MPa^{-1}$.

A densidade de fluxo de água em equilíbrio dinâmico entre o exterior e o interior de uma célula pode, então ser calculado por uma equação simplificada do tipo:

$$F_{ag} = L_{ag} \left(\Delta\Psi_p + \sum \sigma \cdot \Delta\Psi_\pi \right) \quad (6.9)$$

sendo $\Delta\Psi_p$ e $\Delta\Psi_\pi$ as diferenças de potencial de pressão e de potencial osmótico entre o interior e o exterior da célula, sendo que o somatório indica o fato de que mais de um tipo de soluto pode condicionar Ψ_π . O termo σ é o *coeficiente de reflexão* da membrana (plasmalema) para cada soluto.

Se a membrana fosse totalmente impermeável às espécies de solutos presentes ($\sigma = 1$), ter-se-ia:

$$F_{ag} = L_{ag} \left(\Delta\Psi_p + \Delta\Psi_\pi \right) = L_{ag} \left(\Delta\Psi \right) \quad (6.10)$$

sendo $\Delta\Psi$ a diferença de potencial da água entre o exterior e o interior da célula.

As equações 6.9 e 6.10 são aproximações, pois há acoplamento entre os fluxos de solutos e de água, através das membranas de modo que teoricamente eles não poderiam ser tratados separadamente. Em termos práticos, essas aproximações são usadas por se considerar que o

coeficiente de permeabilidade da plasmalema à água (P_{ag}) é muito maior que o de solutos. Embora seja difícil medir P_{ag} , há indicações que para células de plantas superiores seus valores devem estar na faixa de 10^{-4} a $10^{-6} m.s^{-1}$, enquanto que os de solutos não-eletrólitos devem ser da ordem de $10^{-6} m.s^{-1}$ e os íons pequenos da ordem de $10^{-9} m.s^{-1}$, significando que a água é transportada mais rapidamente através da membrana do que a maioria dos solutos.

Um estudo rigoroso do fluxo da água acoplado com o de solutos pode ser feito usando o tratamento de Termodinâmica de Processos Irreversíveis, com uso dos coeficientes de Onsager. Esse assunto é bem discutido em Slatyer (1967, cap. 6) e em Nobel (1999, cap. 3).

3. ABSORÇÃO E TRANSPORTE DE ÁGUA PELAS RAÍZES

3.1. Transporte de água do solo até a superfície das raízes

A dinâmica da água no solo pode ser estudada com detalhes em Reichardt (1993) e Libardi (2000). Neste item, discutir-se-á sucintamente o transporte de água do solo até a superfície das raízes, para se verificar o que ocorre na interface solo-raiz.

Não há consenso entre os pesquisadores sobre o grau pelo qual a absorção de água pelas raízes é determinada pela própria magnitude do fluxo de água no solo (Gardner, 1960; Cowan, 1965), (Newman, 1969; Hansen, 1974; Taylor e Kepler, 1975). A verificação experimental dos gradientes de potencial da água e dos fluxos no solo peri-rizal (circundando cada raiz) é muito difícil de ser feita, pois envolve medidas numa escala muito pequena, incluindo a medida do potencial da água na superfície da raiz.

Philip (1957) e Gardner (1960) desenvolveram uma teoria para estudar o fluxo de água em direção a uma raiz ("modelo de raiz única"), considerando uma taxa constante de extração d'água por unidade de comprimento da raiz num volume infinito de solo. Usando valores dos parâmetros exigidos no modelo para três tipos de solo, Gardner (1960) concluiu que pode ocorrer uma grande queda de potencial da água entre o solo e a superfície da raiz, se o solo estiver bastante ou moderadamente seco.

Um tratamento mais real, em que não se considera um volume infinito de solo em torno da raiz e sim que esta absorve água de um volume limitado de solo, foi então proposto (Gardner, 1960; Passioura e Cowan, 1968), assumindo-se que cada raiz tem acesso à água somente a partir de um cilindro oco de solo em torno dela. Em termos aproximados, esse cilindro pode ser definido como um "cilindro equivalente", igual para todas as raízes, com raio interno a igual ao raio da raiz e raio externo b , igual $(\pi L)^{-1/2}$, sendo L a "densidade linear de raízes" (comprimento de raiz por unidade de volume de solo) e π a constante matemática (3,1416...). Passioura (1980, 1982) derivou uma outra equação análoga, a qual considerou de maior exatidão que as propostas anteriormente.

O uso dessas equações não tem trazido respostas definitivas sobre a magnitude dos gradientes de potencial da água na zona peri-rizal e sobre a magnitude das resistências na interface solo-raiz. Segundo Passioura (1982), isso se deve aos problemas de medidas de condutividade e de difusividade hidráulica do solo exigidas nos modelos, incluindo-se o tipo de relação dessas variáveis em relação a umidade do solo e também, devido ao problema de medida do comprimento efetivo do sistema radicular para absorver água. Nesse caso, se a maior parte das raízes são consideradas ativas, as equações prevêem pequenas diferenças de potencial da água entre o solo e a superfície da raiz, o inverso acontecendo se a proporção do sistema radicular ativo é pequena. Além disso, considera-se no modelo que as raízes estão uniformemente distribuídas no solo, o que representa uma grande aproximação.

Um problema adicional é que os modelos não consideram os distúrbios na interface solo-raiz, causados por acúmulo de sais próximo à superfície radicular e, principalmente, pela diminuição do contacto entre esta e o solo, quando a raiz se contrai devido ao déficit hídrico, aumentando a resistência ao fluxo de água. As evidências experimentais e as opiniões sobre a magnitude desse efeito são conflitantes. Uma boa discussão sobre o assunto pode ser encontrada em Tinker (1976).

3.2. Aspectos morfológicos e anatômicos das raízes relacionados à absorção de água

A eficiência das raízes como órgãos de absorção depende da anatomia de cada raiz e do desenvolvimento de todo o sistema radicular. A anatomia de uma raiz em elongação e um corte longitudinal da região de absorção de água e sais foram mostrados no capítulo II.

A distância a partir do ápice na qual os vários tipos de tecidos se diferenciam e entram em maturação depende do tipo de raiz e das condições de crescimento; mesmo ao longo do eixo longitudinal a eficiência de absorção é variável.

As raízes mais velhas, embora se tornem mais suberizadas com o aumento da idade, não perdem toda sua capacidade de absorção de água. Em plantas perenes, elas desempenham papel importante na absorção; ainda que as raízes novas sejam mais eficientes em absorver água, sua quantidade não seria suficiente para suprir as necessidades hídricas da parte aérea.

Em muitas árvores e em espécies herbáceas, pode haver invasão das raízes por fungos, formando associações denominadas micorrizas. Embora não haja confirmação, presume-se que as micorrizas facilitem a absorção de água e nutrientes sob condições de déficit hídrico.

Em feijoeiro descobriu-se que o aumento da capacidade de absorção global do sistema radicular não é proporcional ao aumento do comprimento ou da área do sistema radicular, pois sua condutância hidráulica varia com a idade (Fiscus e Markhart, 1979), provavelmente porque enquanto novas raízes estão sendo formadas, as mais velhas estão se tornando mais suberizadas e menos condutivas.

3.3. Caminhos e resistência ao movimento da água no interior das raízes

O conhecimento dos caminhos de fluxo da água no interior da planta pode explicar como cada órgão funciona em termos de resistência ao transporte hídrico global no SSPA e como isso influencia o balanço hídrico da planta. Há várias décadas tem-se estudado como são constituídos esses caminhos, existindo dúvidas sobre o transporte nas raízes e folhas.

Os vasos do xilema possuem alta condutância hidráulica, de modo que sob condições normais a resistência nesse caminho não é a de maior influência na economia de água da planta. Supõe-se que a maior resistência localiza-se no caminho radial na raiz, ocorrendo a maior queda de potencial da água em algum local entre a superfície da raiz e o xilema, provavelmente na endoderme, embora em condições de déficit hídrico acentuado, possam ocorrer distúrbios na interface solo-superfície radicular, originando também grande resistência nesse ponto, conforme se discutiu no item de extração de água pelas raízes.

No transporte radial na raiz (epiderme, córtex e xilema) tem-se considerado três possíveis caminhos de fluxo da água (Kramer e Boyer, 1995): através das paredes celulares (via apoplástica); através do citoplasma de várias células conectadas pelos plasmodesmata (via simplástica); ou de célula à célula, através das paredes, plasmalema, tonoplasto e vacúolo (Figura 6.2). Muitas vezes, considera-se os caminhos simplástico e transcelular como um único.

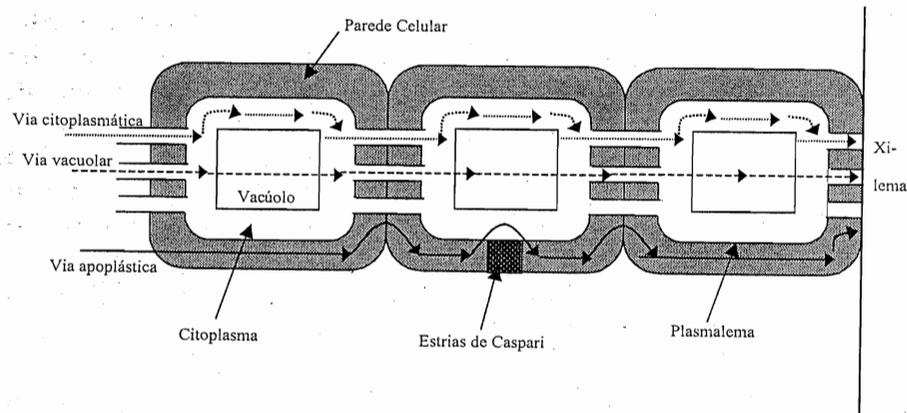


Figura 6.2. Diagrama mostrando os possíveis caminhos da água na raiz. Redesenhado com base em Weatherley (1982).

Não há ainda um consenso sobre a importância relativa de cada um desses caminhos. Isso se deve às dificuldades de se realizar estudos "in vivo". O uso de corantes e marcadores nos estudos é problemático, porque algumas substâncias corantes e marcadoras não atravessam membranas, ficando restritas ao apoplasto. Mesmo o uso de água tritiada ou deuterada parece não resolver o problema (Boyer, 1985).

Para evitar os problemas do uso de marcadores, têm sido desenvolvidos estudos teóricos, considerando-se a cinética da água através de tecidos, com utilização de vários tipos de tratamentos. Num primeiro tratamento, são feitas estimativas de fluxo e da variação do potencial da água ao longo do caminho de fluxo, sendo que na parede celular pode-se usar uma forma da lei de Hagen-Poiseuille (ver item 4.3) empregando as dimensões das células e do diâmetro médio dos poros da parede. Para o caminho simplástico é possível usar equações como as de números 6.9 e 6.10, estudando-se o transporte através da plasmalema e dos plasmodesmos.

Um segundo tipo de tratamento é físico-matemático, usando-se modelos em analogia com circuitos elétricos de resistência e capacitância, que simulam o transporte através do simplasto e do apoplasto. Num terceiro tipo são usadas sondas de pressão para estudos de cinética da água em células individuais e em tecidos. Os estudos teóricos também não são conclusivos, pois um dos problemas dos modelos físico-matemáticos é exigirem como variáveis de entrada as condutâncias hidráulicas das membranas e da parede celular. Por falta de medidas confiáveis, tem-se atribuído valores tão variáveis de condutâncias que não se consegue discriminação entre os caminhos, levando a resultados conflitantes nos estudos. Os resultados obtidos com as sondas de pressão também não tem permitido a definição sobre o caminho predominante, mas Kramer e Boyer (1995) acreditam que o uso dessa técnica pode levar a estudos mais conclusivos sobre o assunto.

Uma análise geral da literatura mostra, portanto, que os resultados experimentais obtidos até agora são contraditórios. Alguns estudos realizados com marcadores (Peterson et al., 1985) ou com medidas da condutividade hidráulica da raiz, em comparação com a condutividade de células individuais (Radin e Matthews, 1989) sugerem prevalência do caminho apoplástico, enquanto outros com uso de corantes (exemplo, Peterson et al., 1985) ou com comparação da velocidade do transporte nos dois caminhos (Boyer, 1985) sugerem que seja o simplástico. Zhu e Steudle (1991) concluíram que em raízes de milho o caminho apoplástico foi mais importante que o de célula a célula.

Weatherley (1982) acredita que o caminho apoplástico é o prevaiente, visto que as condutâncias das membranas e dos

plasmodesmata devem ser pequenas comparadas à da parede celular. Embora isso possa levar à conclusão de que o local de maior resistência ao fluxo na raiz seja a endoderme suberizada, visto que a via simplástica deve passar pela região das estrias de Caspary, Ginsburg e Ginzburg (1970) apresentaram evidências contrárias à maior resistência nesse local, com base em experimentos nos quais raízes com endoderme rompida apresentaram permeabilidade global similar à de uma raiz intacta. Por esse motivo, concluíram que o movimento da água na raiz é predominantemente simplástico.

Boyer (1985) afirma que as evidências dos estudos cinéticos são no sentido de que a água move-se de célula a célula ou através das barreiras representadas pela plasmalema e pela parede, mas que deve ocorrer equilíbrio local entre o protoplasma e a parede adjacente, o que não exclui o movimento no apoplasto, mas que este último não seria o predominante. Ele sugere que tais estudos cinéticos deveriam ser feitos em tecidos com células de dimensões menores que as permitidas pelo uso da sonda de pressão, de maneira que a fração ocupada pelo apoplasto no tecido fosse maior que as encontradas nos estudos realizados, para se verificar se o transporte via interior da célula ainda continuaria a predominar.

A partir de estudos realizados por ele e colaboradores, Steudle (2001) concluiu que o transporte apoplástico torna-se predominante quando há gradientes hidrostáticos acentuados na raiz, conduzindo ao transporte por fluxo de massa. O transporte célula a célula, predominaria quando o fluxo é muito pequeno. Esses dois tipos de fluxos serão discutidos no item seguinte.

3.4. Forças e mecanismos envolvidos na absorção e transporte de água

Para se entender as forças e mecanismos envolvidos nesses processos, é necessário analisar como as raízes e todo o sistema condutor de água funcionam quando a taxa de transporte de água em seu interior varia.

Quando as plantas estão com taxa reduzida ou nula de transpiração, o que pode ocorrer sob condições de solo úmido e quente, mas com baixa demanda atmosférica, ou à noite, quando os estômatos estão fechados, ou ainda pela eliminação da área foliar (por exemplo,

pela queda de folhas em caducifólias ou pela eliminação pura e simples da parte aérea), a seiva do xilema fica sob pressão acima da atmosférica. Esse fato pode ser comprovado de várias maneiras, como: a) ocorrência de gutação, através de estruturas especializadas na folha, a mais comum das quais são os hidatódios nas bordas foliares; b) exsudação de seiva quando a parte aérea é "decapitada"; c) perfuração do tronco de uma espécie perene em repouso (sem folhas) quando há água disponível no solo, podendo fazer com que água jorre sob pressão.

Assume-se que esses fenômenos são causados pela existência de pressão radicular. Três teorias são usadas para explicá-la. A primeira, mais antiga mas ainda com alguns defensores, diz que ela é resultado da secreção da água no xilema, ou seja, as células da raiz injetam a água no xilema em seguida à absorção, havendo inclusive quem admita movimentos de contração do tecido radicular para essa injeção. A segunda teoria é denominada do *eletroosmótica* e explica que a água seria movida através das raízes porque o interior destas tem carga elétrica líquida negativa em relação ao exterior e as paredes celulares são carregadas negativamente, tudo isso gerando um campo elétrico que movimentaria as moléculas de água. Os resultados experimentais não suportam a teoria e mesmo que exista esse tipo de força, o correspondente transporte de água deve ser desprezível.

A teoria mais aceita é a osmótica, a qual assume que as raízes se comportam como um osmômetro quando a transpiração é baixa. Medidas de fluxo de exsudação (F_v) e diferença de pressão osmótica ($\Delta\pi$) entre o meio de crescimento da raiz e a seiva exsudada mostram que se pode obter com boa aproximação a relação:

$$F_v = L_{ag} \cdot \sigma \cdot \Delta\pi \quad (6.11)$$

sendo L_{ag} a condutância hidráulica da raiz e σ o coeficiente de reflexão da membrana para solutos. Essa relação indica que as células localizadas desde a superfície radicular até os vasos do xilema no cilindro central da raiz, atuam de modo equivalente a uma membrana semipermeável de um osmômetro. A diferença com um osmômetro convencional é que as raízes podem manter continuamente o fluxo hídrico porque apresentam uma absorção contínua de solutos, que são armazenados pelas células do córtex e do cilindro central, sendo

conduzidos constantemente ao xilema onde são acumulados. Esse tipo de absorção foi denominado também de ativo, mas não há evidências de que o transporte de água necessite diretamente de energia para transpor a membrana, como na absorção de sais. A base experimental para essa idéia de processo ativo foi a constatação de que a absorção hídrica pelas raízes diminui quando são utilizados inibidores metabólicos, diminuição essa que também ocorre com o uso de inibidores em plantas transpirando, fazendo supor que a redução está relacionada a efeitos sobre a estrutura da membrana.

Quando a planta está transpirando, a seiva do xilema está sob pressão hidrostática negativa, que permite o movimento da água em direção aos vasos. Devido à resistência ao fluxo originada pela presença dos tecidos no sentido radial da raiz (epiderme, córtex, endoderme, cilindro central), há queda na pressão hidrostática nos vasos, em resposta a qual a água se movimenta do meio externo (solo) até o xilema da raiz. Assim, nesse caso o fluxo volumétrico (F_{vol}) está relacionado à diferença de pressão hidrostática entre meio e os vasos do xilema (ΔP):

$$F_{ag} = L_{ag} \cdot \Delta P \quad (6.12)$$

Entretanto, como a absorção salina continua, a força osmótica ainda deve estar presente mesmo nessa condição de alto fluxo hídrico, de modo que F_{ag} deve ser expresso em função da combinação das forças motrizes:

$$F_{ag} = L_{ag} (\sigma \cdot \Delta \pi + \Delta P) \quad (6.13)$$

As magnitudes de $\Delta \pi$ e ΔP dependem da taxa de secreção e de acúmulo de sais, bem como da taxa de movimento de água na raiz. Quando a taxa de fluxo de água é pequena, $\Delta \pi$ é alto e ΔP baixo, do modo que o componente osmótico torna-se importante. Quando a taxa de fluxo aumenta, $\Delta \pi$ diminui, pois a seiva torna-se mais diluída, mas ao mesmo tempo ΔP aumenta, de modo que o fluxo de origem não-osmótica, denominado de fluxo de massa e decorrente da pressão hidrostática, torna-se predominante. Pesquisadores, como Lupushinsky (1964) fizeram experimentos que mostram essa transição de um tipo de

fluxo para outro, forçando a água a passar pelo sistema radicular através do aumento da pressão da solução na qual as raízes estavam imersas. Com aumento da pressão, aumenta o volume do exsudado, enquanto a concentração salina deste diminui e a da solução externa em torno da raiz aumenta, diminuindo $\Delta \pi$.

O comportamento duplo do transporte de água na raiz explica, também, a variação da condutância (ou do seu inverso, a resistência) do órgão à variação do fluxo de água através dele. Sabe-se que essa variação é devida mais ao componente radial do que ao axial do caminho de fluxo nas raízes.

Um modelo composto é usado para explicar esse comportamento (Steudle, 2001), além de explicar as diferenças da dinâmica da água em raízes de diferentes espécies. O modelo composto baseia-se na ocorrência acima descrita de dois tipos de fluxos, osmótico e de massa. O apoplasto não tem membranas e o seu coeficiente de reflexão é nulo, enquanto que o caminho transcelular apresenta as membranas, portanto, um coeficiente de reflexão que pode se tornar no máximo igual a um, por definição.

Quando não há o gradiente de pressão hidrostática imposto pela transpiração, o caminho apoplástico fica ineficiente, porque não há membranas e forças osmóticas a ele associadas. Assim L_{ag} da raiz fica pequena. Quando a transpiração é intensa, o caminho apoplástico torna-se um caminho de baixa resistência e predominante mesmo com a presença da endoderme, pois esta apresenta pontos de contorno ou de passagem nas partes onde a banda Caspary ainda não está desenvolvida ou, alternativamente, por alguma outra estrutura facilitadora do fluxo na banda, aumentando a capacidade de absorver água mesmo quando o potencial da água no solo diminui. Quando cessa a transpiração (à noite, por exemplo) ou quando há estresse hídrico, a alta resistência hidráulica que então ocorre minimiza ou impede a perda de água para o solo seco, sem o que a raiz se desidrataria rapidamente. Algo a ser melhor pesquisado é o papel dos canais de água ("aquaporinas") das membranas plasmáticas das raízes.

4. TRANSPORTE DE AGUA NO XILEMA; ASCENSÃO DA SEIVA

4.1. Estrutura do sistema condutor e sua relação com o transporte

No capítulo II informou-se que o xilema é estruturado de modo a ser uma via de baixa resistência ao transporte da seiva, tornando-o um caminho eficiente e seguro. Ele pode sofrer injúrias e bloqueios por agentes patológicos, insetos, congelamento, substâncias como gomas, bolhas de ar (embolia), mas a ramificação dos vasos em espécies herbáceas permite que o sistema condutor possa ser bastante reduzido sem afetar seriamente a condução. Pode ocorrer a re-orientação de novos elementos condutores, para flanquear um ponto de injúria.

Quanto ao aspecto de segurança versus eficiência, vai-se verificar adiante pela equação de Hagen-Poiseuille, que a condutância de um vaso capilar é proporcional à quarta potência do seu raio, de modo que vasos mais largos são mais eficientes no transporte. Entretanto, se os vasos forem mais estreitos e em maior número, isso representa maior segurança, de modo que deve haver um valor de diâmetro adequado que atenda, como uma solução de compromisso, a esses dois aspectos (eficiência versus segurança). Segundo Zimmermann e Milburn (1982), o diâmetro máximo "prático" de um vaso é 0,5 mm, valor máximo este que é encontrado em muitas famílias de plantas.

4.2. Mecanismos de ascensão da seiva

Há algum tempo assume-se que a pressão radicular é um mecanismo que origina a ascensão da seiva somente em condições particulares já discutidas, de modo que no século passado surgiram duas teorias para explicar o movimento ascensional durante a transpiração.

A primeira sustentava que as células vivas dos vasos lenhosos desempenham papel fundamental no movimento ascensional, mas foi descartada após demonstrações experimentais de que há fluxo em uma planta, mesmo com essas células mortas por introdução de venenos.

A segunda teoria foi proposta no final do século XIX, com base nos trabalhos do Bohem, Askenasi, Dixon e Joli, sendo denominada de "teoria da adesão-coesão". Askenasi, por exemplo, concebeu uma montagem instrumental que permite mostrar que uma coluna de água,

colocada sob pressão hidrostática negativa, ocasionada pela evaporação numa cápsula porosa na extremidade superior da coluna, pode ser mantida a tensões bastante elevadas sem se romper. A teoria da "adesão-coesão" prevê que a água na planta forma uma fase contínua, desde os capilares das paredes celulares do mesófilo, onde ocorre a evaporação, até as superfícies absorventes da raiz. Nos microcapilares das paredes a energia livre da água é reduzida em função da curvatura do menisco (e, portanto, do ângulo de contato) na interface líquido-ar, conforme discutido no capítulo V.

A tensão superficial do menisco possibilita a resistência à entrada do ar e permite a evaporação nas interfaces líquido-ar dos espaços intercelulares, o que causa a diminuição da energia livre, permitindo às moléculas de água movimentarem-se para a superfície evaporativa e deixando toda a coluna sob tensão. Essa tensão é transmitida a toda a catena de líquido devido às altas forças de coesão das moléculas de água, mantendo-se o "continuum" e a transpiração. Assim, o gradiente de pressão hidrostática negativa (tensão) é considerado a força motriz do fluxo de seiva.

Os trabalhos de Askenasi no século passado e, mais recentemente, o de Briggs (1950) mostraram a possibilidade de uma coluna de água resistir à tensões altamente negativas (no caso de Briggs, da ordem de -27 MPa), teoricamente justificadas pela coesão da água devida às ligações de hidrogênio, que permitiria manter intacta a coluna de água durante seu transporte no interior do sistema condutor. Mas, tem-se questionado se valores altos de tensão podem ser encontrados nas situações normais de transporte na planta.

Vários fatores podem afetar a tensão de cisalhamento da coluna de água, como sua pureza, grau de limpeza das paredes e presença de bolhas de ar. As condições de realização dos testes são importantes para se conhecer a representatividade das medidas para o estudo da sustentabilidade da coluna de água. A presença de bolhas de gás, por exemplo, é comum e pode ser uma das causas que levam à cavitação do xilema. Se elas se formam na água sob tensão nos vasos, a coluna pode ser rompida à valores de tensão bem abaixo daqueles altos valores de tensão de cisalhamento assumidos para a água pura. Essas bolhas podem ser formadas espontaneamente no interior da coluna, quando a temperatura aumenta. Elas normalmente aderem às paredes e às placas perfuradas dos vasos, mas podem aumentar o seu tamanho e, com a

agregação de muitas delas, atingirem dimensões tais no interior de um vaso que a coluna líquida é interrompida. Outros mecanismos de sua formação podem ser: a) congelamento da solução nos vasos, com formação de bolhas devido à baixa solubilidade do ar no gelo; b) embolia pela entrada de bolhas de ar a partir dos poros da própria parede, quando há secagem acentuada. Associada à embolia, pode ocorrer cavitação do vaso: sob condições de tensão da água, as paredes e os vasos sofrem uma distorção mecânica e no momento da formação da bolha, a evacuação de um vaso produz uma vibração das suas paredes.

A utilização da câmara de pressão, cuja medida representa, a tensão da água existente no xilema antes da excisão da folha (Scholander et al., 1965), representou um grande ponto de apoio à teoria da coesão-adesão, pois os valores medidos são de mesma magnitude das tensões requeridas para elevar água do solo às folhas, de acordo com o tratamento quantitativo do transporte de água através dos vasos do xilema, que será discutido no item 4.3.

A teoria da "adesão-coesão" nem sempre foi totalmente aceita e ultimamente tem sofrido restrições com base em algumas evidências experimentais e em questionamentos sobre a representatividade da medida com câmara de pressão.

Um questionamento é que a cavitação poderia ocorrer em tensões bem menos negativas do que as previstas teoricamente ou medidas pela câmara de pressão, ou seja, antes de se atingir as tensões detectadas pela câmara, já pode ter ocorrido a embolia do vaso e a sua cavitação.

Outro questionamento é se as próprias medidas com a câmara de pressão representariam efetivamente a tensão da água no xilema antes da excisão das folhas. As medidas com a sonda de pressão adaptada para o xilema (Balling et al., 1988; Balling e Zimmermann, 1990) tem mostrado valores menos negativos e até sub-atmosféricos positivos nos vasos do xilema, contrastantes com os da câmara de pressão. Zimmermann et al., (1993, 1995) propuseram a hipótese de que diversos processos e aspectos, além da tensão da água no xilema, estariam envolvidos na ascensão da seiva, como: a) estruturas de reserva potencial de água próximas ao xilema, como o sistema microcapilar e as células vivas túrgidas ligadas hidraulicamente às regiões microcapilares e aos grandes vasos condutores; b) segmentação axial dos grandes vasos, com barreiras refletoras nas direções axiais e radiais no xilema

(não comprovadas experimentalmente); c) existência de fluxos convectivos do tipo Marangoni, originários de um gradiente em uma interface fluido-fluido ou fluido-gás, quando há presença de pequenas bolhas de gás, como por exemplo, nas paredes dos vasos do xilema. Esses processos contribuiriam, segundo Zimmermann e colaboradores, com forças que minimizariam a exigência de grandes gradientes verticais de tensão da água no sistema condutor, justificando as observações experimentais com a sonda de pressão.

Na mesma linha de raciocínio, Canny (1995, 1998) propõe que a embolia e a cavitação ocorrem em vasos do xilema mesmo quando há tensões muito baixas (da ordem de décimos de MPa), de modo que pressões negativas inferiores (mais negativas) a $-0,3$ MPa raramente existiriam no xilema. Para ele o caminho de transporte do xilema seria, então, "auto-sustentativo e estável", sendo as baixas tensões mantidas por pressão sobre a coluna de água exercida pelos tecidos em torno dos vasos traqueários ("teoria da pressão de compensação"). Propõe ele que a força-motriz e a sua transmissão seriam primordialmente as mesmas da teoria da adesão-coesão, mas a pressão de operação no xilema poderia ser aumentada até um valor estável pelas pressões compensadoras. Durante a transpiração, os vasos seriam re-preenchidos com a injeção de água a partir dos tecidos vivos circundantes, evitando a sua entrada em cavitação.

Como reforço para sua teoria, Canny cita os fatos de que a pressão radicular é um exemplo desse tipo de mecanismo (pressão positiva atuando no sistema condutor de água) e de existir na literatura evidências de que pressão positiva ocorre também no lenho e nas folhas de árvores. Para ele, a anatomia desses órgãos seria estruturada de modo que a pressão seria neles confinada por barreiras mecânicas, sendo transmitida para os elementos condutores a partir de células vivas do floema e do parênquima xilemático. No pecíolo, ocorreria uma osmose reversa a partir dessas células; no caso da raiz, a pressão radicular seria algo análogo, atuando a endoderme como uma válvula de via única e uma barreira confinante da pressão. A teoria explicaria a pressão radicular, a função da endoderme, a estrutura do lenho, a associação frequente entre xilema e floema (os raios e o parênquima xilemático atuariam no sentido de reparar a eventual embolia dos vasos), a ausência de espaços gasosos no tecido, a ausência de gradiente

gravitacional e, inclusive a facilitação da retirada de seiva por insetos sugadores.

Essas novas teorias estão em discussão no momento e sob grande questionamento. Questiona-se, por exemplo, se a sonda de pressão atua exatamente no vaso do xilema ao ser introduzida, se ela própria não seria causadora da quebra da tensão e se não apresentaria erros tão grandes quanto a câmara, ao se compará-las. Um método que poderia dar respaldo às medidas da câmara de pressão é o de medida de equilíbrio de pressão de vapor por termometria de par termoeletrico (técnicas psicrométrica e higrométrica; ver Boyer, 1995 e Angelocci, 2001), mas resultados de comparação entre os dois métodos muitas vezes não concordam, sendo difícil descobrir as verdadeiras causas dessas diferenças, embora a ordem de grandeza encontrada pelo uso da câmara de pressão seja normalmente confirmada pelo método de equilíbrio de pressão de vapor.

Os proponentes das novas teorias sugerem que esses dois métodos medem, realmente, a própria pressão de tecido usada para injetar água no xilema, mas são necessários mais estudos experimentais para confirmar essa hipótese.

As novas teorias colocam um impasse na explicação de como a água é transportada a grandes distâncias em plantas e tem implicações, inclusive, em outros aspectos do estudo de relações hídricas, como os metodológicos e o quantitativo do transporte a ser estudado no próximo ítem. Tanto Zimmermann e colaboradores como Canny enfatizam que as suas propostas são no sentido de acomodar os conhecimentos e as observações experimentais realizadas ao longo do último século. Kramer e Boyer (1995), por exemplo, pensam que a sobrevivência da planta depende da coordenação entre os fluxos de absorção e de transpiração, conforme afirmado por Renner já em 1912, e que isso somente seria conseguido por um fluxo contínuo entre as superfícies absorventes e transpirantes, de modo que, pelo menos para o presente, a teoria da coesão ainda seria a que melhor explica a ascensão da seiva. Stiller e Sperry (1999) apresentaram resultados experimentais que contradizem a teoria da pressão compensadora de Canny, e afirmam que a teoria da adesão-coesão permanece como a melhor explicação para a ascensão da seiva em plantas. Steudle (2001) faz uma boa revisão sobre o assunto, discutindo aspectos metodológicos do uso da sonda de pressão e a comparação de suas medidas com a câmara de pressão, além

de destacar que o mecanismo de tensão-coesão desempenha um papel importante na absorção de água pelas raízes, gerando o forte gradiente de pressão hidrostática que favorece o fluxo de massa e a transpiração.

4.3. Aspectos quantitativos do transporte de água no xilema

A determinação de fluxo de água no interior da planta tem merecido grande atenção há longo tempo. Nos estudos em árvores, onde a medida da taxa de transpiração em condições de campo é difícil, o fluxo na fase líquida tem sido considerado como representativo da taxa de transpiração quando se trabalha na escala diária e desde que não haja deficiência hídrica no solo (Valancogne e Nasr, 1993). As variáveis usadas para expressar o transporte de água no xilema são a *velocidade* V_s em $m \cdot s^{-1}$ no S.I. e o fluxo de água (ou de seiva), expresso em volume ou massa por unidade de tempo, com unidades de $m^3 \cdot s^{-1}$ ou $kg \cdot s^{-1}$ no S.I. Outras unidades usadas: l/h; kg/h; $cm^3 \cdot s^{-1}$.

Nas determinações do fluxo de massa na fase líquida (fluxo de seiva bruta) são usados métodos que tem por princípios: a) o fornecimento de marcadores radioativos às raízes ou ao caule; b) fornecimento de pequena quantidade de calor ao caule ou tronco, que permite a determinação do fluxo de água.

Nos métodos de fornecimento de calor, mais utilizados atualmente, são usadas três técnicas: a) fornecimento de um pulso de calor ao caule ou ramo e medida da sua velocidade de deslocamento, que é proporcional à velocidade da seiva, pela monitoração da variação da temperatura no órgão a certa distância acima do ponto de fornecimento de calor; b) medida do balanço de calor em um certo volume do caule ou ramo (Sakuratani, 1981; Baker e Van Bavel, 1987; Valancogne e Nasr, 1989, 1993), com fornecimento de taxa constante de calor e determinação do armazenamento de energia térmica e dos fluxos caloríficos originados no volume de controle (fluxos condutivos axiais e radiais no tronco), determinando-se como termo residual na equação de balanço o fluxo de calor convectivo transportado pela seiva, o que permite a determinação do fluxo de massa da própria seiva; c) uso de sonda de dissipação térmica (Granier, 1985), no qual uma pequena quantidade de calor é fornecida em taxa constante ao caule ou ao tronco e a sua dissipação pela seiva é medida através de variação térmica em um ponto do caule.

Tais métodos permitem o estudo dinâmico da água na planta e são indicados para uso em herbáceas e lenhosas. Tornam-se interessantes para espécies arbóreas porque nestas, devido às resistências e capacitâncias do caminho de fluxo, nem sempre a medida da transpiração representa o fluxo através do caule em curtos intervalos de tempos (horas, por exemplo). Cada um desses métodos tem suas vantagens e desvantagens e nem sempre são aplicáveis para todas as situações. Em Angelocci (2001) e em Borghetti, Grace e Raschi (1993) são encontradas maiores informações sobre esses métodos.

Para condições de boa disponibilidade hídrica no solo, os valores de velocidade e de fluxo de seiva em uma planta variam ao longo do período diurno, de acordo com a variação de irradiância solar (que determina em grande parte o balanço diurno de radiação das folhas) e do déficit de saturação de vapor d'água do ar. A temperatura do ar e a velocidade do vento também entram como fatores determinantes do balanço energético da folha. Para pinheiro Douglas, Granier (1987) observou que o pico de fluxo de seiva bruta ocorreu entre 12 e 14 horas, com pequeno avanço em relação à ocorrência do máximo de déficit de saturação de vapor do ar. Em macieira, Valancogne e Nasr (1989, 1993) observaram que a partir da metade da manhã a curva de fluxo de seiva acompanhou aquela de radiação absorvida pela folhagem. Em arroz, o fluxo tendeu a estar em fase com a irradiância (Sakuratani, 1979).

Os valores diários médios e os de pico (máximos) de velocidade e/ou de fluxo de água nas plantas variam com a espécie, com as condições de demanda atmosférica e de disponibilidade hídrica no solo, além de depender da área foliar. Na Tabela 6.1 são mostrados alguns dados de valores de pico da velocidade da seiva, sendo também mostrados dados de fluxo citados na literatura.

Tabela 6.1. Exemplos de faixas de valores de "pico" (máximos), de velocidade de seiva (v) ou de fluxo de seiva (Fs) medidos em várias espécies.

Gênero	v.10 ⁻³ (m.s ⁻¹)	Fs (g.s ⁻¹)	Fonte
<i>Fraxinus, Ulmus</i> (porosidade em anel)	1,1 a 12,1		Milburn (1979)
<i>Populus, Acer, Fagus</i> (porosidade difusa)	0,2 a 1,7		Milburn (1979)
Coníferas	0,3 a 0,6		Milburn (1979)
Algodão	0,22 a 0,306		Bloodworth et al. (1956)
Arroz		10 ⁻³	Sakuratani (1979)
Pinheiro Douglas		0,31 a 0,47	Granier (1985)
Macieira		1,2	Valancogne e Nasr (1993)

Assumindo em princípio que a pressão hidrostática negativa é a força motriz para o transporte de seiva, a relação entre o fluxo hídrico e o gradiente de pressão hidrostática pode ser estudada pela equação de Hagen-Poiseuille, que se aplica ao escoamento de água em um tubo, como pode ser considerado o xilema em uma primeira aproximação:

$$F_s = -\frac{\pi \cdot r^4}{8\mu} \frac{dP}{dx} \quad (6.14)$$

sendo F_s a taxa de fluxo volumétrico *por tubo*, r o raio do tubo, μ a viscosidade do fluxo de seiva e dP/dx o gradiente de pressão hidrostática negativa entre dois pontos no caminho de fluxo. Caso se queira trabalhar com a *densidade de fluxo* por unidade de tempo e de área (V_s), a equação acima torna-se:

$$V_s = -\left(\frac{\pi \cdot r^4}{8 \cdot \mu \cdot \pi \cdot r^2}\right) \left(\frac{dP}{dx}\right) = -\left(\frac{r^2}{8 \cdot \mu}\right) \left(\frac{dP}{dx}\right) \quad (6.15)$$

Verifica-se que $r^2/8 \cdot \mu$ tem as mesmas dimensões da condutividade hidráulica K , de modo que a equação 6.15 nada mais é do que uma equação fenomenológica do tipo da equação 6.4. Às vezes a condutividade é expressa a partir da equação 6.14, tendo dimensões de $L^4 \cdot P^{-1} \cdot T^{-1}$; nesse caso, refere-se ao fluxo por tubo.

A equação de Hagen-Poiseuille aplica-se a fluxos laminares em cilindros. É possível determinar se o escoamento de um fluido é do tipo laminar pelo uso do número de Reynolds (Re):

$$Re = \rho \cdot V_s \cdot d / \mu \quad (6.16)$$

sendo ρ a massa específica da seiva (como se trata de uma solução diluída, adota-se um valor igual a 1000 kg.m⁻³, sem introduzir erro apreciável na estimativa) e d o diâmetro do cilindro. A aplicação de valores de F_s (por exemplo, da Tabela 6.1) e de diâmetro médio de tubos do xilema (para boa parte das espécies um valor médio representativo é 20 μ m), na expressão do número de Reynolds leva sempre a valores de Re muito inferiores à 2000, limite acima do qual

considera-se ocorrer fluxo turbulento. Portanto, pode-se considerar que o fluxo no xilema é sempre laminar. Na equação 6.14, o valor de F_s representa o fluxo médio na seção reta do tubo, pois a velocidade aumenta de um valor zero na parede para um determinado valor máximo no centro do cilindro.

Considerando-se aplicável a equação de Hagen-Poiseuille ao fluxo de água nos tubos do xilema, é possível estimar o gradiente de pressão hidrostática negativa exigido para a ocorrência de uma determinada densidade de fluxo. Considerando-se um tubo de raio médio de 20 μm e velocidade de pico de $1,7 \times 10^{-3} \text{ m.s}^{-1}$ para uma espécie arbórea de porosidade difusa e de 100 μm e velocidade de "pico" de $12 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1}$ para uma espécie de porosidade em anel, tem-se:

Para árvore de porosidade difusa:

$$\frac{dP}{dx} = -\frac{(8 \cdot \mu \cdot V_s)}{r^2} = -\frac{[8(1,0 \cdot 10^{-3} \text{ Pa.s})(1,7 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1})]}{(20 \cdot 10^{-6})^2}$$

$$\frac{dP}{dx} = -3,4 \times 10^4 \text{ Pa.m}^{-1} = -0,034 \text{ MPa.m}^{-1}$$

Para árvore de porosidade em anel:

$$\frac{dP}{dx} = -\frac{(8 \cdot \mu \cdot V_s)}{r^2} = -\frac{[8(1,0 \cdot 10^{-3} \text{ Pa.s})(12 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1})]}{(100 \cdot 10^{-6})^2}$$

$$\frac{dP}{dx} = -9,6 \times 10^3 \text{ Pa.m}^{-1} = -0,01 \text{ MPa.m}^{-1}$$

Esses gradientes referem-se a tubos na horizontal. Para tubos na vertical, é necessário considerar um gradiente adicional de $-0,0098 \text{ MPa.m}^{-1}$ ou, por aproximação, $-0,01 \text{ MPa.m}^{-1}$, para contrabalançar a ação da gravidade. Isso pode ser visualizado considerando-se uma coluna de água em um tubo, a qual necessita de um gradiente mínimo de pressão hidrostática de $-0,01 \text{ MPa.m}^{-1}$ para se manter em equilíbrio. Assim, nos exemplos acima, deve ser adicionado esse valor de $-0,01 \text{ MPa.m}^{-1}$, pois para manter os fluxos considerados e os valores de dP/dx

passariam respectivamente para $-0,044$ e $-0,02 \text{ MPa.m}^{-1}$ para a árvore de porosidade difusa e a de anel, respectivamente.

Valores de gradientes dessa ordem de grandeza, em valor absoluto, são observados entre as raízes e as folhas em diversas espécies quando se faz medidas de potencial da água com as técnicas atualmente disponíveis, sendo que o valor em excesso a $-0,01 \text{ MPa.m}^{-1}$ representa o gradiente necessário para superar as perdas de carga impostas pelas resistências friccionais no caminho de fluxo no xilema. Um aumento dessas resistências, tendo como consequência valores de dP/dx que se afastam bastante daqueles previstos pela lei de Hagen-Poiseuille, pode resultar do fato de que os vasos e as traqueídes são de tamanho finito e possuem placas perfuradas pelas quais a água deve passar, além de possuírem irregularidades na parede, pontos de bloqueio dos próprios vasos e placas de perfuração, que podem originar fluxos turbulentos localizados. Todos esses fatores diminuem a eficiência do transporte hídrico. Não deve se esquecer os aspectos discutidos nas teorias de ascensão de água em plantas, pois alguns deles, ainda que não comprovados ou aceitos, sugerem a diminuição do gradiente de pressão negativa exigido como força motriz do fluxo de seiva.

4.4. Transporte de água no interior das folhas

O sistema vascular leva água às folhas, passando pelo pecíolo e chegando à lâmina foliar, onde um sistema de venação faz a distribuição. O sistema de venação é bastante variado entre as espécies. Em gramíneas há um certo número de veias paralelas à nervura central, conectadas às veias secundárias. Em dicotiledôneas, há um tipo de sistema de veias principais em pequeno número, conectadas a um sistema de veias secundárias. Um segundo tipo compõe-se de veias secundárias contidas nas bainhas vasculares que partem da veia principal. A partir das veias secundárias há uma ramificação extensa e de padrão variável entre as espécies, de modo que nunca uma célula está muito longe de um vaso. Em folhas adultas de fumo, por exemplo, há mais de 0,5 m de veias por cm^2 de lâmina foliar. Em coníferas, normalmente uma veia única estende-se ao longo do comprimento da folha, em sua região central.

Do mesmo modo que ocorre com as raízes, há dúvidas sobre a importância relativa das vias simplástica e apoplástica nesse tipo de

órgão. Há incerteza, por exemplo, sobre como a água chega às células epidérmicas; em certas espécies a bainha vascular tem extensões que alcançam essas células, constituindo-se em via de transporte de água e solutos.

Quando os estômatos estão abertos, na maioria das espécies, mais de 90% da transpiração ocorre através deles. Há, ainda, uma discussão sobre os locais exatos dos sítios de evaporação no interior da folha. Assume-se que eles ocorrem ou a partir das superfícies das células do mesófilo que margeiam os espaços intercelulares, ou nas superfícies internas das células epidérmicas, vizinhas aos estômatos, ou mesmo diretamente das células-guardas. Há, também, sugestões de que poderia ocorrer evaporação próxima aos vasos do xilema e depois o vapor contornaria as células externas ao xilema; essa hipótese de evaporação a partir de superfícies localizadas em profundidade nas folhas é defendida por Kramer e Boyer (1995), com base no fato de que para ocorrer a evaporação próxima aos poros estomáticos, as superfícies nas proximidades deveriam estar uniformemente umedecidas, o que parece improvável pela presença de espessa cutícula cerosa que cobre as células próximas aos poros. Esses mesmos autores afirmam que a importância relativa das várias superfícies internas da folha, como os sítios de evaporação somente poderá ser conhecida quando se tiver mais informações sobre o grau de cutinização à distâncias variáveis dos estômatos.

4.5. Resistências relativas ao fluxo de água na fase líquida

Há divergências nos resultados experimentais sobre o local de maior resistência ao fluxo de água na fase líquida no sistema solo-planta-atmosfera. Há autores sugerindo que a maior resistência estaria no solo, outros adotam a hipótese de que ela se localiza sempre na planta e um terceiro grupo sugere que até um certo valor de umidade do solo predominaria a resistência da planta e para valores de potencial da água no solo muito baixos (muito negativos), a resistência do solo predominaria. O desconhecimento do exato caminho de fluxo na raiz e nas folhas, os problemas metodológicos de medidas de fluxo e de potencial da água em cada órgão e a aplicação inadequada da analogia da lei de Ohm em estudos da água no SSPA podem ser algumas causas dessa controvérsia.

O resultados de literatura apontam no sentido de que sob condições não limitantes de água no solo, a maior resistência localizar-se-ia na planta, mas quando o solo seca, nele estaria localizada a maior resistência, incluindo-se o aumento da resistência na interface solo-superfície radicular, principalmente quando há contração das raízes e criação de uma descontinuidade solo-raiz. Há, também, observações de que a diminuição da umidade do solo reduz a condutância radial das raízes por aumento da lignificação e suberização, e da condutância axial por diminuição da maturação do metaxilema, decréscimo do número e do tamanho dos elementos do xilema.

Nas partes da planta, assume-se que a resistência ao fluxo no xilema da raiz é pequena, comparada com a resistência ao fluxo radial. Há, também, evidências experimentais de diminuição da resistência imposta pela raiz ao fluxo hídrico, cujas causas são ainda incertas, podendo ser decorrentes da transição do fluxo de origem osmótica para o de origem não-osmótica quando há aumento do fluxo transpiratório (discutidos em mecanismos de transporte através das raízes). Por hipótese, isto pode estar ou não acoplado ao uso de caminhos hídricos diferentes, o simplástico para o fluxo osmótico, o apoplástico para o fluxo hidrostático. Outra hipótese, lançada por Boyer (1974), é de que essa variação de resistência seria decorrente de uma variação da resistência nas folhas, pois o aumento do fluxo faria com que nesses órgãos o caminho de transporte passasse a ocorrer, predominantemente, em torno das células foliares, ou seja, via apoplasto.

Há tentativas de estimar as resistências ao fluxo hídrico nas várias partes ou órgãos das plantas. Dentre os resultados encontrados na literatura, pode-se citar os obtidos por Boyer (1971) para soja, girassol e feijoeiro, e por Tomar e Ghildyal (1974) para arroz, com determinações baseadas em técnica proposta por Boyer (1969, 1971). A resistividade total de uma planta de soja foi maior que a de girassol e feijoeiro, sendo que a maior resistência foi encontrada na raiz e, dentro desta, no sentido radial. Para arroz, o método foi usado para comparar plantas crescendo em solo insaturado e em solo inundado, mostrando os autores que a diferença na resistividade da planta nos dois tipos de tratamento deveu-se às diferenças encontradas nas raízes, sendo que um exame anatômico mostrou uma degradação do córtex nas plantas inundadas, que teria concorrido para o aumento da resistência.

5. REFERÊNCIAS

- ANGELOCCI, L.R. Métodos e Técnicas de Estudo das Relações Água-Planta-Atmosfera. Departamento de Ciências Exatas-ESALQ/USP. (Apostila) 2001.
- BALLING, A e ZIMMERMANN, U. Comparative measurements of the xylem pressure of *Nicotiana* plants by means of the pressure bomb and pressure probe. *Planta*, **182**: 325-338. 1990.
- BALLING, A.; ZIMMERMANN, U.; BÜCHNER, K.H.; LANGE, O.L. Direct measurement of negative pressure in artificial-biological systems. *Naturwissenschaften*. **75**: 409-411. 1988.
- BAKER, J.M. e VAN VAVEL, C.H.M. Measurement of mass flow of water in the stems of herbaceous plants. *Plant, Cell & Environment*, **10**:777-782. 1987.
- BLOODWORTH, J.E.; PAGE, J.B. e COWLEY, W.R. Some applications of the thermoelectric method for measuring water flow in plants. *Agronomy Journal*, **48**: 222-228. 1956.
- BORGHETTI, M.; GRACE, J. e RASCHI, A. (eds). Water Transport in Plants under Climatic Stress. Cambridge University Press. 1993.
- BOYER, J.S. Free-energy transfer in plants. *Science*, **163**: 1219-1220. 1969.
- BOYER, J.S. Resistances to water transport in soybean, bean, and sunflower. *Crop Science*, **11**: 403-407. 1971.
- BOYER, J.S. Water transport in plants: mechanism of apparent changes in resistance during absorption. *Planta*, **117**: 187-207. 1974.
- BOYER, J.S. Water transport. *Annual Review of Plant Physiology*, **36**: 473-516. 1985.
- BOYER, J.S. Measuring the Water Status of Plants and Soil. Academic Press, San Diego. 1995.
- BRIGGS, L.J. Limiting negative pressure of water. *Journal of Applied Physics*, **21**: 721-722. 1950.
- CANNY, M.J. A new theory for the ascent of sap-cohesion supported by the tissue pressure. *Annals of Botany*, **75**: 343-357. 1995.
- CANNY, M.J. Applications of the compensating pressure theory of water transport. *American Journal of Botany*, **85**(7):897-909. 1998.
- COWAN, I.R. Transport of water in the soil-plant-system. *Journal of Applied Ecology*, **2**: 221-239. 1965.
- GARDNER, W.R. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Science*, **89**: 63-73. 1960.
- GATES, D.M. Biophysical Ecology. Springer-Verlag. New York p. 1980.
- GINSBURGH, H. e GINZBURGH, B.Z. Radial water and solute flows in the roots of *Zea mays*. *Journal of Experimental Botany*, **21**: 580-592. 1970.

- GRANIER, A. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières*, **2**: 193-200. 1985.
- GRANIER, A. Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Annales de Sciences Forestières*, **44**: 1-14. 1987.
- HANSEN, G.K. Resistance to water flow in soils and plants, plant water status, stomata resistance and transpiration of Italian ryegrass, as influenced by transpiration demand and soil depletion. *Acta Agriculturae Scandinavia* **24**: 83-93. 1974.
- FISCUS, E.L. e MARKHART, A.H. Relationship between root system transport properties and plant size in *Phaseolus*. *Plant Physiology*, **64**: 770-773. 1979.
- KRAMER, P.J. Water Relations of Plants. Academic Press. 1983.
- KRAMER, P.J. e BOYER, J.S. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, San Diego, 1995.
- LIBARDI, P.L. Dinâmica da Água no Solo. Edição do Autor, Piracicaba, 2000.
- LOPUSHINSKY, W. Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiology*, **39**: 494-501. 1964.
- MILBURN, J.A. Water Flow in Plants. Longman, London. 1979.
- MOLZ, F.J. e IKENBERRY, E. Water transport through plant cells and cell walls: theoretical development. *Soil Science Society of America*, **38**: 699-704. 1974.
- MONTEITH, J.L. e UNSWORTH, M.H. Principles of Environmental Physics. Edward Arnold. 1990.
- NEWMAN, E.L. Resistance to water flow in soil and plant. I. Soil resistance in relation to amount of root; theoretical estimates. *Journal of Applied Ecology*, **6**: 1-12. 1969.
- NOBEL, P.S. Physicochemical and Environmental Plant Physiology, Academic Press, San Diego. 1998.
- PASSIOURA, J.B. The transport of water from soil to shoot in wheat seedlings. *Journal of Experimental Botany*, **31**: 333-345. 1980.
- PASSIOURA, J.B. Water in the Soil-Plant-Atmosphere Continuum. In: Physiological Plant Ecology. Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. e Ziegler, H. (eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology*, Springer-Verlag, Berlin, 5-33. 1982.
- PASSIOURA, J.B. e COWAN, L.R. On solving the non-linear diffusion equation for the radial flow of water to roots. *Agricultural Meteorology*, **5**: 149-159. 1968.
- PETERSON, C.A.; EMANUEL, M.E.; HUMPHREYS, G.B. Pathway of movement of apoplastic fluorescent dye tracers through the endoderms at

- the site of secondary root formation in corn (*Zea mays*) and broad bean (*Vicia faba*). *Canadian Journal of Botany*, 59: 619-625. 1981.
- PHILIP, J.R. The physical principles of soil water movement during the irrigation cycle. *3rd. Congress of International Commission on Irrigation and Drainage*, 8:152-154. 1957.
- RADIN, J.W. e MATTHEWS, M.A. Water transport properties of cortical cells in roots of nitrogen and phosphorous-deficient cotton seedlings. *Plant Physiology*, 89:264-268. 1989
- REICHARDT, K. Dinâmica da Matéria e da Energia em Ecossistemas. Departamento. de Física e Meteorologia- ESALQ-USP. Piracicaba. 1993.
- SAKURATANI, T. Apparent thermal conductivity of rice stem in relation to transpiration stream. *Journal of Agricultural Meteorology*, 34:177-187. 1979.
- SAKURATANI, T. A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, 37: 9-17. 1981.
- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T; BRADSTREET e HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148: 339-346. 1965.
- SLATYER, R.O. Plant-water Relationships Academic Press, New York. 1967.
- STILLER, V. e SPERRY, J.S. Canny's compensating pressure theory fails a test. *American Journal of Botany*, 86:1082-1086. 1999.
- STEUDLE, E. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 52: 847-875. 2001.
- TAYLOR, H.M. e KEPLER, B. Water uptake by cotton root systems: an examination of assumptions in the single root model. *Soil Science*, 120: 57-67.1975.
- TINKER, P.B. Transport of water to plant roots in soil. *Philosophical Transaction of the Royal Society London*, B. 273: 445-461.1976.
- TYREE, M.T. e YIANOULIS, P. The site of water evaporation from substomatal cavities, liquid path resistances and hydroactive stomatal closure. *Annals of Botany (London)*, 46, 175-193. 1980
- TOMAR, V.S. e GHILDYAL, B.P. Resistances to water transport in rice plants. *Agronomy Journal*, 67: 269-272. 1975.
- VAN DER HONERT, T.H. Water transport as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3:146-153. 1948.
- WEATHERLEY, P.E. Water uptake and flow in roots. In: *Physiological Plant Ecology*; Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. e Ziegler, H. (eds.). *Enciclopedia of Plant Physiology*, Springer-Verlag, Berlinm, 79-109. 1982.
- VALANCOGNE, C. e NASR, Z. Une méthode de mesure du debit de sève brute dans de petits arbres par bilan de chaleur. *Agronomie*, 9: 609-617. 1989.

- VALANCOGNE, C. e NASR, Z. A heat balance method for measuring sap flow in small trees. In: *Water Transport in Plants under Climatic Stress*. Borghetti, M.; Grace, J. e Raschi, A. (eds.), 166-173. Cambridge University Press. 1993.
- ZIMMERMAN, M.H. e MILBURN, J.A. Transport and storage of water. In: *Physiological Plant Ecology*, Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. e Ziegler, H.(eds.). *Enciclopedia of Plant Physiology*, Springer-Verlag, Berlin, 135-151. 1982.
- ZIMMERMANN, U.; BENKER R.; SCHNEIDER, H.; RYGOL, J.; ZHU, J.J. e ZIMMERMANN, G. Xylem pressure and transport in higher plants and tall trees. In: *Water deficits-plant responses from cell to community*. Smith, J. A. C. e Griffiths, H.(eds.). Bios Scientific Publishers, 87-111. 1993.
- ZIMMERMANN, U.; MEINZER, F.; BENTRUP, F.W. How does water ascend in tall trees and other vascular plants? *Annals of Botany*, 76:545-551. 1995.
- ZHU, G.L. e STEUDLE, E. Water transport across maize roots. *Plant Physiology*, 95:305-315.1991

6. EXERCÍCIOS

1. Calcular a condutância hidráulica (L_{ag}) máxima a 25°C, da plasmalema de certa célula, considerando o seu coeficiente de permeabilidade (P_{ag}) igual a $0,5 \cdot 10^{-5} \text{ m.s}^{-1}$. Qual é a diferença de potencial da água para manter uma densidade de fluxo através da plasmalema de $1,0 \text{ nm.s}^{-1}$, desconsiderando-se o fluxo acoplado de íons e solutos?
2. Transformar o valor de condutividade hidráulica de $1,0 \text{ m.s}^{-1}$ em seu valor correspondente expresso em $\text{m}^2.\text{s.MPa}^{-1}$.
3. Qual é o gradiente de tensão hidrostática necessário para causar um fluxo de água de 7 m.h^{-1} a 30°C em um elemento do xilema com raio de $36 \mu\text{m}$ (assumir o tubo de forma cilíndrica), considerando-se que a tensão hidrostática é a força motriz para a corrente de transpiração? Qual é o número de Reynolds correspondente a essa taxa de fluxo? O fluxo é turbulento ou laminar?
4. Um elemento do xilema de forma circular tem secção reta com área de $0,0036 \text{ mm}^2$ e conduz água a 25°C na taxa de $18 \text{ mm}^3.\text{hora}^{-1}$.
 - a. Qual é a velocidade média da água no elemento do xilema?

b. Qual é o gradiente de tensão hidrostática exigido para manter esse fluxo, considerando-se que a tensão hidrostática é a única força motriz de ascensão da seiva?

c. Calcular o número de Reynolds para essa taxa de fluxo, respondendo se o fluxo é turbulento ou laminar.

5. Adotando uma velocidade de pico da seiva de $11,3 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1}$ em uma espécie de porosidade em anel, sob temperatura de 20°C e com um diâmetro de $250 \mu\text{m}$, demonstrar que o fluxo é laminar. Determinar qual seria a velocidade mínima para ocorrer fluxo turbulento, assumindo que esse ocorre quando $Re \geq 2000$.

VII

FLUXOS DE VAPOR D'ÁGUA E DE DIÓXIDO DE CARBONO ENTRE AS PLANTAS E A ATMOSFERA

1. INTRODUÇÃO

No capítulo I comentou-se sobre a importância das trocas gasosas entre a planta e a atmosfera, dando-se ênfase para o vapor d'água e o dióxido de carbono.

Como afirma Kramer (1983), vista sob o aspecto de evaporação, a transpiração é um processo simples, mas sob o aspecto de um processo vegetal é extremamente complicada porque, além dos fatores físicos que a afetam, ela pode ser modificada por fatores da própria planta.

O processo transpiratório pode ser estudado sob diferentes formas. Uma delas, por exemplo, é a descritiva do próprio transporte em si, tanto na escala de uma folha e do ar adjacente, quanto nas escalas de uma planta e de uma comunidade vegetal. Outra forma é considerar a transpiração como parte do balanço de energia nessas escalas, visto que no processo de trocas de energia folha-ar, o calor latente é muito importante sob o ponto de vista quantitativo, como ver-se-á na parte de plantas e energia.

No capítulo I discutiu-se, também, sobre a importância dos fluxos de CO_2 como fonte de carbono para a fotossíntese, o principal processo de fixação de carbono na natureza, levando à formação de carboidratos

e produção de matéria seca. Calcula-se que são fixadas anualmente 72 bilhões de toneladas de carbono em compostos orgânicos na terra.

Neste capítulo, far-se-á um tratamento biofísico do transporte, tanto do vapor d'água como do CO₂ envolvendo fluxos, forças motrizes e resistências na escala de uma folha, que permitirá discutir fatores da própria planta e da atmosfera que afetam os processos. Como ficará claro, há uma relação grande entre os dois processos, mas para fins didáticos, o estudo de cada um será feito separadamente.

Uma discussão adicional dos fatores que afetam a transpiração será feita no capítulo sobre balanço hídrico da planta. Embora outros órgãos vegetais também transpirem, sua contribuição para a transpiração total da planta é pequena, de modo que será dada ênfase às folhas.

2. O CAMINHO DO FLUXO DE VAPOR ENTRE AS FOLHAS E A ATMOSFERA

Tanto a transpiração, como a absorção de CO₂ até o cloroplasto, são processos difusivos, mas possuem uma diferença marcante: a via de transporte do carbono do ar turbulento até os sítios de carboxilação é mais longa e com maiores peculiaridades.

Entre o ar turbulento e as interfaces ar-água nas paredes celulares das folhas, a via de transporte do vapor e do CO₂ é a mesma, ocorrendo em meio gasoso. Na transpiração, o vapor flui dos sítios de evaporação no interior da folha e difunde-se através dos espaços intercelulares em frentes planares de concentrações gradualmente menores, até atingir a extremidade interior do poro estomático. O mesmo acontece com o dióxido de carbono, de forma inversa a partir da atmosfera. Os planos de difusão são considerados, por aproximação, como paralelos à superfície foliar, sendo o fluxo perpendicular a esta última. Durante a passagem pelo estômato, a área disponível à difusão é reduzida e, após a passagem pelos poros, há novamente difusão em frentes planares.

Nesse caminho, os estômatos desempenham papel fundamental e caso eles se fechem totalmente, o que resta é a difusão pela epiderme e cutícula, uma via de alta resistência. Ao restringirem o fluxo, os estômatos impõem uma resistência que determina, em grande grau, a magnitude dos fluxos de perda de vapor e de absorção de CO₂. Para

uma folha, a resistência total ao fluxo de cada espécie química é variável em função do grau de abertura dos poros. Além disso, mantidas constantes as condições que determinam a perda d'água e o fluxo de dióxido de carbono, ocorrem diferenças de resistência foliar à difusão de vapor entre as espécies, devido à grande diversidade de formas, frequência e dimensões dos estômatos.

A tabela 7.1 mostra exemplos de densidade (número por unidade de área) e dimensões típicas de estômatos de algumas espécies. Os valores podem variar com as condições ambientais de crescimento. Em geral, as mono e as dicotiledôneas herbáceas são anfigmáticas; as monocotiledôneas tendem a ter densidades próximas em ambas as superfícies e nas dicotiledôneas herbáceas muitas vezes a densidade é menor na superfície superior. As lenhosas tendem a ser hipostomáticas. A área correspondente à abertura estomática (quando os estômatos estão totalmente abertos) varia entre 0,5 a 2,0% em relação à área total de um lado da folha.

Tabela 7.1. Densidade (nº/mm²), dimensões dos estômatos (comprimento e profundidade do poro) e porcentagem da área de poros em relação à área foliar (estômatos abertos) em espécies. SUP=superfície superior (adaxial); INF=superfície inferior (abaxial). Fontes: Meidner e Mansfield (1968); Kramer e Boyer (1995).

Espécie	Densidade		Comp. (µm)		Prof. (µm)	(A _{est} /A _{fol}).100 aberto a 6 µm
	Sup	Inf	Sup	Inf		
Alho	175	175	24	24	18	2,00
Aveia	50	45	20	29	10	0,50
Trigo	50	40	28	28		0,63
Milho	98	108	12	16	10	0,70
Girassol	120	175	15	17		1,10
Mamona	182	270	12	24		2,10
Vicia Faba	65	75	28	28		1,00
Quercus robur	0	340	0	10		0,80
Tília europeia	0	370	0	10	8	0,90
Macieira	0	300	0	10		
<i>P. sylvestris</i>	120	120		20	6	1,20

A partir da parede celular, a via de fluxo do carbono ocorre em um meio líquido, compreendendo: parede celular, plasmalema, citossol,

membranas limitantes do cloroplasto e estroma. Nesse caso ocorre um transporte em meio puramente líquido (citossol, estroma) e em meios peculiares representados pelas "barreiras" (as paredes e as membranas) ao fluxo.

3. ASPECTOS QUANTITATIVOS DO FLUXO DE VAPOR ENTRE AS FOLHAS E O AR

3.1. Equações de difusão de vapor; condutâncias e resistências

Considerando-se a ocorrência de transporte de vapor em frentes planares de concentrações gradualmente menores a partir dos sítios de evaporação, com os planos paralelos à lâmina foliar, pode-se aplicar a primeira lei de Fick na forma unidimensional para o cálculo do fluxo:

$$F_{va} = D_{va} \cdot (dC_{va}/dx) \approx D_{va} \cdot (\Delta C_{va}/\Delta x) \quad (7.1)$$

na qual F_{va} é a densidade de fluxo de vapor expresso em massa ou em número de moles por unidade de área foliar e de tempo, D_{va} é o coeficiente de difusão de vapor d'água no ar, $\Delta C_{va}/\Delta x$ é o gradiente de concentração de vapor entre dois pontos considerados. As dimensões dos termos são:

$$F_{va} \rightarrow M L^{-2} T^{-1} \text{ ou } J_{va} \rightarrow \text{mol } L^{-2} \cdot T^{-1}$$

$$C_{va} \rightarrow M L^{-3} \text{ ou } C_{va} \rightarrow \text{mol } L^{-3}$$

As dimensões do coeficiente de difusão do vapor no ar (D_{va}) podem ser conhecidas isolando-se esse termo na equação 7.1:

$$D_{va} = \frac{F_{va}}{\frac{\Delta C_{va}}{\Delta x}}$$

tendo dimensões, portanto, de $(M \cdot L^{-2} \cdot T^{-1}) \cdot (M \cdot L^{-3}) \cdot L = L^2 \cdot T^{-1}$. Suas unidades no SI são $m^2 \cdot s^{-1}$ e seus valores dependem da pressão e da temperatura do ar (Tabela 7.2).

Tabela 7.2. Coeficiente de difusão do vapor d'água no ar (D_{va}) para diferentes temperaturas (t) à pressão atmosférica de 0,1013 MPa.

t (°C)	0	10	20	30	40
D_{va} ($m^2 s^{-1}$)	$2,13 \times 10^{-5}$	$2,27 \times 10^{-5}$	$2,42 \times 10^{-5}$	$2,57 \times 10^{-5}$	$2,72 \times 10^{-5}$

A equação 7.1 pode ser modificada e expressa em função da condutância (g_{va}) ou da resistência (r_{va}) do meio à difusão do vapor d'água:

$$F_{va} = g_{va} \cdot \Delta C_{va} = \Delta C_{va} / r_{va} \quad (7.2)$$

sendo

$$g_{va} = D_{va} / \Delta x \quad (7.3)$$

com dimensões: $L^2 \cdot T^{-1} \cdot L^{-1} = L \cdot T^{-1}$ ($m s^{-1}$, no S.I.)

e $r_{va} = 1/g_{va}$ (7.4)

com dimensões $T \cdot L^{-1}$ ($s \cdot m^{-1}$, no S.I.)

Como D_{va} varia com a pressão e a temperatura, os valores de g_{va} e r_{va} também variam com essas variáveis. Entretanto, é desejável uma definição da condutância e da resistência em uma forma menos dependente de T e P, principalmente quando se trabalha com resultados comparativos de locais ou épocas diferentes. Isso é possível pela derivação termodinâmica da lei de Fick, considerando-se uma espécie química (no caso a água) que atravessa perpendicularmente uma unidade de área, chegando-se à expressão (ver a derivação completa da equação em Nobel, 1999):

$$F_{va} = -\mu_{va} \cdot (\partial P_{va} / \partial x) = -\mu_{va} \cdot R \cdot T \cdot (\partial C_{va} / \partial x) \quad (7.5)$$

Na expressão acima, F_{va} é função do gradiente de pressão de vapor ($\partial P_{va} / \partial x$) e é equivalente à lei de Fick expressa em função de $\partial C_{va} / \partial x$, sendo μ_{va} um coeficiente de "mobilidade" do vapor d'água no meio (no caso, o ar), expresso em $\text{mol} \cdot m^{-1} \cdot s^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ no SI, sendo que $\mu_{va} \cdot RT = D_{va}$. O sinal negativo é convencional, no sentido de que o

fluxo ocorre do ponto de maior para o de menor pressão ou concentração de vapor.

A expressão (7.5) pode ser modificada para:

$$F_{va} = -\mu_{va} \frac{\partial P_{va}}{\partial x} = -\mu_{va} \frac{\Delta P_{va}}{\Delta x} = \mu_{va} \frac{RT}{RT} \frac{P}{\Delta x} \frac{\Delta P_{va}}{P} \quad (7.6)$$

sendo P a pressão atmosférica.

Como $P_{va}/P = N_{va}$ (fração molar do vapor d'água no ar), substituindo $\mu_{va} \cdot R \cdot T$ por D_{va} chega-se a:

$$F_{va} = \frac{D_{va} P}{R T \Delta x} \Delta N_{va} = g'_{va} \cdot \Delta N_{va} \quad (7.7)$$

sendo $g'_{va} = D_{va} \cdot P / R \cdot T \cdot \Delta x$ a condutância do meio ao vapor, tendo dimensões de:

$$g'_{va} = (L^2 \cdot T^{-1} \cdot P) / (L^3 \cdot P \cdot mol^{-1} \cdot L) = mol \cdot L^{-2} \cdot T^{-1}$$

No S.I., g'_{va} é expressa em $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, como deve-se esperar, pois a equação de fluxo em função de fração molar fica:

$$F_{va} = g'_{va} \cdot \Delta N_{va} \quad (7.8)$$

A vantagem de se usar g'_{va} no lugar de g_{va} reside no fato de que a primeira é menos dependente da temperatura e da pressão atmosférica que a segunda, pois g_{va} está diretamente relacionada a D_{va} . O valor de D_{va} varia com T e P na seguinte forma:

$$D_{va} = D_{va}^0 \left(\frac{T}{273} \right)^{1,8} \frac{P^0}{P} \quad (7.9)$$

sendo D_{va}^0 o valor do coeficiente de difusão a 273,16 K sob pressão atmosférica padrão (0,1013 MPa). O valor de D_{va} e, conseqüentemente de g_{va} , varia proporcionalmente com P, mas g'_{va} é independente da pressão (ver que na definição de g'_{va} , o valor de D_{va} está multiplicado por P). Por outro lado, se T varia, os valores de D_{va} e g_{va} aumentam

proporcionalmente a $T^{1,8}$, mas como na definição de g'_{va} há um termo T no denominador, seu valor varia proporcionalmente a $T^{0,8}$, significando uma variação com a temperatura menor do que ocorre com g_{va} . Por esses motivos, há uma preferência de se trabalhar com g'_{va} .

Verifica-se que a relação entre g'_{va} e g_{va} é:

$$g'_{va} = (g_{va} \cdot P) / RT \quad (7.10)$$

3.2 Circuito do fluxo de vapor d'água na transpiração; magnitude das condutâncias e/ou resistências

O circuito do fluxo de vapor d'água desde os sítios de evaporação até a atmosfera turbulenta pode ser representado, por um modelo de resistências (Figura 7.1). As resistências dos espaços intercelulares de ar e dos estômatos estão associadas em série, estando a resistência da cutícula em paralelo com elas. As três compõem a resistência foliar à difusão de vapor. Em série com essa resistência, ocorre a resistência da camada-limite (do ar) da folha.

A magnitude da resistência ou da condutância foliar (associação das resistências ou condutâncias dos espaços intercelulares de ar, dos estômatos e da cutícula) pode ser determinada experimentalmente por porometria. Com exceção da cutícula, pode-se estimar a ordem de grandeza das condutâncias e/ou resistências em cada segmento do caminho de fluxo, usando-se uma análise física e geométrica, que permite, também, visualizar quais são os fatores associados ao caminho de fluxo que afetam cada uma delas.

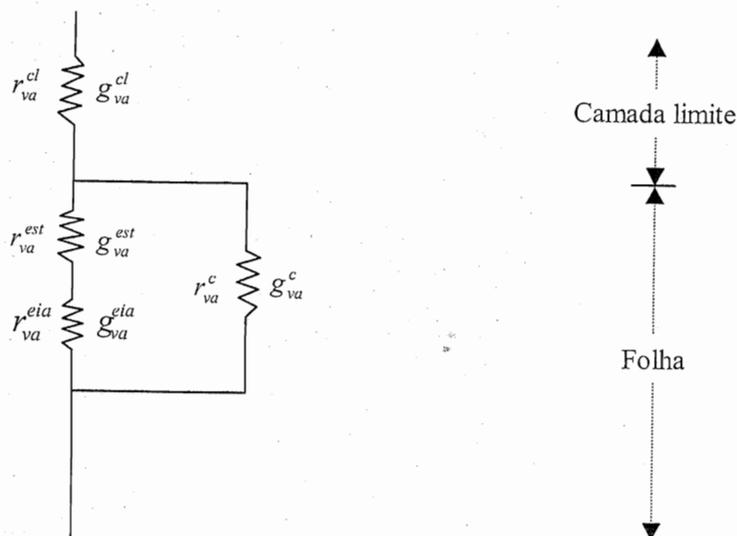


Figura 7.1. Representação das condutâncias (g_{va}) e resistências (r_{va}) ao fluxo de vapor d'água dos sítios de evaporação ao ar turbulento. e.i.a.= espaços intercelulares de ar; est=estômatos; cut=cutícula; cl=camada limite de ar.

3.2.1. Condutância e/ou resistência foliar à difusão de vapor

Usando as definições dadas pela equação 7.3, basta estimar o comprimento efetivo do caminho de fluxo nos espaços intercelulares de ar para se ter uma estimativa de g_{va}^{eia} ou r_{va}^{eia} . Embora tais espaços tenham forma irregular e dimensões diferentes entre espécies, pode-se adotar um comprimento efetivo variável entre 100 μm e 1 mm para eles (Nobel, 1999) e, adotando-se D_{va} a 20° C, são estimados valores de g_{va} com magnitudes entre 0,24 e 0,024 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ (240 e 24 $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente) ou r_{va}^{eia} entre 4,1 e 41,3 $\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$.

Os valores da resistência cuticular só podem ser obtidos a partir de medidas. Para plantas cultivadas, normalmente eles estão entre 2.500 a 10.000 $\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$ (g_{va} entre 0,4 e 0,1 $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$); para árvores entre 5.000 a 20.000 $\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$ (g_{va} entre 0,2 e 0,05 $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$); e para xerófitas entre 10.000 e 100.000 $\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$ (g_{va} entre 0,1 e 0,01 $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$).

A estimativa da magnitude da condutância ou da resistência dos estômatos é mais complicada, pelas particularidades do caminho de fluxo de vapor através deles.

A área total de estômatos (A_{est}) representa apenas uma pequena fração da área da folha (A_{folha}), como exemplificado na Tabela 7.1. A diminuição da área disponível ao fluxo nessa parte do caminho tem que ser considerada, mesmo porque a densidade de fluxo de vapor d' água (F_{va}) é expressa por *unidade de área* da folha. O valor de F_{va} pode ser expresso em unidades de massa de vapor por unidade de área foliar e de tempo. Assim, considerando os estômatos totalmente abertos e que todo o fluxo de vapor d' água das folhas passa por eles (considera-se proporcionalmente desprezível o fluxo pela cutícula nessa condição), pode-se escrever, em condições de equilíbrio dinâmico:

$$F_{va} \cdot A_{folha} = D_{va} \frac{\Delta C_{va}^{est}}{x_{est}} A_{est} \quad (7.11)$$

sendo ΔC_{va}^{est} a diferença de concentração de vapor d'água entre as extremidades dos estômatos e x_{est} a profundidade efetiva do poro, ou seja, a distância efetiva para o caminho de fluxo. Note-se que nessa equação os dois termos representam o fluxo de vapor no circuito, como pode ser demonstrado pelo uso de unidades do Sistema Internacional:

$$F_{va} \cdot A_{folha} \rightarrow \text{kg}\cdot\text{m}^{-2} (\text{folha})\cdot\text{s}^{-1} \cdot \text{m}^2 (\text{folha}) = \text{kg}\cdot\text{s}^{-1}$$

$$D_{va} \frac{\Delta C_{va}^{est}}{x_{est}} A_{est} = \text{m}^2\text{s}^{-1} \frac{\text{kg m}^{-3}}{\text{m}} \text{m}^2 = \text{kg s}^{-1}$$

Caso se queira expressar a *densidade de fluxo por unidade de área da folha* (F_{va}) basta dividir os dois termos da equação por A_{folha} ou, de modo análogo, isolar o valor de F_{va} na equação (7.11) resultando:

$$F_{va} = D_{va} \frac{\Delta C_{va}^{est}}{x_{est}} \frac{A_{est}}{A_{folha}} \quad (7.12)$$

O termo A_{est}/A_{folha} representa um ajuste para o efeito constritor dos estômatos e pode ser relacionado ao número deles por unidade de área de folha (n) e à área média de cada estômato (a_{est}):

$$A_{est}/A_{folha} = n \cdot a_{est} \quad (7.13)$$

Assim, a equação (7.11) torna-se:

$$F_{va} = D_{va} \frac{\Delta C_{va}^{est}}{x_{est}} n \cdot a_{est} \quad (7.14)$$

Os contornos de concentração de vapor em torno de um estômato estão representados na figura 7.2.

O padrão desses contornos introduz um problema na análise, por não se saber as concentrações exatas nas extremidades do poro e pelo fato de ser a profundidade efetiva do poro para cálculo do fluxo de vapor diferente da profundidade real. Demonstra-se que uma estimativa adequada da profundidade efetiva e da resistência ao fluxo é feita caso se considere uma correção adicional de "extremidades" a ser somada à profundidade real (uma boa discussão desse ponto é encontrada em Monteith e Unsworth, 1990). Algumas formas de cálculo de correção sugeridas são, por exemplo:

$$x_{est} = \delta_{est} + (\pi/2) \cdot r \quad (7.15)$$

$$x_{est} = \delta_{est} + r \quad (7.16)$$

onde δ_{est} é a profundidade real e r o raio médio de um poro estomático, aproximado para uma geometria circular. No caso de um poro elíptico pode-se adotar:

$$x_{est} = 0,9 [\delta_{est} + (\pi/2) \cdot s] \quad (7.17)$$

onde $s = s_1 (s_1/s_2)^{1/2}$, sendo s_1 e s_2 o maior e o menor eixo da elipse, respectivamente.

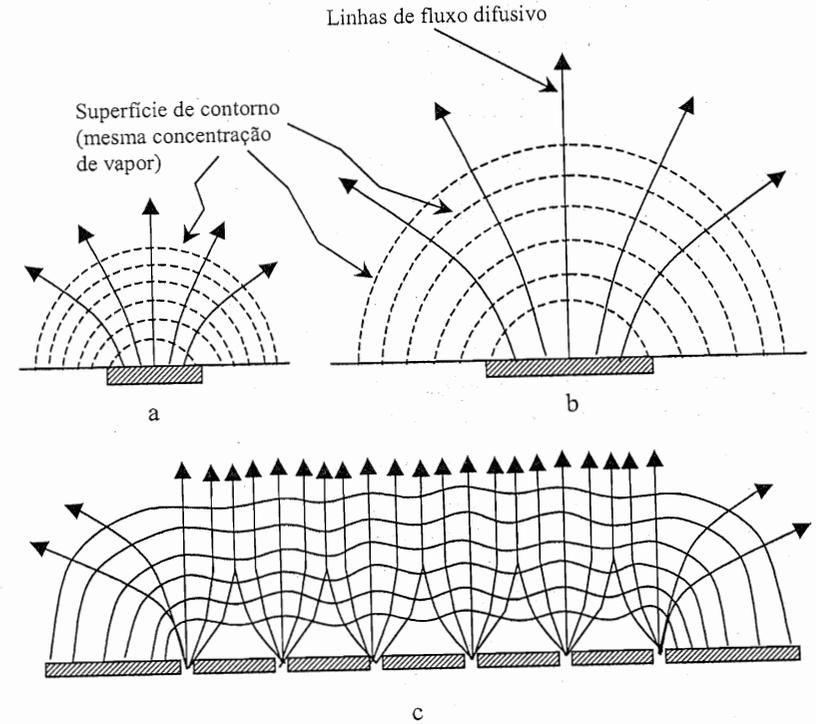


Figura 7.2. Representação esquemática das superfícies de concentração de vapor d'água em torno dos estômatos. a e b: linhas de contorno e de fluxo difusivo de vapor em ar calmo, para dois poros, sendo que a área do poro b é duas vezes maior que a de a; c: superfícies de contorno em ar calmo para uma epiderme, com efeito mútuo de linhas vizinhas de fluxo. (Fonte: Meidner e Mansfield, 1968).

O valor da condutância estomática pode ser calculado, então, por:

$$g_{va}^{est} = \frac{D_{va} \frac{A_{est}}{A_{folha}}}{x_{est}} = \frac{D_{va} \cdot n \cdot a_{est}}{x_{est}} \quad (7.18)$$

Um exemplo de magnitude de g_{va}^{est} para uma folha com A_{est}/A_{folha} igual a 0,02, profundidade do poro de a 10 μm e raio médio de 7 μm quando totalmente aberto, leva ao valor $2,71 \times 10^{-2} \text{ m.s}^{-1}$ (27,1

O termo A_{est}/A_{folha} representa um ajuste para o efeito constritor dos estômatos e pode ser relacionado ao número deles por unidade de área de folha (n) e à área média de cada estômato (a_{est}):

$$A_{est}/A_{folha} = n \cdot a_{est} \quad (7.13)$$

Assim, a equação (7.11) torna-se:

$$F_{va} = D_{va} \frac{\Delta C_{va}^{est}}{x_{est}} n \cdot a_{est} \quad (7.14)$$

Os contornos de concentração de vapor em torno de um estômato estão representados na figura 7.2.

O padrão desses contornos introduz um problema na análise, por não se saber as concentrações exatas nas extremidades do poro e pelo fato de ser a profundidade efetiva do poro para cálculo do fluxo de vapor diferente da profundidade real. Demonstra-se que uma estimativa adequada da profundidade efetiva e da resistência ao fluxo é feita caso se considere uma correção adicional de "extremidades" a ser somada à profundidade real (uma boa discussão desse ponto é encontrada em Monteith e Unsworth, 1990). Algumas formas de cálculo de correção sugeridas são, por exemplo:

$$x_{est} = \delta_{est} + (\pi/2) \cdot r \quad (7.15)$$

$$x_{est} = \delta_{est} + r \quad (7.16)$$

onde δ_{est} é a profundidade real e r o raio médio de um poro estomático, aproximado para uma geometria circular. No caso de um poro elíptico pode-se adotar:

$$x_{est} = 0,9 [\delta_{est} + (\pi/2) \cdot s] \quad (7.17)$$

onde $s = s_1 (s_1/s_2)^{1/2}$, sendo s_1 e s_2 o maior e o menor eixo da elipse, respectivamente.

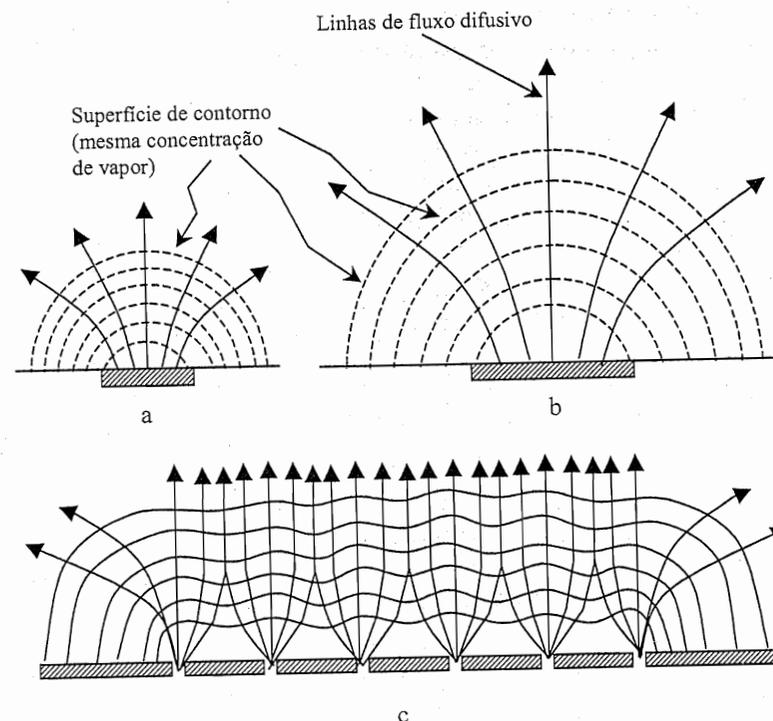


Figura 7.2. Representação esquemática das superfícies de concentração de vapor d'água em torno dos estômatos. **a e b**: linhas de contorno e de fluxo difusivo de vapor em ar calmo, para dois poros, sendo que a área do poro **b** é duas vezes maior que a de **a**. **c**: superfícies de contorno em ar calmo para uma epiderme, com efeito mútuo de linhas vizinhas de fluxo. (Fonte: Meidner e Mansfield, 1968).

O valor da condutância estomática pode ser calculado, então, por:

$$g_{va}^{est} = \frac{D_{va} \frac{A_{est}}{A_{folha}}}{x_{est}} = \frac{D_{va} \cdot n \cdot a_{est}}{x_{est}} \quad (7.18)$$

Um exemplo de magnitude de g_{va}^{est} para uma folha com A_{est}/A_{folha} igual a 0,02, profundidade do poro de a 10 μm e raio médio de 7 μm quando totalmente aberto, leva ao valor $2,71 \times 10^{-2} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (27,1

mm.s⁻¹), equivalente à resistência de 36,9 s.m⁻¹, calculado pelas equações acima para temperatura de 20°C.

Na folha, a resistência estomática é maior do que a dos espaços intercelulares. Quando os estômatos estão totalmente abertos, o fluxo de vapor ocorre predominantemente por eles, pois apresentam uma resistência menor do que a via cuticular. Como a resistência estomática é variável em função da regulação da abertura dos estômatos, em boa parte das condições de ocorrência de fluxo ela se torna muito importante no controle da transpiração. A resistência cuticular passa a ter efeito importante sobre o valor do fluxo quando os estômatos diminuem drasticamente sua abertura, de maneira que sua resistência atinge valores de magnitude igual ou superior à própria resistência cuticular.

Em geral, os valores mínimos de resistência foliar à difusão de vapor (estômatos totalmente abertos) nas diferentes espécies variam entre 40 s.m⁻¹ a 500 s.m⁻¹ para as mesófitas, enquanto que em árvores e em xerófitas são maiores. Em plantas hidrófitas são encontrados valores menores que 40 s.m⁻¹ em certas circunstâncias. A condutância difusiva da folha varia ao longo de um dia, em função de condições de demanda atmosférica e da disponibilidade hídrica no solo, como será visto no capítulo sobre balanço hídrico das plantas.

3.2.2. Condutância e/ou resistência da camada limite da folha

O fluxo de um fluido fica modificado quando ele interage com uma superfície. Na passagem do ar sobre uma folha plana, por exemplo, o fluxo de ar, não necessariamente turbulento na origem, passa a turbulento, mas em uma camada adjacente muito próxima à folha ("sub-camada laminar") ele pode ser considerado paralelo à superfície da folha, de modo que nessa sub-camada o processo de transporte de vapor d'água pode ser tratado como difusão molecular, sendo aplicável a 1ª lei de Fick (figura 7.3).

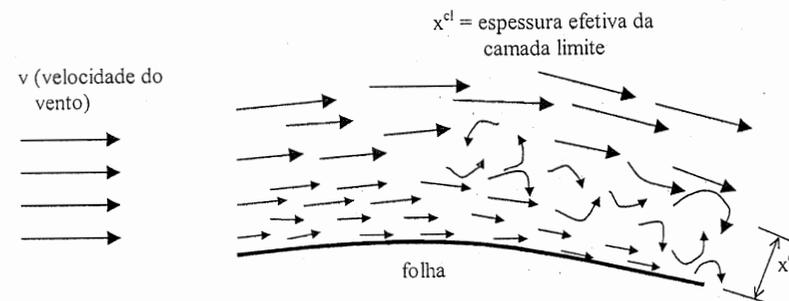


Figura 7.3. Esquema da modificação de um fluxo originalmente não-turbulento sobre uma folha. (Modificada de Nobel, 1999).

A figura 7.3 mostra que somente é possível trabalhar com uma espessura efetiva nos cálculos teóricos do valor de fluxo de difusão de vapor, visto que a espessura real da camada-limite varia ao longo da dimensão da folha.

A espessura efetiva x_{cl} é função das dimensões da folha e da velocidade do vento. O seu valor pode ser estimado aproximadamente por equações empíricas, obtidas experimentalmente, como por exemplo:

$$X_{cl} = K \cdot (l/v)^{1/2} \quad (7.19)$$

sendo K um coeficiente de proporcionalidade; l é o comprimento da folha (m) na direção efetiva do vento e v é a velocidade do vento (m.s⁻¹) (turbulento). A teoria prevê um valor de 6,0 para K , mas os valores no ar ambiente experimentais são menores. Gates (1980) propõe o valor 3,7 e Nobel (1999) o valor 4,0 para K , sendo que nesses casos, x_{cl} é expressa em mm. Do mesmo modo o expoente da equação 7.19 pode ter valores de 0,5 e 0,7.

Verifica-se, pois, que a espessura efetiva da camada limite aumenta com a dimensão da folha e diminui com o aumento de v . Adotando, por exemplo uma velocidade do vento de 2,78 m.s⁻¹ sobre uma folha de 10 cm de comprimento na direção efetiva do fluxo de ar, pode-se estimar a 20°C que:

$$g_{va}^{cl} = \frac{D_{va}}{x^{cl}} = \frac{2,42 \cdot 10^{-5} (\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1})}{4,0 \sqrt{\frac{0,1}{2,78}} \cdot 10^{-3} (\text{m})} = 0,032 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} = 32 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$$

ou, em resistência equivalente:

$$r_{va}^{cl} = 31,2 \text{ s} \cdot \text{m}^{-1}$$

A magnitude da resistência difusiva da camada-limite depende, pois, da velocidade do vento, das dimensões da folha e da temperatura. Sua importância relativa, comparada com a resistência difusiva da folha, é variável em função desses fatores, podendo ter grande influência sobre o fluxo de vapor.

3.3. Magnitude dos fluxos de vapor d'água de uma folha

3.3.1. Modelo para estudo quantitativo do fluxo de vapor da folha para a atmosfera

Neste item, discutir-se-á o modelo de resistências da figura 7.1, para ilustrar o aspecto quantitativo de difusão de vapor d'água de uma folha. O modelo de resistências permite explicar as magnitudes dos fluxos de vapor d'água das folhas encontrados na natureza e discutir os fatores da própria folha e da atmosfera adjacente a ela que afetam a transpiração. Apesar da possibilidade da determinação experimental das condutâncias à difusão de vapor da folha, de sua camada-limite e dos fluxos de vapor d'água das plantas, o modelo de difusão é útil e didático para o entendimento do processo de perda de água, além de ser usado, por exemplo, como base para determinações porométricas.

Dentro de uma folha o fluxo de vapor pode ter uma certa variação espacial, mas por simplicidade considerar-se-á que ele ocorre em equilíbrio dinâmico desde os sítios de evaporação até o ar turbulento, permitindo escrever:

$$F_{va} = g_{va}^{total} \cdot \Delta C_{va}^{total} = g_{va}^f \cdot \Delta C_{va}^f = g_{va}^{cl} \cdot \Delta C_{va}^{cl} \quad (7.20)$$

ou, caso se use resistências:

$$F_{va} = \frac{\Delta C_{va}^{total}}{r_{va}^{total}} = \frac{\Delta C_{va}^f}{r_{va}^f} = \frac{\Delta C_{va}^{cl}}{r_{va}^{cl}} \quad (7.21)$$

sendo F_{va} a densidade de fluxo de vapor d'água, expressa em massa por unidade de área de uma face da folha e por unidade de tempo; g_{va}^{total} , g_{va}^f e g_{va}^{cl} são, respectivamente, as condutâncias difusivas total, da folha e da camada-limite de ar da folha enquanto r_{va}^{total} , r_{va}^f e r_{va}^{cl} são, respectivamente, resistências difusivas dessas partes do caminho de fluxo. Os termos ΔC_{va} representam as diferenças de concentração de vapor entre as extremidades das partes do caminho de fluxo, sendo a concentração expressa em massa de vapor por unidade de volume do ar ("umidade absoluta").

A densidade de fluxo de vapor d'água pode, também, ser expressa em função das diferenças de fração molar do vapor d'água do ar (N_{va}), utilizando a definição de g'_{va} :

$$F_{va} = g_{va}^{total} \cdot \Delta N_{va}^{total} = g_{va}^f \cdot \Delta N_{va}^f = g_{va}^{cl} \cdot \Delta N_{va}^{cl} \quad (7.22)$$

sendo F_{va} expresso em número de moles de vapor d'água por unidade de área foliar e de tempo.

Valores aproximados da pressão atmosférica em função da altitude para latitudes médias e temperatura de 21°C são mostrados na Tabela 7.3 e podem ser adotados no cálculo de N_{va} .

Tabela 7.3. Valores médios aproximados de pressão atmosférica (P) para latitudes médias no verão em função da altitude h.

h(m)	0	100	200	300	500	600	700	900	2000
P(kPa)	101,3	100,1	97,8	95,6	94,5	93,4	91,3	90,3	80,4

No uso do modelo em analogia com um circuito elétrico é preciso considerar como ocorrem as associações das resistências/condutâncias

em folhas hipostomáticas e nas anfistomáticas. Isso é importante não somente para o uso adequado do modelo, mas também no cálculo correto da resistência difusiva de folhas (principalmente nas anfistomáticas) quando são feitas medidas através de porometria por difusão de vapor.

a) Folhas hipostomáticas

A resistência da folha à difusão de vapor r_{va} nesse caso será, por analogia com um circuito de resistores elétricos:

$$r_{va}^f = \frac{(r_{va}^{eia} + r_{va}^{est}) \cdot r_{va}^c}{r_{va}^{eia} + r_{va}^{est} + r_{va}^c} \quad (7.23)$$

No caso dos estômatos estarem abertos, a soma $r_{va}^{eia} + r_{va}^{est}$ é muito menor que o valor da resistência cuticular, de modo que a equação (7.23) pode ser aproximada para:

$$r_{va}^f \cong r_{va}^{eia} + r_{va}^{est} \quad (7.24)$$

A resistência difusiva total r_{va}^{total} , será:

$$r_{va}^{total} = r_{va}^{folha} + r_{va}^{Cl} \quad (7.25)$$

Caso sejam utilizadas condutâncias, tem-se:

$$g_{va}^f = \frac{g_{va}^{eia} \cdot g_{va}^{est}}{g_{va}^{eia} + g_{va}^{est}} + g_{va}^c \quad (7.26)$$

b) Folhas anfistomáticas

Considerando-se as resistências e condutâncias difusivas da face superior da folha representadas pelo sobrescrito *s* e as da face inferior por *i*, tem-se para uma associação em paralelo e ignorando-se o efeito da cutícula:

$$r_{va}^{total} = \frac{(r_{va}^{fi} + r_{va}^{Cl}) (r_{va}^{fs} + r_{va}^{Cl})}{r_{va}^{fi} + r_{va}^{Cl} + r_{va}^{fs} + r_{va}^{Cl}} \quad (7.27)$$

3.3.2. Exemplo de aplicação

Suponha uma folha de cafeeiro (hipostomática) com temperatura de 25°C, plenamente exposta à radiação solar, num momento em que a temperatura e a umidade relativa do ar (camada turbulenta) são, respectivamente, 20°C e 60%. A medida do potencial da água na folha indicou -1,0 MPa e a da condutância difusiva da folha 5 mm.s¹. Desprezando uma possível perda de vapor por fluxo decorrente do gradiente térmico entre a folha e o ar e considerando um local com altitude de 600 m, calcular a densidade de fluxo de vapor d'água e a variação de concentração de vapor ao longo do caminho de fluxo das folhas ao ar. Usar dimensão da folha de 10 cm e $v=1$ m.s⁻¹.

a) Cálculo da concentração e da fração molar de vapor d'água no ar turbulento:

A concentração de vapor ("umidade atual" ou "absoluta") na atmosfera turbulenta (C_{va}^{at}), pode ser determinada pela equação (é a mesma equação 3.5, aqui transcrita com unidades de P em kPa):

$$C_{va}^{a.t.} = \frac{2165 \cdot e_a}{t + 273} \quad (\text{g} \cdot \text{m}^{-3}) \quad (7.28)$$

na qual *t* é a temperatura (em °C) e P_{va} é a pressão atual de vapor (em kPa), calculada a partir da umidade relativa e da pressão saturante de vapor d'água (P_{va}^0). O valor de P_{va}^0 pode ser calculado pela equação de Tetens:

$$e_s = 0,6105 \cdot 10^{\frac{7,5 \cdot t}{237,3+t}} \quad (7.29)$$

na qual e_s é dada em kPa e *t* em °C. No caso:

$$e_s = 2,337 \text{ kPa}$$

Portanto,

$$UR\% = \left(\frac{e_a}{e_s} \right) 100$$

$$e_a = 0,6 \cdot 2,334 = 1,400 \text{ kPa}$$

Aplicando o valor de e_a na equação 7.28, tem-se:

$$C_{va}^{a.t.} = \frac{2165 \cdot 1,4}{293,16} = 10,35 \text{ g.m}^{-3}$$

A fração molar de vapor d'água no ar (N_{va}^{at}) é calculada por:

$$N_{va}^{at} = e_a / P_{at} = 1,4 / 94,5 = 0,0148$$

b) *Cálculo da concentração e da fração molar do vapor d'água do ar em equilíbrio com os poros das paredes celulares (sítios de evaporação, interior da folha).*

A pressão de vapor d'água em equilíbrio nesse ponto pode ser calculada a partir do potencial da água da folha, considerando-se a água em equilíbrio em toda a folha:

$$-1,0 = \frac{8,134 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \cdot \text{MPa} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1} \cdot 298 \text{ K} \cdot \ln \frac{e_a}{e_s}}{-1,805 \cdot 10^{-5} \text{ m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}}$$

Portanto,

$$e_a / e_s = 0,9927$$

$$e_s = 0,6105 \cdot 10^{(7,5 \cdot 25) / (237,3 + 25)} = 3,166 \text{ kPa}$$

$$e_a = 0,9927 \cdot 3,166 = 3,143 \text{ kPa}$$

A concentração de vapor do ar em equilíbrio com a parede celular será:

$$C_{va}^{pc} = \frac{2165 \cdot 3,143}{25 + 273} = 22,83 \text{ g.m}^{-3}$$

Ou, em fração molar

$$N_{va} = e_a / P_{at} = 3,139 / 94,5 = 0,033$$

c) *Cálculo da densidade de fluxo de vapor d'água.*

Para determinar F_{va} é necessário ainda calcular g_{va} , para se ter g_{va}^{total} . A espessura efetiva da camada limite (equação 7.19) será:

$$X^{cl} = 4,0 \sqrt{\frac{(0,10 \text{ m})}{(1,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1})}} = 1,265 \text{ mm} = 1,265 \cdot 10^{-3} \text{ m}$$

A condutância da camada-limite terá o seguinte valor, a partir de D_{va} calculado para a temperatura de 25° C (considerando-se que a camada limite tem, por aproximação, a temperatura da folha) e pressão atmosférica de 0,0945 MPa:

$$g_{va}^{cl} = D_{va} / X^{cl} = 2,68 \cdot 10^{-5} / 1,265 \cdot 10^{-3} = 2,12 \cdot 10^{-2} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} = 21,2 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$$

A condutância total g_{va}^{total} será:

$$g_{va}^{total} = \frac{5,0 \cdot 10^{-3} \cdot 2,12 \cdot 10^{-2}}{5,0 \cdot 10^{-3} + 2,12 \cdot 10^{-2}} = 4,05 \cdot 10^{-3} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} = 4,05 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$$

O valor de F_{va} é calculado por:

$$F_{va} = (4,05 \cdot 10^{-3} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}) (22,81 - 10,34 \text{ .m}^{-3}) = 0,0504 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

Ou, expresso em termos de moles:

$$F_{va} = 0,0504 \text{ g.m}^{-2}.\text{s}^{-1} / 18 \text{ g.mol}^{-1} = 0,0028 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1} = 2,80 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$$

Observação: o valor de F_{va} expresso em $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pode ser determinado, também, pelo uso de g_{va}^{total} :

$$g_{va}^{total} = g_{va}^{total} \cdot P_{at} / RT = \frac{(4,05 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1})(94,5 \text{ kPa})}{(8,31 \cdot 10 \text{ m}^3 \cdot \text{kPa.mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1})(298 \text{ K})}$$

$$g_{va}^{total} = 0,154 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1} = 154 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$$

Assim:

$$F_{va} = 154 (0,0330 - 0,0148) = 2,80 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$$

De modo análogo, pode-se chegar aos valores de g_{va}^{total} (ou g_{va}^{total}), g_{va}^{eia} (ou g_{va}^{eia}) e g_{va}^f (ou g_{va}^f) a partir das medições de fluxo de vapor d' água de uma folha, da concentração de vapor d' água do ar em equilíbrio com ela e da velocidade do vento.

d) *Variação da concentração de vapor ao longo do caminho de fluxo.*

Usando a equação (7.20) e os valores de g_{va} para cada parte do caminho de fluxo pode-se determinar as variações de concentração de vapor d'água em cada um deles. Para isso, assumamos no exemplo da folha de cafeeiro, que g_{va}^{cut} é desprezível e que g_{va}^{eia} é igual 10^{-1} m.s^{-1} . Assim, o valor de g_{va}^{est} calculado a partir da equação 7.26, será:

$$5 \cdot 10^{-3} = (10^{-1} \cdot g_{va}^{est}) / (10^{-1} + g_{va}^{est})$$

$$g_{va}^{est} = 5,264 \cdot 10^{-3} \text{ m.s}^{-1} = 5,264 \text{ mm.s}^{-1}$$

Aplicando os valores de condutâncias na equação (7.20) vem:

$$0,0504 = 10^{-1} \cdot \Delta C_{va}^{eia} = 5,264 \cdot \Delta C_{va}^{est} = 1,9 \cdot 10^{-2} \cdot \Delta C_{va}^{cl}$$

ou

$$\Delta C_{va}^{eia} = 0,504 \text{ g.m}^{-3}$$

$$\Delta C_{va}^{est} = 9,574 \text{ g.m}^{-3}$$

$$\Delta C_{va}^{cl} = 2,653 \text{ g.m}^{-3}$$

Como esperado, a maior variação na concentração de vapor ocorre entre as extremidades inferior e superior do poro estomático, por estar nessa parte a maior resistência ao fluxo. Assim, começando pela concentração média esperada na parede celular ($22,81 \text{ g.m}^{-3}$), as concentrações de vapor ao longo do caminho podem ser representadas esquematicamente pela Figura 7.4.

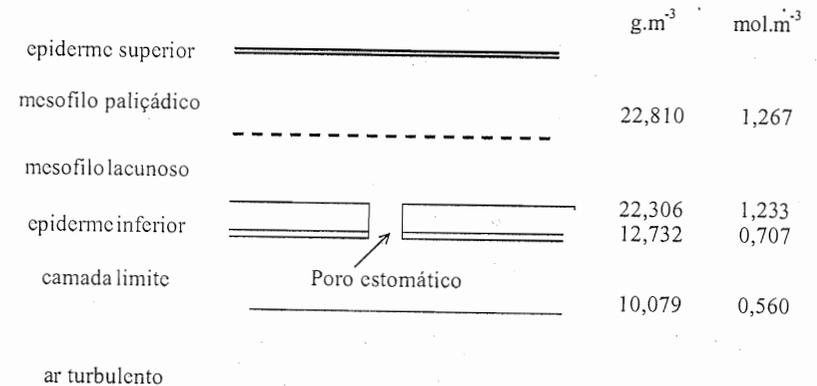
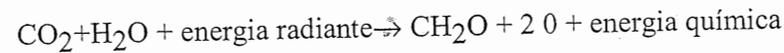


Figura 7.4. Representação esquemática da variação de concentração de vapor d'água nas extremidades das diferentes partes do caminho de fluxo, desde os sítios de evaporação no mesofilo paliçádico até o ar turbulento, no caso do exemplo com cafeeiro.

4. ASPECTOS QUANTITATIVOS DO FLUXO DE CO₂ ENTRE A ATMOSFERA E AS FOLHAS

4.1. Tipos de metabolismo de assimilação de carbono pelas plantas

Retome-se a equação geral da fotossíntese:



Como discutido no Capítulo I, o processo fotossintético é complexo, sendo composto de vários estágios individuais que ocorrem de forma acoplada. Esses estágios são mostrados de maneira esquemática na figura 7.5.

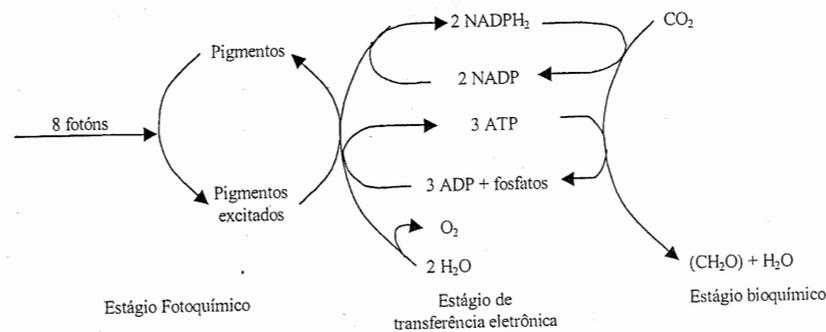


Figura 7.5. Esquema simplificado dos estágios do processo fotossintético. (Fonte: Nobel, 1999).

Verifica-se que no estágio fotoquímico ocorre a absorção de fótons pelos pigmentos fotossintéticos (localizados nos grana dos cloroplastos), que se tornam excitados e doam elétrons. Em média são absorvidos 8 fótons para cada molécula de CO₂ fixada ou de O₂ liberada. Esses elétrons são transferidos através de diversos tipos de moléculas de compostos, levando à formação de trifosfato de adenosina (ATP) a partir do difosfato de adenosina (ADP) e fosfato, e à redução do difosfato de nicotinamida (NADP) em NADPH₂. A formação de ATP significa o primeiro passo de transformação de energia luminosa

em energia química, enquanto o NADPH₂ atua para reduzir o CO₂ a carboidrato, ambos utilizados em reações subsequentes. O estágio bioquímico refere-se à aquisição de CO₂ e ao seu transporte até os sítios de carboxilação, para formação de carboidratos.

As figuras 7.6, 7.7 e 7.8 mostram de uma forma esquemática e simplificada os tipos principais de metabolismo da carboxilação encontrados nas plantas superiores. A figura 7.6 refere ao metabolismo C₃.

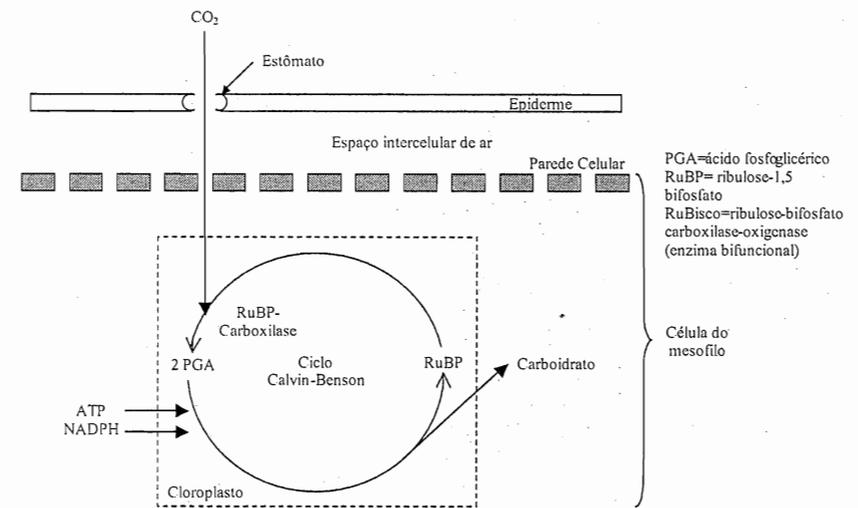


Figura 7.6. Esquema simplificado da assimilação de CO₂ e metabolismo de fixação do carbono em plantas C₃.

Um grupo numeroso de plantas, que inclui muitas espécies de interesse agrônomo como trigo, arroz, feijoeiro, cafeeiro, etc., apresenta metabolismo do tipo C₃, assim denominado porque o primeiro produto estável identificado na carboxilação, o ácido fosfoglicérico (ou o sal glicerato 3-fosfato) possui 3 átomos de carbono na molécula, formado pela carboxilação de ribulose-1,5 bifosfato (RuBP, com 5 C), com intervenção da enzima ribulose-1,5 bifosfato carboxilase-oxigenase (*rubisco*) que tem atuação funcional dupla, atuando nesse caso com sua ação carboxilase.

O segundo grupo possui metabolismo C₄ (Figura 7.7), apresentando duas carboxilações sucessivas. A primeira ocorre nas células do mesofilo com formação de produtos com 4 átomos de C na molécula (ácido oxalacético/oxalacetato; ácido málico/malato ou ácido pirúvico/piruvato) a partir do CO₂ atmosférico e fosfoenol - piruvato (PEP), com intervenção da enzima PEP-carboxilase. Dependendo da espécie, predomina a formação de malato ou piruvato. A segunda carboxilação ocorre nas células do parênquima perivascular (bainha vascular), a qual é uma estrutura característica de folhas de plantas C₄, utilizando CO₂ interno proveniente da descarboxilação dos compostos com 4 átomos de C, sob a ação da *rubisco*, que nesse caso atua em sua forma carboxilase. Nesse grupo situam-se algumas gramíneas de origem tropical e de interesse agrícola como a cana-de-açúcar, o milho e o sorgo, além de espécies das famílias *Ciperaceas* e *Chenopodiaceas*.

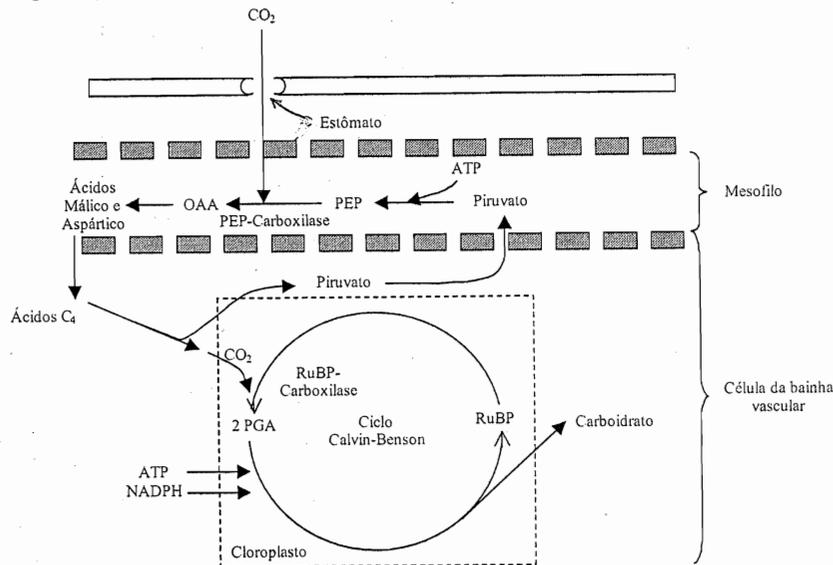
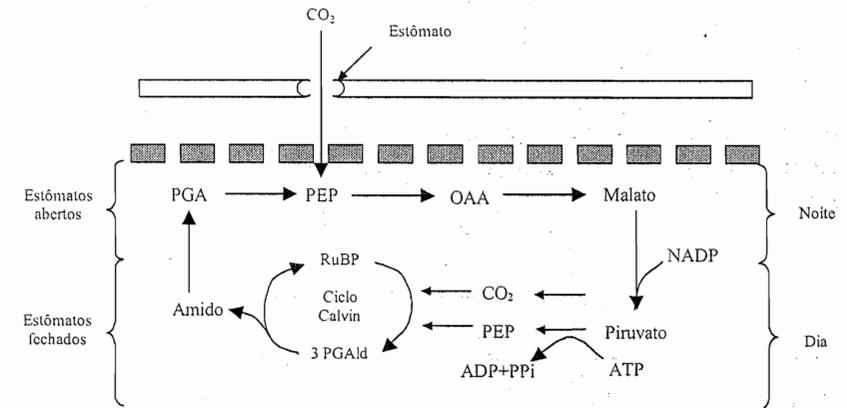


Figura 7.7. Esquema simplificado da assimilação de CO₂ e do metabolismo de fixação do carbono em plantas C₄.

O terceiro grupo é constituído pelas plantas CAM, iniciais em inglês de metabolismo ácido das crassuláceas, representado por essa família e por espécies de bromeliáceas, cactáceas, agaváceas, euforbiáceas e orquidáceas (Figura 7.8). O abacaxi, por exemplo,

enquadra-se nesse grupo. A característica fisiológica diferencial desse mecanismo em relação aos anteriores é a possibilidade de fechamento diurno e de abertura noturna dos estômatos. Nesse caso a aquisição do CO₂ ocorre à noite, com acúmulo de composto orgânico (malato) que servirá de fonte de C para a fotossíntese durante o período diurno. Parte das espécies desse grupo tem ação CAM permanente, enquanto que outras apresentam o mecanismo C₃, desenvolvendo as características CAM sob determinadas condições ambientais (seca, salinidade, etc.).



PEP=3 fosfoenolpiruvato; OAA=ácido oxalacético; 3PGAld=3 fosfogliceraldeído

Figura 7.8. Esquema simplificado da assimilação de CO₂ e metabolismo de fixação do carbono em plantas CAM.

A classificação das espécies nos grupos depende, portanto, de características anatômicas e bioquímicas. A anatomia "kranz" é característica de plantas C₄, mas há espécies C₃ que também a possuem. Há espécies com características tanto de plantas C₃ como de C₄, sendo classificadas como intermediárias. Maiores detalhes sobre o assunto deste item podem ser encontrados em Pimentel (1998), incluindo-se aspectos ecofisiológicos e ambientais relacionados.

4.2. Fluxos de CO₂ entre as folhas e a atmosfera

Para se estudar os fluxos e o balanço de CO₂ em uma folha, é necessário levar em conta tanto a fotossíntese, que consome CO₂, como a respiração e a fotorrespiração, que o liberam. A fotossíntese ocorre

nos cloroplastos, a respiração envolve a mitocôndria e a fotorrespiração os peroxissomos. Ambos os tipos de respiração utilizam como substrato os produtos da fotossíntese e o oxigênio (figuras 7.9 e 7.10).

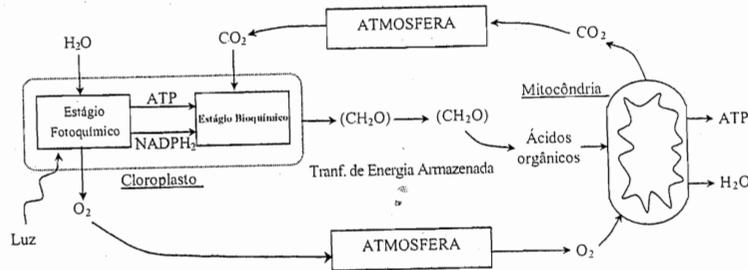


Figura 7.9. Ciclos de CO₂ e O₂ em uma célula, envolvidos na fotossíntese e na respiração (esquema simplificado). (Modificada, com base em Hall e Rao, 1980).

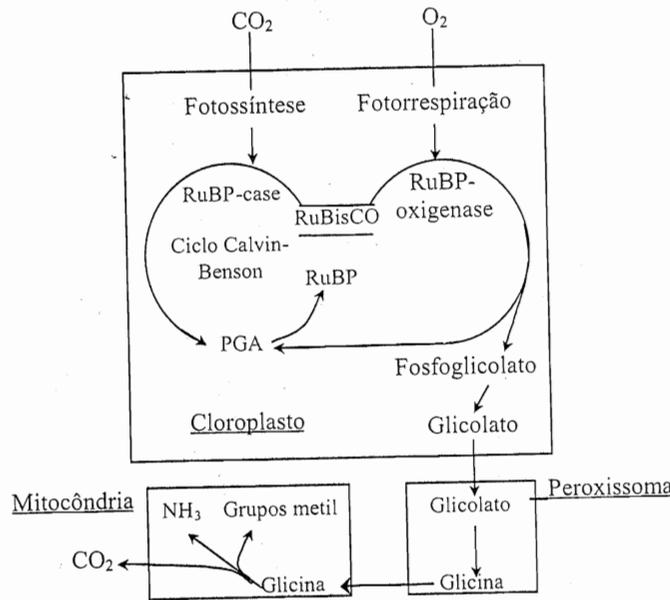


Figura 7.10. Esquema simplificado da fotossíntese e da fotorrespiração. A enzima RuBisCO (ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase) desempenha papel importante, pois ela pode interagir com o CO₂, levando ao ramo da fotossíntese, ou com o O₂, levando ao ramo metabólico da fotorrespiração. RuBP e PGA são, respectivamente, a ribulose-bifosfato e o ácido fosfoglicérico. Adaptado, com simplificação, de Nobel (1999).

Nas plantas C₄ a fotorrespiração é desprezível, pois devido à alta concentração de CO₂ nas células da bainha vascular, a RUBP-carboxilase "domina" RUBP-oxigenase. Nos outros grupos, a respiração no escuro representa em média 5% e a fotorrespiração entre 20 a 60% (média 30%) do CO₂ total assimilado.

A densidade de fluxo de CO₂ do ar turbulento aos cloroplastos representa a taxa bruta "verdadeira" de fotossíntese por unidade de área da folha ($F_{CO_2}^{FS}$). A densidade de fluxo líquido para o interior de uma folha (F_{CO_2}) representa a taxa de assimilação líquida de CO₂, também denominado de taxa "aparente" de fotossíntese (por unidade de área da folha) e está relacionada, em condições de equilíbrio dinâmico, ao valor de $F_{CO_2}^{FS}$ e da taxa (densidade de fluxo) de CO₂ liberado pela respiração e fotorrespiração ($F_{CO_2}^{R+FR}$) pela expressão:

$$F_{CO_2} = F_{CO_2}^{FS} - F_{CO_2}^{R+FR} \quad (7.30)$$

sendo as densidades de fluxo de CO₂ expressas em $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, ou $\text{mgCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, ou $\text{mgCO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$. Dependendo do interesse pode-se expressar, também, em $\text{kg CO}_2\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$.

4.3. Resistências/conduâncias aos fluxos de CO₂

Os fluxos de CO₂ entre ar e folha podem ser estudados usando a analogia com um circuito de resistências elétricas, de maneira idêntica ao tratamento de fluxo de vapor d'água. Entretanto, o tratamento para o CO₂ é mais complicado porque a via de fluxo é mais complexa, envolvendo não somente a difusão desse gás no ar externo e no interior da folha, mas também sua difusão num meio aquoso desde a parede celular até o cloroplasto, com liberação de CO₂ pela respiração e fotorrespiração.

4.3.1. Condutâncias/resistências difusivas na parte gasosa

Considerando desprezível o transporte através da cutícula, o CO₂ difunde-se do ar turbulento até as interfaces ar-líquido, passando pela camada limite de ar, pelos estômatos e pelos espaços intercelulares de ar. O tratamento físico é idêntico ao utilizado no transporte de vapor d'água da folha ao ar, derivando-se a expressão de fluxo de CO₂ a partir da 1ª lei de Fick e definindo-se as condutâncias e resistências à difusão do CO₂ nessas partes do caminho de fluxo. Sendo $g_{CO_2}^{gas}$ a condutância da via gasosa à difusão do gás, tem-se:

$$F_{CO_2} = D_{CO_2}^{ar} \cdot \Delta C_{CO_2} / \Delta x^{gas} = g_{CO_2}^{gas} \cdot \Delta C_{CO_2} \quad (7.31)$$

sendo $D_{CO_2}^{ar}$ o coeficiente de difusão do CO₂ no ar e Δx^{gas} a distância efetiva dessa parte do caminho de fluxo. Os valores de $D_{CO_2}^{ar}$, do mesmo modo que os de D_{va}^{ar} , variam com a temperatura e a pressão do ar; a tabela 7.4 mostra esses valores para diferentes temperaturas e à pressão de 0,1013 MPa.

Tabela 7.4. Coeficientes de difusão do CO₂ no ar (D_{CO_2}) para diferentes temperaturas, à pressão de 0,1013 MPa.

t(°C)	0	10	20	30	40
D_{CO_2} (m ² .s ⁻¹)	$1,33 \cdot 10^{-5}$	$1,42 \cdot 10^{-5}$	$1,51 \cdot 10^{-5}$	$1,60 \cdot 10^{-5}$	$1,70 \cdot 10^{-5}$

Quando se compara os valores de $D_{CO_2}^{ar}$ com os de D_{va}^{ar} a mesma temperatura (tabelas 7.2 e 7.4), verifica-se que:

$$D_{va}^{ar} / D_{CO_2}^{ar} = 1,60 \quad (7.32)$$

Isso ocorre porque esses coeficientes relacionam-se de modo inversamente proporcional à raiz quadrada de massas moleculares dos compostos envolvidos. Assim, sabendo-se que a condutância à difusão de um gás é a relação entre o coeficiente de difusão e a distância efetiva

percorrida pelo gás e considerando-se que essa distância é igual para o vapor d'água e o dióxido de carbono na parte gasosa do caminho, é fácil verificar usando a relação 7.32 que:

$$\frac{g_{va}^{total}}{g_{CO_2}^{gas}} = 1,60 \quad (7.33)$$

Essa relação mostra que a condutância à difusão de vapor d'água da folha (espaços intercelulares de ar e estômatos) e da camada limite é maior que a condutância à difusão de CO₂ na mesma via. O valor 1,60 é teórico e é usado na prática para a estimativa da condutância à difusão do CO₂ na parte gasosa da via de fluxo, a partir da determinação da condutância à difusão do vapor d'água. Como nem sempre o transporte através da camada limite é por difusão molecular pura, a relação acima pode fugir do valor 1,60 e tem-se sugerido a adoção do valor 1,37.

Todo o tratamento feito quando se discutiu transporte de vapor d'água na folha, mostrando os fatores que afetam os valores das condutâncias e resistências à difusão do vapor d'água tanto em cada parte (camada limite, estômatos e espaços intercelulares de ar), quanto no caminho inteiro de transporte, pode ser aplicado ao transporte de CO₂. Os valores podem ser expressos em m.s⁻¹ no Sistema Internacional de unidades, sendo a densidade de fluxo de CO₂ expressa em moles por unidade de área da folha e de tempo, desde que a diferença de concentração de CO₂ seja expressa em moles por unidade de volume:

$$J_{CO_2} = g_{CO_2} \cdot \Delta C_{CO_2} \Rightarrow (m.s^{-1}) (mol m^{-3}) \Rightarrow mol.m^{-2}.s^{-1}$$

Quando se trabalha com diferenças de fração molar de CO₂, os valores de condutância são expressos no SI em mol.m⁻².s⁻¹ (ver o tratamento equivalente para vapor d'água).

Com base nos valores de condutância máxima e resistência mínima à difusão de vapor determinados no capítulo de transporte de água, pode-se estimar a ordem de grandeza dos valores de condutância à difusão de CO₂ na camada -limite, estômatos e espaços intercelulares de ar (Tabela 7.5).

Tabela 7.5. Exemplos de valores de condutâncias máximas ($g^{cl}_{CO_2}$ e $g' g^{cl}_{CO_2}$) da camada-limite, estômatos ($g^{est}_{CO_2}$ e $g' g^{est}_{CO_2}$) e espaços intercelulares de ar, com os respectivos valores mínimos de resistência (r_{CO_2} e r'_{CO_2}).

	g_{CO_2} ($m.s^{-1}$)	g'_{CO_2} ($mol.m^{-2}.s^{-1}$)	r_{CO_2} ($s.m^{-1}$)	r'_{CO_2} ($s.m^{-2}.mol^{-1}$)
Camada-limite	0,019	0,78	52,6	1,29
Estômatos	0,004	0,16	25,0	6,12
espaços intercelulares	0,015 a 0,15	0,61 a 6,1	6,6 a 67,0	0,16 a 1,64

4.3.2. Condutâncias/resistências difusivas no mesofilo

Em condições experimentais, a condutância e a resistência do mesofilo ao transporte de CO₂ são determinadas por diferença entre a condutância (ou resistência) total ao fluxo e a condutância (ou resistência) do meio gasoso ($g^{gas}_{CO_2}$ ou $r^{gas}_{CO_2}$). No caso da resistência, por exemplo, sabe-se que $r^{total}_{CO_2} = r^{gas}_{CO_2} + r^{mes}_{CO_2}$. Isso introduz uma pergunta: a condutância do mesofilo inclui o caminho dos espaços intercelulares? Se os sítios de evaporação estão situados perto das células-guardas, os valores de $g^{mes}_{CO_2}$ determinados experimentalmente incluiriam os espaços intercelulares; se estão situadas mais profundamente na folha (nas paredes do mesofilo, por exemplo), a componente $g^{eia}_{CO_2}$ provavelmente compõe o valor de $g^{mes}_{CO_2}$. Na discussão adiante assumir-se-á a última hipótese.

No estudo teórico das condutâncias parciais do mesofilo, é necessário considerar dois aspectos:

1º) No mesofilo, a difusão ocorre em meio líquido, sendo que a espécie química transportada vai encontrar "barreiras" representadas pelas paredes e membranas. A taxa de transporte depende do coeficiente de difusão de CO₂ dissolvido na água ($D^{ag}_{CO_2}$), que a 20°C, por exemplo, vale $1,7 \times 10^{-9} m^2.s^{-1}$. No caso específico das "barreiras" (paredes e membranas), esse coeficiente de difusividade é efetivamente maior, porque além de se mover como um gás dissolvido, o CO₂ pode-

se difundir através dessas barreiras na forma de H₂CO₃ ou HCO⁻³, que possuem coeficientes de difusão em água maior que o CO₂. Já se comentou no estudo de transporte de água associado ao de solutos que nessas "barreiras" o fluxo da espécie é proporcional a um coeficiente de permeabilidade da barreira, que no caso presente será denominado de $P^{b}_{CO_2}$, onde b significa genericamente uma barreira ou uma parte do caminho de fluxo. Esse coeficiente pode ser escrito como

$$P^{b}_{CO_2} = \frac{D^{b}_{CO_2} \cdot K^{b}_{CO_2}}{\Delta x^b} \quad (7.33)$$

sendo $K^{b}_{CO_2}$ um coeficiente de partição cujo significado já foi discutido no item do capítulo sobre transporte de água através da plasmalema e Δx é a distância efetiva do caminho de fluxo.

2º) A área para o fluxo é a superfície das células do mesofilo, denominada de A^{mes} . Essa área é maior do que a área da folha plana (A^f), sendo que a densidade de fluxo é definida em função de A^f . Portanto, é necessário introduzir uma correção para o fluxo, considerando que A^{mes} representa uma ampliação de área em relação a A^f . Lembre-se que para g^{est}_{va} e para $g^{est}_{CO_2}$ foi feita uma correção desse tipo, através da relação A^{est}/A^f , para considerar o efeito "constritor" dos estômatos para o fluxo. Assim, adota-se uma correção A^{mes}/A^f com significado oposto a A^{est}/A^f , ou seja, um efeito devido ao aumento da área disponível ao fluxo no interior da folha, em relação a área superficial desse órgão.

Considerando-se esses dois aspectos, pode-se definir a condutância e a resistência ao transporte de CO₂ do caminho de fluxo a partir da parede celular por:

$$g^{b}_{CO_2} = \frac{D^{b}_{CO_2} \cdot K^{b}_{CO_2}}{\Delta x^b} \cdot \frac{A^{mes}}{A^f} = P^{b}_{CO_2} \cdot \frac{A^{mes}}{A^f} \quad (7.34)$$

$$r^{b}_{CO_2} = \frac{\Delta x^b}{D^{b}_{CO_2}} \cdot \frac{A^f}{A^{mes}} = \frac{A^f}{A^{mes} \cdot P^{b}_{CO_2}} \quad (7.35)$$

sendo b referente a qualquer um dos segmento da via de fluxo (parede celular, plasmalema, citossol, cloroplasto).

Além dessas resistências de origem física, deve-se considerar que ocorrem resistências de origem química. Como as reações de carboxilação são afetadas por vários fatores, tanto da própria planta como do ambiente (por exemplo, o nível de energia do meio e a temperatura), a maior ou menor facilidade para que a carboxilação ocorra representa uma maior ou menor resistência ao fluxo de carbono. Pela equação (7.34) verifica-se que $g_{CO_2}^b$ tem a mesma unidade de $P_{CO_2}^b$ ou seja, $m.s^{-1}$ no Sistema Internacional. Essa unidade é aplicável quando a força motriz para o fluxo é expressa em termos de diferença de concentração de CO₂ em mol/unidade de volume ou massa/unidade de volume. Se a força motriz é expressa em termos de fração molar, a condutância tem as mesmas unidade da densidade de fluxo e essa condutância ($g_{CO_2}^b$) pode ser relacionada a $g_{CO_2}^b$ da forma já discutida no transporte de vapor:

$$g_{CO_2}^b = \frac{g_{CO_2}^b \cdot P_{at}}{R.T} \quad (7.36)$$

É praticamente impossível determinar experimentalmente o valor de condutância ou resistência à difusão de CO₂ em cada parte da via de fluxo, mas tem sido possível separar o valores de condutância/resistência global do caminho gasoso e do caminho líquido. Cálculos teóricos também podem ser feitos para determinar os valores de cada parte do caminho, através do emprego da relação A^{mes}/A^f e de $P_{CO_2}^b$, além das distâncias efetivas para o fluxo em cada parte.

A tabela 7.6 mostra um resumo de valores representativos de condutâncias e resistências à difusão do CO₂, calculados a partir de dados de literatura, obtidos experimentalmente ou estimados. São valores admitidos sob condições não limitantes de fatores ambientais que influenciam a aquisição, o transporte e a fixação do carbono. As condutâncias expressas em $mmol.m^{-2}.s^{-1}$ são calculadas assumindo P igual a 0,1013 MPa e temperatura de 20°C, no caso de valores estimados teoricamente. Nessas condições, verifica-se que a fase gasosa e a fase líquida apresentam valores equivalentes, embora possam ser encontrados entre as espécies estudadas valores de condutância da fase

gasosa até 3 vezes menor que a da fase líquida. Dentro desta última, estima-se que a maior resistência ocorra na plasmalema e nos cloroplastos.

Tabela 7.6. Resumo de valores representativos de condutâncias e resistências à difusão de CO₂ em folhas, com valores medidos em alguns casos e estimados noutros, sob condições ambientais não limitantes à fotossíntese. Fonte: Nobel (1999).

COMPONENTE	CONDUTÂNCIA		RESISTÊNCIA	
	$mm.s^{-1}$	$mmol.m^{-2}.s^{-1}$	s.m-l	$m^2.s.mmol^{-1}$
Folha (face inferior)				
- fase gasosa				
- culturas (estômatos abertos)	1,2-6	50-250	160-800	4-20
- árvores (estômatos abertos)	0,3-2	12-75	500-2.500	13-80
Parede celular	30	1.200	30	0,8
Membrana plasmática	10	400	100	2,5
Citossol	100	4.000	10	0,25
Mesofilo				
- estimativa	7	300	140	3,5
- medidas (mesófitos)	2,5-25	100-1.000	40-400	1-10
Cloroplasto				
- estimativa	10	400	100	2,5
- medidas	>5	>200	<200	<5

4.4. Fluxos de CO₂ entre a folha e a atmosfera

4.4.1. Um modelo didático

A equação (7.30) mostra que a densidade de fluxo líquido de CO₂ assimilado por unidade de área da folha (F_{CO_2}), é uma medida da taxa da assimilação aparente (ou líquida) desse gás na fotossíntese e representa o balanço global, em equilíbrio dinâmico, dos fluxos de CO₂ das folhas, definindo ser a taxa líquida de fotossíntese igual à taxa bruta de fotossíntese menos a taxa de liberação de CO₂ pela respiração e fotorrespiração.

A densidade líquida de assimilação de CO₂ é uma variável fundamental em estudos fisiológicos e ecofisiológicos. É grande o número de modelos analíticos de fotossíntese, com diferentes abordagens e aproximações (ver Gates, 1980, como exemplo). Um grupo de modelos faz uso do tratamento de resistências e condutâncias, usando a analogia com circuito elétrico. Para um estudo desse tipo, utilizar-se-á o modelo da figura 7.11, apresentado por Nobel (1999); Gates (1980) apresenta um modelo similar.

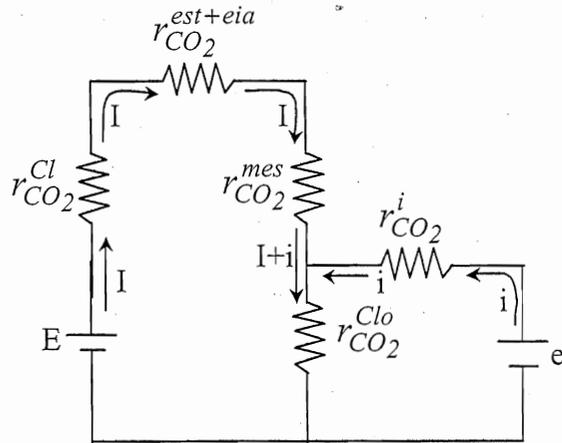


Figura 7.11. Circuito de resistências/condutâncias de fluxos de CO₂ envolvidos no fotossíntese (Nobel, 1999).

No circuito há duas malhas, com resistências da camada-limite ($r_{CO_2}^{cl}$), da via gasosa na folha ($r_{CO_2}^{est+eia}$), do mesofilo sem considerar os cloroplastos ($r_{CO_2}^{mes}$), dos próprios cloroplastos ($r_{CO_2}^{clo}$), do caminho desde os mitocôndrios aos peroxissomas (respiração e fotorrespiração $r_{CO_2}^i$). A bateria E representa a fonte que gera a força-motriz para o fluxo de CO₂ e a bateria e representa a fonte que gera CO₂ da respiração e da fotorrespiração. O valor E , representando a força motriz para o fluxo de CO₂, é dado pela diferença entre a concentração desse gás no ar e nos cloroplastos ($C_{CO_2}^{ar}$).

As relações entre as concentrações de CO₂, as resistências e as densidades de fluxo podem ser encontradas aplicando-se a lei de Ohm e

a lei de Kirchoff da eletricidade à malha maior. Lembrando-se, pela segunda lei de Kirchoff, que a queda total de tensão em uma malha é nula, ou seja, $\sum E - \sum IR = 0$, tem-se:

$$E - I(r_{CO_2}^{cl} + r_{CO_2}^{est+eia} + r_{CO_2}^{mes}) - (I+i)r_{CO_2}^{clo} = 0 \quad (7.35)$$

ou, com os termos equivalentes para circuito de fluxo de CO₂:

$$(C_{CO_2}^{ar} - C_{CO_2}^{clo}) - F_{CO_2}(r_{CO_2}^{cl} + r_{CO_2}^{est+eia} + r_{CO_2}^{mes}) - (F_{CO_2} + F_{CO_2}^{R+FR})r_{CO_2}^{clo} = 0 \quad (7.36)$$

ou

$$(C_{CO_2}^{ar} - C_{CO_2}^{clo}) = F_{CO_2}(r_{CO_2}^{cl} + r_{CO_2}^{est+eia} + r_{CO_2}^{mes}) + (F_{CO_2} + F_{CO_2}^{R+FR})r_{CO_2}^{clo} \quad (7.37)$$

ou ainda, caso se queira isolar F_{CO_2} :

$$F_{CO_2} = \frac{C_{CO_2}^{ar} - C_{CO_2}^{clo}}{r_{CO_2}^{cl} + r_{CO_2}^{est+eia} + r_{CO_2}^{mes} + (1 + \frac{F_{CO_2}^{R+FR}}{F_{CO_2}})r_{CO_2}^{clo}} \quad (7.38)$$

Além de permitirem a estimativa da densidade de fluxo líquido de CO₂ na fotossíntese a partir das resistências parciais do caminho de fluxo, as equações 7.35, 7.36 e 7.37 servem, também, para discutir como cada parte do caminho de fluxo afeta a queda de concentração de CO₂ do ar turbulento até os cloroplastos e quais os fatores que afetam a taxa de absorção do gás.

Pode-se manejar os fatores para se trabalhar, também, com a taxa de fotossíntese bruta ($F_{CO_2}^{FS}$):

$$1 + \frac{F_{CO_2}^{R+FR}}{F_{CO_2}} = \frac{F_{CO_2} + F_{CO_2}^{R+FR}}{F_{CO_2}} = \frac{F_{CO_2}^{FS}}{F_{CO_2}} = \frac{F_{CO_2}^{FS}}{F_{CO_2}^{FS} - F_{CO_2}^{clo}} \quad (7.39)$$

Nos cálculos envolvendo as equações de fluxo são necessários valores de condutâncias ou resistências à difusão de CO₂. Para o caso

de folhas anfistomáticas, a resistência na parte gasosa deve levar em conta a associação em paralelo das resistências $r_{CO_2}^{cl}$ e $r_{CO_2}^{est+eiu}$ de cada lado da folha.

As concentrações de CO₂ no ar e nos cloroplastos devem ser conhecidas. A primeira é variável em torno da folha, dependendo dos fatores que afetam a fotossíntese, incluindo os fatores ambientais em micro e macroescala, que variam temporariamente. A concentração nos cloroplastos é também variável em função de uma série de fatores. Nobel (1999) sugere que um valor de 8 mmol.m⁻³ para plantas fotorrespirantes pode ser adotado em situação de energia saturante para a fotossíntese. No lugar de concentração, pode-se usar a pressão parcial de CO₂ no ar ($P^{ar}_{CO_2}$) e nos cloroplastos ($P^{clo}_{CO_2}$); estimativas de Caemmerer e Evans (1991), indicam que em condições de alta irradiância solar, a relação $P^{clo}_{CO_2}/P^{ar}_{CO_2}$ vale aproximadamente 0,5 para plantas C3.

Nesses cálculos pode-se ser utilizar concentrações em unidades de volume/volume (exemplo, ppm de CO₂), de mol/volume ou de pressão. Entretanto, é necessário cuidado com as unidades, de modo a haver coerência nos cálculos (ver um exemplo de cálculo no próximo item).

O valor da relação $F^{R+FR}_{CO_2}/F_{CO_2}$ depende de uma série de fatores. A taxa de fotossíntese bruta, por exemplo, depende da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e da temperatura. Quando há aumento de PAR, há aumento proporcional da taxa fotossintética até um certo valor no qual a saturação é atingida nas plantas C3 (normalmente à irradiâncias na faixa do PAR da ordem de 600 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), enquanto que para as C4 pode não ocorrer saturação mesmo a irradiâncias de 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, que é um valor próximo da saturação encontrado em ambientes naturais. Quanto à temperatura, há normalmente uma faixa ótima, variável de espécie para espécie. A fotorrespiração, como já se viu, assume valores importantes nas plantas C3, sendo também dependente dos valores de PAR e de temperatura.

4.4.2. Exemplos de aplicação do modelo

Suponha-se uma folha hipostomática para a qual obteve-se os seguintes valores de resistência à difusão de CO₂: camada-limite = 60 s.m⁻¹; folha (estômatos e espaços intercelulares de ar) = 240 s.m⁻¹; mesofilo (paredes celulares, plasmalema, citossol) = 190 s.m⁻¹; cloroplastos = 150 s.m⁻¹. Considerando-se a concentração de CO₂ do ar turbulento igual a 14,5 mmol.m⁻³, qual é densidade estimada de fluxo de CO₂ absorvido pela folha, assumindo-se que a concentração desse gás no cloroplasto é igual a 8 mmol.m⁻³ e que a densidade de fluxo de respiração+fotorrespiração corresponde a 28% de F_{CO_2} ?

Pela equação 7.38, tem-se:

$$F_{CO_2} = \frac{14,5 \cdot 10^{-3} \text{ mol.m}^{-3} - 8,0 \cdot 10^{-3} \text{ mol.m}^{-3}}{60 \text{ s.m}^{-1} + 240 \text{ s.m}^{-1} + 190 \text{ s.m}^{-1} + (1 + 0,28) \cdot 150 \text{ s.m}^{-1}} =$$

$$= 1,246 \cdot 10^{-5} \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1} = 12,46 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$$

Um modelo didático como o discutido permite, também, raciocinar sobre o tipo de resposta da folha ao fluxo de CO₂ sob várias outras condições. Por exemplo, se a folha é anfistomática, as resistências da camada-limite e dos estômatos + espaços intercelulares de ar podem ser diferentes em cada face e isso deve ser considerado, no sentido de reduzir a resistência total dessas partes pela associação em paralelo das resistências, enquanto que as resistências do mesofilo e do cloroplasto permanecem iguais para a folha, tenha ela estômatos em ambos os lados ou em uma só face. Se, no exemplo, uma folha tivesse também estômatos na face superior, o valor de F_{CO_2} aumentaria, porque o denominador diminui. Entretanto, segundo Nobel (1999), esse aumento seria em parte contrabalanceado pelo aumento da concentração de CO₂ do cloroplasto. Por exemplo, poderia ocorrer um aumento dessa concentração em torno de 10%.

Outro aspecto interessante é que, ao se comparar os circuitos de fluxo de CO₂ e de vapor d'água, é possível observar que a resistência estomática à difusão do vapor representa um valor proporcionalmente maior em relação à resistência total do circuito de vapor, quando

comparado com o valor proporcional da resistência estomática ao CO₂ em relação à resistência total à difusão desse gás. Isso significa que uma variação da abertura estomática, portanto com variação da resistência estomática específica, tem um efeito maior de variação sobre o fluxo de vapor do que sobre o de CO₂.

Um terceiro aspecto interessante refere-se a dois parâmetros ecofisiológicos importantes, que são os "pontos de compensação". O ponto de compensação de CO₂ refere-se à concentração desse gás no ar na qual F_{CO₂} torna-se nulo (isto é, $F_{CO_2}^{FR+R} = F_{CO_2}$). Através da equação 7.37, verifica-se que caso a concentração de CO₂ no ar diminua para uma folha iluminada, se F_{CO₂} tornar-se nulo, ter-se-á $C_{CO_2}^{ar} - C_{CO_2}^{clo} = F_{CO_2}^{FR+R} \cdot R_{CO_2}^{clo}$. Como as espécies C4 fotorrespiram menos, o seu ponto de compensação de CO₂ é menor do que o das espécies C3. O ponto de compensação de CO₂ aumenta com a temperatura. A 25°C, os valores situam entre 3 a 10 ppmv de CO₂ para as C4 e 40 a 100 ppmv de CO₂ para as C3.

O ponto de compensação luminosa é definido como a irradiância na faixa de PAR em que F_{CO₂} = 0. Se a irradiância é diminuída, tanto a fotossíntese bruta como a fotorrespiração também o são. O ponto de compensação luminosa é da ordem de 6 a 10 μmol(fótons).m⁻².s⁻¹ para plantas C3 e de 4 a 8 μmol.m⁻².s⁻¹ para as C4, à temperatura de 20°C e C^{ar}_{CO₂} de 340 ppm. Em condições naturais tal ponto é importante, porque o sombreamento de folhas no dossel vegetativo pode deixá-las numa situação de irradiância abaixo do valor de compensação luminosa, com fluxo líquido de CO₂ no sentido da folha para o ar, sentido esse que ocorre também à noite.

No caso das resistências/condutâncias ao fluxo de CO₂, deve-se considerar também os fatores do ambiente que afetam as resistências na fase gasosa, já discutidas no transporte de vapor da folha para o ar. Um fator da planta que envolve a resistência na via líquida é a relação A_{mes}/A_f. Essa relação varia de espécie para espécie e, dentro de cada espécie, modifica-se com as condições de formação das folhas; por exemplo, folhas de sol podem ter essa relação duas vezes maior que as de sombra. Para mesófitas tem sido encontrados valores de A^{mes}/A^f de

10 a 40 e para as xerófitas de 20 a 50. As espécies C3 tendem a ter maior relação que as C4, mas estas últimas compensam a possível diminuição da condutância devido ao menor valor de A^{mes}/A^f, através de um aumento da condutância celular, provavelmente em decorrência da menor resistência nas reações de carboxilação.

Devido a esses múltiplos fatores que afetam a fotossíntese, há variação muito grande de F_{CO₂} entre espécies e de acordo com as condições ambientais do momento. Sob condições de PAR saturante e temperatura em torno de 30°C, várias espécies C3 cultivadas apresentam F_{CO₂} da ordem de 20 a 25 μmol.m⁻².s⁻¹. As espécies C4 cultivadas e algumas C3 podem apresentar valores de F_{CO₂} acima de 40 μmol.m⁻².s⁻¹ sob condições de alta irradiância e temperatura de 35°C, enquanto algumas espécies arbóreas apresentam F_{CO₂} de 5 μmol.m⁻².s⁻¹. Outro aspecto interessante mostrado pelas equações derivadas do modelo é a variação da relação A^{mes}/A^f, que pode ocorrer em várias circunstâncias, com modificação da estrutura das células do mesofilo (variação das dimensões das células, diminuição dos espaços intercelulares de ar pelo compactamento das células). Em consequência, uma anatomia foliar que leve ao aumento da relação A^{mes}/A^f favorece, também, o aumento da condutância do mesofilo (ver equação 7.34) e, conseqüentemente de F_{CO₂} (equação 7.38). Maiores informações sobre esse aspecto podem ser encontradas em Nobel (1999).

5. EFICIÊNCIA DE USO DA ÁGUA

A eficiência de uso da água (*e.u.a.*) é um índice ecofisiológico, que relaciona os fluxos de carbono e de vapor d'água. A definição fisiológica pode ser dada em base de massa ou molar:

$$e.u.a. = \text{massa de CO}_2 \text{ fixado} / \text{massa de H}_2\text{O transpirada} \quad (7.40)$$

$$e.u.a. = \text{mol de CO}_2 \text{ fixado} / \text{mol de H}_2\text{O transpirada} \quad (7.41)$$

No primeiro caso as unidades usadas são g CO₂/kg H₂O e no segundo o índice fica adimensional.

Como se vê, a e.u.a. é um índice equivalente a uma relação “benefício/custo” das trocas gasosas. O inverso desse índice (que representa, portanto, o “custo/benefício”) é a *razão de transpiração*. Uma ordem de grandeza encontrada é, por exemplo, 0,0025 CO₂/H₂O em base molar (ou 6,1 g CO₂/kg H₂O), ou uma razão de transpiração de 400 H₂O/CO₂, com médias diárias para folhas maduras de 1 a 3 g CO₂/kg H₂O em plantas C3, 2 a 5 g CO₂/kg H₂O em C4 e 10 a 40 g CO₂/kg H₂O em espécies CAM (Nobel, 1991).

Uma eficiência baixa em situações nas quais a água não é limitante no ambiente pode não trazer inquietação, mas em situações críticas de disponibilidade hídrica, que é preocupação em muitas regiões do mundo, o índice tem grande valia. As plantas CAM, normalmente adaptadas à climas áridos e semi-áridos, evoluíram um sistema de controle de trocas gasosas que permite uma alta eficiência de uso da água, com fechamento estomático durante o período diurno, e aproveitamento nesse período do carbono assimilado durante a noite. As plantas C4 tendem a ter maior eficiência do que as C3, porque tem menor condutância à difusão na fase gasosa, ou seja, se há fechamento estomático, há maior conservação de água com pequeno efeito negativo na absorção de carbono, e maior condutância na fase líquida, ou seja, um efeito positivo na fotossíntese, como discute Nobel (1999).

A e.u.a. pode ser afetada não somente pelas características da espécie, mas também pela altitude, visto que a pressão e a temperatura do ar diminuem com a elevação, modificando os coeficientes de difusão do vapor d'água e do CO₂ no ar. Entretanto, esse efeito da elevação é difícil de ser previsto e, segundo Nobel (1999), deve ser julgado caso a caso, pois além do coeficientes de difusão no ar, outros fatores que interferem nas trocas são afetados, como por exemplo, a temperatura da folha, que influencia a fotossíntese. A e.u.a. é, evidentemente, afetada pela regulação estomática e pelos fatores que influenciam tal regulação, que é bastante complexa. Por exemplo, a própria concentração de CO₂ no cloroplasto pode participar do mecanismo de controle. O leitor encontra em Nobel (1999) uma boa discussão sobre o assunto deste parágrafo.

6. MEDIDA DAS TROCAS GASOSAS E DAS CONDUTÂNCIAS DIFUSIVAS

6.1. Medida do fluxo de vapor d'água

A medida do fluxo gasoso das plantas para a atmosfera pode ser realizada usando plantas inteiras ou somente folhas.

Os métodos para medida do fluxo de vapor d'água dividem-se em dois grandes grupos, de acordo com o princípio da técnica de medida usada:

a) *Métodos gravimétricos*. tem como princípio a determinação da variação da massa de recipientes com planta(s), cobrindo-se o solo com material adequado para evitar a evaporação. Nas escalas de tempo usadas nas medidas (minutos, horas, dias), a variação da massa é decorrente principalmente da variação da massa de água transpirada. Um recipiente com planta(s) transformado em lisímetro, no qual o solo é coberto com material que evita a evaporação e é determinada a variação de massa por uso de balança eletrônica ou de células de carga, pode ser usado para medir e registrar continuamente a perda de água por transpiração.

Pode-se, também, medir a perda de massa de folhas destacadas das plantas. Nesse último caso, um método bastante usado até a década de 1960 foi o denominado de “pesagens rápidas”, em folhas destacadas e colocadas em uma balança de torsão por alguns minutos. Ele revelou-se inicialmente um método de campo e rápido, mas que deixou de ser usado quando foram descobertas algumas de suas inconveniências, como o fato de que em muitas espécies, sob determinadas condições hídricas há um aumento transiente provocado da perda de água entre 1 a 5 minutos após a excisão da folha (“efeito Ivanoff”).

O desenvolvimento de balanças de precisão e eletrônicas representou um grande avanço quando se trabalha com plantas inteiras, pois além do aumento da precisão, permite o registro eletrônico das medidas. Um problema ocorre quando se pretende trabalhar com plantas grandes, pelos volumes do recipiente e do solo exigidos. Atualmente, difunde-se o uso das células de carga, que têm precisão, permitem registro eletrônico e determinações com recipientes de grande volume, como é o caso de lisímetros. Um problema no caso de plantas de grande

porte é o aumento das dificuldades para se ter repetições. Uma vantagem da técnica gravimétrica é a pouca perturbação do ambiente aéreo da planta.

b) *Métodos gasométricos*. Baseiam-se na colocação de uma folha, da parte aérea ou até da planta inteira dentro de uma câmara com paredes à prova de trocas de vapor d'água. Nos sistemas denominados "fechados", mede-se, através de um sistema higrométrico, o incremento da concentração de vapor d'água por unidade de tempo ocasionado pela transpiração. Se nenhuma outra fonte de vapor estiver presente no sistema, o incremento temporal da massa de vapor na atmosfera da câmara representa o fluxo de vapor da(s) folha(s) ou da(s) planta(s) que, dividido pela área foliar, pode ser transformado em uma densidade de fluxo por unidade de área foliar.

Como o aumento da concentração de vapor proveniente da planta altera as condições do ambiente da câmara, tem-se preferido trabalhar com sistemas "semi-fechados" e "abertos". Destes, os "abertos" são os mais utilizados em medidas de vapor d'água, sendo passado um fluxo de ar seco ou com concentração de vapor conhecida através da câmara, ar este que acaba saindo da câmara com maior concentração de vapor devido à transpiração. O incremento da concentração de vapor, determinada pela diferença das concentrações entre a saída e a entrada do fluxo de ar na câmara, representa o fluxo de vapor emitido pela(s) folha(s) ou planta(s) para a atmosfera.

Os métodos gasométricos são atualmente bastante utilizados, pois possuem a vantagem das câmaras que, quando pequenas, podem ser transferidas rapidamente de uma planta para outra. Possuem a desvantagem de interferirem com o ambiente físico da parte aérea (radiação, vento, déficit de saturação do vapor e da temperatura do ar), ao se encerrar a folha ou a planta na câmara, afetando as trocas gasosas e o próprio comportamento estomático. Foram desenvolvidas câmaras nas quais esses problemas são minimizados, pelo uso de materiais, de geometria e de acessórios adequados.

6.2. Porometria

Na determinação da resistência/condutância das folhas à difusão de vapor d'água, a técnica mais usada é a de porometria.

Muitos tipos de porômetros foram desenvolvidos. Os mais antigos usam um parâmetro indicador da resistência oposta ao fluxo de ar ou de um gás que é passado pelo interior da folha. A resistência depende da "porosidade" das folhas ou da abertura estomática, denominando-se os equipamentos desse tipo como *porômetros independentes do vapor d'água* (Parkinson, 1985) ou de viscosidade dinâmica. Um exemplo é o porômetro de Alvim (1965). Nele insufla-se ar na câmara até um certo valor de pressão fixado a "priori". Atingido esse valor, desliga-se o fornecimento do ar e mede-se tempo para a pressão cair até um valor arbitrado. O forçamento da passagem de ar pela folha pode interferir no comportamento estomático; além disso as medidas obtidas não têm significado universal, sendo mais comparativas dentro de cada tipo de porômetro. Por esses fatos e pelas dificuldades de fazê-los funcionar adequadamente com certos tipos de folhas, tais porômetros estão praticamente em desuso, substituídos pelos *de difusão de vapor*.

Estes últimos funcionam com medida e/ou determinação do próprio vapor d'água e utilizam uma câmara gasométrica especial. Atualmente, dois são os tipos mais usados.

O primeiro é o porômetro de *difusão dinâmica*, que se baseia na passagem de um fluxo de ar seco, ou com baixa concentração de vapor, pela câmara que encerra a folha, sendo medido o tempo para que a umidade do ar aumente de um certo valor ("*tempo de trânsito*"), que depende da transpiração e, conseqüentemente, da resistência ou da condutância foliar à difusão de vapor, pois quanto menor a transpiração (maior resistência difusiva da folha), maior o tempo para que a umidade do ar sofra a variação entre os limites de valores estabelecidos. A resistência ou a condutância à difusão de vapor é determinada, então, por calibrações com o tempo de trânsito, o que depende, também, da própria umidade e da temperatura do ar.

O segundo tipo é o *porômetro de difusão de fluxo contínuo em equilíbrio dinâmico* ("*steady-state porometer*"). Nesse tipo, um fluxo de ar seco é passado pelo interior da câmara, sendo variado automaticamente durante a medida, de acordo com a transpiração, no sentido de manter minimamente variável as condições de umidade do ar dentro da câmara, condições essas que podem ser fixadas de acordo com o interesse do pesquisador, por exemplo: próxima da umidade do ar externo à câmara. O vapor transpirado é misturado com esse ar seco

que flui pela câmara e o fluxo de ar agora úmido é direcionado para fora da câmara, sendo que na saída desta faz-se a medida da nova concentração de vapor, sendo então o ar arrastado para o exterior. Com os dados de fluxo de ar seco que entra e da concentração de vapor no ar na saída da câmara, da temperatura da folha (para estimativa da concentração de vapor nos sítios de evaporação, que é saturante ou muito próxima dessa condição), é possível estimar a taxa de transpiração e a resistência ou condutância foliar à difusão de vapor, sem necessidade de calibração.

Cada um desses dois tipos de porômetro tem suas vantagens e desvantagens. O de difusão dinâmica é mais barato, tem menor complexidade de construção, mas exige calibrações que variam com a temperatura e a umidade do ar. O de fluxo contínuo não exige calibração, pois opera no princípio de “balanço de nulo” de vapor, ou seja, a concentração de vapor não aumenta na câmara durante a medida. Ele permite determinar a transpiração nas condições ambientais impostas pela câmara gasométrica, mas necessita periodicamente ter seus sensores aferidos, principalmente os de umidade do ar, de temperatura da folha e de fluxo de ar que passa pela folha, pois essas medidas são exigidas para que o aparelho calcule a transpiração e a resistência/condutância difusiva de forma absoluta (e não por calibração). Ambos os tipos possuem diferenças de construção da câmara gasométrica, que podem ser fontes de erro.

Maiores informações sobre as técnicas aqui descritas são encontradas em Slavik (1975), Parkinson (1985) e Angelocci (2001).

6.3. Fluxos de dióxido de carbono

Embora outros métodos venham sendo usados como o condutimétrico e o fotoquímico, a análise gasosa por infravermelho (“IRGA”) é aquele que vem sendo utilizado na maioria dos estudos, pela maior repetibilidade e exatidão das medidas quando se compara com os outros métodos.

O princípio do “IRGA” baseia-se no fato de que o CO₂ e a água absorvem radiação na banda do infravermelho (ver capítulo III). O analisador é constituído por uma fonte emissora de radiação nessa banda de comprimentos de onda, sendo que uma lente direciona o feixe para que este não se disperse. Um disco com orifícios (“shutter disk” ou

“choper”) é interposto entre a fonte e as “células” (câmaras que contém o gás). Uma das células recebe o gás com concentração conhecida (“referência”). O disco gira com alta frequência, permitindo a medida alternada das células com modulação, estabilização e alta sensibilidade do sinal de saída. A radiação, após passar pelas células é direcionada por uma lente ao detector, passando antes por um filtro ótico que seleciona a passagem para a banda de absorção de 4260 nm, mais efetiva para o CO₂ do que para o vapor d'água e outros gases, minimizando a interferência destes. O detector de semicondutor de estado sólido é estabilizado termicamente para que sua sensibilidade seja mantida constante.

Há modelos de analisadores que possuem um separador do feixe de radiação, dirigindo parte dele ao detector de CO₂ e outra parte a um detector de vapor d'água. Desse modo, além da concentração do anidrido carbônico, é possível determinar a umidade relativa e, portanto, a concentração de vapor d'água na câmara.

Na operação do sistema, deve-se considerar se o modelo usado está configurado para trabalhar no modo absoluto ou no diferencial, ou em ambos. No modo absoluto, a célula (câmara) de referência é mantida com um gás isento de CO₂. Para medidas de fotossíntese, pode-se utilizar o modo absoluto para determinações transientes, encerrando-se a planta dentro de uma câmara fechada e monitorando a diminuição da concentração de CO₂ do ar devido a absorção fotossintética.

No modo diferencial, a planta é colocada em uma câmara que não é selada, sendo que o ar ambiente é levado a passar pela câmara de referência antes de ser fornecido à planta. A medida é feita por comparação (diferença) entre as concentrações do ar de saída (da câmara com planta) e o de entrada (câmara de referência), sendo considerada uma medida em condições de equilíbrio dinâmico (“steady-state”).

Para que as determinações pelos analisadores tenham precisão e confiabilidade, a sua operação demanda procedimentos adequados, principalmente quanto a calibração. Um texto introdutório e indicador de bibliografia sobre o tema é aquele escrito por Peet e Krizek (1997).

7. REFERÊNCIAS

- ANGELOCCI, L.R. Métodos e Técnicas de Estudo das Relações Água-Planta-Atmosfera. Departamento de Ciências Exatas, ESALQ /USP. 2001.
- CAEMMERER, S. von e EVANS, J.R. Determination of the average partial pressure of CO₂ in chloroplasts from leaves of several C3 plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 18: 287-305.1991
- GATES, D.M. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag. New York (. 1980.
- HALL, D. O. e RAO, K.K. *Fotossíntese*. E.P.U./EDUSP, São Paulo. 1980.
- KRAMER, P.J. *Water Relations of Plants*. Academic Press, 489 p. 1983.
- KRAMER, P. J. e BOYER J., S. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press. 495 p. 1995.
- KRAMER, P. J. *Water Relations of Plants*. Academic Press. 1983.
- MEIDNER, H. e MANSFIELD, T.A. *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill. London. 1968.
- NOBEL, P.S. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press. 1991.
- PARKINSON, K. J. Porometry. In: *Instrumentation for Environmental Physiology*. MARSHALL, B. e WOODWARD, F. I. (Eds.), p. 173-191. Cambridge University Press, Cambridge, 1985.
- PEET, M.M.; KRIZEK, D.T. Carbon dioxide. In: *Plant growth cahmber handbook*. LANGHANS, R.W.; TIBBITTS, T.W. (eds.) Iowa Agriculture and Home Economics Experiments Station. Special Report. N.99. 1997.
- PIMENTEL, C. *Metabolismo de Carbono na Agricultura Tropical*. Carlos Pimentel-Seropédica.Edur. 159 p. 1998.
- SLAVIK, B. Methods of Studying Plant Water Relations. *Academia Publishing House of the Czechoslovak Academy of Science, Prague*. Springer-Verlag, New York. 1974.

8. EXERCÍCIOS

1. Tem-se uma folha hipostomática exposta à radiação solar, com temperatura de 34°C, $g_{va}^{cl} = 14 \text{ mm s}^{-1}$ e $g_{va}^{eia} = 28 \text{ mm s}^{-1}$. Assumindo que a temperatura e a umidade relativa do ar turbulento são 31°C e 36%, que a transpiração cuticular é desprezível, que a densidade de fluxo de vapor d'água na transpiração é 4,8 mmol.m⁻².s⁻¹ e a pressão atmosférica é 95 kPa, calcular:

a) Os valores de condutância total da folha e condutância estomática do vapor d'água (em mm.s⁻¹ e em mmol m⁻².s⁻¹). Assumir que a umidade relativa do ar em equilíbrio com água líquida nos sítios de evaporação é 100%.

b) os novos valores de g_{va}^{total} e de F_{va} se a área de abertura estomática diminuisse à metade em relação ao caso anterior, devido à existência de déficit hídrico, mantidas as mesmas condições de temperatura e umidade relativa do ar. Considerar que a condutância estomática varia linearmente com a abertura estomática e nessa condição de déficit, a umidade relativa do ar em equilíbrio com a superfície líquida no interior da folha é de 98% e que a temperatura da folha aumentou para 35°C devido à diminuição da transpiração.

2. Tem-se uma folha anfistomática, para a qual a medida de resistência à difusão de vapor em um determinado instante apresentou os seguintes resultados: face inferior = 100 s.m⁻¹, face superior = 300 s.m⁻¹. A temperatura da folha (em ambas as superfícies), é de 24°C. No ar turbulento, a temperatura é de 22°C, a umidade relativa é de 50%, a velocidade do vento é de 3 m.s⁻¹ e a pressão atmosférica de 712 mmHg. A dimensão efetiva da folha na direção do vento é de 12,0 cm e a umidade relativa do ar no interior da folha em equilíbrio com a água nos sítios de evaporação é de 98,8%. Estimar:

a) a densidade de fluxo transpiratório da folha em mg.m⁻² (de folha).s⁻¹ e em mmol m⁻².s⁻¹, sendo a área foliar expressa para um lado da folha.

b) A relação das densidades de fluxo transpiratório entre os dois lados da folha (considerar as mesmas condições de temperatura, velocidade do vento e pressão atmosférica para ambos os lados; considerar transpiração em condições de equilíbrio dinâmico).

3. Tem-se uma folha com os seguintes valores de condutância à difusão de vapor na face inferior em certo instante: $g_{va}^{cl} = 22,0 \text{ mm.s}^{-1}$; $g_{va}^{est} = 5,8 \text{ mm.s}^{-1}$; $g_{va}^{cut} = 0,1 \text{ mm.s}^{-1}$; $g_{va}^{eia} = 36,0 \text{ mm.s}^{-1}$. Calcular:

a) quais são os valores de resistência à difusão em cada parte do caminho de fluxo (expressar em s.m⁻¹);

b) qual é o valor de g_{va}^{total} e de g_{va}^{total} se o vapor d'água difunde-se somente através da epiderme inferior (folha hipostomática). Assumir pressão atmosférica de 101,3 kPa e temperatura do ar e da folha igual a 32°C.

c) qual é o valor de g_{va}^{total} se o caminho cuticular é desprezado?

d) qual seria o valor de g_{va}^{total} e de g_{va}^{total} se a folha fosse anfistomática, se os valores de condutância na face inferior são os mesmos dados acima e os da face superior são iguais aos da face inferior?

e) Qual é valor de F_{va} para a face inferior (em mg.m⁻².s⁻¹ e em mmol.m⁻².s⁻¹) se a umidade relativa do ar em equilíbrio com os poros da parede celular onde ocorre a evaporação é de 99% e a concentração de vapor d'água no ar turbulento é de 8,3 g.m⁻³?

4. Tem-se uma folha hipostomática para a qual obteve-se os seguintes valores de resistência à difusão de CO₂: camada-limite = 80 sm⁻¹; folha (fase gasosa: estômatos, cutícula e e.i.a.) = 150 s.m⁻¹; mesofilo (paredes celulares, plasmalema, citossol)=180 s.m⁻¹; cloroplastos=130 sm⁻¹. Sendo a concentração de CO₂ do ar turbulento igual a 14,2 mmol.m⁻³, responder:

a) Qual é a resistência total à difusão de vapor d'água dessa folha?
 b) Sendo F_{CO_2} (densidade líquida de assimilação de CO₂) igual a 12,0 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e a densidade de fluxo de CO₂ usado na respiração+fotorrespiração ($F_{CO_2}^{FR+R}$) igual a 3,5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, qual é a concentração interna de CO₂ nos cloroplastos?

c) Suponha que devido à diminuição da abertura estomática, a resistência à difusão do CO₂ na fase gasosa na folha aumentasse de duas e meia vezes. Qual seria a diminuição porcentual no fluxo de CO₂ e de vapor d'água que ocorreria? (assumir que as concentrações de CO₂ e de vapor d'água no ar turbulento e na folha não mudaram). Assumir as concentrações de vapor d'água no ar turbulento e na folha, iguais a 0,56 e 1,17 mol.m⁻³) respectivamente.

d) Suponha que essa folha fosse anfistomática e que as concentrações de CO₂ no ar turbulento e nos cloroplastos são as mesmas do caso considerado com a folha hipostomática. Qual seria o valor de F_{CO_2} nessas condições, considerando que 30% do fluxo de absorção ocorre através da epiderme superior e 70% pela inferior? (Considerar que as resistências à difusão de CO₂ na via líquida do caminho de fluxo permanece inalteradas em relação aos valores já fornecidos e que $F_{CO_2}^{FR+R}$ continua sendo 3,5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)?

5. Tem-se uma folha hipostomática ao sol, de espécie C3, cuja determinação de g_{va} da camada limite da folha mostrou em certo instante valor de 15 mm.s⁻¹ e g_{va} da folha (estômatos e espaços intercelulares de ar) de 4,0 mm s⁻¹. O valor de densidade de fluxo líquido de CO₂ (F_{CO_2}) medido foi de 7,5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com concentração de CO₂ no ar turbulento de 14,3 mmol.m⁻³ e no cloroplasto de 8,0 mmol.m⁻³. Considerando que a condutância ao CO₂ do mesofilo era de 5,0 mm.s⁻¹ e dos cloroplastos de 6,2 mm.s⁻¹, calcular:

a) Quanto representa percentualmente a densidade de fluxo de CO₂ usado na respiração+fotorrespiração em relação à densidade de fluxo de assimilação líquida de CO₂?

b) Desprezando os efeitos causados pela variação de temperatura (principalmente sobre a fotossíntese bruta) e assumindo que a concentração de CO₂ permanece inalterada, de quanto diminuiria percentualmente a densidade de fluxo de assimilação líquida de CO₂ e a densidade de fluxo de transpiração (F_{va}), se a condutância foliar na parte gasosa diminuísse de 2,5 vezes devido ao fechamento

estomático, assumindo-se uma concentração de vapor d'água no ar turbulento de 0,40 mol.m⁻³ e na folha de 1,20 mol.m⁻³? E se a epiderme fosse retirada e os estômatos eliminados (considerar que nesse caso a condutância ao vapor d'água dos espaços intercelulares é de 30 mm.s⁻¹), mas os fluxos de vapor e de CO₂ ainda ocorressem, de quanto cada um desses fluxos variaria (percentualmente) em relação à situação original (situação do enunciado original do problema)?

VIII

**FLUXOS DE ENERGIA ENTRE A PLANTA E A
ATMOSFERA****1. INTRODUÇÃO**

Na discussão sobre o potencial químico da água afirmou-se que todos os seres vivos exigem o fornecimento contínuo de energia livre, cuja fonte é a energia radiante do sol. A energia fixada na fotossíntese, embora represente um valor porcentual pequeno em relação ao balanço energético de uma planta, é o início da cadeia trófica na Terra.

Além da sua importância para a fotossíntese, a energia radiante condiciona o balanço energético dos ecossistemas e a sobrevivência dos seres vivos, pois o nível energético do ambiente, representado pela temperatura, deve estar dentro de limites apropriados à atividade fisiológica. Além do balanço energético condicionar a temperatura e afetar os processos fisiológicos de uma planta, a radiação solar atua, também, como um desencadeador de processos morfogenéticos, de regulação fitocrômica do desenvolvimento e de fototropismos.

Há uma associação entre as trocas gasosas e as energéticas das plantas com a atmosfera, pois o fluxo de vapor ocorre com uso de energia (calor latente de vaporização). O fluxo de calor latente participa do balanço energético da planta, envolvendo principalmente as folhas.

O objetivo deste capítulo é tratar os aspectos das trocas energéticas das plantas com a atmosfera, com ênfase para o balanço de radiação e o balanço global de energia das folhas.

2. CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DA ENERGIA RADIANTE

A energia radiante propaga-se por ondas de campo eletromagnético (figura 8.1), sendo caracterizada pelo comprimento de onda (λ), pelo número de ondas ν , pela frequência de oscilação (f) e velocidade de propagação (v ou c).

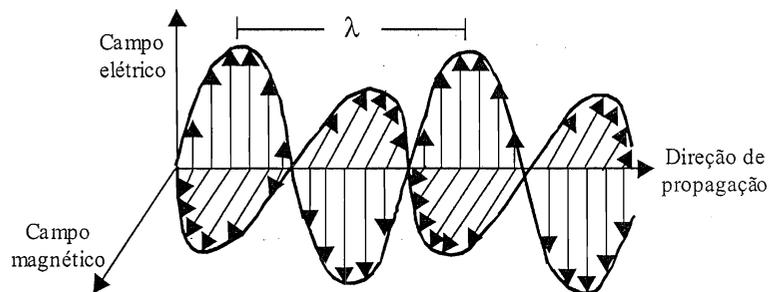


Figura 8.1. Representação de onda eletromagnética, correspondente à oscilações dos campos elétrico e magnéticos associados. As setas representam os vetores elétricos e magnéticos oscilantes.

As seguintes relações são aplicáveis.

$$\lambda \cdot f = c \quad \text{ou} \quad \lambda \cdot f = v \quad (8.1)$$

sendo c a velocidade de propagação da onda no vácuo ($299792 \pm 1 \text{ km} \cdot \text{s}^{-1}$) e v a velocidade de propagação num outro meio qualquer (exemplo: ar = $299724 \text{ km} \cdot \text{s}^{-1}$; água = $224915 \text{ km} \cdot \text{s}^{-1}$ e vidro = $198223 \text{ km} \cdot \text{s}^{-1}$).

A energia radiante tem, também, a característica de se comportar como uma partícula portadora de energia discreta (fóton), caracterizada por:

$$E = h \cdot f = h \cdot c / \lambda \quad (\text{no vácuo}) \quad (8.2)$$

sendo h a constante de Planck (valor: $6,626 \times 10^{-34} \text{ J} \cdot \text{s}$ no SI).

O espectro eletromagnético conhecido é mostrado na figura 8.2. A tabela 8.1 mostra as definições e características dentro do visível.

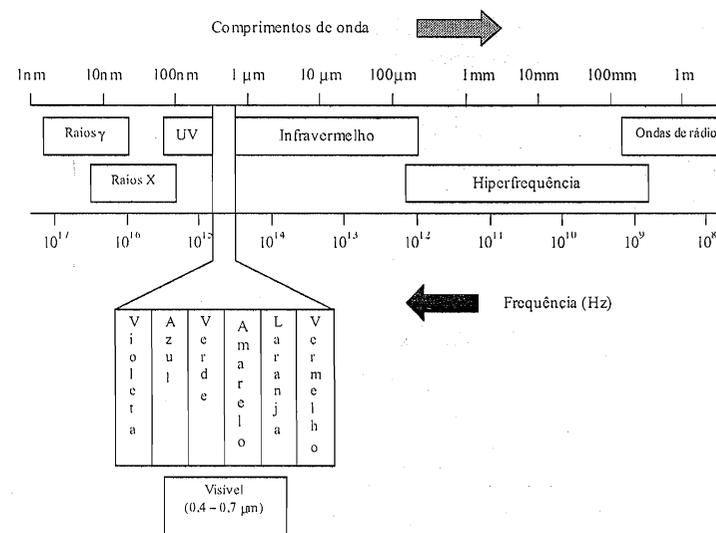


Figura 8.2. Regiões do espectro eletromagnético conhecido.

Tabela 8.1. Definições e características das regiões ou bandas de comprimento de onda λ da radiação de ondas curtas.

Banda (nm)	Denominação	λ representativo (nm)	Frequência
< 400	Ultravioleta	254	$11,8 \times 10^{14}$
400 - 425	Violeta	410	$7,31 \times 10^{14}$
425 - 490	Azul	460	$6,52 \times 10^{14}$
490 - 560	Verde	520	$5,77 \times 10^{14}$
560 - 585	Amarelo	570	$5,26 \times 10^{14}$
585 - 640	Laranja	620	$4,84 \times 10^{14}$
640 - 740	Vermelho	680	$4,41 \times 10^{14}$
> 740	Infravermelho	1400	$2,14 \times 10^{14}$

Obs: a denominação de bandas por cores é aproximada, pois a sensação de cor é levemente variável de pessoa para pessoa.

3. FLUXOS DE ENERGIA RADIANTE: TERMINOLOGIA E DEFINIÇÕES

No estudo dos fluxos de energia radiante pode-se fazer uso de definições e de terminologia descritas em duas bases:

a) *radiométrica*, de conceituação física bem definida e que deve ser usada de preferência;

b) *fotométrica* ou de base psicofísica, ligada ao conceito de luz, ou seja, da resposta espectral do olho humano à energia radiante (figura 8.3).

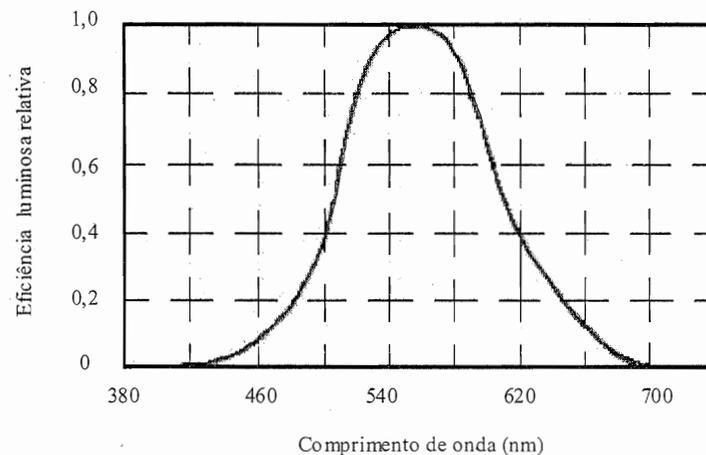


Figura 8.3. Curva de eficiência luminosa espectral (para visão fotópica). Indica a capacidade relativa da energia radiante de diferentes comprimentos de onda de produzir sensação visual.

3.1. Grandezas radiométricas

A energia da radiação eletromagnética, que pode ser medida por sua capacidade de realizar trabalho físico pelo deslocamento de um objeto, por aquecimento ou por mudança de estado da matéria (Guiot, 1999), é expressa no SI em joules. As seguintes grandezas são usadas:

a) *Fluxo de energia radiante* (F_e): é a quantidade de energia por unidade de tempo. No SI, sua unidade é o watt (W), sendo:

$$1 \text{ W} = 1 \text{ J.s}^{-1}$$

b) *Densidade de fluxo radiante* (ϕ): é o fluxo de energia recebido por uma superfície, ou emitido por uma fonte ou transportado, por unidade de área: (dA)

$$\phi = F_e/dA \quad (\text{unidade no SI: W.m}^{-2}) \quad (8.3)$$

As grandezas radiométricas podem ser referidas à fonte de radiação ou à superfície receptora da radiação.

3.1.1. Grandezas ligadas à fonte de radiação eletromagnética

a) *Intensidade radiante* (I_r): é o fluxo energético F_e emitido por uma fonte pontual, por unidade de ângulo sólido ω , em determinada direção (figura 8.4).

$$I_r = dF_e/d\omega \quad (8.4)$$

A unidade de ângulo sólido é o esfero-radiano (sr), de modo que a unidade de I fica sendo W. sr^{-1} no SI.

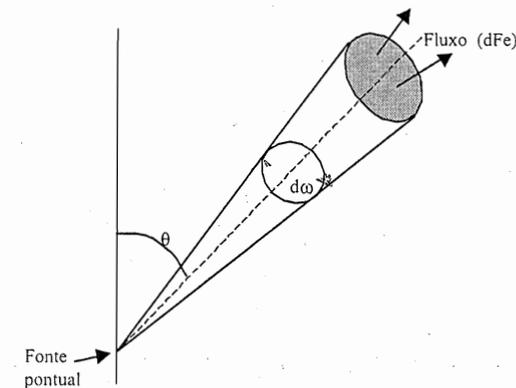


Figura 8.4. Ilustração de ângulo sólido (ω) e intensidade radiante; θ é ângulo em relação à vertical.

b) *Emitância Radiante (E)*: fluxo de energia irradiada (emitida) por unidade de área da fonte de energia.

Unidades no S.I. : $W.m^{-2}$ ($J.m^{-2}.s^{-1}$)

Outra unidade: $cal.cm^{-2}.min^{-1}$

Sendo $1 cal.cm^{-2}.min^{-1} = 698 W.m^{-2}$

3.1.2. Grandeza ligada à superfície receptora

Irradiância (Q): é o fluxo de energia interceptada (ou recebida) por unidade de área, correspondendo a uma densidade de fluxo de energia:

$$Q = dF_e/dA \quad \text{unidade no SI : } W.m^{-2} \quad (8.5)$$

3.2. Grandezas fotométricas

3.2.1. Ligadas à fonte luminosa

a) *Fluxo luminoso e intensidade luminosa*: fluxo de luz (F_l) emitido por uma fonte pontual nas 4π direções, guardando a seguinte relação com intensidade luminosa I_l :

$$de I_l = dF_l/d\omega \quad (8.6)$$

Unidades:

de I_l : candela (Cd)

1 Cd corresponde a 1/60 da intensidade total de luz emitida por unidade de área (cm^{-2}) de um corpo negro radiador de luz a 2042 K (temperatura de fusão da platina).

de F_l : lumen (lm)

1 lumen é o fluxo num ângulo sólido unitário de uma fonte pontual cuja intensidade é 1 Cd.

b) *Luminância*: fluxo emitido por uma fonte por unidade de área da superfície esférica e por unidade de ângulo sólido.

Unidade: $lm.m^{-2}.sr^{-1}$ ou $lux.sr^{-1}$ (sendo sr = esfero-radiano)

3.2.2. Ligada à superfície receptora

Iluminância ou iluminamento: densidade de fluxo luminoso interceptado por unidade de área.

Unidades:

lux $1 lux = 1 lm.m^{-2}$

foot-candle (fc) onde $1 fc = 10,8 lux$

foot $1 foot = 1 lm.cm^{-2}$

3.3. Relações entre grandezas radiométricas e fotométricas

Não há correspondência exata entre os dois tipos de grandeza, a não ser que se esteja trabalhando em um comprimento de onda específico, porque uma grandeza fotométrica está relacionada à "eficiência luminosa" (sensibilidade do olho humano à luz) em cada comprimento de onda (figura 8.3).

Por exemplo, para $\lambda = 555 nm$ ocorre a máxima eficiência do olho humano e 1 W nesse comprimento de onda corresponde a 680 lm. Para $\lambda = 600 nm$, a eficiência é de 0,62 e 1 W corresponde, portanto, a $(0,62 \times 680) = 422 lm$.

3.4. Densidade de fluxo de fótons

É o número de fótons contidos em um feixe radiante, por unidade de área interceptando o feixe, na unidade de tempo.

Os fótons com comprimentos de onda entre 400 e 700 nm têm ação fotossintética, definindo-se, então, uma *densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos* (DFFA ou DFFF).

Unidades: $mol \text{ de fótons}.m^{-2}.s^{-1}$, ou $mol \text{ de quanta}.m^{-2}.s^{-1}$.

Um mol de fótons está associado à determinada quantidade de energia que depende do comprimento de onda, ou mais especificamente, da frequência f dos fótons (ver equação 8.2). No caso de um feixe de radiação de múltiplas bandas, como ocorre com a radiação solar, a associação depende da distribuição espectral. De forma aproximada, a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos no feixe de radiação solar pode ser calculada assumindo-se a energia média associada a um fóton de 555 nm, de maneira que:

$$E_{555} = h.f = h.c/\lambda = (6,626 \times 10^{-34} \text{ J.s}).(3 \times 10^8 \text{ m.s}^{-1})/(5,55 \times 10^{-7} \text{ m})$$

$$E_{555} = 3,5816 \times 10^{-17} \text{ J.fóton}^{-1}$$

Portanto, 1 mol de fótons corresponde a:

$$6,022 \times 10^{23} \text{ fótons.mol}^{-1} \times 3,5816 \times 10^{-17} \text{ J.fóton}^{-1} = 2,1569 \times 10^5 \text{ J.mol}^{-1}$$

A magnitude máxima da irradiância solar instantânea na superfície terrestre, considerando a faixa da radiação fotossinteticamente ativa, pode ser adotada como 500 W.m^{-2} , que corresponde a:

$$(5,0 \times 10^2 \text{ J.m}^{-2}.\text{s}^{-1}) / (2,1569 \times 10^5 \text{ J.mol}^{-1}) = 2,318 \times 10^{-3} \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$$

$$\text{ou} \quad 2318 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$$

4. RADIAÇÃO SOLAR E TERRESTRE: ASPECTOS QUALI-QUANTITATIVOS

O Sol emite uma quantidade enorme de energia (da ordem de $6,5 \times 10^7 \text{ W}$ para cada m^2 de sua superfície), mas como o ângulo sólido do feixe de radiação que incide na superfície terrestre é muito pequeno ($\omega = 6,8 \cdot 10^{-5} \text{ sr}$), somente uma pequena fração desse valor chega ao limite externo da atmosfera. Mesmo assim, a quantidade de energia que atinge a Terra é enorme, sendo o fluxo estimado em $4,4 \times 10^{15} \text{ kW.h}$ por dia, que corresponde a 600 vezes a produção de energia elétrica e 75

vezes a produção de energia de outras fontes dos Estados Unidos (Ksenzhek e Volkov, 1998).

Considerando o Sol como um corpo negro, pode-se utilizar a lei de Planck e mostrar a distribuição espectral dessa radiação, sendo que mais de 99% dela encontra-se na faixa de comprimentos de onda entre 100 nm e 4000 nm. O comprimento de onda de máxima emissão espectral (λ_m) de um corpo negro, como pode ser considerado o Sol, é dado pela equação da *lei de Wien*, em função da temperatura de emissão T do corpo:

$$\lambda_m \cdot T = 2,940 \times 10^6 \text{ nm.K} \quad (8.7)$$

Considerando-se a temperatura efetiva de emissão do sol como 5800 K, o valor de λ_m para a radiação solar está em torno de 500 nm.

A emitância radiante de um corpo pode ser calculada a partir da lei de Stefan-Boltzmann:

$$R = \epsilon \cdot \sigma \cdot T^4 \quad (8.8)$$

onde R é a emitância radiante (W.m^{-2}); ϵ é a emissividade do corpo (relação entre a emitância do corpo em relação a de um corpo negro na mesma temperatura), tendo valores de 0 a 1; σ é a constante de Stefan-Boltzmann ($5,763 \times 10^{-8} \text{ W.m}^{-2}.\text{K}^{-4}$) e T é a temperatura efetiva de emissão do corpo (K). O valor $6,5 \times 10^7 \text{ W.m}^{-2}$ para a emitância do Sol pode ser encontrada através da expressão acima, considerando-o como um corpo negro a 5760 K.

A irradiância solar máxima na Terra ocorre no limite externo da atmosfera, quando se considera um plano colocado perpendicularmente aos raios solares, sendo igual a 1360 W.m^{-2} (aproximadamente $1,95 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$) quando se tem a distância média da Terra ao Sol. Esse valor é denominado de *constante solar*.

A irradiância solar em um plano horizontal no limite externo da atmosfera de um local na Terra varia (pouco) com a variação da distância Terra-Sol e (bastante) com a inclinação dos raios solares em relação à superfície, sendo função da localização geográfica (latitude) e da época do ano. Essa variação é um grande fator da variação da radiação solar e da duração do comprimento do dia (*fotoperíodo*) ao

longo do ano nas diferentes latitudes. O plano do horizonte é um plano colocado perpendicularmente à linha zênite-nadir, linha esta que passa pelo centro da Terra e pelo ponto considerado na superfície e se prolonga para o espaço (o zênite é um ponto tomado nessa linha acima do observador situado no ponto da superfície).

Ao atravessar a atmosfera, o feixe radiante sofre atenuação, que modifica sua distribuição espectral de comprimentos de onda em função da composição da atmosfera, principalmente da concentração de vapor d'água, gás carbônico, ozônio e poluentes. O primeiro sofre variações suficientes para causar um efeito a curto prazo (dias), enquanto que as variações de CO₂ e O₃ ocorrem em escala maior de tempo. O CO₂ e o vapor d'água são bons absorvedores na banda do infravermelho de ondas curtas e o ozônio na do ultravioleta. Outro processo importante na atenuação da radiação é o espalhamento na banda do visível, pelo qual parte da radiação que chega a atmosfera é perdida para o espaço sideral.

A variação instantânea da irradiância solar está relacionada também, à massa ótica atmosférica que o feixe de radiação deve atravessar para atingir a superfície terrestre.

A figura 8.5 mostra um exemplo da distribuição espectral da radiação solar antes e após percorrer a atmosfera, na passagem zenital do Sol num dia com atmosfera sem nebulosidade, ao nível do mar. A curva diária da irradiância global varia ao longo do dia, com possíveis modificações instantâneas causadas por variações na transmissividade atmosférica.

Para as latitudes brasileiras, a irradiância instantânea máxima na superfície situa-se em torno de 1000 W.m⁻² e a energia acumulada diária é bastante variável ao longo do ano e com a latitude, com valores extremos da ordem de 30 MJ.m⁻².dia⁻¹.

A irradiância numa superfície inclinada varia em função do ângulo de inclinação da superfície em relação ao plano do horizonte e do azimute da superfície.

No estudo da fotossíntese, cuja intensidade depende mais do número de fótons na banda de comprimentos de onda ativos para o processo, do que da energia global de um feixe radiante, é preferível trabalhar-se com a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ("DFFA ou DFFF"). A distribuição espectral de fótons de radiação solar incidente na atmosfera e na superfície terrestre (figura

8.6) é diferente da distribuição espectral de energia (figura 8.5), sendo que o valor de λ_m no primeiro caso desloca-se em direção a λ da ordem de 600-700 nm.

A banda de comprimentos de onda com ação fotossintética localiza-se entre 400 e 700 nm. Ao se trabalhar com irradiância ou radiação fotossinteticamente ativa (PAR) em termos energéticos (isto é, W.m⁻²), pode-se assumir com boa aproximação que a PAR representa cerca de 45 a 50% da irradiância solar global para períodos acima de 30 minutos e quando a elevação solar é maior que 10%; essa porcentagem pode variar ligeiramente de acordo com as condições atmosféricas. Quanto à relação entre a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos e a densidade de fluxo total de fótons de onda curta, ela depende da proporção entre radiação difusa e radiação direta. A figura 8.7 mostra a distribuição espectral do fluxo relativo de fótons das radiações difusa e direta num dia sem nebulosidade, entre 14:00 e 14:30 h.

Além da radiação solar de ondas curtas, nos ecossistemas ocorre também radiação de comprimentos de onda longos (infravermelho térmico), com distribuição cujo λ_m tem valor em torno de 10.000 nm, de acordo com a temperatura média que ocorre nos ambientes terrestres. A distribuição teórica da densidade de fluxo espectral para um corpo negro a 288 K e as bandas altamente efetivas de absorção dessa radiação pelo vapor d'água e o CO₂ são mostradas na figura 8.8. A radiação de onda longa tem significado importante no balanço de radiação de qualquer corpo na superfície terrestre.

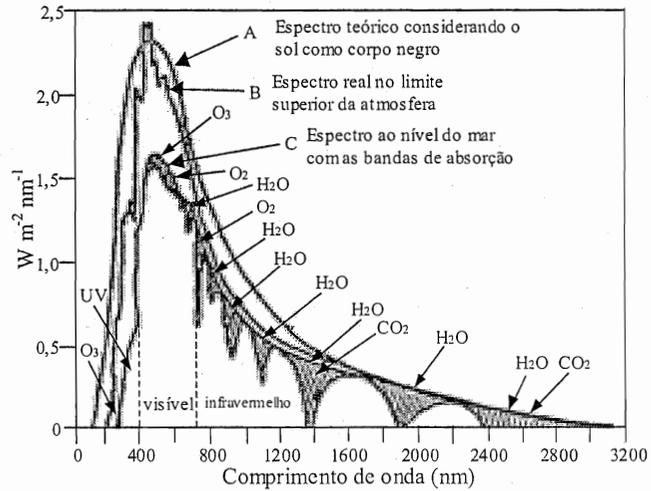


Figura 8.5. Distribuição espectral da irradiância solar num plano horizontal no limite externo da atmosfera e ao nível do mar, num dia de atmosfera sem nebulosidade e na passagem zenital do sol, com as bandas de absorção por elementos atmosféricos. (Adaptada de Robinson, 1966).

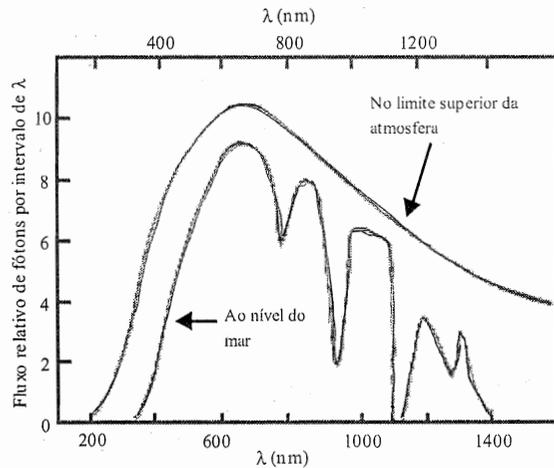


Figura 8.6. Distribuição espectral de fótons da radiação solar no limite superior da atmosfera e na superfície terrestre ao nível do mar em dia sem nebulosidade, na passagem meridiana do sol. (Adaptada de Nobel, 1999).

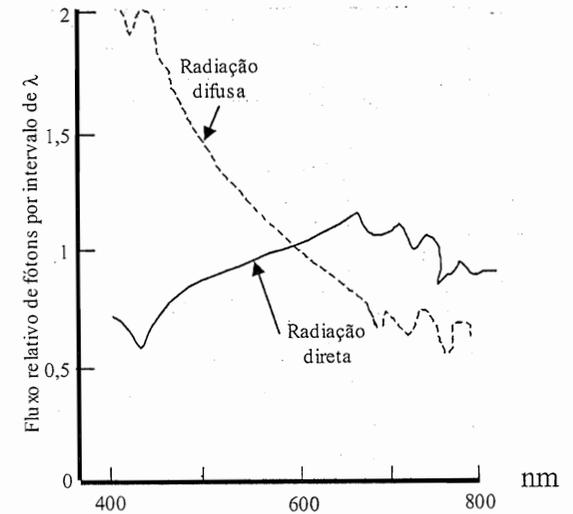


Figura 8.7. Exemplo de distribuição espectral de fótons na radiação direta e na difusa em dia claro, entre 14:00 e 14:30 h. (Adaptada de Smith e Morgan, 1981).

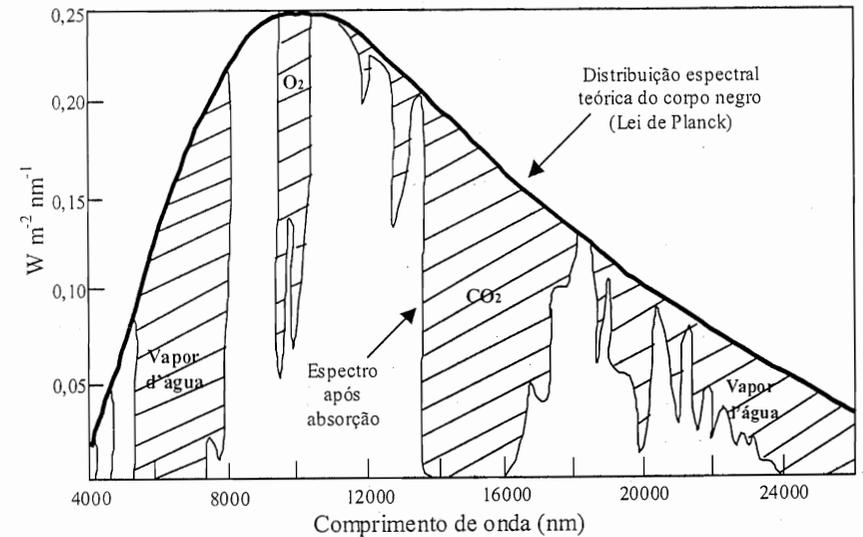


Figura 8.8. Distribuição espectral da energia emitida por um corpo negro a 288 K e bandas de absorção. (Fonte: Villa Nova e Santos, s.d.)

5. BALANÇO DE ENERGIA RADIANTE DAS PLANTAS

5.1. Fluxos de energia radiante entre a planta e o ambiente

Considere-se uma planta isolada. Os fluxos de energia radiante que ocorrem entre ela e o seu ambiente de crescimento são representados na Figura 8.9.

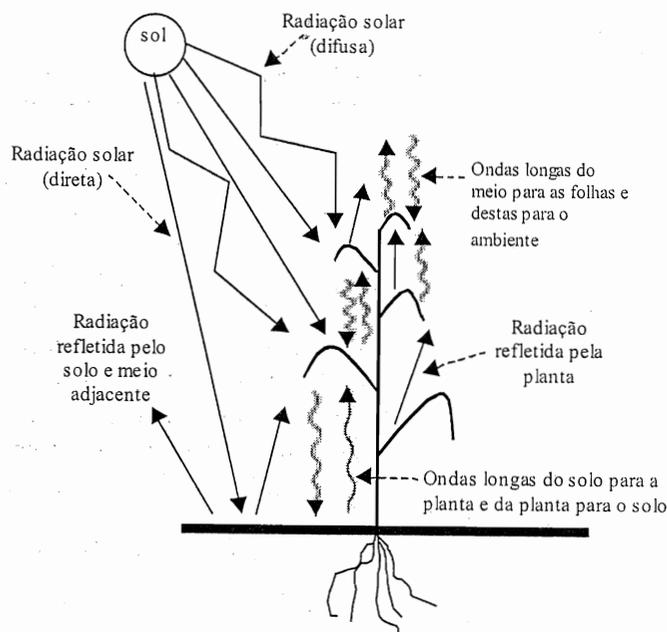


Figura 8.9. Fluxos de radiação entre uma planta e o seu ambiente de crescimento.

Os fluxos de ondas curtas recebidas pela planta são os da radiação solar, tanto *direta* (não interage com a atmosfera), quanto *espalhada* ou *difundida* pela atmosfera, constituindo a irradiância solar global, além da radiação solar *refletida* pelo meio em direção à planta.

Os fluxos de ondas longas são representados pela radiação térmica (OL) emitida pela atmosfera e pelo meio adjacente, que chegam à planta (radiação recebida) e pela radiação térmica por ela emitida.

Embora a parte aérea seja constituída de ramos, frutos e folhas, estas últimas tem merecido maior atenção nos estudos de trocas energéticas com o meio, devido a sua importância como órgão sede da fotossíntese e da transpiração, processos esses ligados à energia radiante. Por esses motivos, a abordagem será feita a partir daqui somente em relação às folhas.

5.2. Reflexão, transmissão e absorção de energia radiante pelas folhas

O balanço de energia radiante de uma folha depende bastante das suas propriedades de reflexão, de transmissão e de absorção da energia radiante.

Refletância (r), transmitância (t) e absorvância (a) são termos referentes, respectivamente, à fração da radiação incidente num corpo que é refletida, transmitida e absorvida. Pela lei de conservação de energia, $r + t + a = 1$. Os valores de r , t e a de um corpo dependem da sua composição química.

A absorção da energia eletromagnética por um corpo ocorre principalmente na coroa eletrônica e depende dos níveis energéticos permitidos (orbitais) num átomo. Os fótons que podem ser absorvidos são aqueles com energia suficiente para causar uma transição de um elétron num determinado nível (normalmente o basal) para um outro nível energético permitido.

Em uma molécula, além dos níveis energéticos eletrônicos, ocorrem também níveis energéticos rotacionais e vibracionais. Esses componentes vibracionais e rotacionais são quantizados e de ordem de grandeza menor que os dos níveis eletrônicos. No final, os níveis energéticos de uma molécula acabam sendo constituídos de níveis eletrônicos, de sub-níveis devidos à vibração e de sub-subníveis devido à energia rotacional. Isso faz com que o espectro de absorção da radiação eletromagnética pela molécula seja ampliado. Para o hidrogênio, por exemplo, ele se constitui em um *espectro de linhas*, com comprimentos de onda específicos para a absorção. Uma molécula diatômica apresenta um espectro de absorção mais complexo e a complexidade aumenta para moléculas poliatômicas, com espectro contínuo.

A água é o principal constituinte das folhas em quantidade. Ela absorve na banda do infravermelho, principalmente acima de 1400 nm, tendo também alta ação absorvedora na faixa do infravermelho térmico.

O segundo grupo de constituintes da folha, em importância quantitativa, são os compostos orgânicos. Deles, merecem menção os pigmentos, principalmente os envolvidos na fotossíntese, como as clorofilas *a* e *b* e os carotenóides (carotenos e xantofilas), cujas estruturas químicas das moléculas são mostradas na figura 8.10. O principal condicionador do espectro de absorção desses pigmentos é o fato de serem moléculas complexas com duplices ligas, onde ocorrem os elétrons π (elétrons em orbitais π), associados à ligações mais fracas dentro de uma molécula do que, por exemplo, os orbitais σ . Os níveis energéticos dos orbitais π permitem que os elétrons absorvam fótons em comprimentos de onda na banda do visível. Além disso, quanto maior o número de duplices - ligas em conjugação na molécula (isto é, uma alternância de ligas simples e ligas duplas na molécula como, por exemplo, $C - C = C - C = C - C$), maior é a eficiência de absorção de energia eletromagnética.

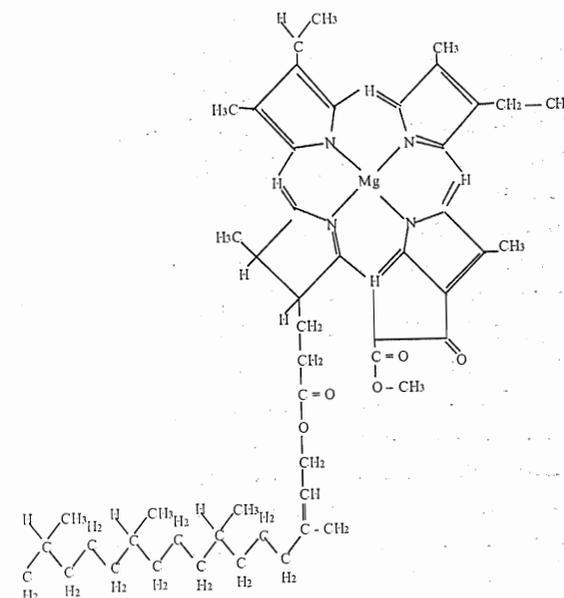
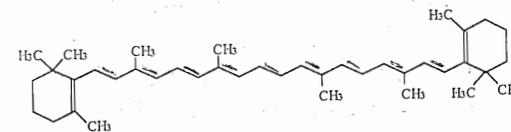
A figura 8.11 mostra os níveis de transição energética que podem ocorrer quando aumenta o número de duplices ligas. Se esse número aumenta, cresce também o comprimento de onda de máxima absorção λ_{max} (exemplo, se há uma dúplici liga, $\lambda_{\text{max}} = 185 \text{ nm}$; 2 duplices ligas, $\lambda_{\text{max}} = 225 \text{ nm}$, assim por diante). Os pigmentos fotossintéticos tem muitas duplices ligas (as das clorofilas situam-se na parte porfirínica) que os tornam bons absorvedores na faixa do visível.

A figura 8.12 mostra o espectro de absorção da clorofila (os picos ocorrem na "banda Soret" - região do azul e na banda do vermelho), obtido por dissolução em solutos orgânicos, o que pode mudar ligeiramente o espectro real que seria obtido em uma determinação "in vivo". Uma outra característica interessante são os altos coeficientes de absorção desses pigmentos, da ordem de $10^4 \text{ m}^2 \cdot \text{mol}^{-1}$, devido à alta conjugação. No caso da clorofila, por exemplo, ocorrem bandas menos acentuadas, como aquela em torno de 615 nm; a absorção nesse comprimento de onda é decorrente de um sub-nível vibracional.

As características espectrais de absorção de uma folha são explicadas pela composição de espectros de absorção dos seus constituintes e pela proporção desses. Além disso, há espalhamento múltiplo da radiação pelas paredes celulares que pode modificar o

espectro de absorção. Outro aspecto a ser considerado é a refletância da radiação: presume-se que ela possa ser causada principalmente por interfaces óticas no interior das folhas, onde ocorre mudança do índice de refração quando da passagem de um meio para outro (exemplo, ar-parede celular; parede celular-seiva celular, etc), embora outras causas possam existir.

Clorofila

 β -Caroteno

Luteína

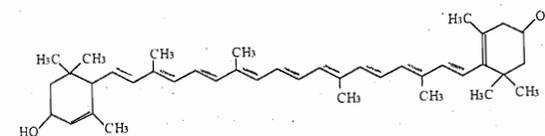


Figura 8.10. Estrutura de moléculas de pigmentos vegetais.

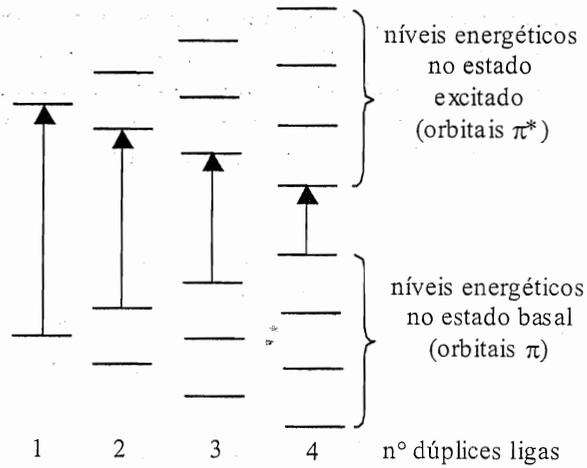


Figura 8.11. Esquema de níveis energéticos permitidos em uma molécula de acordo com o número de dúplices ligas.

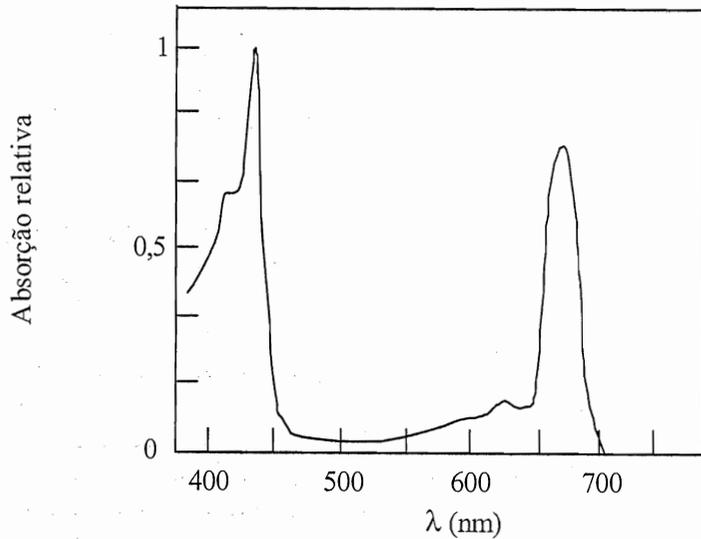


Figura 8.12. Exemplo de espectro de absorção da radiação eletromagnética pela clorofila *a* dissolvida em solvente orgânico.

A composição desses processos explica as curvas espectrais de absorvância, refletância e transmitância de uma folha. A figura 8.13 mostra a absorvância, a refletância e a transmitância espectral de uma folha larga decídua de *Populus deltoides*, numa incidência dos raios solares aproximadamente na direção normal à folha.

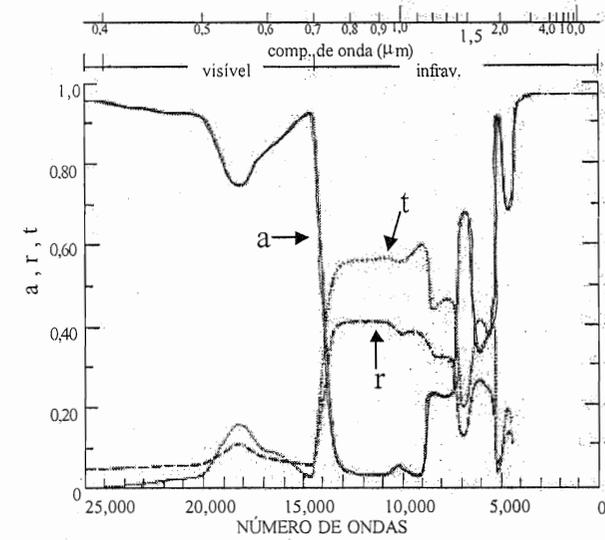


Figura 8.13. Curvas espectrais de absorvância, refletância (superfície superior) e transmitância de típicas de folhas largas e verdes. (Adaptado de Gates, 1965).

Observa-se que devido aos pigmentos foliares, há sempre alta absorvância na banda do visível, com queda na banda do verde, amarelo e laranja. Na banda de 700 a 1200 nm há um aumento acentuado da transmitância e da refletância, de modo que a absorvância cai a níveis da ordem de 0,1; sugere-se a baixa absorção nessa banda é favorável à folha, no sentido de que ela deixa de absorver radiações desnecessárias sob o ponto de vista fisiológico e que, por representarem uma boa fração da radiação solar incidente, contribuiriam para um aumento sensível da temperatura da folha, se absorvida. Na banda acima de 2000

nm ocorre alta absorção, mas a participação dessa banda no feixe de radiação solar é pequena.

Embora folhas de outras espécies possam ter valores de transmitância e refletância diferentes das mostradas na figura 8.13, as formas das curvas para folhas largas e verdes mostram os padrões típicos dessa figura.

Os valores médios de refletância e absortância da folha mudam com a elevação do Sol. A tabela 8.2 mostra valores médios de *a* e *r* para folhas em diversas condições, para alta e baixa elevação solar (Gates, 1980). As médias foram obtidas pela multiplicação da refletância ou absorvância espectral pela intensidade espectral da radiação e dividindo-se esse valor pela densidade de fluxo total de radiação solar. Em geral, a refletância é maior (média de 0,26 a 0,32) para baixas do que para altas elevações do sol (média de 0,20 a 0,26), de modo que a absortância tem um comportamento inverso (em resumo, valores médios de 0,34 a 0,44 para baixas elevações e 0,48 a 0,56 para altas). Essas variações podem ser explicadas pelo fato de ser o feixe de radiação solar relativamente mais rico na banda do vermelho do que na do azul a baixas elevações do sol em dia sem nebulosidade, quando comparado com o espectro a altas elevações.

Outros fatores podem afetar as características espectrais das folhas, como:

a) *idade*: para muitas espécies a absortância aumenta com o avanço da idade da folha, com valores de *a* até 10% maior.

b) *pubescência*: pêlos, espinhos e outras formações nas folhas tendem a causar aumento da sua refletância. Pensa-se que eles tenham, também, papel de re-irradiação (ondas longas) e de absorção de radiação, como mecanismos de proteção aos pigmentos foliares contra excesso de energia radiante. A grande variação dessas estruturas em muitas espécies parece provocar efeitos muito diferenciados na interação da radiação solar com as plantas, como discute Gates (1980).

c) *mudanças sazonais* - devido a variação da sua composição, principalmente de pigmentos, as folhas de plantas perenes, decíduas ou não, podem apresentar mudanças de absortância e refletância espectral, principalmente na faixa do visível. Isso pode ser confirmado pela variação da cor das folhas em muitas espécies ao longo do ano, principalmente nas decíduas.

d) *folhas de "sol" ou de "sombra"* - comparada a uma folha de sombra, uma folha de "sol" absorve mais na superfície superior que na inferior.

e) *nebulosidade* - em dias nublados, o espectro de radiação solar incidente na superfície terrestre apresenta maior proporção do ultravioleta e do visível, favorecendo a absorção pelas folhas. Gates (1980) afirma que o aumento da absortância pode ser de cerca de 16%, passando, por exemplo, de 0,50 a 0,58.

Tabela 8.2. Refletância (*r*) e absortância (*a*) de folhas de diferentes espécies, para baixas e altas elevações do sol, calculadas multiplicando-se a refletância e a absorvância espectral pela intensidade espectral da radiação solar, dividida pelo fluxo total de radiação solar. Dados obtidos no hemisfério norte, entre final de abril e meados de maio. (Fonte: Gates, 1980).

ESPÉCIE	CONDIÇÃO DA FOLHA (DIMENSÃO)	REFLETÂNCIA		ABSORTÂNCIA	
		BAIXA (ELEVÇÃO SOLAR)	ALTA	BAIXA (ELEVÇÃO SOLAR)	ALTA
Algodoeiro		0,277	0,221	0,397	0,524
Bananeira		0,333	0,262	0,415	0,546
Bordo	Muito pequena	0,256	0,206	0,325	0,458
	Média	0,282	0,231	0,374	0,490
<i>Acer</i>	Pequena	0,232	0,187	0,396	0,511
<i>Saccharinum</i>	Média	0,284	0,225	0,347	0,487
	Média	0,286	0,220	0,431	0,558
	Grande	0,305	0,238	0,398	0,531
Carvalho		0,339	0,270	0,431	0,547
Choupo	Média	0,237	0,198	0,324	0,448
Girassol	1ª folha	0,317	0,255	0,398	0,521
	3ª folha	0,269	0,213	0,407	0,565
	4ª folha	0,280	0,219	0,443	0,565
	5ª folha	0,282	0,220	0,400	0,532
Nogueira	Muito pequena	0,282	0,231	0,374	0,490
	Pequena	0,303	0,239	0,341	0,473
	Média	0,284	0,225	0,427	0,543
	Grande	0,312	0,244	0,414	0,541
	Muito grande	0,311	0,245	0,444	0,565
Pessegueiro		0,306	0,246	0,480	0,586

Em resumo, para folhas largas que não estão em senescência, pode-se adotar absorvância entre 0,75 a 0,90, com média de 0,8 para λ entre 400 e 700 nm. Para λ entre 700 e 1200 nm, a absorvância média é 0,1, enquanto que para λ maior que 2000 nm ela tende para 1. Para toda a banda de ondas curtas, a absorvância de folhas largas verdes tem valores médios cujos limites estão entre 0,4 e 0,6, enquanto que para a faixa do infravermelho térmico esses limites estão entre 0,95 e 0,98. Em acículas de coníferas ocorrem menores refletâncias e maiores absorvâncias nas bandas do ultravioleta, do visível e do infravermelho próximo, com valores médios de absorvância de até 0,97 para a faixa do visível e 0,89 como média para ondas curtas.

5.3. Balanço de energia radiante das folhas

A figura 8.14 mostra, de forma esquemática, os fluxos de energia de ondas curtas e de ondas longas que incidem numa folha horizontal exposta, bem como o de ondas longas por ela emitida. Verifica-se que incidem na folha radiações de ondas curtas diretas do Sol (S_d) e difundidas (ou espalhadas) pelas nuvens (S_n) e pelo "céu" (atmosfera - S_c), além das frações refletidas pelas adjacências que chegam à folha (rS_d , rS_n e rS_c). Incidem, também, ondas longas emitidas pela atmosfera (σT_c^4) e pelas superfícies adjacentes à folha (σT_s^4). Além disso, a folha emite energia radiante de onda longa, através das suas duas faces.

O valor da densidade líquida de fluxo de energia radiante (ou saldo de radiação) disponível aos processos biofísicos na folha depende das densidades de fluxo de radiação de ondas curtas e de ondas longas absorvidas e, de radiação infravermelha emitida. Em termos simples, o saldo de radiação representa a soma do balanço de ondas curtas (BOC) e do balanço de ondas longas (BOL). Denominando de S_d , S_n e S_c as densidades de fluxo de radiação direta, das nuvens e do céu, respectivamente, o balanço de ondas curtas será:

$$BOC = a(S_d + S_n + S_c) + a.r(S_d + S_n + S_c) = a.Q_g + a.r.Q_g = a.(1+r).Q_g \quad (8.9)$$

onde a e r são, respectivamente, a absorvância e a refletância média das adjacências à radiação solar. Q_g é a irradiância solar global.

O balanço de ondas longas tem um componente representado por absorção pela folha das radiações emitidas pelos corpos adjacentes a

ela e pela atmosfera. Tem, também, o componente representado pela emissão energética da folha. Utilizando a lei de Stefan-Boltzmann, pode-se equacionar esse balanço:

$$BOL = a_{iv} \cdot \sigma \cdot (T_s^4 + T_c^4) - 2 \cdot e_{iv} \cdot (\sigma \cdot T_f)^4 \quad (8.10)$$

sendo σ a constante de Stefan-Boltzmann, T_s , T_c e T_f , respectivamente, as temperaturas efetivas do meio adjacente à folha, do "céu" (atmosfera) e da folha.

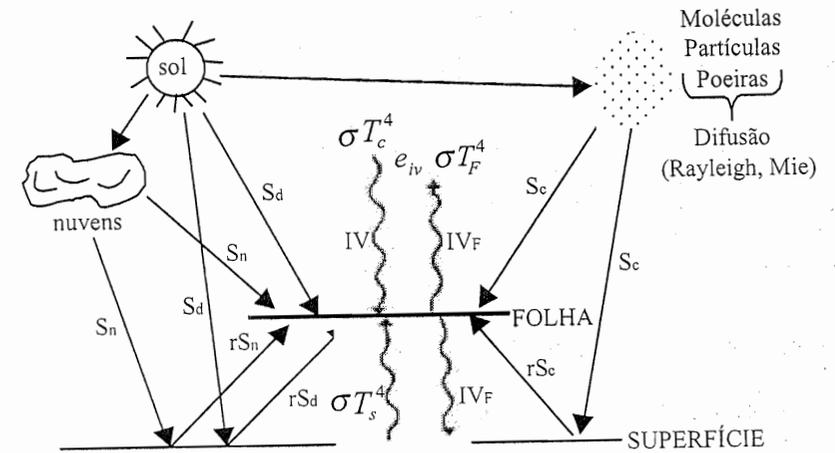


Figura 8.14. Esquema dos fluxos de energia radiante em uma folha horizontal exposta à radiação solar. (Modificada com base em Nobel, 1999).

A absorvância na banda de infravermelho termal (a_{iv}) pode ser adotada como 0,96, enquanto que a emissividade da folha pode ser adotada como igual a a_{iv} , de acordo com a lei de Kirchoff da radiação. Adota-se a emissividade das superfícies adjacentes à folha e do "céu" (atmosfera) como sendo 1. Portanto:

$$BOL = 0,96 \cdot \sigma \cdot (T_s^4 + T_c^4) - 1,92 \cdot \sigma \cdot T_f^4 \quad (8.11)$$

O saldo de radiação para a folha (Q_f) torna-se, então:

$$Q_f = BOC + BOL \quad (8.12)$$

Exemplo: calcular o saldo instantâneo de radiação para uma folha horizontal exposta a pleno sol, sendo a irradiância global do momento igual a 900 W.m^{-2} , a temperatura dos corpos das adjacências igual a 21° C , a do "céu" igual a -18° C e a da folha igual a 24° C . Adotar absorvância global para ondas curtas = 0,60 e para infravermelho termal = 0,96; a refletância dos corpos nas adjacências para onda curta é 0,20. Calcular qual a contribuição porcentual da radiação de ondas curtas e de ondas longas para a "carga calorífica" (ou "carga térmica" ou "carga radiante"), igual à densidade de fluxo absorvido Q_a . Calcular qual a porcentagem da carga calorífica (ondas curtas + ondas longas absorvidas) balanceada pela emissão da folha.

Resolução:

$$Q_g = S_d + S_n + S_c = 900 \text{ W.m}^{-2}$$

$$\text{BOC} = 0,5 (1 + 0,2) \cdot 900 = 540 \text{ W.m}^{-2}$$

$$\begin{aligned} \text{BOL} &= 0,96 \times 5,67 \times 10^{-8} (294,16^4 + 255,16^4) - 2 \times 0,96 \times 5,67 \times 10^{-8} \times (298,16)^4 = \\ &= 649 - 874 = -225 \text{ W.m}^{-2} \end{aligned}$$

Portanto, $Q_F = 540 - 225 = 315 \text{ W.m}^{-2}$

"Carga calorífica" $Q_a = 540 + 649 = 1189 \text{ W.m}^{-2}$
(45,4% proveniente de ondas curtas e 54,6% de ondas longas).

A radiação de ondas longas emitida pela folha balanceou $874/1189 = 0,735$ ou 73,5 % da carga calorífica.

Se a folha exposta não estivesse na horizontal, as mudanças no seu ângulo de inclinação fariam com que a "carga calorífica" variasse de acordo com a variação da irradiância direta da folha, já que a radiação difusa e a refletida que incidem na folha chegam de todas os ângulos, não variando muito seus valores em relação ao exemplo anterior. Na situação da folha exemplificada, a qual está sob uma condição de irradiância elevada por estar na horizontal, se ela se posiciona paralela aos raios solares, a diminuição da carga calorífica seria de cerca de 300 W.m^{-2} .

Numa folha sombreada dentro de uma comunidade vegetal, o balanço de ondas curtas é constituído de radiação difusa e de refletida pelas adjacências. O balanço de ondas longas é praticamente nulo, pois a radiação infravermelha recebida pela folha é igual à emitida por ela (pela equação, ter-se-ia $T_s = T_c = T_F$ e $a_{iv} = e_{iv}$). Além disso, como a radiação transmitida pelas folhas encontra-se basicamente na banda de 700 a 2000 nm, o espectro de ondas curtas no interior do dossel fica enriquecido nessa banda, que é muito pouco absorvida, de modo que o valor de a diminui. Assumindo um valor de $Q_g = 90 \text{ W.m}^{-2}$, que $a = 0,30$ e que a refletância das adjacências é de 0,40 (maior do que da folha exposta, porque há maior reflexão pelas outras folhas do dossel em direção à folha considerada), o valor do saldo de radiação será:

$$Q_L = 0,30 (1 + 0,40) (90) - 0 = 38 \text{ W.m}^{-2}$$

Outras condições afetam o balanço de energia radiante das folhas, como:

a) *altitude*: mantida a latitude e em condições de dia sem nebulosidade, normalmente há aumento da irradiância global e ligeiro decréscimo da temperatura efetiva do "céu" com o aumento da altitude.

b) *folhas com estruturas para aumento da reflexão*: diminuem a absorvância, conseqüentemente a carga calorífica e a temperatura. Um decréscimo adicional de 0,1 a 0,2 na absorvância global da folha pode reduzir sua temperatura de vários graus.

c) *Nebulosidade*: além da diminuição da irradiância de ondas curtas, em dias nublados a temperatura efetiva do "céu" tende a aumentar, causando aumento da absorção de ondas longas pela folha. Dependendo do grau desse aumento, a emissão da folha também aumentará. No balanço, o saldo de radiação diminuirá.

À noite, há somente balanço de ondas longas, cuja grandeza vai depender das temperaturas do meio, da folha e da efetiva do "céu". Em noites sem nebulosidade, o saldo de radiação tende a ter valores altamente negativos, enquanto que em noites nubladas, em que a temperatura do "céu" pode tornar-se menos negativa ou até apresentar valores positivos, os valores do balanço de energia são fracamente negativos.

6. BALANÇO GLOBAL DE ENERGIA DA FOLHA

Até aqui foram consideradas as trocas de energia radiante entre as folhas e o ambiente. Entretanto, essas não são as únicas trocas energéticas que ocorrem, visto que a folha pode ganhar ou perder energia na forma de calor, bem como pode armazená-la via metabolismo ou termicamente. Num certo período de tempo esses ganhos e perdas devem ser, numericamente iguais ao saldo de energia radiante e, por isso, fala-se na partição do saldo de radiação.

As perdas de calor podem ocorrer por convecção, por condução e por evaporação, enquanto que o armazenamento pode ocorrer através da fotossíntese e do metabolismo em geral, bem como pela variação de energia interna da folha, representado pela variação da sua temperatura. Esquemáticamente, isso pode ser representado por:

RAD. ONDAS CURTAS (SOLAR) ABSORVIDA	RAD. INFRAVERMELHA EMITIDA	ARMAZENAMENTO METABÓLICO
RAD. INFRAVERMELHA ABSORVIDA	CONVECÇÃO/CONDU- ÇÃO DE CALOR	VARIAÇÕES DA TEM- PERATURA FOLIAR
	PERDAS EVAPORATIVAS	
GANHOS DE ENERGIA - PERDAS DE ENERGIA =		VARIAÇÕES DO ARMAZENAMENTO DE ENERGIA

Em termos quantitativos, o armazenamento de energia é muito pequeno. Do saldo de radiação, cerca de 5 W.m^{-2} por exemplo, pode ser usado nos processos metabólicos. O armazenamento via calor específico tem magnitude menor, visto que as folhas têm capacidade calorífica baixa, devido a sua pequena massa. Desse modo, considerando-se desprezível a variação de armazenamento calorífico, pode-se aproximar o balanço acima para:

GANHOS DE ENERGIA = PERDAS DE ENERGIA

A aproximação acima significa, sob condições de equilíbrio dinâmico, que a energia radiante absorvida será contrabalançada pelas perdas radiantes, principalmente através dos processos convectivos, condutivos e evaporativos. Assim:

$$Q_a = 2 \cdot e \cdot \sigma \cdot T_f^4 + F_c^c + F_c^T \quad (8.13)$$

sendo Q_a a densidade de fluxo de radiação absorvida, $(2 \cdot e \cdot \sigma \cdot T_f^4)$ o termo referente à perda radiante de ondas longas, F_c^c e F_c^T as densidades de fluxo de calor associadas, respectivamente, ao processo condutivo/convectivo e ao transpiratório.

O processo condutivo de calor ocorre predominantemente através da camada-limite da folha e o convectivo ocorre no ar turbulento. A convecção pode ser: *livre* (ou *térmica*), ocorrendo através do aquecimento do ar em contato com a folha, de modo que ele se expande e se eleva, transportando propriedades como o calor; ou *forçada* (o vento remove o ar para fora da camada-limite, transportando também calor).

Considerando a folha como uma superfície plana, com temperatura t_f , pode-se usar a equação da lei de Fourier de transferência unidimensional de calor ($F_c^c = -K^{ar} \cdot dt/dx$), que aplicada ao caso torna-se:

$$F_c^c = 2 \cdot K^{ar} \cdot \frac{(t_f - t_{ar})}{x^{cl}} \quad (8.14)$$

sendo F_c^c a densidade de fluxo de calor condutivo/convectivo (W.m^{-2}), K^{ar} o coeficiente de condutividade térmica do ar ($\text{W.m}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$), t_f e t_{ar} as temperaturas da folha e do ar turbulento ($^\circ\text{C}$), respectivamente e x^{cl} é a espessura efetiva da camada limite. Na convenção adotada na equação, valores positivos significam que a folha tem maior temperatura que o ar. O valor 2 é usado para descrever o fluxo total por unidade de área de um lado da folha.

Os valores de K^{ar} dependem da temperatura e da umidade do ar. Para ar seco, seu valor é $0,0243 \text{ W.m}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ a 0°C e a variação é praticamente linear com a temperatura ($^\circ\text{C}$), de acordo com a expressão:

$$K^{ar} = (0,0243 + 6,8 \times 10^{-5} t_{ar}) \quad (8.15)$$

O efeito da umidade do ar é pequeno, afetando no máximo 2% o valor de K^{ar} a altas temperaturas. O efeito do vento sobre F_c^c ocorre através do seu efeito sobre x^{cl} (ver equações no capítulo VII).

O coeficiente de condutividade térmica do ar pode ser transformado em um *coeficiente de convecção térmica* K_c :

$$K_c = K^{ar}/x^{cl} \quad (W \cdot m^{-2} \cdot ^\circ C^{-1}) \quad (8.16)$$

Assim:

$$F_c^c = 2 \cdot K_c (t_f - t_{ar})/x^{cl} \quad (8.17)$$

O fluxo de calor F_c^T associado à transpiração é expresso por:

$$F_c^T = F_{va} \cdot \lambda_{vap} \quad (8.18)$$

sendo F_{va} a densidade de fluxo de vapor d'água da folha e λ_{vap} o calor latente de vaporização da água, cujos valores em função da temperatura são dados na tabela 8.3.

Tabela 8.3. Valores de calor latente de vaporização da água (λ_{vap}) em função da temperatura t.

t(°C)	0	10	20	25	30	40	50
λ_{vap} (kJ/mol)	45,06	44,63	44,21	44,00	43,78	43,35	42,91
λ_{vap} (MJ/kg)	2,501	2,477	2,454	2,442	2,430	2,406	2,382

Como F_{va} pode ser definido em função de difusão de vapor, F_c^T pode ser calculado como:

$$F_c^T = \lambda_{vap} \cdot F_{va} = \lambda_{vap} \cdot g_{va}^{total} (C_{va}^f - C_{va}^{ar}) = \lambda_{vap} \cdot g_{va}^{total} \cdot (C_{va}^f - C_{va}^{ar}) / r_{va}^{total} \quad (8.19)$$

sendo g_{va}^{total} e r_{va}^{total} , respectivamente, a condutância e a resistência total à difusão de vapor da folha, enquanto que $C_{va}^f - C_{va}^{ar}$ é a diferença de concentração de vapor entre a folha e o ar turbulento.

EXEMPLO: Para a folha tomada no exemplo anterior, calcular como a energia absorvida foi dissipada por irradiação, convecção, condução e

transpiração (expressar o valor porcentual de cada termo em relação à densidade de fluxo de radiação absorvida e do saldo de radiação). Estimar a densidade de fluxo transpiratório. A dimensão da folha na direção do vento (cuja velocidade é $1,2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$) é 7 cm. Assumir a temperatura do ar = 21°C .

No exercício foi calculado que a densidade de fluxo de energia radiante absorvida foi $1189 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ e que $874 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ foram dissipados na forma de irradiação de ondas longas.

A densidade de fluxo de energia dissipada por condução/convecção é calculada pela equação 8.17, sendo x^{cl} e K^{ar} calculado como:

$$x^{cl} = 4,0 \sqrt{0,07/1,2} = 0,97 \text{ mm} = 0,97 \times 10^{-3} \text{ m}$$

$$K^{ar} = 0,0243 + 6,8 \times 10^{-5} \cdot 21 = 0,0257 \text{ W} \cdot \text{m}^{-1} \cdot ^\circ \text{C}^{-1}$$

$$F_c^c = 2 \cdot 0,0257 \cdot (25 - 21) / 0,97 \cdot 10^{-3} = 212 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$$

O valor de Q_a foi repartido da seguinte forma:

$$874/1189 = 73,5 \% \text{ por emissão da folha}$$

$$212/1189 = 17,8 \% \text{ para condução/convecção.}$$

$$103/1189 = 8,7 \% \text{ para calor latente de vaporização } (F_c^T).$$

Em relação ao saldo de radiação ($315 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$), cerca de 67% foi dissipado na forma de condução/convecção e 33% como calor latente, desprezando-se a energia usada no metabolismo e a armazenada na folha.

A densidade de fluxo de transpiração pode ser calculada como:

$$F_{va} = \frac{F_c^T}{\lambda_{vap}} = \frac{103 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}}{44 \times 10^4 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1}} = 2,34 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

7. BALANÇO DE ENERGIA E TEMPERATURA DA FOLHA

A expressão 8.13 pode ser transformada de modo a se ter um modelo de estimativa da temperatura da folha em condições de equilíbrio dinâmico:

$$Q_a = 2 \cdot e \cdot \sigma \cdot (t_f + 273,16)^4 + 2 \cdot K^{ar} \cdot (t_f - t_{ar}) / x^{cl} + \lambda_{vap} \cdot (C_{va}^f - C_{va}^{at}) / r_{va}^{total} \quad (8.20)$$

O cálculo de t_f pode ser feito a partir do conhecimento da temperatura do ar turbulento, da velocidade do vento e da umidade relativa do ar. Através desses valores e das dimensões da folha pode-se estimar o valor de t_f .

Exemplo: Suponha uma folha exposta ao sol em determinado instante, sendo sua carga radiante $Q_a = 1188 \text{ W.m}^{-2}$. Sendo a temperatura do ar no instante igual a 23°C , o calor latente de vaporização (associado à transpiração) igual a 110 W.m^{-2} , a espessura da camada-limite da folha igual a $0,97 \text{ mm}$, estimar a temperatura da folha no instante.

Resolução: substituindo-se adequadamente os valores na equação 8.20, tem-se:

$$1188 = 2 \times 0,97 \times 5,67 \times 10^{-8} \times (t_f + 273,16)^4 + [2 \times K^{ar} (t_f - 23) / (0,97 \times 10^{-3})] + 110$$

sendo $K^{ar} = 0,0243 + 6,8 \times 10^{-5} \times 23 = 0,02556 \text{ W. m}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$

$$1188 = 11 \times 10^{-8} \times (t_f + 273,16)^4 + [2 \times 0,02556 (t_f - 23) / (0,97 \times 10^{-3})] + 110$$

$$t_f = 26,6^\circ \text{C}$$

Apesar das aproximações, a equação (8.20) pode ser usada para se estimar a temperatura de uma folha em função das variáveis que a afetam. Muito mais do que possibilitar a estimativa, a importância da equação reside no fato dela se constituir em um modelo que permite verificar como os fatores do ambiente e da própria folha tem efeito sobre sua temperatura.

A tabela 8.4 mostra cálculos de valores esperados de temperatura de uma folha sob três condições de carga radiante, no caso hipotético dela perder calor somente por irradiação e nos casos de perda por combinação de irradiação mais convecção e também com os três processos dissipadores de calor envolvidos, com temperatura do ar de 30°C , resistência à difusão de vapor da folha de 200 s.m^{-1} , e umidade do ar de 50% , para uma folha com dimensão característica de 5 cm (Gates, 1980).

Tabela 8.4. Temperatura estimada de uma folha larga sob temperatura do ar de 30°C , umidade relativa de 50% e $r_{va} = 200 \text{ s.m}^{-1}$, dimensão efetiva da folha na direção do vento de 5 cm , para diferentes condições de velocidade do vento (v) e de radiação absorvida (Q_a), caso ocorressem diferentes situações dos processos dissipadores de calor (Gates, 1980).

Qa (W.m ⁻²)	t(°C)	Só irradiação		Irradiação + convecção		Irradiação + convecção + transpiração	
				v = 0,1 m.s ⁻¹ v = 5 m.s ⁻¹		v = 0,1 m.s ⁻¹ v = 5 m.s ⁻¹	
		t(°C)	T(°C)	t(°C)	T(°C)	t(°C)	T(°C)
419	20,0	27,0	29,4	23,7	27,9		
698	60,0	41,0	32,3	34,1	30,7		
977	89,2	55,0	35,1	44,5	34,4		

A tabela 8.4 demonstra que se não ocorresse compensação das altas cargas radiantes na folha pelos mecanismos de condução/convecção e transpiração, ela poderia atingir temperaturas elevadíssimas (na coluna só irradiação, a temperatura foi calculada a partir da equação de Stefan-Boltzmann para um corpo negro, sendo considerada como sendo aquela necessária para balancear Q_a). O efeito da condução/convecção e da transpiração para diminuir a temperatura sob determinada carga térmica depende das dimensões da folha e da velocidade do vento (afetam a espessura da camada limite e, portanto, as perdas por condução/convecção e por transpiração), da temperatura e da umidade do ar e de todos os outros fatores do solo e da planta que afetam a transpiração.

Observa-se na tabela 8.4 que dependendo das condições, as folhas podem apresentar temperatura acima ou abaixo daquela do ar. Embora a determinação da temperatura de folhas apresente alguma dificuldade técnica, as medidas realizadas mostram a existência desses

desvios positivos ou negativos de t_f em relação a t_{ar} . Altas temperaturas do ar normalmente estão relacionadas a altas irradiâncias solares (embora em dias nublados a temperatura do ar também possa ser elevada, pelo efeito de absorção pelas nuvens das ondas longas emitidas pela superfície terrestre) e alta demanda hídrica da atmosfera. Dentro de condições em que a abertura estomática não esteja afetada e, portanto, a resistência à difusão de vapor não seja elevada, a perda de água das plantas por evaporação permite um bom controle da temperatura foliar. Evidentemente, a velocidade do vento e as dimensões da folha também desempenham um papel relevante nesse processo.

Existem espécies que apresentam estratégias de ajustes às trocas energéticas. Por exemplo, folhas com orientação vertical expostas à radiação solar interceptam, ao longo do dia, aproximadamente o mesmo total de radiação que as folhas horizontais, mas no meio do dia, período de maior demanda hídrica da atmosfera, há redução da carga térmica nas folhas verticais. Folhas grandes de *Erythrina*, por exemplo, na vertical e expostas ao sol, apresentaram temperaturas entre 36 e 38°C (contra 33°C das sombreadas) e 42 a 44°C das folhas na horizontal.

A noite, a folha emite ondas longas e sua temperatura pode cair abaixo daquela do ar turbulento. Se a temperatura da folha está abaixo da temperatura do ponto de orvalho do ar, a concentração de vapor no ar turbulento será maior do que a concentração do ar em contacto com a superfície da folha e o vapor se difunde para a folha, formando o orvalho.

8. DETERMINAÇÃO DOS FLUXOS DO BALANÇO DE RADIAÇÃO

A medida da energia radiante em um dossel vegetativo é o primeiro passo para a determinação da partição do saldo de radiação nos diferentes processos biofísicos que demandam energia.

Os aparelhos de medida de energia radiante utilizam sensores *térmicos* e sensores *quânticos*.

8.1. Sensores térmicos

O princípio dos sensores térmicos é a absorção da energia radiante e sua transformação em energia térmica, sendo esta convertida em uma forma que permita sua medida, como a dilatação de um sólido, o aquecimento da água ou a geração de um sinal elétrico a partir do aquecimento de junções de termopares (efeito Seebeck). De acordo com o tipo de grandeza a ser medida e do ângulo de visão que permitem, esses tipos de sensores são classificados em:

a) *Pireliômetros*

Medem a radiação solar direta (que não interage com a atmosfera) em incidência normal ao sensor. Os sensores são construídos de maneira que a radiação é direcionada para o interior de um tubo cilíndrico posicionado na direção do feixe radiativo. Diafragmas permitem que somente a radiação solar direta atinja o sensor.

Há uma série de modelos, como o de compensação de Angström, no qual duas placas de manganina enegrecidas recebe a radiação. Uma das placas fica exposta ao feixe e a outra protegida dele. Essa segunda placa, com menor temperatura por não estar exposta à radiação, é alimentada por corrente elétrica ajustada, aquecendo-se e atingindo a temperatura da placa exposta, sendo a temperatura de ambas as placas medidas com termopar de cobre-constantan. Admite-se que a potência elétrica fornecida à placa não exposta até o momento em que ela atinge a mesma temperatura da placa exposta, corresponde à potência (energia) absorvida pela última. Uma série de procedimentos de medidas (como fazer uma segunda medida invertendo-se a posição das placas) e de cálculos permitem a determinação da radiação direta.

Um segundo tipo é o pireliômetro de Abbot, cuja placa sensora é um disco enegrecido de prata, protegido de flutuações térmicas bruscas por um dispositivo adequado. Faz-se uma medida com ocultação do disco (fechamento do diafragma por 4 minutos por exemplo) e de sua exposição ao feixe radiativo (abertura por 2 minutos). A velocidade inicial de aquecimento quando da exposição ao feixe é proporcional à energia absorvida pelo disco.

Outros tipos são encontrados, como os de Linke-Feussner, de Moll-Gorczyński, Eppley, cujos sensores são termopilhas (série de junções de termopares) enegrecidas.

b) Piranômetros

Usados para medida da radiação solar global (ondas curtas). Para isso, as placas sensoras são protegidas por cúpulas de quartzo que permitem a passagem da banda de λ entre 280 e 2800 nm. Existem modelos que usam a transformação da energia radiante em energia térmica nas placas sensoras de metal expostas à radiação, pintadas de branco e preto, com dilatação diferencial de ambas proporcional à incidência de radiação, que pode ser registrada mecanicamente (actinógrafo de Robitzsch). Um segundo tipo (piranômetro de Bellani) utiliza um sensor esférico de cobre enegrecido contendo água ou álcool, dentro de um globo de vidro com vácuo; a absorção de radiação evapora água e esta é transformada em líquido em um condensador ligado à esfera, de maneira que é possível saber a quantidade de radiação recebida pela massa de água evaporada (e condensada).

Os tipos mais usados atualmente são os piranômetros de termopilha. Uma série de termopares é montada em uma placa plana de material adequado, sendo a placa pintada em seções alternadas de branco e preto ("termopilha de trocas térmicas horizontais"), de maneira a gerar uma força eletromotriz (fem) na termopilha devido ao aquecimento desigual das suas seções pintadas de cores diferentes; a fem é proporcional à densidade de fluxo de radiação incidente. Um tipo alternativo de termopilha é a de "trocas térmicas verticais", sendo a face superior da placa (exposta à radiação) totalmente pintada de preto, com duas fileiras de junções que, devido à forma de construção, dissipam calor absorvido de forma diferente, gerando diferenças de temperaturas e de fem entre as duas fileiras, proporcional à radiação absorvida.

Os piranômetros de termopilha podem ser "pontuais" (a placa sensora é circular e muito pequena, da ordem de milímetros ou centímetros de raio) e "lineares", com dezenas de centímetros a 1 metro de comprimento, denominados também de tubos solarímetros, para medidas da radiação no interior de coberturas vegetais, onde a variação espacial de irradiância solar pode ser grande, causando dificuldades na amostragem.

Os piranômetros pontuais podem, também, ser usados para medida da radiação difusa no ambiente. Para isso, a placa sensora é sombreada, de maneira a evitar a incidência de radiação direta, pelo uso de um disco móvel fixo a um braço, que se movimenta equatorialmente sobre o sensor de acordo com a posição do Sol, ou pelo uso de uma banda metálica cuja posição é modificada ao longo do ano, de acordo com a variação da declinação solar.

c) Pirradiômetros

Nessa classe encontram-se os sensores que medem simultaneamente radiação de ondas curtas e ondas longas, bem como os que medem somente ondas longas.

Normalmente funcionam com o princípio de detecção térmica com termopilha. A proteção da placa sensora pode ser feita com cúpulas de polietileno especial que permitem a passagem de comprimentos de onda entre 320 nm e 50000 nm. Há modelos que não utilizam cúpulas, mas necessitam cuidados de manutenção e minimização das perdas de energia por convecção (ou o cálculo empírico dessas perdas, para corrigir a medida).

Dentro dessa classe de sensores, são encontrados os *pirgeômetros*, que medem somente a radiação de ondas longas, com auxílio simultâneo de um piranômetro, ou com uso de um filtro para eliminar ondas curtas e os pirradiômetros diferenciais (ou saldo-radiômetros) que medem o balanço de energia radiante de ondas curtas e longas. Ambos os equipamentos medem a radiação nos dois hemisférios, ou seja, permitem a determinação dos fluxos ascendentes e descendentes em uma cobertura vegetal.

8.2. Sensores quânticos

Os sensores quânticos, também denominados de fotoelétricos, baseiam-se na absorção da energia dos fótons pelo sensor e a liberação de elétrons, produzindo uma corrente elétrica proporcional à energia absorvida. O tipo usado com maior frequência é o fotovoltaico, constituído de um fotodiôdo de silício, que tem sensibilidade espectral entre 400 nm e 1100 nm. Essa resposta espectral deve ser considerada na aplicação prática desses sensores, pois eles podem ser usados como

piranômetros para medir radiação global e sua calibração é importante, porque depende do espectro de radiação que incide na faixa sensora; seu uso no interior de coberturas vegetais ou sob luz artificial é problemática. O fotodíodo de silício é instalado no interior de um pequeno cilindro de alumínio, no topo do qual há um difusor de resina acrílica.

O sensor quântico pode ser usado também para determinar diretamente a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos recebidos por uma superfície. Para isso, ele contém um filtro especial que permite a passagem da banda de 400 nm a 700 nm. A resposta do sensor é tal que a medida é dada diretamente em μmol (de fótons). $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, independente do comprimento de onda (portanto, da energia) dos fótons dentro daquela banda.

Em relação aos termoeletrônicos, os sensores quânticos apresentam a vantagem de normalmente terem custo menor, mas apresentam estabilidade de resposta por um tempo menor ($\pm 2\%$ em um ano) e precisão inferior (5%).

8.3. Outros aspectos da medida de energia radiante

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) ou aquela correspondente à outras bandas específicas, expressas em densidade de fluxo de energia ($\text{W}.\text{m}^{-2}$) podem ser determinadas por um radiômetro termoeletrônico com uso de filtros que permitem a passagem da banda desejada. Vários desses filtros são encontrados no comércio. Os radiômetros termoeletrônicos podem ser usados, também, como medidores da radiação refletida, desde que sua placa esteja voltada para a superfície refletora. Normalmente, nos ambientes de medidas utiliza-se dois piranômetros em oposição, um para a medida da radiação refletida e outro para medida da radiação global, denominados de *albedômetros*.

Em estudos de energia e plantas, muitas vezes é interessante o levantamento mais detalhado da radiação, por bandas estreitas (por exemplo, a cada 10 nm) de comprimento de onda. Nesse caso, usa-se um *espectro-radiômetro*.

O uso de grandezas fotométricas em estudos das relações planta-energia não é recomendado, pelo fato de serem baseadas na resposta espectral do olho humano à radiação. Há equipamentos para medidas desse tipo de grandezas, principalmente da iluminância (ou

espectral do olho humano à radiação. Há equipamentos para medidas desse tipo de grandezas, principalmente da iluminância (ou iluminamento) de superfícies, que funcionam com o princípio da fotoeletricidade, denominados *fotômetros* ou *luxímetros*.

A medida dos componentes do balanço radiativo em superfícies vegetadas necessita bom conhecimento não somente dos princípios dos sensores, mas também de detalhes de sua operação, permitindo minimizar erros e decidir escolha de equipamentos. Muitas vezes, a geometria de medida é importante. O leitor pode encontrar maiores detalhes em Fritschen e Gay (1979) e Guiot (1999). Detalhes quanto à microclimatologia da radiação (portanto, em escala de uma planta arbórea, por exemplo, ou de uma comunidade vegetal) são encontrados em Monteith e Unsworth (1990). Técnica interessante de medidas do saldo de radiação e de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos em copas de árvores é descrita em McNaughton et al. (1992).

9 REFERÊNCIAS

- GATES, D.M. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag, New York, 1981.
- GUIOT, G. *Climatologie de l'Environnement*. Dunod, 2ª ed., 1999. 595 p.
- KSENZHEK, O. S.; VOLKOV, A.G. *Plant Energetics*. Academic Press, San Diego, 1998. 389 p.
- McNAUGHTON, K. G.; GREEN, S. R.; BLACK, T. A.; TYNAM, B. R.; EDWARDS, W. R. N. Direct measurement of net radiation and photosynthetically active radiation measured by a single tree. *Agriculture Meteorology and Forest*. 62:87-107. 1992
- MONTEITH, J. L.; UNSWORTH, M. H. *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, Londres, 1990. 291 p.
- NOBEL, P.S. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, 2ª ed., San Diego, 1999. 474 p.
- ROBINSON, N. *Solar Radiation*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam. 1966.
- SMITH, H e MORGAN, D. C. The Spectral Characteristics of the Visible Radiation Incident Upon the Earth. In : Smith, H. (Ed.). *Plants and the Daylight Spectrum*. Academic Press, 3-20. 1981.
- VILLA NOVA, N. A. e SANTOS, J. M. *Introdução ao Estudo da Radiação Solar*. Apostila. Departamento de Física e Meteorologia, ESALQ/USP, 29 p. s/d.

10. EXERCÍCIOS

1. Em um dia de verão, sem nebulosidade, a irradiância solar global em um local atinge 1100 W.m^{-2} . Estimar o valor correspondente da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), considerando que 45% da irradiância global encontra-se na banda de radiação fotossinteticamente ativa (adotar $\lambda = 555 \text{ nm}$, no vácuo, como representativo da banda).

2. Estimar: a) o saldo instantâneo de radiação de uma folha exposta à pleno sol e na posição horizontal, sendo a irradiância solar global medida no instante de 750 W.m^{-2} . A folha tem absorvância para ondas curtas de 0,60, refletância das superfícies adjacentes igual a 0,15, absorvância da folha para infravermelho termal 0,95. A temperatura da folha é $23 \text{ }^\circ\text{C}$ e temperatura efetiva da atmosfera ("céu") é igual a -18°C .

b) a porcentagem da radiação total absorvida que é dissipada por emissão da folha.

c) a densidade de fluxo de energia dissipada por condução/convecção pela folha nesse instante, se a velocidade do vento é de $1,2 \text{ m.s}^{-1}$ e a dimensão da folha no sentido do vento é 10 cm . Adotar $K^{\text{ar}} = 0,0259 \text{ W.m}^{-1}.\text{s}^{-1}$.

d) a densidade de fluxo de energia dissipada por calor latente de vaporização e a correspondente densidade de fluxo transpiratório, considerando ocorrência de condições de equilíbrio dinâmico.

3. Tem-se uma folha exposta à radiação solar direta, na posição horizontal, em um momento em que a irradiância solar global é 960 W.m^{-2} . Essa folha tem absorvância para ondas curtas de 60%, a refletância média das adjacências é 18%, a temperatura do ar turbulento é 21°C , a temperatura efetiva de emissão das superfícies adjacentes é $22 \text{ }^\circ\text{C}$ e a temperatura efetiva de emissão da atmosfera é $-23 \text{ }^\circ\text{C}$. A velocidade do vento na altura da folha é $2,0 \text{ m.s}^{-1}$ e a dimensão da folha na direção do vento é 9 cm . A medida da densidade de fluxo de transpiração da folha no instante indicou $6,0 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

a) Estimar a temperatura da folha, assumindo que nas condições de equilíbrio toda energia absorvida deve ser dissipada por emissão, condução/convecção e evaporação (desprezar o armazenamento de energia).

b) Suponha que essa mesma folha estivesse localizada no interior do dossel vegetativo, protegida da insolação direta e do vento, fazendo com que a dissipação de calor por condução/convecção fosse desprezível. Se a irradiância dessa folha em um instante é 90 W.m^{-2} , sua absorvância de ondas curtas é de 30% e a refletância das adjacências é 40%, qual é o balanço de energia radiante (saldo de radiação) da folha nessas condições, se toda a radiação absorvida no infravermelho é re-emitida?

IX

BALANÇO HÍDRICO DA PLANTA

1. INTRODUÇÃO

O balanço hídrico das plantas significa a contabilidade entre os ganhos e as perdas de água em uma planta, condicionando as variações do armazenamento e do estado hídrico dos seus órgãos ao longo do tempo. A variação de armazenamento é consequência da defasagem temporal entre a absorção de água e a perda na fase de vapor pela planta, que conduz ao desenvolvimento de déficits hídricos internos à curto e à longo prazos. A figura 9.1 é um exemplo da evolução diária de fluxo de seiva no caule a cerca de 30 cm acima do solo e da transpiração em macieira com 3 anos de idade, em casa de vegetação, mostrando a defasagem temporal entre os dois fluxos, com a transpiração sendo maior desde o período da manhã até parte da tarde, para depois ir diminuindo até o período noturno, permitindo a recuperação do déficit hídrico que se instalou durante o primeiro período citado. O fluxo de seiva, medido logo à jusante do sistema radicular, reflete a resistência das raízes à absorção e ao transporte de água.

A magnitude das variações de armazenamento e do próprio déficit hídrico da planta depende, portanto, de um conjunto de fatores que afetam a absorção e a transpiração. Eles podem ser divididos, a grosso modo, em fatores do ambiente e fatores da própria planta. A seguir, far-se-á uma discussão sobre tais fatores, separando-os de acordo com seus efeitos sobre cada processo.

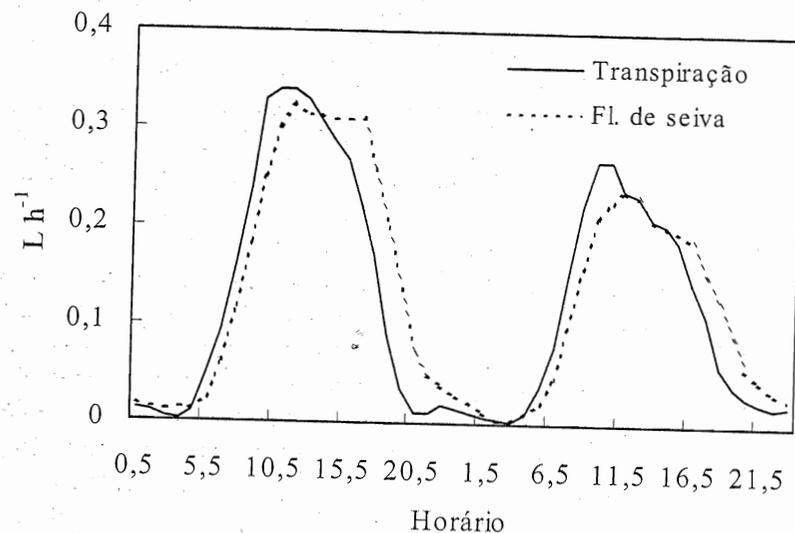


Figura 9.1. Variação diária do fluxo de seiva e do fluxo transpiratório ao longo do dia em macieira. Adaptado de Valancogne e Nasr (1989).

2. FATORES QUE AFETAM A ABSORÇÃO DE ÁGUA PELAS PLANTAS

2.1. Fatores ambientais

2.1.1. Disponibilidade hídrica no solo

A taxa de movimento de água em direção às raízes é dependente do gradiente de potencial da água entre o solo e a superfície radicular, bem como da condutividade hidráulica desse caminho, como se discutiu no capítulo sobre transporte nas raízes. As propriedades básicas do solo relacionadas ao transporte são textura, estrutura, porosidade e teor de colóides que determinam, também, a sua capacidade de armazenamento de água disponível (CAD) às plantas.

O conceito de água no solo disponível às plantas é motivo de discussão há longo tempo. Nas décadas de 40 e 50 do século passado definiu-se água disponível como a quantidade existente no solo entre os

pontos (de umidade ou de potencial da água do solo) de *capacidade de campo* e de *murcha permanente*, sendo que a partir dos trabalhos de Veihmeyer e Hendrickson (1949, 1950) adotou-se a teoria de que dentro desses limites a água do solo seria plenamente disponível às plantas, não ocorrendo restrição ao crescimento vegetal. Entretanto, tornou-se evidente em trabalhos realizados posteriormente que a planta tem seu crescimento afetado antes do "ponto de murcha" ser atingido.

Atualmente, considera-se que a umidade ou o potencial da água do solo não são suficientes, por si só, para explicar a disponibilidade hídrica, visto que durante o transporte de água há uma interação entre o solo, a planta e a atmosfera, que atuam como um sistema contínuo, sendo que a absorção é função não somente das condições físico-hídricas do solo, mas também de fatores ligados ao sistema radicular (densidade e profundidade das raízes), e à parte aérea da planta (principalmente área foliar) e à própria demanda atmosférica. Essa interação é extremamente dinâmica, não permitindo a adoção de conceitos baseados na água em equilíbrio no solo. Uma boa aproximação é usar o conceito de "água prontamente disponível", que representa a lâmina de água no solo que não induz déficit hídrico permanente na planta e envolve o tipo de solo, de planta e de condições de demanda atmosférica.

A lâmina de água prontamente disponível é dependente do tipo de solo e da profundidade efetiva do sistema radicular. A capacidade de água disponível (CAD) varia em torno de 50 a 200 mm por metro de profundidade para solos de textura grossa à solos de textura fina, respectivamente. Apenas uma fração dessa capacidade é prontamente disponível, variando entre aproximadamente 15 a 80% da CAD em função da espécie e das condições de demanda hídrica da atmosfera. A demanda hídrica atmosférica é considerada nesse caso, porque ela condiciona a transpiração. Quanto maior a demanda, maior a exigência hídrica da planta e maior deve ser a disponibilidade de água no solo para atendê-la sem provocar déficit, ou seja, a fração de água prontamente disponível à planta deve ser maior. Em outros termos, quanto maior a demanda, uma fração menor da água disponível do solo pode ser esgotada para que não ocorra a deficiência hídrica.

2.1.2. Temperatura do solo

Dependendo da latitude, o solo pode atingir temperaturas bastante baixas ou bastante altas ao longo do ano, afetando a absorção de água. Em latitudes médias e altas tem-se estudado o efeito de temperaturas baixas. Desde o século XVIII sabe-se que o resfriamento do solo causa diminuição da absorção de água pela planta e, conseqüentemente, da transpiração. Há grandes diferenças de comportamento entre as espécies. Considerando a transpiração em períodos de 24 horas como representativa da absorção de água pelas raízes, observou-se um decréscimo acentuado e de forma não linear dos seus valores com a redução da temperatura do solo: em um tipo de repolho, a transpiração reduziu-se para cerca de 63%. 53% e 33% daquela a 25°C, enquanto em melancia a temperatura do solo a 1°C fez a transpiração cair a cerca de 1% daquela a 25°C (Kramer e Boyer, 1995).

Há indicações de que temperatura do solo abaixo de 15°C pode ter um efeito acentuado na absorção de água pelas raízes de citros (Ramos e Kaufmann, 1979), em conseqüência da diminuição da condutividade hidráulica das raízes. Considera-se que essa diminuição ocorre tanto por aumento da viscosidade da água, como também pela diminuição da temperatura do solo que afeta toda a atividade do sistema radicular (Kriedmann e Barrs, 1981; Sinclair e Allen Jr., 1982; Syvertsen e Lloyd, 1994). Discute-se, também, que pelo menos em parte essa diminuição da condutividade hidráulica ocorre por efeito sobre a permeabilidade das membranas celulares por mudanças bioquímicas, possivelmente devido ao aumento dos ácidos graxos insaturados. A diminuição da absorção quando há resfriamento é acompanhada por redução da condutância estomática e do potencial da água da folha, havendo discussões se esse efeito de resfriamento da raiz sobre a fisiologia da parte aérea seria ou não ligado a sinais não hidráulicos (sinais químicos) enviados das raízes às folhas.

A redução do crescimento radicular e da atividade metabólica também são fatores que diminuem a absorção de água. Uma hipótese aventada é de que a redução metabólica diminui o acúmulo de sal na raiz afetando, portanto, a força motriz para a absorção osmótica. Pode haver decréscimo, também, do coeficiente de permeabilidade, além de aumento da resistência à absorção passiva.

Sobre o efeito de alta temperatura, Franco (1958) encontrou os valores mostrados na figura 9.2 para cafeeiro, indicando uma temperatura no ambiente radicular ótima para a absorção de água em torno de 33°C para a espécie. Os dados dessa figura mostram que há um limite superior de temperatura acima do qual também há redução da absorção. Entretanto, algumas espécies não mostram essa redução mesmo à altas temperaturas, como em cactáceas.

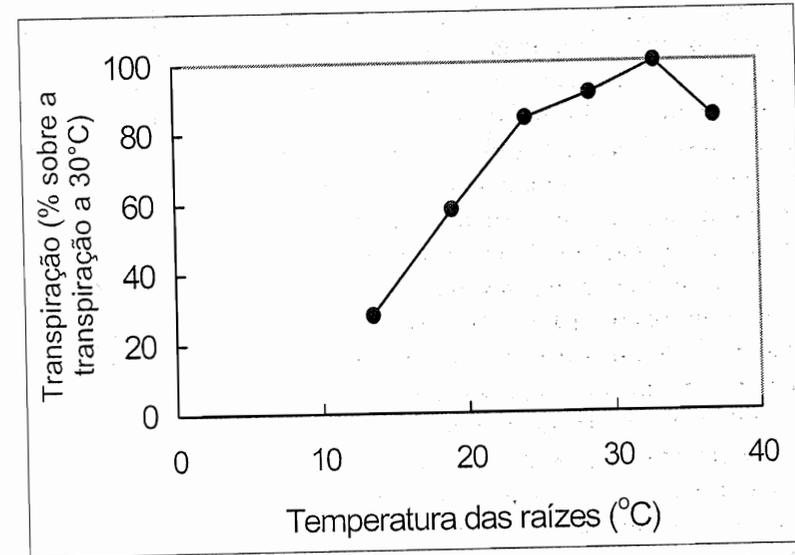


Figura 9.2. Variação da taxa de transpiração de cafeeiro (considerada representativa da absorção água) com a variação da temperatura do meio radicular, mantendo-se constante a temperatura do ar. Fonte: Franco (1958).

2.1.3. Aeração do solo

A má-aeração do solo diminui a absorção de água pelas raízes. O efeito é variável entre espécies, havendo aquelas como o cipreste, nas quais a inundação afeta pouco a absorção, enquanto em outras, como *Pinus taeda* e zimbro (*Juniperus virginiana*), há redução acentuada. Em cafeeiros em solução nutritiva, Franco (1970) observou murcha das folhas em poucas horas quando a aeração da solução nutritiva foi interrompida. Essa redução pode resultar do aumento da resistência

radicular ao transporte hídrico no sentido radial e da diminuição da absorção salina, alterando a força motriz de origem osmótica.

Sob condições de inundação, há modificações anatômicas como, por exemplo, formação de raízes adventícias e hipertrofia do caule junto à linha da água, indicando que deve haver variações hormonais (ABA, etileno, etc). Ocorrem, também, transformações químicas complexas que podem causar injúrias na raiz. A parte aérea acaba sendo afetada, o que pode levar ao fechamento estomático.

2.1.4. Concentração da solução do solo

Altas concentrações salinas da solução do solo podem reduzir o crescimento da planta, havendo diferenças entre espécies quanto à tolerância aos sais. Essa redução tem sido atribuída em parte à redução da absorção hídrica pelas raízes, embora Kramer e Boyer (1995) considerem tal hipótese uma simplificação, porque as raízes continuam a absorver sais mesmo com a redução do fluxo hídrico, de maneira que as diferenças de potencial osmótico entre solo e raiz devem permanecer aproximadamente constantes em grande gama de variação de concentração da solução do solo. Aqueles autores sugerem, também, que a redução do crescimento pode estar mais ligada aos efeitos metabólicos de acúmulo de sais. Não se deve esquecer, também, que certos íons podem reduzir o crescimento em espécies sensíveis (por exemplo, há espécies mais ou menos sensíveis à cloretos que a sulfatos e vice-versa). Há alguma evidência experimental de que a deficiência de N e P pode reduzir a permeabilidade das raízes. Sabe-se, entretanto, que em soluções concentradas há redução da permeabilidade das raízes à água, mas deve-se ressaltar que plantas nessas condições podem manter turgescência por ajuste osmótico, por exemplo, ou por possuírem características de suculência.

2.2. Fatores da planta

Referem-se basicamente à eficiência do sistema radicular em absorver água, que depende da extensão e da superfície radicular, bem como de sua permeabilidade (ou condutividade) hidráulica.

A permeabilidade depende da idade e do sistema radicular, em consequência principalmente do grau de suberização que as raízes mais

velhas podem atingir e da proporção entre raízes velhas e novas. Fiscus e Markhart (1979) verificaram que a condutância hidráulica do sistema radicular de plântulas de feijão variou de forma não proporcional com o aumento da área superficial das raízes e com o crescimento da planta, atingindo um valor máximo em torno da idade de 15 dias, mas diminuindo bastante após esse período, embora a superfície radicular estivesse ainda aumentando acentuadamente. Já foi discutido, também, que fatores ambientais como temperatura, aeração e concentração salina também podem afetar a permeabilidade hidráulica das raízes.

A extensão e a ramificação do sistema radicular variam enormemente entre espécies e com as diferentes condições físicas do solo. Nutman (1934) estimou que um cafeeiro de 3 anos de idade nas condições em que ele trabalhou tinha 28.000 m de raízes! A profundidade que o sistema radicular atinge é importante, pois permite a sobrevivência das plantas quando boa parte da água já foi esgotada nas camadas menos profundas do solo. A ramificação pode ser expressa pela *densidade de raízes*, representando o comprimento das raízes por unidade de volume de solo. Embora o aumento dessa densidade possa significar um aumento da resistência no sentido axial da raiz, esse aumento é proporcionalmente pequeno e suplantado pela diminuição da resistividade (resistência por unidade de comprimento) axial em raízes novas. Além disso, o aumento da extensão do sistema radicular permite uma melhor exploração da água do solo. A área das raízes disponível ao fluxo é aproximadamente proporcional à "densidade de raízes". Desse modo, um sistema radicular profundo e bem ramificado obviamente representa uma vantagem para a sobrevivência em condições de seca.

Nos modelos de absorção de água pelo sistema radicular, tem-se adotado a densidade de raízes como uma variável importante, embora outros fatores, como a permeabilidade diferencial das raízes com a idade e a variação espacial não permitam que ele seja a variável ideal nesse tipo de estudo. Lafolie et al. (1991) e Bruckler et al. (1991) apresentaram um modelo em que a densidade pura e simples de raízes é substituída por uma distribuição espacial e pelo número de raízes ativas, sendo possível, então, considerar uma distribuição desuniforme das raízes no solo na modelagem da absorção.

3. FATORES QUE AFETAM A TRANSPIRAÇÃO

A taxa de transpiração é afetada por fatores do ambiente e da própria planta. Os fatores atuam de forma direta sobre a perda de água, mas também podem exercer sua ação indiretamente através do efeito sobre o comportamento estomático, como acontece com a luz, a umidade do ar, o vento, as condições hídricas e térmicas do solo. Na discussão a seguir trata-se primeiro dos efeitos dos fatores do ambiente, para depois serem discutidos os fatores da própria planta.

3.1. Fatores do ambiente

3.1.1. Balanço de energia radiante

Além do seu efeito sobre o comportamento estomático, a radiação solar é a fonte primária de energia para a transpiração. Conforme discutido no Capítulo VIII, os processos de absorção, re-irradiação e reflexão da energia solar pelas folhas e suas adjacências, bem como o transporte da energia por advecção, condicionam o balanço de energia das folhas. O saldo de energia radiante é, em parte, dissipado basicamente por processos convectivos de calor sensível e por evaporação da água (calor latente).

Sendo a radiação solar a fonte energética dos processos acima descritos, é de se esperar que a curva diária de transpiração acompanhe aproximadamente a curva de irradiância global, como pode se ver na figura 9.3. Na figura, a transpiração foi considerada como igual ao fluxo de seiva horário no caule próximo ao solo (o que é uma aproximação), determinado pelo método de balanço de calor, em pomar de macieira irrigado. A transpiração é expressa como uma lâmina de água (mm), ou seja, o volume médio de água transpirado pelas árvores, por unidade de área. O volume médio por árvore foi calculado a partir de medida em 6 árvores representativas do pomar. É mostrada, também, na figura a curva de radiação solar efetivamente absorvida pela vegetação, estimada através de um modelo. A defasagem entre a curva de transpiração e a de irradiância na parte de manhã foi imputada à presença de orvalho nas folhas nesse período (Valancogne e Nasr, 1993).

Não se deve esquecer, também, que há relação entre a irradiância solar global e o déficit de pressão de saturação de vapor d' água do ar. A

temperatura do ar e a da folha estão relacionadas ao balanço de energia radiante, enquanto que a concentração de saturação de vapor d' água no interior da folha e na atmosfera são dependentes da temperatura. Desse modo, as diferenças de concentração de vapor, condicionantes do fluxo entre os sítios de evaporação e a atmosfera turbulenta, acabam sendo afetadas pela energia radiante. Assim, quando o controle estomático passa a atuar, as curvas de irradiância solar e de transpiração deixam de variar em fase.

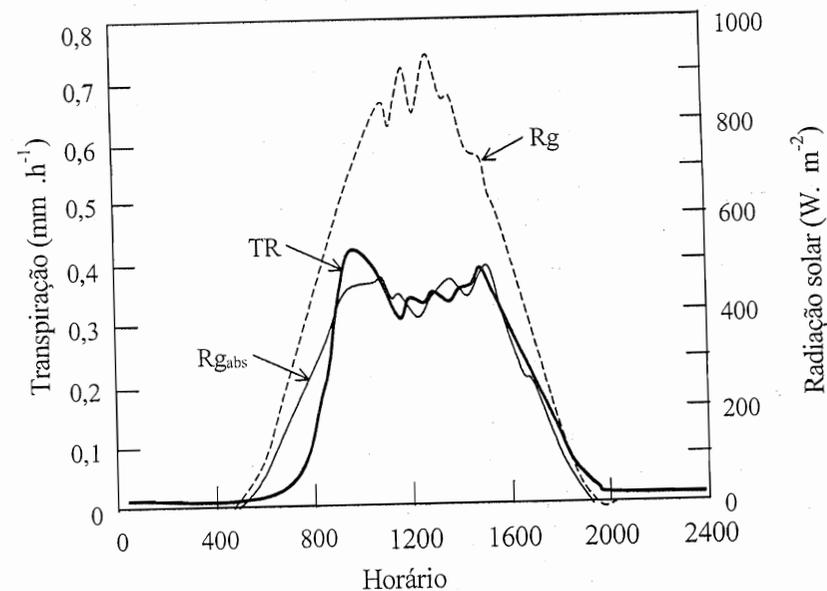


Figura 9.3. Curso diário da transpiração (TR) e da irradiância solar global (Rg) em pomar de macieiras irrigadas no sudoeste da França. Rgabs refere-se à estimativa da radiação solar efetivamente absorvida pela copa das árvores. Adaptado de Valancogne e Nasr (1993).

3.1.2. Umidade do ar e vento

As equações de fluxo descritas a partir da 1ª lei de Fick mostraram que o gradiente de concentração de vapor entre a folha e a atmosfera representa a força-motriz do fluxo de vapor d' água entre ambas, de modo que a umidade do ar afeta diretamente a taxa

transpiratória. Por outro lado, foi discutido no capítulo VII que a espessura da camada-limite é inversamente proporcional à raiz quadrada da velocidade do vento, cujo acréscimo aumenta a condutância difusiva da camada-limite. Além disso, a velocidade do vento afeta o transporte de vapor d'água no ar turbulento.

3.1.3. Temperatura do ar

A temperatura da folha tende a acompanhar a do ambiente. O aumento da temperatura do ar e da folha tende a aumentar a diferença de concentração de vapor folha-ar, de modo que mantidos constantes os outros fatores que afetam a perda de água, como as condutâncias difusivas na via de fluxo, o aumento da temperatura do ar tende a provocar um acréscimo da transpiração, até o ponto em que a regulação estomática passa a atuar no sentido de não permitir uma perda excessiva de água.

3.1.4. Disponibilidade hídrica

As condições hídricas das folhas estão associadas com a disponibilidade hídrica no solo e com os fatores que afetam a absorção de água pelas raízes. Além disso, possivelmente há um efeito direto de disponibilidade de água no solo sobre a condutância estomática quando ocorre estresse hídrico, conforme discutir-se-á posteriormente.

O efeito do potencial da água da folha sobre o comportamento estomático e, portanto, sobre a condutância difusiva da folha, é apreciável e será visto na discussão sobre fatores da planta que afetam a transpiração.

3.2. Fatores da planta

Os fatores da planta que afetam a transpiração referem-se às folhas (tamanho, forma, orientação, exposição, anatomia, características de superfície, número e dimensões dos estômatos) e ao sistema radicular. Os fatores que afetam a absorção pelas raízes já foram discutidos, mas neste item as dimensões do sistema radicular serão novamente consideradas quanto ao aspecto da sua relação com a área foliar. A estrutura e dimensões dos vasos do xilema também contribuem

para diferenciar as espécies quanto ao fluxo de água e, portanto, quanto à transpiração, como discutido no item sobre transporte de água na fase líquida, quando se informou que, em média, espécies arbóreas de porosidade em anel apresentam fluxo maior do que as de porosidade difusa e do que as gimnospermas. Deve-se lembrar que caules novos apresentam transpiração, que também ocorre através das lenticelas de caules velhos, mas sua magnitude é desprezível em relação à transpiração foliar.

Nos itens seguintes serão discutidos os fatores da planta relativos às folhas. Em vários casos esses fatores guardam relação com os do ambiente, como no caso da regulação estomática.

3.2.1. Tamanho e forma das folhas

A densidade de fluxo (fluxo por unidade de área) de transpiração é afetada pelo tamanho e forma das folhas, através do efeito sobre a camada-limite, conforme se verificou no estudo de transporte de água no estado de vapor. O aumento das dimensões de uma folha provoca o aumento da resistência da camada-limite para uma determinada velocidade do vento; por exemplo, um aumento da dimensão de 1 cm para 5 cm na direção em que sopra o vento, faz com que a espessura da camada-limite seja dobrada, com aumento proporcional da resistência difusiva dessa camada. Assim, mantidas idênticas outras condições que afetam a perda de água, folhas menores tendem a transpirar mais por unidade de área. Essa maior perda pode, após algum tempo, levar mais rapidamente a um certo grau de déficit hídrico na folha, que causa diminuição da abertura estomática, regulando a maior perda de água.

A forma da folha também afeta a resistência da camada-limite. Lembre-se que as equações de espessura da camada limite indicadas no Capítulo VII aplicam-se para uma folha plana, fornecendo apenas um valor estimado, já que os coeficientes K apresentados nas equações podem mudar bastante com irregularidades, ondulações ou tendência a enrolamento, tremulações, turbulências da folha, além de mudar também com a sua forma (plana, acicular, etc).

3.2.2. Orientação e exposição das folhas

A orientação e a exposição das folhas afetam a transpiração porque estão relacionadas ao ângulo de incidência dos raios solares sobre elas e, também, porque pode haver modificação com relação à incidência de vento. Em um dossel com folhagem densa, os efeitos de mútua proteção das folhas quanto à radiação solar e vento são grandes.

A maioria das plantas tende a ter suas folhas orientadas aproximadamente na perpendicular à incidência média dos raios solares, porque isso favorece a fotossíntese, embora contribua para o aumento da transpiração. Em algumas espécies as folhas são orientadas quase paralelamente ao ângulo médio de incidência dos raios, noutras essa situação ocorre em períodos do dia de maior irradiância solar.

Há uma série de mecanismos pelas quais as folhas de certas espécies podem diminuir tanto a carga de energia radiante como a perda de água como, por exemplo, ao se posicionarem paralelamente aos raios solares (*paraheliotropismo*) devido a variação da turgescência do pulvino, ou ao se enrolarem, sob estresse hídrico acentuado.

3.2.3. Características da superfície foliar

Uma das características importantes da superfície foliar é a presença da cutícula, a camada relativamente impermeável à água e constituída de cutina e cera. Sua composição e espessura são variáveis entre espécies e, dentro de uma espécie ou variedade, variam com as condições do ambiente, tendendo a terem mais cutina e cera, se formadas em ambientes secos, bem como com a idade (cutícula mais fina em folhas jovens).

Em plantas de sombra com cutícula fina, a transpiração cuticular chega a representar 30% da transpiração total durante o período diurno, enquanto que em suculentas de deserto ela é desprezível (Sutcliffe, 1979). Franco (1970) calcula que para cafeeiro ela representa em média 15% em relação à estomática.

Outra característica de superfície de interesse é a presença de pilosidade, que pode afetar o balanço energético e o fluxo de calor latente, como discutido no Capítulo VIII.

3.2.4. Estrutura anatômica

Já se discutiu que a estrutura anatômica das folhas varia bastante entre espécies. Além disso, pode haver variações da estrutura entre folhas de uma mesma planta, induzidas pelo nível de irradiância a que estão submetidas durante o crescimento, sendo típicas as diferenças entre folhas "de sol" e folhas "de sombra". As primeiras contêm uma camada a mais de células paliçádicas, que se apresentam muito mais "compactas" que as de folhas de sombra, tendendo a ter sistema vascular mais desenvolvido e cutícula mais espessa. As folhas de sol são normalmente menores e mais grossas que as de sombra.

Em função dessas diferenças anatômicas, folhas de ambientes secos possuem características *xeromórficas*, em oposição às *mesomórficas* típicas de ambientes sem deficiência hídrica acentuada. As *xeromórficas* tem características que se aproximam daquelas das folhas "de sol" e as *mesomórficas* daquelas de sombra. As *xeromórficas* apresentam uma alta relação entre suas superfícies interna e externa, tendo extensões ligando o feixe vascular à epiderme e cutícula espessa. Nas folhas de sombra pode haver mais clorofila por cloroplasto, originando sua cor verde mais intensa do que as de sol. Tais modificações podem levar à diferentes graus de eficiência de absorção de certos comprimentos de onda de energia radiante entre os dois tipos de folhas.

Embora se assuma que as folhas *mesomórficas* devam perder mais água que as *xeromórficas* sob determinada condição ambiental, por terem maior volume de espaços internos de ar e cutícula menos espessa, verifica-se que em condições hídricas satisfatórias a densidade de fluxo de vapor d'água de certas espécies com folhas de caráter *xeromórfico* é da mesma magnitude e até maior do que as de espécies com folhas do tipo *mesomórfico*. A maior economia de água das *xeromórficas* manifesta-se em condições de estresse hídrico, quando os estômatos se fecham e as perdas hídricas através da cutícula espessa tornam desprezíveis as perdas de vapor.

Não há ainda definição do grau em que as variações de estrutura das folhas afetam a transpiração. A constatação de que, sob condições de bom suprimento hídrico, as do tipo *xeromórfico* podem transpirar tanto ou mais por unidade de área que as *mesomórficas* é explicada pelo fato de terem uma maior relação superfície interna/superfície externa.

Assim, a maior superfície do tecido do mesófilo por unidade de área foliar favorece a perda de água (isto se explica caso se aceite a teoria de que os sítios de evaporação encontram-se na superfície do mesófilo). Além disso, deve-se considerar que as extensões do feixe vascular nas xeromórficas facilitam o transporte de água até a epiderme. Em contrapartida, o maior volume de espaço interno de ar nas folhas do tipo mesomórfico promove uma menor resistência à difusão de vapor.

3.2.5. Área foliar

Evidentemente, a transpiração de uma planta (fluxo de vapor d'água por planta por unidade de tempo) depende da sua área foliar. Há tendência de aumento da transpiração por planta ou por uma cobertura vegetal, em função do aumento da área foliar. É comum definir-se o índice de área foliar (área de folhas/unidade de superfície média de terreno ocupado pelas plantas) e relacioná-lo com evapotranspiração, principalmente em culturas anuais. Em pomares com grande espaçamento, tem-se usado também a área de projeção da copa como base para a definição do índice de área foliar.

Devido ao grande número de fatores que afetam a transpiração, principalmente aqueles do ambiente como energia radiante e vento, nem sempre se encontra em coberturas vegetais uma relação linear entre densidade de fluxo de vapor d'água e área foliar em toda a gama de variação dessa última variável.

Em comunidades de plantas perenes como pomares e florestas, a relação entre transpiração e área foliar é bastante dependente dos fatores acima citados, visto que o aumento de superfície foliar pode levar a uma condição de acentuada auto-proteção a partir de um certo valor de área foliar, afetando a transpiração.

Há estudos mostrando que a remoção de parte da área foliar não se traduz em redução proporcional na densidade de fluxo de transpiração. Com a diminuição da área foliar há aumento nessa densidade, sugerindo-se que isso ocorre devido à maior exposição de área foliar à radiação e à variação na interação do vento com a vegetação com o raleamento da folhagem, bem como provavelmente por modificação na relação área foliar-área de raízes.

A figura 9.4 mostra um exemplo de relação entre fluxo diário de seiva bruta por planta, considerado como equivalente ao fluxo

transpiratório, e área foliar em macieiras adultas. Na gama de variação de área foliar encontrada (4 a 21 m²) a relação é linear, variando a declividade das retas de acordo com as condições de demanda atmosférica no dia. Entretanto, não é possível extrapolar se a linearidade da relação ocorreria para área foliar por planta acima de 21 m².

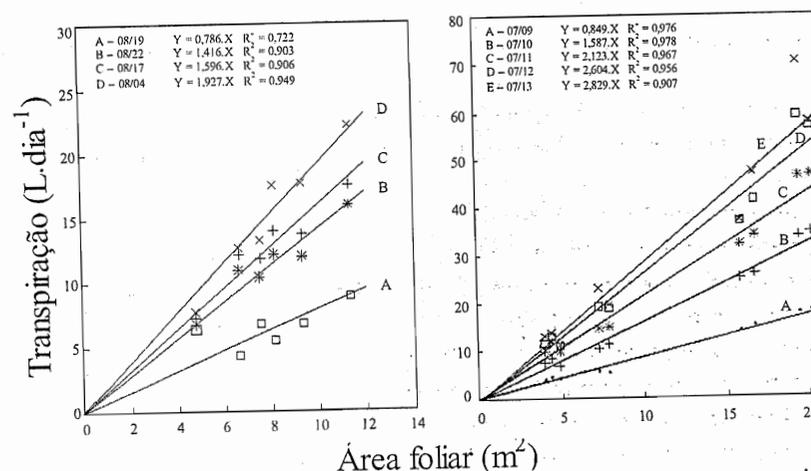


Figura 9.4. Relação entre transpiração e área foliar por planta em macieiras, para vários dias com diferentes demandas atmosféricas. Cada reta representa um dia com diferente demanda hídrica da atmosfera, sendo A o dia de menor demanda e assim sucessivamente. Adaptado de Angelocci e Valancogne (1993).

3.2.6. Relação área foliar-sistema radicular

A relação entre a área foliar e as dimensões do sistema radicular como fator a afetar a transpiração é considerada mais importante do que a própria área foliar isoladamente, visto que há defasagem entre a transpiração e a absorção de água durante um dia. Se a relação área de raízes-área foliar é baixa, pode-se desenvolver um déficit hídrico mais acentuado.

Em geral, há evidências que plântulas de árvores sofrem mais os efeitos de uma relação raiz-parte aérea desfavorável do que gramíneas e herbáceas (Kramer e Boyer, 1995).

3.2.7. Estômatos

A importância dos estômatos no controle do fluxo de vapor d'água da folha foi discutida no capítulo sobre transporte de água, verificando-se que a condutância foliar à difusão de vapor depende da densidade de estômatos e do grau de abertura dos mesmos.

A regulação da abertura estomática é um processo extremamente complexo, envolvendo fatores do ambiente e da própria planta. Alguns fatores do ambiente que afetam diretamente a transpiração por terem relação com o déficit de pressão de vapor folha-ar, como a irradiância solar, a umidade e a temperatura do ar, também concorrem para a regulação estomática, afetando a condutância à difusão de vapor da folha.

O mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos não é ainda completamente entendido. A teoria mais aceita é de que esse processo ocorre em função da mudança da turgescência das células-guarda, em resposta ao influxo e efluxo de sais, principalmente K, do vacúolo. A concentração de íons é contrabalançada, pelo menos parcialmente, por ânions orgânicos e inorgânicos (por exemplo, malato e cloreto). Esse processo de aumento de cátions e ânions ocorre por transporte ativo através das membranas e por reações bioquímicas, envolvendo o metabolismo de carbono. Embora se acredite no envolvimento do metabolismo de carbono nas células-guarda através do amido como fonte de compostos orgânicos, pelo menos em células de cebola não se constatou a presença daquele composto.

Há evidências, também, de que substâncias reguladoras de crescimento estejam envolvidas, como o ácido abscísico (ABA) e citocininas, embora o mecanismo de ação não seja conhecido. Uma hipótese é que o ABA, por exemplo, alteraria o transporte de H⁺ e o teor de solutos das células-guarda. O fechamento de estômatos ocorre por perda de K⁺ em conexão com os níveis de ABA em torno das células-guarda, que podem produzir ou inativar esse regulador de crescimento.

A grande dificuldade para se entender a regulação da abertura estomática é que ela está relacionada a um grande número de fatores do ambiente e da própria planta, com resposta para cada fator nem sempre inteiramente conhecida e com a agravante de que pode haver interações dos efeitos desses fatores.

Os fatores do ambiente que reconhecidamente afetam a abertura estomática são a irradiância solar, a temperatura, a umidade e a concentração de CO₂ do ar, além da umidade do solo. Há evidências de que a partir de um certo valor, a velocidade do vento promove o fechamento estomático, embora não se saiba se ocorre um efeito direto ou indireto a partir de outros fatores.

Os fatores da planta que afetam o comportamento estomático são o estado de hidratação da folha, o balanço de fitohormônios e fatores ligados à fenologia da folha.

3.2.7.1. Efeitos da luz, concentração de CO₂, temperatura e umidade do ar

A figura 9.5 mostra exemplos de relação entre a condutância estomática e a densidade de fluxo quântico de radiação para várias espécies (Turner, 1991). Observa-se que há um acréscimo hiperbólico de g'_{est} com o aumento da densidade de fluxo quântico, sendo que o valor máximo é variável com a espécie. O tempo de resposta à luz é variável entre as espécies: milho responde em alguns segundos à passagem de nuvens, enquanto álamo amarelo responde em 40 minutos.

As respostas dos estômatos à luz tem sido consideradas conjuntamente com as respostas à concentração de CO₂. A luz afeta diretamente a abertura estomática, acreditando-se na existência de dois fotorreceptores, um sensível a comprimentos de onda correspondentes a vermelho e vermelho distante, outro a violeta e ultravioleta. Sabe-se, também, ser possível promover abertura no escuro pela remoção do CO₂ da atmosfera interna da planta, indicando que o efeito da luz poderia estar associado ao balanço de C, este dependente de energia, a qual em última análise tem por fonte a radiação solar.

A diminuição da concentração de CO₂ da atmosfera interna de folha como consequência da fixação do C em compostos orgânicos, promove a abertura dos estômatos, o que pode explicar a abertura noturna nas suculentas. Sugere-se que um mecanismo de "realimentação" ("feedback") promove a abertura. Como a abertura estomática pode ser induzida por luz azul em presença de alta concentração interna de CO₂, presume-se que em condições naturais os

comprimentos de onda correspondentes ao azul seriam os responsáveis pelo início da abertura a baixos níveis de irradiância.

A variação da concentração de CO₂ do ambiente afeta a condutância estomática. Por exemplo, um aumento da concentração pode decrescer g'_{est} e vice-versa. Essa resposta talvez esteja associada a um mecanismo de controle tipo *realimentação*, envolvendo o balanço e a concentração interna de carbono.

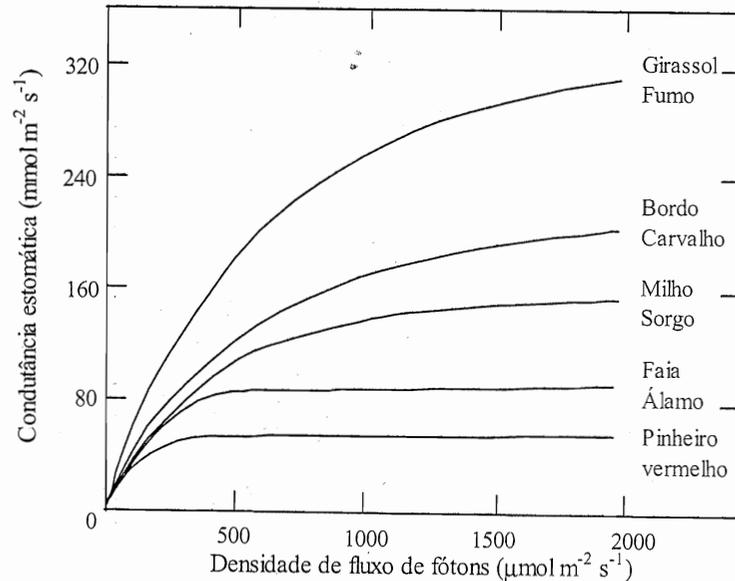


Figura 9.5. Condutância estomática e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos em várias espécies. (Segundo Turner, 1991).

A condutância estomática aumenta com o acréscimo da temperatura até um certo valor, o qual, por exemplo, é da ordem de 31°C em algodão, diminuindo a valores superiores. A diminuição a altas temperaturas pode ser decorrente de estresse hídrico ou de efeitos de diferenças de concentração de vapor entre folha e ar. Baixa temperatura do solo também pode levar à decréscimo de g'_{est} , provavelmente por indução de déficit hídrico na folha. Por outro lado, há diferenças da reação estomática à baixa temperatura, havendo plantas que mesmo à temperatura de 5°C não apresentam alterações de

condutância estomática, enquanto outras (algodão e feijão, por exemplo) não mostram efeito da temperatura a 10°C.

Os estômatos podem responder, também, à variação da umidade do ar. A figura 9.6 mostra que a condutância estomática diminui quando aumenta a diferença de concentração de vapor d'água entre ar e folha, expressa pela diferença de fração molar de vapor d'água. Ressalte-se que nos experimentos que originaram esses dados conseguiu-se manter um alto valor de potencial da água na folha nas espécies herbáceas, mas não nas lenhosas.

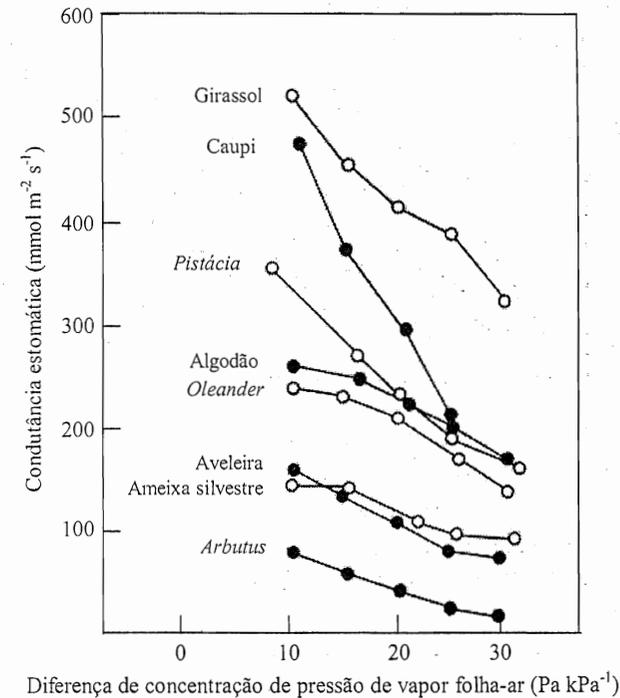


Figura 9.6. Relação entre condutância estomática e diferença de concentração de pressão de vapor folha-ar em diferentes espécies. (Fonte: Turner, 1991).

A sensibilidade estomática à umidade do ar parece atuar em paralelo com aquela ao potencial da água da folha (Losch e Tenhunen, 1981), supondo-se que concorreria para aumentar a eficiência do uso da água pela planta, independente do estado de hidratação global da folha. Sugere-se que enquanto a resposta ao déficit hídrico ocorreria por um

mecanismo de "realimentação" ("feedback"), no caso da umidade do ar o estômato atuaria diretamente como um sensor para as variações de concentração de vapor ambiente (mecanismo de regulação tipo "feedforward"). Pensa-se que a atuação desses mecanismos em conjunto seria importante em ambientes nos quais as plantas estão expostas a estresses severos de água, como em regiões áridas e semi-áridas.

Outros fatores podem influenciar a resposta estomática à umidade do ar. Por exemplo, ela é mais freqüente sob níveis saturantes de energia radiante. Além disso, há diferenças de resposta caso a folha seja de sol ou de sombra e entre estômatos das superfícies abaxial e adaxial. À altas temperaturas há menor sensibilidade à umidade do ar que à baixas temperaturas. O estômato responde, também, ao vento, em parte devido aos efeitos sobre a condutância da camada limite da folha e a conseqüente variação da transpiração e do balanço hídrico da folha, em parte como conseqüência de outros efeitos, como a própria variação do déficit de saturação do ar. Há registros de fechamento estomático pelo ato de chacoalhar a planta ou os ramos, o que configuraria um efeito direto, mas Kramer e Boyer (1995) informam que isso merece maiores estudos.

3.2.7.2. Efeitos do estado hídrico do solo e da planta

A diminuição do estado de hidratação da folha pode causar fechamento estomático a partir de um potencial da água crítico da folha, dependente da espécie, da taxa de desenvolvimento do estresse e da adaptação da planta ao déficit. O mecanismo operante seria do tipo "realimentação" ("feedforward"), ou seja, após atingido o nível crítico de ψ , o mecanismo causaria a redução da abertura estomática por mudança na pressão de turgescência global da célula.

Entretanto, outras observações mostram que às vezes este tipo de relação pode não ocorrer. Se o estresse desenvolve-se lentamente, em muitas espécies encontra-se uma relação linear entre o decréscimo da condutância foliar e a diminuição do potencial da água da folha, talvez por adaptação ao estresse por ajuste osmótico. Pode ocorrer, também, que o potencial de pressão global da folha, que compõe o potencial total foliar, não represente bem o potencial de pressão específico da epiderme associado à abertura estomática, principalmente se a conexão hidráulica entre o mesófilo e a epiderme é pequena.

As observações de mudança do nível de fitohormônios na epiderme foliar como resultado da desidratação e de que g_{est} pode decrescer quando a umidade do solo diminui, mesmo que ψ na folha permaneça constante (Gollan et al., 1986), podem explicar porque a condutância foliar não se relaciona sempre de uma única forma com ψ quando ocorre estresse hídrico. Há evidências de que quando as raízes secam por déficit hídrico no solo, elas produzem "sinais químicos" para as folhas, causando fechamento dos estômatos antes que o potencial total ou o de turgescência atinjam níveis desfavoráveis.

O próprio ABA poderia ser a substância deslocada das raízes para a parte aérea (Zhang e Davies, 1990) ou um outro regulador não-identificado (Trejo e Davies, 1991; Davies e Zhang, 1991; Davies et al. 1994). Nesse caso, as raízes atuariam como o primeiro detector de que a secagem do solo atingiu níveis críticos, informando esse fato à parte aérea via mensageiro(s), permitindo que as folhas providenciem mecanismo(s) de minimização ou superação dos efeitos da secagem do solo, pelo controle estomático, por exemplo. Entretanto, há necessidade de maiores estudos para se entender os mecanismos envolvidos, pois embora a concentração do ácido abscísico aumente nas raízes de plantas em deficiência hídrica e haja indicações da presença dos sinais químicos, há ainda dúvidas sobre o papel do ABA, pelo fato dele também ser produzido na parte aérea. Munns e King (1988), por exemplo, afirmam que ele não é o único inibidor do transporte hídrico. Além disso, a variação da concentração do ácido no xilema, que poderia ser assumida como uma prova do sinal, é afetada pelo próprio transporte de água por fluxo de massa nesse meio (xilema), complicando a análise.

3.2.7.3. Outros fatores

Em folhas tanto de espécies decíduas como de plantas anuais, a condutância estomática tende a aumentar quando elas entram em maturação, para diminuir na senescência, provavelmente porque os estômatos ficam menos sensíveis à densidade de fluxo quântico.

Outro aspecto a se considerar é o efeito da nutrição mineral sobre a resposta estomática. Embora o cálcio pareça estar envolvido com reações estomáticas (Mansfield et al., 1990) e outros nutrientes, como o nitrogênio, o fósforo e o potássio desempenhem papel na resposta dos estômatos, não há uma definição de como eles atuariam para tal.

4. BALANÇO DE ÁGUA DA PLANTA E INDICADORES VEGETAIS DO DÉFICIT HÍDRICO

O balanço hídrico da planta permite a introdução do conceito de *déficit hídrico* nos estudos no SSPA, que tem sido utilizado de forma abrangente e um tanto vaga. Na sua origem, ele refere-se ao fato de que a taxa de transpiração não é compensada pela absorção durante um certo período de tempo, levando a um balanço negativo, o seu seja, a transpiração não é atendida pelo suprimento de água às raízes. Uma das formas de expressar o balanço hídrico da planta é, portanto, o seu grau de déficit hídrico.

Por outro lado, o grau de déficit hídrico atingido por uma planta pode ser de magnitude tal que fica delineada uma situação potencialmente injuriosa, ocasionando um dano ao vegetal. Nesse caso, em analogia com a Mecânica, diz-se que o organismo está submetido a "stress" ("tensão"), termo aportuguesado para "estresse". Uma planta pode estar submetida à vários tipos de estresses ambientes. No caso da água, ela pode sofrer injúrias tanto por excesso como por falta de água, mas como o estresse por deficiência é mais comum na natureza, esse termo tem sido abreviado para *estresse hídrico* ou *déficit hídrico*, gerando confusão. A partir daqui, utilizar-se-á o termo déficit hídrico como uma medida da magnitude do balanço hídrico e o termo estresse hídrico para uma situação em que o déficit é de grau potencialmente injurioso à planta.

Há vários indicadores do grau de déficit hídrico de uma planta. Se o objetivo é caracterizar o déficit com a finalidade do manejo da irrigação, podem ser usados indicadores do solo, como o potencial matricial da água, o seu armazenamento de água em relação à "capacidade de campo", ou o seu balanço hídrico. Kramer e Boyer (1995) afirmam que, pelo menos em teoria, as plantas são os melhores indicadores da disponibilidade hídrica, por integrarem automaticamente os fatores que afetam o seu estado de hidratação. No caso de indicadores da própria planta, é mais comum utilizar variáveis relacionadas à folha, pela importância desse órgão e pela maior facilidade de nela se realizar medidas, quando comparada ao caule e à raiz. Dois indicadores diretos são o conteúdo relativo de água e o potencial da água da folha, sendo o potencial da água foliar o mais

utilizado, apesar do questionamento de Sinclair e Ludlow (1985), principalmente quando há interesse de uso do indicador em estudos fisiológicos. Mas uma série de outros indicadores da planta também podem ser usados.

4.1. Potencial da água

No capítulo de transporte de água mencionou-se o fato de que sob condições de transpiração, há um gradiente de potencial da água entre o solo e a atmosfera, com valores crescentemente negativos no sentido do solo para a atmosfera.

Em condições de ar saturado, o potencial água da atmosfera é zero, mas conforme o déficit de saturação do ar aumenta, o seu potencial atinge valores altamente negativos, da ordem de dezenas e até de centenas de MPa. Na outra extremidade do sistema, o solo, o potencial da água tem valores fracamente negativos quando a sua umidade é elevada. Próximo à "capacidade de campo", os valores de ψ giram em torno de -0,005 a -0,010 MPa, dependendo do tipo de solo e de suas condições físicas. Com o esgotamento da água no solo, os valores podem atingir a ordem de grandeza de -1,5 a -2,0 MPa, quando a murcha permanente das folhas aparece em boa parte das espécies de interesse agrícola, embora esse limite seja variável. Entretanto, antes de atingir esses valores, sintomas de murcha da folha já são visíveis.

Os valores observados nas plantas são variáveis e evidentemente mais negativos do que no solo, sob condições de transpiração. A determinação do potencial da água na folha é uma medida até certo ponto corriqueira, mas no solo e no caule elas são pouco frequentes. Brunini e Thurtell (1981) fizeram determinações do potencial da água por higrometria de par termoeletrico em várias partes do sistema solo-planta em um híbrido de milho, durante um ciclo de secagem do solo, sob diferentes condições de irradiância e em condições controladas (Figura 9.7). Pode-se observar que a diferença de potencial da água no caminho radial da raiz, dado pela diferença entre os valores de ψ na epiderme e no xilema da raiz é grande, mostrando que a resistência ao fluxo de água também é grande nesse caminho radial.

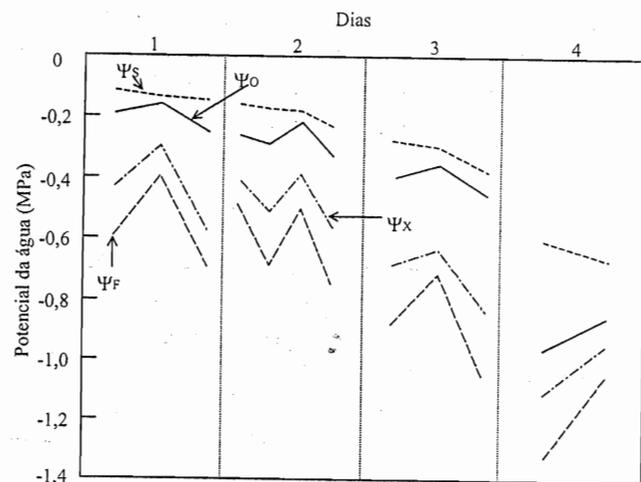


Figura 9.7. Potencial da água no solo (ψ_s), na epiderme da raiz (ψ_o), no xilema da raiz (ψ_x), e na folha (ψ_F) em um híbrido de milho, durante 4 dias de secagem do solo, em três condições de irradiância. Em cada dia, os valores de cada ponto representam uma situação de medida em equilíbrio para uma condição de irradiância. (Adaptado de Brunini e Thurtell, 1981).

A Figura 9.8 mostra exemplos de variação do potencial da água no solo e na folha de feijoeiro ao longo de um dia, em cultivo de campo, em vários dias de um ciclo de secagem do solo.

A amplitude diária de variação Ψ_s , normalmente é pequena no solo com boa condição de disponibilidade hídrica, mas aumenta à medida que ele seca. Nas folhas, essa amplitude é maior, passando por um máximo em determinado período do dia, que depende das condições de demanda hídrica da atmosfera. A recuperação do armazenamento e o aumento do potencial da água na folha começa após esse período de maior demanda, quando a transpiração diminui, continuando a noite, quando a transpiração é muito pequena ou nula.

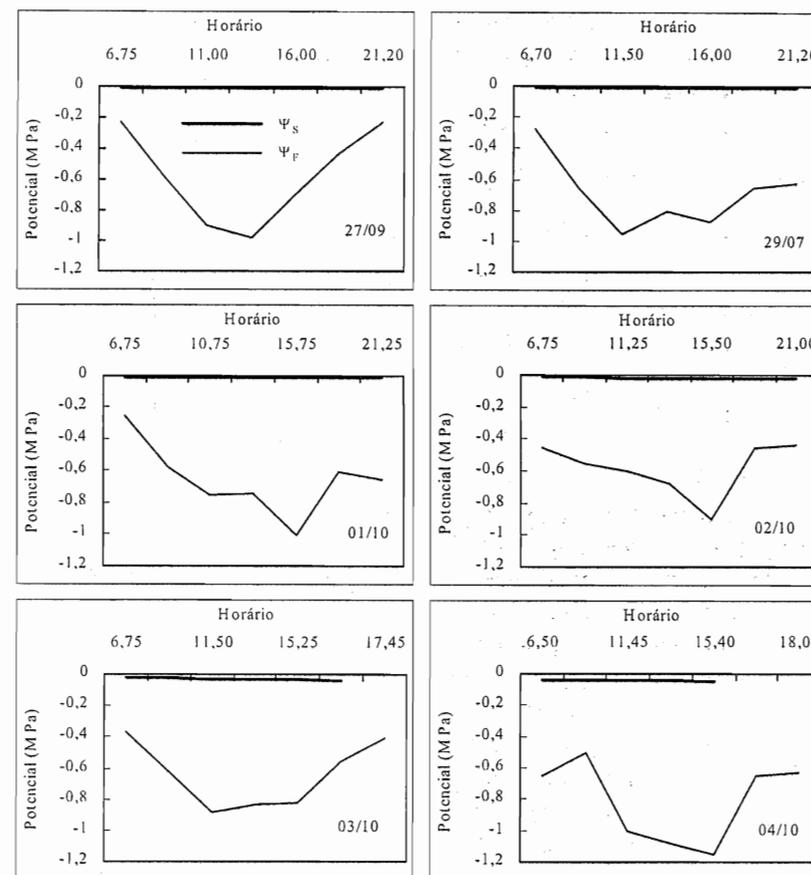


Figura 9.8. Exemplo de variação do potencial da água no solo (a 30 cm de profundidade) e na folha de feijoeiro cultivado em latossolo roxo, durante a secagem do solo. Figura composta a partir dos resultados de Vieira et al. (1989 a,b).

No final da madrugada, sob boas condições de disponibilidade hídrica no solo, há uma tendência dos valores de ψ se aproximarem em todo o sistema solo-planta-atmosfera, tendendo para o valor daquele do solo, como pode-se observar na Figura 9.9, com dados de um híbrido de milho, em condições controladas, com irradiância invariável durante o período de luz. Nesse caso, a secagem do solo chegou a níveis mais drásticos do que no caso da figura anterior. Embora não tenham sido feitas observações na maior parte da noite, é possível visualizar que

enquanto o déficit hídrico no solo não atinge um grau elevado, há uma recuperação (elevação) do potencial da água foliar. Entretanto, se a secagem do solo atinge níveis elevados, não há mais recuperação de ψ na folha, como se verifica no último dia mostrado na Figura 9.10.

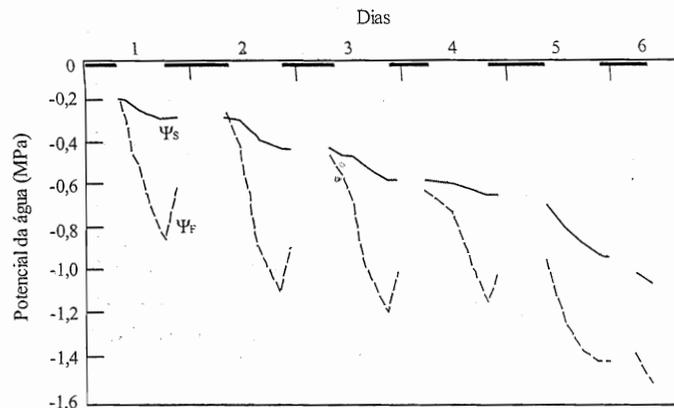


Figura 9.9. Exemplo de variação do potencial da água do solo (ψ_s) e da folha (ψ_F) em um híbrido de milho em condições controladas, sob irradiância fixa ao longo do dia. (Adaptado de Brunini e Thurtell, 1981).

Pode-se considerar os padrões de variação mostrados nas Figuras 9.8 e 9.9 como típicos, mas a magnitude e a forma de variação do potencial da água na folha são muitos dependentes dos fatores já discutidos que afetam o balanço hídrico, causando padrões diferentes dos mostrados.

Nas determinações do potencial da água é preciso levar em conta essas variações temporais, principalmente em medidas de ψ foliar. Nas determinações deste último, é necessário estabelecer horários de observação, que dependem do objetivo das medidas. Se o objetivo é a comparação de ψ foliar de diferentes tratamentos, as medidas devem ser feitas em horários específicos. Um critério, por exemplo, é realizá-las nos horários de maior déficit, no período médio do dia, normalmente o de maior demanda hídrica da atmosfera, que pode se estender, por exemplo, das 11 às 14 horas, quando existe uma certa estabilidade do potencial da água.

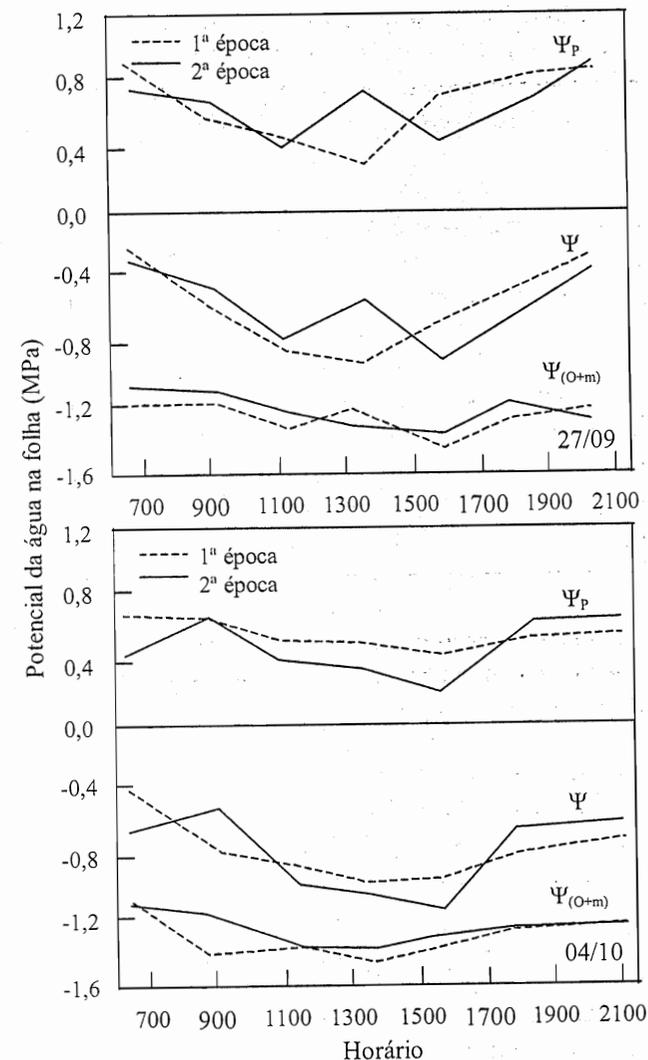


Figura 9.10. Curso diurno do potencial da água e de seus componentes em duas épocas de plantio em feijoeiro, determinados em discos de folhas por higrometria de par termoeletrico. A soma dos componentes osmótico+matricial ($\psi_{(osm+matr)}$) foi determinada em parte da folha morta, após sua imersão em nitrogênio líquido (evitando-se contato direto da folha com este). O potencial de pressão (ψ_p) foi obtido por diferença entre ψ_{total} e $\psi_{(O+m)}$. (Fonte: Vieira et al., 1989b).

Outro critério é determinar o potencial no pré-amanhecer (“pre-dawn leaf water potential”), ou seja, pouco antes do nascer do sol. Essa medida é interessante quando o objetivo é monitorar as condições hídricas das plantas para determinar a necessidade de irrigação, pois o potencial da água foliar no pré-amanhecer aproxima-se daquele do solo quando há boa disponibilidade hídrica, indicando se houve recuperação ou não da turgescência, em função da disponibilidade hídrica. Além disso, tem-se encontrado uma boa relação entre a evapotranspiração relativa (razão da evapotranspiração real e a evapotranspiração máxima) de culturas e o potencial da água foliar no pré-amanhecer, que parece ser dependente das características do solo e estágio fenológico, portanto é interessante para o manejo da irrigação (Itier et al., 1992).

Mais um aspecto a se considerar é a grande variabilidade dos valores encontrada entre folhas, o que leva à necessidade de uma amostragem criteriosa, com número de repetições o mais representativo possível caso se queira trabalhar com médias. No caso de tratamentos comparativos, deve-se escolher folhas nas mesmas condições de crescimento, posição na planta e exposição à radiação solar como, por exemplo, expandidas totalmente expostas ao sol e perpendiculares à radiação incidente, localizadas na parte superior da planta (Boyer, 1995).

Há alguma dificuldade de interpretação do significado de valores de potencial da água da folha como um indicador de deficiência hídrica, bem como na adoção de valores críticos de ψ da folha, que são muito variáveis de espécie para espécie. Um problema adicional é que o potencial total da folha é a soma de componentes (de pressão, osmótico, matricial) e as relações entre eles, mostradas pelo diagrama de Höfler, são variáveis não somente de espécie para espécie, mas com as condições de crescimento, quando podem ocorrer modificações, por ajustamento osmótico e modificação da elasticidade da parede celular, conforme discutido no capítulo IV. A determinação dos componentes de Ψ foliar apresenta alguma dificuldade metodológica e consome tempo, mas pode ser feita usando a técnica pressão-volume ou, com restrições, pela eliminação do turgor, medindo-se o potencial osmótico diretamente no tecido morto ou na seiva extraída (ver detalhes e problemas em Slavik, 1974; Angelocci, 2001). Principalmente para estudos fisiológicos, muitas vezes torna-se mais interessante a determinação em conjunto do potencial total e de seus componentes. A figura 9.10 mostra

um exemplo de curso diário do potencial da água foliar e de seus componentes em feijoeiro.

Como uma alternativa que diminui os problemas de uso de ψ foliar, tem-se sugerido a medida do potencial da água no caule diretamente por psicrometros/higrometros de termopar adaptados para esse fim (Michel, 1977; McBurney e Costigan, 1982; Dixon e Tyree, 1984). Outra alternativa nessa mesma linha é colocar as folhas em sacos plásticos escurecidos, para evitar a transpiração, de modo que o potencial da água da folha entre em equilíbrio com o do xilema, de modo que a medida feita na folha nessas condições, após o equilíbrio, represente o potencial da água do xilema. Para frutíferas, Cutchan e Shackel (1992) e Shackel et al. (1997; 2000) verificaram que esse potencial pode ser um indicador sensível do estresse hídrico, principalmente quando o interesse é tomada de decisão sobre irrigação, pela relação que ele guarda com as respostas da planta ao estresse a curto e a médio prazo, como o fechamento estomático e o crescimento por expansão.

4.2. Conteúdo relativo de água (CRA)

Nos últimos tempos tem ocorrido uma renovação do interesse de uso do conteúdo relativo de água (ou “em água”, como preferido por outros autores) como indicador das condições hídricas das plantas, principalmente em estudos fisiológicos, pela sua importância na expansão e em processos metabólicos celulares (Sinclair e Ludlow, 1985). Uma restrição feita é que, em muitas espécies, a perda de turgescência ocorre quando o CRA sofre uma pequena variação dos seus valores a partir da plena saturação, como visto no capítulo V, e isso exige grande sensibilidade das medidas. O problema se complica porque a determinação direta do CRA, embora baseada em princípios simples de pesagem, apresenta alguns problemas metodológicos, principalmente na determinação da massa do tecido saturado, além de consumo de tempo (ver Slavik, 1975 e Angelocci, 2001, para maiores detalhes). As técnicas de absorção de feixes radioativos para sua determinação, investigadas nas décadas de 60 e 70 do século XX, que poderiam diminuir o tempo de medida, não evoluíram e caíram em desuso.

4.3. Variações micromorfométricas de órgãos

As microvariações da espessura da folha, ou do diâmetro do caule ou dos frutos, decorrentes da variação da capacidade de armazenamento de água (*capacitância hídrica*) dos órgãos, são bons indicadores do balanço hídrico da planta. Ocorrem diferenças entre as espécies. Em herbáceas, os ramos podem ser bons armazenadores, embora o armazenamento seja pequeno em relação à transpiração, exceto nas suculentas, que possuem baixa transpiração e alta "capacidade" de armazenamento. Em lenhosas, dependendo da espécie, o armazenamento no tronco/caule é grande e serve como reservatório para repor a água perdida por transpiração, causando variações no diâmetro do órgão.

As determinações das variações micromorfométricas de órgãos podem ser feitas em folhas (Syvertsen e Levy, 1982) ou em frutos (Huguet, 1985), mas tem-se dado mais ênfase às microvariações do caule, seja em herbáceas (Katerji et al., 1990, 1994), seja em lenhosas (Garnier e Berger, 1986; Li et al., 1990; Huguet et al., 1992; Simoneau et al., 1993; Ginestar e Castel, 1998).

As microvariações do diâmetro do caule podem ser monitoradas com um dendrômetro sensível e de alta resolução (10 a 100 μm). A figura 9.11 mostra um exemplo de monitoramento dessas microvariações durante vários dias em ramo de lima ácida, simultaneamente com a radiação solar e o déficit de saturação do ar. Verifica-se diminuição do diâmetro no período diurno com o aumento da demanda atmosférica e da transpiração. Com a diminuição da demanda no período da tarde, começa a recuperação hídrica, indicada pelo aumento do diâmetro, que se completa no final da madrugada. Verifica-se também uma boa relação entre as microvariações e as duas variáveis meteorológicas.

Com a análise e interpretação dessas variações pode-se, chegar a uma definição do grau de déficit hídrico da planta. Em frutíferas de clima temperado, por exemplo, uma análise das microvariações em uma seqüência de dias com secagem do solo, permite inferir se a tendência normal de crescimento do caule está sendo afetada por um estresse hídrico. Outro tipo de análise baseia-se na amplitude diária das contrações (ADC) e na evolução diária do diâmetro máximo (DM). Em milho (Katerji et al., 1994) e em citros (Ginestar e Castel, 1998)

verificou-se que a evolução do DM é um melhor indicador do estresse hídrico que o ADC. Essa definição deve ser feita para cada espécie e há atualmente um esforço para se conhecer como esse indicador pode ser interpretado e usado.

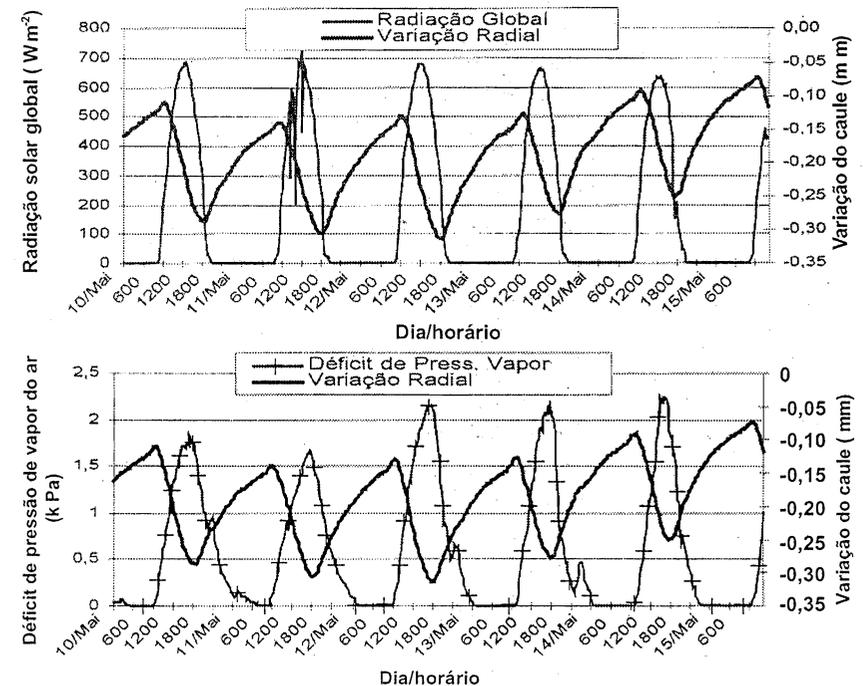


Figura 9.11. Curso da variação radial de ramo de lima ácida 'Thaiti', da radiação solar e do déficit de saturação de vapor do ar ao longo de vários dias. A escala de microvariação é relativa a um valor 0 adotado como referência no dendrômetro de deslocamento linear. Fonte: Rojas e Angelocci (2000).

4.4. Variação da condutância estomática à difusão de vapor

O comportamento estomático tem sido usado como um indicador das condições hídricas da planta, pela medida da condutância (ou resistência) foliar à difusão de vapor, principalmente depois do aparecimento dos porômetros que operam com fluxo de vapor. Há vários fatores complicadores para o uso da condutância estomática ou

mais especificamente, da condutância difusiva da folha (pois, ao se usar a técnica porométrica, não se consegue separar a condutância difusiva das partes que compõem o caminho de fluxo de vapor na folha) como indicador de déficit hídrico, pois ela é dependente de uma série de fatores ambientais e internos da própria folha, que dificultam a interpretação dos valores e sua relação com o balanço hídrico da planta. A Figura 9.12 mostra exemplos de variação de g_s ao longo do período diurno em várias épocas do ano, em um pomar irrigado, teoricamente com plantas sem estresse hídrico.

Observa-se uma depressão acentuada da transpiração e da condutância foliar à difusão de vapor nos meses de maio e agosto, a ponto de praticamente não haver diferença nesse último mês nos valores de folhas ensolaradas e à sombra. Isso pode ser explicado pelas baixas temperaturas do ambiente observadas em maio (afetando, provavelmente, a absorção radicular) e os elevados déficits de saturação de vapor do ar em agosto, conduzindo à diminuição da abertura estomática. Outro problema do uso da condutância difusiva foliar é sua grande variabilidade espacial e temporal, exigindo a adoção de critérios de amostragem para que ela seja representativa, como ocorre na medida do potencial da água foliar. Da mesma forma que na medida desse último, a técnica porométrica exige a presença contínua de um operador, estando sujeita à erros deste, além de ser cansativa e apresentar relativamente baixa eficiência de número de medidas no tempo.

4.5. Temperatura foliar

O balanço de energia da folha está associado à transpiração e ao seu próprio balanço hídrico (capítulo VIII). Assim, a temperatura foliar pode ser usada como um indicador do grau de déficit hídrico da planta. Plantas sob mesmas condições de demanda atmosférica, mas com condições de disponibilidade hídrica diferentes, podem apresentar temperaturas diferenciadas (figura 9.13). A medida da temperatura da folha é um tanto difícil, podendo ser realizada com termopares diminutos aderidos à superfície inferior da folha. Uma técnica mais adequada para a avaliação do déficit hídrico é a termometria por infravermelho, que permite a determinação à distância da temperatura de uma superfície, no caso um dossel vegetativo.

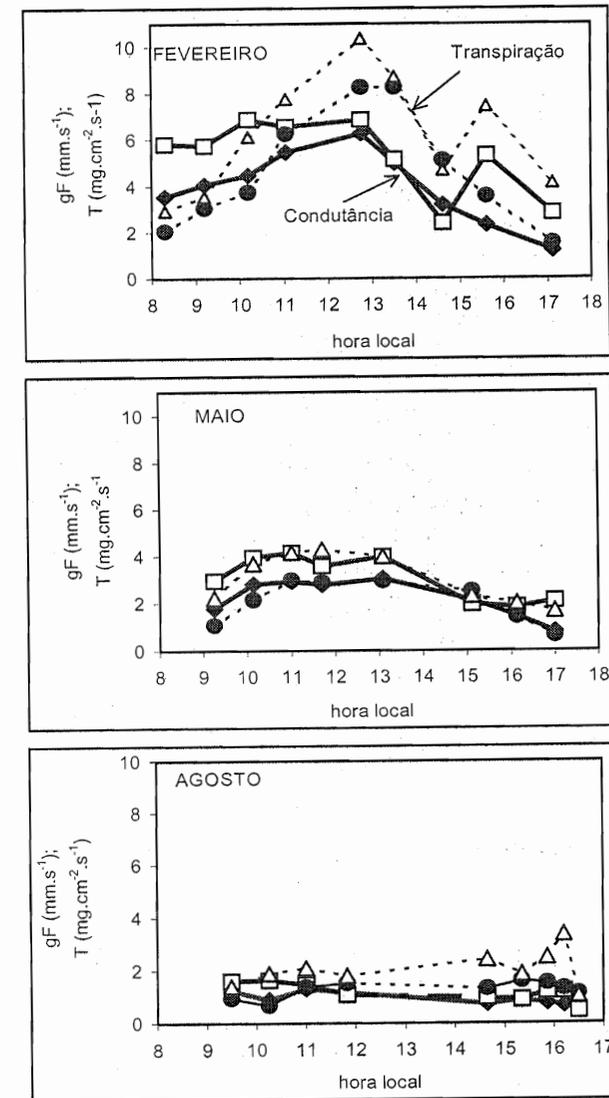


Figura 9.12. Curso diurno da condutância foliar à difusão de vapor gF (linha cheia) e da transpiração T (linha tracejada) em lima ácida "Tahiti" em vários meses, em pomar sem deficiência hídrica no solo. Os pontos fechados referem-se à média das folhas à sombra e os abertos à média das folhas ensolaradas.

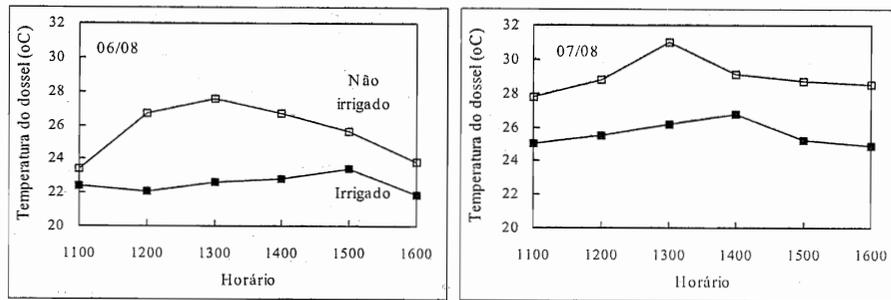


Figura 9.13. Diferenças de variação da temperatura da cobertura de vegetal (dossel) de trigo irrigado e não irrigado, em dois dias com diferentes condições de déficit de saturação de vapor do ar e de velocidade do vento, com medidas por termometria ao infravermelho. (Fonte: Dal Fabbro, 1995).

A diferença entre a temperatura da folha (ou do dossel) e do ar é um indicador do grau de déficit que ela está sofrendo, conforme discutido no capítulo VIII. Sendo o balanço energético da folha função, também, de outros fatores do ambiente, como déficit de saturação do ar e velocidade do vento, a interpretação da temperatura da folhagem ou do dossel vegetativo como um indicador de estresse hídrico é feita pelo uso de índices associados, como graus-dia de estresse hídrico e o índice de estresse hídrico da cultura-CWSI (Idso et al., 1977, 1984; Jackson et al. 1981; Jackson, 1982). Devido às interações com outras variáveis que não as do balanço hídrico da planta e da relação que esses índices guardam com essas variáveis, sua aplicação é dependente da espécie e também das condições climáticas do local. Outro aspecto importante são os cuidados exigidos no uso da técnica de termometria por infravermelho.

Maiores detalhes podem ser obtidos em Steinmetz et al. (1989) e em Idso et al. (1990).

4.6. Outros indicadores

A ocorrência de cavitação dos vasos do xilema pode ser usada como um indicador precoce da ocorrência de estresse hídrico. Embora haja atualmente controvérsia sobre o fato da cavitação ocorrer à tensões elevadas ou baixas no xilema (ver discussão no Capítulo V, sobre

ascensão da seiva), a ocorrência desse distúrbio pode estar prenunciado a entrada da planta em estresse. A cavitação pode ser detectada na forma de emissões acústicas de áudio (Milburn, 1966; Milburn e Johnson, 1966) ou por técnicas de detecção de ultrassom (Tyree e Dixon, 1983). Tem havido tentativas de correlacionar o grau de estresse hídrico com a cavitação (Dixon et al., 1984; Jones e Pena, 1986), mas a adoção da técnica de verificação da cavitação e seu uso como um indicador de estresse hídrico exige mais estudos.

Ao contrário do sinal interno que representa a cavitação, a planta pode mostrar sinais externos que evidenciam a sua entrada em estresse hídrico, como murchamento foliar já no início da manhã, mudança do ângulo e enrolamento das folhas. Há tentativas de relacionar esses sinais com outros indicadores, como potencial da água da folha e resistência estomática (O'Toole e Cruz, 1980) e de verificar sua eficiência como indicador de estresse (Oosterhuis et al. 1985). Podem ser bons indicadores da necessidade de irrigação, além de serem usados como uma técnica rápida de suporte à estudos de seleção de material vegetal para resistência à seca, mas é evidente que os critérios nos quais se apoiam são subjetivos e aplicáveis para situações específicas.

5. REFERÊNCIAS

- ANGELOCCI, L. R. Métodos e Técnicas de Estudo das Relações Água - Planta-Atmosfera. Departamento de Ciências Exatas, E.S.A. "Luiz de Queiroz"/USP. Apostila. 2001.
- ANGELOCCI, L.R. e VALANCOGNE C. Leaf area and water flux in apple trees. *Journal of Horticultural Science*. **68**: 299-307.1993.
- BOYER, J. Measuring the water status of plants and soils. Academic Press, San Diego. 1995. 178 p.
- BRUCKLER, L.; LAFOLIE, F. e TARDIEU, F. Modeling Root Water Potential and Soil-Root Water Transport: II. Field Comparisons. *Soil Science Society American Journal*. **55**: 1213-1220. 1991.
- BRUNINI, O. e THURTELL, G. Medidas simultâneas de potencial da água no solo e em folhas e raízes de plantas de milho (*Zea mays*, L.). *Turrialba*, **31**(4):299-304.1981.
- CUTCHAN, H. e SHACKEL, K.A. Stem-water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees (*Prunus domestica* L. cv. French). *Journal of American Horticultural Science*, **117**:607-611.1992.

- DAL FABRO, S. Relação entre a temperatura radiante do dossel vegetativo e condições ambientais e sua aplicação na detecção de estresse hídrico da cultura do trigo (*Triticum aestivum* L.). *Dissertação de mestrado*. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", USP. 1995. 122 p.
- DAVIES, W.J. e ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **42**, 55-76. 1991.
- DAVIES, W.J.; TARDIEU, F. e TREJO, C.L. How do chemical signals work in plants that grow in drying soils? *Plant Physiology*, **104**, 309-314. 1994.
- DIXON, M.A.; GRACE, J. e TYREE, M.T. Concurrent measurements of stem density, leaf and stem water potential, stomatal conductance, and cavitation on a sampling of *Thuja occidentalis* L. *Plant, Cell and Environment*, **7**:615-618. 1984.
- FISCUS, E. e MARKHART, A.H. Relationships between root system water transport properties and plant size in *Phaseolus*. *Plant Physiology*, **64**:770-773. 1979.
- FRANCO, C.M. Influência da temperatura no crescimento do cafeeiro (com referência especial à temperatura das raízes). *IBEC Reserch Institute* n°16. 1958.
- FRANCO, C.M. Fisiologia do Cafeeiro. IAC/Campinas. Apostila. 1970.
- GARNIER, E. e BERGER, A. Effect of water stress on stem diameter changes of peach trees growing in the field. *Journal of Applied Ecology*, **23**:193-209. 1986.
- GINESTAR, C. e CASTEL, J.R. Use of dendrometers as indicators of water stress in drip-irrigated citrus trees. *Acta Horticulturae*, **421**:209-219. 1998.
- GOLLAN, T.; PASSIOURA, J.B.; MUNNS, R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, **13**: 459-464. 1986.
- HUGUET, J. G. Appréciation de l'état hydrique d'une plant à partir des variations micrométriques de la dimension des fruits ou des tiges au cours de la journée. *Agronomie*, **5**:733-741. 1985.
- HUGUET, J. G.; LI, S.; LORENDEAU, J. e PELLOUX, G. Specific micromorphometric reactions of fruit trees to water stress and irrigation scheduling automation. *Journal of Horticultural Science*, **67**:631-640. 1992.
- HUNT, P.G.; CAMPBELL, R. B.; SOJKA, R.E.; PARSONS, J.E. Flooding-induced soil and plant ethilene accumulation and water status response of field-grown tobacco. *Plant and Soil*, **59**: 427-439. 1981.
- IDSO, S.B.; JACKSON, R.D.; REGINATO, R.J. Remote sensing of crop yields. *Science*, **196**:19-25. 1977.

- IDSO, S.B.; REGINATO, R.J. CLAWSON, K.L.; ANDERSON, M.G. On the stability of non-water-stressed baselines. *Agriculture and Forest meteorology*, **32**:177-182. 1984.
- IDSO, S.B.; PINTER Jr., P.J.; REGINATO, R.J. Non water stressed baselines: the importance of site selection for air temperature and air vapour pressure deficit measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, **53**: 73-79. 1990.
- ITIER, B.; FLURA, D.; BELABBES, K.; KOSUTH, P.; RANA, G. e FIGUEIREDO, L. Relations between relative evapotranspiration and predawn leaf water potential in soybean grown in several locations. *Irrigation Science*, **13**: 109-114. 1992.
- JACKSON, R.D. Canopy temperature and crop water stress. *Advances in Irrigation*, **1**:43-83. 1982.
- JACKSON, R.D.; IDSO, S.B.; REGINATO, R.J.; PINTER Jr., P.J. Canopy temperature as a crop water stress indicator. *Water Resources Research*, **17**:1133-1138. 1981.
- JONES, H.G. e PEÑA, J. Relationship between water stress and ultrasound emission in apple (*Malus domestica* Borkh). *Journal of Experimental Botany*, **37**:1245-1254. 1986.
- KATERJI, N.; SCHOCH, P.G.; RIMGOTO, P. e L'HOTEL, J.C. Diagnostic des périodes de contrainte hydrique chez des plantes d'aubergine cultivées en serre, au moyen des microvariations des tiges. *Agronomie*, **10**:541-549. 1990.
- KATERJI, N.; TARDIEU, F.; BETHENOD, O. e QUETIN, P. Behavior of maize stem diameter during drying cycles: comparison of two methods for detecting water stress. *Crop Science*, **34**:165-169. 1994.
- KRAMER, P.J.; BOYER, P. J. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press. 1995. 495 p.
- KRIEDMANN, P. e BARRS, H.D. 1981. Citrus orchards. In: Kozlowski, T.T. (Ed). *Water Deficits and Plant Growth*, v.6. Academic Press, New York, 1981. p. 92-
- LAFOLIE, F.; BRUCKLER, L. e TARDIEU, F. Modeling root water potential and soil-root water transport: I. Model presentation. *Soil Science Society American Journal*, **55**: 1203-1212. 1991.
- LI, SH; HUGUET, J.G.; SCHOCH, P.G. e BUSSI, C. Réponse de jeunes pêchers cultivés en pots à différents régimes d'alimentation hydrique. *Agronomie*, **10**:353-360. 1990.
- LOSCH, R. e TENHUNEN, J.D. Stomatal responses to humidity. Phenomenon and mechanism. In: Stomatal Physiology, Jarvis, P.G. e Monsfield, T.A. (eds.). 137-161. 1981.

- MANSFIELD, T.A.; TRAVIS, A.J. e JARVIS, R.G. Responses to light and carbon dioxide. In: Jarvis, P.G. e Mansfield, T.A. *Stornatal Physiology*, Soc. Exp. Biol. Cambridge. Univ. Press. 8:119-135. 1981.
- MANSFIELD, T.A.; HETHERINGTON, A.M. e ATKINSON, C.J. Some current aspects of stomatal physiology. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41:55-75. 1990.
- McBURNEY, T. E COSTIGAN, P.A. Measurement of stem water potential of young plants using a hygrometer attached to the stem. *Journal of Experimental Botany*, 33: 426-431.1982.
- MICHEL, B. E. A miniature stem thermocouple hygrometer. *Plant Physiology*, 60: 645-647. 1977.
- MILBURN, J.A. The conduction of sap. I. Water conduction and cavitation in water stressed leaves. *Planta*, 65:34-42.1966.
- MILBURN, J.A. e JOHNSON, R.P.C. The conduction of sap. II. Detection of vibrations produced by sap cavitation in *Ricinus* xylem. *Planta*,66:43-52.1966.
- MUNNS, R. e KING, R.W. Abscisic acid is not the only stomatal inhibitor in the transpiration stream of wheat plants. *Plant Physiology*, 88:703-708.1988.
- NASR, Z. Mesure du flux de sève brute dans un arbre par une methodethermique. Evaluation de la méthode et application: Thèse de Doctorat d'Etat. Université Paris-Sud. 1989.
- NOBEL, P.S.; LOPEZ, F.B. e ALM, D.M. Water uptake and respiration of root systems of two cacti: observations and predictions based on individual roots. *Journal of Experimental Botany*. 42:1215-1223.1993.
- NUTMAN, F.J. The root-system of *Coffea arabica*.III.The spatial distribution of the absorbing area of the root. *Empire Journal. of Experimental. Agriculture*. II: 293-302. 1934.
- O'TOOLE, J. C. e CRUZ, R. T. Response of leaf water potential, stomatal resistance and leaf rolling to water stress. *Plant Physiology*, 63:428-437. 1980.
- OOSTERHUIS, D. M.; WALKER, S. e EASTHAM, J. Soybean leaflet movements as an indicator of crop water stress. *Crop Science*, 25:1101-1106. 1985
- RAMOS, C. e KAUFMANN, M.R. Hydraulic reistance of rough lemon roots. *Physiologia Plantarum*, 45:311-314. 1979.
- ROJAS, J.S.D.e ANGELOCCI, L.R. Desempenho do dendrômetro de precisão na medida de deslocamento radial do caule de lima ácida "Tahiti"em resposta às diferentes condições ambientais. XI Congresso Brasileiro de Meteorologia, Rio de Janeiro.2000, *Anais* (CD-ROM). 343-35. 2000.

- SHACKEL, K.A.; AHMADI, H.; BIASI, W. e BUCHNER, R. Plant water status as an index of irrigation need in deciduous fruit trees. *HorTechnology*,7:23-29.1997
- SHACKEL, K.; LAMPINEN, B.; SIBBETT, S. e OLSON, W. The relation of midday stem water potential to growth and physiology of fruit trees under water limited conditions. *Acta Horticulturae*, 537:425-430. 2000.
- SIMONEAU, T.; HABIB, R.; GOUTOULY J.P. e HUGUET, J.G. *Journal of Experimental Botany*. 44:615-621. 1993.
- SINCLAIR, T.R. e ALLEN, JR., L.H. Carbon dioxide and water vapor exchange of leaves on field-grown citrus trees. *Journal of Experimental Botany*, 33:1166-1175.1982.
- SINCLAIR, T.R. e LUDLOW, M. M. Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. *Australian Journal of Plant Pyisiology*,12:213-217.1985.
- SLAVIK, B. *Methods of Studying Plant Water Relations*. Springer-Verlag, Berlim. 1974.
- SLATYER, R.O. *Plant-Water Relationships*. Academic Press, New York. 1967.
- STEINMETZ,S.; LAGOUARDE, J.P.; DELECOLLE, R. GUERIF, M.; SEGUIN, B. Evapotranspiration and water stress using thermal infrared measurements. A general review and a case study on winter durum wheat in southern France. In: *International Simposium on Physiology/Breeding of Winter Cereals for Stressed Meditaneum Environments*, Montpellier, França. 1989.
- SUTCLIFFE, J.F. *As Plantas e a Água*. Editora Pedagógica e Universitária e Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. 1979.
- SYVERTSEN, J.P. e LEVY, Y. Diurnal changes in citrus leaf thickness, leaf water potential and leaf to air temperature difference. *Journal of Experimental Botany*, 33:783-789.1982.
- SYVERTSEN, J.P. e LLOYD, J.J. Citrus.In: *Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops. Vol. II: Subtropical and Tropical Crops*.Schaffer, B. e Andersen, P.C. p. 65-99. 1994
- TREJO, C.L. e DAVIES, W.J. Drought-induced closure of *Phaseolus vulgaris* stomata precedes leaf water deficit and any increasing in xylema ABA concentration. *Journal of Experimental Botany*. 42:1507-1516.1991.
- TURNER, N.C. Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agriculture and Forest Meteorology*. 54:137-154. 1991.
- TYREE, M.T. e DIXON, M. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured.*Plant Physiology*, 72:1094-1099. 1983.

- VALANCOGNE, C. e NASR, Z. Une méthode de mesure du débit de sève brute dans de petits arbres par bilan de chaleur. *Agronomie*, 9:606-617.1989.
- VALANCOGNE, C.; AMEGLIO, T.; ANGELOCCI, L. e CRUIZIAT, P. Evaluation of transpiration of apple trees and measurement of daily course of water flow within the main branches of walnut trees. In: Borgheti, M.; Grace e Raschi, A. (eds). *Water transport in Plants under Climatic Stress.*, Cambridge University Press, p.219-227. 1993.
- VEIHMEYER, F.J. e HENDRICKSON, A.H. Methods of measuring field capacity and wilting percentages of soils. *Soil Science*. 68: 75-94. 1949.
- VEIHMEYER, F.J. e HENDRICKSON, A.H. Soil moisture in relation to plant growth. *Annual Review of Plant Physiology*. 1: 285-304.1950.
- VIEIRA, H.J.; LIBARDI, P.L.; BERGAMASCHI, H.; ANGELOCCI, L.R. Comportamento de duas variedades de feijoeiro sob dois regimes de disponibilidade hídrica no solo. I. Extração de água do solo e evapotranspiração. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 24(2):165-176.1989a.
- VIEIRA, H.J.; ANGELOCCI, L.R.; LIBARDI, P.L.; BERGAMASCHI, H. Comportamento de duas variedades de feijoeiro sob dois regimes de disponibilidade hídrica no solo. III. Variação do potencial total da água na folha e de seus componentes na variedade Aroana-80. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 24(9):1055-1063.1989b.
- ZHANG, J. e DAVIES, W.J. Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant, Cell & Environment* . 13: 271-285.1990.