

Princípios de Fisiologia Vegetal

Clovis Pereira Peixoto

COLABORADORES

Ademir Trindade Almeida

Ellen Rayssa Oliveira

Jamile Maria da Silva dos Santos

Maria de Fátima Pinto Peixoto

Viviane Guzzo de Carli Poelking

TEORIA & PRÁTICA



PoD
editora

Princípios de Fisiologia Vegetal

TEORIA & PRÁTICA

Clovis Pereira Peixoto

Princípios de Fisiologia Vegetal

TEORIA & PRÁTICA

Colaboração:

Ademir Trindade Almeida

Ellen Rayssa Oliveira

Jamile Maria da Silva dos Santos

Maria de Fátima da Silva Pinto Peixoto

Viviane Guzzo de Carli Poelking



Rio de Janeiro
2020

Princípios de fisiologia vegetal: teoria e prática

Copyright © 2020, Clovis Pereira Peixoto
Todos os direitos são reservados no Brasil



O AUTOR responsabiliza-se inteiramente pela originalidade e integridade do conteúdo desta OBRA, bem como isenta a EDITORA de qualquer obrigação judicial decorrente de violação de direitos autorais ou direitos de imagem contidos na OBRA, que declara sob as penas da Lei ser de sua única e exclusiva autoria.

Impressão e Acabamento:

Pod Editora
Rua Imperatriz Leopoldina, 8/1110 — Pça Tiradentes
Centro — 20060-030 — Rio de Janeiro
Tel. 21 2236-0844 • atendimento@podeditora.com.br
www.podeditora.com.br

Projeto gráfico:

Pod Editora

Revisão:

Pod Editora

Capa:

Pod Editora

Fotos de Capa:

www.pixabay.com

Nenhuma parte desta publicação pode ser utilizada ou reproduzida em qualquer meio ou forma, seja mecânico, fotocópia, gravação etc. — nem apropriada ou estocada em banco de dados sem a expressa autorização do autor.

CIP-BRASIL. CATALOGAÇÃO-NA-FONTE SINDICATO NACIONAL DOS EDITORES DE LIVROS, RJ

F565

Princípios de fisiologia vegetal: teoria e prática / organização Clovis Pereira Peixoto. - 1. ed. - Rio de Janeiro: Pod, 2020.

256 p. ; il. ; 21 cm.

Inclui bibliografia e índice

ISBN 978-65-86147-21-6

1. Fisiologia vegetal. I. Peixoto, Clovis Pereira.

20-64280

CDD: 571.2

CDU: 581.1

11/05/2020

Dedicatória

À minha Esposa Maria de Fátima da Silva Pinto Peixoto, companheira inseparável de todas as batalhas, no convívio social e profissional;

À minha Filha Samantha da Silva Pinto Peixoto, pelo estímulo e incentivo constante em nossa vida;

Ao meu Filho Caio Cezar da Silva Pinto Peixoto (*In memoriam*), que na sua curta passagem conosco foi um Amigo, Companheiro e Irmão, sempre presente! Saudades do seu Sorriso...

Aos queridos e amados Netos, Gabriel Peixoto e Ana Victória, pelo novo ânimo em nossa Vida!

Clovis Pereira Peixoto

Apresentação

A Fisiologia Vegetal, área da ciência que procura compreender as funções e mecanismos vitais das plantas ocupa cada vez mais um papel importante na formação de biólogos e profissionais das diversas modalidades agrárias (agrônomos, zootécnicos, engenheiros florestais, ambientais e licenciados em ciências agrícolas).

O desenvolvimento da biotecnologia, de tecnologias agroflorestais sustentáveis e menos agressivas ao meio ambiente, da agricultura de precisão, de cultivares mais eficientes de uso de nutrientes e resistentes a estresses exige conhecimentos sobre processos fisiológicos básicos.

A Fisiologia Vegetal, além de ciência básica, deve ser parte integrante da formação científica e biotecnológica dos nossos estudantes que, em sua vida profissional, buscarão solucionar problemas ou participando da formação de novos estudantes em todos os níveis de ensino. As dificuldades encontradas no processo de ensino-aprendizagem guardam uma estreita relação com as próprias características da Fisiologia Vegetal como ciência e com os meios que dispomos para ensiná-la.

Cabe destacar a interdisciplinaridade dessa área. Os conhecimentos fisiológicos integram fundamentos de biologia celular, anatomia (forma e função são indissociáveis), bioquímica, química geral e física como ferramentas conceituais ou instrumentais. Isto significa que a formação prévia do aluno afeta o aprendizado da fisiologia vegetal.

Este trabalho visa atender aos estudantes, educandos e/ou profissionais dos Cursos de Agronomia, bem como os da Engenharia Florestal, Ambientais e de áreas afins. Os diferentes capítulos versam sobre uma revisão

simplificada das Relações Hídricas na Planta, a Utilização da Radiação Solar pelas plantas e do Crescimento e Desenvolvimento destas, além de noções sobre a Análise de Crescimento de plantas, como ferramenta para o estudo dos diversos Índices Fisiológicos, permitindo que o leitor tenha uma noção geral de cada tema tratado, e caso queira aprofundar, poderá utilizar-se das bibliografias sugeridas e/ou acessar àquelas mais específicas.

Clovis Pereira Peixoto

Professor Titular do Centro de Ciências Agrárias,
Ambientais e Biológicas (CCAAB) da UFRB

Sumário

Apresentação	7
Introdução	13
A importância da Fisiologia Vegetal	16
Fisiologia Vegetal como uma Ciência.....	21
Referências.....	22
SEÇÃO I	25
Capítulo 1 Água: estrutura e funções	27
1.1 Importância.....	27
1.2 Estrutura molecular	29
1.3 Propriedades	31
1.4 Algumas funções fisiológicas da água	34
1.5 Referências.....	35
Capítulo 2 Difusão, osmose e embebição	37
2.1 Introdução	37
2.2 Difusão	38
2.3 Estabelecimento de um gradiente de potencial químico	39
2.4 Potencial água	41
2.5 Relações osmóticas das células vegetais.....	42
2.6 Plasmólise e Deplasmólise	45
2.7 Potencial mátrico ou embebição.....	46
2.8 Referências.....	47
Capítulo 3 Transpiração	49
3.1 Importância.....	49
3.2 Natureza	51
3.3 Magnitude.....	52
3.4 Tipos de transpiração	52
3.5 Fatores externos.....	53
3.6 Fatores intrínsecos	54
3.7 Movimento estomático	55
3.8 Referências.....	58
Capítulo 4 Absorção e transporte	59
4.1 Importância.....	59
4.2 Absorção de água.....	59
4.3 Mecanismos de absorção.....	61
4.4 Referências.....	63

Capítulo 5	Déficit hídrico.....	65
5.1	Importância.....	65
5.2	Parâmetros indicativos do déficit hídrico.....	66
5.3	Desenvolvimento do DH: principais causas.....	67
5.4	Efeito do déficit hídrico nos processos fisiológicos.....	69
5.5	Principais processos afetados.....	70
5.6	Referências.....	74
Capítulo 6	Adaptação ao déficit hídrico e mecanismos de tolerância ou resistência à seca.....	75
6.1	Introdução.....	75
6.2	Classificação de plantas quanto à seca.....	76
6.3	Mecanismos de adaptação.....	78
6.4	Controle do déficit hídrico.....	80
6.5	Aspectos benéficos do déficit hídrico.....	82
6.6	Resistência à seca.....	82
6.7	Referências.....	82
SEÇÃO II	83
Capítulo 7	Fotossíntese: fase fotoquímica.....	85
7.1	Introdução.....	85
7.2	Luz e energia.....	88
7.3	Sítio da fotossíntese.....	89
7.4	Unidade fotossintética.....	92
7.5	Sistemas de pigmento.....	92
7.6	Modelos de reações à luz.....	93
7.7	Referências.....	96
Capítulo 8	Fotossíntese: fase bioquímica.....	97
8.1	Introdução.....	97
8.2	Fixação do carbono.....	98
8.3	Referências.....	106
Capítulo 9	Fotorrespiração e produtividade.....	107
9.1	Introdução.....	107
9.2	Fotorrespiração.....	107
9.3	Fotorrespiração e produtividade em plantas C ₃ e C ₄	110
9.4	Fatores da FR.....	111
9.5	Ponto de compensação de CO ₂ (PC).....	111
9.6	Características diferenciais.....	111
9.7	Por que a fotorrespiração?.....	112
9.8	Referências.....	114

Capítulo 10	Fisiologia comparada de plantas C ₃ , C ₄ e Cam	115
10.1	Introdução	115
10.2	Classificação quanto à cinética de fixação de CO ₂	116
10.3	Fisiologia comparada C ₃ C ₄ e Cam	118
10.4	Referências	124
Capítulo 11	Translocação de solutos orgânicos	125
11.1	Introdução	125
11.2	Vias de translocação	126
11.3	Padrões de translocação: da fonte para o dreno	127
11.4	Materiais translocados no floema	129
11.5	Carregamento do floema	130
11.6	Descarregamento do floema	132
11.7	Translocação no floema	133
11.8	Alocação e partição de fotoassimilados	135
11.9	Referências	136
Capítulo 12	Respiração e metabolismo	137
12.1	Bioquímica da respiração	137
12.2	Conceito e Importância	138
12.3	Principais substratos	138
12.4	Fases da respiração glicolítica	140
12.5	Balço energético	142
12.6	Via fermentativa	142
12.7	Via pentose-fosfato	143
12.8	Desdobramento dos lipídios	143
12.9	Desdobramento das proteínas	145
12.10	Referências	145
Capítulo 13	Medida, respiração nos órgãos e fatores que afetam	147
13.1	Introdução	147
13.2	Medidas da respiração	147
13.3	Respiração nos órgãos	148
13.4	Fatores que afetam	151
13.5	Venenos respiratórios	151
13.6	Referências	152
SEÇÃO III	153
Capítulo 14	Reguladores vegetais	155
14.1	Introdução	155
14.2	Hormônios vegetais e Fitorreguladores	156
14.3	Referências	166

Capítulo 15	Reguladores vegetais, ação e aplicações na agri-horticultura	167
15.1	Referências	181
Capítulo 16	Análise quantitativa do crescimento de plantas	185
16.1	Introdução	185
16.2	Conceitos básicos	186
16.3	Medidas do crescimento	194
16.4	Crítérios de amostragem	198
16.5	Padrões de crescimento exponencial e sigmoide	201
16.6	Parâmetros de análise de crescimento	202
16.7	Referências	210
16.8	Exercícios	213
SEÇÃO IV		215
Capítulo 17	Práticas de fisiologia vegetal	217
17.1	Célula Vegetal	218
17.2	Embebição de sementes de diferentes espécies	219
17.3	Relações energéticas da embebição	221
17.4	Germinação de sementes e técnicas para superação de dormência	223
17.5	Intensidade da Osmose	226
17.6	Tolerância ao estresse salino	228
17.7	Plasmólise e efeito de substâncias tóxicas sobre a permeabilidade das membranas celulares	229
17.8	Recuperação de turgescência em ramos cortados	232
17.9	Sudação ou gutação	234
17.10	Síntese de amido: efeito da clorofila e da luz	235
17.11	Pigmentos hidrossolúveis e lipossolúveis em tecidos vegetais	238
17.12	Exsudação da seiva do floema	241
17.13	Atividade de catalase em tubérculos de batatinha	243
17.14	Demonstração da respiração pelo método indicador	245
17.15	Indução de raízes adventícias em estacas	248
17.16	Efeitos do etileno na senescência das plantas	250
17.17	Efeito do etileno no controle da maturação de frutos climatéricos e não climatéricos	252
17.18	Análise de crescimento	254

Introdução

As plantas, juntamente com os animais representam a parte viva da natureza, habitando em todos ambientes em que vive o homem. Delas dependem a maioria dos animais para sua alimentação e sobrevivência, uma vez que satisfazem muitas das exigências humanas, na forma de madeiras, fibras têxteis, gorduras e óleos, borracha, polpa (papel), fármacos e outros materiais. É natural, pois, que o homem, desde tempos imemoriais, atentasse para as plantas, seja por necessidade imediata, por curiosidade intelectual ou por interesse da estética. A ciência vegetal, no entanto, é relativamente recente.

As plantas verdes são arquitetos fundamentais da natureza para a manutenção da vida na terra. São os “únicos” organismos¹ capazes de captar a luz solar e substâncias simples e transformá-las em complexas moléculas. Ocupam quase toda a área do globo terrestre, inclusive o *fitoplancton*, no mar, estando virtualmente ausentes em áreas extremamente frias ou secas.

O estudo das plantas verdes em seus aspectos biológicos é um ramo fundamental do conhecimento humano. De forma empírica o homem estuda as plantas desde que aprendeu a lançar sementes e verificar que elas cresciam onde eles queriam. Entretanto, na complexa civilização moderna, o conhecimento empírico não é suficiente. Apenas pelo estudo disciplinado e cientificamente organizado das plantas o homem consegue sobre elas um conhecimento útil e vantajoso para si.

¹ Quebra de paradigma - Há evidências (já comprovada) que uma lesma-domar da espécie *Elysia chlorotica*, por exemplo, pode se alimentar de algas por duas semanas e sobreviver então o resto de sua vida sem se alimentar. Portanto, faz fotossíntese. Ver mais em Science (Sydney Pierce, biólogo da Universidade da Florida do Sul).



Elysia chlorotica, a lesma do mar que faz fotossíntese (ser híbrido). Fotografia: Nicholas E. Curtis y Ray Martinez.

As plantas são estudadas sob vários pontos de vista, dividindo a ciência da vida vegetal (Botânica) em vários segmentos, entre os quais, a Fisiologia, a Morfologia, a Anatomia, a Genética, a Fitopatologia, a Taxonomia, entre outras. Estes embora possam sugerir compartimentos diferentes, a fronteira entre os mesmos é apenas arbitrária ou didática, uma vez que há sempre interdependência entre um e outro segmento.

A Fisiologia Vegetal pode ser definida como a ciência que estuda os fenômenos vitais das plantas. Embora pertença ao grupo das chamadas “ciências biológicas”, seu campo de estudo abrange conhecimento não só de Biologia – ou, mais particularmente, de Botânica – mas também de Química, Física e até mesmo de Matemática. A Fisiologia Vegetal constitui o ramo que abrange o conhecimento dos processos e funções naturais que ocorrem nas plantas.

Processos vitais, isto é, processos fisiológicos constituem qualquer transformação química ou física que ocorre dentro de uma célula ou organismo, bem como qualquer troca entre a célula ou organismo e o seu meio. Nas plantas são processos químicos a fotossíntese, a respiração, digestão e as sínteses de substâncias diversas. São processos físicos a absorção de gás carbônico, a absorção e perda de água pela planta. Muitos processos fisiológicos como a fotossíntese e o crescimento, são complexos, e envolvem tanto transformações químicas como físicas.

Para explicar fenômenos fisiológicos utiliza-se da Química, da Física, da Bioquímica e de outras ciências. Os processos vegetais não ocorrem em espaços vazios e sim em estruturas celulares (cloroplastos, mitocôndrias, entre outras). Forma e função estão intimamente relacionadas, por isso, conhecimentos de Morfologia (da célula e do organismo) constituem base indispensável para o estudo da Fisiologia Vegetal. Por sua vez a Ecologia, a Fitopatologia, dentre outras ciências, necessita dos conhecimentos desta disciplina.

A infraestrutura básica de qualquer ciência consiste em dados e resultados obtidos por meio da observação e da experimentação científica. Leis físicas, químicas e evidência experimental direta constituem as duas fontes principais de informação, em todos os setores da Fisiologia. Portanto, uma conclusão merece confiança se ela é apoiada nessas premissas.

Dois leis físicas particularmente úteis na Fisiologia são a primeira e a segunda lei da termodinâmica, ou seja, leis da conservação e da degradação da energia, respectivamente. A termodinâmica é uma área da Física que estuda as transferências de energia, procurando compreender as relações entre calor, energia e trabalho, considerando as quantidades de calor trocadas e os trabalhos realizados em um processo físico.

1ª Lei: “a energia não pode ser criada ou destruída, somente transformada de uma forma a outra”. Em outras palavras: “a soma de todas as energias num sistema isolado é constante”. Sabe-se que a energia pode ser transformada em matéria e vice-versa, mas isso não ocorre sob condições fisiológicas. A implicação dessa lei na Fisiologia é que todo o processo que consome energia deve estar conjugado com outro processo que forneça energia. Por exemplo, crescimento com respiração.

2ª Lei: “energia calorífica de um sistema só permite a realização de um trabalho útil num segundo sistema se a temperatura do primeiro for maior que a temperatura do segundo”. Essa lei estende-se a todas as formas de energia. Assim para que esta produza trabalho noutro sistema, há necessidade de uma diferença de potencial energético. Durante o nivelamento ou

equilíbrio dos potenciais, parte da energia é transformada em calor. A experiência mostra que calor não pode ser convertido completamente em outras formas de energia (ou trabalho). Calor é, pois, uma forma degradada de energia. Não há aqui contradição com a lei da conservação da energia, pois esta diz meramente que a quantidade de energia é constante, mas não estabelece limitações às transformações de energia. As leis da difusão, por exemplo, derivam da segunda lei da termodinâmica.

A importância da Fisiologia Vegetal

Para a Agricultura

A tecnologia de exploração de plantas envolve a aplicação de diversas ciências, que utilizam conhecimentos provindos da Botânica, da Edafologia, da Mecânica, da Entomologia (pragas), da Climatologia e de outros setores do conhecimento, visando à produção agrícola e que decorre do crescimento e desenvolvimento das plantas. Um controle da produtividade das plantas só é possível, pois, conhecendo-se os fatores que atuam sobre o crescimento e desenvolvimento nos vegetais.

A produtividade, resultado do crescimento e do desenvolvimento vegetal, depende de fatores genéticos, fisiológicos e ecológicos. Os fatores genéticos representam a potencialidade que a planta recebe de seus ancestrais por herança. Os fatores fisiológicos constituem todos os processos simples e complexos que redundam em ganho de matéria seca ou em diferenciação. Finalmente, os fatores ecológicos são aqueles fatores externos, do solo ou da atmosfera, que, direta ou indiretamente, afetam os processos fisiológicos da planta.

Entre as plantas, embora apresentem os mesmos mecanismos genéricos, existem diferenças sutis (por exemplo, diferentes respostas por efeito de temperatura). Os fatores genéticos estão intimamente relacionados com essas diferenças, sendo mais evidente no controle da morfologia. O controle do metabolismo não depende apenas da constituição genética, mas também da interação destes fatores com os do meio externo.

Por meio da Fenologia, estudo dos fenômenos periódicos da vida em relação às condições ambientais pode-se observar que o crescimento e o desenvolvimento de um organismo, resultam da ação conjunta de três níveis de controle (PEIXOTO et al., 2011):

- a) **Controle Intracelular** - Controle genético; envolve as características da planta que ela carrega em sua bagagem genética. A atividade celular depende da ação gênica para a síntese proteica e enzimática. Estes conhecimentos são muito utilizados em programas de Biotecnologia.
- b) **Controle Intercelular** - Em função de substâncias reguladoras. Os hormônios, compostos orgânicos não nutrientes, de ocorrência natural, produzidos na planta e que em baixas concentrações promovem, retardam ou inibem processos fisiológicos e morfológicos. Os reguladores vegetais, que possuem as mesmas propriedades, sendo, porém exógenos. Suas atuações acontecem ao nível de gene, portanto, são capazes de promoverem as mais variadas modificações nos vegetais.
As principais classes de hormônios vegetais são as auxinas, giberelinas e citocininas (promotores), o etileno (ligado a senescência), e o ácido abscísico (inibidor). Alguns reguladores sintéticos como a hidrazina maleica (MH), têm ação inibidora. Enquanto outros, como o daminozide (SADH) e chlormequat (CCC), agem como retardadores do crescimento, com ação no meristema subapical, sobre a síntese de auxina e giberelina, respectivamente (CASTRO e VIEIRA, 2001).
- c) **Controle Extracelular** - É o controle ambiental. Seriam as condições do ambiente onde está inserido o vegetal, pois seu desenvolvimento depende de vários componentes ambientais como: luz, temperatura, água, minerais etc. Estão envolvidos fatores do meio físico (climáticos e edáficos) e fatores do meio biológico (pragas, doenças, plantas daninhas, animais e o homem).

A Fisiologia Vegetal já deu larga contribuição para o melhoramento da agricultura. A prática de adubação só se desenvolveu após a descoberta das necessidades das plantas em elementos minerais. O emprego de fitorreguladores no enraizamento de estacas, no combate a ervas daninhas, e várias outras aplicações, decorre de estudos relativos à ação de hormônios nas plantas. Práticas agrícolas comuns, como densidade de plantio, época de semeadura, estágio de desenvolvimento para a colheita, e outras, são em grande parte determinadas pela atividade fisiológica das culturas. O armazenamento de frutos, hortaliças e sementes, dependem quase que exclusivamente da fisiologia desses produtos (Fisiologia pós-colheita).

Melhoramentos e descobertas de novas práticas agrícolas certamente resultarão dos progressos que se verificarem no campo da Fisiologia Vegetal. Esses progressos poderão vir tanto da pesquisa pura no campo da Fisiologia, como da pesquisa fisiológica aplicada, nos setores da Agronomia, Horticultura e Silvicultura. Aplicações práticas têm surgido das pesquisas básicas na Fisiologia, e, vice-versa. Valiosas contribuições fundamentais tiveram origem em pesquisas idealizadas com intuítos exclusivamente práticos.

À maioria dos agricultores interessa apenas saber como executar as operações inerentes à determinada cultura. Aos técnicos, profissionais dotados de conhecimentos mais avançados dentro da sua especialidade, não convêm saber apenas o como (o que os igualaria a qualquer agricultor progressista), mas também o porquê das práticas agrícolas. As razões que fundamentam a grande maioria das práticas agrícolas são de natureza fisiológica. Além disso, o estudo da Fisiologia Vegetal é indispensável na formação de um profissional capacitado a dedicar-se à investigação agrícola.

O aumento da produção pela aplicação de fertilizantes adequados; o desenvolvimento de plantas resistentes à seca e ao frio; o encurtamento do ciclo de vida das plantas quer pela vernalização das sementes, quer pela aplicação dos estudos de fotoperiodismo; a estimulação do crescimento e do enraizamento de estacas pela aplicação de fitorreguladores, a enxertia e a poda cientificamente aplicada; todos estes são problemas da Fisiologia diretamente relacionados com a Agricultura.

No nosso modo de ver, o estudo da Fisiologia Vegetal, para o agrônomo, é uma causa tão importante como o é, para o médico, o estudo da Fisiologia Humana. Quem lida com o aproveitamento econômico das plantas, encontra, a todo o momento, certos problemas que somente um conhecimento adequado da Fisiologia Vegetal seria capaz de resolver satisfatoriamente.

Pensemos um pouco nestas perguntas, feitas ao acaso: Por que uma planta produz somente órgãos vegetativos em determinados períodos de sua vida e depois passa a produzir órgãos reprodutivos? Por que um enxerto pega e qual a particularidade da planta que determina a afinidade entre o “cavalo” e o “cavaleiro”? Por que não se enxertam as monocotiledôneas? Por que num lugar mais quente as plantas são mais precoces do que nos lugares frios? Por que certas plantas crescem bem, mas não produzem flores em determinadas regiões? Por que a luz retarda o crescimento? Por que os galhos “ladrões” de um cafeeiro devem ser eliminados? Por que a gomose aumenta a produção da laranjeira, antes de matar a árvore? Por que as plantas volúveis se enrolam? Por que uma estaca não “pega” quando a plantamos de “cabeça para baixo?” Por que as folhas de certas plantas caem no final do outono? Como a água, os solutos e os gases entram na planta? Como os alimentos são sintetizados? Como a água e os solutos são transportados de uma parte para outra? Como os tecidos se originam? Por que o grão de pólen provoca o desenvolvimento do ovário dando o fruto? Por que a semente germina?

Todos estes “por quês” e “como” ocorrem constantemente ao Agrônomo, e somente uma boa base de Fisiologia Vegetal, poderá satisfazer a sua curiosidade. Por outro lado, é preciso reconhecer que a agricultura, para ser realmente considerada uma ciência, precisa fundamentar-se em conhecimentos mais sólidos sobre a vida dos seres que explora, pois, caso contrário, não passaria de uma arte empírica, como, infelizmente, ainda pode ser qualificada, no nosso meio, a agricultura praticada pela maioria.

Para a Sistemática

Modernamente, a sistemática tem lançado mão de certas características fisiológicas particulares a certas plantas para utilizá-las na classificação das mesmas. De acordo, por exemplo, com as características dos grãos de amido de uma dada planta, pode-se hoje classificá-la, com bastante segurança, muitas vezes até gênero, e mesmo espécie.

Pela análise das proteínas, utilizando o clássico método sorológico, Mez (s.d.) conseguiu estabelecer uma importante correlação proteica entre as plantas, dando assim uma base fisiológica para a velha classificação puramente morfológica dos vegetais. O mesmo conseguiu Meyer (s.d) com seus estudos das propriedades físicas dos coloides das plantas, tomando como base, principalmente o “ponto isoelétrico” e a “migração cataforética”. Hoje, utiliza-se da biotecnologia por meio de marcadores moleculares para a identificação de várias espécies.

Para a Ecologia

Ecologia por definição é o estudo das plantas em relação ao meio. Para esta ciência o organismo é uma expressão do meio em que vive. A interpretação das modificações que sofrem as plantas de acordo com os fatores do ambiente é de princípio fundamentalmente fisiológico. Aliás, a Ecologia pode ser mesmo definida como o estudo da fisiologia da planta no seu meio natural. Isto evidencia bem que o ecologista deve ser antes de tudo, fisiologista, caso contrário nunca poderá ir além de simples parte descritiva da ciência ecológica.

A Fisiologia Ecológica fornece ainda, subsídios e conhecimento apropriado para evitar, controlar e resolver racionalmente diversos problemas nas culturas agrícolas, possibilitando sua implantação, condução adequada e a obtenção de altas produções.

Para a Fitopatologia

O fitopatologista precisa conhecer todas as doenças chamadas “fisiológicas” de uma planta. Isto é óbvio. O conhecimento de uma planta doente e da correlação fisiológica entre parasita e hospedeiro é um ponto também indispensável para este profissional.

Para a Genética

A genética, ciência que estuda as leis da hereditariedade, pode ser considerada como uma parte da Fisiologia quando trata da reprodução celular (meiose, mitose, gametogênese) e da evolução das plantas.

Para a Indústria

A produção comercial de álcool, a transformação de álcool em vinagre (por bactérias), a fabricação de pães e queijos e todas as indústrias de fermentação fazem aplicação dos conhecimentos de Fisiologia Vegetal. Na fabricação de inseticidas e fungicidas é um ponto importante a se considerar a reação fisiológica das plantas a estas substâncias.

Fisiologia Vegetal como uma Ciência

Quais são os processos que se realizam durante a vida de uma planta? Qual a importância de cada processo para o organismo? Quais são as condições que influenciam cada processo? Qual é o mecanismo de cada processo, isto é, como se desenrola? O objetivo da Fisiologia Vegetal é encontrar respostas para essas perguntas.

Obviamente, o homem no seu trato com as plantas, tem sido atraído por fenômenos diversos, especialmente para aqueles de evolução marcante, como o crescimento e a reprodução, e têm dado as suas observações, interpretações variadas, muitas delas transmitidas através de gerações em forma de crendices. A Fisiologia Vegetal, contudo, só progrediu acentuadamente a partir dos meados do século passado, paralelamente ao progresso verificado nas demais ciências. Esse avanço geral das ciências, inclusive na Fisiologia, se deve à aplicação do chamado “método científico”, que pode ser assim resumido:

- a) Observação cuidadosa de fenômenos aparentemente relacionados;
- b) Formação de hipótese ou hipóteses explicativas para relações ou fenômenos;
- c) Realização de experimento ou experimentos destinados a testar a hipótese ou hipóteses, à luz da evidência experimental obtida;
- d) Exame crítico da hipótese ou hipóteses à luz da evidência experimental obtida.

O progresso das ciências em geral, tem sempre encontrado certos obstáculos. Os mais comumente responsáveis pelo atraso na obtenção do conhecimento, especialmente no campo das ciências biológicas, são:

1. Tendência a aceitar informações e conclusões emanadas de “autoridades”, sem avaliação crítica das evidências que a suportam. “Magister dixit” é o lema dessa atitude.
2. Tendência a oferecer afirmações teleológicas como “explicações” das relações de causa e efeito. Afirmações teleológicas conferem a organismos inferiores ou suas partes, capacidade de executar ações propositadas ou conscientes. Algumas afirmações teleológicas são:
 - a) O gás carbônico entra nas folhas porque ele é necessário ao processo da fotossíntese.
 - b) Os caules curvam-se em direção à luz, a fim de melhor exporem as suas folhas à luz.
 - c) A cutícula cerosa se desenvolve nas folhas, para impedir o excesso de perda de água.
 - d) As raízes crescem a fim de procurar água e nutrientes minerais.
 - e) Os estômatos fecham-se nas horas de maior calor a fim de impedir uma transpiração excessiva.

Referências

- ALVIM, P. T. *Apontamentos de Fisiologia vegetal*. 1953. 79p. UREMG.
- CASTRO, P. R. C.; VIEIRA, E.L. *Aplicações de reguladores vegetais na agricultura tropical*. Guaíba: Livraria e Editora Agropecuária. 2001. 132p.
- KERBAUY, G. B. *Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro, 2004; (2ª ed). 452p.
- MAESTRI, M. *Curso de Fisiologia Vegetal*. 1962. 203p. UREMG.
- MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. 2009. *Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. 3 ed. Editora UFV, Viçosa, Minas Gerais. 486p.
- PEIXOTO, C. P.; CRUZ, T. V.; PEIXOTO, M. F. S. P. Análise quantitativa

do crescimento de plantas: conceitos e prática. *Enciclopédia Biosfera*, Goiânia, v. 7, n. 13, p. 51-76, 2011.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C.W. *Fisiologia das Plantas* - Tradução da 4ª Edição Norte-americana. Editora Cengage Learning, 2013. 733p.

TAIZ, L... [et al.]. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal* [recurso eletrônico] /; tradução: Alexandra Antunes Mastroberti ... et al.]; revisão técnica: Paulo Luiz de Oliveira. – 6. ed. – Porto Alegre: Artmed, 2017.

SEÇÃO I

RELAÇÕES HÍDRICAS NAS PLANTAS

Capítulo 1 – Água: estrutura e funções

Capítulo 2 – Difusão, osmose e embebição

Capítulo 3 – Transpiração

Capítulo 4 – Absorção e transporte

Capítulo 5 – Déficit hídrico

Capítulo 6 – Adaptação ao déficit hídrico e mecanismos de resistência à seca

Capítulo 1 Água: estrutura e funções

1.1 Importância

A importância de se estudar as relações hídricas em plantas se deve à diversidade de funções fisiológicas e ecológicas que a água exerce. Entre os recursos de que a planta necessita para crescer e funcionar, a água é o mais abundante e, também, o mais limitante. Logo, tanto a distribuição da vegetação sobre a superfície terrestre quanto a produtividade agrícola são controladas principalmente pela disponibilidade de água (KERBAUY, 2004). Toda a importância da água no sistema solo-planta-atmosfera está diretamente relacionada às características químicas da molécula, que lhe conferem propriedades físico-químicas singulares.

Segundo Devlin (1976), é o líquido da vida! Constituinte básica dos organismos vivos (cerca de 90% de sua matéria total). Está ligada a vários processos fisiológicos dos vegetais, a exemplo da transpiração, translocação de solutos, entre outros. A água constitui 2/3 da superfície da terra. Entretanto, apesar desta abundância, ela se constitui num insumo muito caro para as plantas.

Dos 2/3 da terra, 97% são de água salgada e 3% doce. Destes, 2% estão na forma de gelo nos polos e icebergs, com 1% de água continental, onde grande parte está na forma de água subterrânea, restando apenas cerca de 0,001% na forma de vapor. Além da pequena quantidade de água que pode ser transformada em chuvas, ainda se acrescenta que sua má distribuição, às vezes, causa danos irreparáveis, como é o caso do Nordeste do Brasil, que tem sua distribuição concentrada em alguns meses do ano.

Por outro lado, as plantas não são nada eficientes no consumo de

água. Por exemplo: uma planta de milho consome cerca de 100 vezes mais o que necessita para cumprir o ciclo (200 litros por planta, quando necessita de apenas dois litros).

Como importância ecológica da água pode-se verificar que nas regiões de grandes precipitações bem distribuídas, destacam-se matas e florestas. Em regiões de pouca chuva aparecem os campos e savanas e em regiões de chuvas escassas, surgem desertos ou vegetação efêmera.

Com base na disponibilidade de água no local em que se desenvolvem as plantas, destacam-se quatro grupos: as hidrófitas, higrófilas, mesófitas e xerófitas, demonstrando a influência do suprimento hídrico na estrutura e distribuição das plantas não só pelo mundo, como também num sentido mais restrito, sendo cada grupo caracterizado por uma combinação de adaptações estruturais ao seu ambiente (SUTCLIFFE, 1980; KRAMER, 1983).

Hidrófitas – Vivem parcial ou totalmente submersas. Podem ser halófitas quando vivem em alta salinidade (algas marinhas) ou podem ser de água doce (vitória régia, baronesa). Perda de água não é importante; por isso não tem cutícula na parte inferior das folhas. Entretanto, a parte superior é bastante cutinizada, para evitar a supersaturação. Apresentam muitos espaços aéreos para facilitar a flutuabilidade.

Higrófilas – Vivem em ambientes úmidos, com o ar quase saturado de umidade (musgos e samambaias). Estão sempre em ambientes de sombra e tem grande superfície foliar. Apresentam cutícula fina e tem pouco controle da transpiração.

Mesófitas – Constituem a maioria das plantas cultivadas. Crescem em solos drenados sob ar normalmente seco. Regulam perda de água através dos estômatos, principalmente, com cutícula geralmente impermeável e sistema de vasos (xilema) bem desenvolvido, além de sistema radicular extenso.

Xerófitas – Ocorrem geralmente em desertos ou em regiões de baixa precipitação pluviométrica. Apresentam algumas adaptações: folhas pequenas, muitas vezes suculentas; presença de pelos e espinhos; armazenam

água em caules e folhas; cutícula cerosa, e quase sempre apresentam o metabolismo CAM (Metabolismo Ácido das Crassuláceas).

A água se apresenta nos três estados físicos da matéria e encontra muitas aplicações industriais e urbanas. Mas, seu uso principal está na agricultura (irrigação), no suprimento das exigências das plantas cultivadas. Tais exigências são determinadas principalmente pelo tipo de clima.

A maior parte da água utilizada pelas culturas passa à atmosfera pela evaporação (transpiração), através da demanda evaporativa da atmosfera (DEA), que as compele a utilizá-la, sendo maior nas regiões quentes e secas (regiões áridas e semiáridas).

1.2 Estrutura molecular

A fórmula química da água é H_2O , o que significa que cada molécula é constituída de dois átomos de hidrogênio (H) e um átomo de oxigênio (O). Como a camada eletrônica externa do hidrogênio apresenta deficiência de 1 elétron e a do oxigênio de 2 elétrons, são necessários 2 átomos de H para se combinar com 1 átomo de O e assim, formar a molécula. Os dois H se ligam ao átomo de O, formando entre si um ângulo de 105° . Esta disposição assimétrica causa um desequilíbrio de cargas eletrostáticas na molécula de água (Figura 1.1A). Em um dos lados ocorre excesso de carga negativa, ao passo que do lado oposto um excesso de carga positiva, criando um “dipolo”, que por sua vez confere às moléculas de água uma atração sobre as moléculas vizinhas (coesão) e é também a causa da adsorção da água pelas superfícies sólidas (adesão), além da hidratação de certos íons e a solução de muitas substâncias (solvente universal).

Embora a molécula, como um todo, seja eletricamente neutra, a distribuição assimétrica dos elétrons, tornam as moléculas dipolares, de forma que o lado negativo se orienta em direção ao polo positivo e vice-versa. Esta atração entre as cargas contrárias de moléculas adjacentes causa a formação de pontes de hidrogênio, forças atrativas relativamente fracas, entretanto, induzindo que as moléculas de água se arranjam entre si formando uma estrutura mais ou menos ordenada, no estado líquido ou no sólido.

As moléculas da água, quando no estado sólido (Figura 1.1B), estão arranjadas em um padrão bem definido (cristais de gelo). Tal padrão não desaparece totalmente no estado líquido, uma vez que as moléculas não se tornam inteiramente independentes uma das outras. Neste estado as pontes de hidrogênio continuam a conferir a água uma estrutura que lembra a cristalina, apenas tal estrutura não é rígida, nem permanente, mas sim flexível e transitória.

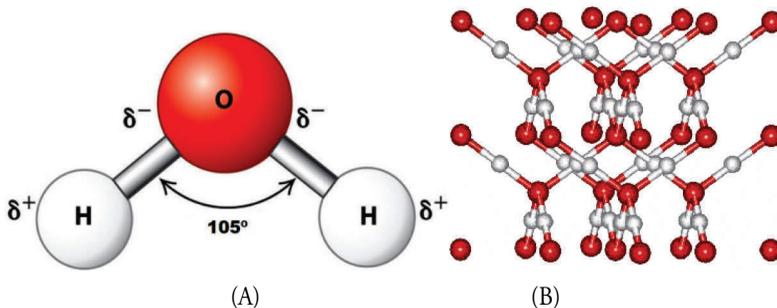


Figura 1.1 (A) Moléculas de água com os átomos de hidrogênio e oxigênio formando um ângulo de 105° (Lodish, 2013). (B) Estrutura em rede da água na fase sólida, com as pontes de hidrogênio ligando os átomos de oxigênio aos de hidrogênio (Chaplin, 2019).

As moléculas líquidas possuem maior energia térmica, pois absorveram cerca de 80 calorias por grama (cal g^{-1}), denominado calor de fusão, durante sua transição da fase sólida para a líquida e, portanto, movendo-se com maior intensidade, mantendo laços mais frouxos e menos estáveis com suas vizinhas.

Ao atingir a temperatura de 100°C , seu ponto de ebulição à pressão atmosférica, a água passa do estado líquido para o gasoso e no processo absorve 540 calorias g^{-1} . Esta quantidade de calor, denominado calor latente de vaporização, destrói completamente a estrutura intermolecular e separa as moléculas. A água pode ser vaporizada em valores inferiores a 100°C , mas nesses casos absorve maior quantidade de calor. Vaporizando-se a 25°C , por exemplo, o calor latente é equivalente a 580 calorias g^{-1} , (vapor d'água no processo de transpiração).

1.3 Propriedades

A água é uma substância tão comum que suas propriedades físicas passam despercebidas, ou nem sempre são devidamente valorizadas. A água é líquida a temperaturas normais e seus pontos de fusão e ebulição são comparados com outras substâncias de tamanho molecular semelhante. Dessa comparação, torna-se evidente que a água tem pontos de fusão e congelamento bastante elevados. Isto é atribuído à associação de moléculas de água através das pontes de hidrogênio.

O papel que a água desempenha na produção das culturas e os processos de ações interativas envolvidos no crescimento destas não permitem sua quantificação facilmente. Daí o conhecimento de algumas de suas propriedades, poderá facilitar tal compreensão.

Calor específico ($1 \text{ cal g}^{-1} \text{ a } 0^\circ\text{C}$) – Quantidade de energia necessária para aumentar em 1°C , 1g de água. O calor específico da água líquida está entre os mais altos de todas as substâncias conhecidas, apenas a amônia possui um calor específico maior, o que significa que seu aquecimento ou resfriamento é relativamente lento. Devido a isto, os tecidos vegetais, com elevado conteúdo de água, não sofrem alterações bruscas de temperaturas em respostas às variações ambientais (confere estabilidade térmica). O calor latente de fusão (80 cal g^{-1}) e o calor de vaporização (540 cal g^{-1}) são também geralmente elevados. Para cada grama de água evaporada a 15°C , a folha perde 2462 Joules de energia calorífica (588 cal g^{-1}), e assim, a transpiração tem um poderoso efeito de refrigerante.

Tensão superficial – Medida da resistência à deformação de uma superfície limítrofe de separação de uma interface líquido/gás. Na superfície da água, as moléculas se orientam de tal modo que a maior parte das ligações de pontes de hidrogênio fica voltada para dentro, em direção ao centro da massa líquida (forças coesivas internas). Isto confere à água uma elevada tensão superficial (dina cm^{-2}), maior que qualquer outro líquido, à exceção do mercúrio. Diminui com a elevação da temperatura (maior pressão de vapor – aumenta energia, diminui a coesão) e aumenta com a pre-

sença de eletrólitos (íons atraem moléculas de água). Os solventes orgânicos diminuem (detergentes, ficam na superfície do líquido).

A tensão superficial é responsável pela formação de gotículas de água nas folhas depois das chuvas ou de orvalho, e evita a entrada de água nos espaços intercelulares das folhas através dos estômatos abertos. A presença de sais inorgânicos não exerce muito efeito na tensão superficial (SUTCLIFFE, 1980). Entretanto, substâncias surfactantes (certos lipídios e ácidos graxos que se concentram na superfície da água reduzem a tensão superficial). Tais moléculas são frequentemente adicionadas aos fungicidas, inseticidas e herbicidas nas pulverizações para ajudar a penetração das soluções através dos estômatos (espalhantes e adesivos).

Capilaridade – Capacidade de ascensão ou depressão de líquidos em tubos capilares, dependendo das forças de coesão e adesão. Um tubo capilar mergulhado em uma massa de água forma um menisco, como consequência do ângulo de contato da água sobre as paredes do tubo. A curvatura desse menisco será tanto maior (isto é, raio de curvatura menor) quanto mais estreito for o tubo (menor diâmetro). A ocorrência de curvatura determina uma diferença de pressão na película da zona limítrofe entre o líquido e o gás.

Um líquido como a água, por exemplo, forma na superfície limítrofe com o ar atmosférico, uma curvatura côncava, indicando que a pressão no interior do líquido ou do tubo (maior tensão) é menor que a do ar, fazendo com que a água se eleve do interior do tubo, para contrabalançar a diferença de pressão (existente entre a água sob o menisco e a água sob a superfície externa horizontal) pela pressão contra hidrostática da coluna d'água dentro do tubo capilar.

Ângulo de contato – O ângulo de contato da água com superfícies sólidas é formado pela deposição da gota com a superfície (uma folha, por exemplo). Quando colocamos uma gota de líquido sobre uma superfície sólida, o líquido pode deslocar o gás que cobria a superfície do sólido, espalhando-se sobre ela um pouco. Assim que a gota entrar em repouso,

forma um ângulo típico com a superfície que separa o líquido do sólido.

O ângulo de contato de um líquido é geralmente constante nas mesmas condições físicas. Com as superfícies lisas e planas, geralmente é igual a zero. Entretanto, impurezas, superfícies rugosas e presença de substâncias hidrofóbicas (ceras, detergentes), fazem a rejeição da gota (aumenta tensão superficial e diminui o ângulo de molhadura). Tendendo para 0° (colapso da gota), implica em molhadura; tendendo para 180° , indica a rejeição da gota.

Viscosidade – Propriedade dos fluidos (líquidos e gases) de resistir ao cisalhamento, isto é, de resistir ao deslizamento de uma camada de moléculas sobre outra camada contígua. Propriedade que reflete a facilidade ou dificuldade com que as partículas deslizam umas sobre as outras. A viscosidade é inversamente proporcional à fluidez. Os fluidos de baixa viscosidade se movem facilmente e diz-se que tem grande fluidez. As propriedades de viscosidade e de fluidez são, portanto, recíprocas. A viscosidade é modificada pela temperatura, sendo reduzida à metade ao passar de 5°C para 35°C .

Constante dielétrica – Capacidade de neutralizar partículas ou íons através de cargas elétricas. A água é pouco ionizada (apenas uma molécula se dissocia em $5,5 \times 10^8$ moléculas). O íon H^+ é um próton simples e não pode existir só, se associa com uma molécula de água para formar um íon hidrônio (H_3O^+).

Por estar tão pouco ionizada, a água tem uma alta constante dielétrica, o que contribui para que seja um dissolvente quase perfeito. É um bom dissolvente para eletrólitos, pois os atrai através de cargas positivas e negativas de sua molécula, formando enlaces dipolos, de forma que cada íon fica envolvido pela água, isolando-os de outros de cargas opostas. É um bom dissolvente para não eletrólitos, pois forma enlaces de hidrogênio com grupos aminoácidos, celulósicos, micelas argílicas, etc.

A ação dissolvente da água representa uma grande vantagem para a planta, já que os elementos nutrientes essenciais para o desenvolvimento das plantas, os compostos necessários para transferência e armazenamento de energia, além dos compostos estruturais, necessitam de água como meio de transporte.

Os processos de difusão, osmose e embebição estão intimamente associados com a função essencial de transporte de água e de soluto desde o ponto de origem até o local de atividade.

1.4 Algumas funções fisiológicas da água

A água possui uma molécula bem diminuta de aproximadamente, 3Å , e em apenas 1 cm^3 , pode conter $3,4 \times 10^{22}$ moléculas, o que lhe confere ainda mais, propriedades especiais.

Pode-se lembrar ainda, que as propriedades enuncionadas, devem-se principalmente à configuração da molécula de água, que se presta ao estabelecimento de pontes de hidrogênio (conferindo coesão, adesão, alto calor específico, alto calor de fusão e de vaporização), e que requerem grandes quantidades de energia para seu rompimento, durante a fusão ou evaporação da água, diferindo de outros líquidos que mantêm suas moléculas agregadas através das forças de Van der Waals (metano, éter), requerendo menor quantidade de energia para o rompimento de suas ligações.

A seguir veremos algumas funções diretamente envolvidas com processos fisiológicos nas plantas:

a) Constituinte do protoplasma de todo o ser vivo. É chamada água de constituição; b) Participa de reações metabólicas de síntese (fotossíntese) ou degradação (respiração); c) É fonte de prótons e elétrons na fotossíntese (FSPI e II e redução do NADPH); d) Solvente universal, devido ao pequeno tamanho da molécula (3Å) e da alta constante dielétrica; e) Via de transporte de materiais e nutrientes (água de transporte), através do xilema e do floema; f) Auxilia a absorção de gases e materiais através do filme que estabelece entre a raiz/solo; g) Regulador térmico das plantas, devido ao alto calor específico; importante na transpiração; h) Garante a turgidez de tecidos, órgãos e mesmo a forma de algumas plantas; i) Responde pelo movimento de abertura e fechamento estomático: trocas gasosas. Além das funções fisiológicas apresentadas, a água ainda pode se constituir em: 1. Importante agente disseminador de esporos, sementes e frutos; 2. Agente polinizador, como meio de escoamento de gametas (grão de pólen); 3. Proporciona sustentação de plantas aquáticas, entre outras.

1.5 Referências

- DEVLIN, R. M. *Plant physiology*. New York. Reinhold Publishing Corporation, 1976. 638p.
- FERREIRA, L. G. R. *Fisiologia Vegetal: relações hídricas*. Fortaleza, EUFC, 1992. 138p.
- KERBAUY, G. B. *Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro, 2004; (2ª ed). 452p.
- PEIXOTO, C. P. *Curso de Fisiologia Vegetal*. Cruz das Almas. CCAAB/UFRB. 2020. 208p.
- PORTO, M. C. M. *Mecanismos de resistência à seca em plantas*. I Reunião de Fisiologia Vegetal. Londrina, PR. 1987. 29p.
- SALISBURY, F. B.; RASS, C. W. *Plant physiology*. 4.ed. California: Wadsworth, 1992. 682p.
- SUTCLIFFE, J. F. *As Plantas e a Água*, Epu/Edusp, São Paulo. 1980. 126p.
- TAIZ, L... [et al.]. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal* [recurso eletrônico] /; tradução: Alexandra Antunes Mastroberti ... et al.]; revisão técnica: Paulo Luiz de Oliveira. – 6. ed. – Porto Alegre: Artmed, 2017.

Capítulo 2 Difusão, osmose e embebição

2.1 Introdução

A biologia moderna está, em grande parte, baseada nos conceitos da físico-química e em especial da teoria cinética, pela qual é conceituado que todas as partículas de dimensões atômicas e moleculares estão em constante movimento, em todas as temperaturas acima de zero absoluto (-273,16 °C). Por meio da suposição de que as moléculas se movem constantemente é possível explicar processos como a difusão, reações químicas, pressões dos gases, potencial hídrico, e diversos outros fenômenos ocorridos nas plantas (FERREIRA, 1992).

A difusão é um movimento orientado de moléculas que obedece a um gradiente de concentração; de energia livre; de pressão de difusão; de potencial químico, indo sempre do maior para o menor. É um processo muito importante, uma vez que responde por processos vitais na planta, tais como transpiração, trocas gasosas e translocação.

A difusão difere do fluxo de massa, pois ocorre em uma fase aquosa estacionária, através de unidades de partículas, enquanto o fluxo de massa ocorre numa fase aquosa móvel (nutriente em uma bureta, por ex., enxurrada) em um conjunto de partículas. Difere ainda do transporte ativo, pois este envolve o gasto de energia metabólica (exceto a absorção ativa de água das raízes). Como exemplos de difusão, temos o ar atmosférico (N_2 , O_2 e CO_2).

Todos sabem que se abrimos um frasco de perfume em uma sala fechada, mesmo que não haja vento, depois de algum tempo sua fragrância terá alcançado todo o cômodo. Este “espalhamento” das moléculas de per-

fume da região de maior para a de menor concentração é um exemplo conhecido de difusão.

Quando a difusão se processa através de uma membrana semipermeável (mais permeável a um dos componentes de uma solução, geralmente o solvente), chamamos essa difusão de osmose. As trocas entre as células, que são encerradas por membranas semipermeáveis, são quase sempre exemplo de osmose.

Finalmente, lembremo-nos que as paredes celulares, substâncias orgânicas e certas partículas do solo atraem as moléculas de água. Esta atração tem natureza elétrica, e o fenômeno, conhecido antigamente por embebição, é conhecido atualmente por potencial mátrico ou potencial matricial. É graça ao potencial mátrico que as sementes embebidas “incham”, as partículas de argila “prendem” a água.

Um conhecimento básico de difusão, osmose e embebição, torna-se importante para entendermos numerosos processos fisiológicos tais como a transpiração, o transporte de água e solutos, as trocas gasosas, entre outros. Os alunos que já estudaram anteriormente osmose em termos de DPD e Pressão Osmótica, conhecem em linhas gerais os processos. Entretanto, como esses conceitos são restritos à biologia, utilizaremos o conceito de potencial, linguagem comum à física, à química, à física de solos e à fisiologia vegetal.

2.2 Difusão

A Física nos ensina que, a temperatura acima de zero absoluto, todos os componentes da matéria estão em movimento, por possuírem uma certa quantidade de energia cinética. Este movimento é feito ao acaso, as moléculas se movendo em linha reta e em todas as direções, e ocasionalmente colidindo entre si. Suponhamos que em um dado instante, em um sistema isolado qualquer, haja acúmulo de moléculas em uma determinada região. Pressupondo que todas as moléculas têm aproximadamente a mesma energia cinética média, a concentração de moléculas nesta região provocará aí um acúmulo de energia. Como a Física também nos ensina, diferenças de energia em um sistema tendem a ser anuladas, o que se realiza com a transferência de moléculas desta região de maior para a de menor energia.

Voltemos a um exemplo conhecido para ilustrar melhor a ideia. Considere que um copo contendo água é colocado no interior de uma campânula, a uma mesma temperatura e com o ar não saturado de umidade (portanto o ar contém menos moléculas de água do que poderia conter). De início, deverá haver na água um número maior de moléculas com suficiente energia livre para escapar do líquido para o ar do que para se condensar do ar para o líquido. Como consequência, a concentração de moléculas de água no ar irá aumentar. Quando este ar estiver completamente saturado, o número de moléculas, com suficiente energia livre média para evaporar, será igualado pelo número de moléculas com energia livre média capaz de se condensar. Neste momento, embora continue a haver evaporação e condensação de moléculas em virtude de sua energia cinética, a difusão, isto é, o movimento orientado de moléculas de uma para outra região, cessa.

Para que a difusão se realize há, pois sempre a necessidade de um gradiente de energia ou de potencial químico que expressa a energia por mol da substância (Energia Livre de Gibbs) e que pode ser medido como pressão de vapor (quantidade de energia necessária para a água evaporar). A difusão da água ou qualquer outra substância ocorre, pois em função de um gradiente de energia, ou em outras palavras, de um gradiente de potencial químico, sempre do maior para o menor potencial.

2.3 Estabelecimento de um gradiente de potencial químico

Existem diversas maneiras de se estabelecer um gradiente de energia livre. Supondo um comportamento rígido com duas câmaras separadas por uma membrana permeável apenas à água, vejamos em função de alguns fatores como se pode estabelecer um gradiente (Figura 2.1).

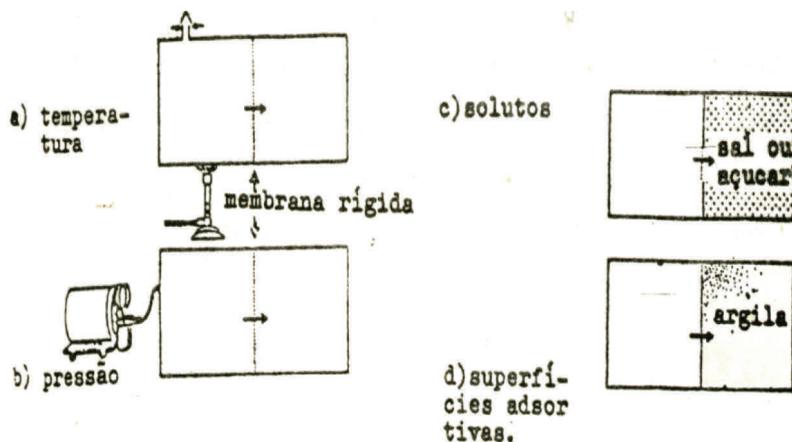


Figura 2.1 Modelos para sistemas com difusão. Efeito de alguns fatores (Salisbury e Ross, 1992).

Temperatura: suponha que a água em um dos dois lados tenha temperatura mais alta. Isto eleva a sua energia livre e passagem de água do lado mais quente para o mais frio para anular o gradiente de energia.

Pressão: aumentando a pressão aumenta a energia livre. Se um dos lados estiver submetido a uma pressão maior, sua energia livre aumentará e teremos a difusão de água para o lado de menor energia.

Solutos: a presença de solutos tais como o açúcar, interage com as moléculas de água, abaixando sua energia livre. Desde que não haja a formação de compostos e a solução seja diluída, o número de moléculas (ou íons) é que é importante, e não sua qualidade. Esta relação entre o número de moles é chamada de fração molar. Como vemos na Figura 2.1, a presença de solutos abaixou a energia livre de água nessa solução, provocando, pois, difusão do lado da água pura para o da solução.

Adsorção: as moléculas de água têm, devido à distribuição desigual de cargas, um polo positivo e um negativo. Se colocarmos em um dos lados argila ou outra matriz com carga elétrica, ela atrairá as moléculas de água, que ficarão com sua energia livre diminuída. Cria-se, pois um gradiente e teremos difusão da água pura para tentar anulá-lo.

2.4 Potencial água

Na prática é bastante difícil medir o potencial químico da água em um sistema qualquer, por exemplo, em uma solução ou numa célula. Por isso, introduziu-se o conceito potencial água (Ψ), que representa a diferença entre o potencial químico da água em um sistema qualquer (v_a) e o potencial químico da água pura (v_a^o) sob as mesmas condições padrões de temperatura e de pressão: $\Psi = v_a - v_a^o$.

Uma das maneiras mais utilizadas para se comparar estes potenciais químicos é através da pressão de vapor. Emprega-se para tanto a equação: $\Psi = RT \ln (PVs/PV^o)$, onde:

R = constante ideal dos gases (0,0082atm x L/mol x T°K);

T = temperatura absoluta em °K (273 + °C);

ln = logaritmo neperiano na base 10;

PVs = pressão de vapor da água no sistema à temperatura T;

PV^o = pressão de vapor da água pura a mesma temperatura T.

Nos sistemas biológicos quase sempre a presença de solutos ou superfícies adsorptivas faz com que o potencial água seja negativo. Isto porque a pressão de vapor do sistema (PV) cai abaixo da pressão de vapor da água pura (PV^o), e a expressão PV/PV^o torna-se menor do que 1, e, portanto, o ln (PV/PV^o) é um valor negativo. Pela mesma razão o potencial água da água pura é zero, pois PV/PV^o fica igual a 1 e ln 1 = 0. Este potencial, tal como definido pela fórmula acima pode ser expresso em forma de energia (ergs/mol). Na prática, no entanto, é mais fácil trabalhar com unidades de pressão, expressa em bar, atm ou Mpa, do que com unidades de energia. Para fazer esta conversão basta dividir nossa fórmula pelo volume parcial molar da água (V_a : cm³/mol). Assim teremos: $\Psi = v_a - v_a^o / V_a$, que equivale a $RT \ln (PVs/PV^o) / V_a$. Ou seja: (ergs/mol)/(cm³/mol) = ergs/cm³ = dina cm⁻²; onde: ergs = dina x cm/cm³. Assim: dina cm⁻² x 10⁶ = 1 bar = 0,987 atm = 0,1 MPa = 1kgf cm⁻² = 1033cca = 14,7lb pol⁻² = 76cm Hg.

Em vista disso podemos dizer que potencial máximo da água pura é ZERO. Entretanto, nos sistemas biológicos é quase sempre menor que

zero, o que faz a expressão $\ln(PV/PV^0)$ ser negativa. Portanto, o potencial água nos sistemas biológicos é negativo (-0,5 a -3,0 MPa), haja vista que a adição de qualquer soluto à água pura diminui a sua energia livre, inclusive sua pressão de vaporização (menor calor específico), tornando a expressão PV/PV^0 menor que zero.

2.5 Relações osmóticas das células vegetais

Para as considerações que faremos aqui, apenas duas características da célula vegetal serão recordadas. A primeira é que na maioria delas existe um grande vacúolo central, separado do meio externo por uma estreita camada de citoplasma, como representado na Figura 2.2. A segunda, é que o vacúolo e o citoplasma estão envolvidos por membranas, a membrana citoplasmática e a membrana vacuolar. Embora o estudo de membranas tenha evoluído bastante nos últimos anos, existe ainda bastante controvérsia na literatura científica sobre a estrutura e o funcionamento destas membranas. Entretanto, para nossas considerações, vamos estabelecer apenas que o vacúolo é separado do meio externo por membranas semipermeáveis.

Não incorreremos, pois em falta grave, se considerarmos a célula como um osmômetro simples, semelhante ao da Figura 2.3. A principal diferença está que no osmômetro o excesso de água que entrar, saíra por uma pipeta, ao passo que na célula provocará uma distensão das paredes celulares, a qual, em função da elasticidade destas paredes, originará uma pressão interna (pressão de turgescência). A pressão da parede em função da turgescência irá obviamente agir contra a entrada de água na célula (pressão parede). Em outras palavras, irá aumentar o potencial água da célula (Ψ). Ao efeito da pressão da parede sobre o potencial água da célula (Ψ_c), chamaremos de potencial pressão (Ψ_p).

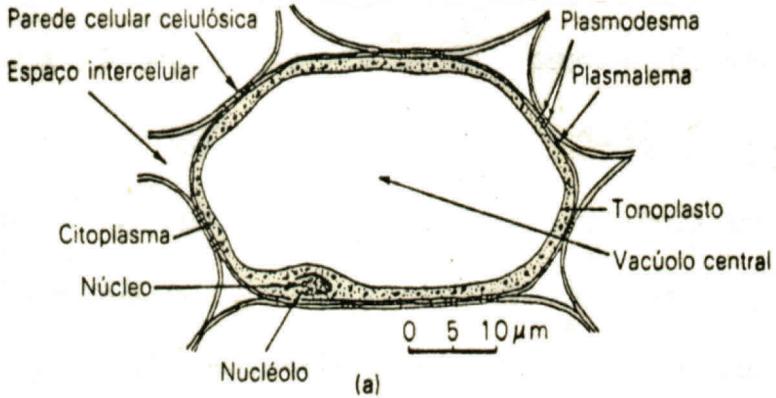


Figura 2.2 Célula vegetal adulta (a). Note o vacúolo central em destaque (Sutcliffe, 1980).

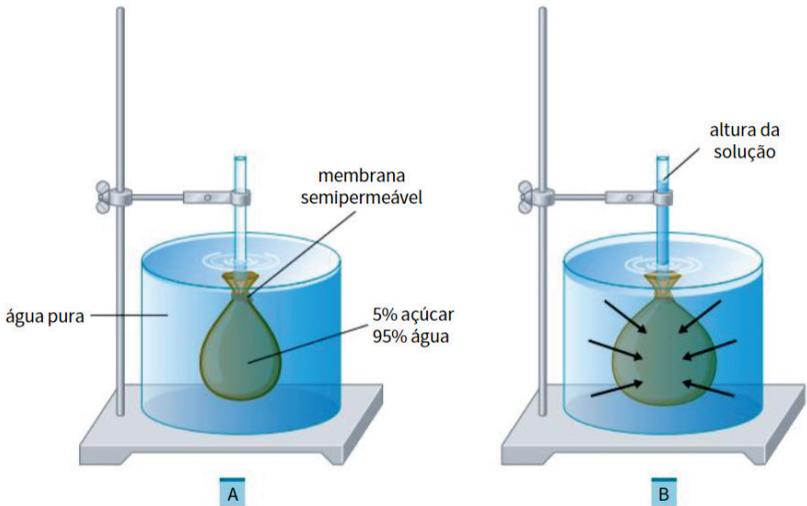


Figura 2.3 Osmômetros simples. Em A, ao ser colocado em água ($\Psi_c = \Psi_o$ e $\Psi_p = 0$). Em B, quando completamente túrgido ($\Psi_o = \Psi_p$ em valores absolutos e $\Psi_c = 0$) (Novais e Tissoni, 2016).

Vejamos, pois o que acontece quando uma célula adulta e flácida for posta em contato com água pura (Figura 2.4). Sendo o suco vacuolar nor-

malmente concentrado em solutos, o seu potencial osmótico é sempre negativo, variando de -0,5 a -3,0 MPa. Por outro lado, a água pura tem, como vimos pela fórmula, potencial = 0. De início estando ela flácida, a entrada de água dependerá apenas da diferença de potencial entre a água pura (Ψ_c) e a água concentrada no interior da célula, que chamaremos de potencial osmótico (Ψ_o). Portanto, $\Psi_c = \Psi_o$.

A medida, entretanto, que vai entrando água no seu interior, suas paredes vão sendo esticadas e chega um ponto em que aparece significativamente o potencial pressão (Ψ_p). A entrada de água agora dependerá, pois da soma algébrica destas duas grandezas: a concentração no suco vacuolar (Ψ_o), que abaixará o potencial, e a pressão contrária exercida pelas paredes, que o elevará (Ψ_p): $\Psi_c = \Psi_o + \Psi_p$.

O potencial pressão deverá ir aumentando até alcançar, em valor absoluto, o valor do Ψ_o . Nestas condições teremos $\Psi_o = \Psi_p$, o potencial de água da célula será zero ($\Psi_c = 0$) e a entrada de água na célula cessará.

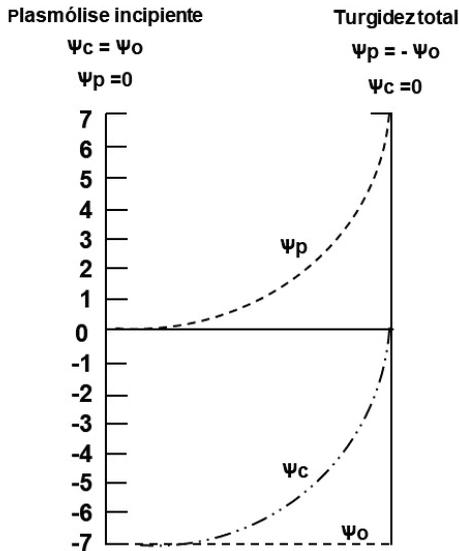


Figura 2.4. Diagrama de Hoffer, mostrando o que acontece quando uma célula em plasmólise incipiente é colocada em água pura (Adaptado de Sutcliffe, 1980).

Como vimos, o potencial água da célula é controlado por dois fatores principais, concentração do suco celular (Ψ_o) e pressão das paredes (Ψ_p). Mas existe um fator que, ainda que secundariamente pode exercer papel nas relações osmóticas da célula. É o potencial mátrico (Ψ_m), que representa o efeito de substâncias que, graças a cargas elétricas, prendem a água no interior da célula. Podemos, pois dizer que o potencial água de uma célula vacuolada é dado pela expressão: $\Psi_c = \Psi_o + \Psi_p + \Psi_m$.

2.6 Plasmólise e Deplasmólise

Na natureza, as células não estão em contato com água pura, mas sim com soluções de diferentes concentrações. Em relação à concentração do suco vacuolar, pode-se ter soluções hipotônicas (menos concentradas), isotônicas (mesma concentração) e hipertônicas (concentração maior). Quanto mais concentrada uma solução menor deverá ser o seu potencial (na verdade mais negativo).

Uma vez que a água sempre tenderá a difundir-se do maior para o menor potencial, (ou seja, do menor valor negativo para o maior valor negativo), quando uma célula for colocada em um meio hipertônico teremos a saída de água do seu vacúolo, o que continuará até anular-se o gradiente de potencial. O volume da célula diminui gradativamente, e a pressão de turgescência cairá até zero. O processo continuando teremos a contração do próprio citoplasma, que inicialmente se afastará da parede celular nos cantos das células (plasmólise incipiente), e com a evolução da plasmólise se separará inteiramente, como mostra a Figura 2.5.

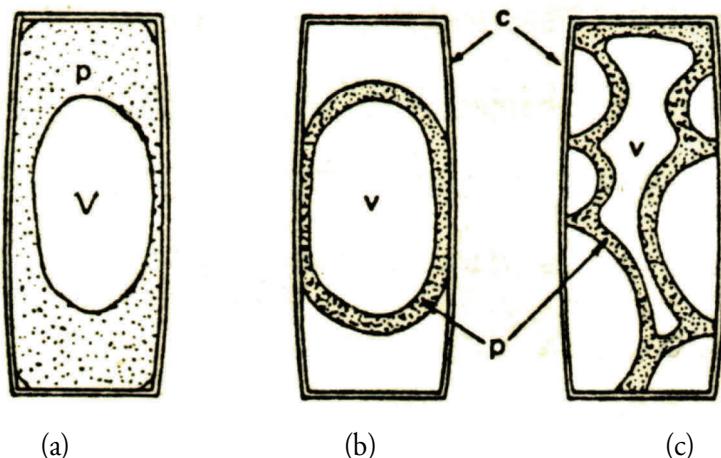


Figura 2.5 Célula em plasmólise incipiente (a) e completamente plasmolisadas (b e c). Observar-se na figura, c = parede celular, p = protoplasma e v = vacúolo (Sutcliffe, 1980).

Células plasmolisadas podem permanecer vivas por longos períodos, e desde que a deplasmólise não seja realizada abruptamente, retornam a condições normais sem danos. Na natureza a plasmólise não ocorre normalmente. A plasmólise é, entretanto bastante utilizada em estudos de permeabilidade celular medição de potencial osmótico de tecidos.

2.7 Potencial mátrico ou embebição

É conhecido de todos que as sementes “incham” quando colocadas em água. Esta rápida tomada de água pelo tegumento das sementes é provocada pela embebição. Neste caso especial de difusão o abaixamento do potencial água das sementes não é provocado nem pela concentração, nem por pressão, mas pela atração entre as moléculas de água e o material que constitui a superfície embebidora.

Para entendermos melhor a embebição, recordemos que as moléculas de água se unem umas às outras e com diferentes superfícies. A primeira propriedade, atração das moléculas de água entre si, chama-se coesão, e a segunda, atração por uma superfície com carga elétrica, adesão. Estas características devem-se essencialmente ao fato de que na molécula de água

os átomos de hidrogênio, que se unem por covalência ao oxigênio, fazem entre si um ângulo de 105° (Figura 1.1A). Com isto a distribuição das cargas torna-se polar, o lado dos hidrogênios sendo positivo, e o lado oposto apresentando carga negativa. Essa distribuição assimétrica de cargas faz com que as moléculas de água se associem, polos positivos se unindo através de “pontes de hidrogênio” com polos negativos. É claro que essa característica confere alta coesão à água. Por outro lado, entre as moléculas de água e numerosos materiais também se dá essa atração elétrica. A tenacidade com que a água será retida dependerá da natureza da matriz (principalmente das cargas elétricas), do potencial da água e da distância entre as moléculas de água e a superfície do material.

Uma semente relativamente seca retém a água com muita força, pois as poucas moléculas formam um filme muito fino em volta da superfície, de maneira que as moléculas estão próximas da matriz e a atração elétrica é grande. À medida que o material vai-se hidratando, as moléculas de água ocuparão posições cada vez mais distanciadas da superfície matricial, e, portanto, serão retidas com menor força. Vemos assim que na embebição de uma superfície, as diferentes moléculas de água estarão retidas por forças de adesão de diferentes grandezas.

2.8 Referências

- FERREIRA, L. G. R. *Fisiologia Vegetal: relações hídricas*. Fortaleza, EUFC, 1992. 138 p.
- KRAMER, Paul J. *Water relations of plants*. Orlando: Academic Press, 1983. 489 p.
- PEIXOTO, C. P. *Apontamentos de aulas*. Cruz das Almas. AGR/UFBA, 2002. (Monografias dos Cursos de Fisiologia Vegetal e Fisiologia da Produção 2002. 38 p.).
- PORTO, M. C. M. *Mecanismos de resistência à seca em plantas*. I Reunião de Fisiologia Vegetal. Londrina, PR. 1987. 29 p.
- SALISBURY, F. B.; RASS, C. W. *Plant physiology*. 4.ed. California: Wadsworth, 1992. 682 p.
- SUTCLIFFE, J. F. *As Plantas e a Água*, Epu/Edusp, São Paulo. 1980. 126 p.

Capítulo 3 Transpiração

3.1 Importância

A água é a substância mais abundante dos tecidos vegetais e torna-se de grande importância o conhecimento de algumas de suas propriedades, bem como as diversas funções fisiológicas relacionadas com a água nas plantas. Sabemos que a água, apesar da abundância, torna-se um recurso bastante escasso quando se trata de sua disponibilidade para as plantas, pois, além de sua má distribuição em algumas regiões (áridas e semiáridas), as plantas são pouco ou nada eficientes no seu uso, uma vez que a retém muito pouco para as suas necessidades (água de constituição, de transporte, reagente e de turgescência).

Ao longo do seu ciclo, desde a germinação da semente até a reprodução dela, as plantas aéreas absorvem grandes quantidades de água do solo, que é transportada através de suas partes e que passam à atmosfera, sem que intervenha em alguma função aparente. Esta perda de água ocorre, sobretudo, em forma de vapor, por meio de um processo chamado *transpiração*.

Depois de ser retirada do solo pelas raízes, a água é transportada através do xilema até chegar às células do mesófilo das folhas. A disposição destas células proporciona espaços celulares abundantes, o que representa uma disposição ideal para a evaporação da água a partir da superfície celular. Uma parte da superfície epidérmica da folha está constituída por um grande número de poros (estômatos) e que comunica os espaços intercelulares com o meio externo. A Figura 3.1 mostra a trajetória da água pela folha. A água é puxada do xilema para as paredes celulares do mesófilo, de

onde evapora para os espaços intercelulares. O vapor d'água difunde-se pelos poros estomáticos e atravessa a camada limitrofe de ar junto da superfície foliar. O CO_2 difunde-se na direção oposta, ao longo de seu gradiente de concentração.

Um pequeno modelo que torna clara a ideia da corrente transpiratória, pode ser imaginado como um fluxo de água contínuo que é bombeado a partir do solo através das raízes, via os condutos do xilema, até as células do mesófilo, para sair ao exterior pelos estômatos, uma vez que a perda de água pelas folhas é o mecanismo de transpiração mais eficiente. Pode ser executada pela cutícula, de modo contínuo e constante, e pelos estômatos, com total controle por parte do vegetal.

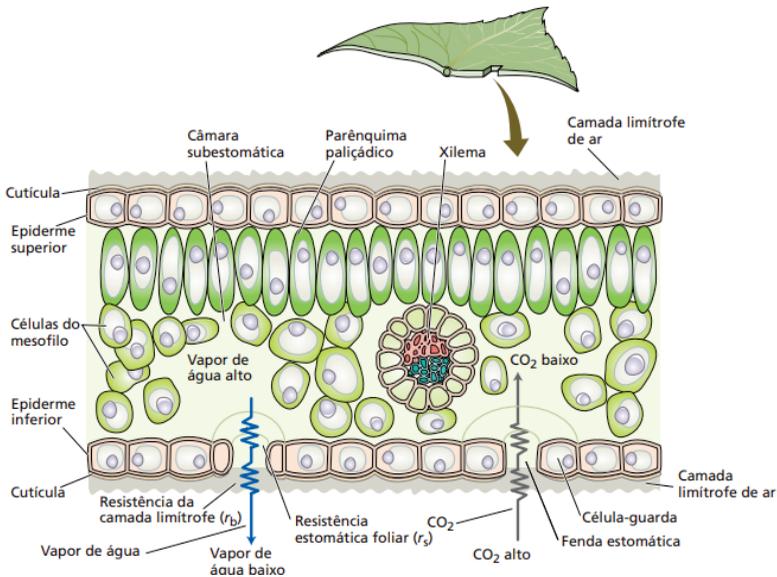


Figura 3.1 Trajetória da água na folha e conseqüentes trocas gasosas (vapor d'água e CO_2), segundo seus gradientes de concentração (Taiz e Zeiger, 2017).

Para destacar a importância do processo de transpiração, podemos enfatizar o seu efeito refrigerante (embora possa ser discutível, quando se considera o desempenho das plantas CAM), o efeito no crescimento (o estresse hídrico causaria menor fotossíntese, devido à diminuição da turgescência)

ou seria um mal necessário (necessitando expor grande superfície foliar para captar radiação solar e CO₂ no processo da fotossíntese, perde grandes quantidades água, podendo causar déficit hídrico).

3.2 Natureza

Sempre que a umidade relativa no interior de uma folha for maior que a da atmosfera, desenvolver-se-á um gradiente de transpiração, ou seja, a perda de água em forma de vapor. Pode ocorrer a perda em forma líquida, quando as condições favorecem (solo quente, com bastante água e umidade relativa elevada) e, neste caso, chama-se gutação. Este fenômeno pode ser percebido em uma planta de algaroba, por exemplo, em dia quente (a água flui via xilema e escapa pelos hidatódios – estômatos aquíferos).

A transpiração responde pela entrada e saída de água na planta. É na verdade, a difusão do vapor d'água através de um sistema biológico, que obedece a um gradiente de potencial entre a pressão de vapor d'água na folha e a pressão de vapor na atmosfera. Ocorre em duas fases: evaporação (processo físico) da água nas paredes celulares para os espaços intercelulares, e, posterior difusão (processo fisiológico) para a atmosfera através dos estômatos. A força motriz é a diferença de pressão de vapor (PV).

Sendo $PV = Pe / Mw \times RT$; onde: Pe = Peso específico do vapor d'água; Mw = Peso molar da água; R = constante ideal dos gases (0,082 L x atm / T x mol) e T = Temperatura e graus Kelvin (°K).

A evaporação (E) leva em conta a pressão de vapor da água (PVa), a pressão de vapor da atmosfera (PVatm) e a resistência do ar atmosférico (Rar), enquanto a transpiração (T), considera a pressão de vapor d'água na folha (PVf) e a resistência da folha (Rf), sendo que esta última pode ser decomposta em outras resistências (resistência da cutícula, do mesófilo, do estômato, entre outras). Sendo: $E = PVa - PVatm / Rar$. Utiliza-se o fator de correção (FC), quando se utiliza a pressão em milímetros de mercúrio [FC = 0,662 x d ar / P (mmHg)]. No entanto, a expressão poderá ser descrita como: $T = PVf - PVatm / R ar + R f$.

3.3 Magnitude

A planta sempre gasta mais água do que necessita. Por exemplo, uma planta de milho para cumprir o seu ciclo completo, consome cerca de 100 vezes mais do que necessita (água de constituição: 1,8 L; água reagente: 0,3 L), num total de água necessária de 2,1 litros. Entretanto, retira cerca de 204 litros de água do solo. É estimado que um hectare de milho, durante o ciclo dessa cultura, perde na atmosfera 3000 toneladas de água na forma de vapor d'água, através da transpiração, sem contar outros tipos de perdas.

A quantidade de água transpirada varia com a espécie: *Vigna sinensis* consome 50 litros durante a época de crescimento, tomateiro: 130 litros, o trigo 200 litros. Uma planta adulta de 15 metros de altura e aproximadamente 180.000 folhas e superfície foliar de 700 m² (*Acer* sp), perde cerca de 220 kg hora⁻¹ no verão. Uma planta de cafeeiro adulto pode perder por transpiração mais de 600 litros de água por mês, o que daria cerca de 7.200 litros em um ano.

3.4 Tipos de transpiração

Está em função da região onde ocorre. Além da transpiração estomática, a água se perde também em forma de vapor, diretamente a partir da superfície das folhas (cutícula) e dos talos herbáceos (através das lenticelas).

Transpiração estomática – É por onde se realiza a maior parte da transpiração, pois os estômatos constituem a via de escape que menor resistência oferece à difusão gasosa. Esta via responde por 90% das perdas de água da planta e a intensidade dessa transpiração varia com a ação de fatores internos como a área superficial, forma e disposição das folhas e sua estrutura interna (estrutura e composição da cutícula, número, distribuição e tamanho dos estômatos) e externos (luz, umidade do ar, temperatura, vento e disponibilidade de água no solo).

É o tipo mais eficiente de transpiração. Pode ser controlada pela planta, que consegue aumentar ou diminuir a perda de água, dependendo do ambiente em que se encontra. Como a abertura dos estômatos depende do grau de saturação hídrica das células estomáticas, pode haver grande

restrição da transpiração quando o déficit de água na planta for muito grande. Folhas flácidas perdem pouca água, pois os estômatos permanecem fechados. As perdas à noite também são muito pequenas, devido ao fechamento das células estomáticas, com a falta de luz.

Transpiração cuticular – As células da epiderme são revestidas por uma camada de substância cerosa chamada cutina, normalmente muito espessa em regiões desérticas. Este tipo de transpiração implica na difusão direta do vapor d'água através da cutícula (cutina exposta ao ar). Nas regiões temperadas responde por 10% do total da transpiração. Em plantas de regiões áridas a camada de cutina é espessa, diminuindo sensivelmente esse tipo de transpiração, como em algumas cactáceas (0,05%). Entretanto, é bom salientar que a impermeabilidade nem sempre está relacionada com a espessura da cutícula, o que importa é a sua estrutura, isto é, a sua riqueza em substâncias impermeabilizantes (cutina, ceras, além de pectinas e celulose).

Transpiração lenticular – É a que se dá através de lenticelas (pequenas aberturas ou poros que existem na periderme de caules e ramos). A perda por esta via é muito pequena comparada com as anteriores. Pode ser significativa em plantas decíduas (caducas) nas estações mais secas.

3.5 Fatores externos

Luz – Dos fatores diurnos a radiação solar é quem mais influencia, pois, os estômatos são muito sensíveis à luz (abrem) e porque esta fornece a energia necessária para a evaporação da água. A cor da superfície transpirante influencia (folhas escuras absorvem mais calor). A luz interfere no movimento estomático pela intensidade (energia área⁻¹ tempo⁻¹), qualidade (comprimento de onda) e duração (fotoperíodo).

Umidade do ar – Quanto mais baixa a umidade do ar circundante, mais rapidamente se dá a transpiração, pois o gradiente de potencial de água da folha/ar é maior.

Temperatura – Quando todos os fatores são constantes, o aumento da temperatura até 25-30 °C, favorece a abertura estomática (aquece a folha, maior diferença de PV – molécula do ar se expande ao se aquecer e se

desloca, mantendo a diferença de potencial). Entretanto, acima dessa temperatura, há aumento na respiração (maior concentração de CO₂ interna, fecha estômatos). Folha mais quente que o ar, transpira até com ar saturado. Folha mais fria há deposição de água-orvalho (deserto).

Vento – O movimento do ar sobre as folhas tende a remover o vapor d'água, podendo aumentar o gradiente de potencial, provocando a transpiração. Porém, sob grande velocidade, o vento pode induzir o fechamento estomático, por déficit hídrico ou até por agitação mecânica das folhas. Permite compressão e expansão dos espaços intercelulares, impulsionando os gases.

Disponibilidade de água no solo – Sempre que a transpiração supera a velocidade de absorção de água pelas raízes, estabelece-se um déficit hídrico, provocando uma murcha incipiente, com o fechamento estomático. Isto está associado com a elevação dos níveis do fitohormônio ácido abscísico (ABA), que aumenta, quando o déficit hídrico chega a 10%.

3.6 Fatores intrínsecos

Cada vegetal apresenta uma diferente razão de transpiração sob um dado conjunto de condições ambientais, o que é controlado por estruturas de suas várias partes:

Relação raiz/parte aérea – Nas condições necessárias para a ocorrência de transpiração, a eficácia da superfície absorvente (superfície radicular) e da superfície de evaporação (superfície foliar), regulam a velocidade da transpiração. Encontrou-se que a transpiração aumenta ao aumentar a relação R/PA. Por exemplo, o sorgo transpira a uma velocidade maior por unidade de superfície foliar do que o milho, uma vez que tem maior desenvolvimento de raízes secundárias (DEVLIN, 1976). Em outras palavras, o sistema radicular do sorgo subministra mais água à parte aérea que o sistema radicular do milho.

Área superficial – É perfeitamente lógico admitir que quanto maior a área foliar maior será a perda de água. Entretanto, por unidade de superfície, plantas menores podem transpirar a uma velocidade maior que as plantas grandes.

Forma e disposição das folhas – A forma e a disposição de como as folhas estão distribuídas, podem afetar a transpiração, pelo sombreamento mútuo sobre os estômatos e devido aos efeitos de movimentação do ar.

Estrutura interna – Folhas de espécies diferentes ou da mesma espécie pode perder água com diferentes intensidades, a depender da:

- a) Estrutura e composição da cutícula (mais ou menos espessa);
- b) Número, tamanho e distribuição dos estômatos;
- c) Quantidade e localização dos vasos;
- d) Proporção paliçádico/lacunoso;
- e) Cor das folhas;
- f) Inserção dos ramos;
- g) Cutícula espessa, estômatos aprofundados e ausência de espaços intercelulares, são características de plantas xerófilas.

3.7 Movimento estomático

Os tecidos vegetais são recobertos externamente por uma epiderme, que com frequência, tem suas paredes externas cutinizadas, que os protegem de troca gasosa excessiva. Esta cobertura não é contínua, pois lenticelas nos caules lenhosos e estômatos, principalmente em folhas, mas também em frutos, flores e caules jovens, colocam em comunicação o interior da planta com o ambiente.

Estômatos – São pequenas estruturas com tamanho médio de 4 a 12 μm de largura por 10 a 40 μm de comprimento. O número médio por folha é de 10000 cm^{-2} , variando de 1.000 (em algumas cactáceas) a 100.000 (em algumas decíduas), podendo chegar a um milhão, a depender da espécie. A área ocupada por estômatos na folha varia de 1-2%.

São localizados de preferência na epiderme inferior da folha (hipostomia), sendo praticamente ausentes na parte superior. Plantas aquáticas flutuantes apresentam estômatos na superfície superior (epistomia), enquanto as herbáceas, principalmente as gramíneas, apresentam uma distribuição aproximada em ambas as faces (anfiestomáticas).

A sua distribuição é variada. São formados em folhas jovens, porém não aumenta de número com a expansão foliar.

A sua estrutura é constituída por duas células diferenciadas da epiderme, chamadas células guardas ou oclusivas, que, em sua maioria se encontram presas pela face côncava (forma de rim), deixando uma abertura chamada ostíolo, que quando aberto, põe em comunicação o interior da folha com a atmosfera (Figura 3.2).

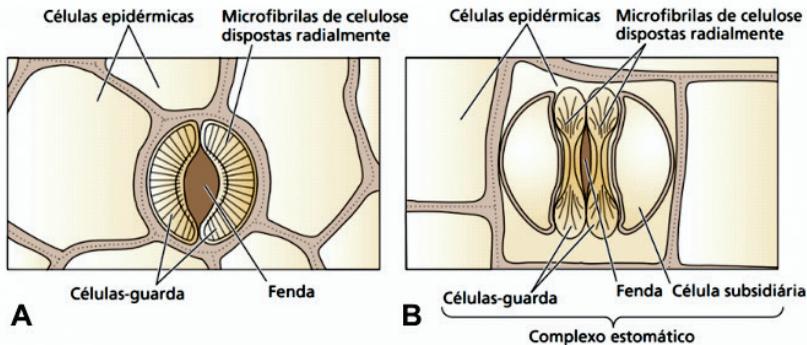


Figura 3.2 Microfibrilas de celulose em células guarda de um estômato reniforme (A) e um estômato do tipo gramíneo (B). Adaptado de Taiz e Zeiger (2017).

O movimento – De um modo geral, se admite que o movimento estomático tenha lugar como resposta ao aumento ou diminuição do conteúdo osmótico das células guardas. As trocas osmóticas obrigam a água a entrar e sair destas células, tornando-as túrgidas ou flácidas. Estas trocas ocorrem com as células próximas do mesófilo da epiderme (células companheiras ou adjacentes). Com a abertura e fechamento, os poros estomáticos funcionam como um porto de intercâmbio entre o meio externo e o interior da folha.

O mecanismo – Os estômatos se abrem devido a que as células guardas absorvem água, o que por sua vez é causado por um aumento de soluto e, por conseguinte, por um potencial osmótico mais negativo devido, para alguns pesquisadores, a uma pequena quantidade de fotossíntese efetuada nos cloroplastos das células guardas; entretanto, para muitos outros esta fotossíntese é insuficiente para produzir solutos capazes de baixar o potencial osmótico (Ψ_o) e permitir a entrada de água.

Para alguns estudiosos, a causa das trocas no potencial osmótico, é a presença do íon K^+ , que se acha associada a um ânion capaz de manter a neutralidade elétrica. Têm-se observado incrementos na concentração de potássio de até 0,5M, suficiente para reduzir o potencial osmótico em 2,0 MPa. Denominou-se ação da “bomba de potássio” na regulação do mecanismo estomático. Diante das várias teorias, pode-se resumir o mecanismo através dos seguintes passos:

- a) em presença de luz, as células estomáticas realizam fotossíntese, consumindo CO_2 e diminuindo ácidos orgânicos em seu interior, com aumento do pH. Nessas condições, a enzima fosforilase atua sobre o amido + fosfato inorgânico (Pi) existente nos cloroplastos, convertendo-o até glicose-6-P, que por meio da fosforilação oxidativa, produz ATP. Após a síntese de ácido málico, há dissociação de H^+ + malato⁻, há entrada de K^+ que vem das células anexas, com a saída de H^+ . Há o transporte do malato de potássio (Malato- K) para o vacúolo, com a redução do potencial osmótico, entrada de água e abertura estomática.
- b) no escuro o raciocínio seria semelhante, mas inverso. Quando a planta respira e não há fotossíntese, o protoplasma da célula torna-se mais ácido e há reconversão da glicose-6-P em amido + Pi, saída de K^+ para as células anexas e entrada de H^+ , com aumento do potencial água, saída osmótica de água das células estomáticas, diminuição do potencial pressão e consequentemente, fechamento do estômato.

Estudos indicam ainda, que a relação entre o déficit hídrico na folha (estresse de água) e o fechamento estomático parece estar ligado ao aumento de ácido abscísico (ABA) e também à redução de citocinina. O ABA parece atuar impedindo a absorção de K^+ ou a saída de H^+ , por meio da enzima ATPase, bloqueando a troca iônica ($H^+ATPase K^+$), com impedimento à saída de H^+ , ou à entrada de K^+ , aumentando o potencial osmótico e do potencial água, com a saída osmótica da água, diminuição do potencial pressão e fechamento estomático.

Os fatores que afetam – Luz, baixo teor de CO₂, temperatura moderada, disponibilidade de água ABREM.

Escuro, alto teor de CO₂, temperatura extrema e déficit de água FECHAM.

O acúmulo de solutos (açúcares, ácidos orgânicos) e o íon potássio (cuja acumulação é ativa e dependente de ATP), nas células estomáticas, causam um abaixamento no potencial osmótico e no potencial água, demandando a entrada osmótica de água, aumentando a turgescência das células guardas, promovendo a abertura dos estômatos.

3.8 Referências

FERREIRA, L. G. R. *Fisiologia Vegetal: relações hídricas*. Fortaleza, EUFC, 1992.

KRAMER, P.; BOYER, J. S. *Water relations of plants and soils*. San Diego: Academic Press, 1995. 495p.

KRAMER, Paul J. *Water relations of plants*. Orlando: Academic Press, 1983. 489p.

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paul:Rima, 2000. 531p.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Plant Physiology*. Cummings Publishing Company inc. California. 1992. 559p.

Capítulo 4 Absorção e transporte

4.1 Importância

O processo de transpiração reduz o potencial de água nos locais de evaporação situados dentro das folhas, sendo este efeito imediatamente transferido para o sistema radicular através de tensões no sistema vascular das plantas. Se o potencial na folha deve ser mantido, esta demanda por água deve ser continuamente satisfeita; de outra forma, desenvolve-se uma situação de estresse na folhagem, os estômatos se fecham e o processo assimilatório é afetado negativamente.

Uma planta em crescimento necessita, portanto, manter a continuidade da fase líquida do solo através do seu sistema vascular, até os sítios de evaporação, localizado nas folhas. Tal sistema responderá, imediatamente, às necessidades da planta, e a questão do suprimento de água necessário para o atendimento da demanda pode ser considerada do ponto de vista de um gradiente de potencial de água que favoreça a manutenção de um fluxo de umidade através de uma série de resistências existentes no “continuum” solo-planta-atmosfera. Este processo é mantido pela absorção da água no solo via raízes e o seu transporte através dos caules pelos tecidos vasculares.

4.2 Absorção de água

Órgãos aéreos são capazes de absorver água de uma atmosfera úmida ou de um filme líquido, mas, por razões práticas, o sistema radicular é responsável por, virtualmente, toda a água que entra na planta. Uma série de estudos anatômicos e fisiológicos mostra que a zona em que a absorção de

água é mais ativa, situa-se acima da coifa, onde se formam raízes novas de onde partem pelos absorventes, que possibilitam ao sistema radicular explorar um maior volume de solo, estabelecendo íntimo contato com suas partículas, de onde retiram água e nutrientes.

Associações micorrízicas (MVA) podem contribuir da mesma forma, pois ampliam a rede de pelos absorventes, através das hifas que desenvolvem, explorando novas áreas de solo, embora a magnitude desta contribuição seja difícil de estabelecer.

Anatomia radicular – Ao se estudar a estrutura interna das raízes, visualiza-se uma parte mais externa, a casca, e outra mais interna, que é o cilindro central. A casca é formada pela epiderme e a endoderme, que possui células impregnadas de celulose (lignina ou suberina) e que dificulta as trocas entre a casca e o cilindro central, no caso das monocotiledôneas, que não tem crescimento secundário (Figura 4.1).

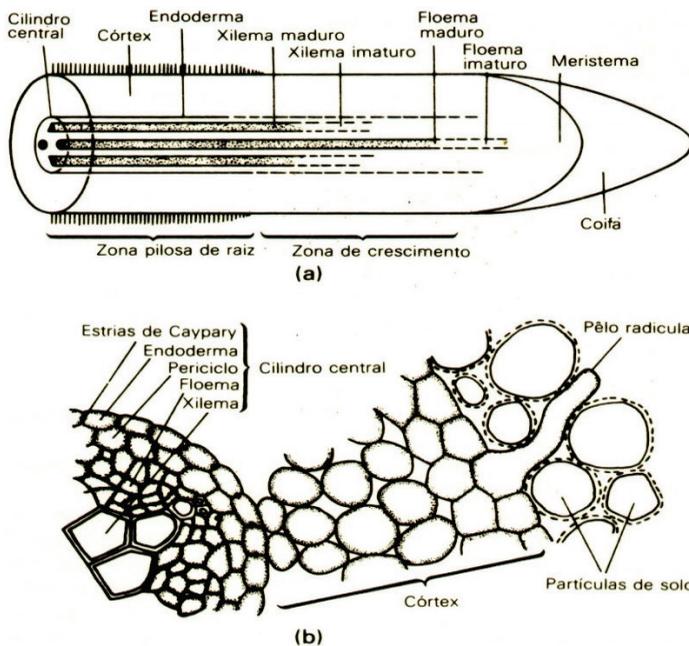


Figura 4.1 Estrutura da raiz. Ponta da raiz mostrando várias zonas e regiões de diferenciação de xilema e floema (a). Seção transversal de uma raiz (b). Adaptado de Sutcliffe (1980).

Nas eudicotiledôneas, a endoderme é caracterizada por uma camada de células suberizadas, conhecidas como estrias de Caspary, que se admite ser a primeira barreira seletiva no transporte de materiais do solo para as demais partes da planta. Mais internamente está o cilindro central, composto principalmente pelos elementos condutores (xilema e floema), fibras e parênquima.

Água no solo – Antes de estudarmos os mecanismos de absorção de água pelas plantas, recordemos que a água no solo juntamente com os sais minerais dissolvidos, compõe a fração solução do solo. A tensão com que a água é retida pelas partículas chama-se potencial mátrico (Ψ_m) ou matricial e depende principalmente das cargas elétricas. Para se definir o potencial água no solo, incluem-se dois outros fatores: a quantidade de solutos na solução (potencial osmótico) e qualquer pressão (peso da coluna d'água) que atue sobre a água no solo (potencial pressão): $\Psi_{\text{solo}} = \Psi_o + \Psi_p + \Psi_m$.

Dependendo da tensão com que a água está retida, pode-se ter: a) Água gravitacional: retida a 0,0 e -0,03 MPa. Percola por ação da gravidade; b) Água capilar: retida entre -0,3 e -1,5 MPa. Forma mais utilizável pelas plantas. No limite superior (-15 MPa), fica indisponível para a maioria das plantas; c) Água higroscópica: retida entre -3,0 e -10³ MPa. Permanece no solo seco ao ar. Sai apenas quando submetida a um processo brusco de aquecimento (estufa); d) Água de constituição: retida a menos de 10³ MPa. Intrínseca, é a água de constituição.

Água disponível – compreendida entre a capacidade de campo (0,03 MPa) e o coeficiente (ponto) de murcha permanente (-1,5MPa). É muito discutível. Para algumas plantas, esta faixa pode se estender de -2,0 a -2,5 MPa. Em desertos, a condensação noturna de água sobre as folhas das plantas pode constituir-se por muito tempo na única fonte de água disponível.

4.3 Mecanismos de absorção

Para que se dê a absorção é necessário que se estabeleça um gradiente de potencial de água nas raízes e o potencial de água no solo. A absorção

não é um processo isolado e depende principalmente da transpiração. Os gradientes de potencial de água que se formam durante a transpiração são referidos como a força motora para absorção de água pelo sistema radicular.

A transpiração é proporcional à demanda evaporativa da atmosfera (DEA). Quando a DEA for baixa, a transpiração também será, mesmo com o solo úmido. Pode ocorrer pressão positiva no xilema (flui água quando corta), com perda de água em forma líquida. Com a água do xilema sob tensão, a transpiração será elevada (pressão negativa) e se dá em forma de vapor, estabelecendo um fluxo de água do solo até a atmosfera, ao longo de um gradiente de potencial hídrico.

Absorção passiva – A evaporação nas folhas diminui o potencial água das células que é transmitido ao xilema e deste às raízes, que produz um gradiente de potencial com a superfície do solo. O abaixamento do potencial de água em cadeia devido ao abaixamento da pressão da seiva no xilema faz com que a água seja “aspirada” através das raízes, que neste caso, serve apenas como via de entrada de água.

O aumento na transpiração pode criar uma defasagem entre a água que transpira e a que é absorvida. Este retardamento causado por células impregnadas de celulose em monocotiledôneas ou pelas estrias de Caspary em eudicotiledôneas, na endoderme, torna a pressão do xilema negativa, com a água sob tensão, promovendo um movimento por fluxo de massa ocasionado pelas forças da DEA, segundo a teoria de Dixon (STEUDLE, 2001). Para hipóteses alternativas ver (CANNY, 1998). A coluna d’água desde as raízes às folhas é confinada a pequenos tubos e mantida a grandes tensões, devido às propriedades de coesão (entre as moléculas) e adesão (com as paredes do tubo), o que dificulta o seu rompimento (cavitação).

Absorção ativa – Ocorre quando a planta transpira lentamente e o abaixamento no potencial água deve-se à concentração de solutos no xilema. Este acúmulo tende a baixar o potencial de água nas raízes, sendo que neste caso, as raízes funcionando como um osmômetro. Esta absorção,

quando intensa, causa uma elevação na pressão radicular, podendo produzir gutação. Chama-se absorção ativa, pelo fato do abaixamento no potencial de água ocorrer nas raízes, estas funcionando como um osmômetro (tem participação ativa no processo), não envolvendo desta forma, o gasto de energia metabólica. Salienta-se, entretanto, que a absorção e transporte de íons é ativo, com gasto de energia. Ocorre difusão osmótica.

Os fatores que afetam são a disponibilidade de água no solo, temperatura do solo, potencial mátrico, condutividade hidráulica, concentração salina; aeração; sistema radicular, entre outros.

4.4 Referências

KRAMER, P.; BOYER, J. S. *Water relations of plants and soils*. San Diego: Academic Press, 1995. 495p.

KRAMER, Paul J. *Water relations of plants*. Orlando: Academic Press, 1983. 489 p.

SUTCLIFFE, J. F. *As Plantas e a Água*, Epu/Edusp, São Paulo. 1980. 126p.

Capítulo 5 Déficit hídrico

5.1 Importância

Por tensão hídrica ou déficit hídrico entendemos a situação de uma planta que se encontra com menor quantidade de água do que a que contém quando se encontra completamente saturada. O conceito é, portanto muito amplo, englobando desde déficits pouco pronunciados, que nos passam despercebidos, até aqueles casos em que as plantas se apresentam totalmente murchas.

A baixa produção vegetal em áreas sujeitas à seca nos trópicos é um problema que pode ser contornado através do uso da irrigação ou da utilização de espécies com elevado grau de adaptação às condições de limitação de água no solo. Logo está que o uso combinado das duas estratégias pode resultar em uma agricultura mais eficiente e econômica, principalmente considerando a crescente demanda de água por outros setores da sociedade e a competição naturalmente estabelecida com a atividade agrícola.

Aproximadamente 2/5 da área do globo terrestre se encontra em regiões áridas e semiáridas. Em ambas, a água se constitui no principal fator limitante da produtividade das plantas. Considera-se semiárida a região com 400-800 mm de chuva por ano concentrada em 3-4 meses, a exemplo do Nordeste do Brasil, com um a área de 900.000 Km².

Sabe-se que a deficiência hídrica causa vários efeitos, quase sempre prejudiciais, modificando em maior ou menor grau, todos os processos fisiológicos (transpiração, absorção e fotossíntese, por exemplo). Dessa forma produz efeitos globais nas culturas, como a redução no crescimento (planta raquítica) e redução na produção final. Como exemplo desses efeitos, vejamos a produtividade bruta na zona árida: 25 – 400 g m⁻², quando comparada a da zona semiárida: 250 -1000 g m⁻² e da zona úmida: 3000 g m⁻².

5.2 Parâmetros indicativos do déficit hídrico

O status de água na planta pode ser medido através processos diretos, como a secagem em estufas e, indiretos, como o uso de radiações beta (que exige uma calibração muito trabalhosa, o que dificulta seu uso) e a medição do potencial de água, utilizando-se a bomba de pressão (SALYSBURY e ROSS, 1992). A determinação do estado de água na planta é mais importante com demanda evaporativa da atmosfera (DEA), pois mesmo com água no solo, em um dia nublado, tem maior influência no crescimento.

Teor de água (TA) – A determinação do teor de água por secagem, consiste em submeter o material a temperaturas variando de 60 a 105°C, tendo-se em média 75°C, até peso constante. Se não for possível secar o material após a coleta, toma-se a massa da matéria fresca (MMF), ou ainda, se não for possível, guardar em recipiente hermeticamente fechado até a pesagem. Calcula-se pela equação: $TA = (MMF - MMS \times 100) MMS^{-1}$.

Este procedimento não tem se mostrado satisfatório, principalmente para folhas, pois estas têm seu peso seco aumentado à medida que se tornam mais velhas. A fotossíntese, a respiração e a translocação de substâncias causam alterações palpáveis no total de solutos e mesmo modificações diurnas ocorrem na massa da matéria seca (MMS). A utilização da MMF é ainda menos significativa, pois há grandes flutuações no teor de água.

Teor relativo de água (TRA) – A determinação do teor de água por saturação e secamento, na verdade é uma medida do déficit de saturação de água (quantidade de água requerida para atingir a saturação da planta ou órgão desta). Para se obter, coloca-se o material sobrenadante para obtenção do peso saturado ou túrgido (MMT) em água destilada até atingir peso constante. Cuidar para que o material não ganhe massa (por fotossíntese) ou perca (por respiração), colocando-o em luminosidade no ponto de compensação (refrigerador em torno de 2°C, ou tratá-lo com produtos químicos a base de hidrazina maleica). Após um período de embebição (4 a 24 horas), dependendo do material (discos foliares são muito adequados em número de 10, com três repetições), determina-se a MMS após submeter a uma estufa de ventilação forçada a 75°C até peso constante, pela equação: $TRA = (MMF - MMS \times 100) (MMT - MMS)^{-1}$.

Os principais erros desses métodos provêm das pesagens (3 a 15%), além de serem métodos destrutivos.

Potencial de água – O estado de água nos diversos órgãos da planta é uma propriedade dinâmica afetada pelo balanço entre a perda do vapor d'água pelas folhas para atmosfera e a absorção de água pelas raízes. As taxas de fotossíntese, respiração e o crescimento são afetados pelas alterações no estado hídrico das folhas. Pode-se dizer que o valor mais simples e útil para caracterizar o status de água nas plantas é o potencial água (uma medida do estado de energia da água na planta).

Diferentes métodos surgiram para estimá-lo, como os métodos de compensação, nos quais, procura-se a solução cujo potencial osmótico conhecido seja igual ao tecido da água em estudo. Mede-se a transferência de água entre a solução-teste e a amostra de tecido resultante da diferença de potencial entre ambos. São muito usadas soluções de sacarose de concentrações conhecidas, que recebem tecidos, cujos potenciais se queiram determinar. Haverá equilíbrio, sem transferência de água para dentro ou para fora dos tecidos quando os potenciais destes e da solução coincidirem. Utilizando-se de gráficos, determinam-se os potenciais, fazendo-se as intersecções entre as concentrações e a transferência de água para o tecido, obtendo-se o potencial osmótico em que não mais haverá transferência, que indicará o potencial de água da solução (KLAR, 1994). O potencial água será determinado pela equação: $\Psi = \Psi_o + \Psi_p + \Psi_m$.

Pode-se usar o método da câmara de pressão, entre outros. Entretanto, modernamente usa-se a equação acima, para determinação do potencial de água, em que se utiliza o valor dos potenciais: osmótico (Ψ_o – dependente dos solutos), do potencial pressão (Ψ_p – decorrente da pressão de turgescência) e do potencial matricial (Ψ_m – ligado à presença de coloides na solução, dependente das cargas elétricas).

5.3 Desenvolvimento do DH: principais causas

A planta se encontra num sistema solo-planta-atmosfera, em que a água se move mediante um gradiente decrescente de potencial água. A

transpiração durante o dia força um déficit de água nas folhas que é “irradiado” através do conjunto de xilema desde destas, até às raízes, que também diminuem o seu potencial água a um nível inferior ao do solo para que ocorra o fluxo de água do solo para a planta. Com o passar do tempo, se o solo não tiver seu potencial água recuperado por chuva ou água de irrigação, pode-se estabelecer um déficit hídrico temporário ou permanente.

As principais causas da deficiência de água na planta estão relacionadas com a defasagem entre os processos de transpiração, absorção e a disponibilidade de água no solo. Em um dado momento o nível de água na planta dependerá do balanço entre as quantidades de água absorvida e perdida. Estas grandezas são muito variáveis, de maneira que o nível interno de água flutua entre valores máximos, logo ao amanhecer, e teores mínimos, nas horas de transpiração mais intensa (11-14 horas), se restabelecendo à tardinha, quando diminui a transpiração.

Além da queda no nível de água provocado pelo atraso da absorção em relação à transpiração, lembremos que no solo, quando diminui a quantidade de água, diminui também a sua disponibilidade para as plantas, às vezes, até o coeficiente de murcha permanente (-1,5 MPa), quando fica indisponível para a maioria dos vegetais (CMP). Entretanto, isto é muito variável, uma vez que a planta de *creosoto* absorve água em até -6,0 MPa. O nível interno de água na planta (e, portanto, o seu potencial de água) é, pois, função de dois fatores: a) Atraso da absorção em função da transpiração rápida; b) A disponibilidade de água no solo.

De acordo a Figura 5.1 (SLATYER, 1967), com o solo úmido, durante o dia a variação dos potenciais de água nas folhas e nas raízes, é provocado pelo atraso da absorção em relação à transpiração. À noite, rapidamente este déficit é anulado e os potenciais de água na planta e no solo tornam-se iguais (dia 1). À medida que a água no solo diminui, nota-se que os gradientes de potenciais tardam mais a se anularem (quanto maior a demora mais tempo permanece em déficit). Nota-se que nos dias 4 e 5, nem mesmo durante a noite a planta consegue uma saturação hídrica.

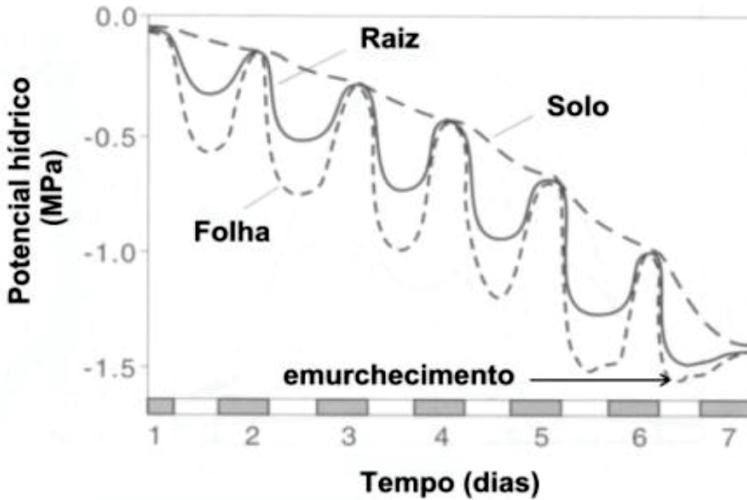


Figura 5.1 Representação esquemática das variações de potencial água de uma planta que se encontra em um solo inicialmente úmido, à medida que ela vai secando (Slaytier, 1967).

Convencionalmente considera-se este ponto, como o coeficiente de murcha permanente (CMP), atingido quando o potencial da água se encontra a $-1,5$ MPa, mas na verdade, não há CMP único, uma vez que o creosoto (*Larrea divaricata*), uma planta do deserto, consegue absorver água do solo até mesmo quando o potencial de água atinge $-6,0$ MPa. Na verdade, nestes valores muito pouca água existe no solo; assim, a quantidade de água no solo entre $-1,5$ e $-6,0$ MPa, é negligenciável. Daí a generalização de que os solos atingem CMP quando o seu potencial água atinge $-1,5$ MPa ou uma pressão correspondente a 15 atmosferas (atm).

5.4 Efeito do déficit hídrico nos processos fisiológicos

Uma situação de deficiência afeta praticamente todos os processos que se desenvolvem no interior da planta. Como o desenvolvimento do estresse hídrico é gradual, os processos mais sensíveis são afetados primeiramente; estas alterações por sua vez, causam efeitos secundários e terciários que ocorrem com o agravamento da baixa disponibilidade de água no solo e nos tecidos da planta.

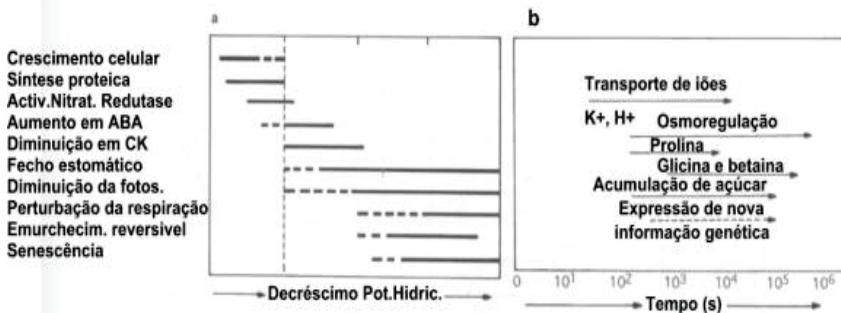


Figura 5.2 Sensibilidade ao déficit hídrico de alguns processos fisiológicos. A sensibilidade das várias funções e processos celulares durante o desenvolver de uma carência hídrica (a). Desenvolvimento temporal das respostas moleculares a uma perturbação da turgidez (b) (Costa, 2001).

Uma análise clássica dos processos afetados pelo estresse hídrico em plantas foi feita por Hsiao (1973). O autor procurou listar os processos ou eventos, de acordo com o grau de sensibilidade ao estresse, utilizando como critério à mudança do potencial hídrico das plantas (Ψ) requerido para o desencadeamento de alterações no metabolismo. A Figura 5.2 mostra que o crescimento celular é o mais sensível ao estresse, enquanto que o acúmulo de ácido abscísico (ABA) é moderadamente sensível ao passo que a acumulação de aminoácido prolina e de açúcares são considerados como processos menos sensíveis.

5.5 Principais processos afetados

Crescimento – O crescimento dos órgãos depende do alongamento celular (crescimento em expansão), da divisão celular e diferenciação celular. O efeito do déficit hídrico (DH) sobre a divisão celular é pouco pronunciado, sendo grave quando é muito intenso (apenas retarda a divisão celular). A expansão celular é o processo mais sensível ao DH. Neste, o DH temporário já causa danos irreparáveis, já que este tipo de crescimento está associado a um nível crítico mínimo de turgescência (crescimento viscoelástico).

Ao diminuir cerca de -0,1 MPa no potencial água externo ocorre uma diminuição apreciável no crescimento celular, e em consequência, no crescimento da raiz e do broto. Desta sensibilidade, nasceu a crença de que muitas plantas crescem principalmente durante a noite, quando o estresse hídrico é mínimo.

Observa-se que para haver divisão celular, as células precisam atingir um certo nível de crescimento em expansão. A especialização da célula que já cresceu é a diferenciação. Se as plantas têm suas células afetadas no seu alongamento por um DH, reflete no seu crescimento final, com uma população de plantas raquíticas, com menor índice de área foliar (IAF), conseqüentemente, menor produção. O fitohormônio ácido indolil acético (AIA) está relacionado com a expansão celular (atua nas microfibrilas de celulose) e a pressão de turgor (entrada de água na célula) supre a força necessária para que ela ocorra.

A ação depressora depende do grau de estresse hídrico. Se este for moderado e persistir por pouco tempo, o dano se compensa e a planta cresce em condições favoráveis. Quando o desequilíbrio é mais severo ou duradouro, a recuperação é mais difícil. Ademais, leva-se em consideração o período de maior sensibilidade da planta à falta d'água (período crítico), quando o dano se torna irreversível.

O crescimento da planta inteira depende da intensidade com que se desenvolvem os diversos processos fisiológicos que ocorrem em cada órgão. Cada um deles é afetado pelo ambiente de maneira distinta, pela qual, o crescimento é a resultante das diferentes respostas dos processos a estes fatores.

A atividade fisiológica de cada órgão responde a estes fatores segundo seu estado de crescimento ou desenvolvimento. Portanto, em relação ao fator água, o crescimento final ou o rendimento de um cultivo depende do estado hídrico presente nas diversas etapas de seu ciclo. O teor ótimo de umidade nessas diversas fases do crescimento não deve ser necessariamente o que conduz à máxima turgescência (depende da espécie).

Absorção de água e Transpiração – São afetados pelo DH, pois

este aumenta a resistência do fluxo de água dentro da planta, exigindo um maior gradiente de potencial água para a manutenção do fluxo.

Absorção de nutrientes e Transporte – Embora a absorção de nutrientes seja ativa através da epiderme, quando entram no simplasto, eles se movem por difusão. Além disso, há evidências deles serem atraídos por fluxo de massa para as proximidades das raízes.

Fotossíntese e Respiração – A fotossíntese é reduzida em plantas com DH, pela redução da superfície foliar (menor crescimento); fechamento dos estômatos (menor entrada de CO_2); menor desempenho da máquina fotossintética, pela desidratação protoplasmática (maior viscosidade, menor fluxo de CO_2).

Em culturas o efeito é ainda mais drástico, pois diminuindo o crescimento individual das plantas, resulta num “stand” final com área foliar reduzida, com menor índice de área foliar ($< \text{IAF}$), com menor quantidade de radiação absorvida, o que diminui a fotossíntese (menor produtividade). Em muitas culturas como o sorgo e o milho, há ainda enrolamento das folhas, com o que ainda mais se reduz a área foliar exposta.

Com relação ao processo de respiração, a maioria dos experimentos mostra que ele é diminuído com déficits crescentes, que provocam o fechamento dos estômatos (menor entrada de CO_2). Entretanto, o efeito de DH na respiração (R) é bem menos pronunciado que na fotossíntese (FB), o que diminui a fotossíntese líquida ($\text{FL} = \text{FB} - \text{R}$), sendo mais acentuada em plantas que apresentam fotorrespiração mensurável. (FR): $\text{FL} = \text{FB} - (\text{R} + \text{FR})$, como é o caso das plantas C_3 .

Metabolismo de Proteínas – Ainda pouco estudado; mas evidências levam a crer que o DH induz a uma redução na síntese de proteínas ou, por outro lado, cause uma aceleração na hidrólise destas proteínas em aminoácidos livres, principalmente, prolina. Este aumento em função do DH pode ser explicado se considerarmos este composto como reserva de C e N, que serão disponíveis logo após o déficit. O DH causa a migração de P e N de folhas velhas para caules e tecidos meristemáticos, sugerindo a ocorrência de hidrólise de proteínas e compostos fosforados nas células.

Outros estudos sugerem que o acúmulo de prolina juntamente com betaína, esteja relacionado com a ação de proteases, para provocar o ajuste osmótico (PRISCO e O'LEARY, 1980). Os aminoácidos são mais osmoticamente ativos, o que baixa o potencial osmótico das células fazendo com que estas possam retirar água em baixos potenciais de água no solo.

Metabolismo dos Carboidratos – À semelhança das proteínas, algumas enzimas mudam o comportamento usual em presença de DH e produz diminuição no teor de amido, transformando-os em açúcares solúveis (osmoregulação).

Fitohormônios – Dentre os reguladores vegetais naturais destaca-se o aumento nos níveis de ABA, que provoca fechamento de estômatos pela inibição da ATPase, bloqueando o fluxo de entrada de elementos íons K^+ para o interior das células guardas e/ou a saída de íons H^+ , o que provocaria a abertura estomática, pela elevação do pH, o que ativaria a fosforilase para transformar amido em glicose, baixando o potencial osmótico e provocando a entrada de água nas células. Com o bloqueio, não há saída de íons H^+ , o pH continua ácido e a fosforilase não degrada o amido, mas, reconverte a glicose-6P, elevando o potencial osmótico e provocando o fechamento estomático.

Sugere-se ainda um aumento no nível de etileno (fitohormônio que também aumenta seu teor em presença de outros estresses: lesões, ataque de fungos por exemplo), o que poderia acelerar a senescência de tecidos maduros. Também o aumento no teor de citocinina já foi detectado por ocasião de déficits hídricos.

Outros – Como podemos observar, alguns processos fisiológicos são diretamente afetados pelo DH, em diferentes graus de sensibilidade. Por outro lado, determinadas partes da planta ou mesmo, a planta como um todo, a depender da espécie e da fase de desenvolvimento fenológico, podem sofrer diferentes graus de danos em função do déficit hídrico.

Desenvolvimento do sistema radicular – A relação Raiz/ Parte aérea tende a aumentar com o DH, implicando que o mesmo afeta menos o crescimento da raiz (crescem mais em busca de água para a planta) do que da parte aérea (diminuição da superfície foliar). Pode aumentar também a taxa de suberização de algumas raízes.

DH e produção de cereais – Determinados estádios de crescimento são mais sensíveis. No caso de cereais, ocorre na fase de formação de flores e enchimento de grãos ou sementes, sendo proporcional ao tempo de duração do estresse.

Arroz – É muito sensível ao estresse no período de emborrachamento (fase preparatória para o lançamento da inflorescência). Os efeitos são danosos, não recuperáveis (má fertilização, não pegamento de flores).

Milho – A fase de fertilização (encontro dos gametas) é um estágio bastante sensível, portanto crítica, podendo ocorrer desidratação do grão de pólen ou murcha dos estiletos-estigma, de maneira que a fecundação do grão de pólen e a formação do tubo polínico seriam dificultadas, causando redução de até 50% na produção.

Endocompetição – A competição interna dos órgãos por água ou fotoassimilados passa a ser bem mais acirrada por ocasião do DH, pois a água constitui um meio de transporte por excelência nessa distribuição. A força de dreno aumenta entre os órgãos. As folhas novas sentem mais rápido o DH (maior demanda), porém as folhas mais velhas caem mais rapidamente.

Para a formação de frutos, a ocorrência de DH antes ou depois da antese, é sempre prejudicial, devido à dificuldade de translocação dos materiais produzidos pela fotossíntese direta, ou aqueles armazenados anteriormente em várias partes da planta.

5.6 Referências

HASIAO, T. C. Plan responses to water stress. *Ann. Rev.Plant Physiol.*, 24: 519-70, 1973.

HSIAO, T. C. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24:519-570, 1972.

HASIAO, T. C.; ACEVEDO, E. Plan responses to water deficits; water-use efficiency, and drought resistance. In: STONE, J. F. *Plant modification for more efficient water use*. Amsterdam: Elsevier, 1975. p.59-84.

PRISCO, J. T.; O'LEARY, J. W. Osmotic and toxic effects of salinity on germination of *Phaseolus vulgaris* L. *Seeds*. Turrialba, v. 20, p. 177-184, 1980.

Capítulo 6 Adaptação ao déficit hídrico e mecanismos de tolerância ou resistência à seca

6.1 Introdução

A água é um fator fundamental na produção vegetal. Sua falta ou seu excesso afeta de maneira decisiva o desenvolvimento das plantas e, por isto, seu manejo racional é um imperativo na maximização da produção agrícola.

Qualquer cultura durante seu ciclo de desenvolvimento consome um enorme volume de água, sendo que cerca de 98% deste volume apenas passa pela planta, perdendo-se na atmosfera pelo processo de transpiração. Este fluxo de água é, porém, necessário para o desenvolvimento vegetal e por este motivo sua taxa deve ser mantida dentro de limites ótimos para cada cultura.

O reservatório desta água é o solo que temporariamente a armazena, podendo fornecê-la às plantas à medida de suas necessidades. Como a recarga natural desse reservatório (chuva) é descontínua, o volume disponível às plantas é variável. Quando as chuvas são excessivas sua capacidade de armazenamento é superada e grandes perdas podem ocorrer por escoamento superficial ou por percolação profunda. Esta água superficial é perdida do ponto de vista da planta, mas é ganha do ponto de vista dos aquíferos subterrâneos.

Quando a chuva é esparsa, o solo funciona como um reservatório de

água imprescindível ao desenvolvimento vegetal. O esgotamento desse reservatório por uma cultura exige sua recarga artificial que é o caso da irrigação.

Em regiões áridas e semiáridas, o manejo correto implica práticas de economia de água e cuidados com problemas de salinidade. No Nordeste do Brasil, que apresenta áreas áridas e semiáridas, uma agricultura produtiva só pode se desenvolver às custas da irrigação.

No curso da evolução dos vegetais tem ocorrido um ajuste às condições de disponibilidade de água. Aqueles que nas trocas climáticas sucessivas pelas distintas eras geológicas não desenvolveram estruturas anatômicas e mecanismos fisiológicos adaptados às novas condições desapareceram. Só persistiram os que foram capazes de viver nas diversas situações hídricas que hoje se encontram sobre o planeta.

Assim, a disponibilidade de água exerce um importante efeito na distribuição das plantas não só pelo mundo, como também num sentido mais restrito, sendo cada grupo caracterizado por uma combinação de adaptações estruturais ao seu ambiente.

6.2 Classificação de plantas quanto à seca

As espécies são classificadas em grupos, com base na quantidade de água disponível para elas, e cada grupo é caracterizado por uma combinação de adaptações estruturais ao seu ambiente:

Hidrófitas – Crescem parcial ou totalmente submersas, onde a água é abundante, podendo viver em alta salinidade (algas marinhas) ou podem ser de água doce (vitória régia, baronesa e o arroz cultivado em algumas regiões, que poderíamos incluir como exemplo de planta agrícola);

Mesófitas – vivem bem onde a disponibilidade hídrica é intermediária e as precipitações são adequadas pelo menos durante a estação de crescimento, ou a água necessária é fornecida por irrigação. São a maioria das plantas cultivadas e em especial, as de interesse econômico. Entretanto, se verificarmos a vegetação natural de regiões onde as chuvas são escassas, descobriremos algumas espécies que sobrevivem onde uma planta comum morreria;

Xerófitas – Ocorrem geralmente em desertos ou em regiões de baixa precipitação pluviométrica. Apresentam algumas adaptações: folhas pequenas, muitas vezes suculentas; presença de pelos e espinhos; armazenam água em caules e folhas; cutícula cerosa, e quase sempre apresentam o metabolismo CAM.

1) As anuais – Vivem bem onde a água é escassa. São plantas que se adaptam a regiões secas, evitando situações extremas de DH, por meio de adaptações morfofisiológicas. Estas plantas atravessam o período de seca como sementes (ciclo rápido: escape). Apresentam dormência na seca e ciclo rápido na pouca chuva disponível. Quando chove (a água lava um inibidor) germinam rapidamente, crescem e produzem flores antes que o solo seque demasiadamente. São, portanto, capazes de viverem em regiões secas, não por serem resistentes à desidratação, mas sim por estarem reduzidas a semente durante o período seco, escapando de um DH pronunciado na fase de crescimento e desenvolvimento.

2) As suculentas – São plantas que também vivem em regiões secas sem serem verdadeiramente resistentes. Sua adaptação consiste numa grande capacidade de armazenamento de água e uma perda extremamente reduzida, assegurada por uma enorme redução da superfície foliar (cactáceas), por uma cutícula muito espessa e adotando o metabolismo ácido das crassuláceas (absorvem CO_2 à noite e o incorpora durante o dia).

3) As evasivas – São plantas de regiões secas que evitam o DH através de modificações morfológicas ou anatômicas. A mais eficiente dessas adaptações é um sistema radicular bastante profundo, capaz de atingir o lençol freático e assim assegurar água mesmo com o solo seco nas regiões superficiais. Queda de folhas, estômatos embutidos e revestimento piloso são modificações que ajudam a planta a perder menos água.

4) Euxerófitas – São as xerófitas verdadeiras. Suportam DH pronunciados. Plantas capazes de suportar desidratação elevada, pois apresentam resistência protoplasmática. Esta capacidade vem acompanhada de todas as características xeromórficas já citadas nos grupos anteriores. Mas a diferença reside em que, quando não obstante todas estas defesas, mesmo que

a água interna caia a limites muito baixos, as euxerófitas ainda conseguem sobreviver por longos períodos a exemplo do creosoto (*Larrea divaricata*), que só morre quando seu conteúdo de água cai a 30% do peso fresco final, ao passo que a grande maioria das plantas morre em níveis de 75% de umidade.

Um caso excepcional de adaptação à seca é do *Prosopis tamarugo* (planta do deserto), que retira praticamente toda a umidade que precisa da água que se condensa em suas folhas nas noites frias. A absorção desse orvalho é tão intensa que parte da água é liberada no solo em volta das raízes, o que permite desenvolvimento em uma região onde as precipitações são extremamente raras. Algumas são chamadas plantas de ressurreição (suportam DH de até -40 MPa).

6.3 Mecanismos de adaptação

Podemos dizer que a “resistência à seca” é o termo que caracteriza os diferentes meios e mecanismos encontrados nas plantas superiores para escapar ou tolerar um déficit hídrico severo. Estes representam a resposta evolutiva do vegetal à pressão de seleção exercida pela seca. Existem basicamente três mecanismos: fuga à seca, tolerância à seca em altos níveis de potencial hídrico e tolerância à seca em baixos níveis de potencial hídrico, sendo que a fuga na verdade, seria uma forma de escape e não um mecanismo propriamente dito.

Os mecanismos de resistência à seca podem ser entendidos no sentido de prevenir a queda no potencial água nos tecidos vegetais (prevenção à seca) ou tolerar a queda no potencial água dos tecidos provocada pela desidratação celular sem ocorrer danos fatais nos processos metabólicos (tolerância à seca).

Fuga à seca – Em uma primeira classe, podemos considerar as plantas que adotam uma “estratégia” de escape através da aceleração de seu ciclo ou adotando mecanismos de dormência que impedem a germinação antes que esteja assegurado um nível adequado de umidade do solo (plasticidade).

Rápido desenvolvimento fenológico – A planta possui a habilidade de completar seu ciclo vital antes que seus tecidos atinjam um déficit hídrico de tal magnitude que possa afetar seu desenvolvimento normal. Nas comunidades vegetais encontradas nos desertos e em algumas regiões semiáridas, existem várias espécies de *plantas efêmeras*, que com o advento das chuvas, germinam, florescem e produzem sementes rapidamente, de modo que conseguem completar o *ciclo fenológico* rapidamente, antes que o teor de umidade caia a níveis que possam causar-lhe dano (KRAMER, 1981).

Plasticidade – Algumas plantas efêmeras possuem a capacidade de produzir flores com o mínimo de desenvolvimento vegetativo. Quando chove pouco, elas apresentam reduzido crescimento vegetativo, produzindo um pequeno número de flores e sementes; mas se a disponibilidade de água no solo é normal, elas apresentam vigoroso crescimento vegetativo, muitas flores e muitas sementes. É esta “versatilidade”, que tecnicamente se denomina *plasticidade de desenvolvimento*.

Prevenção – Visa manter o potencial de água elevado nos tecidos. É conseguido mantendo-se a absorção de água ou diminuindo a perda de água por transpiração. Os mecanismos envolvidos visam a economia de água pelas plantas (diminuir a transpiração e manter a absorção).

Manutenção da absorção de água

- Aprofundamento ou abrangência do sistema radicular
- Aumento da condutividade hidráulica
- Maior relação raiz/parte aérea
- Osmorregulação nas raízes

Redução das perdas de água (menor transpiração)

- Redução da condutância da epiderme (espessamento de cutícula)
- Redução da quantidade de radiação absorvida (pelos e cera)
- Redução da superfície evaporativa (área foliar; estômatos)
- Osmorregulação nas folhas

Tolerância – Refere-se ao conjunto de características apresentadas pelas plantas que sofrem redução no seu teor de água sem, contudo, serem injuriadas.

Com manutenção do turgor – Grupo de plantas que apresentam mecanismos responsáveis pela adaptabilidade dos tecidos vegetais a baixos potenciais hídricos, sem grandes prejuízos aos processos necessários ao crescimento, desenvolvimento e produção. Para manter a turgescência celular, pode haver:

- a) Acúmulo de solutos – Com a entrada de sais inorgânicos em condições de solos salinos e sais permeáveis às raízes, ou com a produção de sais orgânicos pelas plantas (açúcares – hexoses, aminoácidos – prolina). A este mecanismo de manutenção da pressão de turgescência em baixos níveis de potencial hídrico, à custa da diminuição do potencial osmótico, denomina-se ajuste osmótico.
- b) Aumento na elasticidade – Neste caso, quando o potencial hídrico diminuir, haverá redução no volume celular, partindo-se da premissa que as paredes das células do tecido foliar são elásticas. Esta diminuição em volume irá concentrar o suco celular e provocar a diminuição do potencial osmótico, necessária à manutenção da diferença de potencial.

À desidratação – Neste caso, não há manutenção da turgescência e sim uma tolerância real à dessecação. É o que se pode chamar de resistência protoplasmática, pois suportam ao abaixamento do potencial hídrico, conseguindo sobreviver mesmo quando seus tecidos são quase totalmente desidratados. São popularmente denominadas de revivescerentes ou plantas de ressurreição (-40 MPa).

6.4 Controle do déficit hídrico

Por seca entende-se qualquer período em que ocorre deficiência de água, seja aguda ou crônica, afetando o crescimento das plantas e a decisão do agricultor com relação ao tipo de cultura, bem como que práticas culturais adotar.

Uso de irrigação – A maneira mais prática e a que oferece menos riscos para se controlar uma seca é a prática da irrigação. Entretanto, nem sempre ela é viável.

Seleção de cultivares – Utilização de cultivares mais adaptados à região.

Práticas culturais – Espaçamentos melhores; controle de ervas daninhas; época de semeadura adequada, para coincidir a chuva com os períodos de maior demanda de água pela cultura.

Uso de antitranspirantes – Para aumentar a resistência ao fluxo de água solo-planta-atmosfera, visando restringir a perda de água pelos vegetais:

- **Formadores de películas** – Bloqueiam a saída do vapor d'água das folhas através da formação de camadas monomoleculares de álcoois de cadeia longa. O polissulfeto de polietileno ao polimerizar sobre a folha reduz a perda de água em seringueira, café e limão.
- **Aumentam reflexibilidade** – Os produtos refletores promovem a redução da radiação líquida na vegetação. Atuam através do aumento no albedo, causando maior reflexão da radiação solar. Um dos mais utilizados é o caulim (calda bordaleza). Aplicado através de pulverização, apresentou redução na perda de água em amendoizeiro e cevada.
- **Metabólicos** – Induzem a uma redução na abertura estomática, restringindo as trocas gasosas através do ostíolo. Interferem no potencial de pressão das células guardas, como é o caso do herbicida atrazine. São substâncias que incrementam os níveis de ácido abscísico (ABA).

Modificações no macro e/ou microclima

- a) Florestamento – Melhora o clima, com mais chuvas;
- b) Quebra ventos – Diminui movimento do ar sobre a cultura;
- c) Uso de casa de vegetação – Ambiente controlado;
- d) Fertilização com CO_2 – Na água de irrigação. Plantas com maior afinidade pelo CO_2 (plantas C_4), consomem menos água por grama de matéria seca produzida, em relação às plantas C_3 , que chegam a consumir o dobro (ver eficiência da transpiração), tendo menor uso eficiente da água.

6.5 Aspectos benéficos do déficit hídrico

- a) Aumento no conteúdo proteico em trigo
- b) Estimula a fase reprodutiva de algumas fruteiras
- c) Aumenta as propriedades aromáticas do tabaco

6.6 Resistência à seca

Procurada por muitos,
Encontrada por poucos, e...
Explicada por ninguém.

Escritor Russo.

6.7 Referências

KRAMER, P.; BOYER, J. S. *Water relations of plants and soils*. San Diego: Academic Press, 1995.495p.

KRAMER, Paul J. *Water relations of plants*. Orlando: Academic Press, 1983. 489 p.

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paul: Rima, 2000.531p.

PEIXOTO, C. P. *Estratégias fisiológicas para o estresse hídrico e salino em plantas.*, 1997. 36f.Trabalho de Conclusão de Disciplina (Monografia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

PORTO, M. C. M. *Mecanismos de resistência à seca em plantas*. I Reunião de Fisiologia Vegetal. Londrina, PR. 1987. 29p.

PRISCO, J. T.; O’LEARY, J. W. Osmotic and toxic effects of salinity on germination of *Phaseolus vulgaris* L. *Seeds*. Turrialba, v. 20, p. 177-184, 1980.

SEÇÃO II

UTILIZAÇÃO DA RADIAÇÃO SOLAR PELAS PLANTAS

Capítulo 7 – Fotossíntese: fase fotoquímica

Capítulo 8 – Fotossíntese: fase bioquímica

Capítulo 9 – Fotorrespiração e produtividade

Capítulo 10 – Fisiologia comparada de plantas
C₃, C₄ e CAM

Capítulo 11 – Translocação de solutos orgânicos

Capítulo 12 – Bioquímica da respiração

Capítulo 13 – Medida, respiração nos órgãos e
fatores que afetam

Capítulo 7 Fotossíntese: fase fotoquímica

7.1 Introdução

Segundo Devlin (1976), sem dúvida um dos problemas mais interessante e complexo que desafia o espírito descobridor do homem, é clarear os mistérios da fotossíntese. A vida na terra depende em última análise, da energia proveniente do Sol. A fotossíntese é o único processo de importância biológica que pode aproveitar esta Energia (TAIZ e ZAIGER, 2004).

Em essência, a fotossíntese é o único mecanismo de entrada de energia para a biosfera. As únicas exceções são as bactérias quimiofotossintetizantes, que obtêm energia oxidando substratos inorgânicos como íons de ferro e H_2S .

Ao contrário da fotossíntese, a combustão da gasolina, da madeira ou a oxidação dos carboidratos para formar CO_2 e água, é um processo espontâneo, que libera energia. Na respiração os elétrons liberados através de uma cadeia de transporte descendente, se juntam ao H^+ para formar uma molécula estável de água. Na fotossíntese, utilizando energia luminosa, os elétrons da molécula de água são elevados a um nível superior de energia até que seja aceitado pelo NADP, reduzindo-o a NADPH e transferido para a molécula de CO_2 em uma outra etapa do processo fotossintético. Dessa forma, os processos de fotossíntese (anabólico) e o de respiração (catabólico), apresentam relações energéticas contrastantes, de acordo com Salisbury e Ross (1992), como pode ser visto na Figura 7.1.

Observa-se que o processo fotossintético global é uma oxidação da molécula de água (por eliminação de elétrons com liberação de O_2) e uma redução do CO_2 , para formar compostos orgânicos tais como os carboidra-

tos. De modo inverso, os processos de combustão e oxidação dos carboidratos, com liberação espontânea de energia, formam CO_2 e H_2O . O processo oxidativo da respiração, que é similar e controlado com eficiência, tem a finalidade de manter todos os seres vivos sobre a terra. Assim, durante este processo, se extrai elétrons dos compostos carbonados, que se combinam com íons H^+ e que são aceitados pelo O_2 , formando moléculas estáveis de H_2O . Vista desse modo, a fotossíntese utiliza a energia luminosa para retirar elétrons da água e levar para um aceptor final, o dióxido de carbono (CO_2).

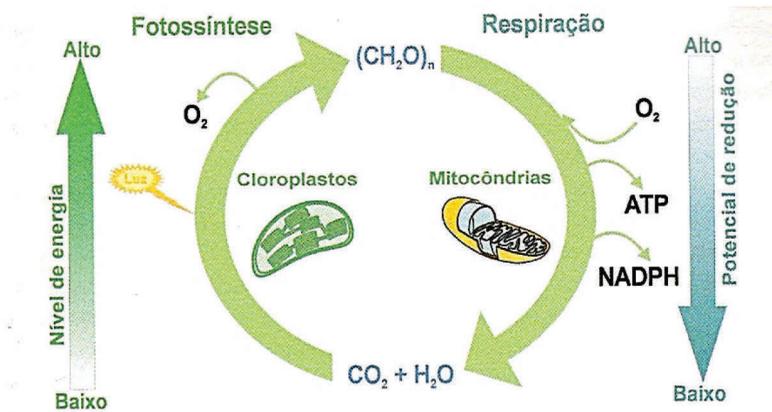


Figura 7.1 Fotossíntese e Respiração: Reações energéticas contrastantes (Kerbauy, 2004).

O processo fotossintético compõe-se de três processos parciais: Processo fotoquímico, que resulta na conversão de energia luminosa em química (ATP e NADPH, com liberação de O_2), o processo físico de transporte por difusão do CO_2 do ar até o centro de reações dos cloroplastídeos. E, finalmente, o processo bioquímico relacionado com a redução do CO_2 , constante de várias reações enzimáticas.

Os fatores externos que afetam a fotossíntese, como luz, concentração de CO_2 e temperatura, tem um efeito seletivo sobre cada uma dessas etapas. O fotoquímico é afetado por luz. A difusão do CO_2 é função das diferenças de concentração desse gás no ar e no centro de reações dos cloroplastos. Já os processos bioquímicos são afetados principalmente pela temperatura.

Na etapa fotoquímica, a luz é utilizada na transferência de elétrons para a redução do NADP em NADPH, com oxidação de água e gerar energia para a formação de ATP a partir de ADP e H_2PO_4 (P). Esse “poder assimilador” (elétrons e energia) é então usado para reduzir CO_2 a carboidratos, com o ganho líquido de energia química e liberação de O_2 .

Sem dúvida, o processo fotossintético, é a base de todo o sistema biológico e o avanço do seu conhecimento data dos tempos de Aristóteles (1600), quando os gregos intuíaam que as plantas sacavam todos os seus alimentos do solo. Mais tarde, Van Helmont (1700), em seus experimentos, concluía que toda matéria das plantas provinha da água. Sthefen Hales (1730), considerado o pai da fisiologia vegetal, concluiu que as plantas usavam o ar para o crescimento. Também neste século (1770), Joseph Priestley através do seu experimento conhecido como ventilação planetária, divulgou que a planta purificava o ar. Dez anos depois, Jan Ingenhousz (1780), confirmava Priestley, acrescentando que somente as plantas verdes e em presença de luz, purificavam o ar.

Lavoisier (1790) demonstrou que a combustão de compostos carbonatos, dando CO_2 e H_2O era a fonte de calor dos animais (respiração). Ficavam assim identificados os elementos da fotossíntese (FS): $CO_2 + H_2O \rightarrow (CH_2O)_n + O_2$.

Em 1804, Saussure verificou que volumes iguais de CO_2 e O_2 eram trocados durante a fotossíntese e que a planta retém carbono e libera oxigênio. Outra coisa, a exceção dos minerais do solo, o resto da matéria seca provém da água.

Blackman (1905), concluiu que a FS ocorre em duas fases: a fotoquímica regulada pela luz e uma bioquímica, regulada principalmente pela temperatura.

Por muito tempo se acreditou que o oxigênio liberado fosse do CO_2 . Entretanto, Van Niel (1930), sugeriu que o O_2 provém da água, o que causou grande agitação no meio científico. Após alguns anos Hill (1937), por meio da foto oxidação da água ($2H_2O + luz \rightarrow 4 H^+ + 4e^- + O_2$),

conseguiu provar que o desprendimento do O_2 ocorre na fase clara da fotossíntese.

Bassham, Benson e Calvin (1950), traçaram o caminho do carbono na FS com ajuda do ^{14}C e descobriram a via C_3 . Este trabalho foi apresentado em Nova York e traduzido por Ferri (1950). Kortschak (1960) descobriu o caminho do carbono em plantas C_4 , em cana de açúcar. Hatch e Slack (1966 -70) estudaram com afinco a via C_4 . Osmund (1972) elucidou alguns fatos sobre a fotorrespiração e em 1978, novos conceitos sobre plantas CAM.

A partir dessa década, com o advento de novas técnicas de estudos, muitos passos desse processo foram elucidados, a exemplo dos princípios físicos que fundamentam o armazenamento de energia fotossintética, bem como os conhecimentos recentes sobre a estrutura e função do aparelho fotossintético (SALISBURY e ROSS,1994; BLACKENHSHIP, 2002; TAIZ e ZAIGER, 2004).

7.2 Luz e energia

Da energia solar que atinge a terra, quase a metade é refletida pelas nuvens e pelos gases existentes nas camadas mais externas da atmosfera. Da radiação remanescente, apenas 50% está na região espectral da luz que poderia atuar na fotossíntese. Todavia, 40% desta é refletida pela superfície oceânica, desértica e apenas o restante pode ser absorvida pelos vegetais na terra e no mar. Por tanto, o coeficiente médio de utilização da radiação incidente, fotossinteticamente ativa, por toda a flora da terra é de apenas 0,2% e, disso, menos que 0,5% é consumido como energia nutriente pela humanidade. É interessante que o consumo de energia do mundo é apenas 0,1% da energia armazenada pela fotossíntese (HALL e RAO, 1980).

Natureza da luz – A luz branca ou luz solar, produzida por qualquer fonte artificial, parece homogênea ao olho humano, mas depois de passar através de um prisma, surge como um espectro de cores, tal como demonstrou Newton (1670). Por muito tempo discutiu-se a natureza da luz, surgindo várias teorias ao longo da história: a) Newton (1700) propôs que a luz se propaga em linha reta, através de um feixe de partículas; Maxwell

(1880) propôs que a luz se propaga através de ondas eletromagnéticas, onde a frequência é inversamente proporcional ao comprimento de onda ($E = 1/\lambda$). Pondo fim na discussão, surge Einstein (1905) e propõe a teoria corpuscular: “a luz compõe-se de partículas de energia denominada fótons (que possuem a energia de um quantum)”. A energia de um fóton não é a mesma para todos os comprimentos de onda, é na verdade, o inverso deste. Assim, a natureza da luz deve ser apreciada em suas duas características (partícula e onda). Segundo Einstein: “é a teoria que determina o que se pode observar”.

Variação da energia radiante – A velocidade da luz no vácuo é igual em todo o espectro eletromagnético ($3 \times 10^8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$). Ela varia quanto a:

- a) **Intensidade** – Energia recebida por unidade de superfície por unidade de tempo ($\text{ergs cm}^{-2} \text{ seg}^{-1}$). É diferente de brilho (propriedade organoléptica).
- b) **Qualidade** – Refere-se ao comprimento de onda que compõe a luz. No espectro visível varia de 400 a 700 nm (violeta, azul, verde, amarelo alaranjado e vermelho).
- c) **Duração** – Refere-se ao número de horas de duração do dia, ou tempo de exposição à luz, ou fotoperíodo (ou ainda, nictoperíodo).

7.3 Sítio da fotossíntese

O mais ativo dos tecidos fototossintéticos das plantas superiores é o mesófilo. As suas células possuem muitos cloroplastos, os quais contêm os pigmentos verdes especializados em absorção de luz, as clorofilas. O cloroplasto é a sede de todas as reações da fotossíntese. Tanto as reações de claro quanto às de escuro. A absorção de luz e CO_2 , como também a conversão do CO_2 em carboidratos, ocorrem no interior dos cloroplastos, só que em compartimentos diferentes. Eles estão nos tecidos verdes das plantas, e em maior número, nas células do mesófilo das folhas (10 a 100 por célula), podendo haver 500.000 m^{-2} de superfície foliar. Contém os pigmentos e todas estruturas necessárias para a realização do processo.

Estrutura – Apresenta uma membrana externa de camada dupla e de constituição lipoprotéica chamada envelope. Internamente tem as lamelas, membranas que ligam os grana (conjunto de granum). Granum são pilhas de tilacóides (discos membranosos e circulares, dispostos um sobre o outro). Estas estruturas estão dispostas em uma substância matriz fluida que se chama estroma. No sistema de membranas ocorrem as reações fotoquímicas (ao nível de tilacóides), enquanto a matriz é a sede das reações enzimáticas.

Pigmentos – Dentre os componentes específicos dos cloroplastos, os mais importantes são os pigmentos, e dentre eles, as clorofilas. Pigmento é qualquer substância que absorve a luz. Alguns absorvem todos os comprimentos de onda e, por conseguinte, parecem negros. Outros recebem determinados comprimentos de onda e refletem o comprimento de onda que não absorve. A clorofila, por exemplo, absorve os comprimentos de onda de luz violeta, azul e vermelho, refletindo a luz verde, portanto, é desta cor.

O padrão de absorção de um pigmento chama-se *espectro de absorção* e varia com os diferentes comprimentos de onda.

Os órgãos fotossintéticos das plantas superiores apresentam outros pigmentos diferentes das clorofilas. A clorofila *a* é o pigmento principal; os demais são considerados acessórios, inclusive a clorofila *b*. Outros pigmentos importantes são os carotenóides, que se dividem em carotenos (hidrocarbonetos puros) e carotenóis (alcóois). Tanto as clorofilas quanto os carotenos são lipossolúveis. Também existem as ficobilinas, presentes em algas vermelhas (ficoeritrinas) e azuis (ficocianinas).

A estrutura da clorofila é composta por uma porção porfirina, constituída por quatro anéis de *pirrol* (cabeça hidrofílica) e uma cadeia carbônica chamada *fitol* (cauda hidrofóbica). O Íon de Mg^{++} se insere no centro da porfirina. Apesar das estruturas das clorofilas *a* e *b* serem bastante parecidas, apresentam espectro de absorção diferentes. Observação: A clorofila *a* difere da clorofila *b* por apresentar na posição 3 do grupo tetrapirrólico o radical $-CH_3$ (metila) no lugar do $-CHO$ (aldeído). Isto, juntamente com outros pigmentos acessórios, aumenta a eficiência da fotossíntese, para a absorção da luz visível (efeito Emerson).

A absorção de luz pelos pigmentos ocorre quando a energia da luz atravessa o espaço na forma de radiação eletromagnética. A região do espectro solar que pode ser absorvida para realização da fotossíntese está compreendida entre os comprimentos de onda de luz violeta (400nm) e vermelho (700nm), que é a região da luz visível (44% do espectro eletromagnético). Apenas uma pequena fração da luz solar atinge a terra (7%). Desta, 2% atinge ou são absorvidas pelas plantas e apenas 0,2% é utilizada no processo fotossintético.

A radiação ultravioleta é retida na atmosfera por moléculas de oxigênio (O_2) e ozônio (O_3). A radiação infravermelha é parcialmente absorvida pelo vapor d'água e pelo dióxido de carbono (CO_2).

Para realizar fotossíntese é necessário que a energia radiante seja absorvida pelas clorofilas e pigmentos acessórios. Quando os pigmentos absorvem luz, os elétrons são elevados a um nível de energia superior, com três consequências possíveis:

- a) A energia pode ser convertida em calor ou transmitida por ressonância indutiva para outra molécula (caroteno para clorofila *a*, por exemplo);
- b) Pode ser transformada em energia luminosa (refletida) através de fluorescência (reflexão rápida) ou fosforescência (reflexão lenta);
- c) Pode ser aprisionada em uma reação química – e é o que acontece na fotossíntese.

Na fotossíntese, os pigmentos acessórios podem absorver em diferentes comprimentos de onda e repassar a energia para a clorofila *a*, aumentando assim o âmbito do processo, o que permite muitas vezes, vegetação de substrato ou de sub-bosque, já que os pigmentos acessórios permitem a adaptação das plantas em diferentes ambientes. A planta do cacau tem grande quantidade de clorofila *b*, embora não seja umbrófila. Esta utilização simultânea dos comprimentos de onda provoca intensificação do processo. Estudos de Emerson e colaboradores verificaram que são utilizadas várias moléculas de pigmentos, com absorção de luz em diferentes comprimentos de onda.

Observaram que a molécula reativa que absorve um comprimento de onda na faixa de 700nm (P_{700}), que corresponde ao centro de reação do fotossistema I (PSI), tem uma eficiência quântica (EQ) igual a 10 (ou seja: *quanta* de luz necessários para eliminar uma molécula de O_2 ou fixar uma de CO_2). Enquanto a absorção em P_{650} (PSII), corresponde a uma eficiência quântica igual a 43,5. A queda em P_{700} (EQ=10) é compensada com P_{650} (EQ=43,5). Então, a utilização de P combinados ($P_{650} + P_{700}$), corresponde a uma EQ = 72,2 sendo maior que a soma de P isolados = 53,5. Portanto, considera-se $E = 72,2 / (10 + 43,5) = 1,35$ coeficiente que traduz uma maior eficiência quântica: o efeito Emerson (EE).

7.4 Unidade fotossintética

Nos cloroplastos, a clorofila e outras moléculas estão empilhadas em estruturas chamadas unidades fotossintéticas. A unidade fotossintética é imaginada como um grupo de pigmentos e outras moléculas que utilizam a transferência de energia de excitação como mecanismo através do qual o centro de reação se comunica com uma antena de pigmentos coletores de luz.

Estima-se que para a incorporação de uma molécula de CO_2 com a liberação de uma molécula de O_2 seja necessária uma energia de 10 quanta, envolvendo cerca de 2500 moléculas de pigmento. Portanto, cada unidade fotossintética contém aproximadamente 250 moléculas de pigmentos, envolvendo um quantum de energia, que podem absorver a luz e transferi-la a uma molécula reativa. A energia recebida por esta molécula (pigmento centralizador) é suficiente para ativar o elétron a um nível superior de energia, até chegar a um receptor primário de elétron, provavelmente, uma plastoquinona (PQ).

7.5 Sistemas de pigmento

Nas plantas superiores existem dois sistemas de pigmento (SPI e SPII), também denominados Complexos Coletores de Luz (CCLI e CCLII). Em ambos os sistemas existem carotenóides e há um certo rearranjo das moléculas de clorofila *a* e *b*. No SPI, a molécula reativa é uma

forma de clorofila *a*, conhecida como P_{700} , pelo fato de um dos picos de absorção dessa clorofila está próximo (660nm). O SPII também possui uma clorofila especializada, capaz de transferir elétrons para um receptor. Seu ponto máximo de reação é de 680nm (P_{680}). Por conseguinte, cada sistema de pigmento, faz parte de um sistema fotoquímico diferente (Figura 7.2).

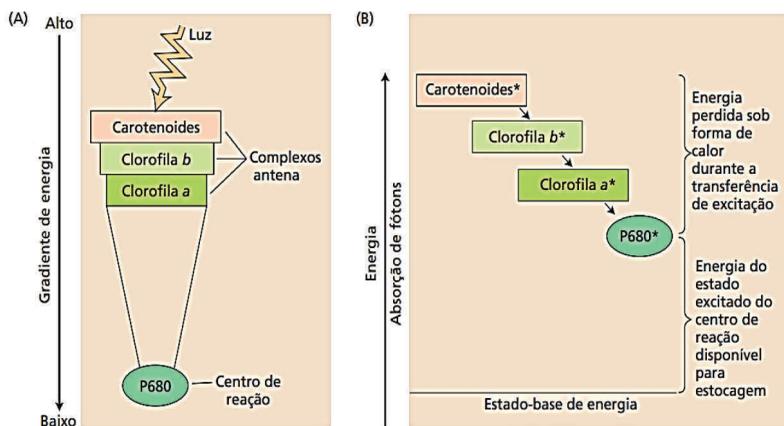


Figura 7.2 Sistemas de pigmentos. Observa-se a canalização do sistema de antena para o centro de reação. Em A nota-se que os pigmentos mais distantes do centro de reação têm mais energia, o que favorece a transferência. Em B parte da energia é perdida em forma de calor para o ambiente, mas em condições normais, torna-se desprezível, chegando quase em sua totalidade ao centro de reação (Taiz e Zeiger, 2017).

7.6 Modelos de reações à luz

O esquema Hill-Bendall é também conhecido como esquema Z, pelo formato que os carreadores de elétrons foram apresentados originariamente. Explica como os dois fotossistemas envolvidos nas reações da luz se inter-relacionam.

A energia luminosa é absorvida no SPII; a P_{680} capta e eleva os elétrons provenientes da decomposição da molécula de água em presença de luz (fotólise). Os elétrons são removidos, ejetados e aprisionados por uma plas-

toquinona (receptor Q). Daí seguem a uma cadeia de transporte de elétrons (citocromos) até o centro de reação do SPI (P₇₀₀). Durante este transporte descendente de elétrons, há formação de ATP, a partir de ADP, processo conhecido como fotofosforilação acíclica.

No SPI, a energia luminosa transfere elétrons para um transportador X que os repassam a uma ferredoxina (FD), que os levam a níveis mais baixos para a molécula receptora NADP (forma oxidada), que por sua vez, fica reduzida a NADPH; daí podem seguir para a redução do CO₂ ou para outros processos, tais como redução do nitrito, sulfato, que poderá reduzir a quantidade de CO₂ que é fixado no processo fotossintético.

O ganho nesta etapa é representado por moléculas de ATP e pelo NADPH, que é a principal fonte de poder redutor na fotossíntese (Figura 7.3). O oxigênio é um subproduto desta fase, porém, muito importante, pois responde em 90% pelo equilíbrio do oxigênio da terra, principalmente o O₂ oriundo do fitoplâncton (algas marinhas).

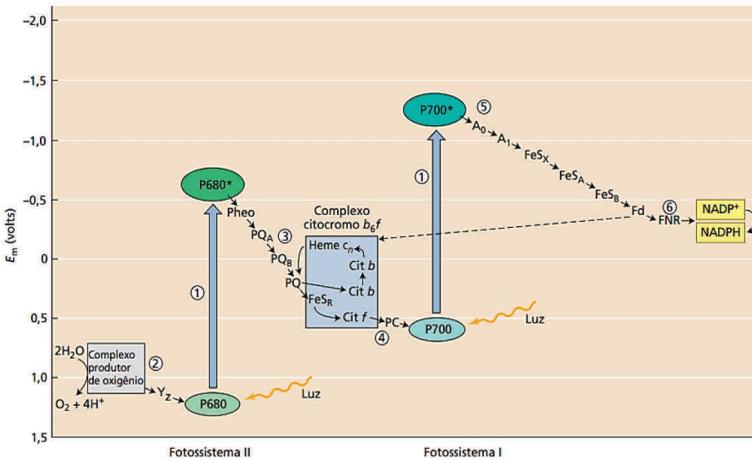


Figura 7.3 Detalhamento do esquema Z para organismos fotossintetizantes produtores de O₂ (Taiz e Zeiger, 2004).

Há evidências de que o SPI pode atuar sozinho (organismos basais). Esse tipo de transporte aumenta a produção de ATP durante a fotossíntese e permite à célula regular a proporção de ATP e NADPH de acordo com as suas necessidades.

Quase todos os processos químicos que perfazem as reações luminosas da fotossíntese são realizados por quatro principais complexos protéicos: fotossistema II (PSII), o complexo citocromo *b₆f*, fotossistema I (PSI) e ATP sintase. Esses quatro complexos integrais de membrana estão vetorialmente orientados na membrana dos tilacóides para funcionar conforme apresentado na Figura 7.4. As linhas tracejadas representam o movimento de elétrons e as linhas sólidas o movimento de prótons.

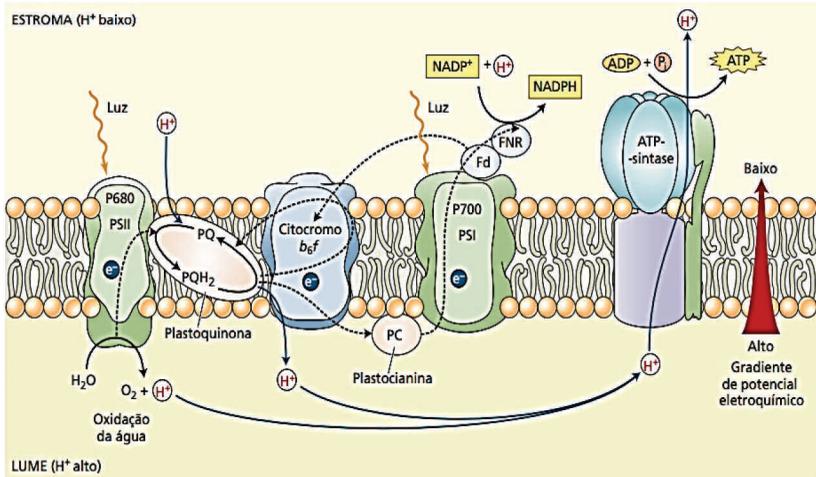


Figura 7.4 A transferência de elétrons e prótons na membrana do tilacóide é feita vetorialmente por quatro complexos protéicos: PSII, citocromo *b₆f*, PSI e ATP sintase (Taiz e Zeiger, 2017).

A água é oxidada no lume do tilacóide, doando elétrons à clorofila oxidada do centro de reação do PSII. O oxigênio é liberado como subproduto da oxidação da água e os prótons liberados contribuem para gerar o gradiente H^+ usado como fonte de energia para síntese de ATP. O PSI reduz o $NADP^+$ a $NADPH$ no estroma, por meio da ferredoxina (FD) e da flavoproteína ferredoxina-NADP redutase (FNR). Os prótons são também transportados para o lume pelo complexo citocromo *b₆f* e contribuem para o gradiente eletroquímico. Tais prótons necessitam, então, difundir-se até a enzima ATP sintetase, onde sua difusão através do gradiente de potencial eletroquímico será utilizada para sintetizar ATP no estroma. A

plastoquinona reduzida (PQH₂) e a plastocianina transferem elétrons para o citocromo *b₆f* e para o PSI, respectivamente (TAIZ e ZEIGER, 2004).

7.7 Referências

DEVLIN, R. M. *Plant physiology*. Reinhold Publishing Corporation, New York, 1976. 638p.

HALL, D. O., RAO, K. K. *Fotossíntese*. Edusp. São Paulo, 1982. 89p.

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paul:Rima, 2000.531p.

LEHNINGER, A. L., NELSON, A. L., COX, M. M. *Princípios de Bioquímica*. 2 ed., São Paulo Sarvier. 1995. 839 p.

PEIXOTO, C. P. *Apontamentos de aulas*. Cruz das Almas. AGR/UFBA, 2002. (Monografias dos Cursos de Fisiologia Vegetal e Fisiologia da Produção 2002. 38p.).

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. *Plant physiology*. 4th edn. Wadsworth, Belmont. 1992.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. Trad. Eliane Romano Santarém... [et al.] – 3.ed. – Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Plant Physiology*. Cummings Publishing Company inc. California. 1992. 559p.

Capítulo 8 Fotossíntese: fase bioquímica

Os organismos autotróficos possuem a capacidade de converter as fontes físicas e químicas de energia em carboidratos na ausência de substratos orgânicos. A maior parte da energia externa é consumida na transformação do CO_2 em um estado reduzido que seja compatível com as necessidades da célula (-CHOH-).

Estimativas recentes indicam que aproximadamente 200 bilhões de toneladas de CO_2 são convertidas em biomassa a cada ano. Aproximadamente 40% dessa massa é originada das atividades do fitoplâncton marinho. A maior parte do carbono é incorporada em compostos orgânicos pelas reações de redução do carbono associadas com a fotossíntese (TAIZ e ZEIGER, 2004).

8.1 Introdução

Como visto anteriormente, o processo fotossintético compõe-se de três processos parciais: Processo fotoquímico, que resulta na conversão de energia luminosa em química (ATP e NADPH, com liberação de O_2), o processo físico de transporte por difusão do CO_2 do ar até o estroma dos cloroplastos. E finalmente, o processo bioquímico relacionado com a redução e fixação do CO_2 , constando de várias reações enzimáticas.

Os fatores externos que afetam a fotossíntese, como luz, concentração de CO_2 e temperatura, têm um efeito seletivo sobre cada uma dessas etapas. O fotoquímico é afetado por luz. A difusão do CO_2 é função das diferenças de concentração desse gás no ar e no estroma dos cloroplastos. Já os processos bioquímicos são afetados principalmente pela temperatura.

Na fase fotoquímica, a energia luminosa é convertida em energia elétrica (fluxo de e-) e esta em energia química (nas ligações de ATP e NADPH), que vão impulsionar a fase enzimática.

São conhecidos três grupos de plantas fixando o CO₂ de maneiras diferentes:

a) Ciclo C₃ ou que apresentam o ciclo de Calvin-Benson e colaboradores; b) Ciclo das C₄ ou ciclo de Hatch-Slack e c) Metabolismo ácido das crassuláceas (plantas CAM).

8.2 Fixação do carbono

Na segunda etapa da fotossíntese, a energia produzida na primeira etapa (ATP e NADPH), é utilizada para incorporar carbono do CO₂, em moléculas orgânicas, de valor energético mais elevado. As reações ocorrem no estroma do cloroplasto, estas reações envolvem os ciclos de Calvin e Hatch-Slack, a depender do tipo de planta (C₃ ou C₄). No primeiro grupo é iniciada pela ligação do CO₂ a um aceptor (pentose), que depois da carboxilação se decompõe em moléculas menores, sendo reduzidas a trioses. No segundo grupo, o fosfoenolpiruvato combina-se com o CO₂ e forma compostos de quatro carbonos, malato ou aspartato.

As reações bioquímicas convertem a energia química produzida nas reações fotoquímicas em formas apropriadas de armazenamento e transporte, além de construírem as estruturas carbonadas para outros compostos – Este último processo chama-se fixação do carbono.

A taxa de carboxilação, isto é, a velocidade com a qual o CO₂ absorvido é processado, depende principalmente do suprimento de CO₂, da concentração do aceptor e da atividade da enzima mediadora do processo. Esta última depende da temperatura, do potencial hídrico da célula, da adequação dos minerais disponíveis e do estado de desenvolvimento e atividade da planta.

A Figura 8.1 mostra as reações luminosas e de carboxilação da fotossíntese. A luz é requerida para a geração do ATP e NADPH, que são con-

sumidos pelas reações de carboxilação, as quais reduzem o CO_2 a carboidratos (triose fosfato).

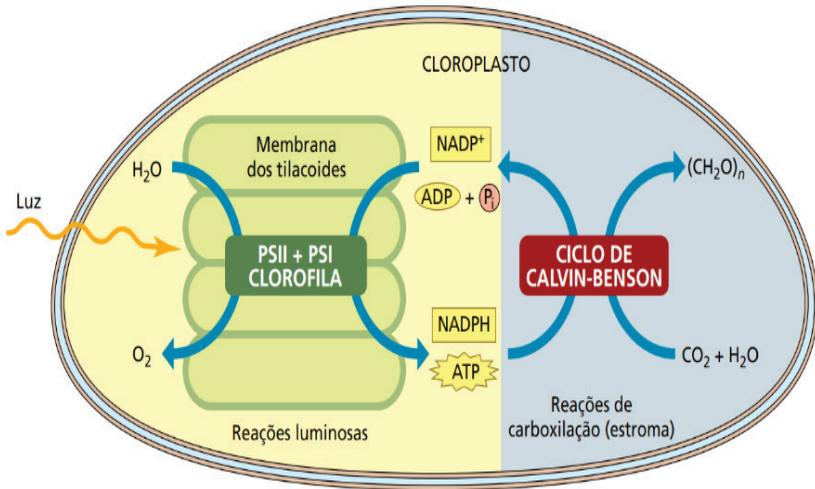


Figura 8.1 Reações luminosas e de carboxilação (Taiz e Zeiger, 2017)

Ciclo de Calvin-Benson-Basham – Rota da pentose fosfato (pentose-P) para a assimilação do CO_2 . Na maioria das plantas, a ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) (C_5) é o aceptor de CO_2 , que é decisivo para a determinação do rendimento da reação bioquímica da fotossíntese. A carboxilação é catalisada pela enzima RuBP-carboxilase/oxigenase (RUBISCO). O produto desta reação, uma molécula de seis carbonos (C_6) decompõe-se rapidamente para produzir duas moléculas de ácido 3-P-glicérico (2 x PGA). Cada uma dessas moléculas contém 3 átomos de carbono. O processo é também denominado caminho C_3 da assimilação de CO_2 . O PGA é reduzido a gliceraldeído-3-P (GAP), ao longo de várias etapas, consumindo ATP e NADPH. Esta é a etapa final de elevação de CO_2 ao nível energético de um carboidrato. O GAP flui para um “pool” de carboidratos diferentes (C_3 a C_7), que proporcionam material para a síntese de várias substâncias (açúcares, amido, ácidos carboxílicos, aminoácidos, entre outros) e para a regeneração do aceptor primário do CO_2 , a RuBP, caracterizando um ciclo (em que o produto inicial é regenerado no final).

A RUBISCO é a enzima mais abundante da biosfera, constitui 16% da proteína dos cloroplastos, chegando a 40% do total das proteínas solúveis da maioria das folhas. Grande quantidade precisa estar presente, pois a enzima apresenta atividade catalítica extremamente lenta (www.planphys.net, tópico 8.2). A concentração de sítios ativos da RUBISCO no estroma dos cloroplastos é cerca de 500 vezes a concentração de seu substrato, o CO_2 . Tem importante papel na cinética de fixação do CO_2 nas plantas C_3 , dando início ao ciclo de Calvin e com preferência para o CO_2 e pelo O_2 (caráter anfótero), exercendo função de carboxilase e oxigenase, provocando o fenômeno da Fotorrespiração (respiração simultânea à fotossíntese), que será discutido mais adiante.

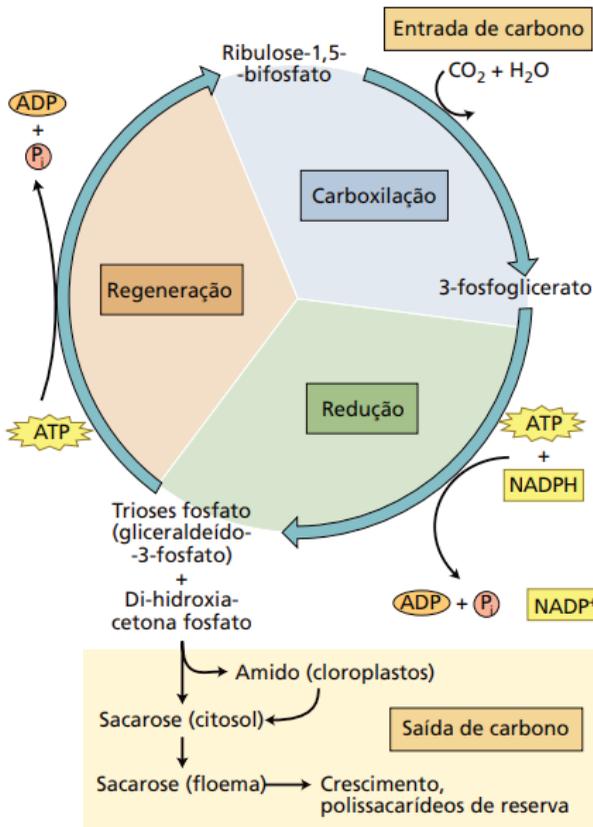


Figura 8.2 Ciclo de Calvin (C_3) indicando as fases de carboxilação, redução e regeneração em que opera (Taiz e Zeiger, 2017).

O ganho líquido do ciclo de Calvin é uma molécula de GAP para cada três de CO_2 , duas moléculas de GAP produzem uma hexose (glicose). São necessárias, portanto, seis voltas no ciclo para a produção de uma glicose. Consomem-se 3 moléculas de ATP e 2 moléculas de NADPH, para cada molécula de CO_2 incorporado (Figura 8.2). Nota-se a fase de carboxilação na qual o CO_2 é covalentemente ligado a um esqueleto de carbono, uma fase de redução na qual o carboidrato é formado com gasto de ATP fotoquimicamente derivado e dos equivalentes redutores na forma de NADPH, e por último a fase de regeneração, durante a qual o aceptor de CO_2 , ribulose-1,5-bifosfato é reconstituído.

O ciclo de Hatch-Slack-Kortschak – O mecanismo C_3 de fixação do CO_2 não é o único. Em 1960, Kortschak e colaboradores, encontraram evidências de que o primeiro produto fotossintético produzido na cana-de-açúcar não era o PGA, mas um composto de quatro carbonos. Entretanto, foram Hatch e Slack (1966 a 1970), que estabeleceram as bases para o estudo do ciclo C_4 . Estudos comparativos revelaram que, em certas plantas, o primeiro composto estável formado na fixação do CO_2 era o ácido dicarboxílico oxaloacético (OAA), de quatro carbonos. Por isso, denominado via C_4 . Nestas plantas, a redução a carboidrato também ocorre pela via das C_3 . Entretanto, a absorção e o processamento subsequente do CO_2 dar-se em dois tecidos, especialmente separados e anatomicamente distinguíveis.

Uma característica anatômica, associada ao processo de fixação do carbono nas plantas C_4 , refere-se à presença de um anel de células que circundam a bainha vascular ou os feixes vasculares (síndrome de Kranz).

Nas células do mesófilo, o CO_2 é aceitado pelo composto fosfoenolpiruvato de três carbonos, mediado pela enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase), muito eficaz e de muita afinidade pelo CO_2 , podendo retirá-lo em concentrações próximas de zero. A carboxilação do PEP produz OAA, que produzirá malato ou aspartato, a depender da espécie e da enzima de descarboxilação atuante. O malato ou aspartato é transportado

para as células da bainha vascular, onde é descarboxilado por enzimas específicas, produzindo CO_2 e piruvato. O CO_2 é imediatamente captado pela RuDP, mediado pela RUBISCO e entra no ciclo de Calvin, enquanto o piruvato retorna às células do mesófilo, onde pode servir para a regeneração do PEP ou integrar outras vias metabólicas (Figura 8.3). Essa separação espacial é um mecanismo concentrador de CO_2 nas células da bainha vascular, reduzindo assim a função oxigenase da RUBISCO e consequentemente a fotorrespiração.

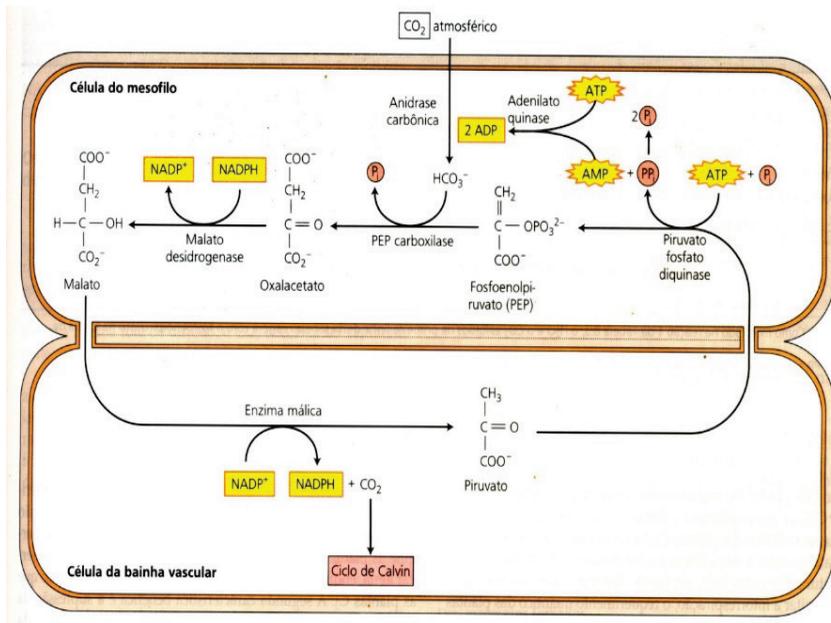


Figura 8.3 A rota fotossintética C4. A hidrólise de dois ATPs força o ciclo na direção das setas, bombeando, assim, CO_2 da atmosfera para o ciclo de Calvin dos cloroplastos da bainha vascular (Taiz e Zeiger, 2004).

Nota-se, portanto, que só nas primeiras etapas de fixação de CO_2 o caminho fotossintético das C_3 difere das C_4 . São necessárias 5 moléculas de ATP e 2 de NADPH, para incorporação de uma mol de CO_2 através dessa via. Isto implica em que as plantas C_4 tenham um maior requerimento energético, mas perfeitamente compensado pela alta afinidade da PEP-case pelo

CO₂, fazendo com que produzam maiores taxas fotossintéticas. Esta alta afinidade da PEPcase impede perda de carbono, já que ela não atua como oxigenase. Além disso, a separação espacial é importante, pois não há perda de C com a fotorrespiração que é observada nas plantas C₃.

Esta combinação de síntese de ácido dicarboxílico e ciclo C₃ dão às plantas C₄ a vantagem de uma utilização ótima de CO₂. A afinidade extremamente alta da PEP-case, e anatomia especial da folha capacita a planta a usar imediatamente o CO₂ liberado pela descarboxilação de compostos de quatro carbonos, tornando as plantas C₄ assim, capazes de uma série de vantagens sobre as plantas que fazem apenas a via de fixação C₃. A fotorrespiração (liberação de CO₂ simultaneamente a fotossíntese) acarreta um prejuízo direto na produtividade agrícola das plantas que apresentam tal fenômeno.

Fixação do CO₂ em plantas CAM – As várias espécies que habitam em ambientes áridos e quentes apresentam este sistema de fixação de CO₂ especializado, destinado a manter um balanço positivo de carbono nos tecidos ao mesmo tempo em que desenvolvem um eficiente mecanismo de economia de água. Estas espécies são normalmente suculentas e envolvem os membros da família das Crassuláceas. São exemplos os cactos, orquídeas, o sisal e o abacaxi. O que caracteriza este grupo de plantas é uma produção cíclica de ácidos orgânicos, daí a denominação de metabolismo ácido das crassuláceas (MAC).

A figura 8.4, na próxima página, mostra as reações que caracterizam o metabolismo ácido das crassuláceas, durante a noite (escuro) com os estômatos abertos e durante o dia (luz) com os estômatos fechados. Observe a separação temporal da captação do CO₂ e das reações fotossintéticas.

Nota-se que a captação e a fixação do CO₂ ocorrem à noite, enquanto a descarboxilação e refixação do CO₂ liberado internamente realiza-se durante o dia. A vantagem adaptativa das plantas CAM é a redução da perda de água pela transpiração, conseguida pela abertura dos estômatos durante a noite.

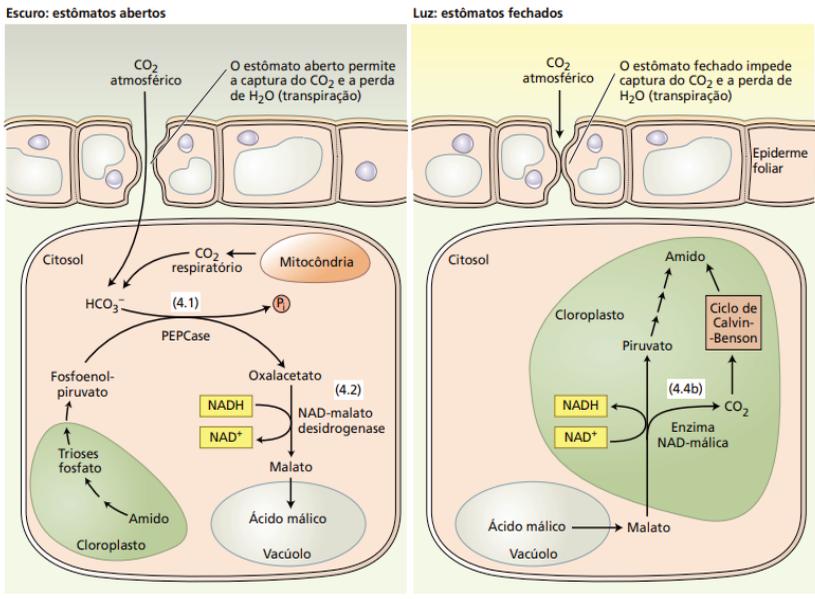


Figura 8.4 Metabolismo fotossintético das plantas CAM (Taiz e Zeiger, 2017).

As plantas que assimilam CO₂ por meio do sistema CAM, devido às restrições na disponibilidade de água e grande pressão ambiental, que resulta em elevada transpiração, fecham os estômatos durante o dia (mantém a hidratação tissular). À noite os estômatos se abrem e permitem a entrada de CO₂, que é assimilado através de reação catalisada pela PEP-case. O ácido oxalacético produzido é transformado em malato e se acumula de vacúolo. No período iluminado (dia seguinte) o malato é descarboxilado, formando CO₂ e piruvato. Sendo que este reage com ATP e regenera o PEP. O CO₂ liberado é captado pela RuDP-case e incorporado ao ciclo de Calvin, resultando na produção de amido.

As reações que ocorrem durante o dia são restritas aos cloroplastos, enquanto o sistema que opera à noite ocorre no citoplasma. O amido que se acumula durante o dia é degradado na noite seguinte formando hexose-P, que são oxidadas na via glicolítica, que resulta na produção de PEP, entre outros.

O caráter adaptativo das CAM é altamente evoluído e permite sua sobrevivência em condições extremas de ambiente. Em condições climáticas mais amenas, com boa disponibilidade de água, as CAM facultativas comportam-se de maneira semelhante às C_3 (algumas bromeliáceas, como o abacaxi).

Os produtos das reações fotossintéticas, especialmente as do ciclo de Calvin, são trioses fosfatos que podem ser armazenadas como amido nos cloroplastos ou são exportadas para o citosol (citoplasma), onde serão convertidas em sacarose. O amido é sintetizado a partir da triose fosfato via frutose-1,6-bifosfato. A glicose-1-fosfato intermediária é convertida a ADP-glicose, via uma ADP-glicose pirofosforilase em uma reação que requer ATP e produz pirofosfato (PPi). Análises enzimáticas mostram que a síntese de sacarose ocorre no citosol a partir de trioses fosfato, por uma rota similar à rota de síntese do amido – ou seja, via frutose-1,6-bifosfato e glicose-1-fosfato.

A sacarose produzida no citosol pode ser armazenada no vacúolo, transportada via floema para drenos fisiológicos e utilizada na respiração celular. Já o amido pode ser armazenado no cloroplasto, desdobrado em glicose, posteriormente, servir de síntese de sacarose no citosol ou também no processo respiratório.

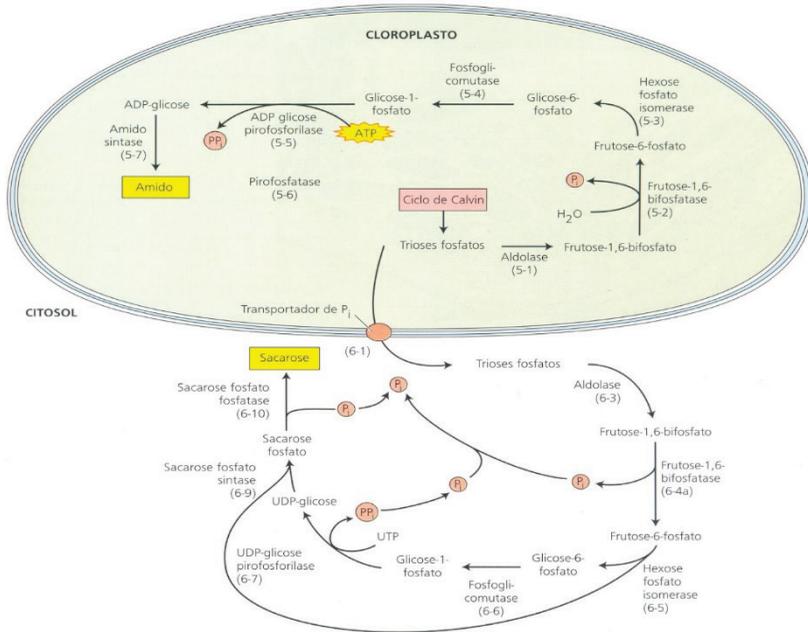


Figura 8.5 Síntese de amido e sacarose: processos competidores que ocorrem no cloroplasto e no citosol, respectivamente. Quando a concentração de P_i citosólico é alta, a triose fosfato do cloroplasto é exportada para o citosol através de um transportador de P_i , em troca de P_i e a sacarose é sintetizada. Quando a concentração citosólica de P_i é baixa, a triose fosfato é retida dentro do cloroplasto e o amido é sintetizado (Taiz e Zeiger, 2004).

8.3 Referências

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paul:Rima, 2000.531p.

LEHNINGER, A. L., NELSON, A. L., COX, M. M. *Princípios de Bioquímica*. 2 ed., São Paulo Sarvier. 1995. 839 p.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. *Plant physiology*. 4th edn. Wadsworth, Belmont. 1992.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. Trad. Eliane Romano Santarém... [et al.] – 3.ed. – Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Plant Physiology*. Cummings Publishing Company inc. California. 1992. 559p.

Capítulo 9 Fotorrespiração e produtividade

A fotorrespiração (liberação de CO_2 simultaneamente a fotossíntese) acarreta um prejuízo direto na produtividade agrícola das plantas que apresentam tal fenômeno.

9.1 Introdução

A cinética de fixação do CO_2 difere nos três grupos de plantas: a) Grupo C_3 ; b) Ciclo das C_4 e c) Plantas CAM. Uma das características fisiológicas mais importantes que diferenciam as plantas pertencentes a esses grupos, além das correlações morfológicas, é a ocorrência de perdas de carbono pelas folhas simultaneamente à fotossíntese, ocasionando o processo da fotorrespiração, que diminui o rendimento líquido da fotossíntese.

9.2 Fotorrespiração

Ligado à fotossíntese (FS) existe um processo metabólico nas células das plantas com cloroplastos; este processo como a respiração (R), que absorve O_2 e libera CO_2 na luz, mas, ao contrário dela, cessa no escuro. Esta troca de gases foi denominada respiração à luz ou fotorrespiração (FR). O substrato fotorrespiratório é ainda, a RuBP. Esta pode ser acceptor para o CO_2 e também para o O_2 . Absorvendo oxigênio, a RuDP se divide em PGA e fosfoglicolato (PG). A disponibilidade de CO_2 e O_2 regula a relação entre a oxidação do acceptor (fotorrespiração) ou a carboxilação do acceptor (fotossíntese), por meio do complexo enzimático RUBISCO. Pressões parciais de O_2 favorecem a FR, enquanto uma grande concentração de CO_2 favorece a FS. Como a formação de P-glicolato é dependente do suprimento de RuBP, por via do

ciclo de Calvin, a absorção de O_2 e liberação de CO_2 fotorrespiratórias aumentam de acordo com a maior intensidade de luz.

O metabolismo fotossintético do carbono nas folhas intactas reflete os balanços integrados entre dois ciclos mutuamente opostos e interligados (Figura 9.1). O ciclo de Calvin (C_3) pode operar independentemente, porém a fotorrespiração (C_2) do carbono depende do ciclo de Calvin para o suprimento da ribulose-1,5-bifosfato (RuBP). O balanço entre os dois ciclos é determinado por três fatores: as propriedades cinéticas da RUBISCO, as concentrações dos substratos CO_2 e O_2 e a temperatura. Em geral o aumento da temperatura altera o balanço na direção oposta ao ciclo de Calvin, pois diminui a razão das concentrações de CO_2 e O_2 (CO_2 é mais sensível) e a afinidade da RUBISCO pelo CO_2 (aumenta a oxigenação), resultando no aumento da fotorrespiração em detrimento da fotossíntese.

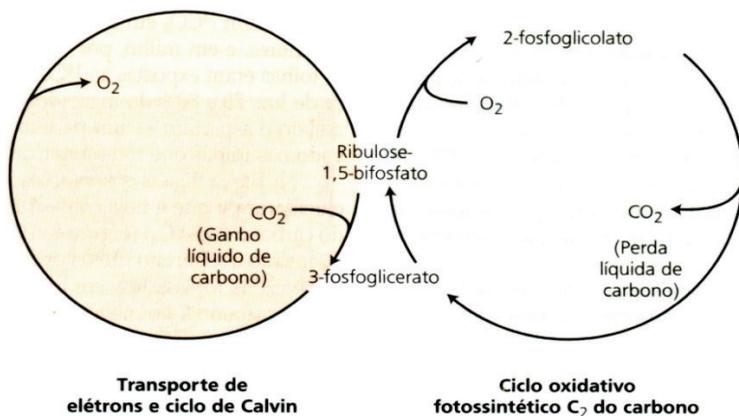


Figura 9.1 Reações dos ciclos $C_3 \times C_2$. O fluxo de carbono na folha é determinado pelo balanço entre os dois ciclos mutuamente opostos (Taiz e Zeiger, 2004).

Metabolismo do P-glicolato – Nos cloroplastos o fosfoglicolato (PG) é dividido em glicolato e fosfato ($Pi + G$). O glicolato é transportado dos cloroplastos para dentro dos peroxissomos, compartimentos celulares do tamanho de mitocôndrios, que contém glicolato oxidase, catalase e transaminase. Nos peroxissomos, quando o O_2 é absorvido, o glicolato é oxidado a glioxilato. O peróxido assim produzido é destoxificado pela ca-

talase. O glicolato pode ser completamente reduzido, via oxalato, por absorção adicional de O_2 , ou transformado em glicina por transaminação. A glicina é transportada dos peroxissomos para as mitocôndrias, onde duas moléculas de glicina se juntam para formar uma molécula de serina, com a liberação de CO_2 . A serina entra para o metabolismo dos aminoácidos, ou é convertida em glicerato, após desaminação do hidroxipiruvato. Este pode ser fosforilado nos cloroplastos e voltar ao ciclo de Calvin ou ser usado em outra parte (Figura 9.2).

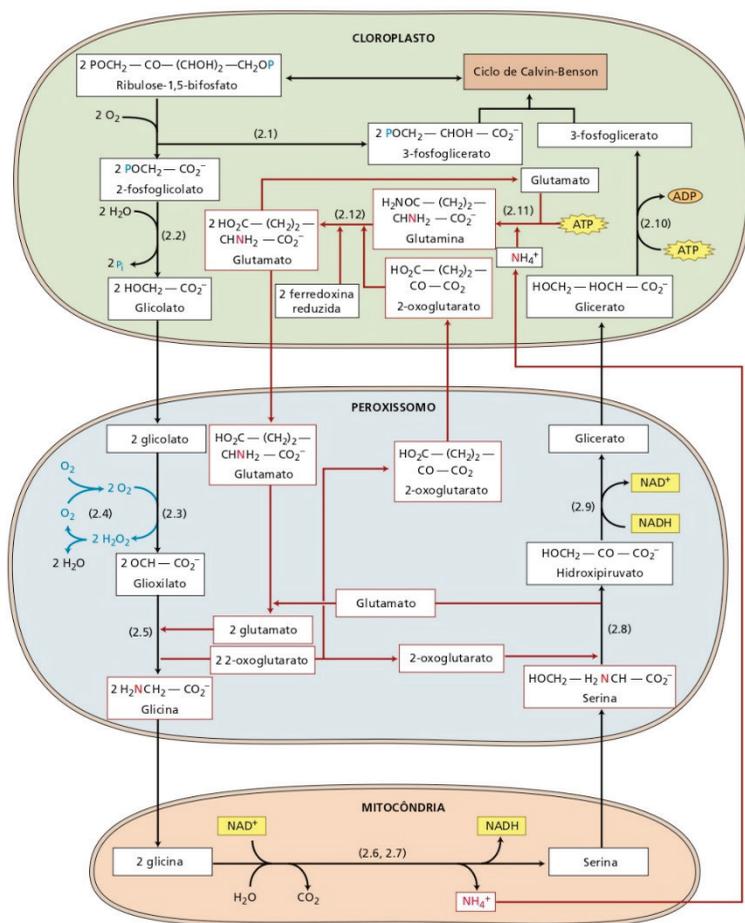


Figura 9.2. As principais reações do ciclo fotorespiratório, envolvendo a interação cooperativa de três organelas (Taiz e Zeiger, 2004).

9.3 Fotorrespiração e produtividade em plantas C₃ e C₄

Como vimos, a associação entre FS e FR, se esclarece em parte, com a descrição do processo de oxigenação do P-glicolato através da RUBISCO que apresenta afinidade pelos dois substratos. A oxidação do P-glicolato em presença de luz até a liberação de CO₂, constitui o processo de fotorrespiração. Na presença de 2% de O₂ não existe esta reação. A fotorrespiração tem como resultado líquido uma perda de energia, pois a oxidação do P-glicolato não transfere a energia para outros compostos, como por exemplo, o ADP.

Uma das características fisiológicas mais importantes que diferencia as plantas C₃ e C₄ é a ocorrência da perda de carbono simultaneamente à fotossíntese. A grande maioria das plantas cultivadas é do tipo C₃, cuja produção de matéria orgânica está limitada pela fotorrespiração. Exceção à regra se constitui a mandioca e o arroz, que apresentam uma produtividade relativamente alta, principalmente a mandioca, mesmo quando em condições desfavoráveis para outros cultivos. Supõe-se que seja uma planta intermediária, pois já existem evidências em sua cinética de incorporação do CO₂, uma vez que possui as duas enzimas (RUBISCO e PEP- case).

Como na FR há uma perda do CO₂, este fato acarreta, nas plantas C₃, uma produtividade menor que nas C₄. Este efeito negativo é visível quando se compara os dois processos nestas plantas (FS:FR), com uma relação de 70:30%, dependendo da idade da folha, condições climáticas, espécies, etc.

Sob condições naturais (21% de O₂ e 0,035% de CO₂ no ar, irradiação forte, temperatura entre 20-30°C), as plantas C₃ perdem imediatamente cerca de 20% ou em caso extremo, 50% do CO₂ adquirido fotosinteticamente, na forma de CO₂ fotorrespiratório. Nas plantas C₄, a fotorrespiração ocorre somente nas células da bainha do feixe (ou bainha vascular) e o CO₂ produzido é fixado novamente nas células do mesófilo, antes que saia das folhas, o que impede a perda de matéria seca durante a FR e torna possível a sua produção a uma taxa mais alta.

Assim, como o CO₂ é concentrado na bainha do feixe vascular, a RUBISCO trabalha com alta saturação de CO₂ em seu sítio ativo, já que a

descarboxilação do malato ou aspartato ocorre no local do ciclo de Calvin. Com essa concentração alta de CO_2 , a RUBISCO trabalha quase que exclusivamente como carboxilase. Por isso, nos livros geralmente dizem que a fotorrespiração nessas plantas não é detectada.

9.4 Fatores da FR

Intensidade luminosa – Aumento na intensidade luminosa aumenta a FR, pois aumenta a síntese de ATP, necessária à síntese de RuDP e P-glicolato.

Concentração de O_2 – Acima de 2% aumenta FR, pois aumenta a competitividade com o CO_2 na aceção da RUBISCO.

Temperatura – Aumento na temperatura eleva a FR, pois temperatura mais alta diminui a afinidade da enzima para CO_2 , enquanto varia pouco para o O_2 . Aumenta também o metabolismo respiratório mitocondrial (maior demanda de O_2).

Concentrações de CO_2 – A síntese de P-glicolato é reduzida em concentrações de CO_2 acima de 0,03% ou concentração de O_2 menor que 2%.

9.5 Ponto de compensação de CO_2 (PC)

É quando a quantidade de CO_2 assimilado se iguala à quantidade de CO_2 liberado, ou seja, quando a fotossíntese líquida é igual a 0. Quanto maior a temperatura maior o PC, pois requer mais CO_2 para lucrar na FS, já que tanto a respiração mitocondrial quanto a FR se intensifica com elevação da temperatura.

9.6 Características diferenciais

Algumas características diferenciais de plantas com distintos tipos de fixação de CO_2 são apresentadas; e, neste caso, comparando aquelas que fotorrespiram (C_3) e as que não apresentam este fenômeno de forma mensurável (C_4).

Quanto à fixação de CO_2 , depende da cinética enzimática. C_4 apresenta a PEP-case, com grande afinidade pelo CO_2 , Km (coeficiente de dissociação enzima-substrato) baixo (7 a 8 μg de CO_2), enquanto a C_3 utiliza a RUBISCO com preferência também para o substrato O_2 , apresenta Km em torno de 10 a 50 μg de CO_2 .

Anatomia foliar, a C_4 apresenta a estrutura Kranz ou células da bainha vascular (Figura 10.1), onde processa o ciclo de Calvin para a fixação do CO_2 .

Temperatura ótima para as plantas C_3 está em torno de $25^\circ C$, enquanto as plantas C_4 podem ter a fotossíntese otimizada acima dos $35^\circ C$. Em soja, a fotossíntese decresce rapidamente com o aumento da temperatura acima de $30^\circ C$, enquanto em milho a temperatura elevada entre 30 e $40^\circ C$ não inibe a fotossíntese.

Taxa de fotossíntese líquida em plantas C_3 está em torno de 20-30 mg de CO_2 $dm^{-2} hora^{-1}$, enquanto as plantas C_4 chegam a dobrar a taxa assimilatória líquida (40-60 mg de CO_2 $dm^{-2} hora^{-1}$).

Presença de peroxissomos é bem mais pronunciada nas plantas C_3 , uma vez que constitui um dos compartimentos da célula (oxidação do P-glicolato) no processo de fotorrespiração.

Uso eficiente da água (C_3 : 1/500; C_4 : 1/250 e CAM: 1/50), ou: taxa de fotossíntese/transpiração (CO_2 fixado/mol H_2O transpirada), sendo a recíproca do uso eficiente da água (UEA: 500; 250 e 50, respectivamente).

9.7 Por que a fotorrespiração?

A questão é interessante pelo fato de ser um processo que causa redução na produtividade líquida das plantas. Qual seria então a razão de sua existência? Seria um processo evolutivo ou as plantas C_3 estariam fadadas a desaparecer por pressão de seleção. Por que eliminar CO_2 sem nenhum benefício aparente à planta?

Tentativas de respostas a estas questões têm ocupado alguns pesquisadores e algumas hipóteses são sugeridas:

- A FR funcionaria como um mecanismo de dissipação de redutores fotossintéticos (NADPH) e proteção contra efeitos danosos da fotooxidação, em condições de baixa disponibilidade de CO_2 e alta irradiância.

Esta hipótese baseia-se no fato de que o consumo de ATP e

NADPH pode ocorrer tanto pela carboxilação como pela oxigenação de RuDP. Em ausência de CO_2 , a oxigenação de RuDP permite a atividade do ciclo de Calvin através do consumo de carboidratos armazenados (os quais são convertidos a RuDP) e pela refixação do CO_2 fotorrespiratório.

- b) A FR seria um mecanismo protetor do aparelho fotoquímico dos cloroplastos, no momento em que déficits hídricos determinam o fechamento dos estômatos, causando deficiência de CO_2 . A FR faria com que o CO_2 resultante circulasse internamente, sem ganho de matéria orgânica. Se a FR fosse totalmente abolida, as plantas consumiriam continuamente o CO_2 do ar, eliminaria o “efeito estufa” e abaixaria a temperatura ambiente.

Em resumo:

- a) A FR dissiparia energia acumulada na fase clara nas formas de ATP e NADPH;
- b) Reciclaria gases que poderiam tornar-se tóxicos como O_2 e NH_3 (na oxidação e na aminação do fosfoglicolato – PG);
- c) Recicla CO_2 quando em déficit hídrico (estômatos fechados), mantendo o funcionamento da máquina fotossintética;
- d) Aumenta o efeito estufa, com a maior liberação de CO_2 ; mantém a temperatura da terra;

Por outro lado:

- a) Aumenta o Ponto de Compensação de CO_2 , ficando mais difícil a fotossíntese compensar a respiração;
- b) Reduz a produtividade líquida das plantas [FS líquida = FS bruta – (Respiração + FR)], somente para as plantas C_3 .

9.8 Referências

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paul: Rima, 2000.531p.

LEHNINGER, A. L., NELSON, A. L., COX, M. M. *Princípios de Bioquímica*. 2 ed., São Paulo Sarvier. 1995. 839 p.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. *Plant physiology*. 4th edn. Wadsworth, Belmont. 1992.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. Trad. Eliane Romano Santarém... [et al.] – 3.ed. – Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

Capítulo 10 Fisiologia comparada de plantas C₃, C₄ e Cam

O impacto do ambiente sobre a fotossíntese é do interesse tanto de fisiologistas quanto de agrônomos. Do ponto de vista fisiológico, deseja-se compreender como a fotossíntese responde a fatores ambientais como luz, concentrações de CO₂ e temperatura. A dependência de processos fotossintéticos em relação ao ambiente é também importante para os agrônomos, pois a produtividade vegetal e, em consequência, o rendimento do cultivo depende muito das taxas fotossintéticas prevalentes em um ambiente dinâmico.

10.1 Introdução

A compreensão da dependência ambiental da fotossíntese por meio de algumas considerações fisiológicas e ecológicas envolvendo este processo nas espécies de plantas C₃, C₄ e CAM, torna-se necessário uma vez que, como visto em capítulos anteriores, a conversão da energia solar em energia química de compostos orgânicos é um processo complexo que inclui transporte de elétrons e metabolismo de carbono fotossintético em função de mudanças internas e externas.

Uma das características fisiológicas mais importantes que diferenciam as plantas pertencentes aos diferentes grupos de fixação de CO₂, além das correlações morfológicas, é a ocorrência de perdas de carbono pelas folhas simultaneamente à fotossíntese, ocasionando o processo da fotorrespiração, que diminui o rendimento líquido da fotossíntese.

Embora haja interesse de se inibir a fotorrespiração com o objetivo de aumentar a produtividade das plantas, é provável que outros efeitos colaterais, do ponto de vista fisisiológico, venham a se manifestar com prejuízos para o equilíbrio do ecossistema.

As exigências das plantas em nutrientes minerais e fatores do meio externo (luz, água, temperatura, entre outros) e interno (substâncias reguladoras, por exemplo) necessários para crescer e completar o seu ciclo de vida envolve interações complexas.

Assim, intensa atividade de pesquisa desenvolvida nos últimos anos mostrou que a capacidade fotossintética dos vários grupos de plantas difere em função de características específicas do ponto de vista fisiológico, anatômico e bioquímico.

10.2 Classificação quanto à cinética de fixação de CO₂

As plantas podem ser classificadas em três grupos distintos, quanto aos processos de absorção e utilização de CO₂ atmosférico.

Plantas C₃ – É o grupo mais numeroso. Adota o mecanismo proposto por Calvin, caminho da pentose-P para a assimilação do CO₂. Na maioria das plantas a ribulose-1,5-difosfato (RuDP), é o aceptor de CO₂, que é decisivo para a determinação do rendimento da reação de escuro da fotossíntese. A carboxilação é catalisada pela enzima RuDP-carboxilase/oxigenase (RUBISCO).

Plantas C₄ – Este grupo adota uma variação no processo, a qual permite dobrar as taxas fotossintéticas em relação à C₃. Kortschak-Hatch-Slack revelaram que em certas plantas, o primeiro composto estável formado na fixação do CO₂ era o ácido dicarboxílico oxaloacético (OAA), de quatro carbonos. Por isso, denominada via C₄. Nestas plantas a redução a carboidrato também ocorre pela via das C₃. Entretanto, a absorção e o processamento subsequente do CO₂ dar-se em dois tecidos, especialmente separados e anatomicamente distinguíveis. As enzimas PEPcase estão nas células mesofílicas e a RUBISCO nas células da bainha vascular. Esta compartimentalização de reações contribui para a maior eficiência do processo,

em função de menor distância entre o local de produção de carboidratos e os vasos do floema.

A enzima fosfoenolpiruvato carboxilase utiliza como substrato o HCO_3^- que não compete com O_2 , ou seja, a fotorrespiração é suprimida no mesófilo. Além disso, a PEP carboxilase tem elevada afinidade pelo substrato (HCO_3^- , $5\mu\text{M}$), o que a admite atuar mesmo em muito baixas concentrações do substrato. Essa grande afinidade permite que as plantas C_4 fotossintetizem com pequena abertura estomática e, conseqüentemente, com baixa perda de água. Uma consequência disso é que as plantas C_4 habitam ambientes com altas temperaturas e climas semiáridos (quentes e secos). Vale salientar que, como a RUBISCO é encontrada apenas nas células da bainha vascular, estas plantas, consomem menos nitrogênio do que as plantas C_3 .

Plantas CAM – O terceiro grupo é constituído, principalmente, por espécies suculentas de regiões desérticas, tais como as cactáceas e agaváceas. Estas plantas restringem a saída de água de seus tecidos durante o dia, fechando os estomas e contrariamente, às C_3 e C_4 , permitem a absorção de CO_2 à noite, acumulando o produto na forma de malato (estas plantas absorvem CO_2 através do PEP – via C_4) no vacúolo; este ácido, no período luminoso subsequente, libera o CO_2 que será utilizado no ciclo de Calvin para a produção de carboidratos (via C_3). O metabolismo é descrito como crassuláceo.

Plantas que adotam CAM podem ser obrigatórias ou facultativas. Nas primeiras, CAM é adotado sob quaisquer condições ambientais, enquanto nas facultativas o metabolismo CAM entra em ação quando existe limitação de água no solo (abacaxi).

Algumas características das plantas que adotam o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), permitem sua sobrevivência sob condições extremamente áridas, com valores de potencial de água no solo inferiores a $-8,0\text{ MPa}$, mantendo um potencial interno ao redor de $-1,5\text{ MPa}$, considerado como relativamente baixo em espécies C_3 e C_4 , sob condições de limitação de água. Em situações de seca extrema, plantas que adotam CAM

conseguem se isolar do solo, por meio do não funcionamento do sistema radicular. Após o restabelecimento do conteúdo de água no solo, as raízes crescem em questão de horas, permitindo após 24 horas a absorção de água e a transpiração. Outras características que explicam alta eficiência no controle de água por CAM são as baixas densidades estomáticas e a extraordinária resistência cuticular das superfícies das plantas (até 500 s cm^{-1}).

A importância prática do metabolismo CAM em culturas econômicas reside no fato do abacaxi e o sisal, entre outras plantas, pertencerem a este grupo de fixação fotossintética, de forma que, considerando a adaptação destas plantas em condições de aridez, mister se faz o incentivo de suas culturas nas regiões semiáridas do Brasil em particular no Nordeste brasileiro.

10.3 Fisiologia comparada C_3 C_4 e Cam

Um dos parâmetros mais importantes na diferenciação das plantas dos diferentes grupos fotossintéticos e em particular, das plantas C_3 e das C_4 refere-se à capacidade dos tecidos das espécies C_4 de concentrarem o CO_2 atmosférico nos sítios de produção de carboidratos, ou seja, nas células da bainha vascular (Figura 10.1).

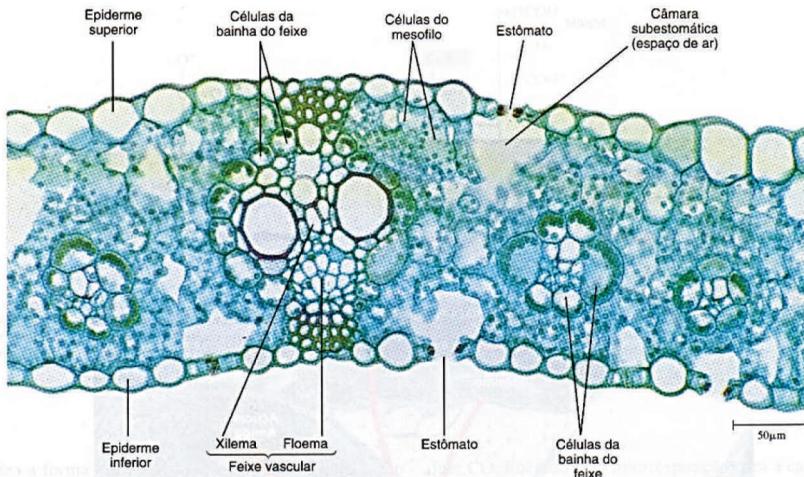
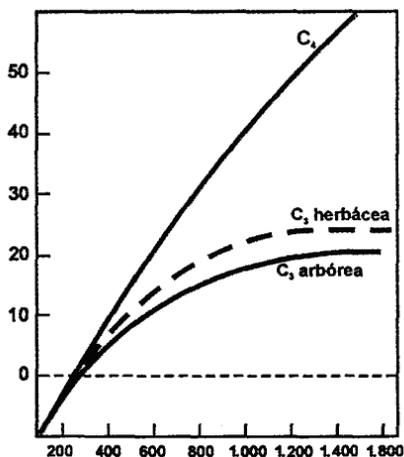


Figura 10.1 Transversal de uma folha que apresenta a anatomia Kranz (Zuffellato-Ribas, 2017).

Sabe-se que ambos os grupos de plantas apresentam o processo de fotossíntese ativa, se bem que com intensidades diferentes, sendo que as do tipo C_4 tem a capacidade de capturar o CO_2 no seu caminho em direção à atmosfera externa, pela reação da PEPcase, que mostra grande afinidade pelo gás carbônico (baixo valor do K_m). Dessa forma, as plantas C_4 não perdem CO_2 para atmosfera, e o sistema de descarboxilação do malato ou aspartato, que ocorre na bainha vascular, contribui para o aumento da concentração de CO_2 disponível no sítio da enzima RUBISCO, que funciona em baixas concentrações de CO_2 , de $60 \mu M$ ou mais. Nestas condições, a RUBCase apresenta máxima velocidade de reação, pois encontra-se em saturação do substrato, considerando um K_m de $20 \mu M$ de CO_2 (FERRI, 1985).

10.3.1 Resposta à luz varia com cada grupo de plantas, quanto a

- Intensidade ($cal\ dm^{-2}\ hora^{-1}$);
- Qualidade (comprimento de onda absorvido entre 400-700 nm);
- Duração (comprimento do dia, horas de luz ou fotoperíodo).



**Radiação fotossinteticamente ativa
irradiância ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)**

Figura 10.2 Variação da fotossíntese líquida de diferentes plantas, em resposta ao aumento da intensidade luminosa (Kerbaury, 2004).

Observa-se na Figura 10.2 a variação da fotossíntese em três espécies de plantas em função da intensidade luminosa, sendo que o milho, representando as plantas C_4 , mostra-se mais eficiente. Em geral, as plantas C_4 fazem fotossíntese tanto mais eficiente quanto mais elevada for a intensidade luminosa sem, portanto, apresentar uma saturação na assimilação do CO_2 , como ocorre nas plantas C_3 (soja, feijão, café e carvalho, entre outras) em condições de iluminação relativamente baixa ($1/3$ da intensidade luminosa máxima).

10.3.2 Disponibilidade de água

É fator determinante quanto às exigências de cada grupo, decrescendo das C_3 , que necessitam de cerca de 800 a 1000 litros de água para produzir um quilograma de matéria seca (L de H_2O kg de MS^{-1}). Para as C_4 são necessários de 200 a 400 L de H_2O kg de MS^{-1} e para as CAM, apenas 25 a 50 L de H_2O kg de MS^{-1} .

10.3.3 Translocação de fotossintatos

É bem mais eficiente em plantas que apresentam o metabolismo C_4 , uma vez que a fixação do carbono em compostos orgânicos ocorre nas células da bainha vascular, portanto, próximo ao sistema de transporte (vasos de floema e xilema).

10.3.4 Taxa fotossintética líquida

Decresce das plantas C_4 (não apresentam fotorrespiração mensurável) para as C_3 (apresenta fotorrespiração, sendo muito sensível a intensidade luminosa e a temperatura), tendo as plantas CAM como intermediárias (abrem os estômatos à noite).

10.3.5 Cinética enzimática

As plantas C_3 utilizam a RUBISCO, enquanto as C_4 e CAM utilizam a PEPCase e a RUBISCO, sendo que as C_4 em compartimentos diferentes (células do mesófilo e da bainha vascular) e as CAM em tempos diferentes (absorve CO_2 à noite e o incorpora durante o dia).

10.3.6 Temperatura

Associada com a resposta à iluminação, as plantas C_4 apresentam temperatura ótima para a fotossíntese mais elevada do que as espécies C_3 . Em soja, a fotossíntese líquida decresce rapidamente com a temperatura elevada acima de 30°C , enquanto em milho a temperatura entre 30 e 40°C não se mostra inibitória para a assimilação do CO_2 conforme mostra a Figura 10.3. Esses dados indicam que as plantas C_3 têm sua produtividade afetada quando se desenvolvem em habitat de alta irradiância e temperatura elevada, uma vez que intensifica os processos respiração e fotorrespiração.

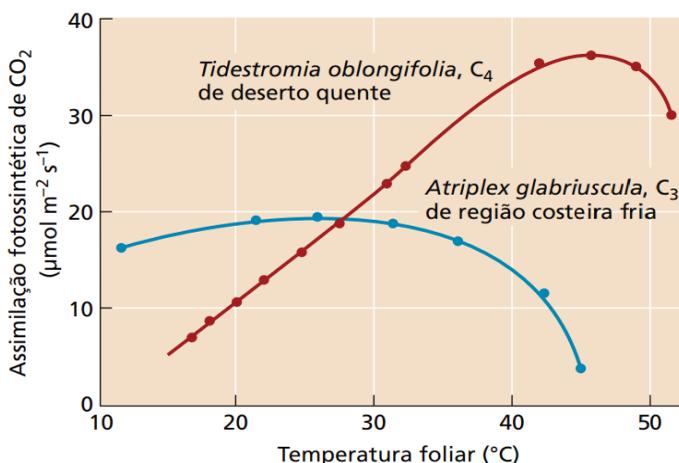


Figura 10.3 Efeito da temperatura sobre a fotossíntese líquida em planta C_4 e C_3 (Taiz e Zeiger, 2017).

10.3.7 Ponto de Compensação de CO_2

Este parâmetro refere-se à concentração de CO_2 da atmosfera na qual a troca do gás entre a folha e o ambiente atinge o ponto de equilíbrio, ou seja, quando a quantidade de CO_2 absorvido se iguala a quantidade de CO_2 liberado. Nestas condições, o valor da fotossíntese líquida [(fotossíntese absoluta) – (fotorrespiração + respiração)], é compensado pela fotorrespiração + respiração. O ponto de compensação de CO_2 varia com a espécie, com a intensidade de radiação, concentrações de O_2 e CO_2 , temperatura do ar, nutrição e idade da folha.

10.3.8 Ponto de Compensação Luminoso

Da mesma forma que o anterior, o ponto de compensação de luz é aquele em que há um exato equilíbrio entre a absorção e a liberação do CO_2 . O fluxo fotônico no qual folhas diferentes alcançam o ponto de compensação da luz varia conforme a espécie e com as condições de desenvolvimento (Figura 10.4 A). Uma das diferenças mais interessantes é encontrada entre plantas que crescem sob luz solar total e aquelas que crescem à sombra (Figura 10.4 B).

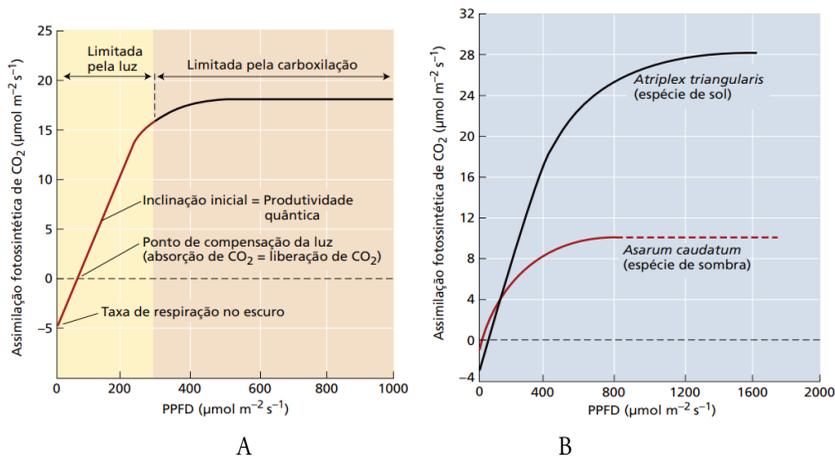


Figura 10.4 Ponto de compensação luminoso. (A) Curva de resposta à luz em folhas intactas sob fluxo de fotônico crescente, (B) Curva de resposta à luz da fixação fotossintética do carbono em plantas de sol e de sombra (Taiz e Zeiger, 2017).

Algumas características diferenciadoras de plantas, com diferentes tipos de fixação, podem ser observadas na Tabela 10.1 a seguir.

Tabela 10.1 Quadro comparativo entre as classes de plantas C₃, C₄ e CAM com diferentes vias de fixação do CO₂ (Adaptado de Osmond, 1978; Ferri, 1985; Larcher, 2000).

PLANTAS × PARÂMETROS	C ₃	C ₄	C A M
ANATOMIA FOLIAR	Mesófilo laminar. Ausência de bainha vascular, com cloroplasto parenquimáticos.	Mesófilo laminar. Presença de bainha vascular com cloroplastos (Anatomia "Kranz").	Mesófilo laminar. Células com grandes vacúolos.
CLOROPLASTOS	Granal	No mesófilo: granal na bainha: granal ou agranal.	Granal
CLOROFILAS: a/b	Cerca de 3:1	Cerca de 4:1	Cerca de 3:1
PONTO COMPENSAÇÃO CO₂	30 – 50 µL L ⁻¹ (alto)	<10 µL L ⁻¹ (baixo)	Luz: 0 – 200 µL L ⁻¹ Escuro: 5 µL L ⁻¹
ACCEPTOR PRIMÁRIO DE CO₂	Ribulose Bifosfato	Fosfoenolpiruvato	Na luz: RUBISCO No escuro: PEPcase
ENZIMA PRIMÁRIA DE CARBOXILAÇÃO	RUBISCO	PEP-carboxilase	RUBISCO na luz PEPcase no escuro
PRIMEIRO PRODUTO ESTÁVEL DA FOTOSSÍNTESE	ÁCIDOS C ₃ Ácido fosfoglicérico (PGA)	ÁCIDOS C ₄ (malato ou aspartato)	PGA na luz MALATO no escuro
EFEITO DEPRESSIVO DO O₂ (21%) NA FOTOSSÍNTESE	Inibição	Sem efeito	Inibição
LIBERAÇÃO DE CO₂ NA LUZ (FOTORRESPIRAÇÃO)	Sim; em torno de 25 a 30% da fotossíntese	Não mensurável	Não mensurável
FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA: FL = FB – (R + FR)	Baixa a alta: 15 – 35mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹	Alta a muito alta: 80mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹	Na luz: baixa No escuro: média
RELAÇÃO CO₂: ATP: NADPH	1: 3: 2	1: 5: 2	Na luz: 1: 3: 2 No escuro: 1: 5: 2
SATURAÇÃO DE LUZ DA FOTOSSÍNTESE	Nas intensidades intermediárias (1/3)	Não satura	Intermediárias e altas
REDISTRIBUIÇÃO DE ASSIMILADOS	Lenta	Rápida	Variável
PRODUÇÃO DE MATÉRIA SECA	Média	Alta	Baixa
TEMPERATURA ÓTIMA PARA A FOTOSSÍNTESE	25°C	35°C	30°C – 45°C

PLANTAS × PARÂMETROS	C ₃	C ₄	C A M
CONSUMO DE ÁGUA PARA PRODUÇÃO DE MATÉRIA SECA (L kg ⁻¹)	450 a 1000	250 a 350	Variável (25 – 50)
CONTEÚDO DE N NA FOLHA PARA ATINGIR FOTOSSÍNTESE MÁXIMA	6,5 – 7,5% MS	2,0 – 4,5% MS	–
HABITAT NATURAL (CLIMA) (Há exceções)	Temperado, equatorial e tropical (Dicotiledôneas e Monocotiledôneas)	Tropical e semiárido (Monocotiledônea e Dicotiledôneas)	Desertos e semiárido (Crassuláceas, cactos, abacaxi e orquídeas)
VELOCIDADE RELATIVA DA FOTORRESPIRAÇÃO	3 a 5 vezes mais que a respiração no escuro	10 vezes menor que a respiração no escuro	Difícil determinar
ABERTURA ESTOMÁTICA NA PRESENÇA DA LUZ	Grande	Pequena e média	Pequena ou nula
VELOCIDADE MÁXIMA DE CRESCIMENTO (g MS dm ⁻² dia ⁻¹)	0,5 – 2,0	4,0 – 5,0	0,015 – 0,02
TAXA DE TRANSPIRAÇÃO (g H ₂ O g MS ⁻¹)	450 – 950	250 – 350	Pouco conhecida, menor que C ₄ e C ₃
PRODUÇÃO MATÉRIA SECA (toneladas ha ⁻¹ ano ⁻¹)	22 ± 3,3	38 ± 16,9	Pouco conhecida
DESLOCAMENTO DOS PRODUTOS ASSIMILADOS	Lento	Rápido	Variável

10.4 Referências

- LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paulo. Ed. Rima, 2000. 531p.
- LEHNINGER, A. L., NELSON, A. L., COX, M. M. *Princípios de Bioquímica*. 2 ed., São Paulo Sarvier. 1995. 839 p.
- OSMOND, C. B. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annu Rev. Plant Physiol.* 29: 379-414. 1978.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. *Plant physiology*. 4th edn. Wadsworth, Belmont. 1992. 540p.
- TAIZ, L... [et al.]. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal* [recurso eletrônico] /; tradução: Alexandra Antunes Mastroberti ... et al.]; revisão técnica: Paulo Luiz de Oliveira. – 6. ed. – Porto Alegre: Artmed, 2017.

Capítulo 11 Translocação de solutos orgânicos

Ellen Rayssa Oliveira¹
Clovis Pereira Peixoto²

11.1 Introdução

A evolução das plantas terrestres, a partir de plantas aquáticas, criou inicialmente uma série de novos problemas, muitos deles relacionados com a aquisição e retenção de água. Em resposta a essas pressões ambientais, as plantas desenvolveram raízes e folhas. As raízes passaram a desempenhar o papel de fixação das plantas, além de realizar a absorção de água e nutrientes do solo. Já, as folhas, permitiram a absorção de luz e a realização das trocas gasosas. Conforme as plantas cresciam, as raízes e folhas se tornaram cada vez mais separadas umas das outras. Assim, para realizar transporte à longa distância os sistemas evoluíram, permitindo a eficiente troca de produtos de absorção e de assimilação entre as raízes e a parte aérea (FILHO et. al, 2007).

Como sabemos, o xilema é o tecido responsável por transportar água e sais minerais absorvidos pelas raízes para a parte aérea da planta, enquanto no floema ocorre o transporte dos produtos da fotossíntese, realizada pelas folhas maduras, para áreas de crescimento e armazenamento, como por exemplo as raízes, folhas e frutos jovens.

¹ Graduanda em Agronomia/Grupo de Pesquisa MaPENeo/CCAAB/UFRB

² Professor Titular/CCAAB/UFRB.

11.2 Vias de translocação

O floema, assim como o xilema, é uma rota de transporte de longa distância, geralmente encontrado na parte externa de tecidos vasculares. O floema primário encontra-se externamente ao procâmbio e nas espécies de plantas que apresentam crescimento secundário, o floema secundário desenvolve-se externamente ao câmbio vascular. As células do floema que translocam açúcares e outras substâncias orgânicas e inorgânicas são conhecidas como “elementos crivados”. Este termo é amplo e inclui os elementos de tubo crivado, altamente diferenciados típicos das angiospermas e também as células crivadas, encontradas em gimnospermas. Além disto, o floema contém as células companheiras e as células parenquimáticas, responsáveis por armazenar e liberar moléculas nutritivas. Em algumas situações, o floema também apresenta fibras e esclereides (para proteção e sustentação do floema) e laticíferos (células que contêm látex).

Entretanto, apenas os elementos crivados participam diretamente no processo de translocação. Os elementos crivados maduros são células vivas que não apresentam muitas estruturas geralmente encontradas nas demais células. (Figura 11.1). Por exemplo, os elementos crivados perdem seu núcleo e tonoplasto durante o desenvolvimento. Além disso, microfilamentos, microtúbulos, complexo de Golgi e ribossomos também estão ausentes nestas células maduras. Estas mantêm a membrana plasmática e algumas organelas em menor número (mitocôndrias, plastídios, retículo endoplasmático). As paredes celulares não são lignificadas, embora possam apresentar um espessamento em alguns casos. Desta forma, os elementos crivados são diferentes dos elementos traqueais do xilema, os quais são mortos na maturidade, não possuem membrana plasmática e apresentam parede celular secundária lignificada. Vale ressaltar que o xilema está quase sempre submetido a uma forte tensão, exigindo que suas paredes sejam rígidas (FILHO et. al, 2007).

Entre os elementos de tubos crivados encontram-se paredes terminais com placas crivadas e paredes laterais com áreas crivadas, que são canais abertos para transporte. A membrana plasmática de um elemento de tubo

crivado é contínua com a do tubo seguinte. Cada elemento está associado a uma ou mais células companheiras, responsáveis por algumas das funções metabólicas essenciais que são reduzidas ou perdidas no decorrer da diferenciação dos elementos de tubo crivado.

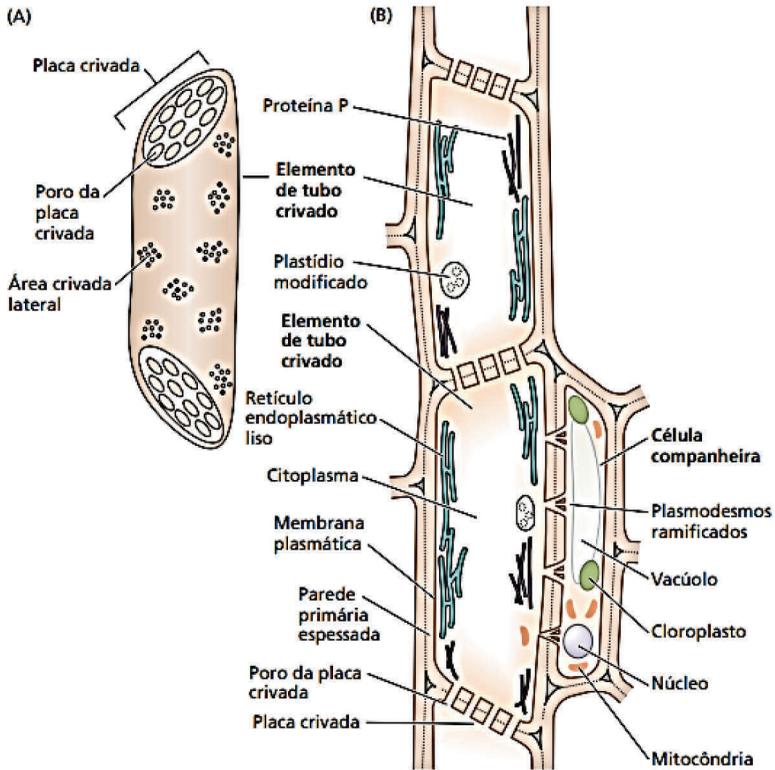


Figura 11.1 Esquema de elementos crivados maduros. Placas crivadas e as áreas crivadas laterais (A). Tubo crivado, formado pela união de dois elementos de tubo crivado (B) (Taiz e Zeiger, 2017).

11.3 Padrões de translocação: da fonte para o dreno

No floema, as substâncias não são translocadas em apenas uma direção e a translocação não é determinada pela gravidade. As substâncias são translocadas das áreas de produção, chamadas de fontes, para as áreas de metabolismo ou armazenamento, denominadas drenos.

As fontes englobam os órgãos exportadores de fotoassimilados. Este termo refere-se aos produtos oriundos do processo fotossintético, geralmente as folhas maduras ou órgãos de reserva responsável por exportar substâncias em algumas fases de seu desenvolvimento, como por exemplo as sementes ao longo do processo de germinação, que transloca e metaboliza as substâncias acumuladas no endosperma ou cotilédones para o eixo embrionário em crescimento. Órgãos subterrâneos, como tubérculos, bulbos, rizomas e raízes tuberosas, também podem ser consideradas fontes durante a fase de exportação.

São designados drenos, os órgãos não fotossintéticos das plantas e aqueles que produzem uma quantidade de fotoassimilados insuficiente para o seu crescimento ou necessidade de reserva. Alguns exemplos de tecidos drenos são, os órgãos de armazenamento, raízes, frutos em desenvolvimento e folhas imaturas, que importam carboidratos para o seu desenvolvimento.

De modo geral, folhas jovens se comportam como dreno. Seguida por uma fase de transição e posteriormente, passam a comportar-se como fonte. Nas eudicotiledôneas tem sido observado que a folha começa seu desenvolvimento como dreno, quando atinge em torno de 25% da sua expansão, entra numa fase de transição dreno/fonte. Finalmente, quando ela atinge de 40 a 50% da sua expansão, termina a fase de transição e a folha se torna uma fonte de fotoassimilados.

Nem todos os drenos são igualmente supridos por todas as folhas fontes da planta. Na realidade, certas fontes suprem preferencialmente alguns drenos específicos, dependendo de fatores como proximidade, conexão vascular e desenvolvimento da planta.

Proximidade – Geralmente, as fontes translocam as substâncias para os drenos mais próximos. Por exemplo, as folhas maduras da parte superior transportam fotoassimilados para a região de crescimento da parte aérea e folhas imaturas, enquanto as folhas maduras da parte inferior suprem predominantemente o sistema radicular. No entanto, isto pode ser flexível, ou seja, remoção das folhas maduras da parte inferior força a translocação de assimilados para as raízes a partir das folhas maduras da parte superior.

Conexão vascular – As fontes translocam os assimilados de forma preferencial aos drenos que possuam conexão direta.

Desenvolvimento da Planta – Durante a fase de crescimento vegetativo da planta, as raízes e ápices da parte aérea são os principais drenos. Na fase reprodutiva, os frutos se tornam os drenos dominantes.

11.4 Materiais translocados no floema

A água é substância transportada em maior abundância no floema. Dissolvidos na água encontram-se os solutos a serem translocados, incluindo principalmente os carboidratos, e também ácidos orgânicos e aminoácidos, especialmente glutamato, aspartato e suas amidas, glutamina e asparagina, além de alguns compostos secundários. Os níveis de aminoácidos e ácidos orgânicos são variáveis e, em geral, bem menores que os de carboidratos. Estes são os solutos mais importantes e em maior concentração encontrados no floema (Tabela 11.1), o açúcar mais frequentemente translocado nos elementos crivados é a sacarose. Além da sacarose, em algumas famílias de plantas, o floema também transloca outros açúcares não redutores (pois são menos reativos), tais como: rafinose (sacarose + galactose), estaquiase (sacarose + 2 galactoses) e verbascose (sacarose + 3 galactoses).

Tabela 11.1 Composição da seiva do floema de mamona (*Ricinus communis*).

Componente	Concentração (mg mL ⁻¹)
Açúcares	80-106
Aminoácidos	5,2
Ácidos orgânicos	2-3,2
Proteína	1,45-2,2
Potássio	2,3-4,4
Cloreto	0,355-0,675
Fosfato	0,35-0,55
Magnésio	0,109-0,122

Fonte: Taiz e Zeiger, 2017.

Quase todos os fitohormônios (auxinas, citocininas, giberelinas e ácido abscísico) são encontrados no floema. Também tem sido observada a presença de nucleotídeos fosfatos e de proteínas. Entre os solutos inorgânicos, K^+ , Mg^{2+} , HPO_4^{2-} e Cl^- são móveis no floema. Em contraste, nitrogênio na forma de NO_3^- , Ca^{2+} , SO_4^{2-} e Fe^{2+} são quase completamente excluídos do floema.

11.5 Carregamento do floema

Na primeira etapa, as trioses-fosfato formadas na fotossíntese durante o dia precisam, primeiramente, ser transportadas do cloroplasto para o citosol, onde são convertidos em sacarose. Durante a noite, o carbono do amido estocado nos cloroplastos é liberado, inicialmente na forma de maltose, sendo convertido em sacarose. Na segunda etapa, a sacarose se move das células do mesofilo para as células vizinhas do elemento crivado. Este transporte, referido como transporte à curta distância, pode ocorrer em sua totalidade pelo simplasto, via plasmodesmas, ou também, pode ocorrer parte via simplasto e parte via apoplasto (Figura 11.2). O modo de carregamento irá depender da espécie vegetal. Na terceira etapa, os açúcares são transportados para os elementos de tubo crivado e células companheiras, onde irão se apresentar em concentração mais elevada do que no mesofilo. Esta absorção pode ocorrer via plasmodesma (simplasto) ou, no caso da via apoplástica, por meio de um simporte sacarose- H^+ na membrana plasmática (Figura 11.3).

Uma vez no floema, a sacarose e outros solutos são translocados da fonte, um processo conhecido como exportação. Refere-se a translocação através do sistema vascular, da fonte para o dreno, como transporte à longa distância. Vale ressaltar que, outras substâncias, como por exemplo, ácidos orgânicos e hormônios vegetais, também podem ser encontradas no floema, em concentrações menores do que os carboidratos. Tais substâncias devem ser absorvidas diretamente pelos elementos crivados e células companheiras, via difusão pelo simplasto ou por transporte passivo através da membrana.

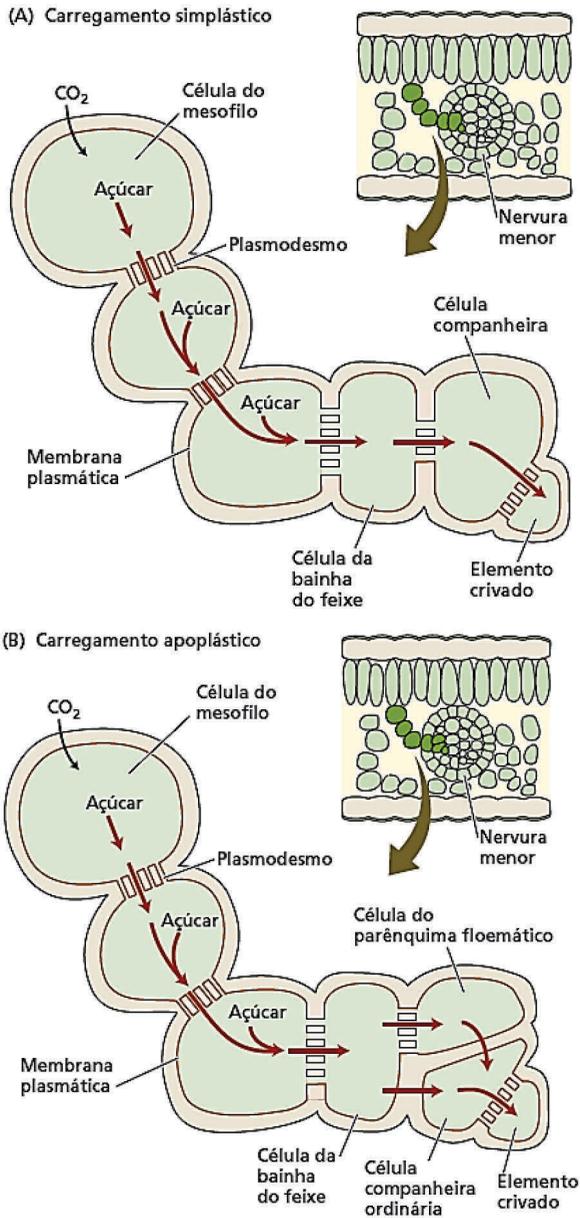


Figura 11.2 Rotas de carregamento do floema. Carregamento simplástico (A). Carregamento apoplástico (B) (Taiz e Zeiger, 2017).

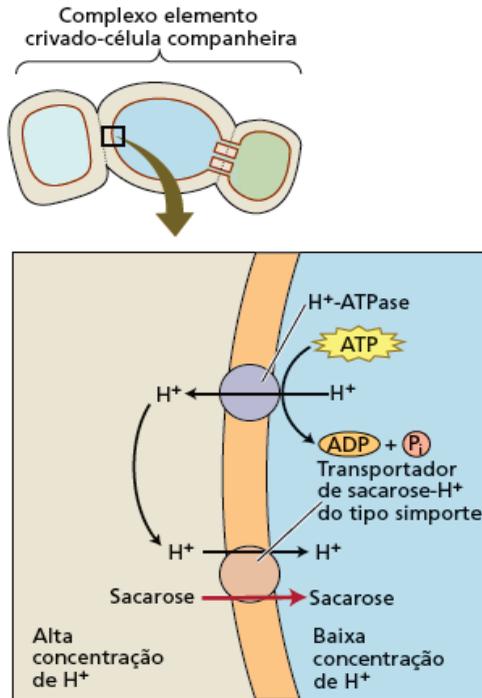


Figura 11.3 Transporte de sacarose no carregamento apoplástico do elemento crivado (Taiz e Zeiger, 2017).

11.6 Descarregamento do floema

Pode-se afirmar que os eventos que ocorrem no tecido dreno são simplesmente o inverso das etapas na fonte. Dá-se o nome de importação ao transporte de uma substância para dentro de órgãos drenos (como raízes, tubérculos e frutos). Nesse processo ocorrem as seguintes etapas:

Descarregamento do elemento crivado

Nesta etapa os açúcares importados deixam os elementos crivados do órgão dreno. Este descarregamento se dá de duas maneiras, por meio do simplasto, via plasmodesmata, ou apoplasto, quando a substância utiliza essa via até o local de armazenamento e, ou utilização. A forma de descarregamento, via simplasto ou apoplasto, irá variar de acordo com o órgão dreno e também com a espécie vegetal.

Transporte à curta distância

Quando o descarregamento ocorre via simplasto, através dos plasmodesmas, os carboidratos movem-se até as células receptoras. Uma vez nas células do dreno, a sacarose tanto pode ser metabolizada no citosol ou então armazenada no vacúolo. Quando o descarregamento é apoplástico, no entanto, existe uma oportunidade adicional para que ocorram mudanças metabólicas. A sacarose, por exemplo, em uma reação catalisada pela enzima invertase, pode ser convertida para glicose e frutose no apoplasto. Neste caso, os monossacarídeos poderiam entrar na célula dreno por meio de transportadores específicos.

Metabolismo ou Armazenamento

Uma vez na célula dreno, os solutos podem ser metabolizados ou armazenados. O metabolismo pode incluir produção de energia (respiração) ou então o fornecimento de esqueletos de carbono (também associado à respiração) para vias metabólicas relacionadas com o crescimento do tecido. O armazenamento ocorre principalmente em sementes, frutos e muitos órgãos subterrâneos. O soluto pode ser armazenado como tal ou pode ser convertido para outra forma de armazenamento. Em muitos tecidos, por exemplo, raízes tuberosas e tubérculos, a sacarose pode ser convertida para amido, o qual é armazenado nos amiloplastos (FERREIRA, 1992).

11.7 Translocação no floema

Atualmente, o modelo mais aceito para explicar a translocação de solutos no floema é o modelo de fluxo de pressão, proposto inicialmente em 1930 por Ernst Münch. Este modelo ilustra a translocação no floema como um fluxo de solução (fluxo de massa) orientado por um gradiente de pressão formado osmoticamente entre a fonte e o dreno (Figura 11.4).

O gradiente de pressão é estabelecido devido ao carregamento do floema na fonte e o descarregamento do floema no dreno.

Nos tecidos-fonte, ocorre o acúmulo de açúcares nos elementos crivados, de modo que provoca uma redução no potencial osmótico (Ψ_s) e conseqüentemente, ocasiona uma queda acentuada no potencial hídrico (Ψ_w)

do elemento de tubo crivado. Dessa forma, a água presente no xilema é translocada para os elementos crivados e causa o aumento da pressão de turgor (Ψ_p), em resposta ao gradiente de potencial hídrico estabelecido.

No dreno, a saída de solutos no descarregamento do floema acarreta um aumento no potencial osmótico (Ψ_s) e, portanto, um aumento no potencial hídrico (Ψ_w) do floema devido a menor concentração de açúcar nos elementos crivados.

Como o potencial hídrico do floema se torna mais elevado do que no xilema, a água tende a sair do floema em resposta a esse gradiente de potencial formado, o que causa uma redução na pressão de turgor nos elementos crivados do dreno.

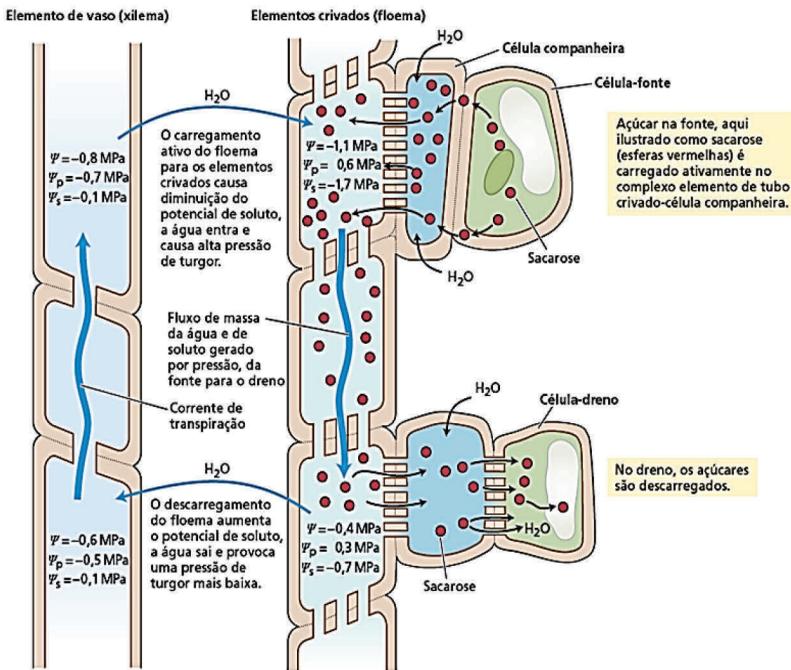


Figura 11.4 Esquema do modelo de fluxo de pressão (Taiz e Zeiger, 2017).

Sendo assim, pode-se observar que ocorre um aumento no potencial pressão nos elementos de tubo crivado do tecido fonte e uma redução no

potencial pressão nos elementos de tubo crivado do tecido dreno. Portanto, o movimento da solução na translocação à longa distância é impulsionado pelo gradiente de pressão e não pelo gradiente de potencial hídrico. Trata-se de um fluxo passivo (fluxo em massa) que, no entanto, é dependente dos transportes ativos à curta distância, relacionados no carregamento e descarregamento do floema.

11.8 Alocação e partição de fotoassimilados

A quantidade total de carbono fixado disponível para a folha é determinada pela taxa fotossintética. No entanto, a porção de carbono fixado disponível para translocação está sujeito aos posteriores eventos metabólicos. Designa-se alocação, a regulação da distribuição do carbono fixado em várias rotas metabólicas.

O carbono que está fixado nos tecidos fonte pode ser utilizado para armazenamento, metabolismo e transporte.

Produção dos compostos de reserva: Sabe-se que o amido é a forma primária de armazenamento utilizada para translocação durante a noite na maioria das espécies vegetais, sendo sintetizado e armazenado nos cloroplastos. Durante a noite, o amido é degradado e translocado para os drenos ou metabolizado na própria folha.

Utilização no metabolismo: O carbono fixado por ser consumido de modo a suprir as necessidades energéticas da célula, bem como prover esqueletos de carbono para a produção de outros compostos necessários à célula.

Síntese dos compostos transportados: O carbono fixado também pode ser incorporado em açúcares de transporte para serem exportados para os mais diversos drenos. Além disso, uma quantidade do açúcar de transporte pode ser momentaneamente estocada no vacúolo.

Nas plantas, os feixes vasculares constituem um sistema que conduz o fluxo de fotoassimilados para vários drenos: folhas jovens, caules, raízes, frutos e sementes. A possibilidade de o tecido dreno competir por assimilados que estão sendo exportados pela fonte está relacionada com a capacidade que o mesmo apresenta para estocar ou metabolizar o açúcar importado. Tal competição define a distribuição de substâncias de transporte entre os diversos tecidos drenos da planta. A esta distribuição desigual de fotoassimilados dá-se o nome de partição (TAIZ et al., 2017).

Diversos estudos relacionados com a translocação de solutos apontam que a capacidade do dreno para mobilizar fotoassimilados, ou seja, a força do dreno, é dependente de dois fatores: o tamanho do dreno e a atividade do dreno. A atividade do dreno é a taxa de absorção de assimilados por unidade de peso do tecido dreno; o tamanho é o peso total do dreno.

O padrão de crescimento da planta é determinado pela partição, de modo que haja um equilíbrio entre o crescimento da parte aérea (responsável pela atividade fotossintética) e o da raiz (responsável pela absorção de água e nutrientes minerais). Por exemplo, plantas que crescem sob deficiência hídrica ou mineral, geralmente, apresentam menor relação parte aérea/raízes do que plantas crescendo sob condições normais. Neste caso, maior quantidade de fotoassimilados é translocada para o sistema radicular, propiciando o seu crescimento, sendo necessário para que a planta se adapte à deficiência hídrica. As modificações na distribuição de fotoassimilados apontam a existência de um nível de controle adicional entre as áreas de suprimento (fontes) e de demanda (drenos).

A compreensão acerca da partição de nutrientes pode oportunizar a seleção e o melhoramento de variedades que apresentem maiores taxas de exportação de fotoassimilados e outros solutos através do floema para porções úteis (frutos, sementes, tubérculos, raízes tuberosas, etc.) da planta.

11.9 Referências

TAIZ, L... [et al.]. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal* [recurso eletrônico] /; tradução: Alexandra Antunes Mastroberti ... et al.]; revisão técnica: Paulo Luiz de Oliveira. – 6. ed. – Porto Alegre: Artmed, 2017.

FERREIRA, L. G. R. *Fisiologia Vegetal: relações hídricas*. Fortaleza, EUFC, 1992. 138p.

FILHO, J. E. PINHEIRO, C. B. LACERDA, C. F. de (Coord.). *Fisiologia vegetal*. Apostila do Curso de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal do Ceará, 2007.

Capítulo 12 Respiração e metabolismo

12.1 Bioquímica da respiração

A fotossíntese fornece as unidades orgânicas básicas das quais dependem as plantas e quase todos os tipos de vida. Com seu metabolismo de carbono associado, a respiração libera de maneira controlada a energia armazenada nos compostos de carbono para uso celular. Ao mesmo tempo gera muitos precursores de carbono para a biossíntese.

A respiração aeróbica (que exige oxigênio) é comum a quase todos os organismos eucarióticos, e, em linhas gerais, o processo respiratório em plantas é similar àquele encontrado em animais e eucarióticos inferiores. No entanto, alguns aspectos específicos da respiração vegetal distinguem-na da equivalente animal. Respiração aeróbica é o processo biológico pelo qual, compostos orgânicos reduzidos são mobilizados e subsequentemente oxidados de maneira controlada. Durante a respiração, a energia livre é liberada e transitoriamente armazenada em um composto, ATP, o qual pode ser prontamente utilizado para a manutenção e o desenvolvimento da planta.

Em geral, uma série de reações celulares que convergem a uma síntese ou a lise dos compostos orgânicos, chama-se *via* metabólica. Quando síntese se chama anabolismo e quando lise, catabolismo, como, por exemplo, à fotossíntese que consome energia e a respiração, que libera energia.

A glicose é comumente citada como substrato para a respiração. Contudo, em uma célula vegetal em funcionamento, o carbono reduzido é derivado de fontes como o dissacarídeo sacarose, hexoses fosfato e trioses fosfato proveniente da degradação do amido e da fotossíntese; ele pode ser derivado também de polímeros contendo frutose (frutanas) e outros açúcares, assim como de lípidos (principalmente triacilgliceróis) de ácidos orgânicos e, ocasionalmente, de proteínas.

12.2 Conceito e Importância

Para a manutenção da vida os organismos vivos possuem a habilidade de transformar a energia de uma forma em outra. As plantas, através da fotossíntese, são capazes de transformar a energia luminosa em energia química, armazenada em carboidratos, lipídios e outros compostos. Portanto, partindo de componentes simples, de alto valor entrópico (H_2O e CO_2) utilizando a energia solar, as plantas produzem moléculas complexas, como os carboidratos, lipídios, que tem baixa entropia. Posteriormente, estes compostos são oxidados em CO_2 e H_2O e, nestas reações de oxidação é liberada energia, sendo parte como calor e parte transformada em energia química, principalmente na forma de ATP.

A oxidação destes compostos para a produção de energia é chamada de respiração. Sendo um processo no qual a energia armazenada na fotossíntese é liberada na forma de ATP, tornando-se disponível para as necessidades energéticas das células. Entretanto, a quantidade de energia contida num composto tal como a glicose, não é liberada toda de uma só vez e sim lentamente, através de uma série de reações mediadas por enzimas. À primeira vista pode-se imaginar que a respiração tem como função única à produção de energia. Na realidade é um processo complexo, envolvendo uma série de reações que não só produzem energia, mas também compostos intermediários imprescindíveis para a produção de aminoácidos, esteroides, DNA, entre outros.

Em resumo, a respiração forma muitos compostos reativos importantes, liberando energia sob forma utilizável (ATP) para as necessidades imediatas das células e na forma de calor, importante para a manutenção da temperatura animal.

12.3 Principais substratos

Principais substratos são os carboidratos, os lipídios e as proteínas numa ordem de preferência (Figura 12.1). Estes compostos complexos sofrem reações enzimáticas e chegam a compostos mais simples (sacarose,

glicose, ácidos graxos e aminoácidos). Os carboidratos são os mais importantes, tendo como substância básica a glicose. Para se degradar completamente, esta molécula exige três fases: a glicólise, o ciclo de Krebs e cadeia de transportes de elétrons.

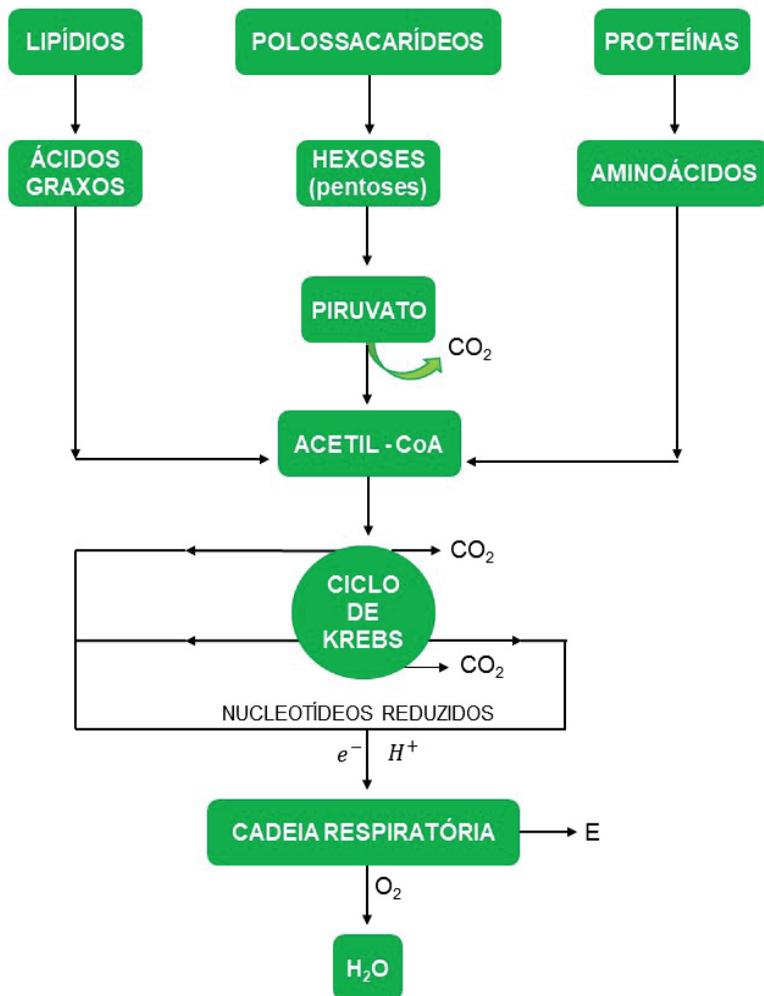


Figura 12.1 Visão geral da respiração. Os substratos para a respiração são gerados por outros processos celulares e entram nas rotas respiratórias (Adaptado de Ferri, 1985).

12.4 Fases da respiração glicolítica

Glicólise – Nesta fase a molécula de glicose é fragmentada em duas moléculas de ácido pirúvico ($\text{H}_3\text{COCO}_2\text{H}$), consumindo 2 ATP, produzindo 4 ATP (ao nível de substrato, por que envolve a transferência direta de um grupo fosfato da molécula substrato para o ADP) e 2 moles de NADH, que via de regra vão ser oxidados na cadeia de transporte de elétrons e gerar quatro ATP, pois é extramitocondrial e tem menor valor de hidrólise (2 ATP cada um). Mais recentemente, considera-se apenas 1,5 ATP, gerando três ATP. Ocorre no citossol (matriz citoplasmática) e independe de oxigênio. Pode ser dividida em dois eventos: conversão da glicose em frutose-1,6-difosfato e cisão desta em dois compostos ou moléculas de 3 carbonos (GAP e DHAP), que acabarão convertidos em ácido pirúvico. Nas diversas etapas, várias enzimas participam do processo: hidrolíticas, aldolases, isomerases, desidrogenases, quinases (ATP), mutases, hidrolases (desidratação). Considera-se que o NADH tem valor de hidrólise correspondente a três ATP, embora dados mais recentes demonstrem que são 2,5 ATP. Entretanto o produzido extramitocondrial, teria apenas 2 ATP (ou 1,5 ATP), pois gastaria 1 ATP para entrar na organela, portanto com valor de hidrólise igual ao FADH (2ATP, ou melhor, 1,5 ATP). A entrada de Pi é importante, pois vai gerar ATP.

Resumindo: Amido \rightarrow (hidrolases) \rightarrow hexoses \rightarrow glicose \rightarrow (+ATP) \rightarrow glicose-P \rightarrow frutose-P (+ATP) \rightarrow frutose DP \rightarrow GAP + DHAP \leftrightarrow GAP (+Pi -NADH) \rightarrow DGAP (-ATP) \rightarrow PGA-3 \rightarrow PGA-2 \rightarrow PEP (-ATP) \rightarrow Piruvato.

Ciclo de Krebs (CK) – Para que o piruvato formado na glicólise (citosol) seja utilizado na respiração aeróbica é necessário que ele seja transportado para a matriz mitocondrial. Assim, numa fase intermediária entre a glicólise e o ciclo de Krebs, acontece uma fase de preparação, onde ocorre a descarboxilação do ácido pirúvico, que deixa um radical *acetil* e que se combina a um complexo multienzimático chamado *CoA* (formado pela vitamina A e outros co-fatores), havendo a formação de um complexo – o acetil coenzima A (*Ac-CoA*), que ocorre nas membranas mitocondriais. Na matriz mitocondrial o piruvato é oxidativamente descarboxilado pela enzima desidrogenase do piruvato e produz NADH, CO_2 e acetil-CoA. Mitocondria – é organela onde ocorrem o CK e a cadeia de transporte de

elétrons (CTE), considerada a casa de força da célula. Essa organela possui duas membranas, uma externa (sem invaginação) e outra interna que se apresenta completamente invaginada, formando as cristas mitocondriais. A fase aquosa contida dentro da membrana interna é conhecida como matriz mitocondrial e a região entre as duas membranas é conhecida como espaço intermembranar. Estes compartimentos possuem composições diferentes, consequência dos diferentes graus de permeabilidade das membranas externa e interna.

Dando início ao ciclo de Krebs, também chamado ciclo do ácido tricarbílico, o *Ac-Coa*, combina-se com o ácido oxalacético (dicarboxílico) e forma o ácido cítrico (tricarboxílico), que depois passa a isocítrico e mais tarde a cetoglutárico (precursor de aminoácidos). Este, forma o complexo succinil-CoA, que é desidrogenado formando o ácido fumárico, que perde íons hidrogênicos e forma o ácido málico, que no final do ciclo regenera o oxalacético (OAA).

Deste ciclo destaca-se a eliminação de 2 moles de CO_2 , 8H^+ (que são aceptados pelos nucleotídeos NAD e FAD^- são receptores ou doadores de elétrons, a depender da reação), 3 moles de NADH, 1 mol de FADH e uma molécula de GTP (ATP) para cada molécula de piruvato oxidada. Além de vários compostos intermediários precursores de aminoácidos, vitaminas e outros ácidos orgânicos.

Este ciclo é tido como responsável pela manutenção da vida das plantas no escuro, pois utiliza as substâncias de reservas acumuladas durante o dia, através da fotossíntese, para a biossíntese de compostos celulares.

Cadeia de transporte de elétrons (CTE) – Também chamada cadeia respiratória, é um sistema transportador de elétrons constituído por uma série de citocromos, moléculas envolvidas com o transporte de elétrons, nas quais um átomo de *Fe* encontra-se ligado a um anel porfirínico (é o ferro quem combina com os elétrons: Fe^{+2} a Fe^{+3}). As cadeias citocromicas, capazes de transferir elétrons em um nível descendente de energia, se encontram tanto na mitocôndria (fosforilação oxidativa), como nos cloplastos (fotofosforilação acíclica e cíclica).

Os íons hidrogênicos dos nucleotídeos NADH e FADH produzidos na glicólise e no ciclo de Krebs, são removidos e transportados na cadeia

de transporte de elétrons até combinar com 2 elétrons e $\frac{1}{2}$ mol de O_2 e formar H_2O . Este transporte se dá por um potencial de oxirredução descendente e à medida que prossegue a oxirredução dos citocromos, vai diminuindo a energia de um para o outro, sendo que a energia liberada é armazenada na forma de ATP (fosforilação oxidativa), diferente da que ocorre na glicólise (ao nível de substrato).

12.5 Balanço energético

Considerando que são consumidos 2 ATP para fosforilar a glicose e a frutose (FDP) e formados 2ATP (DPGA para PGA e de PEP para Piruvato) por molécula de triose (como são duas, produz 4 ATP), totalizando um saldo de 2 ATP. Como é formada uma molécula de NADH [de GAP (entra Pi e reduz NAD) para DGAP] por triose, estas vão ser oxidadas na CTE, onde deverá produzir 2 ATP ou 1,5 ATP cada uma (NADH extra mitocondrial). No ciclo de Krebs são produzidos 3 NADH, 1 FADH e 1 GTP (ATP) por volta no ciclo. Cada NADH produzirá 3 ATP ou 2,5 ATP x 2 trioses e cada FADH produzirão 2 ATP ou 1,5 ATP, além de 1 GTP para cada triose, totalizando 24 ATP (ou 20 ATP). Na fase de preparação (forma o complexo Ac-CoA) também é produzido um NADH, na descarboxilação do piruvato a acetil, que formará também, 3 ou 2,5 ATP (x2), na cadeia respiratória. Sendo 4 ou 3 ATP provenientes da glicólise, 6 ou 5 ATP da formação do Ac-CoA e 24 ou 20 ATP do ciclo de Krebs, totalizam 36 ATP ou 30 ATP (considerando a energia de hidrólise de cada NADH extra mitocondrial de 1,5 ATP).

Portanto, dependendo da fonte consultada (referências mais antigas ou mais atuais), pode-se ter um balanço diferente. Entretanto, qualquer que seja o saldo em ATP, o processo mostra-se muito eficiente, uma vez que ainda armazena cerca de 40% da energia da molécula de glicose (cerca 580 kcal) após totalmente oxidada (240 kcal), nos 30 ATP resultantes.

12.6 Via fermentativa

O ciclo dos ácidos tricarboxílicos (matriz) e cadeia de transporte de elétrons (cristas) ocorrem na mitocôndria (usina química e autossuficien-

tes). Estas fases necessitam de O_2 . Já a glicólise ocorre na matriz citoplasmática (citossol) e não requer a presença de oxigênio. Se permanecer condições anaeróbicas, o ácido pirúvico poderá ser o precursor do etanol ou do ácido láctico, dependendo de quem for o último receptor. A esta sequência chama-se via fermentativa, que nas plantas tem como receptor final de elétrons o etanol. Nos animais é mais comum a formação do ácido láctico. Nesta via os nucleotídeos serão novamente oxidados, fechando o ciclo e totalizando a produção de apenas 2 ATP.

12.7 Via pentose-fosfato

Outra via que o tecido vegetal utiliza para a oxidação dos carboidratos é a via pentose-fosfato, que também ocorre no citossol. É uma via paralela à via glicolítica, que ao invés de formar trioses, forma pentoses. Caracteriza-se principalmente pela produção de nucleotídeo reduzido NADPH, já que o produzido na fotossíntese não é suficiente para suprir a demanda. Esta via é mais comum nos vegetais mais velhos, ou melhor, vai acentuando à medida que o vegetal envelhece (reduz a fotossíntese). A glicose 6-P que vem do amido ou da glicose, em menor parte, segue esta via de oxidação.

Primeiramente a glicose 6-P é oxidada a gliconolactona 6-P acoplada com a redução de NADPH, que posteriormente se transforma em gluconato 6-P. A seguir, há nova oxidação com descarboxilação (retirada de CO_2) e a produção de uma pentose (ribulose-5-fosfato), concomitantemente com a liberação de CO_2 e produção de outro NADPH. Uma série de pentoses é produzida, assim como trioses e hexoses. Estes produtos podem ser utilizados na via glicolítica com facilidade ou aproveitados em outras vias metabólicas.

12.8 Desdobramento dos lipídios

Os lipídios são encontrados na planta principalmente na forma de triglicerídios (óleos), ácidos graxos e fosfolipídios. As enzimas lipídicas (lipases) iniciam o desdobramento e os ácidos graxos liberados são oxidados

pela via beta oxidação. A beta oxidação é o sistema mais importante para oxidação dos ácidos graxos, embora também exista a alfa oxidação. Produzem mais energia que os carboidratos devido ao número de H^+ por unidade de peso que os lipídios contêm em relação aos carboidratos. Esta oxidação ocorre nos glioxissomos (estruturas acopladas aos peroxissomos, cloroplastos e mitocôndrias).

Para cada 2 carbonos eliminados na forma de Ac-CoA pela oxidação beta, há entrada de 1 ATP, com redução de 1 FADH e 1 NADH, que na cadeia respiratória produzirão 2 e 3 ATP, respectivamente. O Ac-CoA penetra no ciclo de krebs e produz 3 NADH, 1 FADH e 1 GTP, que somados aos 5 anteriores totalizam 17 ATP para cada 2 carbonos oxidados dos ácidos graxos, que normalmente são compostos de 12 a 18 carbonos. Basta apenas o consumo de 1 mol de ATP para que uma molécula de ácido graxo seja totalmente oxidada, tenha ela 8, 12, ou 18 átomos de carbono.

Uma outra forma de oxidação dos ácidos graxos é a alfa oxidação, descoberta por Stumpf em cotilédone de amendoim. Se comparada com a beta, produz menos energia, pois apenas 1 NADH é produzido por carbono eliminado sendo que nenhum Ac-CoA é formado, o que poderia produzir mais ATP no ciclo de Krebs. Por outro lado, somente ácidos graxos de cadeia longa são oxidados por esta via. A presença de ácido graxo com número ímpar de carbono se deve a esta via, pois os carbonos são eliminados um a um, ao passo que na beta são eliminados de dois em dois na forma de Ac-CoA.

Nas sementes ricas em óleo, são encontradas organelas chamadas glioxissomos que tem curta duração e desaparecem quando as reservas de óleo são esgotadas. No início da germinação, quando os tecidos ainda não fazem fotossíntese, é necessário produzir celulose para formar o caule, as raízes e as primeiras folhas e, como as oleaginosas possuem pouco carboidrato, é necessário transformar este óleo em carboidrato para produzir celulose. Esta transformação é iniciada e conduzida em grande parte, na organela especializada que é o glioxissomo – chama-se ciclo do glioxalato – que tem como objetivo transformar óleo em açúcar.

Duas enzimas são importantes neste processo: a *liase do isocitrato*, que transforma o ácido isocítrico em glioxalato (C₂) e ácido succínico (C₄), e a sintase do malato, que incorpora um Ac-CoA no glioxalato, formando o malato. O ciclo tem continuidade devido a produção de oxalacético que, com o Ac-CoA, forma o citrato. O succinato produzido segue então, para a mitocôndria para posterior processamento, onde é convertido em malato, transportado para o citossol e oxidado a oxilaacetato, o qual é convertido a fosfoenolpiruvato. O PEP resultante é então metabolizado para produzir sacarose pela rota gliconeogênica (ou seja, fazendo o caminho inverso da glicólise: gliconogênese).

12.9 Desdobramento das proteínas

Do ponto de vista energético são menos importantes. Nos vegetais as proteínas são sintetizadas e hidrolisadas por enzimas protolíticas até aminoácidos. Estes, em sua maioria vão incorporar-se a outras proteínas e apenas uma parcela pode sofrer oxidação a CO₂ e H₂O. A intensidade de sua oxidação depende da disponibilidade de carboidratos e lipídios, pois são catabolizados primeiro. A produção de proteínas nas folhas é máxima quando ela tem máxima expansão. Daí entra em senescência e desdobra mais proteína do que produz.

12.10 Referências

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paul:Rima, 2000.531p.

LEHNINGER, A. L., NELSON, A. L., COX, M. M. *Princípios de Bioquímica*. 2 ed., São Paulo Sarvier. 1995. 839 p.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. *Plant physiology*. 4th edn. Wadsworth, Belmont. 1992.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. Trad. Eliane Romano Santarém... [et al.] – 3.ed. – Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

Capítulo 13 Medida, respiração nos órgãos e fatores que afetam

13.1 Introdução

Já vimos que para a manutenção da vida os organismos vivos possuem a habilidade de transformar a energia de uma forma em outra. As plantas através da fotossíntese, são capazes de transformar a energia luminosa em energia química (carboidratos, lipídios e proteínas). Posteriormente estes compostos são oxidados em CO_2 e H_2O e nestas reações de oxidação, é liberada energia sendo parte como calor e parte transformada em energia química, principalmente na forma de ATP (amplamente utilizável).

13.2 Medidas da respiração

A respiração implica na perda de matéria seca e trocas gasosas (absorção de O_2 e produção de CO_2). Os métodos para medir a respiração se baseiam na determinação de alguns desses parâmetros. A medida da variação na massa de matéria seca requer grande quantidade de material, além de ser destrutivo. Os métodos baseados em trocas gasosas são mais sensíveis, requerem menos materiais e não são destrutivos.

A respiração pode ser medida pelo O_2 consumido (respirômetro de Warburg), pelo CO_2 produzido (AGIV) e pela relação entre eles: CO_2/O_2 , chamada de Quociente Respiratório (QR). A importância do QR é que ele indica o substrato que está sendo oxidado em maior quantidade. Nos tecidos fotossintetizantes estas medidas devem ser tomadas no escuro, para não ocorrer mascaramento pela fotossíntese simultânea. Em um tecido fotossintetizante quando a quantidade de CO_2 liberado na respiração é igual à

quantidade de CO_2 consumido na fotossíntese, dar-se o nome de Ponto de Compensação (PC). Neste ponto não se consegue detectar a liberação de CO_2 . Em plantas C_3 está em torno de 50 a 150 $\mu\text{g g}^{-1}$ de CO_2 . As plantas C_4 apresentam PC muito baixo, de 0 a 10 $\mu\text{g g}^{-1}$ de CO_2 , o que demonstra que esta última classe lucra mais na fotossíntese.

A razão fotossíntese/respiração ($R = F/R$) = 1; não tem lucro, o que produz é consumido. $F/R < 1$; falta substrato, não vai haver incorporação. $F/R > 1$; indica que tem lucro, então tem substrato disponível. Uma medida em que $F/R = 5$; seria o ideal, pois permite uma abundância de substrato para a respiração se processar.

Em geral, quando se mede a respiração em um tecido ou órgão e um carboidrato está sendo oxidado, o $QR = 1$, pois para cada mol de O_2 que se consome, um mol de CO_2 é produzido. Ex: glicose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Quando substâncias intermediárias do ciclo de Krebs, por exemplo, ácidos orgânicos estão sendo utilizados no processo, o QR é maior que um ($QR > 1$), pois eles já estão de certa forma bastantes oxidados e vão requerer menos mol de O_2 para uma oxidação completa a CO_2 e H_2O . Ex: ácido málico ($\text{C}_4\text{H}_6\text{O}_5$). Os lipídios já estão mais reduzidos e para tanto, é preciso mais O_2 para oxidá-los na respiração, alcançando valores de $QR < 1$. Ex: palmítico: $\text{C}_{18}\text{H}_{36}\text{O}_2$. Também as proteínas são muito reduzidas ($QR < 1$). Em caso de ocorrência de fermentação, assume valor maior que um ($QR > 1$).

13.3 Respiração nos órgãos

Todos os órgãos da planta respiram. Desde as raízes até o ápice e as folhas. Entretanto, a respiração é mais intensa naqueles órgãos de maior desenvolvimento, pois necessitam de mais energia para a síntese de material orgânico em grande quantidade. Os diferentes órgãos respiram com diferentes intensidades. As folhas em geral mostram um nível mais elevado que as raízes. Também diferentes tecidos dentro do mesmo órgão mostram diferentes taxas respiratórias.

RAÍZES – Respiram intensamente, sendo que o principal substrato são os açúcares que vêm pelo floema da parte aérea fotossintetizante. De

30 a 70% de O_2 vem da parte aérea a depender da planta, devido às baixas concentrações ao redor das raízes no solo. A energia liberada na oxidação destes açúcares é empregada para a síntese de componentes celulares, para a formação de novas raízes e também para a absorção e acúmulo de elementos nutrientes. É imperativo lembrar que quanto maior for a tolerância à falta de O_2 no solo, maior é a porosidade das raízes (milho: 7%; arroz: 27%).

CAULE – maior respiração na zona do câmbio, pois as células estão em formação e crescendo constantemente, o que demanda maior quantidade de energia.

FOLHAS – Desprendem CO_2 constantemente, desde a sua formação até a senescência. No máximo de sua expansão tem maior fotossíntese, o que acumula mais substrato para a respiração. A magnitude está em torno de 1 a 4 mL de CO_2 cm^{-2} hora⁻¹.

FRUTOS – respiram intensamente na fase inicial e declinam com a senescência. Entretanto, alguns frutos no final da maturação apresentam um aumento na respiração e depois um decréscimo. Este fenômeno chama-se **climatério** e está associado a um aumento no teor de etileno (Figura 13.1). É de grande importância prática os fatores que afetam o climatério, pois se pode acelerar ou retardar o amadurecimento de frutos (manga, abacate, banana, entre outros).

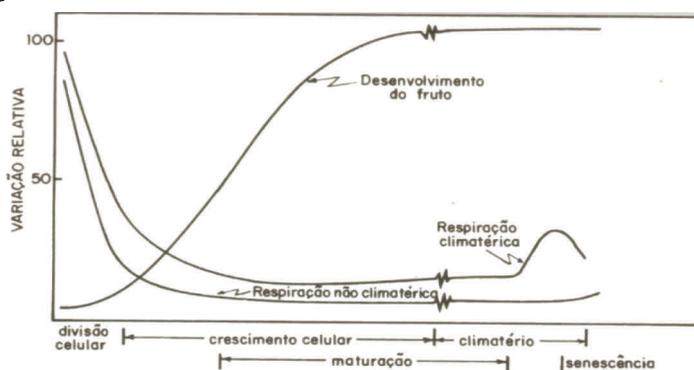


Figura 13.1 Respiração dos frutos em relação ao seu desenvolvimento (Ferri, 1985).

A divisão dos frutos em climatéricos e não climatéricos não é rígida, pois existem frutos como a jaca (*Artocarpus integrifolia*) e o jambo (*Eugenia malescensis*) que apresentam uma liberação de CO₂ irregular e inconsistente. Na Tabela 12.1 encontra-se a eliminação de CO₂ de vários frutos.

Tabela 13.1 Respiração (liberação de CO₂) de alguns frutos. Adaptado de Ferri, 1985.

Fruto	Respiração mL CO ₂ kg ⁻¹ h ⁻¹		
	Climatérico mínimo	Climatérico máximo	Não climatéricos
Abacate	35	155	-
Banana	20	60	-
Maracujá	25	45	-
Fruta-pão	40	180	-
Mamão	10	30	-
Manga	38	66	-
Uva	-	-	13
Limão	-	-	9
Laranja	-	-	12
Abacaxi	-	-	15
Cacau	-	-	34
Caju	-	-	68
Goiaba	-	-	38

SEMENTES – A maior parte das sementes germina quando há água e oxigênio. As áreas perto da parede celular, no núcleo da célula e nos espaços entre as organelas que armazenam substratos, são as primeiras a serem hidratadas. Logo em seguida, a semente aumenta de volume até sua umidade atingir cerca de 40-60%.

Durante a germinação, com a embebição, são ativadas as enzimas hidrolíticas, o que provoca uma série de mudanças fisiológicas exigindo substratos para a respiração, fazendo com que a semente diminua sua massa de matéria seca pela eliminação de CO₂ e sintetize componente celular para os órgãos em formação.

13.4 Fatores que afetam

Quantidade de substrato – Qualquer fator que interfira na quantidade de carboidratos, lipídios ou proteínas interfere na respiração. Ex: 100 gramas de folhas de feijoeiro deficientes em carbono liberam 90 mg de CO_2 hora⁻¹ a 25 °C. Se estas folhas forem submetidas a uma solução de sacarose por 48 horas, aumenta a liberação de CO_2 para 150 mg hora⁻¹.

Oxigênio – A eliminação de CO_2 na respiração está associada à entrada de O_2 , pois este é o último receptor de elétrons na cadeia respiratória. Entretanto, se o teor de O_2 for inferior a 3%, há liberação de CO_2 por via fermentativa.

Temperatura – De um modo geral o aumento na temperatura causa um aumento na respiração (5 -25°C, segue a lei de Vant Hoff, tendo um Q_{10} de 1,5 a 2,0 e até 2,5 em situações especiais). Em temperaturas baixas, menor que 5°C, o processo é lento, possibilitando o uso de baixas temperaturas para a conservação de frutos e verduras – tratamento pós-colheita. Temperaturas altas causam rompimento de membranas e desnaturação.

Gás carbônico – Embora na atmosfera seu teor praticamente não seja alterado (supõe-se que venha aumentando com o efeito estufa), na planta e no solo a concentração pode variar e afetar a respiração. Um fato interessante é que o QR diminui com o aumento na concentração de CO_2 . Isto tem muito a ver com o movimento estomático (maior concentração de CO_2 , fecha).

Danos e Doenças – Sempre que a planta ou um órgão desta sofre um dano ou lesão, há um aumento na respiração do tecido lesado. Tanto o volume de CO_2 como o consumo de O_2 aumentam, pela ação de enzimas respiratórias (peroxidases) para a formação do “callus” e o posterior processo de cicatrização. Há acúmulo de açúcares no local lesado e as enzimas necessitam de O_2 para oxidar seus substratos.

13.5 Venenos respiratórios

São compostos que bloqueiam a cadeia de transporte de elétrons. Um dos mais importantes é o cianeto (CN^-). Os animais são muito sensíveis

enquanto as plantas com a idade vão se tornando menos sensíveis. O conhecimento desses venenos tem uma importância muito grande no estudo da cadeia respiratória. Normalmente cada um tem um ponto de ação para interromper a cadeia citocrômica. É neste tipo de ação que muitos herbicidas respiratórios baseiam sua ação sobre as plantas daninhas. Algumas plantas apresentam uma via alternativa para fugir de certos venenos respiratórios, tornando-se insensível a certos inibidores, com redução na produção de ATP na cadeia de transporte de elétrons.

13.6 Referências

- LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paul:Rima, 2000.531p.
- LEHNINGER, A. L., NELSON, A. L., COX, M. M. *Princípios de Bioquímica*. 2 ed., São Paulo Sarvier. 1995. 839 p.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. *Plant physiology*. 4th edn. Wadsworth, Belmont. 1992.
- TAIZ, L. ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. Trad. Eliane Romano Santarém... [et al.] – 3.ed. – Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.
- TAIZ, L. ZEIGER, E. *Plant Physiology*. Cummings Publishing Company inc. California. 1992. 559p.

SEÇÃO III

CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO

Capítulo 14 – Reguladores Vegetais

Capítulo 15 – Reguladores vegetais e aplicações na agri-horticultura

Capítulo 16 – Análise de crescimento de plantas

Capítulo 14 Reguladores vegetais

14.1 Introdução

As plantas crescem e a energia para que ocorra o crescimento provém da fotofosforilação ($\text{ADP} + \text{P}_i$) na fotossíntese e da queima das reservas $(\text{CH}_2\text{O})_n$ na respiração (fosforilação oxidativa). Os fatores que interferem no crescimento das plantas podem ser agrupados em fatores do meio (luz, temperatura, água, solo, etc.); fatores genéticos (inerente a cada espécie vegetal) e o sistema interno de regulação, principalmente os hormônios (que têm como fonte os órgãos ativos).

Dos fatores externos do crescimento, a luz tem efeito indireto, através da fotossíntese, podendo influenciar quanto à intensidade, a qualidade e a duração. A baixa temperatura (frio) implica em menor divisão celular. O calor (até 35°C) favorece a um maior crescimento. A água, por sua vez, responde pelo equilíbrio fisiológico (relações hídricas) da célula ou da planta; enquanto o solo é o substrato natural para o desenvolvimento das plantas.

Os fatores genéticos são codificados, intrínsecos e inerentes à espécie. Quanto aos fatores internos, destacam-se os hormônios, que são reguladores vegetais. São compostos orgânicos, não nutrientes, que em pequenas quantidades promovem, inibem, retardam ou modificam processos fisiológicos. Geralmente o hormônio é produzido em um local e se desloca para outros, onde desenvolve sua ação.

Crescimento – É o aumento irreversível de qualquer atributo físico. É quantitativo, podendo ser medido em massa, tamanho ou volume.

Desenvolvimento – Inclui o crescimento e a diferenciação. Constitui as diferentes etapas por que passa o vegetal desde a germinação até a senescência (germinação, juvenildade, maturação, reprodução, senilidade e morte).

Diferenciação – Aumento em complexidade; diz respeito a todas as diferenças qualitativas entre células: especialização do tecido ou órgão (me-sófilo, xilema, floema, etc.).

Nas plantas autotróficas o crescimento constitui-se na transformação de substâncias simples (H_2O , CO_2 , sais minerais e o N do solo) em substâncias complexas (carboidratos, proteínas e lipídeos).

O desenvolvimento é caracterizado pelo crescimento e também por mudanças de forma no corpo de uma planta, as quais ocorrem por meio de padrões sucessivos de diferenciação e morfogênese.

A partir do zigoto, ocorre o desenvolvimento e envolve os processos de crescimento, diferenciação e morfogênese, que operando conjuntamente irão produzir o indivíduo adulto.

A multiplicação de células por mitose (divisão celular) e o seu alongamento por vacuolização (turgidez), constituem componentes fundamentais do crescimento.

O crescimento pode se dar por Intussuscepção que é ação de receber, aumento de perímetro. Modo de crescimento de organismos por transformação e incorporação de elementos acumulados; crescimento por enchimento (de fora para dentro). Ou pode se dar por aposição que é o crescimento em espessura, por deposição na parede celular através de lâminas (ocorre de dentro para fora).

14.2 Hormônios vegetais e Fitorreguladores

Como se pode observar, a planta para crescer necessita de luz, água, CO_2 e nutrientes minerais além de um sistema de regulação interna, por meio de substâncias produzidas naturalmente, que são os hormônios, capazes de em pequenas quantidades, promoverem, inibirem, retardarem ou modificarem processos fisiológicos.

O termo “hormônio” vem do grego e significa “excitar”. Todavia, sabemos atualmente que muitos hormônios possuem influência “inibidora”. Assim sugere-se que seja mais apropriado considerar os hormônios como “mensageiros químicos”. No entanto, este termo precisa também ser qualificado, pois a resposta a uma mensagem depende não apenas do seu conteúdo, mas também de como é lida pelo receptor.

Além dos hormônios, existem dentro e fora das plantas, substâncias químicas que têm ação similar e são conhecidas como fitorreguladores, que incluem tanto os hormônios naturais (apenas os produzidos na planta) bem como os reguladores sintéticos. Portanto, todo fitohormônio é fitorregulador, mas a recíproca não é verdadeira. Dos fitohormônios mais estudados destacam-se as auxinas, giberelinas, citocininas, o etileno, os inibidores (ABA) e retardadores.

Os principais hormônios vegetais são reguladores vegetais considerados compostos orgânicos ou moléculas sinalizadoras, não nutrientes, responsáveis por efeitos marcantes no desenvolvimento da planta em pequenas concentrações, podendo promover, inibir, retardar ou modificar processos fisiológicos e morfológicos. O hormônio é ativo em quantidades extremamente pequenas ($6 \mu\text{g}$ de AIA kg^{-1} de abacaxi).

Um hormônio é uma substância orgânica, produzida normalmente em tecidos meristemáticos e transportada para outros, onde provoca respostas fisiológicas. De função semelhante, mas de produção artificial, incluem-se os reguladores vegetais. Estas substâncias assumem situação de destaque na agricultura com seus múltiplos usos, tais como defensivos (herbicidas), estimuladores e inibidores, provocando respostas favoráveis ao seu uso. É muito destacada a ação de fitorreguladores na agricultura, tanto os naturais quanto os sintéticos.

Em termos de Brasil, destaca-se o uso dessas substâncias como herbicidas seletivos (só mata folha larga): 2,4-D; 2,4,5-T, entre outros. O uso de etileno em abacaxi; auxinas em algodão (queda de frutos); giberelinas tem grandes efeitos na germinação de gramíneas e em plantas anãs mutantes de milho e ervilha, bem como no florescimento de folhosas. Retardadores são usados em trigo (menor acamamento) e em plantas ornamentais e de arborização.

Dos hormônios vegetais mais estudados destacam-se as auxinas, giberelinas, citocininas, etileno e o ácido abscísico. Entretanto, atualmente há fortes evidências indicando a existência de hormônios vegetais esteróides, os brassinoesteróides, que produzem uma ampla gama de efeitos morfológicos no desenvolvimento vegetal (Veja ensaio 19.1 na internet: www.plantphys.net).

Várias outras moléculas sinalizadoras participantes nos processos de resistência a patógenos e de defesa contra herbívoros, também tem sido identificadas, incluindo o ácido jasmônico, o ácido salicílico e o polipeptídeo sistemina (Taiz e Zeiger, 2004).

O primeiro hormônio de crescimento vegetal a ser descoberto e estudado foi a Auxina e deu o início aos trabalhos sobre a fisiologia do mecanismo de expansão celular. Além disso, juntamente com a citocinina, parece ser necessária continuamente, enquanto os demais hormônios e substâncias sinalizadoras, parecem agir como chaves liga-desliga, reguladoras de processos específicos do desenvolvimento.

Auxinas – São hormônios vegetais produzidos principalmente nas regiões apicais (gema apical). Transloca-se quase que unidirecionalmente na planta, do ápice para a base (de modo polar para a raiz: basípeto), onde participa do crescimento e diferenciação dos vários tecidos. Desloca-se numa velocidade de 0,5 a 1,5 cm hora⁻¹. O transporte no caule é basípeto e na raiz é acrópeto, provavelmente para diminuir a concentração.

Ocorrem principalmente em órgãos que estão em crescimento ativo em quase todo reino vegetal. A principal auxina de ocorrência natural é o ácido indol-3-acético (AIA), tendo como provável precursor, o aminoácido triptofano, que tem sua síntese mediada pela presença do zinco. A inativação da auxina AIA ou a sua destruição é causada por processos fotoquímicos (foto-oxidação) e/ou enzimáticos (peroxidases).

Os níveis de auxinas nas plantas são controlados por variações na velocidade de síntese; destruição e inativação. A velocidade de síntese varia com fatores do meio e pela idade da planta ou órgão desta. Em órgãos clorofilados a velocidade de síntese é maior em presença de luz do que no escuro. Em regiões temperadas, as plantas perenes apresentam maior síntese na primavera que no inverno (fotoperíodo).

Além do ácido indolacético, AIA (única auxina natural) existem outras sintéticas, como o ácido indolbutírico (AIB) utilizado no enraizamento de estacas; o ácido naftalenacético (ANA), usado para reduzir queda de frutos e também em enraizamento; 2,4-D, usado como herbicida seletivo para gramíneas (mata dicotiledôneas) e 2,4,5-T, entre outros.

O mecanismo de ação baseia-se no alongamento da parede celular,

sendo a resposta inicial dos tecidos vegetais à auxina. Atua na plasticidade da parede celular, quebrando as fibrilas de celulose, permitindo que as células se alonguem. Com o afrouxamento das fibrilas de celulose, a célula se distende por pressão da água nos vacúolos (turgidez: vacuolização), e vai aumentando de tamanho ou volume até que a parede celular regule a entrada de água.

Uma das principais ações da auxina nos vegetais é a regulação do crescimento por alongamento de caules jovens e coleóptilos. Baixos níveis de auxina são também necessários para o alongamento da raiz, embora altas concentrações atuem inibindo o crescimento desse órgão (Figura 14.1).

Os principais efeitos podem ser resumidos em: a) Alongamento celular por mitose e vacuolização; b) Dominância apical; c) Inibição do crescimento da raiz principal, d) Diferentes concentrações atingem órgãos diferentemente – Figura 14.1; e) Estimula a partenocarpia (frutos sem sementes); f) Efeito depende: do tecido alvo; do meio químico e da concentração.

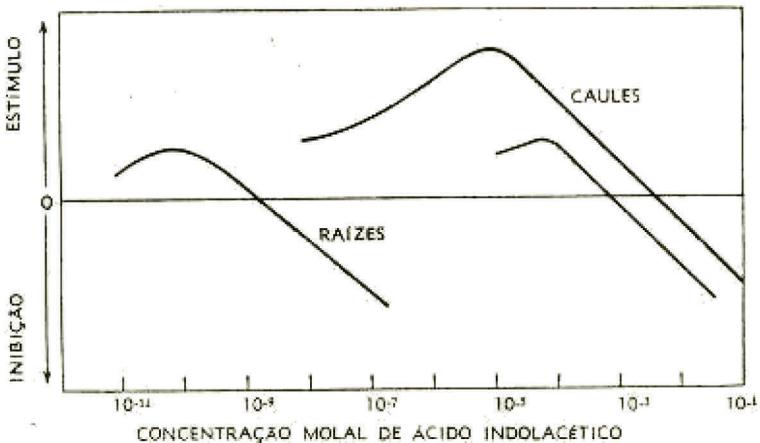


Figura 14.1 Relação entre a concentração de AIA e seu efeito estimulante ou inibidor no desenvolvimento de caules e raízes (Meyer e Anderson, 1973).

- a) **Auxinas e Tropismos** (curva de resposta a um estímulo desigual, resultando em alongamento desuniforme). Fototropismo

- Curvatura em resposta ao estímulo luminoso (ver experiências de Darwin). Geotropismo – positivo: da raiz principal; negativo: do caule.
- b) **Principais usos da Auxina:** 1. Obtenção de frutos partenocárpicos, quando se trata a parte floral de uvas, melão, tomate, entre outros; 2. Inibe crescimento de gemas laterais; na batatinha armazenada impede brotação dos “olhos” – mais tempo; 3. Enraizamento de estacas na propagação vegetativa (AIB, ANA); 4. Reduz abscisão de frutos de algodão (rico em ABA); 5. Uso como herbicidas seletivos a folhas estreitas: 2,4-D, MCPA e 2,4,5-T.
- c) **Antiauxinas** – Substâncias semelhantes às auxinas: Isômeros óticos, que mostram um antagonismo competitivo com a ação auxínica.

Giberelinas – De todos os fitohormônios conhecidos as giberelinas são os que mostram os maiores efeitos quando aplicados em plantas intactas. São promotoras do crescimento, cujos efeitos se assemelham aos das auxinas. Uma das diferenças é que as giberelinas quase não apresentam efeitos em segmentos de plantas.

Ocorrem em todas as angiospermas estudadas, gimnospermas briófitas e algas. Foi descoberto por KUROSAWA, no Japão, que estudava uma doença do arroz. Esta doença (Bakanae) causava um crescimento débil ou anormal das plantas que provocava um acamamento, diminuindo sua produtividade. Foi isolado então o fungo *Giberella fujikuroi*, responsável pela doença. O isolamento do princípio ativo presente no extrato do fungo levou à identificação das giberelinas, que também foi encontrada em muitas plantas. Hoje já existem mais de 50 tipos estudados, sendo mais comum o GA_3 .

Seu transporte é de natureza ubíqua ou assimétrica, não polarizado, ocorrendo em todas as direções na maioria dos tecidos. Tem como precursores alguns compostos como o ácido carenóico e o esteviol, que podem ser isolados da erva brasileira (*Stevia rebandiana*). As giberelinas não podem ser ainda, produzidas sinteticamente, devido à complexidade de sua

estrutura molecular. Ex: Só o GA₃ tem 250 isômeros. Assim as giberelinas obtidas comercialmente ainda são resultantes da secreção do fungo *Gibberella fujikuroi*. Os efeitos mais dramáticos são observados em plantas anãs de milho (mutantes de um gene), nas quais a aplicação de giberelina reverte ao crescimento normal. Também em plantas com crescimento em roseta (folhosas-repolho), as giberelinas promovem alongamento caulinar. Em uma roseta as folhas se desenvolvem, mas o caule não se alonga entre elas e não as separa. Essas plantas podem ser induzidas a florir por exposição a dias longos ou por períodos frios (baixas temperaturas: vernalização). A aplicação de giberelina substitui estas situações.

Um dos casos mais interessantes das giberelinas no controle do crescimento vegetal, ocorre em sementes de gramíneas (cevada). Quando as sementes são postas a germinar, o embrião produz giberelinas, que são transportadas para a camada de aleurona (adjacente ao endosperma), que é rica em proteínas. Nas células da camada de aleurona, as giberelinas induzem à síntese de enzimas hidrolíticas (amilases, protease, lípases), que vão decompor o amido e outras substâncias presentes no endosperma, liberando açúcares simples que serão utilizados como fonte de energia e de carbono para o desenvolvimento do embrião e germinação.

Poderão também promover abaixamento no potencial osmótico e hídrico das células do embrião, resultando na absorção de água e consequentemente, alongamento celular. As proteases liberam aminoácidos que se tornarão, entre outros, precursor de AIA: triptofano.

Dentre os principais usos: 1. Reverte o nanismo em plantas de milho e ervilha; 2. Substitui os efeitos de dias longos e a vernalização no florescimento de folhosas; 3. Supera dormência de batata-semente; 4. Aumenta o tamanho dos cachos de uvas; 5. Retarda a maturação de caqui e a coloração vermelha do tomate.

Citocininas – São reguladores vegetais que participam ativamente dos processos de divisão e diferenciação celular. Em 1941, Johannes Overbeck, descobriu que a água de coco (endosperma líquido) contém um importante fator de crescimento, diferente dos outros conhecidos. Este “fa-

tor” promove aumento de embrião e estimula a divisão celular, principalmente em culturas de tecido. Por causa desse efeito é que este regulador é chamado citocinina: citocinese = divisão.

Nas plantas intactas, as citocininas promovem o crescimento de gemas laterais, agindo como que antagonista das auxinas e previnem o envelhecimento das folhas ao estimular a síntese protéica – conservação de alface.

Usa-se como citocinina uma substância derivada do DNA, chamada cinetina, que não existe na planta. Entretanto, outros grupos de compostos existentes nas plantas apresentam ação similar, como é o caso da Zeatina, presente no milho – foi a primeira citocinina vegetal. A cinetina (DNA) é extraída do esperma de arenque (um peixe), portanto é um regulador vegetal (não fitohormônio).

As citocininas possuem movimento acrópeto: de baixo para cima, pois nas plantas, são sintetizadas nas raízes, e principalmente, transportada via xilema para outras partes das plantas. Participam da quebra de dominância apical, quando em maior quantidade que as auxinas, estimulando o desenvolvimento de gemas laterais.

Agem em integração com as auxinas. Em plantas de tabaco, por exemplo: quando no talo predomina a auxina, ocorre enraizamento. Quando predomina citocinina, ocorre brotação lateral. Maior auxina, células longas em menor número; maior citocinina, células menores em maior número.

As sementes de certas variedades de alface (fotoblásticas positivas) requerem luz para germinar, mas germinam mesmo no escuro se tratadas com soluções de citocinina.

Em algumas plantas promovem a superação de dormência de sementes e gemas. O retardamento da senescência foliar é um efeito muito benéfico para a conservação de folhosas como alface, salsa e outras plantas semelhantes.

Etileno – $H_2O = CH_2$ – Um composto orgânico (endógeno ou exógeno) simples e, aparentemente, o único gás que participa da regulação dos processos fisiológicos das plantas. É considerado um hormônio, já que é um

produto natural e porque atua em concentrações muito baixas. Participa nos processos de crescimento, desenvolvimento e senescência das plantas.

É um gás produzido pela combustão incompleta de hidrocarbonetos e que produz certo número de efeitos fisiológicos, incluindo maturação de frutos.

Quase todos compostos orgânicos liberam etileno quando são aquecidos ou oxidados. O etileno tem a vantagem de não consumir energia metabólica no seu transporte, pois se difunde, já que é um gás.

Durante o amadurecimento de muitos frutos há um grande aumento na atividade respiratória por ocasião da maturação, que se demonstra por uma tomada muito grande de oxigênio. Esta fase é chamada climatérica e está associada com a presença de etileno, que favorece a maturação.

Uma diminuição do oxigênio disponível suprime a respiração, razão pela qual frutas e legumes se conservam por mais tempo em sacos plásticos ou em geladeira, já que o frio também a suprime.

Está relacionado como a fase climatérica de alguns frutos. Pelo que se sabe, a produção de etileno começa antes da fase climatérica, embora as maiores quantidades coincidam com esta fase. Frutos climatéricos são aqueles que continuam o processo de maturação, mesmo quando são retirados da planta (colhido em estado de maturidade fisiológica). São exemplos: abacate, banana, maracujá, manga, mamão, sapoti, etc. Frutos não climatéricos: citros, cacau, caju, uva, abacaxi, entre outros.

Além dos seus efeitos sobre o amadurecimento de frutos, o etileno causa abscisão de folhas; epinastia; esmaecimento de flores, além de interferir na resposta geotrópica normal das plântulas (ao serem colocadas horizontalmente, não exibem a curvatura típica normal do caule e das raízes: diageotropismo, como por ex., o “cajueiro de Natal-RN”).

No abacaxizeiro uma aplicação de etileno na folha, favorece a floração, fazendo com que esta seja uma técnica comercial usada para provocar uma iniciação floral sincronizada, visando uma maturação uniforme, além de ser mais rápida, permitindo uma programação da produção de frutos de acordo às exigências do mercado.

A indução floral do abacaxi, através de compostos químicos (acetileno, etileno e auxinas) permite a produção de frutos em tempo bastante reduzido em relação ao ciclo normal. Abacaxi: 1,0 grama de carbureto planta⁻¹(aplicado na roseta foliar).

A abscisão de folhas se deve a maior concentração de etileno, como também o desbaste de frutos (quando o interesse é descartar frutos pequenos). Isto se consegue com aplicação de auxinas e geradores de etileno. Etileno é usado para provocar abscisão de frutos, sendo utilizado para a colheita do cravo da Índia.

Inibidores – Os inibidores naturais promovem retardamento no crescimento do meristema apical. Este efeito retarda o alongamento de caules e raízes, inibindo ainda a germinação de sementes e desenvolvimento de gemas. Acelera a abscisão de folhas e frutos.

A presença de inibidores de crescimento tem como finalidade proteger a planta ou as suas partes, de condições desfavoráveis do meio ambiente, como o déficit hídrico (fechamento de estômatos) ou baixas temperaturas.

A dormência de gemas em regiões temperadas e frias ocorre com a aproximação do inverno com o declínio da temperatura e o comprimento do dia.

As plantas decíduas possuem uma espécie de “percepção” que promove uma redução no metabolismo foliar em resposta à variação fotoperiódica.

No processo de dormência ocorre um aumento na concentração de inibidores nas folhas e gemas. Estes inibidores como o ácido abscísico (ABA) e outros pertencem ao grupo dos fenóis.

O ABA quando aplicado induz a muitas plantas uma dormência similar àquela promovida por dias curtos. Esse efeito pode ser anulado por giberelinas.

No processo de dormência induzida, além de um aumento na concentração de inibidores, há redução de giberelinas. A aplicação de ácido giberélico (AG) e citocininas pode favorecer a superação da dormência de várias espécies vegetais.

A dormência de sementes de clima frio é superada após sua exposição a baixas temperaturas e pela redução dos níveis de ABA nestas condições, facilitando a síntese de promotores (AG).

O ABA também atua no mecanismo estomático: quando as folhas apresentam uma perda de água de mais ou menos 10% e murcham, ocorre um acúmulo rápido de ABA que promove o fechamento dos estômatos (impede o fluxo de íons que abaixariam o potencial osmótico). Este efeito também ocorre com a aplicação exógena de ABA.

A hidrazina maleica (fitoregulador) é um inibidor sintético bastante utilizado para impedir a brotação de batata, cebola e alho durante o armazenamento. Questiona-se seu uso, pois parece ser cancerígena.

Retardadores – Substâncias sintéticas que retardam o crescimento subapical. Os retardadores mais utilizados atualmente são o ácido succinico-2, 2-dimetilhidrazida (SADH) e cloreto (2-cloroetil) trimetilamonio (CCC), também conhecido como cicocel.

O SADH parece afetar a síntese de auxinas (AIA), enquanto o CCC pode inibir a síntese de giberelina endógena (AG), como também reduz a produção de etileno endógeno.

O CCC é utilizado em cereais com a finalidade de evitar acamamento de cultivares altos por ação do vento ou da chuva. Cereais adubados com altos níveis de nitrogênio também mostram esta tendência. O CCC torna as plantas mais compactas com o caule mais curto, o que impede o acamamento.

O CCC também tem sido utilizado em algodoeiro, em solos férteis com a finalidade de reduzir e uniformizar o crescimento para diminuição no espaçamento da cultura e para facilitar a colheita mecanizada.

Os retardadores têm se mostrado efetivo para reduzir altura de plantas ornamentais envasadas e melhorar a inflorescência, como no caso da azálea, crisântemo e outras. Plantas tratadas com estes compostos apresentam maior resistência às condições desfavoráveis do meio ambiente, tais como salinidade, déficit hídrico e geada.

A restrição do crescimento induzida pelos retardadores pode também

ser útil, para diminuir a frequência de podas em árvores de rua, cercas vivas e gramadas.

Florigeno – Hipotético hormônio da floração. Supõe-se que se transmite das folhas ao broto alguma “coisa”, que leva o meristema apical do broto a formar primórdios florais em vez de primórdios foliares. A essa “coisa” tem-se chamado hormônio da floração. Provavelmente, ele é estimulado pela luz (fotoindução). Em resumo, as folhas formam um suposto hormônio que migra para o ápice e inicia a floração.

14.3 Referências

CASTRO, P. R. C. *Utilização de Reguladores vegetais na agricultura tropical*. ESALQ/USP. Piracicaba.1998. 131p.

CASTRO, P.R.C. 1973. *Algumas aplicações agrícolas dos reguladores de crescimento*. *Atualidades Agronômicas* 3:52-56.

CASTRO, P.R.C. 1974. *Efeitos de reguladores de crescimento na frutificação da videira “Niagara Rosada”*. Dissertação de Mestrado. E.S.A “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 1-103.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. *Plant physiology*. 4th edn. Wadsworth, Belmont. 1992.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. Trad. Eliane Romano Santarém... [et al.] – 3.ed. – Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Plant Physiology*. Cummings Publishing Company inc. California. 1992. 559p.

VIEIRA, E. L.; CASTRO, P. R. C. *Ação de bioestimulante na cultura na cultura da soja*. Stoller do Brasil. Cosmópolis. 2004. 74p.

Capítulo 15 Reguladores vegetais, ação e aplicações na agri-horticultura

Clovis Pereira Peixoto

Ademir Trindade Almeida

Ellen Rayssa Oliveira

Jamile Maria da Silva dos Santos

Maria de Fátima da Silva Pinto Peixoto

Viviane Guzzo de Carli Poelking

Visando disponibilizar maior número de informações para aqueles estudantes, educandos e/ou profissionais, que tenham interesse em aprofundar conhecimentos sobre a ação e aplicação de reguladores vegetais em plantas cultivadas, apresentamos alguns trabalhos, inclusive pioneiros, retirados de textos do professor Paulo Roberto de Camargo e Castro, da Escola Superior de Agricultura da USP, com vasta experiência na área (<http://lattes.cnpq.br/9519008898047189>).

Em sequência relatamos também, algumas pesquisas e experimentos realizados por nosso Grupo de Pesquisa Manejo de Plantas em Ecossistemas Neotropicais (MaPENeO), principalmente nas condições agroecológicas do Recôncavo da Bahia, frutos da nossa experiência com a utilização de tais substâncias, que podem ser usadas isoladamente, misturadas ou coadjuvadas.

Tais relatos envolvem a utilização de reguladores vegetais como a giberelina líquida (GA₃), bioestimulantes (Stimulate®) e bioativadores (Fertiactyl® LEG), entre outros. Os interessados podem acessar (<http://latites.cnpq.br/6227231145599662>), onde encontrarão diversos trabalhos e artigos, que relatam os seus múltiplos usos e aplicações, em experimentos com fruteiras (abacaxizeiro, bananeira, jaqueira, maracujazeiro) e oleaginosas (mamoneira, pinhão manso, girassol e amendoim, entre outras).

Reguladores vegetais são compostos orgânicos, não nutrientes, que em pequenas quantidades promovem, inibem ou modificam processos fisiológicos. Os reguladores conhecidos pertencem aos grupos das auxinas, giberelinas, citocininas, inibidores e retardadores, além do etileno.

No que se refere às aplicações agrícolas dos reguladores de crescimento, deve-se considerar que algumas plantas cultivadas já atingiram no Brasil estágios de evolução que exigem elevado nível técnico para alcançar a melhor produtividade. Essas culturas já não se apresentam condicionadas por limitações de ordem nutricional e hídrica, além de serem protegidas adequadamente com defensivos. Nessas condições, a economicidade da utilização de tecnologia avançada tem levado ao emprego dos reguladores de crescimento vegetal, que podem frequentemente mostrar-se altamente compensador.

Quanto à ação dos reguladores vegetais considera-se que as auxinas atuam na síntese de RNA mensageiro, induzindo a formação de enzimas, como poligalacturonase, que atuam rompendo as ligações entre as microfibrilas de celulose. As novas enzimas formadas devem atuar sobre polissacarídeos ou glicopeptídeos com hidroxiprolina – constituintes das ligações entre as microfibrilas de celulose da parede. O rompimento das ligações entre as microfibrilas promoveria aumento na plasticidade, uma deformação irreversível da parede, causando diminuição no coeficiente de reflexão. Ocorreria ainda diminuição na pressão potencial, sendo que o baixo valor relativo do potencial osmótico no interior do vacúolo promoveria influxo de água que resultaria em aumento das dimensões celulares.

As giberelinas agem no DNA nuclear promovendo a formação de RNA mensageiro qualitativa e quantitativamente distinto, o que podemos

comprovar na formação de folhas tipo batata quando aplicamos o regulador em tomateiro. Há desencadeamento da síntese de proteínas, enzimas como alfa-amilase, protease, hidrolase e lipase, são formadas. Sob ação da alfa-amilase poderíamos ter a formação de glucose na célula a partir de amido, sendo que o produto osmoticamente ativo promoveria diminuição no potencial osmótico celular causando influxo de água, com consequente aumento na dimensão celular. A glucose formada poderia também, através da via Shikímica produzir triptofano, onde a ação de protease seria evidente; sendo que hidrolase poderia atuar na formação do IAA (ácido indolacético) a partir do aminoácido. O IAA aumentaria a plasticidade da parede celular causando influxo de água e aumento em dimensão. Alguns consideram que o GA (ácido giberélico) promove a síntese de ácidos polihidroxicinâmicos que inibem a IAA – oxidase, impedindo que a enzima torne a auxina inativa; sua atividade promoveria maior plasticidade, influxo hídrico e consequente aumento nas dimensões celulares.

A citocinina IPA, N₆ (2-isopentenil adenosina) promove a ligação do RNA transportador ao complexo ribossomo-mensageiro; sendo que a presença da citocinina deve ser importante na formação e função de diversos RNA transportador, assim controlando a síntese proteica. Embora considere-se que o controle do tipo de proteína produzida esteja localizado no RNA mensageiro, há evidências que o RNA transportador poderia exercer algum controle adicional sobre o sistema (GALSTON e DAVIES, 1970). Citocininas parecem manter em alto nível a síntese de proteínas e enzimas, retardar a degradação de proteína e clorofila, diminuir a taxa respiratória, mantendo o vigor celular.

Inibidores como o ácido abscísico inibem o crescimento de plantas, induzem senescência e abscisão. Parece que o ácido abscísico inibe as enzimas hidrolíticas, essenciais para o metabolismo. Poderia inibir a síntese de enzimas específicas por moléculas de RNA. A hidrazida maleica é um inibidor sintético. Retardadores de crescimento retardam a alongação de ramos evitando a divisão celular no meristema sub-apical. Cloreto de 2-cloretoil trimetil-amônio (CCC) pode bloquear a síntese de giberelinas impedindo a formação de copalil pirofosfato a partir da geranilgeranil pirofosfato. Ácido succínico-2, 2-dimetilhidrazida (SADH) inibe a triptamina-

oxidase da conversão de triptamina para 3-indolacetaldeído, impedindo a formação de IAA.

O etileno parece induzir a produção de proteínas específicas em diversos tecidos, sendo que se a peroxidase está entre as enzimas induzidas pelo etileno, esta poderia transformar metional (derivado da metionina) em etileno, sendo esta, a forma pela qual se propaga a produção deste gás de um tecido para outro.

Aplicações de auxinas nas condições brasileiras iniciaram nas culturas do abacaxi e algodão, as giberelinas aplicadas em videira e alcachofra; retardadores em trigo e ornamentais; etileno em abacaxi e seringueira; porém, tais usos foram bastante diversificados, com perspectivas de aplicação em diferentes culturas, alterando respostas fisiológicas das plantas ou segmentos destas, influenciando processos como germinação, crescimento vegetativo, florescimento, frutificação, maturação, senescência e abscisão.

O abacaxizeiro cessa seu crescimento quando a temperatura cai abaixo de 4 °C, sendo que em Açores utilizavam-se fogueiras para evitar danos pelo frio e verificaram que a fumaça promovia precocidade no florescimento. Em Porto Rico também se notou que fogueiras nas proximidades de campos de abacaxi estimulavam o florescimento (RODRIGUEZ, 1932). Essas observações levaram à descoberta de que a fumaça, ou alguns gases insaturados como o etileno que é encontrado na fumaça, atuam sobre a iniciação floral. Ensaios posteriores mostraram que o gás acetileno possui efeito similar, sendo que foi utilizado comercialmente no Havaí em 1935. Clark e Kerns (1942) verificaram que a auxina pode forçar a iniciação floral em abacaxizeiro. Alguns consideram que o florescimento do abacaxizeiro se deve ao acúmulo de auxina no ápice da planta, outros sugerem que o etileno torna os tecidos do ápice vegetativo mais sensível à auxina de ocorrência natural. Gowing (1956) considerou que o NAA (ácido naetalenacético) atua competitivamente diminuindo o nível de auxina natural na extremidade da haste; sendo que tanto o NAA (ácido naftalenacético) atua competitivamente diminuindo o nível de auxina natural na extremidade da haste; sendo que tanto o NAA como o 2,4-D (ácido 2,4-diclorofenoxiacético) são efetivos. No Havaí muitos campos de cultivo do abacaxi são pulverizados com o sal de sódio do NAA na concentração de 25 ppm. Em

Porto Rico, aplicações de 2,4-D nas dosagens de 5 a 10 ppm são comumente utilizadas.

Entretanto, o gás etileno aplicado em solução aquosa saturada (ácido 2-cloroetil fosfônico) tem produzido melhores resultados, sendo que o acetileno tem sido também utilizado. Esse último composto é aplicado pela colocação de 1 g de carbureto de cálcio seco no ápice da planta; sendo que a liberação do acetileno se dá pela reação do carbureto de cálcio no reservatório de água da chuva existente na planta. O forçamento químico do florescimento oferece diversas vantagens. Primeiro todos os frutos estão prontos para serem colhidos ao mesmo tempo eliminando a necessidade de diversas colheitas. Segundo pulverizações em épocas distintas podem ser realizadas para que os frutos possam ser colhidos em diferentes ocasiões, e o problema da armazenagem no pico de colheita pode ser evitado. Finalmente, elevadas colheitas podem ser obtidas mesmo que muitas plantas se mostrem improdutivas sob condições normais.

Em regiões onde os custos da colheita manual do algodão são elevados, a utilização de máquinas colheitadeiras pode reduzir os custos de produção. Para a utilização eficiente das colheitadeiras que recolhem somente o algodão de capulhos abertos e das que despojam toda a planta com exceção da haste principal, a maioria da folhagem deve ser removida antes da colheita. A colheita pode ser facilitada pelo tratamento do algodoeiro, em época adequada, com produtos químicos. Esses compostos têm a finalidade de promover desfolhamento, sendo que o método é utilizado em mais de 75% das plantações de algodão dos Estados Unidos (WALHOOD e ADDICOTT, 1968). Desfolhantes induzem a queda foliar e devem ser aplicados sete a quatorze dias antes da colheita para que o processo de abscisão possa ser completado. Dissecantes causam a perda de água pela folhagem, sendo que esses produtos requerem um a três dias para atuar, para que a colheita possa ser iniciada.

Dissecantes e desfolhantes são normalmente aplicados com tratores ou por pulverização aérea. Quando utilizado como um dissecante, Paraquat é normalmente aplicado quando 80 a 95% dos capulhos estão abertos e/ou restantes estão maduros. Quando usado como um desfolhante, o

composto é combinado com outro desfolhante como, por exemplo, o cloreto de sódio; sendo que a aplicação é efetuada quando 60 a 70% dos capulhos estão abertos e os restantes estão maduros. Um desfolhante como o tributilfosforotritioato (70,5%) na forma líquida, pode ser aplicado na dosagem de 1,5 a 2,3 L ha⁻¹. Santos et al. (1970) verificaram que fosforotritioato de S, S, S – tributila apresentou ótimos resultados no desfolhamento do algodoeiro cultivar ‘IAC-12’, a partir de 1 kg do ingrediente ativo por hectare. O dinitrocresol mostrou-se inferior, muito embora tenha apresentado bons índices a 5 kg ha⁻¹. Castro e Rossetto (1974) verificaram aumentos na infestação de afídios em plantas de algodoeiro tratadas com CCC e SADH.

As sementes de uva estão no estado de dormência consiste na estratificação das sementes a 5°C por três meses. Randhawa e Negi (1964) mostraram que o período de estratificação pode ser reduzido pela aplicação de giberelina. Yeou-Der et al. (1968) demonstraram que a imersão de sementes da uva cultivar Tokay em giberelina na concentração de 8000 ppm por 20 horas pode substituir totalmente o tratamento a baixa temperatura. Isto parece mostrar que as sementes se encontram em dormência devido a deficiência de giberelina e que esta deficiência pode ser substituída pela aplicação exógena.

Mostrou-se que impregnar estacas com gemas dormentes em água aquecida, etileno cloridrina e tiouréia acelera o término da dormência em “Thompson Seedless” (WEAVER et al. 1961). Aplicações exógenas de BA (6-benzilamino purina) na concentração de 1000 ppm promovem o término da dormência (WAEVER, 1963); sendo que grandes quantidades de inibidor desaparecem das gemas tratadas, dez dias após o tratamento, sugerindo que o BA pode superar a dormência exercendo um efeito destrutivo na concentração de inibidor na gema (WEAVER et al. 1968). Observou-se que aplicação de solução saturada de calciocianamida nas gemas dormentes também acelera a brotação das mesmas em “Niagara Rosada” (PEREIRA, 1972). Praticamente todas as videiras cultivar “Thompson Seedless”, para obtenção de uvas de mesa, são pulverizadas com giberelinas na concentração de 20 a 40 ppm, no estágio de pagamento do fruto, desde

os trabalhos de Weaver (1957) e Stewart et al. (1958). A aplicação do regulador de crescimento promove aumento nas dimensões das bagas e desbaste na panícula. Observou-se que o desbaste pode ser provocado na cultivar “Piróvano-65” pela aplicação de NAA na concentração de 5 ppm (PEREIRA et al. 1971). Christodoulou et al. (1968) consideraram que duas aplicações de giberelinas produzem melhores resultados. A primeira aplicação na dosagem de 5 a 20 ppm é efetuada na antese, quando a queda das caliptras está entre 20 e 80%; sendo que ocorre redução no pagamento, aumento nas dimensões das bagas e alongamento das mesmas. Uma segunda aplicação na concentração de 20 a 40 ppm é efetuada nas mesmas videiras no estágio de pagamento dos frutos para aumentar o tamanho das bagas.

Foi demonstrado que tratamentos com giberelinas na concentração de 100 ppm dez dias antes da antese e novamente, duas semanas após o florescimento. A primeira imersão resulta em partenocarpia, sendo que a segunda induz desenvolvimento das bagas. As panículas tratadas produzem bagas apirenas de grandes dimensões cuja maturação ocorre com precocidade de duas a três semanas. Castro (1974) mostrou a efetividade da aplicação de giberelinas na concentração de 100 ppm no aumento das dimensões das panículas da cultivar “Niagara Rosada”. Verificou-se ainda que o SADH é promissor na melhoria das panículas desta cultivar (CASTRO, 1974). O SADH aumentou o pagamento dos frutos nas cultivares “Himrod” e “Concord” (TUKEY e FLEMING, 1967). Aplicação de SADH na concentração de 2000 ppm em “Himrod”, antes da antese, resultou em aumento de 100% no pagamento.

A aplicação de giberelinas em alcachofra tem produzido resultados favoráveis. Esta aplicação tem sido realizada injetando-se solução de giberelinas pelo ápice da haste ou através de pulverizações com ácido giberélico na concentração de 25 ppm. Tratamentos com giberelinas promovem modificações na arquitetura da planta, aumento no número de frutos e sensível antecipação da colheita (CASTRO, 1973).

Perdas severas nas colheitas de cereais podem ocorrer como resultado do acamamento, principalmente em condições de solos férteis ou com alta adubação nitrogenada. Algumas plantas alongam com enfraquecimento da

haste, tornando-se suscetíveis de serem derrubadas por ação da chuva ou do vento. O trigo, com acamamento, torna-se difícil ou impossível de ser colhido; sendo que aplicações de CCC reduzem o comprimento da haste por retardar a alongação dos meristemas, tornando as plantas resistentes ao acamamento. Em Israel, aplicou-se CCC na taxa de 10 kg ha⁻¹ em irrigação, 1/3 após a emergência da plântula e 2/3 no fluxo de alongação dos meristemas. Efetuou-se adubação nitrogenada de 40 ou 120 kg ha⁻¹. Severo acamamento ocorreu em todas as parcelas não tratadas com CCC de “Florence Aurore 8193” e somente ligeiro acamamento ocorreu nas parcelas tratadas de “M-745”. Aplicação de CCC na taxa de 10 kg ha⁻¹ resultou em 30% de aumento na colheita de grãos devido a produção de maior número de sementes por espiga (PINTHUS e HALEVY, 1965). Na Inglaterra, Humphries et al (1965) verificaram que mesmo quando as plantas de controle não sofrem acamamento, os tratamentos com CCC promovem aumentos na colheita. Primost (1970) verificou que a melhor época para aplicação do CCC está entre o perfilhamento e o rápido crescimento da haste. Lopes et al. (1973) verificaram que a aplicação do CCC se mostrou favorável para várias cultivares de trigo. Observaram que CCC aplicado em plantas com 20 a 25 cm de altura, na dosagem de 4 a 6,1 de Cycocel/ha, combinado com 60 kg ha⁻¹ de nitrogênio, diminui o grau de acamamento e possibilita aumentos na produção.

Retardadores de crescimento vegetal podendo controlar o desenvolvimento, promovem menores perdas de plantas envasadas e tornam as mesmas mais atrativas. O tamanho das plantas de crisântemo pode ser reduzido pela aplicação de cloreto de 2,4 – diclorobenzil tributilfosfonico (CBBP OU Fosfon-D) em irrigação no vegetal recentemente plantado. Cathey (1967) aplicou 200 a 250 ml de uma solução diluída de CBBP (uma parte do produto a 10% em 170 a 800 partes de água) por recipiente de 15 cm. SADH é também efetivo e pode ser aplicado em pulverização foliar nas concentrações de 2500 a 5000ppm, duas semanas antes de iniciar os dias curtos para reduzir a altura das plantas envasadas, e também pode ser aplicado no momento do desabrochamento para retardar a alongação do pedicelo, melhorar a forma da flor e aumentar seu tamanho. Pulveriza-

ções com giberelina nas concentrações de 1 a 10 ppm têm mostrado aumentar o tamanho das inflorescências de gerânio cultivares “Spartan White” e “Brick Red Irene” (LINDSTROM e WITTEWER, 1957). Estes experimentos mostraram que “Spartan White” pode ser pulverizado quando alguns floretes de cada inflorescência começam a abrir e mostrar coloração. Inflorescências tratadas conservaram-se comerciáveis duas semanas além do controle. Aplicação de giberelina na concentração de 5 ppm em “Brick Red Irene” aumentou o diâmetro da inflorescência. Giberelina aumentou o tamanho da flor em ambas cultivares e também produziu pedicelos grandes e pendúnculos longos. Stuart (1961) verificou que os retardadores de crescimento CBBP, CCC e SADH suprimem o crescimento vegetativo e promovem rápida iniciação de botões florais em diversas cultivares de azálea (*Rhododendron* spp.). SADH e CCC são os produtos mais efetivos em retardar o crescimento de azálea. Uma aplicação de SADH na concentração de 2500 ppm ou duas pulverizações na concentração de 1500 ppm com uma semana de intervalo são suficientes; uma aplicação de CCC nas concentrações de 1844 a 2305 ppm pode ser realizada, ou duas com uma semana de intervalo (STUART, 1965).

O estímulo da produção de látex por alguns produtos como o 2, 4, 5 –T tem sido importante para uma produção satisfatória da maioria das cultivares de *Hevea brasiliensis* em determinados estágios durante a vida média de trinta anos. De acordo com De Wilde (1971), o ethephon (ácido 2-cloroetil fosfônico) foi o primeiro produto usado comercialmente para estimular a produção de látex. Se ethephon na concentração de 10% em óleo de palmeira é pincelado numa faixa de casca medindo 3,75 a 6,25 cm, localizada diretamente abaixo do corte de fluxo, aumenta em 100% ou mais o fluxo de látex e a produção de borracha seca, em importantes cultivares comerciais. O maior aumento no conteúdo de borracha seca foi conseguido quando ethephon foi aplicado ao corte convencional de meia-espiral refeito cada dois dias. Novas técnicas podem ser usadas com ethephon, o que não é normalmente possível com estimulantes comerciais. Aumentos em produção podem ser obtidos pela utilização de novos cortes curtos, de 0,63 ou 0,83 cm, e pelo corte a intervalos mais frequentes (entre três e seis dias). O uso de ethephon conserva a casca e assim, prolonga a

vida econômica da árvore; isto também aumenta a produtividade de trabalho enquanto mantém ou aumenta a produção de látex. Aitken et al. (1972) verificaram que ethephon a 10% misturado com azeite de dendê, é superior as demais concentrações utilizadas e superior ainda ao 2, 4, 5-T a 1%, no aumento da produção de látex.

Em relação às experiências do Grupo de Pesquisa Manejo de Plantas em Ecossistemas Neotropicais (MaPENe), com o uso de substâncias reguladoras em fruteiras pode-se relatar uma pesquisa em que se avaliou os efeitos de modos de aplicação e concentrações de etefon sobre a coloração da casca e outros aspectos externos e internos dos frutos de abacaxi 'Pérola', durante o armazenamento sob condições ambientais. Frutos verdes foram colhidos e tratados em plantio comercial, em Itaberaba-BA, e, em seguida, armazenados e avaliados na Embrapa Mandioca e Fruticultura, Cruz das Almas-BA. Foram estudadas quatro concentrações (500 mg L⁻¹, 1.000 mg L⁻¹, 2.000 mg L⁻¹ e 4.000 mg L⁻¹) de etefon, ácido 2-cloroetil-fosfônico, diluído em água, além do tratamento-testemunha (0 mg L⁻¹), e três formas de aplicação (pulverização com jato tipo 'filete' dirigido a um lado do fruto na pré-colheita, pulverização sobre os frutos colhidos e acondicionados aleatoriamente em balaios na pós-colheita, e imersão dos frutos, por dez segundos, depois de colhidos, sem atingir as coroas). Aos quatro, cinco, sete e onze dias após a colheita, foram avaliados a coloração e a firmeza da casca, bem como a coloração, firmeza, translucidez, teores de sólidos solúveis totais (SST), acidez (ATT) e a relação SST/ATT da polpa. O etefon acelerou o amarelecimento dos frutos, sem afetar a firmeza da casca e a qualidade interna dos frutos. A imersão determinou amarelecimento mais rápido e uniforme da casca dos frutos do que o observado para as demais formas de aplicação. Os resultados obtidos permitem recomendar a imersão rápida dos frutos de abacaxi 'Pérola', logo após a colheita, em soluções de etefon, nas concentrações de 500 a 2.000 mg L⁻¹ (SANTANA, et al., 2004).

Com o objetivo de desenvolver uma metodologia de seleção do porte em bananeira mediante o emprego de giberelinas realizaram um experimento em condições controladas de casa de vegetação da Embrapa Man-

dioca e Fruticultura Tropical, localizada em Cruz das Almas – BA (CARVALHO, et al., 2005). Assim, para a comparação de diferentes portes de plantas das cultivares Prata-Anã e Prata-Gigante, foram testadas diferentes doses de ácido giberélico (0; 3,0; 14,0; 29,0; 59,0 e 145 $\mu\text{mol L}^{-1}$), avaliando-se aos 30 e 60 dias após o plantio, altura da planta e altura da primeira folha. Avaliaram-se também o diâmetro do caule, massas da matéria fresca e seca da parte aérea e da raiz, e altura da segunda folha, aos 60 dias após o plantio. A concentração que provocou o maior efeito nos caracteres considerados foi de 84 $\mu\text{mol L}^{-1}$, sendo que, na variável altura da planta, aos 60 dias foi a de 90,26 $\mu\text{mol L}^{-1}$. Para todas as variáveis estudadas, observou-se um ponto de máximo em torno da dose de 90 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de giberelina. A concentração de 94,13 $\mu\text{mol L}^{-1}$ de ácido giberélico (GA_3) foi a mais eficiente na identificação precoce do porte de genótipos de Prata-Anã e Prata-Gigante. O momento adequado para efetuar a separação dos genótipos de diferentes portes é aos 60 dias após o plantio, e a variável que deve ser observada no instante da seleção, é a altura da segunda folha.

Em um experimento instalado na casa de vegetação do Centro de Ciências Agrárias e Ambientais e Biológicas da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, utilizando substâncias reguladoras do crescimento (GA_3), avaliaram-se a germinação de sementes e o crescimento de plantas de *Artocarpus heterophyllus* Lam. (jaqueira), submetidas à pré-embebição (LIMA et al., 2009). Os tratamentos foram: sem embebição- T0; nos demais, as sementes foram embebidas por 2 horas em: água destilada - T1; giberelina líquida (GA_3 4 %) a 200 $\text{cm}^3 \text{dm}^{-3}$ -T2; Stimulate® a 5 $\text{cm}^3 \text{dm}^{-3}$ - T3 e Stimulate® a 10 $\text{cm}^3 \text{dm}^{-3}$ - T4. As sementes foram obtidas de frutos maduros de jaca tipo dura, lavadas em água corrente e imediatamente submetidas aos tratamentos. A semeadura foi feita em bandejas de plástico com a parte côncava da semente para baixo e coberta com uma camada de areia. O substrato foi umedecido com água até atingir 60% de sua saturação hídrica, permanecendo em bancadas, em temperatura ambiente (25 ± 2 °C). As variáveis avaliadas foram: número de dias para início de germinação, número de dias para finalizar a germinação, porcentagem de germinação, índice de velocidade de germinação, comprimento da raiz e do caule, número de folhas e massa seca da raiz, do caule, da folha e total da planta aos 35 dias após a semeadura. A

pré-embebição das sementes de jaca dura em água destilada e Stimulate® na concentração de 10 cm³ dm⁻³ podem ser indicados para a produção mudas com maiores alturas.

Para avaliar os efeitos da ação da giberelina no crescimento inicial de plantas de maracujazeiro, sob pulverização foliar, em diferentes soluções de GA₃, foi realizado um experimento no Laboratório de Fisiologia Vegetal e na casa de vegetação do Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas da UFRB (SANTOS, et al., 2010). Foram utilizadas sementes de maracujá amarelo (*Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg) e o regulador de crescimento giberelina (4% GA₃), nas dosagens 0,5; 1,0; 2,0; 4,0 mL de giberelina por litro de solução e água destilada como testemunha. Aos 40 DAS, as plantas foram submetidas a pulverizações com as soluções de giberelina durante sete dias consecutivos. Aos 70 DAS registraram-se: comprimento da raiz, do caule e total (cm), o número de folhas, a massa seca de raiz, folha, caule e total das plantas (g). Concentrações no intervalo entre 90 e 100 mg GA₃ L⁻¹, ministrado via pulverização foliar, promovem crescimento expressivo no comprimento do caule. O regulador vegetal, para concentrações no intervalo de 78 e 92 mg GA₃ L⁻¹, incrementa a massa seca de raiz, caule e total em plantas de maracujazeiro amarelo.

A seguir passamos a relatar trabalhos e pesquisas com plantas oleaginosas, desenvolvidas pelo Grupo de Pesquisa MaPENeo, a exemplo da mamoneira, o pinhão manso, o girassol e o amendoim, que podem ser encontrados completos nas citações correspondentes.

Dessa forma, um experimento em condições de casa de vegetação foi conduzido no Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia (UFRB), com o objetivo de verificar a ação da pré-embebição de sementes em giberelina líquida sobre a emergência de plântulas de mamoneira. Sementes de mamona da cultivar BRS 188 Paraguaçu foram imersas por 3h em soluções de ácido giberélico (AG₃) nas concentrações zero, 50, 100 e 150 µL L⁻¹, em seguida foram semeadas em bandejas plásticas contendo areia lavada. Cada unidade experimental constou de 25 sementes por bandeja. Diariamente registrou-se o número de sementes emergidas. Aos cinco dias calculou-se o percentual de emergência e aos 30

dias avaliou-se o comprimento de raiz, parte aérea e massa seca das plântulas. Avaliou-se, também, a matéria seca das plântulas após três dias em estufa com ventilação forçada a 65°C. O uso da giberelina na dose de 100 $\mu\text{L L}^{-1}$ melhora o percentual de primeira contagem, índice de velocidade de emergência, emergência, comprimento e massa seca de raiz e parte aérea das plântulas de mamona (PEIXOTO et al., 2011).

Com o objetivo de avaliar por meio dos índices fisiológicos, o desempenho de mudas de pinhão manso, quando as sementes são pré - embebiadas em Stimulate® (90 mg L^{-1} de citocinina), 50 mg L^{-1} (giberelina), 50 mg L^{-1} e 99,981% de ingredientes inertes), um experimento foi instalado na casa de vegetação do Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, no município de Cruz das Almas – BA. As sementes passaram por uma de desinfecção, imersas em solução de hipoclorito de sódio a 2 %, por 2 minutos e lavadas em água corrente. Os tratamentos utilizados foram: controle, embebição em água destilada, e as concentrações de Stimulate® (6,0; 12,0; 18,0; 24,0 e 30,0 mL do produto L^{-1} de solução), por oito horas, em delineamento experimental inteiramente casualizado. Foram realizadas coletas decenais de cinco plantas aleatórias por parcela, a partir dos 21 dias após a semeadura (DAS) até os 71 DAS, para a determinação da matéria seca (g planta^{-1}) e da área foliar da planta (dm^2). Essas características serviram de base para determinar os índices fisiológicos: taxa de crescimento absoluto (TCA), taxa de crescimento relativo (TCR), taxa assimilatória líquida (TAL) e razão de área foliar (RAF). Conclui-se que não houve diferenças significativas para as concentrações utilizadas, variando apenas no tempo de amostragem (OLIVEIRA et al., 2011).

Para avaliar por meio dos índices biométricos, taxa de crescimento da cultura e índice de área foliar, o desempenho de plantas de girassol sob a ação de um bioestimulante vegetal contendo 0,005% de ácido indolbútrico, 0,009% de cinetina e 0,005% de ácido giberélico em duas épocas de semeadura e dois arranjos espaciais, em sistema de plantio direto, foi realizado um experimento utilizando o híbrido de girassol Hélio 250 (SANTOS et al., 2016). As fontes de variação foram: T1 = plantas tratadas com o bioestimulante (pré-embebição de sementes + pulverização foliar), além do

controle. T2 = duas épocas de semeadura e T3 = dois arranjos espaciais diferentes, em blocos casualizados com seis repetições. Com base na massa seca e área foliar, foram determinadas as seguintes variáveis: índice de área foliar e taxa de crescimento da cultura. A aplicação do bioestimulante vegetal em interação com a época e o arranjo espacial 1, promovem maior índice de área foliar e incrementa a taxa de crescimento da cultura em plantas de girassol.

Em outro trabalho com a finalidade de mensurar a produtividade do girassol sob a ação de um bioestimulante vegetal de nome comercial Stimulate® (ácido indolbutírico 0,005%, cinetina 0,009% e ácido giberélico 0,005%) em diferentes épocas de semeadura e arranjos espaciais, no sistema de plantio direto, realizou-se um experimento utilizando o híbrido de girassol Hélio 250. As plantas tratadas com o bioestimulante foram submetidas à pré-embebição de sementes em 4 mL L⁻¹ de solução, por 4 horas. Aos 09, 13 e 16 dias após a semeadura (DAS), foram realizadas aplicações foliares na mesma concentração utilizada na semente (4 mL L⁻¹). Os tratamentos foram: T1: plantas submetidas ao bioestimulante vegetal e plantas sem aplicação (controle); T2: dois arranjos espaciais e T3: duas épocas de semeadura. Interações foram organizadas comparando sempre dois tratamentos, em esquema fatorial 2 x 2, em blocos casualizados com seis repetições. A maior produtividade é observada em plantas submetidas ao bioestimulante na época 1 e no arranjo 2 (SANTOS et al., 2016).

Também foi desenvolvido um experimento para avaliar a qualidade fisiológica de sementes de amendoim armazenadas em legumes e em garrafas PET em diferentes tempos de avaliação, além da ação de um bioativador vegetal na germinação e no vigor das sementes. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, no esquema fatorial 4 x 2 (4 doses de Fertiactyl® LEG e 2 formas de armazenamento), com quatro repetições, avaliados em quatro tempos distintos. A cada tempo de avaliação, no momento da montagem dos experimentos, as sementes passaram por tratamento com o bioativador vegetal Fertiactyl® LEG, nas dosagens de 0,0 (controle), 4,0, 8,0 e 12,0 mL kg⁻¹ de sementes. Após os tratamentos, as sementes foram distribuídas em papel de germinação e mantidas em ger-

minador, à temperatura de 25 °C e umidade relativa de 90%, com fotoperíodo de 12 horas. Foi realizado teste de vigor de plântulas simultâneo ao teste padrão de germinação, assim como o estudo do índice de velocidade e porcentagem de emergência de plântulas, os quais foram registrados diariamente por meio da contagem da emergência das plântulas em areia e a campo. O armazenamento em legumes é mais eficiente na manutenção da qualidade fisiológica de sementes de amendoim. O bioativador Fertiactyl® LEG promove melhor vigor das plântulas de amendoim até os oito meses de armazenamento das sementes. Aos doze meses de armazenamento, o uso do Fertiactyl® LEG implica na menor germinação de sementes e emergência de plântulas (ALMEIDA, 2018).

Dessa forma, fica a indicação de pesquisas, nas quais possam se avaliar os diferentes efeitos dos reguladores vegetais, com suas diferentes formas de ação, seja pelo uso individual (regulador), em misturas (bioestimulantes), ou ainda, em associação com diversos outros produtos de ação similares.

15.1 Referências

- AITKEN, W. M., J.L.S. CALMON e P.T. ALVIM 1972. *Aumento na produção de látex em seringueira (Hevea Brasiliensis Muell. Arg.) por efeito do ácido 2-cloroetil fosfonico (Ethrel). Ciência e Cultura* 24 (5): 462-464.
- ALMEIDA, A. T. *Qualidade fisiológica de sementes, índices biométricos e produtividade do amendoim na Bahia*. 2018. Tese (Doutorado em Ciências Agrárias) - Universidade Federal do Recôncavo da Bahia.
- CASTRO, P.R.C. 1973. Algumas aplicações agrícolas dos reguladores de crescimento. *Atualidades Agronômicas* 3:52-56.
- CASTRO, P.R.C. 1974. *Efeitos de reguladores de crescimento na frutificação da videira "Niagara Rosada"*. Dissertação de Mestrado. E.S.A "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 1-103.
- CASTRO, P.R.C. e C.J. ROSSETTO 1974. *Diferenças na infestação de Aphisgossypii em plantas de algodoeiro cultivar (IAC RM3 tratadas com reguladores de crescimento)*. *Anais da E.S.A. "Luiz de Queiroz"* 31-217-224.
- CATHEY, H.M. 1967. Labor and time-saving chemical and techniques. *Florist and Nursey Exchange*. 18.

- CARVALHO, J. A. B. S.; PEIXOTO, C. P.; SILVA, S. O.; LEDO, C. A. S.; PEIXOTO, M. F. S. P.; ALVES, J. S. Uso da giberelina GA3 na seleção do porte de bananeira das cultivares Prata e Prata-Anã. *Revista Brasileira de Fruticultura (Impresso)*, Jaboticabal, v. 27, n.3, p. 449-453, 2005.
- CHRISTODOULOU, A., R. J. WEAVER, e R. M. POOL 1968. Relation of giberellin treatment to fruit-set, berry development and cluster compactness in *Vitis vinifera* grapes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92: 301-310.
- CLARCK, H. E. e K. R. KERNS 1942. Control of flowering with phytohormones. *Science* 95: 536-537.
- GALSTON, A. W. e P. J. DAVIES 1970. *Control mechanisms in plant development*. Prentice-Hall, New Jersey 1-184.
- GOWING, D. P. 1956. An hypothesis of the role naphthaleneacetic acid in flower induction in the pineapple. *Amer. Jour. Bot.* 43:411-418.
- HUMPHRIES, E. C., P. J. WELBANK e K.J. WITTS 1965. Efiect of CCC (chlorocholine chloride) on growth and yield of spring wheat in the field. *Ann. Appl. Biol.* 56: 351-361.
- KISHI, M. e M. TASAKI 1958. The effect of gibberellin on grape varieties. Japan Gibberellin. *Res. Assoc.*, Tokyo 13-14.
- LIMA, J. F. DE; FONSECA, V. J. A.; MORAES, J. C. DE CERQUEIRA; J. DE A.; VIEIRA, E. L.; PEIXOTO, C. P. Germinação de Sementes Pré-Embebidas e Crescimento de Plantas de *Artocarpus heterophyllus* Lam. *Scientia Agraria (UFPR. Impresso)*, v. 10, p. 437-441, 2009.
- LINDSTROM, R.S. e S. H. WITTWER 1957. Gibberellin and higher plants, IX: Flowering in geranium (*Pelargonium Hortorum*). *Quar. Bull. Mich. Agr. Exptl. Sta.* 39: 673-681.
- LOPES, N. F., A. M. COSTA, G.L. BRAUNER e F.E. SAVIER 1973. Emprego de redutor de crescimento na cultura do trigo. *A lavoura* 1:26.
- OLIVEIRA, D.; PEIXOTO, C. P.; VIEIRA, E. L.; OLIVEIRA, S. M. R.; MACHADO, G. S.; PEIXOTO, M. F. S. P. Índices fisiológicos de mudas de pinhão manso (*Jatropha curcas* L.) provenientes de sementes pré-embebidas em Stimulate. *Enciclopédia Biosfera*, v. 7, p. 1833-1846, 2011.
- PEIXOTO, C. P.; SOARES, F. S. DE J.; VIEIRA, E. L.; PASSOS, A. R.; SANTOS, J. M. da S. dos. Ação da giberelina em sementes pré-embebidas de

- mamoneira. *Comunicata Scientiae (Online)*, v. 2, p. 70-75, 2011.
- PEREIRA, F. M. 1972. *Estudo da giberelina sobre a videira Niagara Rosada (Vitis labrusca L. x Vitis vinifera L.)*. Tese de Doutorado. E.S.A “Luiz de Queiroz”, Piracicaba 1-134.
- PEREIRA, F.P. MARTINS e R. INFORZATO 1971. Efeito do fitohormônio ácido alfa-naftalenoacético no enraizamento de estacas dos porta-enxertos de videira: Traviu, 420 A e IAC 313. *Res. Congr. Brás. Frut.*, Campinas 12.
- PINTHUS, M. J. e A. H. HALEVY 1965. Prevenyion of lodging and increase in yield of wheat treated with CCC (2-chloroethyl trimethylammonium chloride). *Israel Jour. Agr. Res.* 15: 159-161.
- PRIMOST, E. 1970. Die Reaktion von Winterweizen auf eine Behandlung mit Chlorrhochinchlorid (CCC) in verschiedenen Wachstumsstadien. *Die Bodenkultur* 21: 148-167.
- RANDHAWA, G.S. e S.S. NEGI 1964. Preliminary studies on seed germination and subsequent seedling growth in grapes. *Indian Jour. Hort.* 21: 186-196.
- RODRIGUEZ, A.B. 1932. Smoke and ethylene in fruiting of pineapple. *Jour. Dept. Agr.*, Puerto Rico. 25: 5-18.
- SANTANA, L. L. A.; REINHARDT, D. H.; LEDO, C. A. S.; MEDINA, V. M.; CALDAS, R. C.; PEIXOTO, C. P. Modos de aplicação e concentração de etefon na qualidade pós-colheita do abacaxi 'Pérola'. *Revista Brasileira de Fruticultura (Impresso)*, Jaboticabal-SP, v. 26, n.2, p. 212-216, 2004.
- SANTOS, C. A. C.; PEIXOTO, C. P.; VIEIRA, E. L.; SILVA, M. R.; BULHOES, I. S.; SANTOS, J. M. S.; CARVALHO, E. V. Produtividade do girassol sob a ação de bioestimulante vegetal em diferentes condições de semeadura no sistema plantio direto. *Revista de Ciências Agro-Ambientais (Online)*, v. 14, p. 84-91, 2016.
- SANTOS, C. A. C.; PEIXOTO, C. P.; VIEIRA, E. L.; SILVA, M. R.; CARVALHO, E. V.; SOUZA, M. S. Desempenho do girassol submetido a um bioestimulante vegetal em duas épocas de semeadura e dois arranjos espaciais. *MAGISTRA CRUZ DAS ALMAS-BA*, v. 29, p. 36-46, 2017.
- SANTOS, C.A.L., L. LEIDERMAN e N. GRASSI 1970. Aplicação de desfolhantes na cultura do algodão. *O Biológico.* 36: 147-151.
- STEWART, W.S., D. HALSEY e F.T. CHING 1958. Effect of potassium

salt of gibberellic acid on fruit growth of Thompson Seedless grapes. *Proc. Mer. Soc. Hort. Sci.* 72: 165-169.

STUART, N.W. 1961. Initiation of flower buds in rhododendron after application of growth retardants. *Science* 134: 50-52.

STUART, N.W. 1965. Controlling the flowering of greenhouse azaleas. *Florist Nursey Exchange* 144: 22-23.

TUKEY, L.D. e H.K. FLEMING 1967. Chemical to increase grape "set" may develop table-fruit industry. *Pennsylvania Agr. Expt. Sta. Sci. for the Farmer* 14:11.

WALHOOD, V. T. e F.F. ADDICOTT 1968. *Harvest-aid programs: Principles and practices*. In: F.C. Elliot M. Hoover and W.K. Porter Jr., Eds., Advances in production and utilization of quality cotton: Principles and practices. *Iowa State Univ. Press, Ames* 40-431.

WEAVER, R.J. 1957. Gibberellin on grapes. *The Blue Anchor* 34: 10-11.

WEAVER, R.J. 1963. Use of kinin in breaking rest of buds of *Vitis vinifera*. *Nature* 1968: 207-208.

WEAVER, R.J. 1972. *Plant growth substances in agriculture*. W.H. Freeman and Company, San Francisco 1: 594.

WEAVER, S.B. McCUNE e B.G. COOMBE 1961. Effects of various chemicals an treatments on rest periods of grape buds. *Amer. Jour. Enol. Vitic.* 12: 131-142.

WEAVER, YEOU-DER, K. e R.M. POOL 1968. Relation of plant regulators to bud rest in *Vitis vinifera* grapes. *Vitis* 7:206-212.

YEOU-DER, K., R.J. WEAVER e R.M. POOL 1968. Effect of low temperature and growth regulators on germinatio of seeds of "Tokay" grapes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92: 323-330.

Capítulo 16 Análise quantitativa do crescimento de plantas

16.1 Introdução

Todos os organismos vivos, em várias etapas de suas vidas são capazes de mudar por convenientes condições. Essas mudanças traduzem, de uma forma ou de outra, em crescimento.

Destacando as plantas para os nossos comentários, verificamos que estas crescem e a energia para tal, provem da luz do sol, transformada em energia química na fotofosforilação acíclica ($ADP + P = ATP$) e na redução de NADP em NADPH, que impulsionam as reações bioquímicas para converter esta energia em reservas, principalmente na forma de carboidratos, que deverão ser oxidadas na respiração e liberadas de forma utilizável, para atender as necessidades das células.

Quando os níveis de produção ou de consumo de carboidratos se equivalem nos processos de fotossíntese e respiração mais fotorrespiração em algumas plantas, o que se produz é utilizado para manutenção (caso de alguma vegetação em clímax, no ponto de compensação de CO_2). Com ganho do processo fotossintético, resulta em energia para crescimento.

Alvim (1975), já apresentava um quadro no qual se podia visualizar através dos constituintes da matéria seca numa planta de milho (*Zea mays* L.), que 44% é formado por carbono (C), 45% de oxigênio (O) 6% de hidrogênio (H) e 5% de nutrientes do solo. Sendo que C e O são provenientes da atmosfera, utilizando principalmente a via estomática, e sendo incorporados através da atividade fotossintética do vegetal. O H provém

da água e os demais nutrientes, do solo, incluindo aí os macro e micros, que embora quantitativamente de menor expressão, são qualitativamente importantes e indispensáveis ao crescimento e desenvolvimento vegetal.

A análise de crescimento se baseia no fato de que mais de 90% da matéria seca acumulada na planta resulta da atividade fotossintética. Entretanto, este crescimento resulta da interação de mecanismos físicos e bioquímicos bastantes complexos, sendo a maioria dos quais pouco esclarecidos.

16.2 **Conceitos básicos**

A análise de crescimento tem sido usada por pesquisadores de plantas, na tentativa de explicar diferenças no crescimento, de ordem genética ou resultante de modificações no ambiente. Seu uso torna-se apropriado quando são usados conceitos básicos de análise de crescimento e os critérios essenciais para a obtenção dos dados.

16.2.1 **Crescimento**

Aumento irreversível de tamanho, massa ou volume, especialmente do material protoplasmático (REIS e MULLER, 1979). Muitos autores restringem o termo crescimento aos processos de divisão e alongamento celular. Crescimento, entretanto, nem sempre significa um aumento de tamanho (FELIPPE, 1985). Assim, alguns organismos utilizam materiais de reservas para produzir novas células, havendo multiplicação celular, sem, contudo, aumento em extensão, que se dá por vacuolização. Tanto é que, em “déficit hídrico”, o crescimento em extensão é o mais sensível, pois depende da pressão de turgor.

Considera-se um aumento irreversível em algum atributo físico. Pode-se medir a massa, tamanho ou volume, a depender do:

- a) Objetivo do experimentador;
- b) Disponibilidade do material a ser estudado e
- c) Disponibilidade do equipamento para efetuar a medida.

16.2.2 **Desenvolvimento**

Diferentes etapas por que passa o organismo ou o vegetal (germinação, juvenildade, maturação, reprodução, senilidade e morte). O desenvolvimento é caracterizado pelo crescimento e por mudanças na forma da planta, as quais ocorrem por meios de padrões sensíveis e de diferenciação e morfogênese.

16.2.3 **Diferenciação**

Aumento em complexidade. Diz respeito a todas as diferenças qualitativas entre células: especialização de células e tecidos para funções particulares durante o desenvolvimento. Os tecidos se diferenciam em floema, xilemas, parênquimas, entre outros.

Através da Fenologia (estudo dos fenômenos periódicos da vida em relação às condições ambientais), pode-se observar que o crescimento e o desenvolvimento de um organismo resultam da ação conjunta de três níveis de controle (LUCCHESI, 1987):

- a) Controle Intracelular – Controle genético; envolve as características da planta que ela carrega em sua bagagem genética. A atividade celular depende da ação gênica para a síntese proteica e enzimática. Estes conhecimentos são muito utilizados em programas de Biotecnologia;
- b) Controle Intercelular – É função de substâncias reguladoras. Os hormônios, compostos orgânicos não nutrientes, de ocorrência natural, produzidos na planta e que em baixas concentrações promovem, retardam ou inibem processos fisiológicos e morfológicos. Os reguladores vegetais, que possuem as mesmas propriedades, sendo, porém exógenos. Suas atuações acontecem ao nível de gene, portanto são capazes de promover as mais variadas modificações nos vegetais.

As principais classes de hormônios vegetais são as Auxinas, Giberelinas e Citocininas (promotores), o Etileno (ligado a senescência), e o Ácido abscísico (Inibidor). Alguns reguladores

sintéticos como a Hidrazina maleica, têm ação inibidora. Enquanto outros, como o Daminozide (SADH) e Chlormequat (CCC), agem como retardadores do crescimento, com ação no meristema subapical sobre a síntese de auxina e giberelina, respectivamente.

- c) Controle Extracelular – É o controle ambiental. Seriam as condições do ambiente onde está inserido o vegetal, pois seu desenvolvimento depende de vários componentes ambientais como: luz, temperatura, água, sais minerais, entre outros. Estão envolvidos fatores do meio físico (climáticos e edáficos) e fatores do meio biológico (pragas, doenças, plantas daninhas, animais e o homem).

O ambiente constituído do Biótopo (lugar onde há vida) e da Bioce-nose (conjunto dos seres vivos) afeta a morfologia, o crescimento e a re-produção vegetal, através dos fatores climáticos (altitude, latitude, vento, temperatura, luz e água) e edáficos (topografia, propriedades físicas: tex-tura, estrutura, profundidade e permeabilidade e propriedades químicas: fertilidade, pH e matéria orgânica).

Como podemos observar, o desenvolvimento da planta como um todo, é um processo complexo que envolve fatores externos e internos. Sendo que o processo compreende o crescimento e a diferenciação. O cres-cimento reflete um aumento em tamanho e peso, sendo por isto, um pro-cesso quantitativo. A diferenciação é um processo qualitativo, que pode ser observado, mas não medido, constituído por modificações internas e ex-ternas na forma e posição relativa de várias partes da planta durante seu ciclo de vida.

As técnicas de análise de crescimento foram desenvolvidas, no início do século XX, por investigadores britânicos (BLACKMAN, 1919; BRI-GGS et al. 1920) que além de apresentarem as fórmulas de análise de cres-cimento, suas derivações e condições necessárias para seu uso correto, dis-cutem alternativas e métodos que envolvem uma descrição matemática do

peso da matéria seca e da área foliar em função do tempo, seguida de cálculos de diferentes parâmetros de crescimento.

O fundamento dessa análise é a medida sequencial da acumulação de matéria orgânica na planta, sendo que a sua determinação é feita normalmente considerando a massa da matéria seca ou a sua fitomassa (MAGALHÃES, 1985). Entretanto, devido ao fato deste procedimento ser destrutivo, as plantas tomadas como amostra a cada tempo, devem representar a população em estudo.

A medida da massa da matéria seca das diferentes partes da planta é simples e exige poucos equipamentos (régua graduada em milímetros, tesouras, paquímetro, estufas de aeração forçada, sacos plásticos, sacos de papel, etc.). Isto é, não exige laboratório nem material sofisticado, o que é considerado uma vantagem da análise do crescimento, segundo Castro et al. (1984), uma vez que as informações necessárias para se levar avante tais análises, são a massa da matéria seca (fitomassa) da planta inteira ou parte dela e a dimensão do aparelho fotossintetizante (área foliar). Estas informações são obtidas a intervalos de tempo regulares, normalmente uma semana ou a cada 14 dias para plantas de ciclo curto (CASTRO et al., 1984; MAGALHÃES, 1985; PEIXOTO, 1995; PEIXOTO, 1998; BRANDELERO, 2000; BRANDELERO et al., 2002 e BENINCASA, 2004; PEIXOTO et al., 2011).

A fim de que o crescimento total da planta possa ser estimado, as raízes devem ser consideradas como importantes componentes do vegetal. No entanto, em geral, a recuperação das raízes principalmente no campo, pode se tornar um trabalho adicional, o que faz com que esta parte da planta seja desconsiderada nos cálculos de análise de crescimento.

Por outro lado, em determinados vegetais onde as raízes são responsáveis pela produção econômica, faz-se necessário à tomada de suas medidas, seja em massa, volume, diâmetro ou tamanho.

A determinação da superfície foliar é muito importante no que diz respeito a inúmeros parâmetros fisiológicos como a taxa de crescimento relativo, a taxa assimilatória líquida, e o índice de área foliar, entre outros.

A área foliar representa a matéria prima para a fotossíntese e, como tal, é de grande importância para a produção de carboidratos, óleos, proteínas e fibras.

Basicamente os parâmetros utilizados para medir o crescimento vegetal abordam a área foliar (AF ou L) e matéria seca (MS ou W) acumulada pela planta por representarem esses fatores à “fabrica” e o “produto final”, respectivamente, segundo Peixoto (1995). Na prática, as principais medidas de W e L são: a massa da matéria seca total (MST) e área foliar total (AF) da planta.

As fases de crescimento de uma planta ou qualquer outro organismo vivo podem ser resumidas na Figura 16.1, que representa as modificações no tamanho, na massa ou no volume desse organismo, ou de qualquer órgão dele em função do tempo. Neste tipo de curva podemos distinguir uma fase inicial de crescimento lento, passando posteriormente a uma fase exponencial e, em seguida, a uma de crescimento linear e um novo período de crescimento lento, com a paralisação eventual do processo.

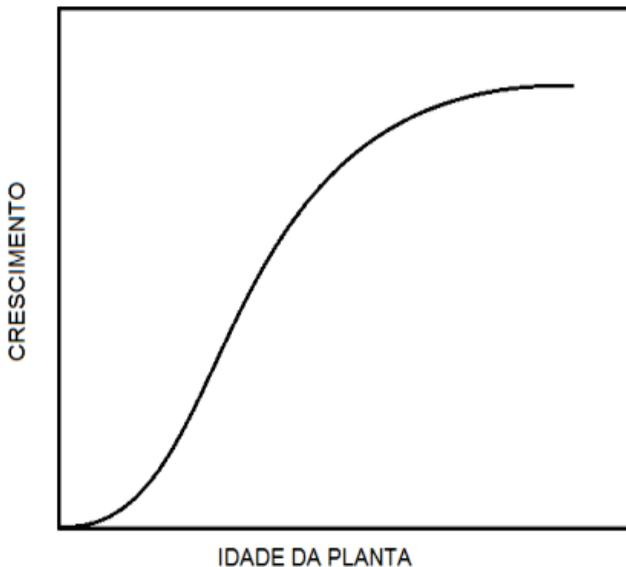


Figura 16.1 Curva ilustrativa do crescimento sigmoide de uma planta (Magalhães, 1985).

A interpretação fisiológica destas diferentes fases do crescimento pode ser compreendida da seguinte forma:

- a) No início, a planta depende das reservas da semente para a produção dos diferentes órgãos componentes. O espaço ainda não foi ocupado pelas plantas. Cada nova folha que é formada contribui para maior interceptação da luz. Não há sombreamento mútuo ainda e a contribuição das poucas folhas é semelhante. A taxa de crescimento relativa é constante e a cultura é principalmente vegetativa, caracterizando a fase exponencial.
- b) Após o desenvolvimento do sistema radicular e a expansão das folhas, a planta retira água e nutrientes do substrato em que se desenvolve e inicia os processos anabólicos dependentes da fotossíntese. As folhas serão gradualmente auto-sombreadas, aumenta o índice de área foliar (IAF), passando a uma fase de crescimento linear, com o maior incremento na taxa de matéria seca (MS). Quando água e nutrientes não são limitantes, o IAF poderá facilmente exceder o seu ótimo sem, contudo, significar maior aumento em fitomassa.
- c) Ao atingir o tamanho definitivo, a planta entra para a fase de senescência, diminuindo o IAF, com menor interceptação da energia luminosa, resultando em decréscimo no acúmulo de matéria seca com a translocação desta para os órgãos de reservas, e conseqüente degeneração do sistema fotossintético.

Segundo Lucchesi (1987), um vegetal anual em condições ecológicas adequadas, ocupa no período de crescimento em termos de percentagem, 10% para germinar, 6% para emergir, 51% no grande período de crescimento (fase linear), 15% para a reprodução, 8% na maturação e 10% até a colheita. Portanto, durante o seu desenvolvimento o vegetal ocupa, nas diferentes fases, períodos distintos de crescimento, naturalmente afetados pelos fatores externos (fenologia) e os inerentes à própria planta.

A análise do crescimento constitui uma parte da fisiologia vegetal em que se faz uso de fórmulas e modelos matemáticos para avaliar índices de

crescimento das plantas, sendo muito deles relacionados com a atividade fotossintética (BENINCASA, 2004).

Como o crescimento é avaliado por meio de variações de tamanho de algum aspecto da planta, geralmente morfológico, em função da acumulação de material resultante da fotossíntese líquida, esta passa a ser o aspecto fisiológico de maior importância para a análise de crescimento. Exceções ocorrem, como por exemplo, o alongamento de caules por alta atividade auxínica sob condições de ausência de luz (estiolamento).

A fotossíntese líquida (FL) é definida como a diferença entre a fotossíntese bruta (FB- tudo que é literalmente produzido pela fotossíntese no interior dos cloroplastos) e o que é consumido pela respiração (R). Em algumas plantas outro processo compete com a fotossíntese bruta: a fotorrespiração (FR). Portanto, $FL = FB - (R + FR)$.

A respiração é um processo de combustão lenta dos carboidratos produzidos na fotossíntese, resultando na liberação de energia armazenada nesses compostos, a qual é utilizada para a manutenção do metabolismo vegetal e de todos os processos fisiológicos. Portanto, é de se esperar que, na medida em que a planta cresça, ocorra um aumento no processo respiratório e, conseqüentemente, a fotossíntese bruta terá de ser bem maior para atender às necessidades metabólicas do material existente e ainda promover adições de novos materiais, isto é, promover o crescimento. Na Figura 16.2 tem-se o fluxo de matéria e energia, a partir da fotossíntese, no qual o esquema se apresenta em três níveis:

No nível A, mediante o processo fotossintético são produzidos os produtos primários (PP), basicamente carboidratos (1), que formarão inicialmente os açúcares simples (monossacarídeos como glicose e frutose), ou podem ser armazenados (2) em formas mais complexas (dissacarídeos ou polissacarídeos como a sacarose e o amido).

Estes carboidratos poderão ser diretamente “queimados” pela respiração (3) e/ou, são utilizados para a síntese de material metabólico e estrutural (4), como proteínas, lipídeos e demais componentes orgânicos produzidos pela planta – nível B.

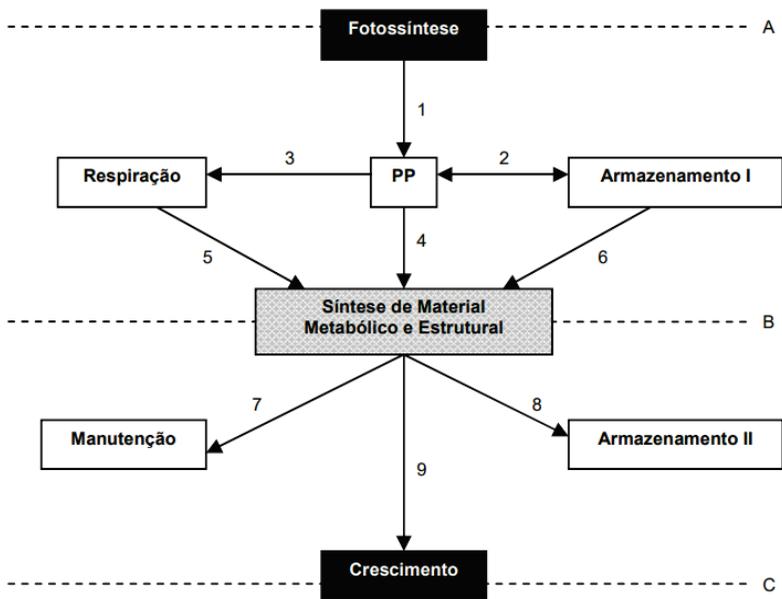


Figura 16.2. Fluxo de matéria e energia, a partir do processo fotossintético (Benincasa, 2004).

Em direção ao nível B, o caminho (5) constitui o fluxo de energia obtida pela respiração que será utilizada na síntese de novo material e (6) é fluxo de material armazenado que eventualmente poderá ser mobilizado para as novas sínteses. Em caso de estresses, esse material armazenado poderá ser utilizado diretamente pela respiração.

O crescimento da planta como um todo, em termos de aumento de volume, de massa, de dimensões lineares, de unidades estruturais, é função do que a planta armazena (armazenamento I e II) e do que a planta produz em termos de material estrutural (nível B).

Os compostos elaborados no nível B são, em parte, utilizados para manutenção do material já existente (7), armazenado secundariamente (8) ou serão utilizados para promover aumento do material estrutural (9), resultando em crescimento – nível C.

16.3 Medidas do crescimento

A análise de crescimento permite avaliar o crescimento final da planta como um todo e a contribuição dos diferentes órgãos no crescimento total. A partir dos dados de crescimento pode-se inferir atividade fisiológica, isto é, estimar-se de forma bastante precisa, as causas de variações de crescimento entre plantas geneticamente diferentes ou entre plantas crescendo em ambientes diferentes.

Do ponto de vista agrônômico, a análise de crescimento atende àqueles pesquisadores que estão interessados em conhecer diferenças funcionais e estruturais entre cultivares de uma mesma espécie, de forma a poder selecioná-los para melhor atender aos seus objetivos ou mesmo utilizar a análise de crescimento no estudo do desenvolvimento vegetal sob diferentes condições ambientais, incluindo condições de cultivo, de forma a selecionar cultivares ou espécies que apresentem características funcionais mais apropriadas aos objetivos do experimentador.

O crescimento de uma planta pode ser estudado através de medidas de diferentes tipos, quais sejam lineares, superficiais, volumétricas, peso e número de unidades estruturais. Os tipos de medidas a serem realizadas dependem de vários aspectos: (a) objetivos do experimentador; (b) disponibilidade de material a ser estudado; (c) disponibilidade de mão-de-obra; (d) disponibilidade de tempo do experimentador ou da equipe; (e) disponibilidade de equipamentos para executar as medidas.

16.3.1 Dimensões lineares

Estas medidas de dimensões lineares podem ser feitas em plantas intactas ou não. São muito úteis, e em alguns casos, são as únicas possíveis. São exemplos: a) Altura de planta; b) Comprimento e diâmetro de caule; c) Comprimento e largura de folhas, entre outras.

16.3.2 Número de unidades estruturais

O crescimento pode ser acompanhado a partir da contagem de unidades estruturais morfológicas ou anatômicas (folhas, flores, raízes e frutos)

que podem fornecer informações sobre a fenologia e são, muitas vezes, usadas para detectar diferenças entre os tratamentos estabelecidos.

Número e distribuição de estômatos, número e distribuição de células do parênquima clorofiliano, acompanhadas ou não de outras medidas destes órgãos, dão importantes informações sobre as diferenças funcionais entre plantas ou interações destas com o ambiente.

16.3.3 Medidas de superfície

Estas medidas estão relacionadas com a determinação ou estimativa da superfície fotossinteticamente ativa da planta, que com raríssimas exceções, são as folhas, os órgãos vegetais responsáveis pela fotossíntese.

A superfície foliar é determinada diretamente ou estimada por meios indiretos, em vez de se medir a folha inteira, definindo-se como área foliar à medida dessa superfície. Em caso de plantas que não apresentem folhas funcionais, como algumas cactáceas, o aparelho fotossintetizante é a superfície do caule e ramificações.

A área foliar é determinada por diferentes métodos. A maioria com alto grau de precisão. Dentre estes métodos, destacamos:

16.3.3.1 Uso do Planímetro – A partir de contornos foliares impressos em papel, estima-se a área foliar. Pode-se fazer o contorno da folha, obtendo-se diretamente a área foliar. Coloca-se uma placa transparente sobre a folha (vidro ou plástico) para facilitar a operação. É mais comum usar-se a “impressão da folha” em um papel e usar o planímetro no contorno destas.

16.3.3.2 Massa seca de discos foliares – Com um perfurador de área conhecida (de metal), através de punções, tomam-se amostras de discos foliares, relacionando a massa seca da área conhecida do disco com a massa seca da folha.

16.3.3.3 Fotocópias – Comparação da massa de uma área conhecida de papel com a massa dos recortes do perímetro das folhas. Ou são feitas cópias heliográficas das folhas e do mesmo papel são retiradas figuras com formas em que a área pode ser facilmente conhecida (quadrado, círculo,

retângulo, etc.). Por interpolação das massas das figuras de áreas conhecidas e a massa da “impressão” recortada da folha, determina-se à área de uma das faces da folha.

16.3.3.4 Uso de integradores – Medidor de área foliar. Integra a área de qualquer material opaco, através da utilização de células fotoelétricas, componentes de instrumentos eletrônicos. Existem os portáteis e os maiores, “de bancadas”, que ficam nos laboratórios.

16.3.3.5 Método dos pontos – Desenvolvido por Bleasdale (1977), consiste no uso de uma placa de vidro ou papel transparente (material de radiografia) com pontos distanciados de 1,0cm. A placa deve ser colocada sobre a folha, sendo essencial o uso de pontos pequenos, cuidando que a visada seja feita em ângulo reto, para evitar erro de paralaxe. É muito trabalhoso, pois se devem fazer várias repetições. O problema é para quem sofre de astigmatismo.

16.3.3.6 Modelos matemáticos – A partir da área foliar obtida por integrador ou por outro método de um número representativo de folhas, calcula-se a razão entre a área foliar (AF) e o produto do comprimento pela largura ($C \times L$) de cada folha medida ($R = AF / C \times L$). Se não houver diferenças estatísticas entre estas razões, determina-se o valor médio das razões que será utilizado como fator de correção (F) para estimativa da área, de acordo com o tipo de planta usada, a partir de medidas lineares como comprimento (C) e largura (L) da lâmina. Estabelecem-se os modelos matemáticos quando estas dimensões estão altamente correlacionadas. Apresentam a vantagem de ser um método relativamente rápido, não exigir destruição do material e ser de ampla utilização em condições de campo. Exige-se para tal, que as folhas sejam simples. Em folhas compostas, usa-se um modelo para cada folíolo de forma geométrica aproximadamente definida e que apresentem altas correlações com suas dimensões lineares ou peso seco (REIS et al., 1979). São exemplos, café, seringueira, mandioca, soja, entre outras.

Cada um destes métodos poderá ser usado em situações específicas,

em função do tipo da folha (forma, tamanho, espessura), da disponibilidade do material e do rigor científico do trabalho.

16.3.4 **Massa da matéria fresca**

É a massa do material em equilíbrio com o ambiente. Geralmente o crescimento da matéria seca é acompanhado pelo aumento do teor de água nos tecidos da planta. Entretanto, existem exceções como é o caso de embebição de sementes, onde se denota aumento de volume, sem, contudo, aumento na massa seca. A desvantagem do uso de massa da matéria fresca (MMF) é conter algumas imprecisões como o tempo entre a colheita e a pesagem, além de destruir o indivíduo. O teor de água é bastante variável a partir da colheita da planta, principalmente dependente da umidade relativa do ar, desde o local da amostragem até o local de pesagem, por exemplo: perda de água por transpiração (REIS e MULLER, 1978).

16.3.5 **Massa da matéria seca**

É a massa constante de determinada amostra, numa dada temperatura (tecidos vegetais: mais ou menos 65 a 70 graus Celsius). Há também destruição do indivíduo. É muito usado quando se está interessado em produtividade, pois é uma medida bem mais precisa que o peso da matéria fresca.

A relação entre massa da matéria fresca e massa da matéria seca pode nos informar sobre o Teor de Água (TA) ou Teor Relativo de Água (TRA) nos tecidos, considerado mais preciso (envolve o “peso túrgido”), o que seria um indicativo do “status” de água na planta. Para tanto, usa-se também o potencial de água (ψ_a) como medida, relacionando-se o potencial osmótico (ψ_o), o matricial (ψ_m) e o potencial pressão (ψ_p): $\psi_a = \psi_o + \psi_m + \psi_p$.

16.3.6 **Volume**

É uma medida tridimensional. Muitas das vezes é obtido por deslocamento de água. Exemplo: Volume de frutos (imersão dos frutos em água para conhecimento de seu volume). A determinação da matéria seca em mandioca vale-se desta medida, através da balança hidrostática. Toma-se uma amostra de 5,0 quilogramas de raízes de mandioca de vários tamanhos

para determinar o peso específico. Lavam-se raízes e seca à sombra. Dos cinco quilogramas, colocam-se três (3,0 kg) em água. Supondo que pesou 345g, aplica-se a fórmula: $\%MS = 15,75 + 0,564 \times R$ (CONCEIÇÃO, 1979); onde R é o peso dos 3,0 kg em água. Para calcular o amido subtrai 4,65 da %MS ($\%MS - 4,65$); neste caso, $\%MS = 35,21$ e $\% \text{ amido} = 30,56$.

16.4 Critérios de amostragem

O tamanho da comunidade (homogênea ou não) em estudo, o tipo de plantas a serem analisadas, o ciclo, o hábito de crescimento, além de outros aspectos vão determinar os critérios para a tomada de dados. Indiscutivelmente, os objetivos do trabalho são de maior relevância na definição desses critérios, que na sequência devem ser enumerados: a) Objetivo do trabalho; b) Tamanho da amostragem; c) Intervalo de amostragens.

16.4.1 Objetivo do trabalho

Observam-se os parâmetros que se quer medir; órgão da planta inteiro. Leva-se em consideração os seguintes itens: a) Tamanho da comunidade; b) Ciclo da planta; c) Hábito de crescimento.

16.4.2 Tamanho da amostragem

Refere-se ao número de plantas colhidas ou à vegetação que cobre uma determinada área de solo. Vai depender principalmente de três aspectos: a) Do número de plantas disponíveis; b) Da área total a ser amostrada; c) Do número de amostragens a serem realizadas durante todo o período de observação.

Se o número de plantas for restrito ou pequeno, a amostra tenderá a ser pequena. O mesmo poderá ser entendido para a área amostrada. Por outro lado, com um número restrito para amostras, procura-se se limitar às plantas disponíveis e as medidas não deverão ser destrutivas. Deve-se avaliar dados de comprimento, largura, altura de plantas, número de folhas, número de flores, bem como da área foliar (através das dimensões C

x L, diâmetro de caule, de frutos, etc.). Enfim, quaisquer medidas que permitam uma avaliação do crescimento serão válidas.

Se o número for pequeno, no caso de plantas envasadas ou em casa de vegetação ou ripado, poderão ser medidas todas as plantas. Será determinado um número que permita fazer-se todas as medidas previstas num mesmo período de observação (meio dia ou o dia todo), em todas as plantas.

Muitas vezes não há disponibilidade de plantas ou a área cultivada é pequena, mas tem-se necessidade de matéria seca. Neste caso, a colheita de plantas será feita com base em uma amostragem prévia de plantas marcadas e intactas. Podem ser medidos um ou dois aspectos listados para plantas intactas, em um número representativo e, com base na média dessas medidas, será colhido um número de plantas. Este tipo de amostragem só é possível quando se colhem plantas individuais. Quando se tem uma área cultivada ou coberta por vegetação, os dois critérios descritos são de difícil aplicação, a não ser que se tenha mão-de-obra disponível para executar as medidas. Caso contrário, a amostragem será com destruição de uma área mínima e representativa da área total e deverão ser respeitados alguns princípios usados para amostragens com destruição de plantas.

Quando se tem uma área suficientemente grande que se possa colher um número maior de plantas ao acaso, o número de plantas colhidas deverá ficar entre o mínimo de 10 e o máximo de 20 plantas, uma vez que valores abaixo de 10 podem induzir a erros, e acima de 20 não aumentam significativamente a precisão da amostragem (BENINCASA, 2004). Deve-se tomar cuidados com a sequência de amostragens para que as plantas a serem retiradas em amostragens seguintes não estejam próximas das plantas que foram retiradas na amostragem anterior para não haver mascaramento, uma vez que as remanescentes crescerão em ambiente diferente daquele previamente estabelecido.

Se a amostragem for por área e não por planta, é possível colher-se áreas maiores em menor número, embora seja melhor aumentar o número de áreas colhidas, cuja soma deverá corresponder a uma fração significativa da área total (BENINCASA, 2004).

16.4.3 Intervalo de amostragem

Este aspecto dependerá da disponibilidade de plantas e do tempo do pesquisador, respeitando o ciclo das plantas em estudo. No caso de plantas de ciclo curto (rabanete), o intervalo não deverá ultrapassar 5 dias. Normalmente intervalos de uma semana ou múltiplo da semana são estabelecidos, escolhendo-se o dia mais desejável. Para plantas de até 130 dias, o intervalo de uma semana é o mais recomendável (BENICASA, 2004). Entretanto, Castro et. al (1984) e Magalhães (1985), aconselham para plantas de ciclo curto o intervalo de 14 dias durante a estação de crescimento.

16.4.4 Determinação em raízes

As medidas de raízes ou do sistema radicular são bastante difíceis de serem feitas, principalmente quando se trabalha em condições de campo. Considerando-se que a análise de crescimento usa medidas morfológicas ou anatômicas, para inferir processos fisiológicos, a imprecisão das medidas de raízes no campo é de tal ordem, que é preferível não as executar. Quando há um interesse muito grande, entretanto, é possível fazer-se uma estimativa a partir de medidas indiretas no campo (estima-se a superfície radicular ou a quantidade de raízes em um determinado volume de solo, o qual é mantido para todas as amostragens feitas).

Quando se trabalha com plantas envasadas, essas medidas tornam-se bastante viáveis, podendo ser detectada quase que integralmente. Medidas do sistema radicular tornam-se mais importantes quando se trabalha com estresse hídrico e, neste caso, existe toda uma metodologia para fazer estas avaliações. O tipo de recipiente pode ser fundamental, sendo comum o uso de tubos com altura e diâmetros diferentes e com conexões para permitir estudos de profundidade.

Em déficit hídrico, é importante estabelecer a relação Raiz/Parte aérea, para se determinar a gravidade do estresse. No caso de órgãos de armazenamento (raízes e caules subterrâneos), as medidas podem ser feitas normalmente.

16.5 Padrões de crescimento exponencial e sigmoide

As células individuais ou órgãos apresentam potencialmente um crescimento ilimitado que obedece a um padrão exponencial. Interações mútuas entre indivíduos impõem limitações ao crescimento e a curva de crescimento sofre uma inflexão, tomando uma conformação sigmoide. Também os organismos mostram uma conformação sigmoide, devido eventuais limitações de espaço e/ou nutrientes ou acúmulo de produto final. Normalmente os produtos estudados como volume, massa ou superfície, altura, número de células ou mesmo conteúdo de proteína, mostram padrão sigmoide quando analisados no decorrer da vida da planta.

O crescimento de plantas superiores está na fase exponencial, quando os acúmulos se processam continuamente. Neste caso, o embrião representa a participação inicial, enquanto a eficiência fotossintética lhe proporciona a aceleração.

Durante a fase inicial a planta depende fundamentalmente das substâncias de reservas da semente (período de crescimento lento), passando posteriormente, a uma fase exponencial (de crescimento rápido, fase linear), dependente da absorção das raízes e da atividade fotossintética. Em seguida, ocorre um período de redução no crescimento, podendo cessar com o final da senescência. Esta redução do processo pode ser traduzida como uma paralisação na produção de matéria orgânica (Figura 16.3).

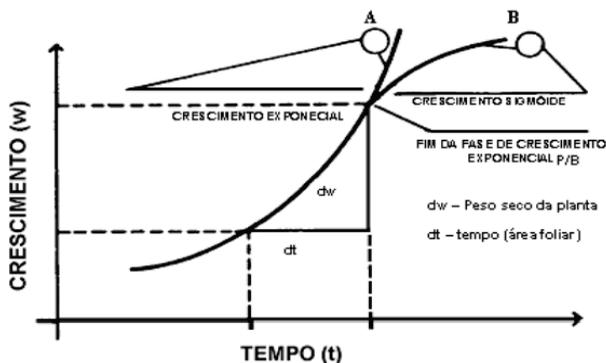


Figura 16.3 Padrões de crescimento em planta: exponencial (A) e sigmóide (B). Baseado em Reis e Muller, 1987.

O crescimento das células e de órgãos individuais seguiria um modelo exponencial caso não houvesse certas limitações no crescimento. Com isso, a curva que melhor expressa o crescimento é a sigmoidal. O crescimento inicial dos organismos inclui uma fase exponencial de crescimento, semelhante ao acúmulo de capital através da “taxa de juros compostos”, onde o embrião representa o capital inicial, enquanto a eficiência fotossintética determina a taxa de juros (LEOPOLD e KRIEDMAN, 1975). É semelhante a uma poupança. Só que no banco seu dinheiro rende ou vai crescer exponencialmente, enquanto que no caso da planta, o crescimento exponencial é limitado. O crescimento nestas condições segue a seguinte equação:

$$W_t = W_0 \times e^{rt} \quad (1) \quad W_t = \text{crescimento depois de determinado tempo}$$

$$\ln W_t = \ln W_0 + rt \ln e \quad (2) \quad W_0 = \text{crescimento inicial}$$

Ou $\ln W_t = \ln W_0 + r t$; onde: t = intervalo de tempo; r = taxa de crescimento

\ln = logaritmo natural e = base dos logaritmos naturais (2,7182)

Num gráfico semilogarítmico do peso da matéria seca em função do tempo, a equação (1) acima se transforma na equação da linha reta (2), onde:

r = índice de eficiência ou coeficiente de interesse; definindo-se como a capacidade da planta adicionar matéria seca a si própria, ou seja, indica a “taxa de crescimento”.

16.6 Parâmetros de análise de crescimento

Embora muitas vezes o pesquisador se depare diante de situações difíceis de serem explicadas quanto à complexidade do crescimento vegetal, ele procura utilizar uma “lógica” estabelecida com base em vários parâmetros, considerando que a análise de crescimento ainda é o meio mais acessível e bastante preciso para avaliar o crescimento e inferir a contribuição dos diferentes processos fisiológicos sobre o desempenho vegetal.

As medidas obtidas ao longo do ciclo da cultura, em plantas intactas ou colhidas, são tabeladas de forma que possam ser analisadas por meio de

fórmulas matemáticas e/ou graficamente. Para tanto, podem ser utilizados várias funções, equações ou programas. A utilização de equações de regressão não só corrige as oscilações normais, como permite avaliar a tendência do crescimento em função dos tratamentos (BENINCASA, 2004).

16.6.1 Taxa de crescimento absoluto (TCA)

Para Reis e Muller (1979), taxa de crescimento absoluto é a variação ou incremento entre duas amostras ao longo de um determinado período. É uma medida que pode ser usada para se ter ideia da velocidade média de crescimento ao longo do período de observação.

$TCA = (W_2 - W_1) / (T_2 - T_1) = g \text{ dia}^{-1}$ ou semana. Onde, W_1 e W_2 são as variações da massa da matéria seca em duas amostras consecutivas tomadas nos tempos T_1 e T_2 . Indica a variação de crescimento em um determinado intervalo de tempo; ou um incremento de matéria seca neste intervalo de tempo.

Segundo Benincasa (2004), a TCA indica variação ou incremento entre duas amostragens sucessivas, isto é, indica a velocidade de crescimento ($g \text{ dia}^{-1}$ ou semana). A TCA pode ser usada para se ter uma ideia da velocidade média de crescimento ao longo do período de observação. Em valores médios, tem-se que a $TCA = W_t - W_o / T = g \text{ dia}^{-1}$.

16.6.2 Taxa de crescimento relativo (TCR)

Para os biólogos, é mais interessante expressar essa taxa de crescimento segundo uma base comum, que é o próprio peso da planta. Neste caso trata-se da taxa de crescimento relativo: $TCR = dW / (dT \times 1/W)$, onde: W = base em que se relaciona a TCA.

Esta medida foi estabelecida por Briggs (1920). É apropriada para avaliação do crescimento vegetal, que é dependente da quantidade de material acumulado gradativamente. A TCR expressa o incremento na massa de matéria seca, por unidade de peso inicial, em um intervalo de tempo (REIS e MULLER, 1979). Para valores médios, usa-se:

$TCR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (T_2 - T_1) = g \text{ g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, onde \ln = logaritmo neperiano; W_1 e W_2 representam a massa da matéria seca nos tempos T_1

e T2. Em trabalhos onde se faz necessário o cálculo dos valores instantâneos, deve-se aplicar a fórmula: $R = C_t / W_t$, onde: C_t = Taxa de produção de matéria seca total e W_t = massa da matéria seca total.

As curvas de taxa de crescimento absoluto (TCA) e taxa de crescimento relativo (TCR) são distintas, conforme mostra a Figura 16.4.

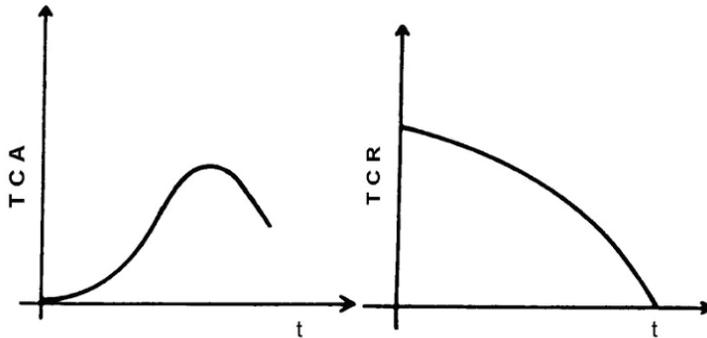


Figura 16.4 Taxas do crescimento absoluto (TCA) e relativo (TCR) no modelo sigmóide (Reis e Muller, 1979)

Segundo Benincasa (2004), todo crescimento resultará da produção de material suficiente para atender às necessidades metabólicas do material já existente e, ainda, para armazenar ou construir novo material estrutural, uma vez que conceitualmente, a análise de crescimento estabelece que a taxa de crescimento de uma planta é função do tamanho inicial (período em que se inicia a observação).

Magalhães (1985), considera a taxa de crescimento relativo como a medida mais apropriada para avaliação do crescimento vegetal, que é dependente da quantidade de material que está sendo acumulado. A TCR varia ao longo do ciclo vegetal, pois depende de dois outros fatores do crescimento: a área foliar útil para a fotossíntese ou razão de área foliar (RAF), e da taxa fotossintética bruta, descontando a respiração (mais a fotorrespiração nas plantas C_3) ou taxa assimilatória líquida (TAL). Portanto, a taxa de crescimento relativo poderá ser obtida utilizando-se as equações: $TCR = TAL \times RAF$ ou $TCR = \ln W_2 - \ln W_1 / T_2 - T_1$.

16.6.3 Razão de área foliar (RAF ou QAF)

Representa a relação entre a área foliar (L) e o peso da matéria seca total da planta (W). É também chamado quociente de área foliar (WEST et al., 1920): $RAF = L / W$ ou $L1 + L2 / W1 + W2$; expressa em $cm^2 g^{-1}$ ou $dm^2 g^{-1}$.

A RAF declina enquanto a planta cresce em função do autossombreamento, com a tendência da diminuição da área foliar útil ou fotossinteticamente ativa (responde pela interceptação da radiação luminosa e captação do CO_2 na fotossíntese), para a produção de matéria seca.

O quociente de área foliar varia com a Área foliar específica (AFE) e a Razão de massa de folha (RMF). Assim, qualquer variação em um deles implicará em alterações na RAF.

A área foliar específica relaciona a superfície com a massa da matéria seca da própria folha (AF/MSF). A superfície é o componente morfológico e a fitomassa é o componente anatômico, pois está relacionado com a composição interna formada pelo número e/ou tamanho de células do mesófilo foliar.

A razão de massa da folha se constitui numa componente fisiológica, já que é razão de massa de matéria seca retida nas folhas e massa de matéria seca acumulada na planta (MSF/MSP). Considerando que as folhas são o centro de produção de matéria seca através da fotossíntese e, que o restante da planta depende da exportação dessa fitomassa, a RMF expressa a fração de matéria seca não exportada. Assim, pode-se utilizar a seguinte expressão: $RAF = AFE \times RPF$.

16.6.4 Taxa assimilatória líquida (TAL)

Representa a taxa de incremento de massa de matéria seca (W) por unidade de área foliar (L) existente na planta, assumindo que tanto L como W, aumentam exponencialmente (WEST et al., 1920). Outros órgãos fotossintéticos além das folhas, podem ser levados em consideração para o cálculo da TAL, que reflete a capacidade da planta em aumentar sua fitomassa em função de sua superfície assimilatória, em determinado intervalo de tempo. Portanto, relaciona-se com a eficiência fotossintética da planta de modo generalizado.

Segundo Magalhães (1985), a TAL reflete a dimensão do sistema assimilador que é envolvida na produção de matéria seca, ou seja, é uma estimativa da fotossíntese líquida. Depende dos fatores ambientais, principalmente da radiação solar. Devido ao auto-sombreamento a TAL diminui com o aumento do IAF e, conseqüentemente com o crescimento da comunidade vegetal. Avalia a resposta do crescimento da planta às condições ambientais, serve para estudos de comparação entre espécies e mede a eficiência de uma planta na produção de matéria seca. Se expressa em $\text{g dm}^{-2} \text{ dia}^{-1}$.

$$\text{TAL} = (W_2 - W_1)(\ln L_2 - \ln L_1) / (L_2 - L_1)(T_2 - T_1)$$

Para Benincasa (2004), A taxa assimilatória líquida deve ser aplicada quando existe uma correlação linear entre a área foliar e a matéria seca total. Ou seja, para que haja precisão total da fórmula, é necessário que L e W estejam relacionados linearmente. Entretanto, isto não é rígido, mesmo na fase de crescimento exponencial das plantas. Pode-se minimizar os erros, diminuindo os intervalos de tempo entre as amostragens.

A TAL representa o balanço entre o material produzido pela fotossíntese e aquele perdido pela respiração (PEREIRA e MACHADO, 1987) e indica a eficiência de uma planta na produção de matéria seca. No entanto, a produção econômica está sob outros controles e não necessariamente relacionado com a eficiência fotossintética.

16.6.5 Taxa de crescimento foliar relativo (TCFR)

Avalia o relativo crescimento da planta, em termos de matéria seca formada na parte aérea, mais precisamente nas folhas (área foliar) em função do peso inicial. É obtida através da equação: $\text{TCFR} = \ln L_2 - \ln L_1 / T_2 - T_1$. Representa o aumento de área foliar em um determinado período. É também chamada de Taxa de crescimento relativo de folhas (TCRF). A análise de TCFR segue o mesmo raciocínio observado com o parâmetro taxa de crescimento relativo (TCR), diferenciando-se deste, em virtude de relacionar a parte aérea e não a planta como um todo.

Os termos da equação possuem o mesmo significado da taxa assimilatória líquida (TAL), podendo ser expressa apenas como: $TCFR = \ln L_2 - \ln L_1$ ou ainda pode ser empregada a seguinte fórmula: $TCFR = TAL \times RAF$, sendo, portanto, uma medida análoga da taxa de crescimento relativo (TCR).

16.6.6 Taxa de crescimento da cultura (TCC)

Parâmetro considerado o mais importante em fisiologia da produção. É empregado para comunidades vegetais. Representa a quantidade total de matéria seca acumulada por unidade de área de solo ou outro substrato (vegetação aquática, por exemplo, caso se trate de cultivo hidropônico), em um determinado tempo. É a taxa de produção de matéria seca (TPMS) de uma comunidade vegetal. Expressa-se em $g\ m^{-2}\ dia^{-1}$ e é obtida através da equação: $TPMS = (W_2 - W_1) / S / (T_2 - T_1)$, onde S, representa a área ocupada pela cultura no substrato disponível. A taxa de crescimento da cultura ou a taxa de produção de fitomassa de uma comunidade vegetal avalia a produtividade primária líquida, constituindo o somatório das taxas de crescimento dos diversos componentes das plantas (REIS e MULLER, 1978; PEREIRA e MACHADO, 1987; PEIXOTO, 1998; BRANDELERO, 2001 e BRANDELERO et al., 2002; PEIXOTO et al., 2011).

A cobertura fotossintética em uma comunidade tem sido expressa por um número puro (adimensional), resultante da área foliar (L) e da área do terreno ou substrato (S), o índice de área foliar (IAF). Este conceito é básico para análise de crescimento em comunidade de plantas ou na interceptação de luz e, especialmente, para informar sobre a performance de folhas individuais. Mesmo sendo o IAF a simples razão L/S, ele apresenta interações com a TAL e a produtividade, por que a taxa de crescimento da cultura pode ser obtida por: $TCC = TAL \times IAF\ (g\ m^{-2}\ dia^{-1})$.

16.6.7 Índice de área foliar (IAF)

A área foliar de uma planta constitui sua matéria prima para fotossíntese e, como tal, é muito importante para a produção de carboidratos, lipídeos e proteínas. O IAF representa a área foliar total por unidade de área

do terreno. Funciona como indicador da superfície disponível para interceptação e absorção de luz.

O IAF pode variar com a população de plantas, distribuição de plantas e variedades. Existe um IAF ótimo para cada cultura, que varia geralmente de 2,0 a 5,0. Isto por quê:

- a) O IAF durante o crescimento da comunidade vegetal deve ser suficiente para interceptar o máximo de luz;
- b) O IAF deve atender para os objetivos que controlam o cultivo da planta (produtividade econômica ou fitomassa total). Um IAF máximo nem sempre traduz maior produtividade.

O índice de área foliar é computado em diferentes estádios de crescimento e é muito variável entre plantas e entre épocas de amostragens. Ele avalia a capacidade ou a velocidade com que as partes aéreas do vegetal (área foliar) ocupam a área de solo ou de um outro substrato disponível àquele vegetal. Em determinadas circunstâncias, além das folhas, outras partes do vegetal devem também ser integradas à área foliar, como pseudocaules, pecíolos, brácteas, etc. Se um IAF é igual a 2, significa que uma planta com 2 m² de área foliar (AF) ocupa 1 m² de solo ou de outro substrato (S): $IAF = AF / S$.

A interceptação de luz por uma superfície foliar é influenciada pelo seu tamanho e forma, ângulo de inserção e orientação azimutal, separação vertical e arranjo horizontal, e pela absorção por estruturas não foliares. O ângulo foliar é um parâmetro importante na produção; folhas eretas são mais eficientes para a fotossíntese máxima, quando o IAF é grande. A forma cônica de uma planta induz um maior potencial produtivo que a globosa, pois reduz o auto sombreamento.

O incremento da massa da matéria seca e da área foliar, quantificados em função do tempo, são utilizados para estimar alguns índices fisiológicos relacionados às diferenças de desempenho entre cultivares ou diferentes materiais da mesma espécie e das comunidades vegetais, nos diversos estudos ecofisiológicos. Assim, existe uma relação direta entre o índice de área foliar (IAF) e a taxa de crescimento da cultura (TCC), que representam o aparelho fotossintetizante e o produto final da planta, respectivamente.

Dessa forma, verifica-se uma analogia entre TCC e IAF (Figura 16.5), aonde os maiores valores de TCC são obtidos com IAF intermediários, denominados IAF ótimos, os quais variam com a espécie e com o estágio fenológico desta.

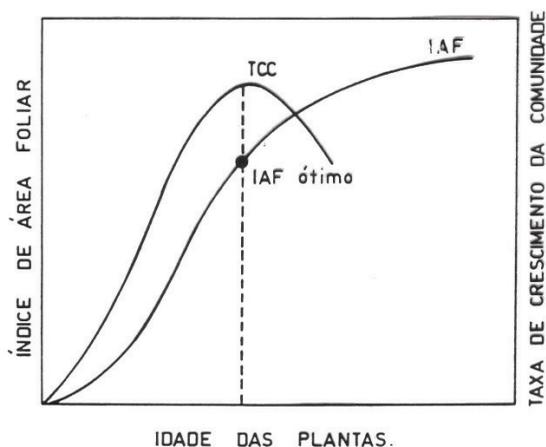


Figura 16.5 Relação entre a taxa de crescimento da comunidade e índice de área foliar, com o valor indicativo do IAF ótimo (valores arbitrários) (Magalhães, 1985).

16.6.8 Duração de área foliar (DAF)

O aparelho assimilatório das plantas é constituído pelas folhas, que define a produtividade do vegetal. Assim, o crescimento das plantas é fortemente influenciado pelo tempo em que é mantida ativa sua superfície foliar. Tal característica é definida pela duração da área foliar: tempo em que é mantida fotossinteticamente ativa a superfície foliar.

Sendo a fotossíntese o processo responsável pelo fornecimento da energia para o crescimento e desenvolvimento das plantas, parece lógico supor-se que quanto mais rápido a cultura atingir o máximo do IAF e quanto mais tempo a área foliar permanecer ativa, maior será a produtividade biológica da cultura. Portanto, a DAF nada mais é que a integral do IAF contra o tempo. Pereira e Machado (1987), encontraram correlação positiva entre a produtividade econômica e a DAF na cultura do feijoeiro.

A duração da área foliar pode ser expressa da seguinte forma: $DAF = \frac{1}{2} (L1 + L2) (T2 - T1)$ e a sua unidade em $dm^2 \text{ dia}^{-1}$.

16.6.9 Índice de colheita (IC)

Pereira e Machado (1987) faz referência ao índice de colheita como um quociente frequentemente usado para medir a eficiência de conversão de produtos sintetizados em material de importância econômica. Em relação a uma cultura madura, o IC define-se como a razão entre a massa da matéria seca da fração econômica produzida (grão, raiz, fruto) e a fitomassa seca total colhida: $IC = MSFEP / FSTC$.

A eficiência de conversão de produtos sintetizados (matéria seca total ou produtividade biológica) em material de importância econômica (produto comercializado ou produtividade econômica) é determinada pelo genótipo e pelo ambiente. O objetivo é obter variedades com alto IC em alta densidade populacional. As culturas apresentam IC diferenciados, dependendo do seu uso. A cana-de-açúcar é um bom exemplo:

Tabela 16.1 Diferentes produtos e índices de colheitas na cana-de-açúcar.

PRODUTO COMERCIALIZADO (PE)	ÍNDICE DE COLHEITA (IC)
SACAROSE	0,20
TODOS OS AÇÚCARES	0,23
BAGAÇO	0,63
VINHAÇA + CINZA	1,00

Fonte: Lucchesi (1985)

16.7 Referências

ALVIM, P. T. *Agricultura nos trópicos úmidos: Potencialidades e limitações*. IICA, OEA, EMBRAPA, Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus, Bahia, 1075. 11p.

BENICASA, M. M. P. *Análise de Crescimento de Plantas* (noções básicas). Jaboticabal. FUNEP. 2004. 42p.

BLACKMAN, V.H. *The compound interest law and plant growth*. Ann. Bot., 33:353-60, 1919.

BLEASDALE, J. K. A. A planta em estado vegetativo. In: BLEASDALE, J. K. A. *Fisiologia Vegetal*. EPU, Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. 1977. P. 65 -107.

BRANDELERO, E. M. Índices fisiológicos e rendimento de cultivares de soja no município de Cruz das Almas – Ba. 2001. 63f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia), Escola de Agronomia, Universidade Federal da Bahia. Cruz das Almas.

BRANDELERO, E. M.; et al. Índices fisiológicos e rendimento de cultivares de soja no Recôncavo Baiano. *Magistra*. Cruz das Almas v. 14. n. 2 p. 77-88, jul/dez 2002.

BRIGGS, G. E.; KIDD, F. A e WEST, C. *A quantitative analysis of plant growth*. Part I. Ann. Appl. Biol., 7: 103-23, 1920a:

BRIGGS, G. E.; KIDD, F. A e WEST, C. *A quantitative analysis of plant growth*. Part II. Ann. Appl. Biol., 7: 202-23, 1920b.

CASTRO, P. R. C.; BERGAMASHI, H.; SILVEIRA, J. A. G.; MARTINS, P. F. S. Desenvolvimento comparado de três cultivares de caupi (*Vigna unguiculata* (L) Walp). *Anais da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”*. Piracicaba, n. 41, p. 555-84. 1984.

CONCEIÇÃO, A. J. *A mandioca*. Cruz das Almas: UFBA/EMBRAPA/Brascan Nordeste. 1979. 346p.

FELIPPE, G. M. Desenvolvimento. In: FERRI, M. G. *Fisiologia vegetal*. São Paulo. EPU, 1985. V.1, p. 1 – 37.

HUNT, R. *Plant growth curves; the functional approach to plant growth analysis*. London. Edward Arnol. 1982. 248p.

LEOPOLD, A. C.; KRIEDMAN, P. E. *Plant Growth and Development*. McGraw-Hill. New York. 1978. P. 77-105.

LUCCHESI, A. A. Utilização prática da análise quantitativa do crescimento vegetal. *Anais da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”*. Piracicaba. 1985. V. XLII. p.401-428.

MAGALHÃES, A. C. N. Análise quantitativa do crescimento. In: FERRI, M. G. *Fisiologia vegetal*. São Paulo, EPU, 1985. V.1, p.363 - 50.

PEREIRA, A.R. e MACHADO, E.C. *Análise quantitativa do crescimento de vegetais*. Campinas. Instituto Agronômico. Campinas, 1987. 33 p. (IAC-Bolletim Técnico n. 114).

PEIXOTO, C. P. Comparação de cinco métodos de estimativa da área foliar do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). *Anais do V Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal*. Lavras, MG. 1995. p.92.

PEIXOTO, C. P. *Análise de crescimento e rendimento de três cultivares de soja em três épocas de semeadura e três densidades de plantas*. 1998. 151f. Tese (Doutorado em Fitotecnia), Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.1998.

PEIXOTO, C. P.; CRUZ, T. V.; PEIXOTO, M. F. S. P. Análise quantitativa do crescimento de plantas: conceitos e prática. *Enciclopédia Biosfera*, Goiânia, v. 7, n. 13, p. 51-76, 2011.

REIS, G. G.; MULLER, M. W. *Análise de crescimento de plantas – mensuração do crescimento*. Belém, CPATU, 1978. 35p.

16.8 Exercícios

1. Cálculo da T. C. A e T. C. R. De uma planta pequena e outra grande.

	Planta pequena	Planta grande
W_1	1 g	10 g
W_2	2 g	11 g
$T_2 - T_1$	1 semana	1 semana
T. C. A. (g . semana ⁻¹)	1 g	1 g
T. C. R. (g . g ⁻¹ semana ⁻¹)	0,70	0,10

Considerações:

$$TCA = W_2 - W_1 / T_2 - T_1 \quad (\text{g dia}^{-1} \text{ ou semana})$$

$$TCR = \text{Ln } W_2 - \text{Ln } W_1 / T_2 - T_1 \quad (\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1} \text{ ou semana})$$

- Observa-se que as plantas apresentaram os mesmos ganhos de matéria seca no período estudado (1g semana⁻¹), indicando mesma TCA.
- Entretanto, a planta menor dobrou seu peso, apresentando uma TCR muito maior que a planta grande.
- A TCA não leva em consideração o material que deu origem ao ganho; considera apenas a variação entre duas amostras consecutivas.
- A TCA dá uma ideia da velocidade média de crescimento ao longo do período de observação (g semana⁻¹).
- A TCR expressa o incremento no peso de matéria seca, por unidade de peso inicial, em um intervalo de tempo (g g⁻¹. semana⁻¹).

2. Cálculo da TAL (planta) ou TCC (cultura)

	Planta pequena	Planta grande
W_1	1 g	10 g
W_2	2 g	11 g
$T_2 - T_1$	1 semana	1 semana
T. C. A. ($g \cdot \text{semana}^{-1}$)	1 g	1 g
T. C. R. ($g \cdot g^{-1} \text{semana}^{-1}$)	0,70	0,10

$$TAL = (W_2 - W_1) (\ln L_2 - \ln L_1) / (L_2 - L_1) (T_2 - T_1) \quad (\text{g dm}^{-2} \text{dia}^{-1} \text{ ou semana})$$

$$TCC = (W_2 - W_1) / S / T_2 - T_1 \quad (\text{gm}^{-2} \text{ dia}^{-1} \text{ ou semana})$$

Considerações sobre a TAL

- Expressa a taxa de fotossíntese líquida (g MS dm^{-2});
- A fórmula deve ser aplicada quando existe correlação entre a área foliar e a matéria seca total;
- Depende dos fatores ambientais, principalmente da radiação solar;
- Representa o balanço entre o material que é produzido pela fotossíntese e o que é consumido pela respiração;
- No entanto, a produtividade econômica está sob outros controles e não necessariamente relacionado com a eficiência fotossintética.

Considerações sobre a TCC

- Parâmetro mais importante em fisiologia da produção;
- Representa a quantidade de massa de matéria seca (g MS m^{-2}) acumulada por unidade de solo ou substrato;
- Normalmente representa a taxa de matéria seca produzida por uma comunidade vegetal (TPMS);
- Relaciona-se com o IAF ótimo da cultura;
- Avalia a produtividade primária líquida da comunidade vegetal.

SEÇÃO IV

SEGMENTO PRÁTICO

Capítulo 17 Práticas de fisiologia vegetal

A Fisiologia Vegetal é uma área de conhecimento que se fundamenta na experimentação. Cada hipótese, teoria ou modelo de funcionamento de qualquer processo fisiológico tem como base um enorme conjunto de experimentos realizados por pesquisadores de todos os continentes. Por esse motivo, é essencial que o estudante observe e vivencie um conjunto selecionado de experimentos, fenômenos biológicos e físico-químicos para que possa efetivamente assimilar os fundamentos desta ciência. Assim, as práticas listadas se relacionam com os assuntos teóricos tratados, de forma que os alunos possam descobrir alguns princípios básicos da disciplina.

17.1 Célula Vegetal

Relacione na medida do possível os componentes da célula vegetal e descreva, muito sumariamente, a sua função bem como sua interdependência com processos fisiológicos. Para uma melhor ordenação de sua consulta, procure nortear-se pela sequência abaixo:

- Parede celular
- Importância
- Estrutura
- Sistema de membranas
- Membrana plasmática
- Tonoplasto
- Retículo endoplasmático
- Aparelho de Golgi
- Ribossomos
- Vacúolos
- Plastídeos
- Tipos
- Estrutura
- Mitocôndrias
- Microsossomos
- Peroxissomos
- Glioxissomos
- Plasmodesmas
- Núcleo
- Inclusões protoplasmáticas

17.1.1 Referências

KERBAUY, G. B. *Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro, 2004; (2ª ed). 452p.

MARENCO, R. A.; LOPES, N.F. *Fisiologia Vegetal*. Viçosa: UFV, 2005. 451p.

PEIXOTO, C. P. *Curso de Fisiologia Vegetal*. Cruz das Almas. CCABA/UFBA. 2017. 206p.

TAIZ, L. ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*. Trad. Eliane Romano Santarém... [et al.] – 3.ed. – Porto Alegre: Artmed, 2004. 719p.

VIEIRA, E. L; SOUZA, G. S; SANTOS, A. R; SANTOS SILVA, J. dos. *Manual de Fisiologia Vegetal*. São Luis: EDUFMA, 2010. 186p.

17.2 Embebição de sementes de diferentes espécies

17.2.1 Introdução

A semente, para dar origem a nova planta, necessita de reservas nutritivas, que podem estar no próprio embrião (cotilédone) ou fora dela (endosperma). O início do desenvolvimento da nova planta, depende de condições especiais, relacionadas com a própria semente e com o meio ambiente.

A primeira fase de germinação é a embebição, que consiste na absorção de água pelas células, devido ao poder higroscópico dos colóides existentes no protoplasma. Em consequência disto, ocorre aumento de volume e de peso da semente.

1. Que condições são consideradas essenciais para a germinação de sementes?
2. Como se comporta o tegumento das sementes após a embebição?
3. Existem plantas cujas sementes possuem tegumento espesso e impermeável. Neste caso, como ocorre a embebição para que elas germinem?

17.2.2 Material

Béquer de 100 ml, Proveta graduada de 50 ml, Sementes secas.

17.2.3 Procedimento

1. Determine o volume das sementes:
 - a) Coloque 10 ml de água na proveta, b) Junte 10 sementes secas, c) Agite vigorosamente a proveta para retirar as bolhas de ar nas sementes, d) Anote o volume encontrado. A diferença entre as duas medidas representa o volume das sementes secas.

2. Preencha o quadro que segue:

EMBEBIÇÃO DE SEMENTES					
Sementes usadas	Milho	Feijão	CCD*	CSD*	Amendoim
Volume de água					
Volume de água + 10 sementes secas					
Volume de 10 sementes					

* CCD – Carolina com dormência; CSD – Carolina sem dormência

3. Coloque as sementes medidas em um béquer contendo água, por 24 horas e após, determine o volume que passaram a ter as sementes depois da embebição.

4. Preencha o quadro que segue:

EMBEBIÇÃO DE SEMENTES					
Sementes úmidas	Milho	Feijão	CCD*	CSD*	Amendoim
Volume das 10 sementes secas					
Volume das 10 sementes hidratadas					
Aumento do volume das sementes					
Aumento de volume em %					

* CCD – Carolina com dormência; CSD – Carolina sem dormência

OBS.: Fórmula para a determinação do aumento de volume em percentagem:

$$\text{Aumento de volume (\%)} = \frac{\text{Aum. Vol. Sem. Hidratada} \times 100}{\text{Vol. Sem. Secas}}$$

5. Os diferentes tipos de sementes utilizadas apresentam a mesma velocidade de embebição?

6. A que se pode atribuir o comportamento das sementes quanto a velocidade de embebição?

17.3 Relações energéticas da embebição

17.3.1 Introdução

A adsorção de água por coloides estejam estes participando de sistemas físicos (por exemplo, papel, amido ou solo), ou de sistemas biológicos (células vivas), chama-se comumente embebição. Esse processo é resultante da interação entre as moléculas d'água e as superfícies sólidas. Parte da energia livre (ou atividade) da água é reduzida pela presença de superfícies de interação, aparecendo no sistema na forma de calor.

A redução da energia cinética da água, em razão de fenômenos de superfície (embebição, adsorção, capilaridade), é medida pelo que se chama potencial mátrico (ψ_m).

17.3.2 Objetivo

Observar a variação da temperatura quando o amido se hidrata e estimar o potencial mátrico aproximado correspondente.

17.3.3 Material

- Amido hidratado (deixado ao ar)
- Amido desidratado (seco em estufa, por 2 h, a 105°C)
- Água quente e fria
- Tubo de ensaio grande (2)
- Proveta de 5 mL ou pipeta graduada de 5 mL
- Termômetro
- Dessecador

17.3.4 Procedimento

Num tubo de ensaio comum, coloque uma camada de amido de milho de 20 a 30 mm de altura. Mergulhe o bulbo de um termômetro na massa de amido e anote a temperatura.

Em um copo à parte, misture a água quente e fria até obter a mesma temperatura do amido. Adicione, então, ao tubo cerca de 3 mL dessa água e observe imediatamente a variação de temperatura. Continue observando até que a temperatura atinja o máximo.

Repita o procedimento, utilizando amido previamente desidratado em estufa e guardado em dessecador.

17.3.5 **Questões**

1 - O resultado desse exercício permite estimar a pressão mátrica do amido. É sabido que, durante a embebição, um aumento da temperatura de 0,03°C corresponde a uma pressão de 3,4 MPa. Qual seria a pressão que se deveria aplicar à amostra de amido para evitar sua expansão durante o fenômeno da embebição?

2 - Por que, quando se coloca água em amido desidratado, a temperatura do sistema aumenta muito mais do que quando se adiciona água em amido hidratado?

3 - Qual o processo envolvido na absorção de água pelas sementes nas primeiras horas de germinação?

4 - Qual é a origem das forças que fazem com que as sementes consigam germinar em estradas, rompendo inclusive a camada de asfalto?

5 - Como você explica que sementes muito desidratadas consigam remover água da atmosfera (em forma de vapor)?

6 - Por que as sementes não dessecam completamente se expostas às condições atmosféricas normais?

7 - Como fazer para determinar o potencial mátrico da celulose pulverizada?

17.3.6 **Referências**

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.4 Germinação de sementes e técnicas para superação de dormência

17.4.1 Introdução

A germinação de sementes pode ser definida como a emergência e o desenvolvimento das estruturas essenciais do embrião, manifestando sua capacidade para dar origem a uma planta normal, sob condições ambientais favoráveis. A germinação pode ser **hipógea** – quando o(s) cotilédono(s) permanece(m) no solo, a exemplo do milho e outras gramíneas; **epígea** – quando os cotilédones são elevados a uma certa distância do solo, graças a uma distensão do hipocótilo, a exemplo do feijão e leguminosas em geral.

As sementes normalmente germinam, quando encontram condições favoráveis, as quais podem ser **intrínsecas** ou **internas** (dependente da própria semente, tais como maturidade do embrião e boa constituição da semente), bem como **extrínsecas** ou **externas** (dependente do meio ambiente, tais como arejamento, umidade, temperatura e luz). Caso contrário, elas podem permanecer vivas, em nível metabólico extremamente baixo, estado denominado **quiescência**.

Em muitos vegetais, mesmo que as condições internas e externas preencham os requisitos básicos para a germinação, as sementes não germinam. Nestes casos dizemos que as sementes se encontram em estado de dormência. As principais causas da dormência das sementes são a imaturidade do embrião, impermeabilidade dos tegumentos, incapacidade dos embriões em romper o tegumento, necessidade de pós-maturação do embrião e presença de inibidores de germinação.

Existem alguns mecanismos capazes de superar a dormência em sementes, que podem ser naturais ou artificiais (a exemplo de escarificação mecânica, imersão em ácidos, imersão em água fervente, imersão em água quente, etc.).

A realização desta atividade prática tem por finalidade observar-se o processo de germinação em sementes de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) e de milho (*Zea mays* L.), bem como avaliar o efeito de alguns tratamentos pré-

germinativos para a superação da dormência tegumentar em sementes de carolina (*Adenanthera pavonina* L.).

17.4.2 **Material e equipamentos**

- Sementes de milho, feijão e carolina (50 unidades de cada); repetidas quatro vezes;
- Bandejas ou cubas para umedecimento do papel;
- Papel toalha (germ test), balança de precisão e borracha;
- Beckeres (400 ml), provetas graduadas;
- Tabuleiro contador (para 50 sementes);
- Germinador (verificar especificação);
- Outros materiais ou utensílios.

17.4.3 **Procedimento**

As sementes de feijão, milho e carolina serão semeadas sobre três folhas de papel toalha, sendo duas superpostas, umedecidas com água até a saturação (eliminando-se o excesso). Uma folha será utilizada como cobertura, sendo que estas últimas, após serem submetidas aos seguintes tratamentos para a superação da dormência tegumentar:

A distribuição das sementes será feita com o auxílio de um tabuleiro contador. Após a cobertura das sementes, o conjunto será dobrado em forma de rolo, preso ao meio por uma borracha e posteriormente colocado horizontalmente na prateleira do germinador.

Além do tratamento testemunha (T1), os métodos de superação de dormência para as sementes de carolina, são:

- Escarificação mecânica, utilizando-se lixa comercial (T2);
- Imersão em água fervente com o auxílio de um saco de pano, durante 2 minutos (T3);
- Imersão em ácido sulfúrico concentrado, durante 60 minutos. Serão utilizados beckers de 400 mL, onde as sementes serão postas e cobertas com o ácido na proporção de 2 volumes do ácido para 1

da semente. Durante o processo as sementes deverão ser cuidadosamente revolvidas de 10 em 10 minutos com o auxílio de um bastão para que as mesmas não fiquem aderidas. Posteriormente as sementes serão lavadas em água corrente por 10 minutos, visando eliminar todo o resíduo (T4).

As avaliações serão feitas aos 4 dias (primeira contagem de germinação – PCG) e aos 7 dias (demais avaliações):

- Percentagem de germinação (PG);
- Percentagem de sementes duras (PSD);
- Percentagem de sementes mortas (PSM);
- Percentagem de sementes normais (PSN);
- Percentagem de sementes anormais (PSA).

A interpretação dos testes será de acordo com o prescrito nas regras para análises de sementes (BRASIL, 2009).

17.4.4 Referências

BRASIL. Ministério da Agricultura. *Regras para análise de sementes*. Brasília: Departamento Nacional de Produção Vegetal, 2009. 399p.

PEREIRA, V. da S. *Tratamentos pré-germinativos para acelerar e uniformizar a germinação de sementes de Carolina (Adenanthera pavonina L.)*. 1989. 114 P. Dissertação (Mestrado em Ciências Agrárias) – Cruz das Almas. Escola de Agronomia da Universidade Federal da Bahia.

17.5 Intensidade da Osmose

17.5.1 Introdução

Quanto mais concentrada uma solução, menor o seu potencial de soluto. Quando separada da água pura por membrana semipermeável, o resultado final é a movimentação da água para a solução, demonstrando a maior capacidade da água pura na realização de trabalho.

17.5.2 Objetivo

Comparar os efeitos de soluções com diferentes pressões osmóticas na intensidade da osmose.

17.5.3 Material

- Soluções de sacarose de 0,5 e 1,0 M
- Sacos de diálise (3)
- Varas de vidro (3), de diâmetro conhecido
- Régua milimetrada

17.5.4 Procedimento

Encha cada um dos três sacos de diálise com soluções de sacarose na concentração de 0,5 e 1,0 M e água pura. Na outra extremidade de cada saco, enfie uma vara de vidro de diâmetro conhecido, amarrando o saco firmemente à vara, de forma que o nível da solução apareça acima da parte amarrada. Suspenda então os saquinhos em três copos com água, prendendo as varas de vidro a um suporte. Marque o tempo e, depois de duas horas, meça a altura da coluna d'água absorvida.

17.5.5 Questões

- 1- Defina osmose como um processo físico-químico.
- 2- Que outro fator, além da concentração de sacarose, pode ter afetado a intensidade da osmose?
- 3- À medida que ocorre a entrada de água no osmômetro, o que acontece com a sua pressão osmótica?

- 4- O que você faria para medir a pressão osmótica do sistema?
- 5- O que aconteceria com o sistema se você usasse ácido acético em vez de sacarose?
- 6- Até que altura máxima, na vara de vidro, subiria a coluna líquida, supondo que a vara fosse infinitamente comprida?

17.5.6 **Referências**

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.6 Tolerância ao estresse salino

17.6.1 Introdução

Sabemos que a baixa produção vegetal em áreas sujeitas à seca nos trópicos é um problema que pode ser contornado através da irrigação ou da utilização de espécies com elevado grau de adaptação a condições de limitação de água no solo. Lógico está que o uso combinado das duas estratégias pode resultar em uma agricultura mais eficiente e econômica, principalmente considerando a grande demanda de água por outros setores da sociedade, e a competição naturalmente estabelecida com a atividade agrícola.

As plantas adotam mecanismos para minimizar o efeito do estresse hídrico através de características de resistência à seca, que podem ser divididas em dois grandes grupos:

1. **TOLERÂNCIA**: capacita a planta para suportar graus avançados de desidratação.

2. **EVASÃO**: por sua vez, capacita a planta evadir-se de tais graus de desidratação.

A germinação sob condições de baixos potenciais osmóticos tem sido utilizada como índice de resistência à seca. De acordo com revisão de Vieira et al. (1995), a tolerância ao baixo potencial osmótico guarda associação com o tipo de resistência à seca denominado **TOLERÂNCIA**.

17.6.2 Procedimento

Utilização de cloreto de potássio (KCl) para produzir os níveis de potencial osmótico (mol = 74,5 g). Para completa metodologia, observar sequência da prática, que deverá constar do seu relatório. Observar o material utilizado.

Para os cálculos dos níveis de pressão osmótica utilizar-se-á a seguinte equação: $\Pi \times V = n \times R \times T$, onde, Π = pressão osmótica em **atm**; **V** = volume requerido de solução em **L**; **n** = número de moles para uma dada pressão; **R** = constante cujo valor em atm é **0,082**; **T** = temperatura em graus Kelvin (soma a do ambiente com 273).

17.6.3 Referências

VIEIRA, E. L., PEIXOTO, C. P., SAMPAIO, L. S. V., COSTA, J. A. Efeito da salinidade na germinação e vigor de sementes de *Phaseolus vulgaris* L. *Magistra*. Ano VII, n. 7, p. 55-70. 1995.

17.7 Plasmólise e efeito de substâncias tóxicas sobre a permeabilidade das membranas celulares

17.7.1 Introdução

Quando se coloca uma célula vegetal numa solução, ela ganha ou perde água, conforme seu potencial hídrico seja menor ou maior do que o potencial hídrico da solução externa. Se o potencial hídrico da célula for maior (positivamente) do que o da solução externa, a célula perderá água e o protoplasma, com o vacúolo, vai-se retraindo até separar-se da parede celular. Esse fenômeno é denominado plasmólise e o inverso, desplasmólise. Ambos só ocorrem porque o protoplasma é envolvido por uma membrana celular, ou plasmalema, dotada de permeabilidade diferencial (permeabilidade seletiva ou semipermeabilidade). Essa permeabilidade mantém as duas fases – solução externa e solução interna – separadas. A membrana celular deixa a água passar livremente, mas impede, em maior ou menor grau, a passagem de solutos, isso faz com que as fases externa e interna se conservem individualizadas. É certo que o vacúolo possui sua própria membrana também com características semipermeáveis, mas em série com a membrana celular, e, assim, o protoplasma e o vacúolo funcionam como um todo, em suas relações hídricas.

Se as membranas plasmáticas, cuja integridade física é essencial para a manutenção da permeabilidade, forem danificadas por agentes químicos ou físicos, os solutos terão livre trânsito e se distribuirão no meio aquoso (externo e interno) por difusão. As células e organelas perderão, portanto, a capacidade de reter solutos contra o gradiente de concentração (potencial eletroquímico, mais precisamente).

A parede celular das células vegetais, por outro lado, não oferece restrição à passagem de água e solutos (exceto moléculas muito grandes). Como os microporos e microcapilares de sua estrutura estão cheios de água, retida com grandes forças mátricas, moléculas gasosas não a atravessam. No tecido que perde água por evaporação (transpiração), as paredes celulares estarão sempre hidratadas, já que o fluxo de água se dá do vacúolo

para a parede celular. As células perdem água, tendendo a retração, sem que o protoplasma se separe da parede celular. Grandes tensões desenvolvem-se, assim, nas células, podendo levar a ruptura e desorganização da estrutura protoplasmática e, conseqüentemente, a morte.

17.7.2 **Objetivo**

Observar os processos de plasmólise e desplasmólise em células de tecido foliar.

Verificar o efeito do álcool etílico sobre a permeabilidade das membranas celulares.

17.7.3 **Material**

- Solução de sacarose a 0,25 M
- Álcool etílico
- Microscópio
- Lâminas e lamínulas de vidro, para microscopia
- Lâmina de barbear
- Tiras de papel-filtro
- Estilete e bastão de vidro
- Pinça de ponta fina
- Folha de zebrina ou de outra espécie indicada

17.7.4 **Procedimento**

Com o auxílio de uma lâmina de barbear e uma pinça, remova alguns fragmentos da epiderme inferior de uma folha de zebrina (de preferência sobre a nervura principal) ou de outra folha conveniente.

Coloque-os em uma lâmina com uma gota de água destilada, cubra com a lamínula e observe ao microscópio.

Seque a água com papel-filtro e coloque a solução de sacarose 0,25 M. Observe como o protoplasma se desloca da parede celular em consequência de sua diminuição de volume, fenômeno que se chama plasmólise.

Substitua a solução de açúcar por água destilada. Se não houver mu-

dança alguma, repita o procedimento com células plasmolisadas recentemente.

Depois de provocar plasmólise num fragmento de epiderme de zebrina, segundo a técnica usada anteriormente, trate-o com uma ou duas gotas de álcool. Observe o que acontece com o pigmento vermelho do vacúolo (antocianina)

17.7.5 **Questões**

- 1- Defina plasmólise e desplasmólise.
- 2- Desenhe uma célula normal e uma desplasmolisada.
- 3- Qual é o pigmento vermelho das células de zebrina e onde se localiza?
- 4- O que sai da célula durante a plasmólise, água ou suco celular? Qual a evidência para a sua conclusão?
- 5- Por que a sacarose, e não outro soluto qualquer, é utilizada para provocar o fenômeno da plasmólise?
- 6- Por que as células de uma folha não se plasmolisam quando ela murcha?

17.7.6 **Referências**

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.8 Recuperação de turgescência em ramos cortados

17.8.1 Introdução

O transporte de água no xilema, das raízes para a parte aérea, requer que a coluna de água permaneça contínua; se a coluna se romper (cavitação), o fluxo de água cessará no vaso particular em que ocorrer a ruptura. Nesse caso, de algum modo a água deve contornar a bolha para haver movimento. Na maioria dos casos, a coesão da água é suficiente para não haver ruptura e manter a continuação da coluna líquida.

A coluna de água pode romper-se e entrar ar nos vasos do xilema (embolia). Normalmente, isso não ocorre em função da impermeabilidade dos vasos lenhosos, mesmo sob as altas tensões a que podem estar submetidos. Todavia, em ramos cortados, o ar penetra rapidamente nos vasos, interrompendo a continuação da coluna líquida e impõe uma grande resistência ao fluxo.

17.8.2 Objetivo

Verificar o efeito da presença de ar nos vasos sobre a translocação de água pelo xilema.

17.8.3 Material

- Ramos de plantas (tomateiro, feijoeiro, caruru-de-porco, etc)
- Trompa de vácuo (ou bomba de vácuo)
- Massa plástica de modelar e kitazato
- Lâmina de barbear

17.8.4 Procedimento

Retire quatro secções de ramos, de mais ou menos 0,10-0,15 m, de uma das plantas recomendadas pelo instrutor. Deixe-os murchar, durante uma ou duas horas, sobre a mesa do laboratório. Quando as secções estiverem "tombando", por falta de turgescência, submeta esses ramos aos seguintes tratamentos:

1. Mergulhe a base do primeiro ramo num copo de água.

2. Corte cerca de 50 mm da base do segundo ramo e mergulhe a extremidade cortada em água, como no caso anterior.

3. Mergulhe em água a base do terceiro ramo, corte cerca de 50 mm dessa base (embaixo d'água) e deixe-o absorvendo água no copo.

4. Coloque a base do quarto ramo num frasco para vácuo (kitazato) contendo água até a metade. Tampe bem a boca do frasco com massa plástica (com cuidado para não quebrar ou amassar o caule) e aplique vácuo durante uns 5 minutos. Desligue o vácuo e deixe o ramo absorvendo água do próprio frasco

17.8.5 **Questões**

1. Dentre os tratamentos aplicados, que ramos recuperaram a turgescência mais rapidamente?

2. Como você explica as diferenças na rapidez de recuperação da turgescência?

3. Como você poderia correlacionar esse fenômeno com a teoria co-eso-tenso-transpiratória?

4. Como você trataria um ramo de flor para conservá-lo túrgido por mais tempo?

17.8.6 **Referências**

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.9 Sudação ou gutação

17.9.1 Introdução

Além da perda d'água em forma de vapor (transpiração), plantas herbáceas, em certas situações, podem perder água na forma líquida (sudação ou gutação). Ao longo das margens das folhas destas plantas existem poros de abertura fixa, denominados hidatódios, associados a um tecido parenquimatoso modificado. A absorção radicular pode resultar numa pressão nos vasos do xilema (a chamada pressão radicular), quando a água é forçada a sair através dos hidatódios, na forma de gotas.

17.9.2 Objetivo

Avaliar as condições necessárias para a ocorrência do fenômeno de sudação.

17.9.3 Material

- Vasos com plantinhas de milho ou de tomate
- Solução de NaCl a 5%
- Campânula ou cuba de vidro

17.9.4 Procedimento

1 - Obtenha dois vasos pequenos, com 2 ou 3 plantinhas de milho ou de tomate. Regue um dos vasos com solução de sal de cozinha a 5% e o outro com água.

2 - Cubra ambos com uma campânula ou cuba de vidro. Aguarde cerca de 2 horas e observe as margens das folhas.

17.9.5 Questões

1. Por que não houve sudação no vaso irrigado com solução salina?
2. Qual é a força responsável pela sudação, e como se origina?
3. Por que há necessidade de cobrir as plantas com uma campânula?
4. Descreva a estrutura típica de um hidatódio, fazendo um desenho e nomeando os tecidos.

17.9.6 Referências

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.10 Síntese de amido: efeito da clorofila e da luz

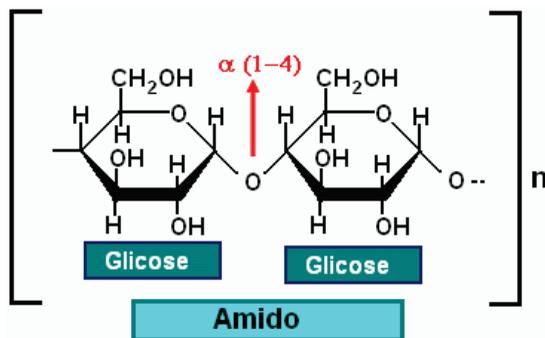
17.10.1 Introdução

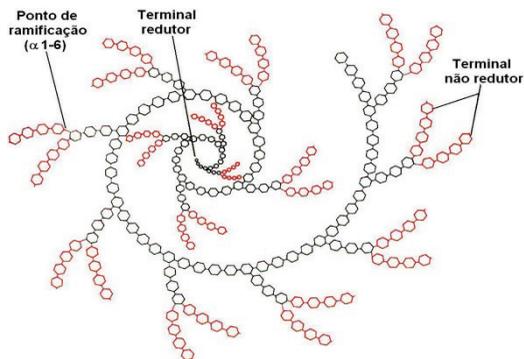
Os principais produtos que se acumulam como resultado da atividade fotossintética são a sacarose e o amido. Hexoses livres, como glicose e frutose, são menos abundantes. Poucas espécies acumulam frutanas ou, em menor quantidade, polissacarídeos semelhantes.

A sacarose é o principal açúcar transportado no floema e pode ser acumulado em grandes quantidades em certos tecidos de algumas plantas, como a cana-de-açúcar. Entretanto, a reserva mais importante, na grande maioria das plantas, é o amido.

O amido forma-se sempre em plastídios, em que aparece como grãos de estrutura característica. Nas folhas, ele é sintetizado nos cloroplastos, mas, em tecidos não clorofilados, os grãos de amido são formados nos amiloplastos (leucoplastos). Nas folhas, o teor de amido aumenta durante o dia, em virtude de a translocação não acompanhar a taxa de acúmulo promovido pela fotossíntese, e à noite, já que a translocação continua e a respiração consome amido, decresce.

O amido apresenta-se constituído por amilose (cadeias não-ramificadas) e amilopectina (cadeias ramificadas). Ambos os constituintes colorem-se pelo "lugol" (uma solução de iodo-iodeto de potássio), o que permite a utilização dessa solução para testar a presença de amido nas células.





Amilopectina

17.10.2 Objetivo

Relacionar a presença de amido com a de clorofila em folhas variegadas.

Demonstrar a importância da luz para que o amido se acumule nas folhas.

17.10.3 Material

- Folha variegada (*Coleus*, p. ex.) e folha totalmente verde
- Solução de lugol ($I_2 + KI$)
- Azulejo branco ou vidro de relógio ou placa de petri
- Álcool etílico comercial
- Fogareiro elétrico
- Béqueres de 250 mL

17.10.4 Procedimento

1. Efeito da clorofila

Observe uma folha de planta variegada (*Coleus*, p.ex.). Faça um desenho desta folha, mostrando os limites das manchas brancas e verdes. Se a folha apresentar cutícula espessa, faça vários furos (com um estilete) em toda a sua extensão. Mergulhe a folha, pelo período de meio a um minuto, em água fervente e transfira-a para um copo contendo álcool etílico em banho-maria, deixando-a até a sua despigmentação completa.

Coloque a folha despigmentada, com a face adaxial para cima, sobre um azulejo branco (ou vidro de relógio ou placa de Petri) e trate-a com algumas gotas de lugol. Uma coloração azulada intensa (quase preta) indica a presença de amido.

2. Efeito da luz

Pegue uma folha de *Coleus*, de um ramo hidratado, que tenha permanecido por uns três dias no escuro. (Também podem ser utilizadas folhas de plantas de milho ou de feijão mantidas no escuro pelo mesmo período).

Pegue outra folha da mesma espécie, mas que tenha sido mantida sob luz intensa, e proceda da forma descrita no item anterior, no intuito de determinar a presença ou não de amido. Compare os resultados.

Observação: A solução de lugol é preparada, dissolvendo-se 15 g de KI em 1 litro de água, dissolvendo-se, em seguida, 3 g de I₂.

17.10.5 Questões

1. Em que parte de uma folha variegada se verifica a presença de amido?
2. Qual o papel da luz e dos cloroplastos na síntese de amido?
3. Uma folha verde e branca apresentou reação positiva ao lugol nas partes claras. Como você explica isso?
4. Tecidos internos de um caule não apresentam cloroplastos desenvolvidos, no entanto o teste com lugol acusa a presença de amido nesses tecidos. Explique;
5. Quais são as organelas celulares que acumulam amido?

17.10.6 Referências

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.11 Pigmentos hidrossolúveis e lipossolúveis em tecidos vegetais

17.11.1 Introdução

Além das clorofilas e dos carotenóides, que são lipossolúveis, as plantas contêm outros pigmentos, como os flavonóides, que constituem uma série de compostos relacionados, solúveis em água, tendo como estrutura básica um esqueleto C15 de flavona. Os flavonóides ocorrem universalmente nas plantas superiores, mas são incomuns entre as criptógamas. Encontram-se dissolvidos em água, no suco celular (no interior do vacúolo) tanto de folhas como de frutos e de raízes, mas se acumulam especialmente nas flores, conferindo-lhes as cores características. Desses pigmentos, os mais conhecidos são as antocianinas, cada qual com uma cor distinta, que varia, conforme o pH, do azul ao vermelho, embora algumas sejam incolores. Além de sua importância como atrativo para insetos polinizadores, parecem ter a função de inibidores de bactérias e têm sido utilizadas como marcadores, por taxonomistas, na classificação de plantas.

As antocianinas ocorrem na forma de glicosídeos, ligados comumente a uma ou duas unidades de glicose ou de galactose. A parte molecular sem o açúcar ainda mantém a coloração e é denominada antocianidina. O acúmulo de antocianinas em caules, folhas ou frutos é estimulado por altos níveis de luz, por deficiências de certos nutrientes (nitrogênio, fósforo, enxofre e outros) e por temperaturas baixas.

17.11.2 Objetivo

Observar a separação de pigmentos lipossolúveis e hidrossolúveis, por meio de sua partição em solventes não miscíveis.

Acompanhar as variações das propriedades de alguns destes pigmentos, em função das variações do pH do meio ou de sua hidrólise parcial.

17.11.3 Material

- Folhas variegadas
- Éter etílico
- Homogeneizador e funil separador
- Papel filtro

- Proveta de 50 ml
- Tubos de ensaio
- Funil separador
- Funil de vidro
- Acetona 80%
- Musselina
- Pipetas de 15 mL
- NaOH 0,1N
- HCl 0,1N
- KOH 3N

17.11.4 Procedimento

Homogenize 10 a 20 g de folhas coloridas (*Coleus*, por exemplo) em 50 a 100 mL de acetona 50%. Filtre o homogenato através de oito camadas de musselina e, em seguida, filtre-o novamente através de duas camadas de papel-filtro.

Coloque 10 mL do filtrado num funil separador e adicione, escorrendo pelas paredes, igual quantidade de éter etílico e igual quantidade de água destilada.

Execute movimentos leves de rotação no funil separador.

Recolha, em um tubo de ensaio, cerca de 5 mL da camada inferior e dilua com igual volume de água destilada.

Proceda da mesma forma com a camada superior, observando as diferenças.

Acrescente à mistura proveniente da camada inferior algumas gotas de NaOH 0,1 N e anote o resultado.

Em seguida, adicione a mesma quantidade de HCl 0,1 N e observe o que acontece.

À mistura proveniente da camada superior acrescente algumas gotas de KOH 3 N e observe o que ocorre.

Explique os resultados obtidos.

17.11.5 Questões

1. Represente esquematicamente a partição dos pigmentos lipo e hidrossolúveis nas fases da mistura de solventes.

2. Faça o esquema de uma célula vegetal, indicando os seus principais constituintes.

3. Por que podemos afirmar, com certeza, que as antocianinas não participam da fotossíntese?

4. Se você fizesse um extrato de pétalas de uma flor vermelha, que tipo de pigmento seria encontrado ao fazer sua separação por partição em solventes? O que aconteceria se você alterasse o pH da solução?

17.11.6 Referências

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.12 Exsudação da seiva do floema

17.12.1 Introdução

Quando se corta um caule sadio de aboboreira o floema exsuda rapidamente. A exsudação começa com grande velocidade, mas, dentro de dois minutos, diminui e para. Cortando-se uma fatia de um milímetro da base do caule, o processo se renova. Pode-se repetir a operação por horas, e o volume total de exsudato coletado é muitas vezes maior do que o volume do floema do caule que foi removido, nos cortes sucessivos.

O fato descrito comprova a existência de pressão (positiva) no conteúdo do floema e constitui uma evidência a favor da hipótese do fluxo em massa. A existência de pressão na seiva do floema é um requisito fundamental para a hipótese de Münch (fluxo por pressão).

17.12.2 Objetivo

Verificar a existência da pressão (positiva) na seiva do floema.

17.12.3 Material

- Folha de aboboreira, com pecíolo
- Álcool etílico comercial
- Tubo de ensaio grande
- Lâmina de barbear

17.12.4 Procedimento

1 - Pegue um tubo de ensaio contendo álcool até cerca da metade da altura. Corte a base do pecíolo de uma folha de aboboreira, usando uma lâmina de barbear e introduza rapidamente o pecíolo no tubo com álcool. Observe a exsudação ocorrendo.

2 - Quando a exsudação parar, remova o pecíolo do álcool, corte uma pequena fatia de sua base e introduza-a novamente no álcool. Repita a operação por mais algumas vezes.

3 - Agora, tome uma folha murcha da mesma espécie e proceda da mesma forma. A observação de fios do exsudato é mais fácil quando se coloca o tubo contra a luz.

4 - Repetir o mesmo procedimento para folha túrgida em água e observe.

17.12.5 **Questões**

1. De que regiões do pecíolo saem o exsudato?
2. Por que a exsudação paralisa após alguns minutos?
3. Na folha murcha, observa-se exsudação da seiva do floema? Por que a intensidade da exsudação é menor que na folha túrgida?
4. Qual a composição da seiva do floema?
5. Por que se utiliza álcool (e não água destilada) para visualizar a saída do exsudato?
6. De que modo os afídeos (pulgões) se alimentam das plantas e que relação tem isso com o estado da seiva do floema?
7. Os vasos laticíferos da seringueira estão sob pressão ou sob tensão? Justifique.
8. Como você poderia correlacionar a saída do exsudato com o modelo da teoria do fluxo em massa, por pressão, de Münch?

17.12.6 **Referências**

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.13 Atividade de catalase em tubérculos de batatinha

17.13.1 Introdução

Durante a respiração, pode haver formação de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), que é tóxico para as células. Sabe-se que essa substância é um potente inibidor de muitas enzimas, devendo existir, portanto, um mecanismo enzimático nos tecidos que promova sua destruição. Há evidências de que as células geralmente contêm enzimas denominadas catalases, que utilizam H_2O_2 .

Catalase



Outras funções de catalases nas plantas ainda não estão determinadas.

17.13.2 Objetivo

Observar a atividade de catalases em tubérculos de batatinha.

17.13.3 Material

- Água oxigenada 20 volumes
- Placa de Petri (1)
- Tubérculo de batatinha

17.13.4 Procedimento

1- Coloque uma fatia fina de tubérculo de batatinha em uma placa de Petri e cubra-a com uma solução diluída (30:1) de peróxido de hidrogênio. A evolução de bolhas de oxigênio indica a presença de catalase.

2- Repita a operação com uma fatia de batatinha que tenha sido anteriormente fervida por 5 minutos.

3- Interprete os resultados.

17.13.5 Questões

- 1- Dê a reação das catalases, indicando o substrato e os produtos.
- 2- Que diferenças existem entre catalases, peroxidases e desidrogenases quanto às reações que catalisam?

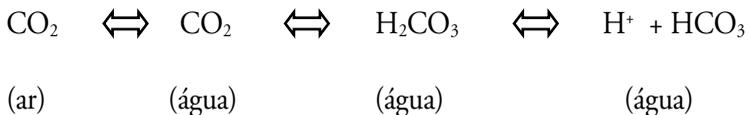
17.13.6 Referências

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.14 Demonstração da respiração pelo método indicador

17.14.1 Introdução

Nos processos fotossintético e respiratório ocorrem trocas gasosas com o meio ambiente. Na respiração aeróbica, há consumo de oxigênio e liberação de gás carbônico, enquanto na fermentação há consumo de oxigênio, mas pode haver liberação de gás carbônico (apenas no caso de fermentação alcoólica). O CO_2 em presença de água forma ácido carbônico. Portanto, num sistema fechado, a respiração acidifica a fase aquosa, já que se estabelece um equilíbrio entre as fases aquosa e líquida (com deslocamento para a direita):



Se a fase aquosa contiver um indicador de pH, as variações na quantidade de CO_2 no ar podem ser detectadas pelas mudanças de coloração. O azul de bromotimol é um indicador, que se apresenta verde em meio neutro, azul em meio básico e amarelo em meio ácido e pode, portanto, ser usado para se observar a acidificação de uma fase aquosa por CO_2 proveniente da respiração.

17.14.2 Objetivo

Demonstrar a ocorrência de atividade respiratória em diversos materiais biológicos.

17.14.3 Material

- Suspensão de levedo, em solução de sacarose a 10%
- Suspensão de levedo, em água destilada
- Suspensão de levedo fervido
- Folha
- Malhas de plástico ou suportes metálicos (5)
- Sementes de milho em germinação

- Canudos de refresco ou pipetas
- Solução de bromotimol
- Tubos de ensaio grandes (9)
- Tubos de ensaio pequenos (4)
- Estante para tubos de ensaio
- Plástico preto (ou papel alumínio)
- Rolhas de borracha
- Conta-gotas
- HCl (0,1 N)
- NaOH (0,1N)

17.14.4 Procedimento

1- Enumere 6 tubos de ensaio de tamanho médio e adicione neles 5 gotas de azul de bromotimol. Coloque no fundo dos tubos de nº 2 a 6 uma malha de plástico (ou um pequeno suporte metálico), para manter uma plataforma cerca de 1 cm acima do nível do indicador. Este arranjo servirá de apoio para um tubo menor, que conterá o material a investigar e que não deve tocar a solução indicadora. Com esses tubos, proceda aos seguintes ensaios:

Tubo 1 - Testemunha, para referência da coloração inicial do indicador.

Tubo 2 - Coloque suspensão de levedo preparada em solução de sacarose a 10% até a metade de um tubo de ensaio pequeno, que será introduzido no tubo com o indicador até tocar o suporte.

Tubo 3 - Proceda da mesma forma anterior, mas usando suspensão de levedo preparada em água.

Tubo 4 - Proceda da mesma maneira que a anterior, porém usando suspensão de levedo previamente fervida.

Tubo 5 - Proceda de forma semelhante à anterior, colocando sementes recém germinadas de milho no tubo pequeno ou sobre uma mecha de algodão umedecido, mas que não esteja em contato com a solução indicadora.

Tubo 6 – Coloque uma tira de folha no suporte, acima do indicador. Enrole o tubo de ensaio em papel alumínio para evitar a entrada de luz.

Feche bem os tubos com arrolhas imediatamente após a montagem e

aguarde 1 hora. Observe as mudanças na cor do indicador e anote suas observações, adotando um sistema de convenção para as variações de cor da solução indicadora. Enquanto espera execute os seguintes ensaios:

Teste 1:

Coloque 3 ou 4 gotas do indicador em tubo de ensaio e acrescente uma gota de HCl 0,1 N. Observe o que ocorre. Em seguida, adicione NaOH 0,1 N, gota a gota, até que haja nova mudança de cor. Anote esta mudança e explique os resultados.

Teste 2:

Coloque 3 ou 4 gotas do indicador em um tubo de ensaio. Acrescente algumas gotas de água contendo gás carbônico até que mude a coloração. Anote o resultado.

Teste 3:

Coloque 10 a 12 gotas do indicador em um tubo de ensaio. Sobre devagar, através de um canudo de refresco (ou uma pipeta), de modo que o ar borbulhe na solução. Anote a mudança de cor.

17.14.5 **Questões**

1- Comparando os resultados dos testes 1 e 2, o que acontece ao CO₂ quando dissolvido em água?

2- Explique o resultado do teste 3.

3- O que havia em comum nos tubos onde houve mudança de cor?

4- Compare e justifique os resultados obtidos nos tubos 2, 3 e 4.

5- Para demonstrar a respiração em folhas, foi necessário cobrir o tubo com papel alumínio. Por quê?

17.14.6 **Referências**

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.15 Indução de raízes adventícias em estacas

17.15.1 Introdução

A propagação vegetativa por estacas de caule é uma prática comum em muitas plantas de interesse econômico. Dependendo do grau de lignificação, as estacas são classificadas em "herbáceas" ou "lenhosas". Algumas espécies possuem regiões de iniciação radicular pré-formadas no periciclo, e suas estacas enraízam facilmente. Na maioria das espécies, o enraizamento pode ser estimulado pela aplicação de auxinas, havendo outras que não enraízam mesmo com a aplicação deste hormônio.

As auxinas comumente usadas para induzir o enraizamento são o ácido indolil-butírico (AIB) e o ácido naftaleno-acético (ANA), ambas sintéticas e, por isso, com a vantagem de serem mais estáveis na planta. Sua aplicação faz-se de três maneiras:

a) Método de imersão lenta: as estacas são deixadas durante longo tempo (geralmente 24 h com suas bases numa solução aquosa diluída (20 - 200 mg L⁻¹).

b) Método de imersão rápida: as bases das estacas são imersas brevemente numa solução mais concentrada (1.500 - 2.000 mg L⁻¹) de auxina em álcool 50%.

c) Método de pó: as bases das estacas são umedecidas e introduzidas num pó inerte, comumente talco, contendo a auxina na concentração de 1%, em geral.

O sucesso do enraizamento não depende apenas da auxina, outros fatores devem ser considerados; como tipo de estaca (juvenil, madura), presença de folhas, época do ano, composição do meio de enraizamento e grau de umidade, bem como a concentração de auxina para a estaca em estudo. O uso de altas concentrações de auxinas pode induzir a uma formação abundante de raízes, mas pode também inibir o crescimento posterior tanto das raízes como do próprio caule.

17.15.2 Objetivo

Verificar o efeito da auxina na formação de primórdios radiculares em estacas e no crescimento posterior das raízes.

17.15.3 Material

- Soluções aquosas de AIB a 100, 50, 20, 10 e 0 mg L⁻¹.
- Estacas (*Coleus*, feijão) (25).
- Copos (de vidro ou plástico) (5).

17.15.4 Procedimento

1 - Tome copos contendo soluções de AIB nas concentrações de 100, 50, 20, 10 e 0 mg L⁻¹ em cada copo e mergulhe 30 mm da base de 5 estacas com folhas de *Coleus* ou de feijão.

2 - Depois de 24 horas substitua as soluções do regulador por água pura e deixe as estacas à luz difusa do laboratório.

3 - Proceda da mesma maneira, mas, agora, usando estacas com folhas. Após 2 semanas, conte o número de primórdios radiculares por tratamento e verifique, comparativamente, o comprimento das raízes. Se o intervalo de 2 semanas for insuficiente, aguarde mais tempo.

17.15.5 Questões

1. Em quais tratamentos ocorreu maior enraizamento das estacas? Houve diferenças entre os tratamentos quanto ao tamanho das raízes?
2. Qual é a origem anatômica das raízes adventícias em estacas?
3. Por que estacas de determinadas espécies só se enraízam se estiverem "enfolhadas, enquanto estacas de outras espécies enraízam mesmo desfolhadas?
4. Explique os possíveis modos de ação de auxinas sobre o enraizamento de estacas.
5. Por que não se empregam soluções de auxinas de concentração elevada no enraizamento de estacas?
6. Poderia um outro tipo de hormônio que não a auxina provocar o enraizamento de estacas?

17.15.6 Referências

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.16 Efeitos do etileno na senescência das plantas

17.16.1 Introdução

O etileno (C_2H_4), um regulador de crescimento responsável pelo controle de muitos processos fisiológicos em plantas, como o amadurecimento de frutos, abscisão, senescência, e respostas ao estresse abiótico e biótico. O etileno tem sido usado desde os egípcios para estimular o amadurecimento de figos.

O fenômeno da “tríplice resposta” induzida pelo etileno foi descoberto em 1864 quando se observou que o gás da iluminação das ruas causava redução do crescimento, curvatura de plantas, e crescimento anormal do caule. Em 1901, Dimitry NiKolayevich, descobriu que o princípio ativo da iluminação era o etileno, a partir daí passou-se a considerar o etileno como um gás biologicamente ativo.

A ação do etileno como uma molécula sinal depende da concentração nos tecidos e da habilidade das células em monitorar as mudanças de concentrações do etileno e transformar esta informação em respostas fisiológicas. A eficiência do etileno requer receptores de alta afinidade.

O etileno é reconhecido como o hormônio do amadurecimento. Atualmente, o etileno apresenta ampla aplicabilidade no setor agrícola, como o controle do desenvolvimento vegetativo, da indução floral e determinação de sexo em plantas, superação da dormência e germinação de sementes.

17.16.2 Objetivo

Verificar o efeito do etileno sobre a senescência de plantas.

17.16.3 Material

- Campânulas de vidro
- Frutos maduros (banana, maçã, laranja, manga...)
- Plantas em crescimento e ramos vegetativos
- Regulador de crescimento 2,4-D

17.16.4 Procedimento

1-Colocar sob uma campânula plantas de milho, feijão, tomate e folhas de samambaia. Fornecer água para todas as plantas em quantidade adequada.

2-Em cada campânula com as plantas acima descritas colocar frutas maduras como: laranja, manga, banana, maçã. Em apenas uma campânula aplicar regulador de crescimento 2,4-D e na outra manter apenas as plantas, para um controle positivo do experimento.

3-Vedar bem as campânulas para evitar a troca de gases entre o meio interno e externo.

4-Acompanhar durante alguns dias os efeitos do etileno sobre tecidos vegetativamente ativos.

5-Observar, descrever e comentar os efeitos observados.

17.16.5 Questões

1. Como o etileno participa nos processos de crescimento vegetal e senescência?

2. Quais os frutos que tiveram um efeito maior na senescência de plantas? Por quê?

3. O experimento que teve a aplicação de 2,4-D demonstrou que além das plantas suscetíveis ao efeito herbicida, as outras também entraram em senescência. Como explicar esse fenômeno?

4. Quais as aplicações práticas podem ser dadas para o uso do etileno?

17.16.6 Referências

MAESTRI, M.; ALVIM, P. de T.; SILVA, M. A. P.; MOSQUIM, P. R.; PUSCHMANN, R.; CANO, M. A. O.; BARROS, R. S. *Fisiologia Vegetal* (exercícios práticos). Viçosa: UFV, 1998. 91p.

17.17 Efeito do etileno no controle da maturação de frutos climatéricos e não climatéricos

17.17.1 Introdução

O amadurecimento de frutos é um processo complexo que envolve várias alterações bioquímicas, morfológicas e anatômicas. Vários hormônios vegetais estão envolvidos no processo de maturação. O etileno é com certeza o que mais influencia neste processo. Ele induz a respiração climatérica em muitos frutos. As auxinas também podem participar desse processo, principalmente, em altas concentrações. As citocininas e o ácido giberélico, em geral retardam a maturação dos frutos. O ácido abscísico (ABA) tem seu efeito relacionado com sua capacidade de induzir a biossíntese do etileno. A maturação dos frutos pode ser controlada pela ação de substâncias reguladoras do crescimento.

17.17.2 Objetivo

Demonstrar o efeito de reguladores vegetais sobre a maturação de frutos climatéricos e não climatéricos.

17.17.3 Materiais

- Frutos verdes e completamente desenvolvidos de banana (*Musa spp.*) e tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) {climatéricos} e, lima 'Tahiti' (*Citrus aurantifolia* Swing) e laranja (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) {não climatéricos};
- Recipientes grandes (capacidade 1 L) de vidro ou de plástico;
- Pincel atômico e etiquetas ou bandejas de papelão;
- Água destilada;
- Solução aquosa de Ethrel® (ethephon) 1,5 mL L⁻¹ de solução;
- Sacos plásticos.

17.17.4 Procedimento

Inicialmente fazer 1 ou 2 litros de solução aquosa de Ethrel 1,5 mL L⁻¹ de solução. Selecione pelo menos dois frutos de cada espécie escolhida e submeta aos seguintes tratamentos: 1) imersão por 20 minutos em água (controle) e 2) imersão por 20 minutos na solução de ethephon. Após os tratamentos nas soluções os frutos devem secar a sombra por 5 minutos. 3) Colocar os frutos na geladeira a (± 4 a 6 °C). 4) Colocar os frutos na geladeira (± 4 a 6 °C) dentro de sacos plásticos hermeticamente fechados. 5) Colocar os frutos em sacos plásticos fora da geladeira hermeticamente fechados. Em seguida todos os tratamentos devem ser colocados em bandejas identificadas (tratamentos) e acondicionados em local determinado no laboratório e na geladeira. Observar após quatro e sete dias as diferenças nos estádios de maturação e atributos de qualidade.

17.17.5 Referências

- CASTRO, P. R. C.; KLUGE, R. PERES. *Manual de Fisiologia Vegetal – Teoria e Prática*. Livroceres. 2005. 650p.
- KERBAUY, G. B. *Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro, 2004; (2ª ed). 452p.

17.18 Análise de crescimento

1. Complete a Tabela 1 (Dados de amendoim no Recôncavo da Bahia em dois arranjos espaciais), na próxima página, colocando um título que reflita seus dados e calculando os índices fisiológicos (TCA, TAL, TCR e IC).

2. Apresente uma figura (linhas ou barras) em que possa comparar a partição de assimilados nas frações da planta (raízes, hastes, folhas e vagens), nas várias amostragens (dias após emergência).

3. Compare a variação da TAL, TCR e IC, nas diversas amostragens (DAE), podendo usar a forma mais adequada de apresentação.

Para o cálculo da área foliar (AF), será utilizado a fórmula abaixo, com base no método dos discos foliares.

Área do disco

$$AD = 10 \pi R^2$$

Área foliar

$$AF = AD \times MSF \times MSD^{-1}$$

Tabela 1

TRAT 1	Área planta ⁻¹	DAE	NF	AF	IAF	AP	MSR	MSH	MSF	MST	MSV	TCA	TCR	TAL	IC
5pl.m ⁻¹ x 0,50cm	0,1m ²	21	3,24	2,36	0,446	11,00	0,18	0,76	0,87	1,82					
5pl.m ⁻¹ x 0,50cm	0,1m ²	35	5,92	7,93	1,498	26,80	0,58	4,60	3,25	8,47	0,00				
5pl.m ⁻¹ x 0,50cm	0,1m ²	49	5,92	9,38	1,774	30,80	1,18	5,45	4,05	11,85	1,17				
5pl.m ⁻¹ x 0,50cm	0,1m ²	64	12,16	29,82	5,636	66,20	1,86	26,89	16,32	65,66	20,57				
5pl.m ⁻¹ x 0,50cm	0,1m ²	79	11,00	14,12	2,669	57,00	0,61	12,48	7,58	31,48	10,80				

TRAT 2	Area planta ⁻¹	DAE	NF	AF	IAF	AP	MSR	MSH	MSF	MST	MSV	TCA	TCR	TAL	IC
15pl.m ⁻¹ x 0,80cm	0,053m ²	21	3,48	3,08	0,308	10,78	0,31	1,13	1,27	2,71					
15pl.m ⁻¹ x 0,80cm	0,053m ²	35	6,72	10,82	1,082	27,94	0,77	6,96	5,81	13,64	0,06				
15pl.m ⁻¹ x 0,80cm	0,053m ²	49	14,96	34,53	3,453	39,60	2,69	21,73	13,45	45,82	7,95				
15pl.m ⁻¹ x 0,80cm	0,053m ²	64	16,40	34,92	3,492	56,20	2,23	30,87	19,85	72,41	19,45				
15pl.m ⁻¹ x 0,80cm	0,053m ²	79	11,28	21,45	2,145	57,50	0,82	21,96	12,65	64,86	29,43				

DAE - Dias após a emergência
NF - Número de folhas
AF - Área foliar
IAF - Índice de área foliar
AP - Altura de planta
MSR - Massa da matéria seca de raiz
MSH - Massa da matéria seca de folha
MSF - Massa da matéria seca de haste
MST - Massa da matéria seca total
MSV - Massa da matéria seca de vagem
TCA - Taxa de crescimento absoluto
TCR - Taxa de crescimento relativo
TAL - Taxa assimilatória líquida
IC - Índice de colheita



Composto e Impresso no Brasil
Impressão Sob Demanda

212236-0844
www.podeditora.com.br
atendimento@podeditora.com.br

2020