The background of the cover is a close-up photograph of green leaves covered in numerous water droplets of various sizes. The droplets are bright green and highly reflective, creating a shimmering effect. The leaves themselves are a vibrant green, with some veins visible. The overall composition is dense and textured.

Manual de Fisiologia Vegetal

Elvis Lima Vieira
Girlene Santos de Souza
Anacleto Ranulfo dos Santos
Jain dos Santos Silva

Esta obra tem por finalidade apresentar de forma clara, objetiva e simplificada os principais tópicos da fisiologia vegetal de plantas superiores.

O texto poderá ser utilizado por acadêmicos das seguintes áreas: ciências agrárias, biológicas e ambientais.

O livro abrange cinco capítulos teóricos fundamentais para o entendimento do funcionamento das plantas, abordando as relações hídricas, captura da radiação solar, translocação de solutos, desdobramentos das reservas e ações hormonais em plantas superiores.



UFRB

Universidade Federal do
Recôncavo da Bahia



I S B N 9 7 8 - 8 5 - 7 8 6 2 - 1 2 7 - 8

ELVIS LIMA VIEIRA
GIRLENE SANTOS DE SOUZA
ANACLETO RANULFO DOS SANTOS
JAIN DOS SANTOS SILVA

MANUAL DE FISILOGIA VEGETAL

São Luis/MA
EDUFMA
2010



Universidade Federal do Maranhão
Gabinete da Reitoria - Administração Natalino Salgado Filho
Diretor da Imprensa Universitária: Ezequiel Antonio Silva Filho

Conselho Editorial para a edição
Paulo Araquém Ramos Cairo - UESB
Lenaldo Muniz de Oliveira- UEFS
Fernanda Carlota Nery -UFSJ
Weliton Bastos de Almeida - UFRB
Maria Angélica Pereira de Carvalho Costa - UFRB

Impresso no formato eletrônico - e-book

Edição desenvolvida através do projeto e-ufma
Visite www.eufma.ufma.br
e saiba mais das nossas propostas de inclusão digital

FICHA DE CATALOGAÇÃO

VIEIRA, Elvis Lima; SOUZA, Girlene Santos de; SANTOS, Anacleto Ranulfo dos; SANTOS SILVA, Jain dos. *Manual de Fisiologia Vegetal*. São Luis: EDUFMA, 2010. 230p.

CDU 63 - Agricultura. Silvicultura. Agronomia. Zootecnia.

ISBN 978-85-7862-127-8

Este livro foi autorizado para domínio público e está disponível
para download nos portais do Domínio Público do MEC e do
Google Pesquisa de Livro

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	9
PARTE I	
RELAÇÕES HÍDRICAS EM CÉLULAS E TECIDOS VEGETAIS	
1 INTRODUÇÃO	11
2 A MOLÉCULA DE ÁGUA	12
3 ESTRUTURA DA MOLÉCULA DE ÁGUA	13
4 PROPRIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DA ÁGUA DE INTERESSE NAS RELAÇÕES HÍDRICAS DAS PLANTAS	14
5 MOVIMENTOS DA ÁGUA	16
6 ENERGIA LIVRE DE GIBBS (G)	18
7 COMPONENTES DO POTENCIAL ÁGUA EM CÉLULAS VEGETAIS ADULTAS	19
8 DIAGRAMA DE HÖFLER	20
9 PRINCIPAIS FUNÇÕES FISIOLÓGICAS DA ÁGUA PARA A FISIOLOGIA DE PLANTAS SUPERIORES	22
ABSORÇÃO E TRANSPORTE DE ÁGUA EM PLANTAS SUPERIORES	
1 INTRODUÇÃO	24
2 ÁGUA NO SOLO	25
3 ANATOMIA, ESTRUTURA E FUNÇÕES DA RAIZ	27

4	CAMINHOS E RESISTÊNCIAS AO MOVIMENTO DA ÁGUA NO INTERIOR DA RAÍZ	29
5	ABSORÇÃO PASSIVA DE ÁGUA PELAS PLANTAS	31
6	TRANSPORTE DE ÁGUA NO XILEMA – ASCENSÃO DA COLUNA DE ÁGUA (SEIVA BRUTA) A PELAS PLANTAS	33
7	PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM A ABSORÇÃO DE ÁG	36
PERDAS DE ÁGUA PELAS PLANTAS SUPERIORES		
1	INTRODUÇÃO	37
2	PROCESSO TRANSPIRATÓRIO, EM FUNÇÃO DO ÓRGÃO TRANSPIRANTE	39
3	NATUREZA DA FORÇA MOTRIZ DO PROCESSO TRANSPIRATÓRIO	41
4	CIRCUITO DO FLUXO DE ÁGUA LÍQUIDA E DE VAPOR DE ÁGUA NO SISTEMA-SOLO-PLANTA-ATMOSFERA (SSPA)	41
5	PERDA DE ÁGUA PELAS PLANTAS NA FORMA LÍQUIDA – GUTAÇÃO	42
6	VARIAÇÃO DIÁRIA DA TRANSPIRAÇÃO	43
7	SIGNIFICADO FISIOLÓGICO DO PROCESSO TRANSPIRATÓRIO	44
8	PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM A TRANSPIRAÇÃO	43
9	TRANSPIRAÇÃO E PRODUTIVIDADE	48
FISIOLOGIA DOS ESTÔMATOS		
1	INTRODUÇÃO	48
2	COEFICIENTE DE TRANSPIRAÇÃO	52
3	FATORES QUE AFETAM O MECANISMO DE ABERTURA E FECHAMENTO ESTOMÁTICO	53
4	MECANISMOS DE ABERTURA E FECHAMENTO ESTOMÁTICO	56

PARTE II**FOTOSSÍNTESE**

1	HISTÓRICO	63
2	CONCEITO DE FOTOSSÍNTESE	64
3	CLOROPLASTOS	66
4	ENERGIA RADIANTE	67
5	PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	71
6	ETAPAS DA FOTOSSÍNTESE	77
7	EXPORTAÇÃO E ARMAZENAMENTO DOS PRODUTOS FOTOSSINTÉTICOS	95
8	FOTOSSÍNTESE DO GLICOLATO OU FOTORRESPIRAÇÃO (FR)	97
9	FISIOLOGIA COMPARADA DE PLANTAS C_3 , C_4 E CAM	106
10	PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM O PROCESSO FOTOSSINTÉTICO	111
11	PRODUTIVIDADE VEGETAL	116
12	CONSIDERAÇÕES ECOFISIOLÓGICAS DA FOTOSSÍNTESE: FATORES INTERFERENTES	124

PARTE III**TRANSLOCAÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DE
ASSIMILADOS**

1	INTRODUÇÃO	129
2	SUBSTÂNCIAS TRANSPORTADAS PELO FLOEMA	134
3	VELOCIDADE DE TRANSLOCAÇÃO	135
4	FORÇA E DRENO FISIOLÓGICOS	135
5	DIREÇÃO DO MOVIMENTO DE ASSIMILADOS	137
6	CARREGAMENTO DO FLOEMA	138
7	DESCARREGAMENTO DO FLOEMA	142
8	TEORIA DO FLUXO DE PRESSÃO	147
9	FLUXO ELETROSMÓTICO	151
10	ALOCÇÃO DE ASSIMILADOS	151

11	PARTIÇÃO DE ASSIMILADOS	152
12	PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM A TRANSLOCAÇÃO DE SOLUTOS ORGÂNICOS	155

PARTE IV

RESPIRAÇÃO

1	INTRODUÇÃO	157
2	TIPOS DE RESPIRAÇÃO	158
3	A MITOCÔNDRIA	158
4	FLUXO DE ENERGIA NOS SISTEMAS VIVOS	160
5	ETAPAS DA RESPIRAÇÃO AERÓBIA DOS CARBOIDRATOS	160
6	VIA GLICOLÍTICA – GLICÓLISE – VIA EMBDEN- MEYERHOF-PARNAS (EMP)	162
7	CICLO DO ÁCIDO TRICARBOXÍLICO	168
8	CADEIA TRANSPORTADORA DE ELÉTRONS (CTE) – CADEIA RESPIRATÓRIA (CR)	171
9	RESPIRAÇÃO ALTERNATIVA	173
10	BALANÇO ENERGÉTICO DA OXIDAÇÃO COMPLETA DE UMA HEXOSE	173
11	QUOCIENTE RESPIRATÓRIO (QR)	174
12	RESPIRAÇÃO DE CRESCIMENTO E DE MANUTENÇÃO	174
13	RESPIRAÇÃO EM TECIDOS E ÓRGÃOS VEGETAIS	176
14	FATORES QUE AFETAM A RESPIRAÇÃO	179

PARTE V

CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS: HORMÔNIOS VEGETAIS

1	INTRODUÇÃO	183
2	CONCEITOS BÁSICOS	184
3	PRINCIPAIS GRUPOS DE SUBSTÂNCIAS REGULADORAS DO CRESCIMENTO DE PLANTAS	185

4	SÍTIOS DE AÇÃO, EFEITOS DOS HORMÔNIOS VEGETAIS SOBRE A ATIVIDADE GENÉTICA E MECANISMO DE AÇÃO	185
5	AUXINAS	187
6	GIBERELINAS	192
7	CITOCININAS	194
8	ÁCIDO ABSCÍSICO	197
9	ETILENO	200
10	BRASSINOESTERÓIDES	202
11	ÁCIDO SALICÍLICO	206
12	JASMONATOS	208
13	POLIAMINAS	209
14	RETARDADORES VEGETAIS	210
15	AÇÃO FISIOLÓGICA DOS HORMÔNIOS VEGETAIS	213
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	229

APRESENTAÇÃO

Esta obra tem por finalidade apresentar de forma clara, objetiva e simplificada os principais tópicos da fisiologia vegetal de plantas superiores. O texto poderá ser utilizado por acadêmicos das seguintes áreas: ciências agrárias, biológicas e ambientais. O livro abrange cinco capítulos teóricos fundamentais para o entendimento do funcionamento das plantas, abordando as relações hídricas, captura da radiação solar, translocação de solutos, desdobramentos das reservas e ações hormonais em plantas superiores.

Os autores se responsabilizam pelo material apresentado e agradecem a Editora EDUFMA pela produção desta obra.

Elvis Lima Vieira
Engenheiro Agrônomo,
Mestre e Doutor em Agronomia/Fitotecnia
Professor Adjunto – Centro de Ciências Agrárias,
Ambientais e Biológicas – UFRB

Girlene Santos de Souza

Engenheira Agrônoma,
Mestre em Ciências e
Doutora em Agronomia/Fisiologia Vegetal
Professora Adjunta – Centro de Ciências Agrárias,
Ambientais e Biológicas – UFRB

Anacleto Ranulfo dos Santos

Engenheiro Agrônomo,
Mestre e Doutor em Agronomia/Nutrição
Mineral de Plantas
Professor Associado – Centro de Ciências Agrárias,
Ambientais e Biológicas – UFRB

Jain dos Santos Silva

Graduando em Agronomia
Centro de Ciências Agrárias,
Ambientais e Biológicas – UFRB

PARTE I

RELAÇÕES HÍDRICAS EM CÉLULAS E TECIDOS VEGETAIS

1. INTRODUÇÃO

A vida se originou na água. A água é um dos fatores ecofisiológicos mais importante e determinante, no que se refere à seleção do tipo de vegetação que se pode desenvolver em uma região. A produtividade agrícola também é controlada pela distribuição e disponibilidade de água. Sem dúvida, a água é o constituinte mais abundante no ecossistema terrestre. O volume total de água estimado que existe na terra é cerca de $1,4 \cdot 10^{18}$ ton, sendo que mais de 97% é de água salgada. Dos menos 3% que constituem as reservas de água doce, cerca de 2% se encontra na forma de gelo e neve nos pólos e icebergs. Dos 0,6% de água continental, a maior parte não esta disponível para as plantas, por consistir de água subterrânea. E a água que se encontra nas nuvens ou como vapor, não passa de 0,001% do total. Além disso, a distribuição de água doce no mundo é muito irregular.

A água é essencial para a manutenção da integridade funcional das moléculas orgânicas biológicas e da atividade metabólica das células vegetais e animais. A água é o elemento mais abundante das células vegetais vivas, constituindo cerca

de 80 a 95% da massa fresca dos tecidos metabolicamente ativos em crescimento. Em plantas lenhosas este valor esta entre 35 e 75%.

2. A MOLÉCULA DE ÁGUA

A molécula de água apresenta características físicas e químicas particulares, o que confere a este constituinte uma importância destacada para os seres vivos. Conhecendo-se a estrutura molecular da água e suas propriedades, pode-se ter uma melhor idéia de como esta participa da vida celular.

A água é uma molécula constituída de um átomo de oxigênio ligado de forma covalente a dois átomos de hidrogênio. As duas ligações (O – H) formam entre se um ângulo de 105° (Figura 1). Como o oxigênio é mais eletronegativo que o hidrogênio, ele atrai os elétrons das ligações covalentes, resultando em uma carga negativa parcial do lado do oxigênio e originando uma carga positiva do lado do hidrogênio. Estas cargas parciais são iguais, porém de sinais contrários, sendo assim a molécula possui carga nula. Entretanto, esta distribuição eletrônica é assimétrica, o que origina uma bipolaridade ou momento dipolo na molécula, favorecendo a atração eletrostática entre moléculas vizinhas, através das pontes de hidrogênio, entre o hidrogênio de uma molécula com o oxigênio de outra. Sendo esta ligação responsável por muitas das propriedades físico-químicas da água.

A coesão refere-se a atração mútua entre moléculas de água, através das pontes de hidrogênio e, a adesão refere-se a atração da água por uma face sólida (matriz), tal como a parede celular de uma célula vegetal adulta. As ligações de hidrogênio são forças intermoleculares mais fortes (20kj/mol de pontes ou 40kj/mol de água) do que as de Van der Waals (1 a 10kj/mol).

3. ESTRUTURA DA MOLÉCULA DE ÁGUA

A estrutura da água depende da capacidade das moléculas formarem ligações de hidrogênio entre si:

a) O gelo possui estrutura tetraédrica cristalina regular (estrutura hexagonal) na forma de uma rede cristalina aberta, apresentando maior volume em comparação a água líquida;

b) O vapor de água as moléculas estão individualizadas;

c) A água líquida, a molécula tende a se unir por meio de ligações de hidrogênio com quatro outras moléculas formando agregados transitórios e espécies oscilantes (10^{-10} seg.). O que resulta em uma maior densidade da água no estado líquido em relação à água sólida (gelo).

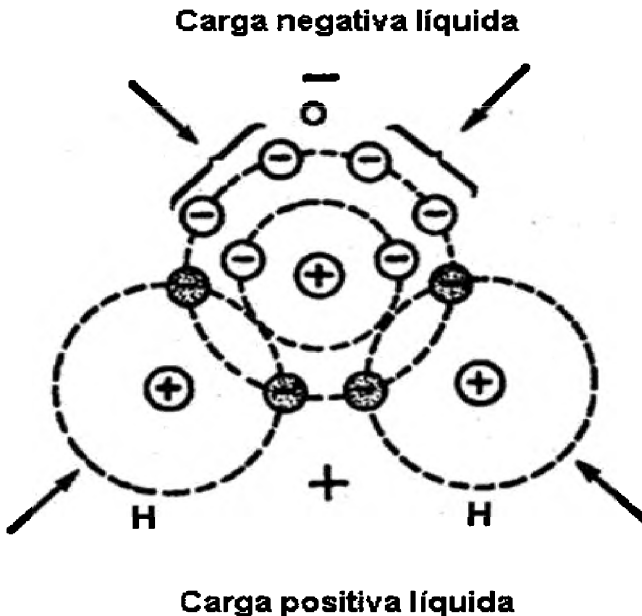


Figura 1: Representação esquemática da estrutura da molécula de água mostrando os pares de elétrons compartilhados (sombreado) e pares isolados e a posição das ligações de hidrogênio. Fonte: adaptado de Sutcliffe (1968).

4. PROPRIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DA ÁGUA DE INTERESSE NAS RELAÇÕES HÍDRICAS DAS PLANTAS

A água apresenta características tão particulares que a torna uma substância única em termos ecofisiológicos. As suas propriedades e funções proporcionam um meio adequado para o surgimento e estabelecimento de organismos vivos.

4.1. Altos valores de calor latente de fusão e de ebulição - Essas propriedades conferem à água a capacidade de ser encontrada nos três estados físicos (sólido, líquido e vapor) nas temperaturas normais que ocorrem na terra. A presença das pontes de hidrogênio garante estes comportamentos distintos. A molécula de água ($H_2O = 18$) mesmo possuindo massa molecular semelhante a outras substâncias ($CH_3 = 16$; $NH_3 = 17$; $HF = 20$ e $H_2S = 34$), possui valores elevadíssimos de fusão (335 kJ kg^{-1} ou 80 cal g^{-1} a 0°C) e de ebulição (2.260 kJ kg^{-1} ou 540 cal g^{-1} a 100°C), graças às associações provocadas pelas pontes de hidrogênio.

4.2. Alto calor específico (c) - A água possui o mais alto valor de calor específico dentre as substâncias conhecidas ($c = 4,18 \text{ J.g}^{-1}$ ou $1 \text{ cal/g.}^\circ\text{C}$), com exceção da amônia com valor 13% maior ($c = 1,23 \text{ cal/g.}^\circ\text{C}$). Essa propriedade torna a água uma boa reguladora térmica. O calor específico refere-se a energia calorífica requerida para aumentar a temperatura de uma substância em uma quantidade específica ($c = Q/m.\Delta t$). No caso da água: $14,5^\circ\text{C}$ para $15,5^\circ\text{C}$, com uma variação de 1°C . Esse alto c faz com que a água se aqueça ou se resfrie lentamente ($c \propto 1/\Delta t$), sendo então uma vantagem para os vegetais e animais, evitando flutuações térmicas perigosas.

4.3. Alta constante dielétrica (D) - Valores de 80,2 a 20°C e 78,4 a 25°C . Graças à molécula de água apresentar momento dipolo elétrico, a torna praticamente em um solvente universal. Ela funciona como um isolante iônico nas

soluções aquosas. Os gases são altamente solúveis na água. O CO_2 é três vezes mais solúvel que o O_2 , pois ele se dissocia em H^+ e HCO_3^- , o que aumenta com a temperatura.

4.4. Elevada tensão superficial (σ) – As moléculas de água na interface ar-água, estão mais fortemente atraídas às moléculas vizinhas de água do que a fase gasosa do outro lado da superfície. O líquido comporta-se como se estivesse coberto por uma membrana contrátil, que tende a atingir a área mínima. Neste particular as moléculas de água se orientam de tal modo que a maior parte das pontes de hidrogênio fica voltada para dentro, em direção ao centro de massa do líquido. O valor de $\sigma = 7,34 \cdot 10^{-2} \text{ N m}^{-1}$ da água é o maior valor dentre os líquidos conhecidos, com exceção do mercúrio. A presença de eletrólitos aumenta a tensão superficial e proteínas desnaturadas e ácidos graxos tendem a diminuí-la. A tensão superficial é responsável pela formação de gotículas sobre as folhas e evita a entrada de água nos espaços intercelulares através dos estômatos abertos, via ostíolo.

4.5. Capilaridade – A coesão, adesão e a tensão superficial ocasionam o fenômeno da capilaridade. O movimento para cima de um volume de água, através de um fino capilar de vidro, é devido à atração da água na periferia da superfície polar do capilar (adesão) e da tensão superficial da água, a qual tende a minimizar a área superficial. Juntas a adesão e a tensão superficial exercem uma tensão nas moléculas de água na superfície e abaixo desta, causando um movimento ascendente no tubo capilar até que a força de adesão seja balanceada pelo peso da coluna de água (ex: em tubo capilar de 0,03mm de diâmetro, a água ascende por capilaridade a $h \cong 120 \text{ cm}$; $h = 2 \sigma \cdot \cos \alpha / p \cdot g \cdot r$); em pequenos elementos condutores do xilema sob certas condições, capilares da parede celular, membranas e espaços intercelulares, também se observa esse fenômeno). A capilaridade assegura que as superfícies das paredes celulares,

diretamente expostas ao ar, tais como aquelas no mesófilo foliar, permaneçam úmidas e não sequeem totalmente. Entretanto, não é responsável pelo transporte de água em grandes quantidades dentro da planta (para um vaso típico com $r \cong 75\mu\text{m}$ o valor de $h = 0,02\text{m}$).

4.6. Baixa viscosidade (μ) – É a propriedade de um fluido decorrente da interação entre suas moléculas (atrito interno) caracterizando uma medida da dificuldade das moléculas deslizarem umas sobre as outras. A água possui viscosidade relativamente baixa, o que lhe permite facilidade em fluir através de finos capilares, especialmente a elevadas temperaturas. Característica relevante na translocação de solutos orgânicos e inorgânicos através dos vasos condutores do xilema e do floema das plantas superiores.

4.7. Boa transmitância de luz visível - A água é um líquido quase incolor, aspecto fundamental para que a luz penetre nos tecidos profundos das folhas. Também importante para plantas aquáticas. A água absorve luz nos comprimentos vermelho longo e infravermelho, transmitindo o verde-azul, funciona como um isolante. Entretanto sua condutibilidade térmica é alta em comparação a outros líquidos.

4.8. Solvente universal – Na água muitas substâncias são dissolvidas e submetidas e reações químicas no protoplasma celular. Essa propriedade é devida, principalmente, a sua bipolaridade molecular.

5. MOVIMENTOS DA ÁGUA

A movimentação da água de célula a célula, célula para o ambiente e ambiente para a célula, ocorre por meio de processos passivos. Estes podem ocorrer por diferença de pressão ou por difusão.

5.1. Fluxo de massa (bulk flow) – O fluxo massal refere-se ao movimento de grupos de moléculas de água em resposta a um gradiente de pressão. As moléculas se movem espontaneamente em um sistema físico, e com isso seu

conteúdo energético diminui, isto é, a entropia ou desorganização do sistema aumenta. O fluxo de massa é responsável pelo transporte de água a longa distância na planta (transpiração). Ocorre quando uma força externa age sobre o sistema (ex: força da gravidade, pressão). Independe do gradiente de concentração e ocorre de forma unidirecional e em grupo (morro abaixo).

5.2. Difusão – É um movimento que ocorre direcionado de uma região de alta concentração para uma de baixa concentração. Ocorre de forma lenta, espontânea, individual e ao acaso (figura 2). É necessária a existência de uma diferença de potencial químico (gradiente de concentração) para ocorrer. Obedece a Lei de Fick ($dn/dt = -Da.dc/dx$). A difusão é importante na absorção de água durante o crescimento celular, movimento de solutos no metabolismo, trocas gasosas (vapor de água, CO_2 , O_2) e na absorção de certos nutrientes (fósforo e potássio).

5.3. Osmose (Difusão da água) – É um caso particular de difusão, onde o movimento da água ocorre através de uma membrana seletivamente permeável, envolvendo difusão (gradiente de concentração) e fluxo de massa (gradiente de pressão). Ocorre espontaneamente em resposta a uma força impulsionadora denominada de gradiente de energia livre ou gradiente de potencial químico ou gradiente de potencial água, ocorrendo sempre de um alto potencial água para um baixo potencial água. A osmose é de fundamental importância nos processos de absorção e perda de água entre células e entre célula e ambiente.

5.4. Embebição – É um tipo especial de difusão. O movimento da água ocorre a favor do gradiente de potencial hídrico ou água. Entretanto, as forças responsáveis pela retenção da água pelas macromoléculas (matrizes) são as microcapilares e de superfície (ligações de hidrogênio e forças eletrolíticas), em virtude das características dipolares da molécula de água (atração eletrostática).

6. ENERGIA LIVRE DE GIBBS (G)

O sol é a fonte primordial de energia livre e através da fotossíntese as plantas transformam e armazenam a energia radiante sob forma de compostos intermediários ricos em energia, como ATP e o NADPH⁺, e posteriormente sob forma de ligações químicas nos compostos orgânicos. A Energia Livre de Gibbs representa a capacidade de um sistema de realizar um trabalho ou movimento. Determinada pela contribuição aditiva de cada espécie que compõe o sistema.

6.1. **Potencial químico da água ($\psi_{\text{água}}$; ψ_w)** – Pode ser expresso pelo potencial água, que é facilmente avaliado pela pressão hidrostática e pela pressão atmosférica. A água sempre se move de uma região de alto potencial água para outra região de baixo potencial água, ou seja, obedecendo a um gradiente de energia livre de água. O potencial químico da água é igual a variação de energia livre em relação ao número de moles de água. Em termos padrão considerando-se a água livre, plana e pura, em condições normais de temperatura e pressão (25°C e 100KPa), esse potencial possui valor máximo de energia livre e igual a zero ($\psi_{\text{água}} = 0$ MPa), podendo ser expresso em unidade de energia ou de pressão. Esse potencial varia com a temperatura, pressão, outros moles e outros trabalhos. O potencial água se eleva com o aumento da pressão mecânica e da temperatura e, se reduz com a presença de solutos (íons, colóides e substâncias polares) ou de uma matriz. O potencial água (ψ) representa a diferença entre o potencial químico da água em um sistema qualquer (e) e o potencial da água pura (e°), sob as mesmas condições padrões de temperatura e pressão ($\psi = \psi_{\text{água solução}} - \psi_{\text{água pura}}$).

$$\begin{aligned} \mu_{\text{água solução}} &= \mu_{\text{água pura}} + R.T.\ln e/e^\circ ; \mu_{\text{água solução}} - \mu_{\text{água pura}} = \\ &R.T.\ln e/e^\circ ; \psi = R.T.\ln e/e^\circ ; \text{se } e^\circ > e \rightarrow \ln e/e^\circ < 1 \rightarrow \psi_{\text{água}} \\ &< 0 ; \text{se } e^\circ = e \rightarrow \ln e/e^\circ = 0 \rightarrow \psi_{\text{água}} = 0 \text{ (valor máximo)}. \end{aligned}$$

7. COMPONENTES DO POTENCIAL ÁGUA EM CÉLULAS VEGETAIS ADULTAS

O potencial água de um sistema é reduzido pela adição de substâncias polares e/ou íons no meio, pois causam uma redução na atividade da água (a_w). O potencial água de uma célula vegetal adulta ($\psi_{\text{célula}}$) é o resultado da ação aditiva dos potenciais ($\psi_{\text{célula}} = \psi_{\pi} + \psi_{\text{mat}} + \psi_p + \psi_g$): osmótico (ψ_{π}), mátrico (ψ_{mat}), pressão (ψ_p) e gravitacional (ψ_g).

7.1 Potencial osmótico ou de solutos (ψ_{osm} ou ψ_p) – É o potencial água de uma solução. O potencial osmótico varia pouco na maioria das células vegetais, com exceção das células do mesófilo, floema e estômatos. Possui valor negativo decorrente da adição de solutos osmoticamente ativos no meio, que reduzem o potencial água de uma solução em relação ao padrão. A pressão osmótica ($\pi = R.T.Cs$) é uma pressão em excesso à pressão hidrostática do solvente, que deve ser exercida sobre a solução para evitar a entrada de água. Só existe se houver uma membrana obstruindo a passagem do soluto e representa um índice quantitativo do abaixamento do potencial água de uma solução ($\psi_{\pi} = - R.T.Cs$) em função da adição de solutos osmoticamente ativos ($>$ solutos $\rightarrow > \pi \rightarrow < \psi_{\pi} \rightarrow < \psi_{\text{água}} \rightarrow <$ energia livre no sistema). A pressão osmótica assume valores positivos ($|\psi_{\pi}| = |\pi|$). No osmômetro podemos demonstrar a presença destes componentes.

7.2. Potencial pressão – turgescência – turgor – parede (ψ_p) – As variações do potencial químico da água devido à diferença de pressão exercida sobre o sistema em um determinado estado e a pressão no estado Padrão é definido como potencial pressão. O ψ_p é resultado da entrada de água, segundo um gradiente de potencial hídrico favorável. À medida que a água penetra na célula, passa a exercer uma força por unidade de área (pressão) causando uma distensão na parede celular, que é contrabalançada por uma pressão igual e em

sentido contrário exercida pela parede celular. O potencial parede pode assumir valores positivos ($\psi_p > 0$) em células túrgidas; negativos ($\psi_p < 0$) em células sob pressão negativa ou tensão (xilema) ou nulos ($\psi_p = 0$) em células na plasmólise incipiente.

7.3. Potencial mátrico ou matricial (ψ_{mat} ou ψ_r) – Define as influencias que as forças de superfícies dos colóides e espaços intermicelares exercem sobre o potencial químico da água. Representa a presença de interfaces de colóides, proteínas e macromoléculas nas células vegetais, que reduzem a atividade termodinâmica da água. Também assume valores negativos. Possuindo valores elevados em tecidos meristemáticos rico em citoplasmas, tecidos e sementes secas.

7.4. Potencial gravitacional (ψ_g) – Expressa a ação do campo gravitacional sobre a energia livre da água. É o trabalho necessário para manter a água em um determinado ponto em relação à atração gravitacional. O efeito da gravidade no potencial água depende da altura (h) da água acima do estado de referência, da densidade da água (ρ_w) e da aceleração da gravidade (g). O potencial gravitacional ($\psi_g = \rho_w \cdot h \cdot g$), somente possui importância relevante quando o estudo envolve ascensão de água em plantas de grande porte e em estudos da percolação de água através de poros do solo. Podendo ser desconsiderado em movimentação de água entre células próximas e em plantas de pequeno porte ($\rho_w = 0,01 \text{ MPa m}^{-1}$ de elevação).

8. DIAGRAMA DE HÖFLER

O potencial água de uma célula vegetal adulta varia, geralmente, entre valores de $-5,0 \text{ atm}$ a $-40,0 \text{ atm}$ ($-0,5 \text{ MPa}$ a $-4,0 \text{ MPa}$). Este potencial varia com a concentração do suco vacuolar, taxa de transpiração, presença de íons e matrizes, taxa de absorção de água e fotossíntese. Para estudos de potencial água em células vegetais adultas, os

potenciais mátrico (ψ_{mat}) e gravitacional (ψ_{g}) são desconsiderados por apresentarem influências não significativas. Neste particular o potencial água de uma célula vegetal adulta fica resumido a adição dos potenciais osmótico e parede: $\psi_{\text{célula}} = \psi_{\pi} + \psi_p$. O Diagrama de Höfler (Figura 2) correlaciona os valores dos potenciais envolvidos com o volume celular relativo. A célula vegetal em função do seu estado hídrico pode se apresentar túrgida, flácida ou plasmolizada.

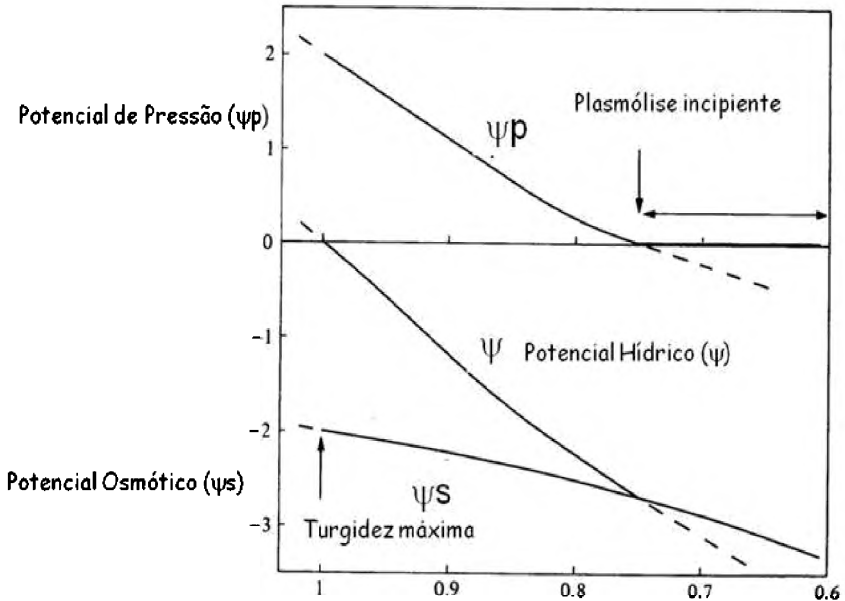


Figura 2: Diagrama de Höfler ilustrando as relações entre o potencial hídrico (ψ), potencial osmótico (ψ_s), potencial pressão (ψ_p) e o conteúdo hídrico relativo, à medida que a célula ou tecido, em turgidez máxima perde água. Fonte: adaptado de Jones, (1992).

8.1. Casos importantes do Diagrama de Höfler:

a) Célula flácida - plasmólise incipiente: ($\psi_p = 0$; $\psi_{\text{célula}} = \psi_{\pi}$) + água destilada ($\psi_{\pi \text{ solução}} = 0$) \rightarrow entrada de água na célula \rightarrow surgimento de uma pressão parede celular (ψ_p) \rightarrow equilíbrio dinâmico $\rightarrow \psi_{\text{célula}} = \psi_{\pi \text{ solução}} \rightarrow \psi_{\pi} + \psi_p = \psi_{\pi \text{ solução}} \rightarrow -\psi_{\pi} = \psi_p \rightarrow |\psi_{\pi}| = |\psi_p| \rightarrow$ célula completamente túrgida ($\psi_{\pi} + \psi_p = 0 \rightarrow \psi_{\text{célula}} = 0$);

b) Célula flácida ($\psi_{\text{célula}} = \psi_{\pi} = -20,0 \text{ atm}$) + solução hipotônica ($\psi_{\pi \text{ solução}} = -10,0 \text{ atm}$) \rightarrow entrada de água na célula \rightarrow equilíbrio dinâmico $\rightarrow \psi_{\text{célula}} = \psi_{\pi \text{ solução}} \rightarrow -20,0 + \psi_p = -10,0 \rightarrow \psi_p = 10,0 \text{ atm} \rightarrow$ Célula túrgida ($\psi_{\text{célula}} = -10,0 \text{ atm}$);

c) Célula flácida ($\psi_{\text{célula}} = \psi_{\pi} = -20,0 \text{ atm}$) + solução hipertônica ($\psi_{\pi \text{ solução}} = -25,0 \text{ atm}$) \rightarrow saída de água da célula equilíbrio dinâmico $\rightarrow \psi_{\text{célula}} = \psi_{\pi \text{ solução}} \rightarrow -20,0 + \psi_p = -25,0,0 \rightarrow (\psi_p \rightarrow 0) \rightarrow$ Célula plasmolizada ($\psi_{\text{célula}} = -25,0 \text{ atm}$);

d) Célula flácida + dessecamento ao ar sob pressão \rightarrow contração da membrana celular, tonoplasto e parede celular \rightarrow célula murcha.

9. PRINCIPAIS FUNÇÕES FISIOLÓGICAS DA ÁGUA PARA A FIOLOGIA DE PLANTAS SUPERIORES

a) Principal constituinte protoplasmático: nas células fisiologicamente ativas, o teor de água se eleva a valores acima de 85%. Cerca de 80 a 90% do peso fresco de plantas herbáceas e mais de 50% das lenhosas é constituído de água. A maioria das moléculas biológicas são hidratadas em seu estado natural e a água mantém as suas estruturas e atividades. A redução no teor de água no protoplasma causa diminuição nas atividades metabólicas, podendo até causar a morte celular.

b) Água como reagente: a água participa de inúmeras e importantes reações químicas vitais, como: fotossíntese

como doadora de e^- (elétrons) e H^+ (prótons) respiração, hidrólise e condensação.

c) Solvente universal: a água é tida como a substância que promove a dissolução de inúmeras substâncias orgânicas, inorgânicas e gases, promovendo a participação destas em reações químicas.

d) Água como meio de transporte: tanto pelo xilema quanto pelo floema, a água participa ativamente no transporte de íons, solutos orgânicos, inorgânicos, hormônios e vitaminas. De maneira geral a translocação ocorre em meio aquoso.

e) Manutenção da turgescência celular: o estado de turgor é responsável pela forma de numerosos órgãos vegetais que possuem poucos tecidos de sustentação (folhas, flores de lenhosas, plantas inteiras). A turgescência é necessária para o crescimento e desenvolvimento celular, participa dos tropismos: fechamento estomático, folíolos, movimentação de raízes, ramos e folhas.

f) Facilita a difusão de gases e minerais: o gás carbônico e o oxigênio necessitam da água no processo de trocas gasosas entre a planta e o ambiente. Os nutrientes minerais, no processo de difusão celular, requerem a presença da água para sua absorção e transporte do solo para as raízes. E através da planta, via vasos condutores (xilema e floema)

g) Regulador térmico: em função do alto calor específico (c), a água capacita as plantas a absorverem grandes quantidades de calor sem elevação prejudicial da temperatura. Na evaporação da água grande quantidade de calor é dissipada para a atmosfera, o que causa um efeito refrigerante na planta durante a transpiração.

h) Agente na locomoção e fecundação de gametas: a água é de fundamental importância na movimentação dos gametas no interior do tubo polínico nas plantas com sementes. Sendo atuante na disseminação de esporos, frutos e sementes.

i) Fundamental para a flutuabilidade de caules, folhas e flores de plantas submersas.

j) Fluxo de água: o gradiente de potencial água governa a direção do fluxo através da membrana plasmática das células. O gradiente é a força impulsionadora no transporte de água por osmose. O potencial água é uma medida do nível de água de uma planta.

k) Necessária para a divisão celular: a água participa ativamente no processo de síntese de RNA, DNA e de substâncias fundamentais na formação da parede celular.

l) Alongamento celular: o processo de alongamento celular requer a presença da água para que o crescimento plástico ocorra de forma irreversível, sendo fundamental no processo de turgescência.

m) Viscosidade e permeabilidade do protoplasma: a água afeta diretamente a atividade de enzimas e o transporte de substâncias no protoplasma celular.

n) Ajustamento osmótico (osmoregulação): sem a presença de água disponível e de solutos específicos, o processo de osmoregulação não se realiza de forma eficiente.

o) Água no apoplasto celular: a reserva de água no ELA (Espaço-Livre- Aparente), que envolve o xilema, espaços intercelulares e parede celular. Garante suprimento de água para os períodos de maiores restrições hídricas para as plantas.

ABSORÇÃO E TRANSPORTE DE ÁGUA EM PLANTAS SUPERIORES

1. INTRODUÇÃO

As plantas superiores devido à perda de água para a atmosfera, em função da demanda evaporativa da atmosfera, necessitam de suprimento hídrico contínuo para a manutenção de um nível de hidratação adequado dos tecidos essenciais e para sua própria sobrevivência. A atmosfera terrestre

apresenta para as plantas um dilema, por um lado ela é fornecedora de CO_2 , necessário para o processo fotossintético (Ciclo de Calvin-Benson) e, ao mesmo tempo induz as plantas e perderem grandes quantidades de água na forma de vapor durante o processo da transpiração.

Portanto, os vegetais necessitam de acesso facilitado à atmosfera para que eles possam realizar suas reações fotossintéticas. Por outro lado, a exposição excessiva em função da abertura estomática, constitui um perigo, pois em determinadas situações ambientais pode levar a uma desidratação letal.

Desde que o potencial água ou hídrico da folha seja relativamente mais baixo (mais negativo) do que o do solo, a continuidade do sistema de condução permite o fluxo de água através de toda a planta até a atmosfera, segundo o Sistema-Solo-Planta-Atmosfera (SSPA).

A condutibilidade hidráulica dos tecidos vivos é relativamente baixa e se as plantas não tivessem evoluído um sistema de baixa resistência (alta condutância), não poderiam apresentar desenvolvimento vertical acentuado. A existência de um sistema de vasos condutores (vasos do xilema) permite que a água seja transportada do solo até a atmosfera, com relativa facilidade. O aparato estomático exerce a função de regulador da perda excessiva de água na forma de vapor para a atmosfera e facilita a entrada de CO_2 , necessário para a produção de fotoassimilados pelas plantas.

2. ÁGUA NO SOLO

O conteúdo de água e a taxa de movimentação da água no solo dependem em grande parte do tipo de solo. Para solo arenoso, verifica-se baixa área superficial, grande espaços e canais entre as partículas, baixa capacidade de campo, alta condutividade hidráulica, baixa retenção de água e elevada drenagem. Em solos argilosos, observa-se alta área superficial, poros menores entre as partículas, alta capacidade

de campo, baixa condutividade hidráulica, elevada retenção de água e baixa drenagem.

O transporte de água do solo para o interior da raiz inicia-se quando o potencial de água da raiz se apresenta mais baixo (mais negativo) em relação ao potencial água do solo, em condições de água disponível no sistema. O potencial de água do solo ($\psi_{\text{água do solo}} = \pi + P$) é função da pressão osmótica da água do solo (p = presença de solutos) e da pressão hidráulica negativa (P = gradiente de conteúdo de água no solo), causada pela adesão e tensão superficial (solo úmido P muito próximo de zero; solo seco P diminui; solo árido P diminui bastante). Quando o solo vai secando as moléculas de água, por adesão vão se aderindo às superfícies das partículas do solo, devido a existência de forças de natureza eletrostática, originado alta tensão. A tensão da água no solo causada pela adesão entre as moléculas de água e as partículas do solo, é o principal componente do $\psi_{\text{água do solo}}$ em condições de não salinidade.

Pode-se resumidamente classificar a água do solo: **a)** água gravitacional retida a tensões inferiores a $-1/3$ atm ($-0,03$ MPa); **b)** água capilar (água disponível), retida a tensões entre $-1/3$ atm (Capacidade de Campo – CC) e $-15,0$ atm (Ponto de Murcha Permanente – PMP), ou seja de $-1,0$ a $-2,0$ MPa; **c)** água higroscópica retida a tensões inferiores a $-30,0$ atm ($-3,0$ MPa).

Capacidade de Campo (CC) refere-se à quantidade de água retida no solo após uma irrigação pesada ou uma chuva forte, geralmente, após um a três dias, quando o movimento descendente tenha diminuído (percolação). Podendo, ser designada também de capacidade efetiva de retenção de água ou conteúdo de umidade do solo retido a uma tensão de $-0,2$ a $-0,3$ atm. Entende-se por ponto de murcha, o teor de água do solo além do qual as plantas efetivamente não podem extrair água do solo. Tensões da ordem de $-16,0$ atmosferas

de pressão são responsáveis pela retenção. A umidade disponível é praticamente nula.

A água move-se através do solo por fluxo de massa, em uma taxa governada pelo gradiente de pressão (P) e pela condutividade hidráulica do solo, podendo a difusão também participar desse processo passivo.

Quando a raiz retira água mais próxima de sua superfície, provoca neste local uma redução de P , estabelecendo um gradiente de pressão em relação às regiões do solo adjacentes, com maiores valores de P , provocando assim uma movimentação de água por fluxo de massa, predominantemente.

A taxa de fluxo de água através do solo depende da amplitude do gradiente de pressão (DP) estabelecido no solo e da condutividade hidráulica do solo.

3. ANATOMIA, ESTRUTURA E FUNÇÕES DA RAIZ

O contato íntimo entre as superfícies das raízes e as partículas do solo é essencial para a absorção efetiva da água e nutrientes minerais do solo pelas raízes. Tal contato é maximizado pelo crescimento dos pêlos radiculares no solo. A água penetra nas raízes principalmente na região logo após a zona de alongação, isto é, na região onde os pêlos radiculares estão em desenvolvimento. Estes são extensões microscópicas das células epidérmicas.

A raiz é composta de epiderme, córtex e cilindro central. A epiderme promove o revestimento e tem função de absorção, em geral contém pêlos radiculares que são alongamentos celulares da própria epiderme, sendo os maiores responsáveis pela absorção de água e minerais. O córtex é constituído de células parenquimatosas, com grandes espaços intercelulares, participando do armazenamento de reservas nutritivas e transporte lateral de água e de sais minerais. A camada mais interna é a endoderme, onde

encontramos as Estrias ou Bandas de Caspary (suberina na forma de fita nas paredes radiais e transversais). O cilindro central é basicamente constituído pelo periciclo, xilema e floema (Figura 3).

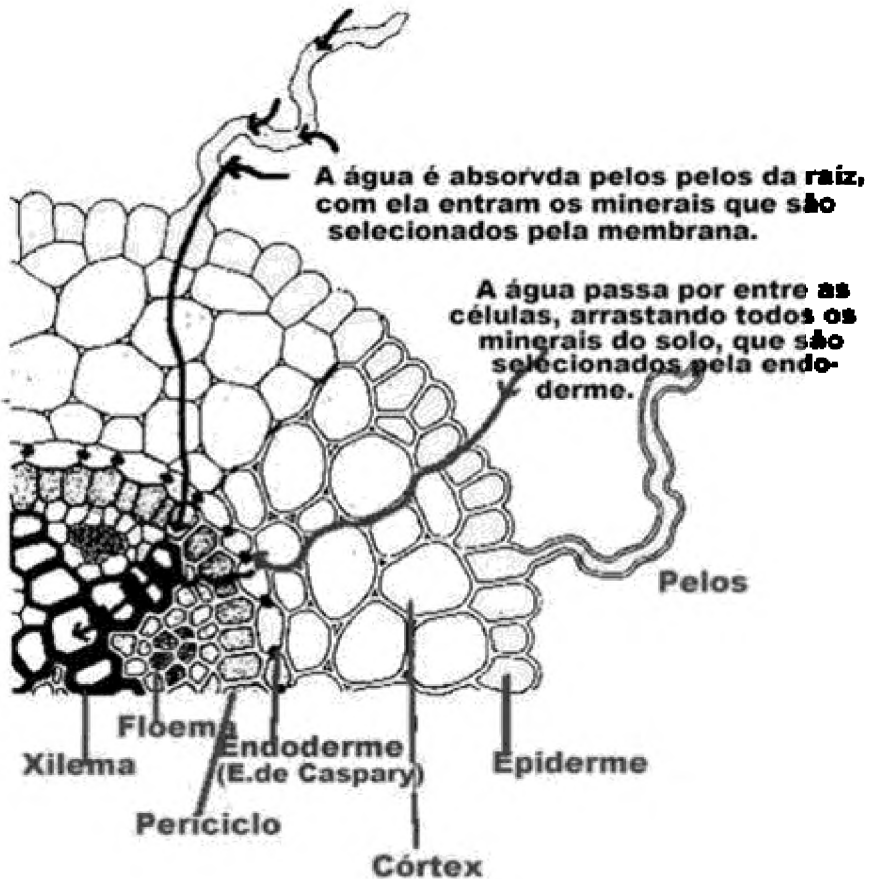


Figura 3: Seção Transversal da raiz, mostrando a epiderme, córtex e o cilindro vascular. Imagem retirada do site: www.google.com.br/imagens

A eficiência das raízes como órgão de absorção depende da anatomia e do desenvolvimento de todo o sistema radicular. As raízes novas são as mais eficientes no processo de absorção. Entretanto as raízes mais velhas, mesmo que suberizadas, não perdem totalmente sua capacidade de absorção. As micorrizas facilitam a absorção de água e nutrientes, principalmente, em condições de estresse hídrico.

Como principais funções das raízes pode-se enumerar:

- a) Fixação da planta ao solo (substrato);
- b) Armazenamento de carboidratos (amido) e outros compostos orgânicos (substâncias de reserva);
- c) Local de biossíntese de importantes moléculas como alcalóides e hormônios vegetais (citocininas, auxina, ácido abscísico);
- d) Absorção de água e de nutrientes minerais.

4. CAMINHOS E RESISTÊNCIAS AO MOVIMENTO DA ÁGUA NO INTERIOR DA RAÍZ

A água atravessa as raízes radialmente via os caminhos: apoplasto (via apolástica), simplástico (via simplástica) e transmembrana (via transcelular), até alcançar a endoderme (Estrias de Caspary). Deste ponto em diante a via é, predominantemente, simplástica atingindo então o cilindro central.

A via simplástica refere-se à passagem de água através da união de protoplasmas de células vivas adjacentes por meio de plasmodesmatas ou plasmodesmos. Na via transmembrana a água entra em uma célula de um lado, sai da célula pelo outro lado e entra na próxima. Nesta via a água cruza no mínimo duas membranas para cada célula presente no caminho (membrana plasmática na entrada e na saída) e no máximo quatro, podendo o tonoplasto estar envolvido. As aguaporinas (Figura 4) realizam nesta via uma

importante participação. Estas proteínas integrais de baixo peso molecular funcionam como canais facilitando a passagem da água por meio de biomembranas, conferindo assim alta condutividade hidráulica. As aquaporinas também participam na desobstrução do xilema cavitado devido á presença de ar (embolia), quando os vasos se encontram sob alta tensão (pressão negativa).

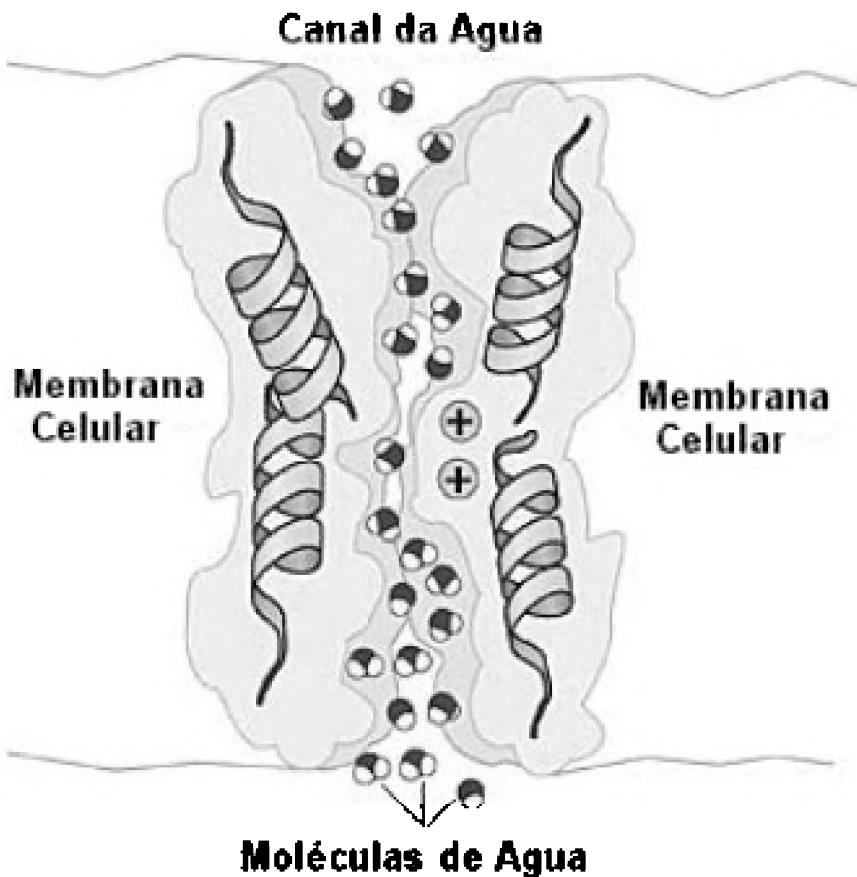


Figura 4: Imagem de uma aquaporina evidenciando a passagem da água por meio de biomembranas. Imagem retirada do site: www.mef.hr/novosti

A via apoplástica ocorre exclusivamente através da parede celular e espaços intercelulares (ELA – espaço livre aparente), sem ultrapassar qualquer membrana. Todavia, na endoderme a via apoplástica é interrompida pelas Estrias de Caspary, forçando a passagem via simplasto. O transporte de água nas raízes sempre ocorre através de alguma combinação destas três vias (Figura 5).

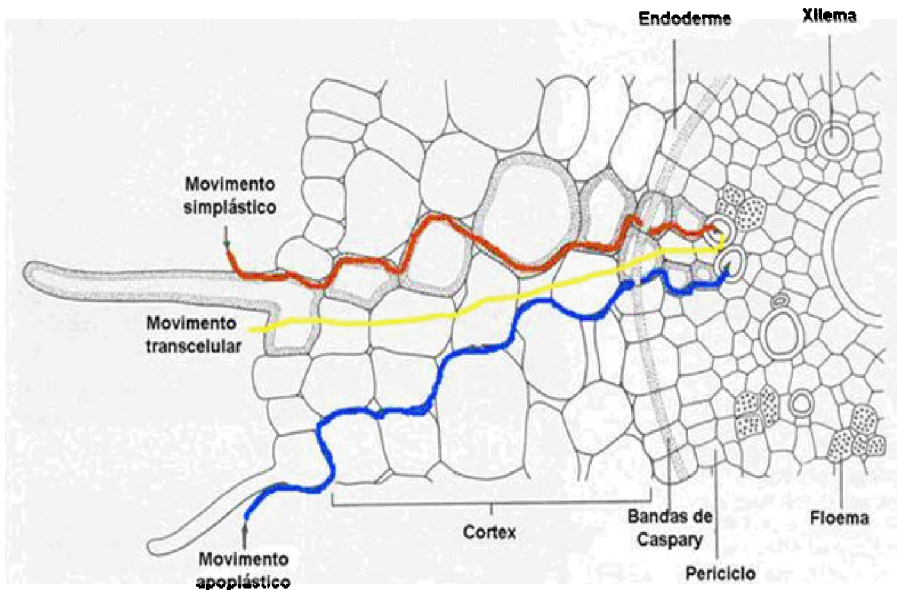


Figura 5: Esquema do corte transversal da raiz, mostrando as três vias para o movimento radial radicular da água: através das paredes celulares (Rota Apoplástica), através dos protoplastos (Rota Simplástica) e através da membrana (Rota Transcelular). Fonte: Salisbury e Ross (1992).

5. ABSORÇÃO PASSIVA DE ÁGUA PELAS PLANTAS

As plantas podem transferir para a atmosfera, na forma de vapor, até 90% da água que absorvem do solo, via processo transpiratório. Para a ascensão da água pela estrutura da planta é necessário o desenvolvimento de um

Gradiente de Potencial Hídrico ($\Delta\Psi_{\text{água}}$) favorável, isto é, uma força motriz. A transpiração se constitui na principal causa do surgimento da força motriz que movimenta a água contra o potencial gravitacional e as resistências de atrito presentes nas vias de transporte.

A água é retirada do xilema para as células das folhas ao longo das paredes celulares. Na superfície das paredes celulares onde estão presentes os microcapilares das folhas é desenvolvida uma pressão negativa (tensão), que é responsável pelo movimento ascendente da água através do xilema. A parede celular age como um pavio capilar muito fino e encharcado de água. A água adere as microfibrilas de celulose e outros componentes hidrofílicos da parede celular.

As células do mesófilo dentro da folha estão em contato direto com a atmosfera através de um sistema extensivo de espaços intercelulares de ar. Inicialmente a água evapora de um filme fino revestindo este espaço, quando a água é dissipada (evapora) para o ar por difusão. A superfície da água restante é puxada para os interstícios da parede celular, que são fendas microscópicas entre as células e entre as fibrilas da parede. O gradiente de concentração de vapor de água (ΔCV_{H_2O}) controla a difusão do vapor de água para a atmosfera. A superfície AR-ÁGUA torna-se curvada, formando um menisco microscópico e a tensão superficial induz uma tensão ou pressão negativa na água. Quanto mais água é removida das paredes, a superfície da água desenvolve um menisco mais agudo e a pressão da água, torna-se mais negativa. Assim, a força motora ($P = -2T/r$) para a ascensão da água via xilema é gerada na interface AR-ÁGUA dentro da folha.

Em decorrência da evaporação da água ao nível das paredes celulares no mesófilo e da redução localizada do potencial água, há um deslocamento de água a partir do interior das células, seguindo o gradiente criado, induzindo conseqüentemente uma redução do potencial água de toda a

célula. Esta redução do estado energético da água, que se transfere de célula para célula, favorece o deslocamento da água dos vasos do xilema, seguindo um gradiente decrescente de potencial hídrico.

A saída de água do xilema induz o surgimento de uma pressão negativa (tensão) que se transmite até as células da raiz em contato com o solo. Sempre que o potencial água no interior das células da raiz for mais negativo (baixo) do que o do solo, se verifica a absorção de água, considerando-se a disponibilidade de água e a contutibilidade hidráulica do solo.

Desta forma a transpiração é a principal responsável pelo surgimento da força motriz ($\Delta\psi_{\text{água}}$). Sendo esta a forma mais importante de absorção passiva de água pelas plantas, tanto em termos quantitativos (volume de água) como em termos de velocidade de transporte (fluxo de massa).

6. TRANSPORTE DE ÁGUA NO XILEMA – ASCENSÃO DA COLUNA DE ÁGUA (SEIVA BRUTA)

O gradiente de pressão requerido para mover a água através do xilema, que se constitui em um tecido morto, é muito inferior do que o exigido para o transporte de água através de células vivas. Os números vasos estreitos (diâmetro da ordem de 0,5 mm) conferem maior segurança durante o transporte hídrico dentro da planta.

A falta de membranas celulares nos elementos traqueários e as perfurações nas paredes dos elementos de vasos permitem que a água se mova livremente através destes capilares, em resposta a um gradiente de pressão negativa ou tensão, com baixíssima resistência.

As células condutoras do xilema são adaptadas para o transporte de água sob tensão. As paredes das células xilemáticas possuem espessamento e reforço que evitam o colapso, que a tensão poderia causar. A pressão hidrostática

negativa (tensão) é a grande responsável pela ascensão da coluna de água a grandes alturas. Um gradiente de pressão de cerca de 3,0 MPa é necessário para elevar a água ao topo de um árvore com 100 metros de altura.

A água no xilema contém gases dissolvidos e, quando a tensão da água aumenta existe uma tendência para que os gases dissolvidos escapem para a fase de vapor, formando bolhas de ar (embolia). Uma vez formada essa bolha, a mesma se expande dentro da coluna de água sob tensão. Este fenômeno de formação de bolhas de ar é conhecido com "cavitação". A cavitação do xilema rompe a coluna de água e cessa o transporte de água.

À noite quando a transpiração é baixa, a tensão no xilema diminui e o vapor de água e os gases podem simplesmente voltar para a solução do xilema e espaços livres. As pressões positivas geradas pela pressão radicular, em algumas plantas, podem comprimir as bolhas de gás e causarem a dissolução delas. Novos xilemas também substituem os velhos, antes que estes percam totalmente sua função.

6.1 TEORIA DA COESÃO - ADESÃO – TRANSPIRAÇÃO (Teoria de Dixon)

A Teoria de Dixon prevê que a água na planta forma uma fase contínua, desde os capilares das paredes celulares do mesófilo, onde ocorrem os sítios de evaporação até as superfícies absorventes de água nas raízes. Nos microcapilares a energia livre da água é reduzida ($\Psi_{\text{água}}$), em função da evaporação e conseqüente curvatura do menisco $\{(P = -2T/r); < \alpha \rightarrow > \cos \alpha \rightarrow > \text{Tensão}\}$, na interface líquido-ar. A tensão superficial do menisco possibilita a resistência à entrada do ar e permite a evaporação, o que movimentava as moléculas de água para a superfície evaporante. Desta forma toda a coluna de água fica sob tensão que é transmitida em toda a catena de líquido. Devido à alta força de coesão entre as moléculas de água, a continuidade da coluna e a transpiração são

mantidas. Sendo assim, a força motora é o gradiente de pressão hidrostática negativa (tensão), originado da diferença de pressão de vapor de água entre a folha e atmosfera ($\Delta PVH_2O_{folha,ar}$).

Em resumo temos:

Transpiração nas células do mesófilo (evaporação da água → difusão) → redução do potencial água ($\psi_{\text{água}}$) → redução no potencial osmótico ($\psi\pi$) → células vizinhas fornecem água /osmose → passagem de água do xilema caulinar / as folhas (tensão no xilema caulinar) → passagem de água do xilema radicular / caule (tensão no xilema radicular) → passagem de água do solo /raiz → pressão negativa causa sucção da água e movimentação por fluxo de massa → elevação da coluna de água .

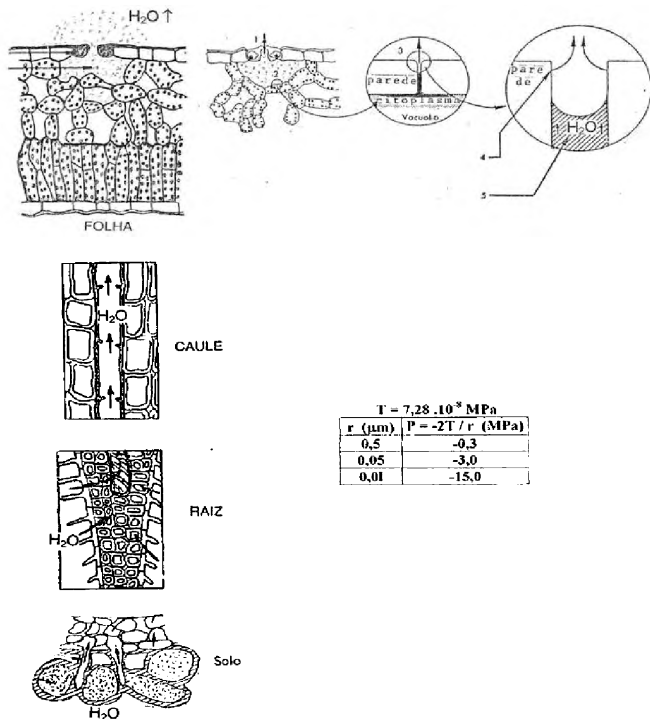


Figura 6: Ascensão da coluna de água segundo a Teoria da Coesão-Adesão-Transpiração (Teoria de Dixon).

6.2. TEORIA DA PRESSÃO DE COMPENSAÇÃO

A força motriz e a transmissão são praticamente as mesmas da Teoria de Dixon, mas a pressão de operação no xilema seria aumentada até um valor auto-sustentável e estável por pressões compensadoras originárias dos tecidos vivos em torno dos vasos traqueários, que injetariam água para esses vasos. O que os protegeria contra a embolia e a cavitação. A pressão positiva radicular é um exemplo deste mecanismo. Tal mecanismo também pode ocorrer no lenho e nas folhas de árvores.

7. PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM A ABSORÇÃO DE ÁGUA PELAS PLANTAS

a) Disponibilidade hídrica no solo: o potencial água e a condutividade hidráulica do solo são fundamentais. Ambos estão relacionados com a umidade do solo. O gradiente de potencial água entre o solo e a superfície radicular, bem como da condutividade hidráulica, são de fundamental importância para a taxa de movimentação de água para as raízes. A água prontamente disponível é a lâmina de água no solo que não induz uma deficiência hídrica permanente na planta, envolve tipo do solo, de planta e condições de demanda atmosférica.

b) Temperatura do solo: a redução da temperatura do solo reduz a taxa de absorção de água pelas raízes, em função da redução da condutância radicular, aumento da viscosidade da água, diminuição da permeabilidade das membranas celulares, redução do crescimento radicular, redução da atividade metabólica (respiração), redução no acúmulo de nutrientes (absorção ativa), aumento da resistência a absorção passiva e menor energia livre e cinética das moléculas de água.

c) Aeração do solo: uma aeração deficiente no solo reduz a absorção de água e de nutrientes pelas raízes. Ocorrendo uma redução na atividade metabólica (respiração aeróbica), redução na absorção iônica e conseqüente queda

na absorção osmótica radicular, diminuição da permeabilidade celular em função dos elevados níveis de gás carbônico, aumento da viscosidade do protoplasma e redução no crescimento. Algumas adaptações podem ser encontradas para superar tal situação: raízes adventícias, hipertrofia do caule junto à linha d'água, variações nos níveis hormonais (ácido abscísico e etileno) e presença de aerênquima e peneumatóforos.

d) Concentração da solução do solo: a presença de sais osmoticamente ativos afeta diretamente o potencial osmótico e água da solução do solo. Solos salinos podem reduzir o crescimento da planta e promover a morte de sementes e plantas em situações mais graves. A permeabilidade das raízes se reduz, podendo ocorrer um ajustamento osmótico ou osmoregulação para plantas adaptadas. Solos com alto potencial mátrico podem favorecer uma elevada retenção das moléculas de água, levando a uma baixa disponibilidade hídrica para as plantas.

e) Fatores da própria planta: a eficiência do sistema radicular depende da extensão e da superfície radicular, bem como da permeabilidade hidráulica das membranas celulares das raízes. A idade das raízes, presença de fendas e a suberização afetam a taxa de absorção. Raízes profundas e bem ramificadas são apropriadas para regiões com baixa disponibilidade de água, bem com a presença de micorrizas. A densidade de raízes refere-se ao aumento de extensão do sistema radicular permitindo uma melhor exploração e absorção da água disponível no solo.

PERDAS DE ÁGUA PELAS PLANTAS SUPERIORES

1. INTRODUÇÃO

Os processos dominantes nas relações hídricas das plantas são: a absorção de água e as grandes perdas de água na forma de vapor para a atmosfera, por meio do processo transpiratório. Do total de água absorvida por uma

planta, em média, somente 5% é utilizado nos processo de crescimento e reações bioquímicas, o restante em torno de 90 a 95% é perdido através da transpiração. Para produção de um quilograma de matéria seca, são requeridos centenas de quilos de água, que são transpirados. Por outro lado, a transpiração excessiva reduz significativamente a produtividade, podendo até levar o vegetal à morte por dessecação, em condições de grande restrição hídrica.

As plantas terrestres primitivas respondendo a uma pressão de sobrevivência evoluíram um sistema de condução de água eficiente, constituído de elementos mortos (apoplasto) que apresentam, relativamente, baixa resistência de fricção à movimentação da água durante o seu transporte. Estes elementos traquéais são inertes, rígidos e relativamente desobstruídos, o que permite o transporte de água por meio de um fluxo em massa. As plantas estão sujeitas às variações dos fatores ecofisiológicos. Muitos deles afetam diretamente o processo de perda de água pelas plantas.

A transpiração de água é um processo "simples", sob o ponto de vista de evaporação (processo físico). Entretanto, sob o aspecto de um processo vegetal, ela é extremamente complexa, por que pode ser modificada e alterada por fatores da própria planta, além dos fatores físicos que controlam a evaporação.

A transpiração é um processo de perda de água na forma de vapor que ocorre, principalmente, nas folhas e é governada pela diferença de pressão ou concentração de vapor de água, entre os espaços internos da folha e o ar externo ambiente. Durante este processo a absorção de água também é favorecida.

As perdas de água na forma de vapor pelas folhas dependem de dois fatores:

- 1) Gradiente de pressão ou concentração de vapor de água dos espaços aéreos da folha para o ar externo.

2) Resistências à difusão do vapor de água em direção ao ar externo (resistência dos espaços intercelulares, poro estomático e camada limite de ar).

O processo pode ser resumido em duas etapas: a) evaporação da água, a partir dos sítios no interior da folha (microcapilares das paredes celulares das células do mesófilo) com concentração do vapor de água na câmara subestomática; b) difusão do vapor de água, através dos espaços intercelulares em frentes planares de concentrações gradualmente menores, até atingir a extremidade interior do poro estomático, em seguida a camada limite de ar e chegar finalmente na atmosfera.

2. PROCESSO TRANSPIRATÓRIO, EM FUNÇÃO DO ÓRGÃO TRANSPIRANTE

2.1. Transpiração lenticelar: lenticelas são pequenas fendas que existem na periderma dos ramos e caules. A perda de água por esta via é muito pequena quando comparada com as outras vias. Em plantas decíduas ela pode se tornar significativa, principalmente, nas estações secas.

2.2. Transpiração cuticular: as células da epiderme das folhas são revestidas externamente por uma substância cerosa chamada de cutina (polímeros heterogêneos de cadeia longa com 16 ou 18 carbonos). A cutícula é hidrofóbica e extremamente resistente à difusão de vapor de água e de água líquida. Ela restringe a transpiração, protegendo a epiderme da folha e mesófilo contra uma dessecação letal, em função da evaporação de água direta para a atmosfera. Nas plantas de clima temperado a transpiração cuticular raramente ultrapassa 10% do total. Em plantas de região desértica essa demanda evaporativa é praticamente nula, como em algumas coníferas (0,5%) ou cactáceas (0,05%).

2.3. Transpiração estomática: a epiderme das folhas não é contínua, pois apresenta, ocasionalmente, interrupções causadas por pequenos poros chamados de estômatos. Cada

estômato é constituído por duas células guardas e um orifício central designado de poro estomático, ostíolo ou abertura estomática. Por essa via é que se verifica a maior perda de vapor de água, em torno de 80 a 90% do total. Os estômatos constituem a via de escape de menor resistência à difusão gasosa, quando abertos. O mecanismo de abertura e de fechamento dos estômatos depende principalmente do grau de hidratação das células guardas, dentre outros fatores (luz, CO_2 , temperatura, umidade relativa).

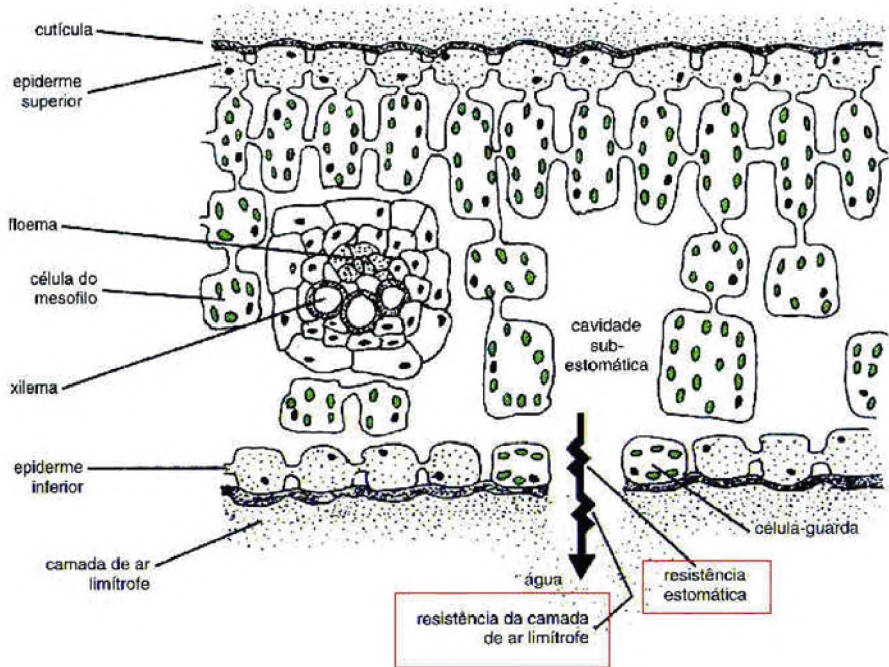


Figura 7: Corte transversal de uma folha enfocando as duas etapas do processo transpiratório: **A**) evaporação da água nos sítios no interior do mesofilo e **B**) difusão do vapor de água via abertura estomática para a atmosfera. Fonte: adaptado de Karbaay (2004).

3. NATUREZA DA FORÇA MOTRIZ DO PROCESSO TRANSPIRATÓRIO

A continuidade do fluxo de água no Sistema-Solo-Planta-Atmosfera (SSPA), é determinada pelo gradiente de potencial hídrico ($\Delta\Psi_{\text{água}}$) entre a folha e o solo. Este gradiente atua contra as resistências presentes nas sucessivas partes do sistema, consequentemente a redução do potencial hídrico da folha estabelece condições favoráveis para a absorção pelas raízes e o transporte de água através da planta.

No caso da transpiração podemos assumir que a força motriz é a diferença ou gradiente de potencial água entre a câmara subestomática e a atmosfera externa. Como a água, neste caso, se encontra na forma de vapor, podemos considerar como sistemas de vapor. A concentração de moléculas de água na forma de vapor (fase de vapor) pode ser expressa como massa de vapor por unidade de volume, chamada de densidade de vapor (pressão de vapor de água). No equilíbrio, se alcança a pressão de vapor saturante. Assim o gradiente de pressão de vapor de água entre a folha e o ar ($\Delta P.VH_2O_{\text{folha/ar}}$), se traduz na força motriz, tendo como resistências a própria folha e a camada de ar limite ($R_{\text{folha/ar}}$). Sendo assim podemos representar, simplificada, a transpiração desta forma: $T = \Delta P.VH_2O_{\text{folha/ar}} / R_{\text{folha/ar}}$; $T = P.V.H_2O_{\text{folha}} - P.V.H_2O_{\text{ar}} / R_{\text{folha}} + R_{\text{ar}}$.

4. CIRCUITO DO FLUXO DE ÁGUA LÍQUIDA E DE VAPOR DE ÁGUA NO SISTEMA-SOLO-PLANTA-ATMOSFERA (SSPA)

A maior resistência no fluxo líquido de água parece estar no caminho radial na raiz, em algum lugar entre a superfície da raiz e o xilema, muito provavelmente na endoderme, especificamente, nas Estrias ou Bandas de Caspary. Entretanto em condições de deficiência hídrica a interface solo-superfície da raiz origina um ponto de alta resistência ao fluxo. O xilema apresenta baixa resistência ao fluxo de água laminar. Os

elementos traqueais apresentam alta condutibilidade hidráulica e permitem o fluxo em massa de água.

A transpiração é também regulada pela condutância estomática da folha e pela resistência da camada limite ("boundary layer resistance"). Existe resistência também, através dos poros e da camada limite de ar, não agitado e próximo à superfície da folha, através da qual o vapor de água deve difundir-se para alcançar o ar turbulento da atmosfera. O ostíolo oferece baixa resistência para o movimento de difusão dos gases através da epiderme e da cutícula. As células guardas têm um crucial papel na regulação da condutância estomática da folha.

5. PERDA DE ÁGUA PELAS PLANTAS NA FORMA LÍQUIDA – GUTAÇÃO

Sob determinadas condições edafoclimáticas, algumas plantas podem perder água não na forma de vapor, mas na forma líquida. As principais condições para a ocorrência de tal processo são:

- Solo úmido com boa disponibilidade de água livre;
- Transpiração nula ou muito baixa;
- Alta concentração de solutos osmoticamente ativos no xilema radicular (cilindro central);
- Solo com boa aeração;
- Processo respiratório ativo (ATP).

Essas condições favorecem a ocorrência da absorção osmótica de água pela raiz, criando uma pressão radicular positiva (0,1 a 0,5 MPa), que em plantas herbáceas é responsável pela força impulsadora da coluna de água via xilema e provavelmente, pela saída de água líquida através dos hidatódios localizados na periferia e regiões apicais das folhas.

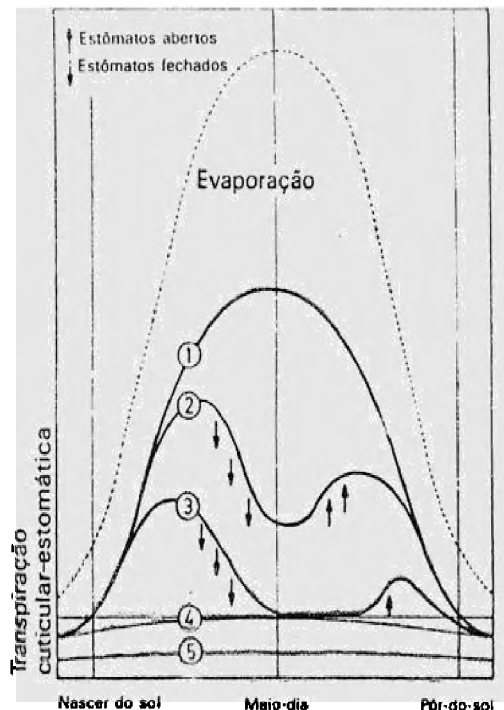
6. VARIAÇÃO DIÁRIA DA TRANSPIRAÇÃO

Os comportamentos transpiratórios mais comuns encontrado em muitas espécies são:

1. Redução considerável da transpiração à noite: devido a uma redução no gradiente de pressão de vapor de água entre a folha e o ar atmosférico (ausência da radiação solar) e ao fechamento estomático (mecanismo fotoativo);

2. Transpiração diurna com um pico máximo às 10:00 – 11:00h em função da máxima abertura estomática, aumento significativo do gradiente de pressão de vapor entre a folha e o ar atmosférico. Podendo ocorrer situações de estresse temporário, devido ao atraso na absorção de água e elevada taxa de transpiração, levando a uma perda de turgescência e diminuição da abertura estomática.

Figura 8: Diagrama das mudanças diárias na taxa de transpiração em referência a deficiência hídrica e suprimento de água. 1) Transpiração sem restrição; 2) estômatos parcialmente fechados ao meio-dia; 3) Estômatos completamente fechados ao meio-dia; 4) transpiração estomática cessada e transpiração cuticular mantida; 5) Transpiração cuticular reduzida.



7. SIGNIFICADO FISIOLÓGICO DO PROCESSO TRANSPIRATÓRIO

A transpiração é responsável e/ou participa de diversos eventos na fisiologia das plantas superiores:

- Grandes quantidades de água são perdidas devido ao processo transpiratório;

- A transpiração pode levar as plantas a uma situação de deficiência hídrica, sendo letal em situações mais graves;

- A perda da turgescência pelas células estomáticas e, conseqüente fechamento estomático, causa diminuição das trocas gasosas (CO_2 e H_2O), afetando diretamente a produtividade das plantas;

- Participa da elevação dos nutrientes e compostos sintetizados na raiz, via corrente transpiratória por fluxo de massa;

- O resfriamento da planta (dissipação de calor), em função das grandes perdas de vapor de água pelas folhas, via transpiração.

Seria a transpiração um **MAL NECESSÁRIO**, para que as plantas possam realizar as trocas gasosas (CO_2 e H_2O) e absorverem o gás carbônico necessário ao processo fotossintético e conseqüente crescimento. Todavia, a mesma via de entrada do CO_2 serve de válvula de escape de vapor de água. Geralmente, plantas em ambientes em que a taxa transpiratória não é tão elevada, crescem melhor e sofrem menos situações de estresse.

A transpiração pode também ser apontada como um **PROCESSO BENÉFICO**, onde as plantas conseguem reais benefícios tais como: o transporte de nutrientes absorvidos pelas raízes via corrente transpiratória. Todavia, a concentração e disponibilidade dos nutrientes no solo devem ser observadas. A manutenção da turgescência ideal, evitando-se situações de ultra turgidez e deformação de

tecidos e órgãos, pode ser vista como um benefício deste processo. E por fim, o efeito refrigerante da transpiração, que consegue dissipar grande quantidade de calor quando o vapor de água é difundido para a atmosfera. Conquanto, em situações de alta radiação solar e demanda evaporativa, não se mostra tão eficiente, devido ao fechamento estomático e/ou atraso no processo de reposição de água.

8. PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM A TRANSPIRAÇÃO

1. Disponibilidade de água: a disponibilidade hídrica do solo depende do potencial água e da condutividade hidráulica. Quando o suprimento de água de uma planta é reduzido por seca ou baixa temperatura, a absorção será menos intensa que a transpiração, o que levará a planta a uma situação de deficiência hídrica. Essa situação reduz a taxa de transpiração. Em casos mais graves observa-se o fechamento dos estômatos, o que conduz a uma redução drástica das trocas gasosas entre a planta e a atmosfera. Logo, é necessário que o solo ou substrato apresente uma quantidade de água prontamente disponível, para que a demanda evaporativa da planta seja repostada na mesma velocidade de absorção de água.

2. Temperatura: com o aumento da temperatura do ar e da folha, a tendência é de aumento na diferença de concentração de vapor de água entre a folha e o ar atmosférico, o que leva a um aumento na taxa de transpiração, até um ponto em que a regulação estomática começa a atuar. A temperatura age sobre a pressão de vapor de água. O ar ao ser aquecido se expande rapidamente na atmosfera, alterando a umidade relativa. Contudo, no interior da folha a umidade é sempre próxima da saturação (100%). Sempre em situações em que a temperatura da folha for superior a temperatura do ar, ocorrerá perda de vapor de água, mesmo em condições de saturação de umidade relativa do ar externo (100%).

3. Vento: O movimento do ar sobre a superfície da folha tende a remover o vapor de água, reduzindo a resistência da camada limite. Dessa maneira o gradiente de pressão de vapor de água tende a aumentar, levando as maiores taxas de transpiração. Todavia, ventos fortes reduzem a transpiração, pois induzem o fechamento estomático, em função de causarem distúrbios mecânicos ou aumento na deficiência hídrica, com possível aumento na concentração de ácido abscísico.

4. Umidade do ar: a umidade relativa (UR) é a taxa atual do conteúdo de água no ar, em dado volume. É expressa como uma porcentagem da quantidade de água que o ar pode reter a uma mesma temperatura. Com o ar seco a transpiração ocorre mais rapidamente, devido ao estabelecimento de um maior gradiente de $P.V.H_2O$. A UR sofre muita influência da temperatura. A uma mesma UR a diferença de potencial água pode aumentar com o aumento da temperatura.

5. Luz – balanço de energia radiante: a radiação solar é a fonte primária de energia para a transpiração. Grande parte da energia absorvida pelas plantas é dissipada na forma de calor sensível (aquecimento) e latente (evaporação), sendo que pequena quantidade é utilizada nas reações fotobiológicas (1 a 2%). As temperaturas da folha, do ar e gradiente de $P.V.H_2O_{(folha,ar)}$ são dependentes da radiação solar. A luz também atua sobre o mecanismo fotoativo dos estômatos da maioria das plantas.

6. Tamanho e forma das folhas: estes aspectos agem sobre a camada limite. Com o aumento das dimensões de uma folha plana, ocorre aumento da resistência da camada limite, para determinada velocidade do vento. Folhas menores tendem a transpirar mais por unidade de área, embora possam chegar mais rapidamente a um grau de deficiência hídrica. As formas das folhas também exercem efeitos sobre a camada limite.

7. Orientação e exposição das folhas: o ângulo de incidência dos raios solares sobre as folhas atua sobre o aquecimento e taxa de transpiração. Raios perpendiculares às folhas favorecem uma maior transpiração. Incidência de raios paralelos às folhas (paraheliotropismo) leva a uma queda na transpiração.

8. Características da superfície foliar: a presença de cutícula é uma das principais características e resistência contra a perda de água. Plantas de sombra apresentam cutícula fina, podendo a transpiração chegar a 30% do total. Nas suculentas a transpiração cuticular é praticamente desprezível. A presença de pêlos e escamas pode aumentar a reflexão da radiação solar, reduzindo o fluxo de calor latente e conseqüentemente a taxa de transpiração.

9. Estrutura anatômica: geralmente folhas de sol contêm camada a mais de células paliçádicas e compactadas. Sistema vascular mais desenvolvido, cutícula mais espessa, folhas menores e mais grossas, esses atributos conferem uma melhor retenção e circulação de água dentro da planta. Podem também, apresentar menor quantidade de clorofila por cloroplasto, originando uma coloração verde claro.

10. Área foliar (AF): a transpiração está associada ao balanço energético da própria folha, sendo que este balanço depende da interceptação de radiação solar pelas folhas. Estudos mostram que a remoção de parte da área foliar não induz redução proporcional na densidade do fluxo de transpiração. Com a diminuição da área foliar, verifica-se um aumento nessa densidade, sugerindo que isso ocorre devido a melhor e maior exposição de área de folhas remanescentes à radiação solar e à variação no regime de vento com o raleio da folhagem.

11. Relação – área de raízes (AR) / área foliar (AF): considera-se mais importante a relação entre as dimensões da superfície de folhas e do sistema radicular, do que a própria

área foliar, em relação à transpiração. Se a relação (AR/AF) for baixa, pode haver desenvolvimento de um estado de deficiência hídrica mais acentuada. Em condições de baixa disponibilidade de água no solo, pode se desenvolver uma relação (AR/AF) alta, o que seria interessante para a absorção de água pela planta.

9. TRANSPIRAÇÃO E PRODUTIVIDADE

A transpiração e a fotossíntese sofrem influências diretas das variações que ocorrem com a intensidade da radiação solar e com a disponibilidade de água no solo. A baixa intensidade de radiação, a fotossíntese pode se encontrar abaixo do ponto de compensação luminoso e a transpiração possuir algum valor significativo, em função de outros fatores ecofisiológico (umidade relativa, temperatura). Com o aumento da intensidade da radiação a transpiração e a fotossíntese aumentam de formas e intensidades parecidas.

FISIOLOGIA DOS ESTÔMATOS

1. INTRODUÇÃO

Os estômatos são estruturas extremamente importantes para a fisiologia das plantas, estando diretamente ligados ao controle e regulação de dois processos vitais: fotossíntese e transpiração.

O movimento de abertura e de fechamento estomático depende das particularidades fisiológicas das células guardas e dos fatores ambientais. O controle estomático serve para maximizar a fotossíntese, enquanto minimizam a transpiração. Este controle estar sob efeito biológico e, é a maneira fundamental da planta controlar as trocas gasosas através das superfícies foliares. Este controle é exercido por um par de células epidérmicas especializadas, as células guardas.

Os estômatos são estruturas epidérmicas distintas, consistindo de um poro estomático ou ostíolo, limitado por

duas células designadas de guardas ou estomáticas. Essas células possuem cloroplastos funcionais, ao contrário das outras células epidérmicas. As células que circundam as guardas são designadas de subsidiárias ou anexas.

Abaixo do poro estomático se estabelece uma câmara no mesófilo, chamada de câmara subestomática, a qual esta em conexão com os espaços intercelulares do mesófilo. Nessa câmara o vapor de água interna é concentrado para posteriormente, por difusão ser eliminado para a atmosfera, via abertura estomática.

Os estômatos estão em todo o reino vegetal, sendo as algas o único grande grupo que não os possui. Ocorrem na epiderme de todos os órgãos aéreos, como: caules herbáceos, pecíolos, em alguns frutos (feijão, ervilha, banana e pepino), mas são abundantes nas folhas. Normalmente, as raízes não apresentam estômatos.

O número de estômatos por unidade de área varia em função da influência dos fatores ambientais. Variando também as dimensões. As folhas de sol possuem mais células por unidade de área e conseqüentemente, mais estômatos por unidade de área em relação às folhas de sombra. As folhas mais altas apresentam estômatos menores e mais freqüentes, que as folhas mais baixas de uma mesma árvore.

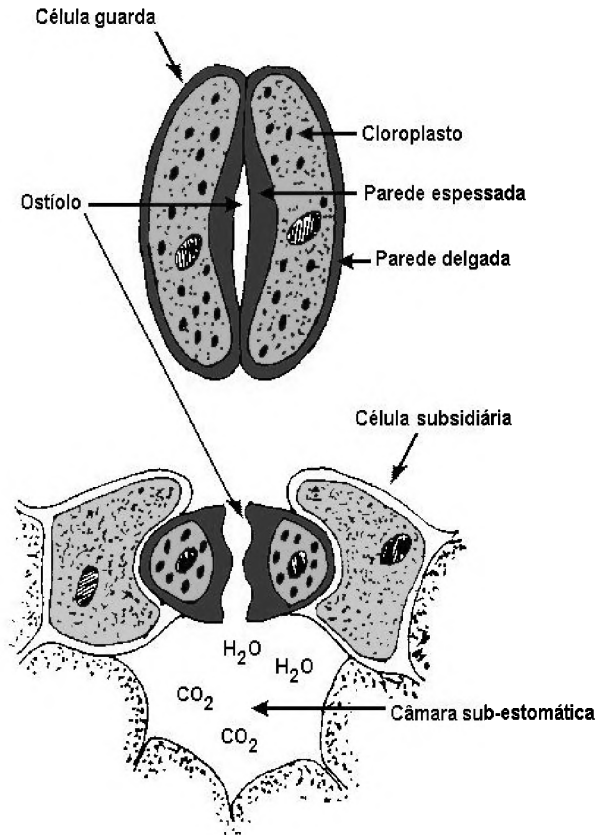
O estômato possui tamanho médio de 4 a 12 microns de largura e 10 a 40 de comprimento e cerca de 100 microns quadrado de área quando completamente abertos. O número varia em torno de 10.000 cm² de folha, cai para 1000 em algumas cactáceas e pode atingir 100.000 em algumas decíduas. Podem estar distribuídos nas duas faces da folha (anfiestomática), ou na face inferior ou abaxial da folha (hipoestomática) e em certas aquáticas, apenas na superfície superior ou adaxial da folha (epiestomática). Os estômatos são formados a partir da protoderme, ainda nos primeiros estádios de desenvolvimento do órgão.

Nas dicotiledôneas possuem um formato reniforme, com as extremidades arredondadas, com uma espessa cutícula que reveste a parede que delimita o poro estomático e a câmara subestomática. Esse espessamento diferenciado influencia no mecanismo de abertura e fechamento. Nas monocotiledôneas as células guardas apresentam um tipo especial de constituição. Na região mediana são estreitas, com paredes bastante espessas, mas com extremidades alargadas e de paredes delgadas, em forma de halteres. Neste caso o mecanismo de abertura e fechamento, está na dependência da variação das dimensões das extremidades globulares.

A orientação radial das microfibrilas de celulose nas paredes das células guardas é requerida para a abertura estomática. O espessamento das paredes celulares internas, associado com o alinhamento das microfibrilas de celulose que reforçam as paredes, são determinantes na forma das células. Nas células reniformes as microfibrilas de celulose se abrem em leque radialmente a partir do poro, forçando a curvatura das células guardas para fora durante a abertura. Nas gramíneas elas funcionam como suporte com extremidades infláveis. Quando as extremidades globosas aumentam em volume e incham, os suportes são separados um do outro e a fenda ou ostíolo entre elas alarga-se.

A abertura estomática é causada por um aumento na pressão de turgescência ou turgor das células guardas. Essas células funcionam como válvulas hidráulicas multisensoriais. Quando a pressão osmótica aumenta nas células guardas, o potencial água se torna mais negativo e a água move-se por diferença de potencial hídrico das células subsidiárias para as estomáticas, o que aumenta a pressão de turgescência, levando a abertura do aparato estomático.

Figura 9: Vista frontal de um estômato mostrando: células-guarda, ostíolo, câmara subestomática. Imagem retirada do site: www.ciagri.usp.br/~lazaropp/fisioveggrad



Principais características das células estomáticas:

- Únicas células da epiderme com cloroplastos funcionais, menores e em maior número que as das células do mesófilo;
- São ricas em amido, mais que as células da epiderme;
- Possuem maior número de mitocôndrias que as células do mesófilo;

- Possuem enzimas importantes como: ATP_{ase}, fosforilas e peroxidase;

- São resistentes à desidratação e regulam melhor a perda de água;

- Deixam de funcionar quando as células anexas se tornam inoperantes;

- A área total dos estômatos abertos em relação à área foliar fica em torno de 0,5 a 2,0 % da área total.

2. COEFICIENTE DE TRANSPIRAÇÃO

É uma medida da efetividade dos estômatos em maximizarem a fotossíntese, enquanto minimizam a perda de vapor de água via transpiração. Pode ser determinado pela relação entre o número de moléculas de água transpirada e o número de moléculas de gás carbônico fixado pela fotossíntese (Coef. transp. = moles de H₂O transpirada / mol de CO₂ fixado). Para as plantas C₃ e C₄ temos valores da ordem de 500 moles de H₂O/CO₂ e 300 moles de H₂O/CO₂, respectivamente.

A elevada razão do efluxo (saída) de vapor de H₂O em relação ao influxo (entrada) de CO₂ é função de dois fatores:

a) Gradiente de concentração de vapor de H₂O impulsionando a perda de água é cerca de 50 vezes maior que o gradiente de concentração de CO₂, que impulsiona o influxo de gás carbônico. Isto se deve, principalmente, a baixa concentração de CO₂ atmosférico (370 ppm) e a alta concentração de vapor de água dentro dos espaços aéreos foliares (100%). Aspectos de interferem diretamente na taxa de difusão desses gases.

b) A difusão do CO₂ é mais lenta que a taxa de difusão das moléculas de água (CO₂ é maior que a molécula de H₂O e possui um coeficiente de difusão menor), além disso, a rota do CO₂ é mais longa e com mais resistências, por que ele precisa cruzar a membrana plasmática, o citoplasma e o

envelope do cloroplasto, antes de ser assimilado na matriz do cloroplasto, o estroma. Estas membranas vivas aumentam substancialmente a resistência da rota de difusão do CO_2 em relação ao vapor H_2O .

3. FATORES QUE AFETAM O MECANISMO DE ABERTURA E FECHAMENTO ESTOMÁTICO

As células estomáticas possuem grande sensibilidade aos estímulos ambientais e também possuem capacidade de rapidamente alterarem seu grau de turgescência.

Os fatores ambientais que mais afetam o mecanismo estomático são: irradiância solar, temperatura, umidade do ar, concentração do CO_2 e umidade do solo. Há evidências que a partir de certa velocidade, o vento promove o fechamento estomático. Os fatores da planta que mais afetam este comportamento são: estado de hidratação da planta e dos tecidos da folha, balanço hormonal e fatores ligados à fenologia da folha.

a) Luz: tipicamente os estômatos de fecham na ausência de luz e se abrem na sua presença (resposta positiva ao mecanismo fotoativo), desde que haja boa disponibilidade de água. A abertura na luz requer um período de 15 a 60 minutos, não precisando de uma elevada iluminação, pois com 1 a 2 % da luz solar ela se realiza perfeitamente, ficando em torno do ponto de compensação luminoso (500 a 3000 lux). Entretanto, o fechamento é mais rápido no escuro. As plantas CAM (Metabolismo Ácido Crassuláceo) são exceções a este comportamento, abrindo seus estômatos à noite e os mantendo fechados durante o dia, visando à economia de água e proteção contra a dessecação. Muito provavelmente a alta concentração de CO_2 interna durante o dia, seja a grande responsável por este comportamento diferenciado. Existe grande relação entre luz e diminuição de CO_2 pela fotossíntese no processo de abertura estomática. A luz azul é muito eficiente sobre esse mecanismo de abertura.

b) Concentração de CO₂: altas concentrações internas de gás carbônico provocam o fechamento e baixas concentrações conduzem a abertura estomática. A abertura se deve a fixação de CO₂ da atmosfera interna da folha em compostos orgânicos (ácido málico). Isto explica a abertura estomática à noite em plantas CAM. A máxima abertura ocorre quando se verifica concentração próxima a ponto de compensação de CO₂. Este comportamento é válido tanto na luz quanto no escuro.

c) Temperatura: altas temperaturas (30 a 35°C) geralmente causam o fechamento estomático, o mesmo ocorrendo com temperaturas muito baixas (5 a 10°C), isto se deve aos efeitos da temperatura sobre a atividade metabólica das células e sobre o conteúdo interno de água. Os movimentos dos estômatos são lentos a baixas temperaturas e ocorrem mais rapidamente à medida que a temperatura aumenta. Temperaturas elevadas (> 25°C) levam a um acúmulo de CO₂ nos espaços intercelulares, em função do aumento na taxa de respiração celular, causando o fechamento estomático. Ela também está ligada a situações de deficiência hídrica ou de efeitos na diferença de concentração de vapor de água entre a folha e o ar. Baixas temperaturas no solo podem induzir uma redução na condutância estomática, provavelmente por induzir deficiência, com menor absorção de água do solo pelas raízes.

d) Deficiência de água: quando a taxa de transpiração supera a de absorção de água pelas raízes, desenvolve-se um estado de deficiência ou déficit hídrico que, geralmente, causa o fechamento estomático. Quando o potencial água decresce os estômatos se fecham, este efeito pode predominar sobre baixas concentrações de CO₂, temperatura e luz forte. O efeito é direto, pois afeta o potencial parede ou de turgescência das células guardas. Após uma situação de deficiência hídrica, em plantas murchas, os estômatos permanecem fechados, ou não se abrem totalmente por vários

dias depois que as folhas tenham recuperado a turgescência. Este comportamento é devido às altas concentrações de ácido abscísico (ABA) que existiam, e que vão diminuindo lentamente após alguns dias.

e) Umidade do ar: pode-se verificar o fechamento quando se aumenta a diferença de concentração de vapor de água entre a folha e o ar. Esta umidade do ar parece atuar em paralelo com aquela relacionada com o potencial água na planta. Neste mecanismo os estômatos atuam como sensores para as variações de concentração de vapor de água ambiente (mecanismo de regulação "Feedforward"), importante em ambientes onde as plantas estão expostas a estresses severos de água, como nas regiões áridas, semi-áridas e desérticas. A umidade relativa do ar no interior de uma folha é aproximadamente igual a 100%, podendo haver transpiração mesmo em um ambiente saturado, desde que a temperatura da folha seja superior à temperatura ambiente.

f) Ventos: o vento age sobre a camada limite sobre a folha e conseqüentemente sobre a transpiração, o balanço hídrico da folha e a própria variação do déficit de saturação do ar. Há relatos que o ato de chacoalhar a planta ou ramos conduz ao fechamento estomático (ritmos endógenos e autônomos).

g) Potássio: altas concentrações de K^+ nas células guardas conduzem a abertura estomática, pois o K^+ aumenta a pressão osmótica, reduz o potencial osmótico e água das células. O que provoca um influxo de água originada das células subsidiárias, isto provoca um aumento na turgescência celular e conseqüentemente a abertura estomática (mecanismo da bomba de potássio).

h) Efeitos do estado hídrico do solo e da planta: Existe uma relação direta entre o estado de hidratação das folhas, demanda atmosférica e absorção de água pelas raízes. Uma redução no estado de hidratação das folhas pode causar o

fechamento dos estômatos a partir de um potencial água crítico. Mecanismo tipo realimentação e o fechamento ocorrem pela redução na pressão de turgescência global da célula.

i) Idade da folha: com o envelhecimento das folhas a resistência estomática tende a diminuir, o que leva a um controle estomático menos eficiente. Na senescência, quando os estômatos ficam menos sensíveis a densidade de fluxo quântico (luz) a resistência tende a aumentar, reduzindo bastante à transpiração nessas folhas.

4. MECANISMOS DE ABERTURA E FECHAMENTO ESTOMÁTICO

Mecanismo da Bomba de Potássio ou Iônica - Principais eventos:

- Produção de ATP: luz, principalmente a azul, ativa cloroplasto (fotofosforilação) e/ou atividade mitocondrial (fosforilação oxidativa);

- A ativação da enzima ATP_{ase} na membrana plasmática das células guardas;

- Gasto de ATP pela ATP_{ase} , causando extrusão de prótons (H^+), advindos da fotólise da água ou da ionização de ácido málico para o apoplasto. Reduzindo o pH externo (ácido) e aumentando o pH interno (básico). Verifica-se a hiperpolarização da membrana plasmática, criação de uma força eletroprotônica ou potencial eletroquímico de H^+ ;

- A hiperpolarização da membrana plasmática provoca abertura de canais de potássio (K^+) que penetram passivamente nas células guardas, ocupando o citosol e, principalmente, o vacúolo. A concentração de K^+ em células fechadas é da ordem de 100mM, quando os estômatos estão abertos essa concentração atinge valores de 400 a 800mM;

- O influxo de K^+ causa aumento na pressão osmótica, reduzem o potencial osmótico e o potencial água;

- O gradiente de pH originado entre o interior da célula e o apoplasto causa o influxo de cloro (Cl^-), por antiporte com hidroxilas (OH^-), ou por simporte com prótons (H^+), provocando um balanceamento da eletronegatividade celular;

- Ocorre produção do ânion orgânico malato⁻², a partir da hidrólise do amido, em função do pH alcalino interno;

- Trioses – P (DHAP) originadas no Ciclo de Calvin – Benson, produzem amido (cloroplasto) e sacarose (citoplasma). A sacarose é acumulada do vacúolo;

- O Cl^- e o malato⁻², equilibram ou contrabalançam a concentração interna de K^+ ;

- O K^+ , Cl^- , malato⁻² e sacarose, se acumulam no vacúolo das células guardas, provocando aumento na pressão osmótica, reduções nos potenciais osmótico e água;

- Influxo de água para o vacúolo das células, aumento da pressão de turgescência e potencial água, com conseqüente ABERTURA ESTOMÁTICA.

As principais vias metabólicas responsáveis pela produção de solutos osmoticamente ativos, visando favorecer a força de sucção de água das células guardas e posterior abertura do poro estomático são:

a) Influxo de K^+ e Cl^- por meios de canais específicos, acoplados à biossíntese de malato⁻²;

b) Produção de sacarose a partir da hidrólise de amido;

c) Produção de sacarose através da fixação do CO_2 pelo Ciclo de Calvin (fotossíntese) nos cloroplastos das células guardas;

d) Absorção de sacarose apoplástica, produzida pelo Ciclo de Calvin (fotossíntese) nas células do mesófilo.

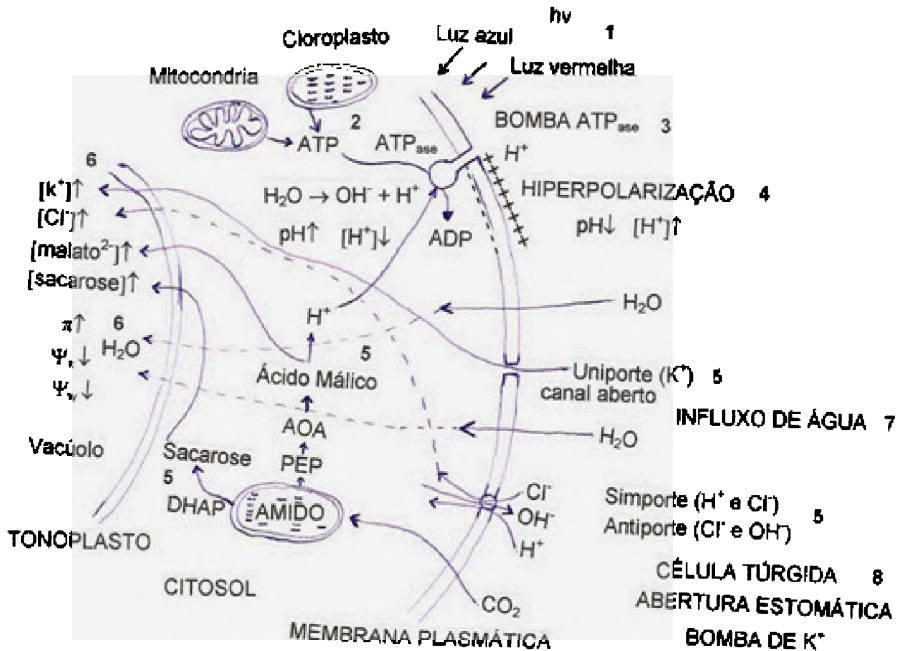


Figura 10: Principais etapas do mecanismo de abertura estomática (Bomba de K^+): 1,2 – Produção de ATP pelo cloroplasto e/ou mitocôndria; 3 – Ativação da ATPase; 4 – Hiperpolarização da membrana plasmática; 5 – Abertura de canais de K^+ , simporte (H^+ e Cl^-), antiporte (Cl^- e OH^-), produção de sacarose e dissociação do ácido málico; 6 – Acúmulo de K^+ , Cl^- , malato e sacarose no vacúolo, redução dos potenciais osmótico e água do vacúolo; 7 – Influxo de água obedecendo o gradiente de energia livre da água; 8 – Abertura estomática.

O mecanismo de fechamento estomático pode ocorrer em condições de estresse hídrico, onde se verifica a biossíntese de ácido abscísico (ABA) em maiores concentrações pelas células do mesófilo foliar. Após a redistribuição do ABA armazenado nos cloroplastos do mesófilo para o apoplasto, onde fica disponível para a corrente transpiratória levá-lo em parte até as células guardas. Essa redistribuição é dependente de um gradiente de pH dentro da folha, das membranas e da propriedade ácida do ABA. O ABA age sobre a membrana plasmática das células, afetando a bomba de K^+ , por causar a

inibição da ATP_{ase} , evitando as variações no pH interno, criação da força eletroprotônica ou polarização da membrana plasmática e, conseqüentemente, a abertura dos canais de K^+ .

Em células do mesófilo não estressadas, o pH do estroma do cloroplasto é normalmente maior do que o citoplasma, esta diferença conduz a acumulação do ABA dissociado ($H^+ + ABA^-$) nos cloroplastos. O ABA^- não ultrapassa as membranas do cloroplasto (acumulado), nesta situação os estômatos permanecem abertos. Em situações de dessecação ou de escuro, ocorre diminuição do pH do cloroplasto em relação ao citoplasma, permitindo a liberação de parte do ABAH (ABA associado ao H^+ liberado dos tilacóides para o estroma) para o citosol e apoplasto, onde nas células guardas causa o fechamento estomático.

Durante o fechamento o Cl^- também é expelido das células guardas e a hidrólise do amido em malato⁻² ou em sacarose, não se verifica. O cálcio (Ca^{++}) surge como mensageiro secundário, atuando na elasticidade das paredes celulares das células guardas e sobre a ATP_{ase} , regulando a fosforilação através de enzimas: proteíquinas e a calmodulina (Complexo-Cálcio-Calmodulina).

Sob condições de baixa umidade relativa, salinidade, frio, altas temperaturas, escuro e/ou altas concentrações de ABA, verifica-se: abertura de canais para o influxo de Ca^{++} no citosol, liberação de Ca^{++} do vacúolo para o citosol, inibição da ATP_{ase} , despolarização das membranas, fechamento dos canais de influxo de K^+ , abertura de canais de saída passivamente de K^+ , Cl^- e malato⁻², sendo que o malato⁻² também, pode ser convertido em CO_2 via respiração aeróbica, o pH interno permanece ácido, levando à produção de amido a partir do malato⁻². Este conjunto de alterações conduzem a uma redução na pressão osmótica, aumento nos potenciais osmótico e água das células guardas, e posterior saída de água para as células subsidiárias, levando a uma perda de

turgescência (redução do potencial de turgescência) e consequentemente ao FECHAMENTO ESTOMÁTICO (Figura 11).

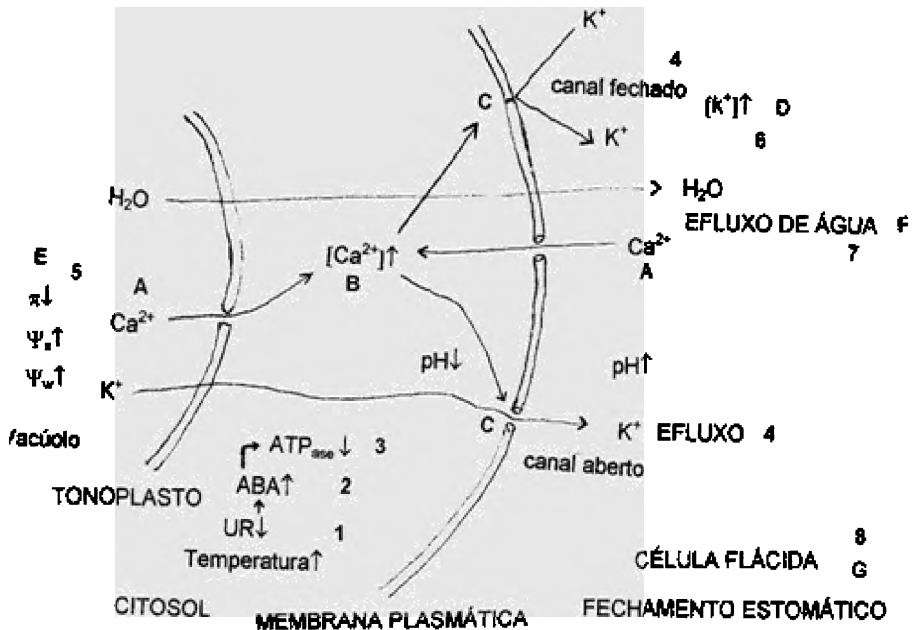


Figura 11: Principais etapas do mecanismo de fechamento estomático com envolvimento do ABA e do cálcio: 1 – Aumento de temperatura e umidade relativa; 2 – Aumento da síntese de ABA nas células do mesófilo; 3 – Inibição da ATPase nas células estomáticas (despolarização), (A) Entrada da concentração de Ca^{2+} no citosol e (B) Aumento da concentração de Ca^{2+} no citosol; 4 – Fechamento dos canais de entrada de K^+ e abertura dos canais de saída de K^+ na membrana plasmática e (C); 5 – Aumento dos potenciais osmótico e água no vacúolo e (E); 6 – Aumento da concentração de K^+ e (D); 7 – Saída de água obedecendo o gradiente de energia livre e (F); 8 – Perda de turgescência com o fechamento estomático e (G).

O fechamento estomático hidropassivo verifica-se quando a evaporação de água pelas células guardas leva à perda de turgescência, não envolve nenhuma atividade metabólica e as células funcionam, semelhantemente, a um

simples osmômetro. O fechamento hidroativo é dependente de atividade metabólica e envolve consumo de energia (ATP), fluxo de íons e participação do ácido abscísico e outros hormônios vegetais.

Os hormônios vegetais também interferem no controle estomático. A citocinina na faixa de 10 a 0,05 micromolar estimula a abertura estomática, e o ácido abscísico provoca o fechamento na mesma faixa de concentração. Essas substâncias provavelmente afetam o fluxo de íons (K^+ e Ca^{++}) em função de mudanças na permeabilidade das membranas e, na abertura e fechamento de canais iônicos.

PARTE II

FOTOSSÍNTESE

1. HISTÓRICO

Até o século XVIII, os cientistas acreditavam que a nutrição das plantas ocorria unicamente através do solo. Em 1727, Stephen Hales sugeriu que parte dos elementos da planta vinha da atmosfera e que a luz participava ativamente desse processo.

Em 1711, Joseph Priestley descobriu que o volume de ar contido em uma jarra era completamente consumido ao se queimar uma vela e interrompendo a sua combustão; um camundongo colocado no ar residual morreu. Por outro lado, o ar era lentamente "restaurado" na presença de um ramo de menta em outro jarro, permitindo assim a completa combustão da vela e a sobrevivência do camundongo. Concluiu com isto que a vela acesa consumia o oxigênio do recipiente fechado e que este era repostado pela fotossíntese do ramo de menta. Posteriormente, em 1779 o médico holandês Jan Ingenhousz demonstrou que apenas as partes verdes das plantas realizavam a produção do oxigênio na presença de luz.

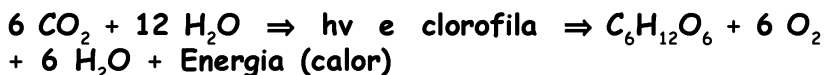
No início do século XIX, N.T. Saussure realizou as primeiras medidas quantitativas da fotossíntese mostrando o

envolvimento do CO_2 e da H_2O , onde verificou-se uma equivalência entre o CO_2 assimilado e o O_2 liberado associado ao acúmulo de matéria seca.

A natureza de outros produtos químicos na fotossíntese foi finalmente demonstrada por Julius Sachs, em 1864, ao verificar o aparecimento e crescimento de grãos de amido em cloroplastos iluminados.

2. CONCEITO DE FOTOSÍNTESE

Fotossíntese significa: foto (luz) e síntese (construção), ou seja, construção ou síntese de compostos orgânicos pela luz. Esta propriedade somente é atribuída aos seres autotróficos (vegetais), capazes de capturar, transformar e armazenar a energia radiante eletromagnética gerada pelo sol, em compostos orgânicos com ligações químicas ricas em energia. Estes compostos orgânicos são sintetizados a partir de matéria prima inorgânica (CO_2 e H_2O), na presença da luz e clorofila, em compostos orgânicos $\{(\text{CH}_2\text{O})_n\}$ e oxigênio (O_2). Simplificadamente:



Todo este processo ocorre integralmente em organelas especializadas, só encontradas em células vegetais, os cloroplastos ou cloroplastídeos. A fotossíntese pode ser dividida em duas etapas: 1) reações fotoquímicas ou luminosas e 2) reações bioquímicas ou de escuro. As reações fotoquímicas (captação, transferência e conversão de energia luminosa em moléculas de ATP e NADPH⁺), ocorrem nos tilacóides e lamelas. No estroma ou matriz do cloroplasto se processam as reações bioquímicas relacionadas com a síntese de compostos orgânicos. Devido a todas as etapas do processo fotossintético ocorrem no cloroplasto, este pode ser designado como sendo o continente da fotossíntese.

O processo fotossintético pode ser considerado como sendo uma reação de oxi-redução, onde o carbono do CO_2 atm é reduzido (ganha elétrons) a compostos orgânicos e a molécula de água é oxidada (perde elétrons). O CO_2 é o agente oxidante com alto $E_{\text{ox}} = + 0,4$ Volts e a H_2O o agente redutor, com baixo valor de oxidação $E_{\text{ox}} = - 0,82$ Volts. No processo são transportados 4 elétrons contra um gradiente de potencial elétrico de 1,22 Volts, em função da incidência da energia eletromagnética do sol. A diferença entre os potenciais redox expressa a energia livre da reação.

Todo gás carbônico necessário para o processo fotossintético chega aos cloroplastos sob forma de dióxido de carbono dissolvido, ácido carbônico ou um sal deste ácido. A atmosfera é a fonte principal de CO_2 para as plantas terrestres, via abertura estomática, epiderme e cutícula. Muito pouco CO_2 gerado na respiração pode ser utilizado na fotossíntese. As plantas aquáticas utilizam carbonatos e bicarbonatos, assim como ácido carbônico e o dióxido de carbono dissolvido, através da epiderme.

O ciclo do carbono pode ser apresentado da seguinte forma. A quantidade de CO_2 na atmosfera não sofre grandes variações. Durante a fotossíntese (cloroplasto) e respiração (mitocôndria) os teores de CO_2 e o O_2 são reciclados e regulados.

$$\Delta E = E_{\text{ox}}(\text{H}_2\text{O}) - E_{\text{ox}}(\text{CO}_2)$$

$$\Delta E = - 0,82 - 0,4$$

$\Delta E = - 1,22$ Volts (**reação não espontânea** necessita de energia, ocorre contra o gradiente elétrico)

$$\Delta G = - n.F. \Delta E$$

$$\Delta G = - 4. 23 \text{ kcal/v} . (-1,22\text{V})$$

$$\Delta G = + 122 \text{ kcal (reação não espontânea)}$$

A luz (energia) retira elétrons da molécula de água (alto valor de redução $E_{\text{red}} = + 0,82$ Volts), que possui baixa capacidade de ceder elétrons, contra um gradiente de potencial elétrico e transfere para a molécula de CO_2 (baixo valor de redução $E_{\text{red}} = - 0,4$ volts), com alta capacidade de receber elétrons.

3. CLOROPLASTOS

Em organismos eucarióticos, a fotossíntese realiza-se em organelas subcelulares denominadas cloroplastos (Figura 1), que têm como precursores os proplastídeos. Os proplastídeos, abundantes em células meristemáticas, são plastos pequenos, incolores, não diferenciados estando ausentes às membranas internas.

Os proplastídeos são os precursores de todos os membros da família plastídeo. Etioplasto é um estágio transitório entre os proplastídeos iluminados e os cloroplastídeos e são abundantes em folhas estioladas. O desenvolvimento dos cloroplastídeos ocorre simultaneamente com o enverdecimento das plantas, resultado da síntese de clorofilas. Os cromoplastos são plastídeos pigmentados de coloração amarelada a alaranjada, em função da presença de carotenóides os quais não apresentam habilidade para realizarem a fotossíntese. Os amiloplastídeos estruturas especializadas na síntese e armazenamento de amido, sendo, portanto, incolores. O termo leucoplastos, muito comum na literatura não se refere a nenhum tipo especial de plastídeo e, sim, a todos os plastídeos não pigmentados.

Este organóide fotossintetizante encontra-se circundado por uma dupla membrana de origem lipoprotéica que controla o tráfego de solutos para o interior e exterior deste. Internamente, esse plastídeo é dotado de um sistema de lamelas (os tilacóides), os quais se dispõem numa estrutura tipo pilha, denominado de granum, conectados entre si por lamelas. Toda essa estrutura membranosa (tilacóides e

lamelas) constitui o sistema gerador de energia que alojam numa matriz gélica denominada de estroma, na qual contém sistemas enzimáticos que oferecem suporte para a consolidação da etapa subsequente da fotossíntese (bioquímica ou enzimática), culminando com a fixação e a redução do C atmosférico em carboidrato, a glicose.

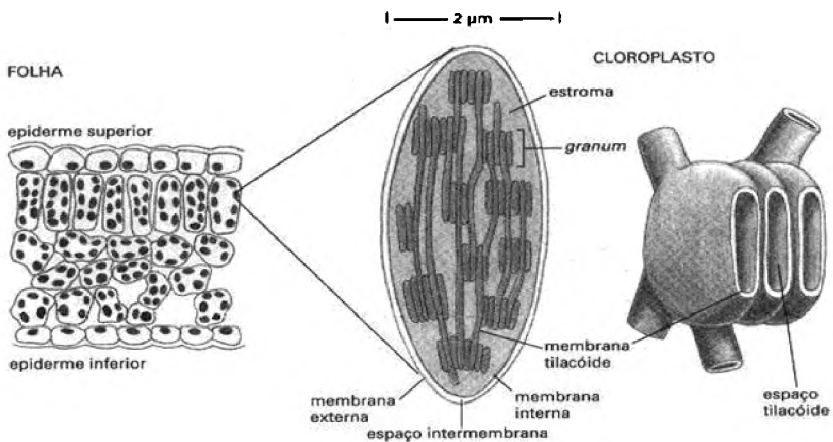


Figura 1: Vista de uma seção transversal do limbo foliar, sinalizando os cloroplastos no tecido fotossintético (esquerda), bem como a estrutura de um cloroplastídeo com suas partes integrantes (ao centro) e, à direita, detalhes de um tilacóide. Imagem retirada do site: www.portalsaofrancisco.com.br/alfa/fotossintese

4. ENERGIA RADIANTE

A luz é uma forma de radiação eletromagnética (Quadro 1) que se propaga com uma velocidade de $3 \cdot 10^8$ m/s ou $3 \cdot 10^5$ km/s, no vácuo. O sol irradia energia, mas a atmosfera da terra é transparente a apenas parte do infravermelho e do ultravioleta e a toda luz visível (380 nanômetros a 750 nanômetros). A Radiação Fotossinteticamente Ativa (RFA) esta compreendida no espectro da luz visível (400 a 700 nm), radiação esta utilizada para as reações fotoquímicas da fotossíntese.

Quadro 1: Espectros da radiação eletromagnética.

Raios gama	Raio X	Ultra-violeta	Violeta 400nm	Azul	Verde	Amarelo	Vermelho 700 nm	Infra-vermelho	Ondas de rádio
10^{10}	10^{-8}	10^{-10}	10^{-6}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-4}	10^{-2}	10^0 (cm)
		Absorção pelo O ₂ e O ₃	Espectro da luz visível					Absorção pelo vapor de água e CO ₂	

A luz é emitida na forma de discretas unidades de energia, designadas de fótons ou quanta. A energia carregada por um fóton pode ser chamada de quantum. A energia de um quantum ($E=h.c/l$) é diretamente proporcional à frequência da onda ($\nu = c/l$) e inversamente proporcional (E a $1/l$) ao seu comprimento (l). O total de energia de fótons ($E=N.h.\nu$) absorvido por um mol de um composto é chamado de Einstein e refere-se à quantidade de energia necessária para iniciar uma reação. Nesta equação, "N" representa o Número de Avogadro = $6,023 \cdot 10^{23}$ átomos (ou moléculas) por mol; **h** é a constante de Plack = $1,584 \cdot 10^{-37}$ kcal.mol⁻¹; **v** é a frequência da radiação em ondas ou ciclos/s; **c** é a velocidade da luz no vácuo ($3 \cdot 10^8$ m.s⁻¹) e, l = comprimento de onda em metros.

Observa-se uma relação inversa entre a quantidade de energia e o comprimento de onda (Tabela 1).

Tabela 1: Principais radiações (cores) e níveis de energia. A luz visível se encontra entre (400 e 700 nm).

Comprimento da onda λ (nm)	Cor da luz	J/mol	Kcal/mol	Eletro-volts/mol
> 740	Infravermelho	$8,5 \cdot 10^4$	20,31	0,85
700	Vermelha	$17,10 \cdot 10^4$	40,86	1,77
650	Vermelho-alaranjado	$18,37 \cdot 10^4$	43,91	1,91
600	Amarela	$19,94 \cdot 10^4$	47,67	2,07
500	Azul	$23,93 \cdot 10^4$	57,20	2,48
400	Violeta	$29,92 \cdot 10^4$	71,50	3,10
100 $>\lambda <$ 400	Ultravioleta	$47,1 \cdot 10^4$	112,57	4,81

De acordo com esta equação, fótons de comprimento de onda curto (alta frequência) são mais energéticos em relação a fótons de comprimento de onda mais longo (baixa frequência). Isto é, fótons emitidos na região do azul são mais energéticos em relação aos fótons emitidos na região do vermelho.

Esta equação indica que a energia contida em 1 quantum (fóton) é maior em um comprimento de onda mais curto em relação a um comprimento de onda mais longo. Em estudos de biologia é comum se referir ao comprimento de onda em nanômetros (nm) e, a energia em kcal.mol⁻¹ de quanta (1 mol de quanta é igual a 6,02 x 10²³ quanta), que é o próprio Einsten (1 Einstem equivale a 1 kcal /mol de quanta). Vejamos como exemplo, a quantidade de energia contida num fóton na região do azul (450 nm) e um fóton na região do vermelho (660nm).

$$E = h \cdot c/\lambda \text{ (energia contida em 1 fóton)}$$

$$E_{660 \text{ nm}} = \frac{1,584 \cdot 10^{-37} \text{ kcal mol}^{-1} \text{ s}^{-1} (3 \times 10^8 \text{ m s}^{-1})}{6,6 \times 10^{-7} \text{ m}} = 0,72 \cdot 10^{-22} \text{ kcal mol}^{-1}$$

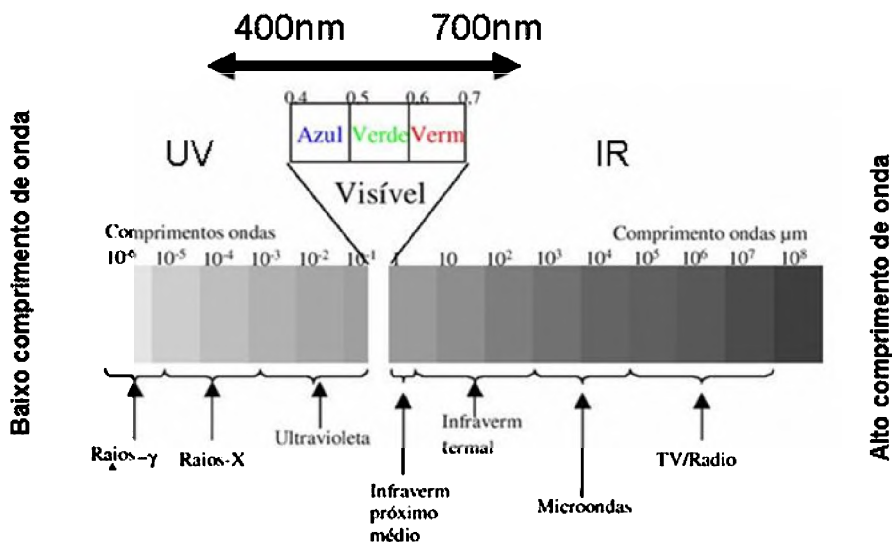
De acordo com a lei de equivalência fotoquímica de Einsten, uma molécula apenas reagirá depois de haver absorvido a energia contida em 1 fóton (hv). Em conseqüência, um mol de um composto deverá absorver **n** fótons de energia, ou seja:

No caso do comprimento de onda de 660 nm, tem-se:

$$E = N \cdot h \cdot c/\lambda; \text{ logo, tem-se:}$$

$$E = 0,72 \cdot 10^{-22} \text{ kcal mol}^{-1} \cdot 6,023 \cdot 10^{23} \text{ átomos mol}^{-1}$$

$$\mathbf{E = 43,36 \text{ kcal mol}^{-1} \text{ de quanta} = 43,36 \text{ Einsten}}$$



Espectro de Radiação Fotossinteticamente ativo (RFA)

Figura 2: Espectro da radiação eletromagnética. Adaptado de Figueiredo (2005).

A luz verde é muito pouco absorvida pelos pigmentos foliares, sendo na sua maioria, refletida ou transmitida, daí a coloração verde das folhas.

Para que a fotossíntese ocorra, os pigmentos devem absorver a energia radiante para desencadear os eventos fotossintéticos. Nesse caso, o fóton precisa ter uma certa energia crítica. Isto explica a baixa eficiência da radiação infravermelha na fotossíntese uma vez que ela possui baixo valor energético.

5. PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

Pigmentos são compostos orgânicos capazes de absorver a radiação solar visível ou radiação fotossinteticamente ativa - RFA (400 a 700 nm). Do total de energia que chega até as plantas, 50% consiste de RFA. A atmosfera terrestre através do ozônio impede que parte da radiação deletéria para os seres vivos (ultravioleta) atinja o solo. A radiação longa (infravermelha) é absorvida pelo vapor d'água e CO₂ à medida que ela atravessa a atmosfera.

Essa absorção causa uma instabilidade na molécula de pigmento, tornando-a excitada e reativa, podendo essa energia ser dissipada na forma de calor, re-emitada como luz (fluorescência) ou ser utilizada em reações fotoquímicas. Com a absorção de energia pela molécula de pigmento, elétrons basais podem passar para orbitais mais afastados do núcleo e, portanto mais energético (orbitais de excitação), este fenômeno é de curta duração (10⁻¹⁵ seg.). Os comprimentos de onda que ocorrem na natureza atuam de diferentes formas sobre as plantas (**Tabela 2**).

O tempo de excitação de uma molécula ao receber a energia de um fóton é extremamente pequeno da ordem de 10⁻⁹ seg. Após a excitação dos elétrons nos orbitais mais externos eles podem, após perder parte da energia por vibrações, voltar ao estado estável, perdendo o restante de energia por: transferência de calor, fluorescência ou conversões internas intramoleculares (ressonância indutiva ou transferência de radiação). Neste último caso, existe grande possibilidade de se iniciar uma reação fotoquímica .

Os pigmentos estão localizados no interior dos cloroplastos, especificamente, nos tilacóides e lamelas. As principais classes são: as clorofilas, os carotenóides e as ficobilinas. As clorofilas e os carotenóides são lipossolúveis e as ficobilinas são hidrossolúveis (**Figura 3**).

Tabela 2: Comprimentos de onda mais importantes (região espectral), absorção e efeito fisiológicos.

Região espectral	Absorção	Efeito fisiológico
Infravermelho (> 1000 nm)	Pela água dos tecidos vegetais	Sem efeito sobre os processos fotoquímicos ou bioquímicos. Convertido em calor
1000 – 720 nm	Fraca absorção	Estimula o processo de alongação celular
RFA 720 - 610 nm	Forte absorção pelas clorofilas a e b. Absorção pelo fitocromo	Grande efeito na fotossíntese e no fotoperíodo
610 – 510 nm	Menor absorção	Pequeno efeito na fotossíntese e na morfogênese
510 – 400 nm	Forte absorção pelas clorofilas e carotenóides	Grande efeito na fotossíntese e na morfogênese
Ultravioleta 400 – 315 nm	Absorção pelas clorofilas e protoplasma	Sem efeito específico. Pequeno efeito na fotossíntese
315 – 280 nm	Absorção pelo protoplasma	Grande efeito morfológico. Estimula algumas biossínteses. Grande efeito nos processos fisiológicos
< 280 nm	Absorção pelo protoplasma	Letal em grandes quantidades

A clorofila **a** é de ocorrência universal (pigmento aprisionador), para os organismos que realizam o processo fotossintético. Os carotenóides, a clorofila **b** e as ficobilinas, são designados de pigmentos acessórios (antenas).

A clorofila **a** é verde-azulada ($C_{55}H_{72}N_4O_5Mg$) e, a clorofila **b** é verde-amarelada ($C_{55}H_{70}N_4O_6Mg$). Os picos de absorção dos principais pigmentos, capazes de excitar os seus elétrons são (Tabela 3):

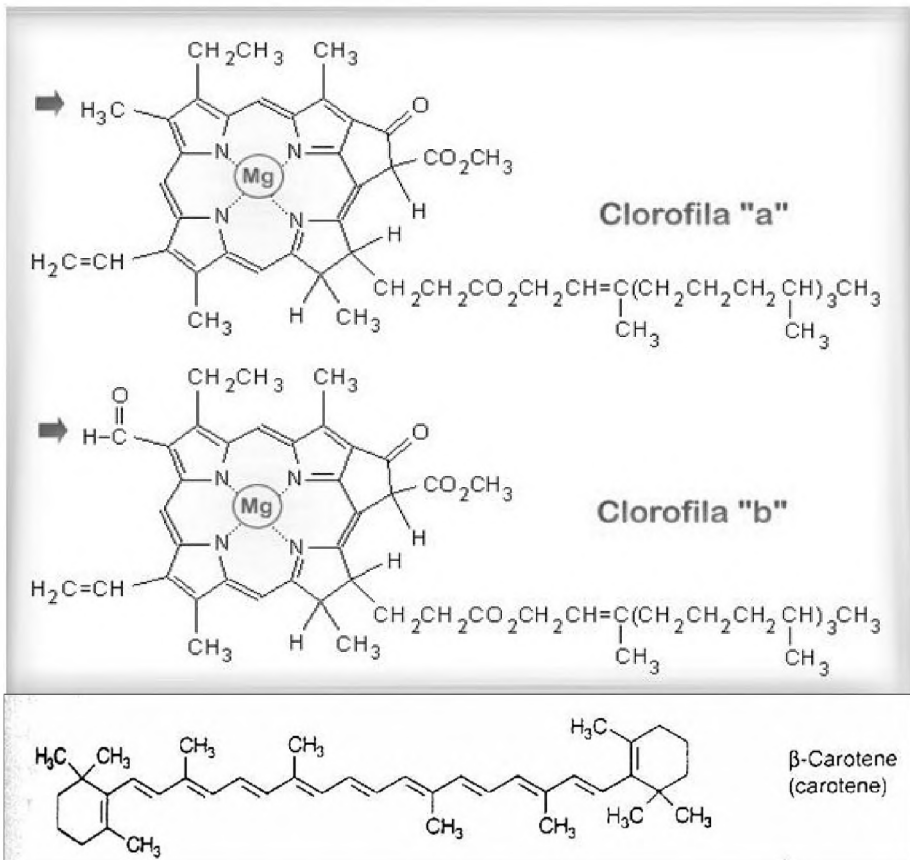


Figura 3: Estrutura química da clorofila a, clorofila b e carotenóides.

A molécula de clorofila contém uma cabeça porfirínica e uma calda de fitol (álcool). O núcleo porfirínico polar (solúvel em água) é composto de um anel tetrapirólico e um átomo de magnésio central. A clorofila não absorve a luz na região do verde, fazendo com que esta radiação atinja as folhas localizadas abaixo do primeiro extrato da copa das plantas.

Tabela 3: Principais pigmentos fotossintéticos, picos de absorção máxima (nm) e ocorrência. Fonte: Hall & Rao, 1980.

Pigmentos	Picos de absorção (nm)	Ocorrência
CLOROFILAS		
Clorofila a	420, 660	Todas as plantas superiores e algas
Clorofila b	435, 643	Todas as plantas superiores e algas verdes
Clorofila c	445, 625	Diatomáceas e algas pardas
Clorofila d	450, 690	Algas vermelhas
CAROTENÓIDES		
B- Caroteno	425, 450, 480	Plantas superiores e a maioria das algas
α - Caroteno	420, 440, 470	Maioria das plantas superiores e certas algas
Luteol	425, 445, 475	Algas verdes e vermelhas e plantas superiores
Violaxantol	425, 450, 475	Plantas superiores
FIGOBILINAS		
Fucoxantol	425, 450, 475	Diatomáceas e algas pardas
Ficoeritrinas	490, 546, 576	Algas vermelhas e certas algas azuis
Ficobilinas	618	Algas azuis e certas algas vermelhas

Adaptações cromáticas possibilitam a sobrevivência e uma maior eficiência fotossintética para a absorção da luz na região da cor visível. A maior quantidade de clorofila se acumula nas membranas, principalmente, nas regiões dos grana. A região polar (anel de porfirina + átomo de Mg^{2+}) tem afinidade pela água e se orienta na direção da camada de proteína. A região não polar (fitol) fica localizada na região hidrofóbica da camada de lipídio, não solúvel em água e funciona como uma ancora para a molécula de clorofila.

Os carotenóides são pigmentos alaranjados ou amarelos, sendo representados pelos carotenos (hidrocarbonetos) e carotenóis (álcoois), como o luteol e o violaxantol (xantofilas). Esses pigmentos geralmente são

mascarados pelas clorofilas, que se apresentam em maior quantidade. Eles se localizam nas lamelas do cloroplasto em íntima associação com a clorofila. Os carotenóides podem proteger as moléculas de clorofila contra a foto-oxidação em condição de luz excessiva .

As ficobilinas são encontradas em algas marinhas vermelhas (ficoeritrinas) e em algas azuis (ficocianinas). Possuem na sua estrutura as porfirinas, mas não possuem a cauda de fitol e nem o magnésio. Absorvem luz na região mediana do espectro e depois a transfere para a clorofila para os processos fotossintéticos.

Os pigmentos fotossintéticos possuem espectro de absorção diferente o que confere exploração e eficiência distintas do espectro de emissão de luz solar (**Figura 4**).

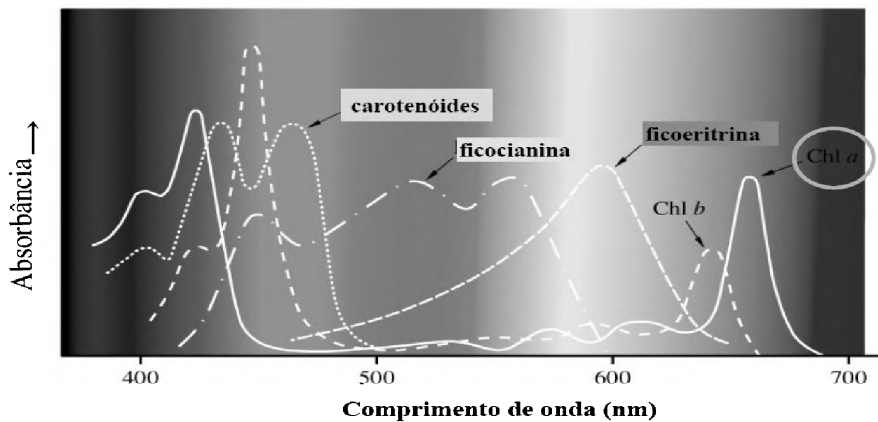


Figura 4: Espectro de absorção dos pigmentos fotossintéticos. Fonte: Figueiredo, (2005).

A unidade fotossintética representa o mínimo de moléculas de clorofila, necessária para absorção de um quantum de energia. Logo, um único quantum de energia absorvido pela unidade migra para um centro de reação e

promove o evento de transferência de um elétron. Para a liberação de uma molécula de O_2 , é necessário, em média, 10 quanta que são absorvidos por 2500 a 3000 moléculas de clorofila. Logo, a unidade fotossintética pode ser representada por, 250 a 300 moléculas de clorofila.

Na unidade a energia é transferida de molécula para molécula, canalizando-a para um centro de reação (molécula aprisionadora ou aprisionador). Os outros pigmentos acessórios (clorofila **b** e carotenóides) funcionam como antenas coletoras de energia de diversos comprimentos de onda, transferindo esta energia, posteriormente, para o aprisionador, geralmente uma molécula de clorofila **a**.

O excesso de energia absorvida pode ser dissipado na forma de calor ou fluorescência. Também, pode levar a clorofila **a** um estado metaestável, que em presença de oxigênio (originado da fotólise da água), pode sofrer a destruição da antena (fotooxidação da clorofila). Os carotenóides presentes na unidade fotossintética podem proteger o sistema contra este efeito, dissipando o excesso de energia na forma de calor.

O espectro de eficiência quântica do processo (E.Q.) pode ser obtido através da relação entre a quantidade de moles de O_2 liberada em função da quantidade de moles de quanta absorvidos. A exigência quântica é o inverso da eficiência e, geralmente, esta em torno de 8 a 10 quanta.

A intensificação fotossintética (Efeito de Emersom – queda no vermelho – red drop) demonstra uma queda na eficiência fotossintética (E.Q. = 10) quando só utiliza-se a luz vermelha (700nm). Para o comprimento 650nm, a E.Q. é igual a 43,5 e, quando se utiliza o conjunto de 700 + 650nm, esse valor, surpreendentemente, apresenta o valor 72,2 e não 53,5 (10 + 43,5), com uma intensificação de 1,35. Este efeito sugere que os fotossistemas trabalham em seqüência e conseguem realizar os fluxos de elétrons cíclico e acíclico

simultaneamente. Este fato concorre para um aumento significativo da eficiência fotossintética com aproveitamento máximo da energia canalizada para as reações fotossintéticas.

6. ETAPAS DA FOTOSÍNTESE

A fotossíntese nas plantas superiores ocorre em duas etapas distintas, a saber: etapa fotoquímica e etapa bioquímica, que podem ser esquematizadas pela figura 5.

Mecanismo geral da Fotossíntese

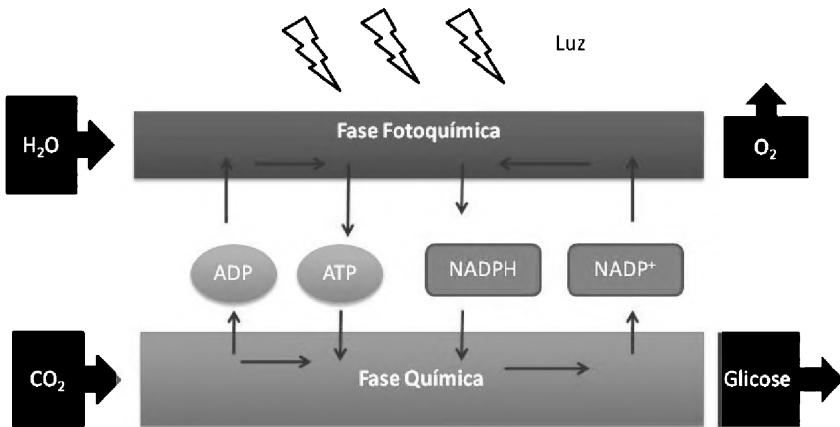


Figura 5: Relação entre as etapas fotoquímica e bioquímica da fotossíntese

Nas reações dependentes de luz, a energia derivada da luz solar é utilizada para energizar elétrons da clorofila, fazendo com que esses elétrons "caminhem" através de transportadores localizados na membrana do tilacóide. Nesse processo, a energia luminosa é conservada na forma química como ATP e NADPH, com a liberação simultânea de O_2 e H_2O .

Nas reações da etapa bioquímica, o ATP e o NADPH produzidos pelas reações da etapa fotoquímica são usados como energia e poder redutor na conversão de CO_2 em carboidratos no estroma do cloroplasto.

6.1 Processo Fotoquímica da Fotossíntese

Os eventos da fase fotoquímica ocorrem nas membranas dos tilacóides e se caracterizam basicamente pela produção de um forte agente redutor, o NADPH, e as reações de fosforilação do ADP, com o propósito de gerar ATP, moléculas essas, essenciais, a serem utilizadas no processo de carboxilação e redução do CO_2 (etapa enzimática ou bioquímica da fotossíntese). Nesta etapa fotoquímica, também há o envolvimento da água como fornecedora de elétrons e liberação de oxigênio.

O fluxo de elétrons através dos fotossistemas apresenta como principais funções:

- a) captação de energia radiante na faixa do espectro da luz visível (380 nm a 750 nm);
- b) transferência de energia radiante eletromagnética na forma de energia eletrônica;
- c) conversão da energia eletrônica em energia de ligação na forma de moléculas de ATP e NADPH^+ (poder redutor);
- d) liberação de moléculas de oxigênio (O_2) e prótons (H^+).

A fotofosforilação se refere à produção de moléculas de ATP através de reações de oxi-redução catalizada pela ATP_{ase} . Enzima localizada nas membranas dos tilacóides, que é ativada por diferença de potencial elétrico (-200 mV), criado devido ao acúmulo de prótons (H^+), originados da oxidação da água e da PQ-citocromo, no lúmen dos tilacóides. A fotofosforilação cíclica com a participação do fotoI, só produz moléculas de ATP. A produção de moléculas de ATP, NADPH^+ e

liberação de O_2 , ocorrem na fotofosforilação acíclica que envolve os dois fotossistemas I e II.

6.1.1 Sistemas Fotossintéticos

O processo de absorção e transferência de energia radiante é realizado por dois sistemas de pigmentos, os quais são denominados de Fotossistema I (PSI) e Fotossistema II (PSII). Ambos são constituídos por cerca de 250 moléculas de clorofilas, distribuídas entre "a" e "b" em diferentes proporções, sendo que a relação clorofila **a**/ clorofila **b** no PSI é maior do que no PSII.

Cada fotossistema representa uma unidade fotossintética, a qual está envolvida na absorção de um quantum, funcionando a semelhança de uma "antena".

Para a liberação de um mol de oxigênio no PSII, são necessárias 10 quanta, os quais são absorvidas por aproximadamente 2500 moléculas de clorofilas.

A radiação absorvida pelos fotossistemas encontra-se na faixa do espectro visível entre 400 e 700 nm, com picos de absorção nas regiões do azul e do vermelho.

Nessa unidade fotossintética, a energia dos fótons incidentes é transferida de molécula a molécula até o centro de reação, cujo pigmento aprisionador é uma única molécula de clorofila combinada com uma proteína específica que transfere os elétrons através da cadeia de transporte de elétrons, para a feofitina e duas quinonas e destas para outros componentes da CTE visando à produção de ATP e de NADPH.

Desta forma, o centro de reação recebe cerca de 250 vezes mais quanta por unidade de tempo, do que se fosse absorver luz isoladamente.

A participação dos dois fotossistemas (PSI e PSII) no processo de absorção e transferência da energia necessária para a ocorrência das reações fotoquímicas, foram

esquematizadas por **Hill e Bendall** em 1960, baseados nos potenciais de oxido-redução dos vários componentes do sistema.

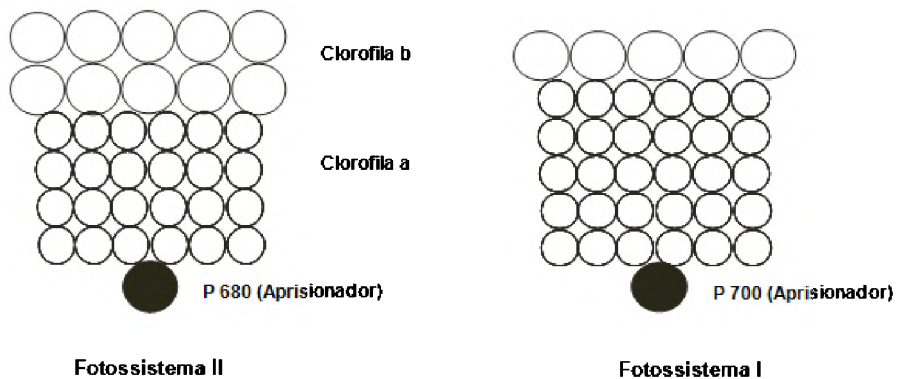
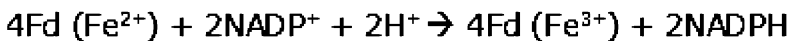


Figura 6: Diagrama esquemático dos fotossistemas I e II.

6.1.2. Componentes do Sistema de Transporte de Elétons

a) Fotossistema I (PSI)

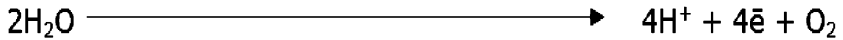
Quando a molécula de clorofila no centro de reação do PSI é excitada por um quanta de luz recebida pelas moléculas antena, doa elétrons para uma flavoproteína denominada **ferredoxina**, e por ação da NADP⁺ óxido redutase transfere na seqüência, o elétron até o NADP⁺, reduzindo-o a NADPH.



b) Fotossistema II (PSII)

Ao ser excitada por um quanta de luz, a molécula de clorofila ligada à uma proteína específica, presente no centro de reação, doa seu elétron até a feofitina (que é uma clorofila modificada, o Mg²⁺ é substituído por 2H⁺) que o transfere até a plastoquinona, e desta até o citocromo "b", que por sua vez, repassa-o até o citocromo "f" e, finalmente até a

plastocianina. A plastocianina é a doadora imediata de elétrons para as "vacâncias" eletrônicas no P700. As "vacâncias" eletrônicas no centro de reação P680 são reocupadas por elétrons removidos da água, segundo a equação:



6.1.3 Transporte de elétrons

No esquema proposto por **Hill** e **Bendall**, os dois fotossistemas estão ligados um ao outro, pelos componentes da cadeia de transporte de elétrons que se posicionam em série (Figura 7).

Verifica-se que são necessárias duas reações luminosas para levar os elétrons do nível da água (+ 0,82 V) ao nível do NADP⁺ (-0.34 V); um em cada fotossistema. O PSI apresenta um máximo de absorção a 700 nm, enquanto no PSII, este pico ocorre a 680 nm, daí o fato de serem denominados de P700 e P680, respectivamente.

Quando os quanta de luz incidem no PSII, os pigmentos antenas (moléculas de clorofilas) absorvem energia fazendo com elas atinjam um estado máximo de excitação. Esta energia migra rapidamente para o centro de reação, que também ao ser excitado, libera um elétron que é transferido à feofitina, quando então, flui descendentemente pela cadeia de transporte (CTE) até o PSI, onde há novamente absorção e ativação do PSI, seguindo o transporte de elétrons até a ferredoxina, que ao ser reduzida, doa elétrons para, finalmente, reduzir o NADP⁺ a NADPH. Neste caso, os elétrons doados pelo PSII são então repostos pelos elétrons resultantes da oxidação da água.

Para que ocorra a transferência de energia via transporte de elétrons é necessário que cada transportador se torne alternadamente reduzido e oxidado. Redução significa receber elétrons, enquanto oxidação implica em doar elétrons para um determinado composto. Nestas condições, a

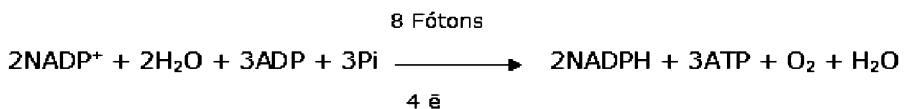
substância doadora de elétrons torna-se oxidada e, o composto aceptor de elétrons, se reduz. Torna-se caracterizada, portanto, uma reação de óxido-redução, na qual tomam parte um redutor (doador de elétrons) e, um oxidante (receptor de elétrons). Concomitantemente, à migração de um elétron, ocorre a migração de um próton (H^+). No final da CTE, o $NADP^+$ é reduzido a NADPH. Ao longo da CTE, a energia dissipada é utilizada nas reações de fosforilação acíclica e cíclica do ADP, entre a plastoquinona/citocromo b, e no PSI, levando à produção de ATP.

6.1.2.2 Fotofosforilação Acíclica

Arnon *et al.* (1954) verificaram em cloroplastos de espinafre que o ATP é gerado a partir da fosforilação do ADP e fosfato inorgânico, durante o transporte de elétrons. Concluíram então que a energia de ligação fosfato do ATP era proveniente da energia livre liberada quando elétrons de alta energia fluem descendentemente das quinonas até o citocromo "f". Percebe-se pela figura 7, que a fotofosforilação do ADP ocorre quando os elétrons fluem da água até o $NADP^+$ em um sistema acíclico. Daí o nome de fosforilação acíclica ou aberta, uma vez que os elétrons não mais retornam ao sistema.

Para cada par de elétrons que flui de uma molécula de água até o $NADP^+$, duas quanta de luz são absorvidos em cada fotossistema. Para formar uma molécula de O_2 são necessárias duas moléculas de água que oxidam, gastando para tanto, oito fótons (quatro em cada fotossistema) para a redução de duas moléculas de $NADP^+$ a NADPH.

A reação global que envolve a redução do $NADP^+$ e formação de ATP pode ser assim expressa:



Percebe-se pela equação acima, que a oxidação de duas moléculas de H_2O requerem 8 fótons com energia suficiente para produzir 3 ATP via fosforilação acíclica. Este número de ATP é, entretanto, insuficiente para atender as necessidades energéticas na fase bioquímica da fotossíntese. Moléculas adicionais de ATP podem ser formadas através da fosforilação cíclica.

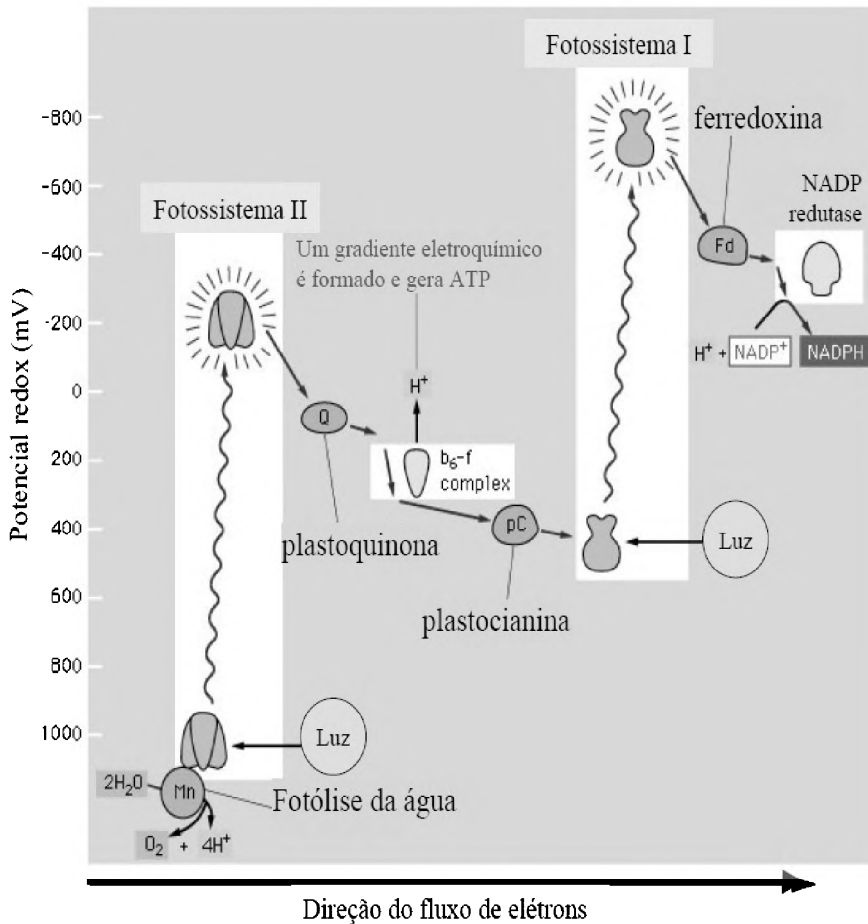


Figura 7: Esquema representativo da etapa fotoquímica da fotossíntese (esquema em "Z")

6.1.2.3. Fotosforilação Cíclica

Este processo envolve somente o PSI (Figura 8). Ele é chamado de cíclico porque sob a influência de 4 fótons, dois elétrons são removidos da clorofila do centro de reação do PSI e, em seu estado excitado é doado a ferredoxina que se reduz. A ferredoxina reduzida ao invés de transferir seus elétrons ao NADP^+ (fosforilação acíclica), retorna-os ao citocromo b, que volta à clorofila doadora do PSI. Nesse trajeto, é liberada energia suficiente para formar mais um ATP, sem, portanto, que haja o envolvimento da água, do PSII. Assim, não haverá formação de NADPH e, tão pouco, liberação de O_2 .

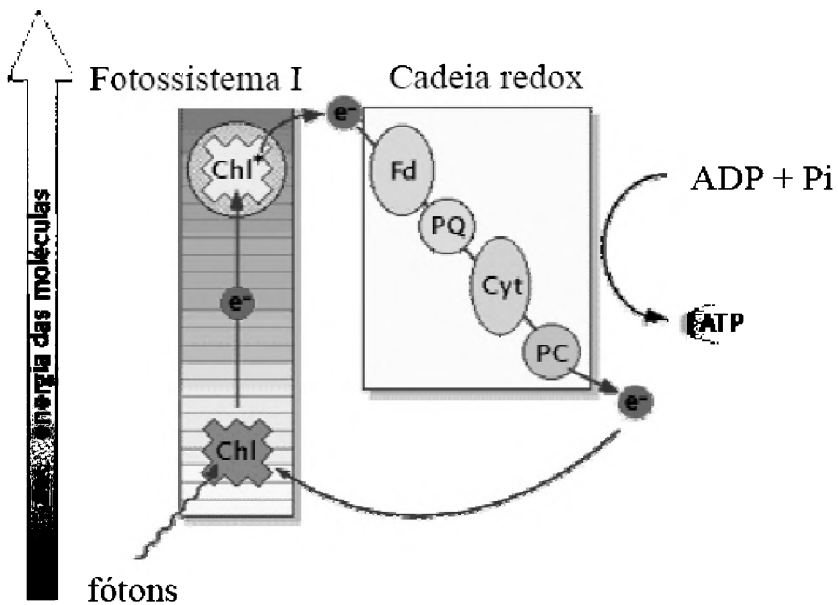


Figura 8: Esquema representativo da fotofosforilação cíclica.

6.1.2.4. Compostos que Afetam o Transporte de Elétrons na Fase Fotoquímica

a) Aceptores de elétrons

Metil viologênio, benzil viologênio, antraçona 2 sulfonato recebem elétrons a partir do PSI em posição anterior a ferredoxina. Ferrocianeto e diclorofenolindofenol (DCPIP), por outro lado, recebem elétrons na região entre o Citocromo f e plastocianina.

b) Doadores de elétrons

Hidroquinona, hidroxilamina, difenilcarbazida, doam elétrons entre a água e o citocromo b.

A forma reduzida de DCPIP: N,N,N,N-tetrametil-p-fenilindiamina (TMPD) doa elétrons no mesmo ponto em que a sua forma oxidada os recebe.

c) Inibidores do fluxo de elétrons

2 fosfoadenosina difosfato ribose inibe a Ferredoxina-NADP oxidoreductase.

d) Herbicidas

Alguns herbicidas atuam como inibidores específicos no transporte de elétrons. Vários derivados da uréia, notadamente o Monuron ou CMU (3-p-clorofenil-1,1 dimetilureia), o Diuron ou DCMU [3-(3,4-diclorofenil)-1,1 dimetilureia] e algumas triazinas como antrazina e simazina bloqueiam o transporte de elétrons entre a plastoquinona e o citocromo b.

Paraquat atua recebendo elétrons do PSI na posição da ferredoxina, reduzindo com isto a taxa de produção de NADPH e reduzindo o oxigênio O_2 a superóxido (O_2^-). Como resultado há uma ruptura da membrana do cloroplasto causada por esse radical livre.

6.2. Processo Bioquímico da Fotossíntese (Redução do CO₂ – Ciclo de Calvin)

A segunda etapa da fotossíntese se caracteriza pelo envolvimento de um sistema enzimático, daí a denominação de etapa enzimática. O Ciclo de Calvin ou redução do CO₂ ou fixação do carbono e, conseqüente produção de compostos orgânicos (açúcares, proteínas e lipídios), requer energia que é fornecida pela etapa fotoquímica na forma de ATP e NADPH⁺ (poder assimilador). Esta etapa é essencialmente enzimática e ocorre no nível de matriz do cloroplasto, ou seja, no estroma. O CO₂ atmosférico precisa passar por várias resistências até ser fixado em compostos orgânicos no interior do cloroplasto (**Figura 9**). A fotossíntese é um processo redutivo, onde a maior parte da energia (83%) é derivada do NADPH⁺. A redução do carbono (Ciclo de Calvin) pode ser dividida em quatro fases:

Fase de carboxilação: a enzima RUBISCO cataliza a reação de carboxilação do açúcar de cinco átomos a RUDP (ribulose 1,5-difosfato) e posterior produção de duas moléculas (trioses) de ácido fosfoglicérico (PGA);

Fase de redução: o PGA formado não está em nível energético de um açúcar. Para transformá-lo em uma triose-P, utiliza-se a energia do ATP e NADPH⁺;

Fase de regeneração: a RUDP é regenerada através de complexas reações envolvendo açúcares fosfatados com 3, 4, 5, 6 e 7 carbonos;

Fase de síntese de produtos: primeiramente são formados as trioses-P e outros carboidratos (hexoses), como também gorduras, ácidos graxos, aminoácidos e ácidos carboxílicos.

Nas plantas a Rubisco consiste de 2 subunidades peptídicas, sendo uma maior (L) de 56 Kda e de uma menor (S) com 14 Kda. Em muitas organismos eucariótos, a subunidade L é codificada pelo genoma do próprio cloroplasto,

enquanto a subunidade S é coficada pelo genoma do núcleo, onde posteriormente é transportada para o estroma do cloroplasto, originando uma holoenzima ativa. Para um desempenho eficiente do sistema enzimático da matriz cloroplastídica, torna-se necessário mecanismos regulatórios específicos, particularmente, a Rubisco, dependente de luz e variações no pH e nas concentrações de Mg^{2+} do estroma.

A incorporação (fixação e redução) do CO_2 pelas plantas verdes pode ser feita por três diferentes rotas:

a) Incorporação do C pela "Rota C_3 " ou Calvin-Benson (Ciclo C_3)

b) Incorporação do C pela "Rota C_4 " ou de "Hatch-Slack" (Ciclo C_4)

c) Incorporação do C pela "Rota CAM" – (Metabolismo Ácido das Crassuláceas)

A elucidação do ciclo do carbono na fotossíntese por Calvin, Benson e Bassham foi devido em grande parte a descoberta do isótopo radioativo do carbono de vida longa (^{14}C) e da cromatografia bidimensional em papel, a partir da segunda metade da década de 40.

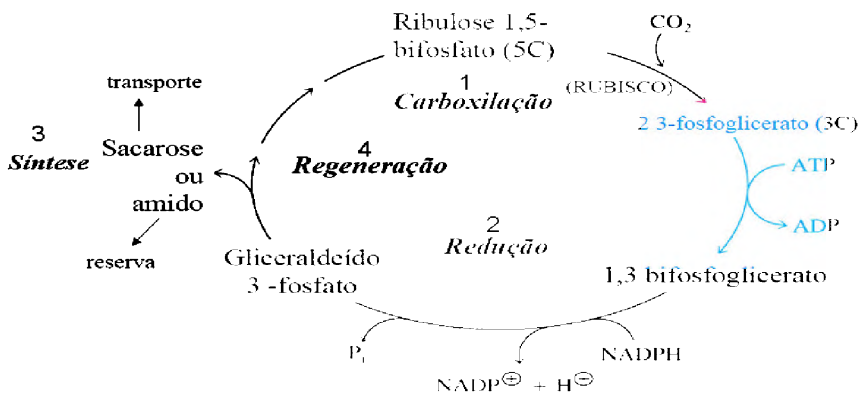


Figura 9: Resumo do Ciclo de Calvin & Benson, mostrando as etapas de 1. carboxilação, 2. Redução, 3. Síntese e 4. Regeneração do acceptor do CO_2 atmosférico.

6.3. ROTAS FOTOSSINTÉTICAS EM PLANTAS SUPERIORES

6.3.1 ROTA C₃: as plantas C₃ utilizam a Rubisco para a carboxilação da RUDP em nível de mesófilo foliar. O primeiro composto estável formado é o PGA, possuindo três carbonos, daí a denominação de plantas C₃. As leguminosas em sua maioria realizam esta rota. O Ciclo de Calvin ocorre somente em nível de mesófilo foliar.

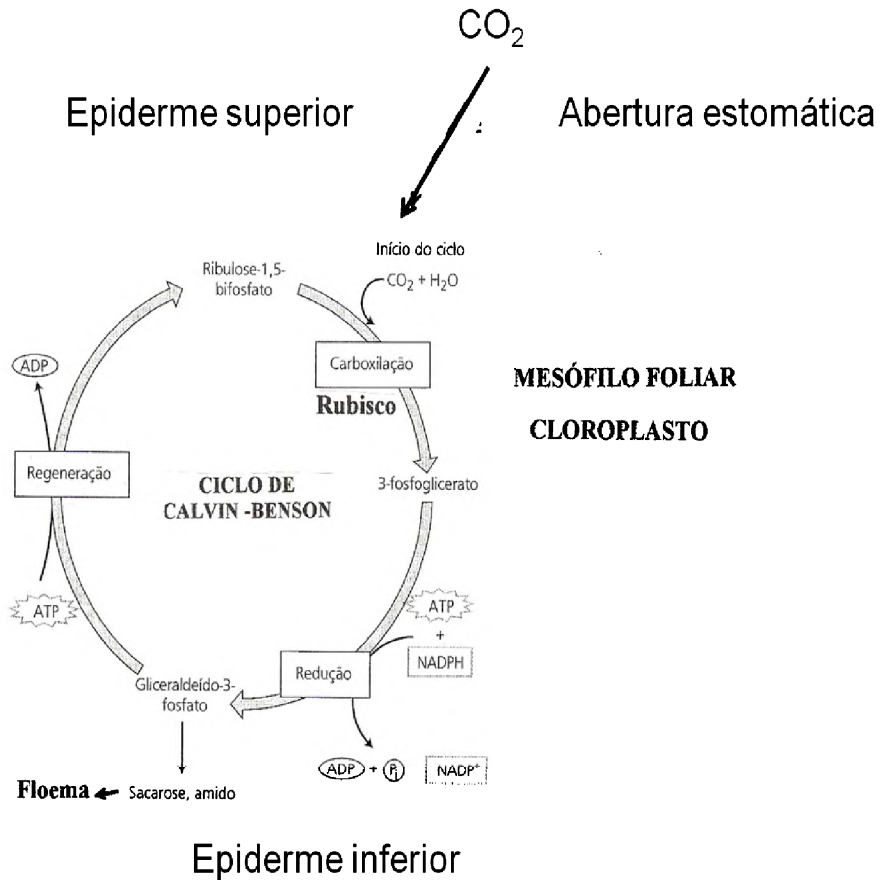


Figura 10: Rota fotossintética das Plantas C₃ de ocorrência exclusiva nos cloroplastos do mesófilo foliar com a participação da Rubisco.

6.3.1.1 Eficiência do ciclo C_3

Esta eficiência normalmente é medida em termos de mol de quanta absorvido/mol de CO_2 incorporado, relacionando-a a energia armazenada em um mol de carboidrato (hexose).

Como vimos anteriormente, o mínimo de quantum requerido é 8 fótons para cada mol de CO_2 fixado, embora experimentalmente pode-se chegar a 9 ou 10. Desse modo, a energia mínima necessária para reduzir 6 mol de CO_2 a um mol de hexose é de $6 \times 8 \times 175 = 8400$ KJ (2016 Kcal).

Entretanto, um mol de hexose (frutose) rende somente 2804 KJ (673 Kcal) quando oxidada, dando uma eficiência de apenas 33%, aproximadamente. Isto porque existem grandes perdas nas reações luminosas. Quando calculamos a eficiência do Ciclo C_3 , mais diretamente, computando-se as mudanças associadas à hidrólise do ATP (29 KJ: 7 Kcal) e NADPH (217 KJ: 52 Kcal) por mol, chega-se a 90% a eficiência ($12 \times 217 + 18 \times 29 = 3212$ KJ = 750 Kcal).

6.3.2 ROTA C_4 : Embora a rubisco esteja presente em todas as plantas, nem todas as plantas apresentam o 3-PGA como o primeiro intermediário estável da fotossíntese. Nos anos 60, ficou demonstrado que inúmeras espécies de plantas quando supridas com ^{14}C , formavam grandes quantidades de ácidos orgânicos como primeiros produtos da fixação do CO_2 . Cana de açúcar, milho e numerosas espécies de Poáceas tropicais e algumas dicotiledôneas como *Amaranthus*. As plantas C_4 (via Kortschack, Hatch – Slack) dividem a fixação do carbono de forma espacial, utilizam dois tecidos: 1) o mesófilo, onde ocorre a carboxilação do fosfoenolpiruvato (PEP) pela PEP_{case'}, formando o ácido oxaloacético (AOA) e, posteriormente o malato ou o aspartato, todos compostos com quatro carbonos (plantas C_4) e 2) a bainha vascular (Síndrome de Kranz), tecido mais interno e próximo ao feixe vascular, onde ocorre a descarboxilação do malato ou

aspartato, fornecendo o CO_2 necessário para a realização do Ciclo de Calvin (Rubisco), que ocorre neste tecido mais interno (**Figura 11**). As gramíneas tropicais utilizam amplamente esta via.

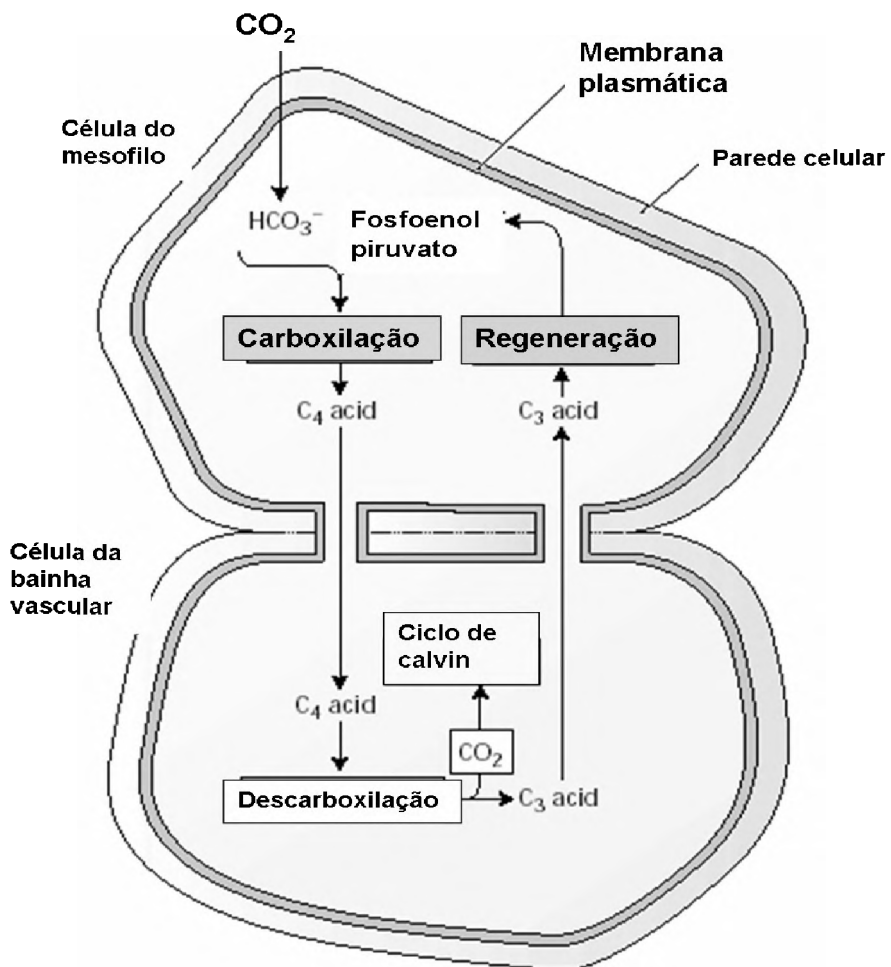


Figura 11: Rota fotossintética das Plantas C₄ ocorrendo em divisão espacial: carboxilação no mesófilo foliar (PEP_{case}) e descarboxilação na bainha vascular (Ciclo de Calvin – Rubisco). Fonte: Buchanan, (2000).

As plantas C_4 , podem ser divididas em três segmentos em função da enzima que participa do processo de descarboxilação: **Via Enzima Málica Dependente de NADP⁺ (EM-NADP⁺)**; **Via Enzima Málica Dependente de NAD⁺ (EM-NAD⁺)** e **via PEP-Carboxicinase**.

a) Descarboxilação Via Enzima Málica Dependente de NADP⁺ (EM-NADP⁺)

Após a carboxilação do CO_2 no mesofilo pela PEPcase dando origem ao malato, este é transportado até as células da bainha onde é descarboxilado produzindo CO_2 e Piruvato pela EM-NADP⁺. O CO_2 liberado é então acumulado nas células da bainha, onde em seguida é fixado pela RuBPcase, via ciclo de Calvin a 3-PGA, o qual é convertido em F6P. Lembre-se que o ciclo de Calvin opera exatamente da mesma maneira que em planta C_3 . O PIR formado pela descarboxilação do MAL é então transferido até as células mesofílicas onde é convertido a PEP que agora está pronto para fixar outra molécula de CO_2 , recomeçando novamente o ciclo.

Dessa forma, observa-se que nas plantas C_4 , as células mesofílicas realizam a fixação do CO_2 , pela via C_4 , entretanto, a biossíntese de carboidrato ocorre via C_3 , nas células da bainha (Figura 12a).

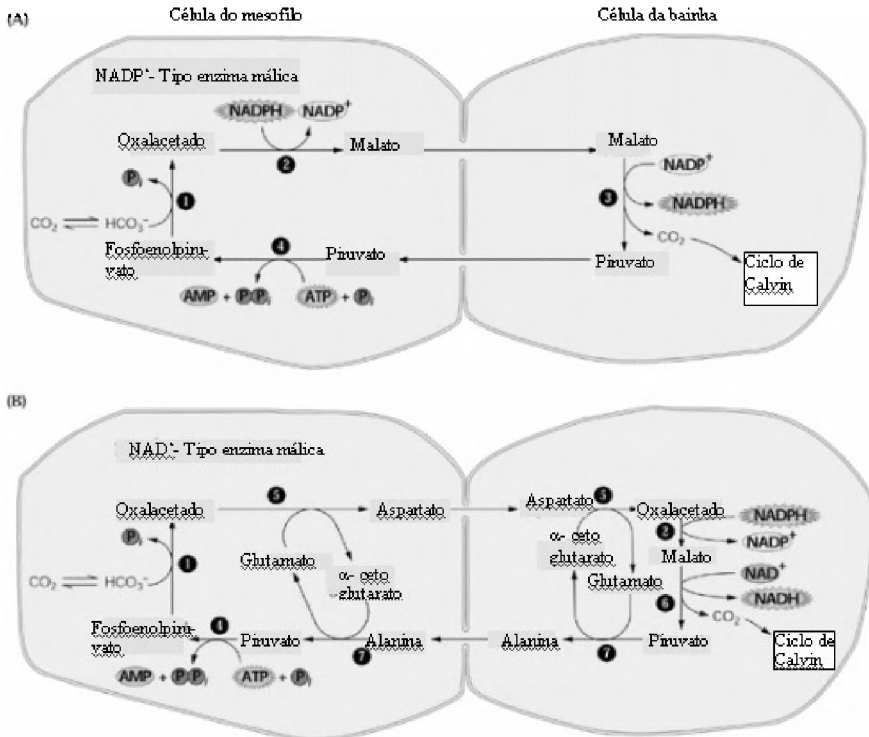
b) Descarboxilação Via Enzima Málica Dependente de NAD⁺ (EM-NAD⁺)

Nas plantas que utilizam a EM-NAD⁺, o AOA (ácido oxalacético) é produzido nas células do mesofilo via PEPcase e convertido na seqüência em aspartato, o qual é transportado até as células da bainha, transformando novamente em AOA com posterior redução a malato, onde é descarboxilado pela EM-NAD⁺, liberando o CO_2 e piruvato. O CO_2 é então incorporado ao ciclo de Calvin para geração de carboidrato. O piruvato formado por uma reação de transaminação é convertido em alanina que se difunde até o mesofilo via plasmodesma, onde é convertido em novamente em piruvato,

regerando em seguida o PEP(fosfoenolpiruvato), permitindo o reinício do ciclo, a partir da fixação do CO₂ (Figura 12b).

c) Descarboxilação via PEP-Carboxicnase

A rota é semelhante a anterior. As únicas diferenças são que o AOA presente na célula da bainha é descarboxilado a CO₂ e PEP pela enzima PEP-carboxicnase sendo o CO₂ produzido o substrato para fomentar o ciclo de Calvin. Uma vez que a operação do ciclo de Calvin nas células é idêntica à dos cloroplastos de plantas C₃, logo a estequiometria é a mesma, ou seja, são requeridos 3 ATP e 2 NADPH para cada mol de CO₂ fixado. Em plantas C₄, 2 ATP são requeridos a mais na conversão de piruvato a fosfoenolpiruvato nas células do mesofilo. Desta maneira, conclui-se que a via C₄ requer no total, 5 ATP e 2 NADPH por mol de CO₂ fixado (Figura 12c).



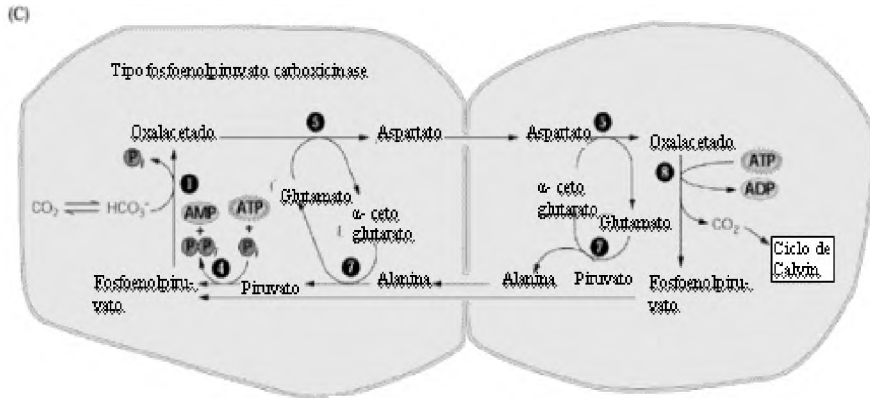


Figura 12: Variação da via C_4 : (A) enzima málica dependente de NADP^+ ; (B) enzima málica dependente de NAD^+ ; (C) fosfoenolpiruvato carboxiquinase. Fonte: Buchanan (2000)

6.3.3 PLANTAS CAM ou MAC (Metabolismo Ácido das Crassuláceas): em função das restrições hídricas do ambiente natural, as plantas MAC dividem o processo de incorporação de carbono de forma temporal, mas utilizando um mesmo tecido, o mesófilo foliar. Durante a noite, com os estômatos abertos, realizam a incorporação do CO_2 com o auxílio da PEP_{case} , acumulam ácidos orgânicos com quatro carbonos (ex. ácido málico) nos vacúolos celulares. Na presença do sol, durante o dia, com seus estômatos fechados, os ácidos acumulados são descarboxilados (fornecendo CO_2) participando assim do Ciclo de Calvin (**Figura 13**). Em condições de boa disponibilidade de água, estas plantas podem realizar a fixação do carbono durante o dia, semelhantemente às plantas C_3 .

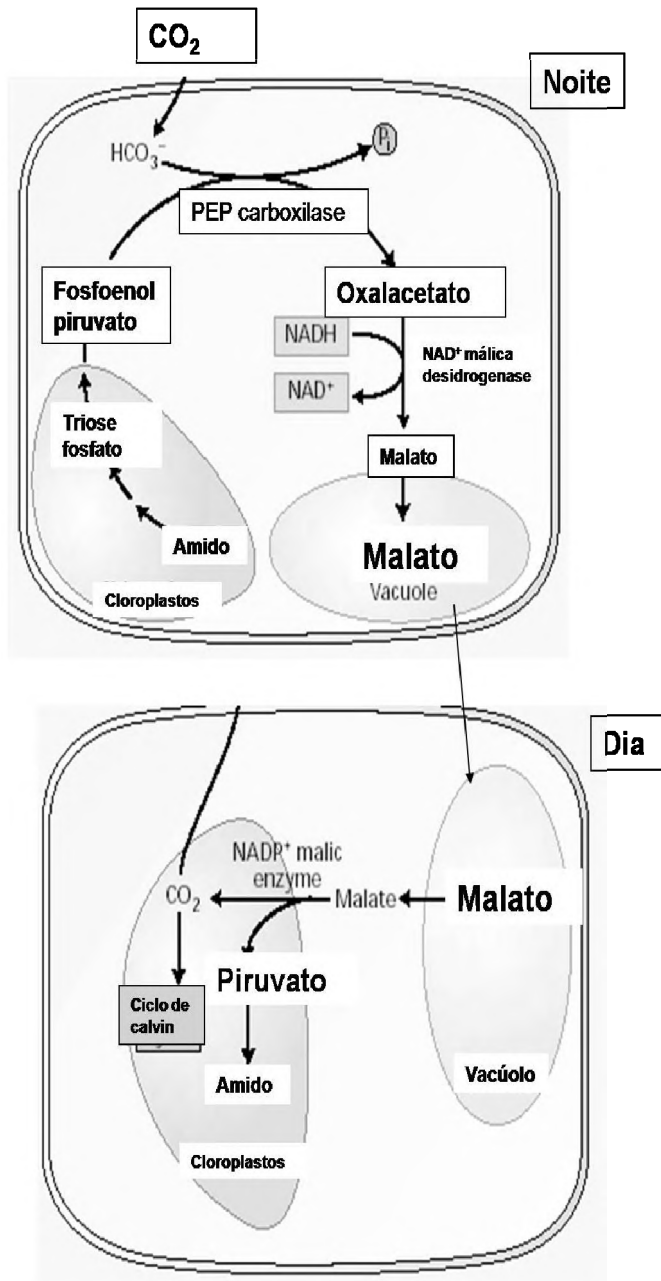


Figura 13: Fixação do CO_2 pela Plantas CAM (Metabolismo Ácido das Crassuláceas), separação temporal do processo de incorporação de CO_2 noturna pela PEP_{case} e realização do Ciclo de Calvin (Rubisco) diurna. Fonte: Buchanan (2000).

Nessas plantas, durante a noite, a abertura estomática permite que o CO_2 seja absorvido pelas células do mesofilo, onde no citoplasma, é imediatamente fixado pela PEPcase, formando ácido oxalacético (AOA). Este, por sua vez, é logo transformado em malato e, transportado ativamente até o vacúolo, permanecendo temporariamente armazenado. Durante o dia, os estômatos se fecham, como forma de prevenção à perda de água. O malato (MAL) retorna então ao citoplasma onde é descarboxilado, produzindo CO_2 e piruvato. Uma vez estando os estômatos fechados, o CO_2 não se perde para a atmosfera, acumulando-se até atingir um nível que possa ser refixado pela **Rubisco** no ciclo de Calvin. O amido formado serve então como substrato para que o ciclo tenha continuidade no dia seguinte.

Em condições climáticas mais amenas e boa disponibilidade de água, as plantas CAM comportam-se de maneira semelhante às C_3 , onde o CO_2 é fixado e reduzido pelo ciclo de Calvin durante o dia.

7. EXPORTAÇÃO E ARMAZENAMENTO DOS PRODUTOS FOTOSSINTÉTICOS

Os produtos das reações fotossintéticas, especificamente, do Ciclo de Calvin (3-PGald: 3 fosfogliceraldeído e o DHAP: diidroxiacetonafosfato) são trioses-P, podem ser armazenadas como Amido (amilose e amilopectina) no cloroplasto ou exportadas para o citosol onde serão convertidos em Sacarose (glicose + frutose) (**Figura 14**).

A sacarose é um importante carboidrato de reserva para as plantas (cana-de-açúcar, beterraba açucareira) e se constitui na mais importante forma de açúcar translocado através dos vasos do floema. A síntese de sacarose ocorre no citosol mediada por enzimas específicas (SFS – Sacarose Fosfato Sintase) e SF – Sacarose Fosfatase).

O amido (n glicose) é o carboidrato de reserva principal das plantas. Sua síntese ocorre nos cloroplastos e seu armazenamento ocorre nos amiloplastos. A ADP glicofosforilase e a amido sintase, são as enzimas principais neste processo. Os frutanos (glicose + (frutose)n): insulina e levanos) também são carboidratos de reserva (Poaceae e Asteraceae).

A Sacarose produzida no citosol pode ser armazenada no vacúolo, transportada via floema para drenos fisiológicos e utilizada na respiração celular. O amido pode ser armazenado no cloroplasto, desdobrado em glicose e esta hexose servir de síntese de sacarose no citosol ou utilizada na respiração celular.

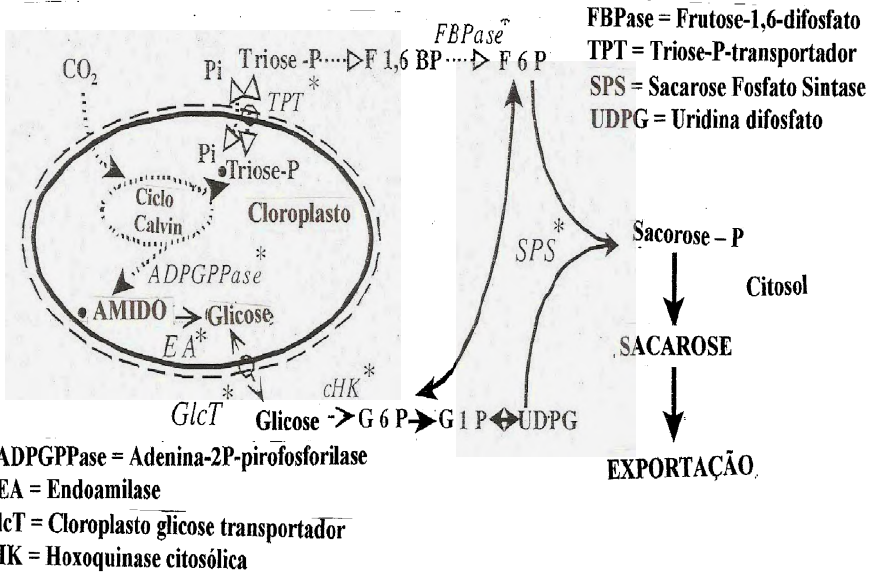


Figura 14: Geração de carboidratos (sacarose e amido) durante o processo fotossintético (Ciclo de Calvin) no cloroplasto e citosol.

8. FOTOSÍNTESE DO GLICOLATO OU FOTORRESPIRAÇÃO (FR)

O termo fotorrespiração significa que os tecidos fotossintéticos liberam CO_2 com maior intensidade na luz do que no escuro, considerando que o processo de respiração (glicólise, ciclo de Krebs e transporte de elétrons) ocorre tanto no período iluminado como no escuro.

Uma das diferenças básicas entre fotorrespiração e respiração refere-se ao efeito do O_2 sobre os dois processos. A respiração satura-se quando o O_2 atinge aproximadamente 2%, enquanto que a fotorrespiração não alcança a saturação numa atmosfera pura de O_2 . Pode-se conceituar a fotorrespiração (FR) como sendo, a liberação de CO_2 na presença da luz, funcional e metabolicamente ligado ao processo fotossintético. A FR é uma das características fisiológicas mais importantes utilizada para diferenciar as plantas C_3 das C_4 . Essa perda de carbono ocorre simultaneamente à fixação do CO_2 (Ciclo de Calvin) na presença da luz solar.

A FR difere da respiração aeróbica (respiração no escuro), principalmente, com relação ao efeito do oxigênio sobre os processos. O aumento da concentração de O_2 no meio a partir de 1 a 2%, a FR é progressivamente aumentada, em contraste valores acima de 2% de O_2 até, aproximadamente, 21% não provocam incrementos significativos no processo respiratório aeróbico.

O fenômeno se interpreta como uma inibição da fotossíntese pelo O_2 (Warburg, 1920). Esta inibição, denominada "Efeito Warburg" pode ser removida pelo aumento de CO_2 , sugerindo a existência de um processo competitivo com a fotossíntese.

O oxigênio pode causar três efeitos inibitórios sobre o processo fotossintético:

1. inibição da Rubisco, oxidando-a;
2. oxidação de clorofilas, lipídios das membranas e compostos intermediários dos fotossistemas, na fotoinibição (fotooxidação);
3. função oxigenase da Rubisco, onde a RUDP reage com o O_2 (fotorrespiração) ao invés de reagir com o CO_2 (carboxilação – Ciclo de Calvin).

A principal causa da existência do processo FR é a dupla função da enzima Rubisco (ribulose difosfato carboxilase/oxigenase), podendo a mesma atuar na carboxilação (em média 70%) e na oxigenação (em média 30%) da RUDP, dependendo do substrato disponível (CO_2 e/ou O_2). Toda vez que ocorre oxigenação da Rubisco ocorrerá FR. Estas duas funções atuam competitivamente, na presença da luz.

A taxa fotorrespiratória varia de 15 a 45% da fotossíntese bruta $\{FB = FL + (R + FR)\}$. A taxa de liberação de CO_2 fotorrespiratório, é cerca de três a oito vezes a taxa de CO_2 respirado aerobicamente, sofrendo acréscimos significativos na presença da luz, aumento de temperatura e presença de oxigênio. Em média 30% do complexo Rubisco, fotorrespira (oxigenação e liberação de CO_2) e, 70% fotossintetiza (carboxilação e incorporação de CO_2 – Ciclo de Calvin), em condições atmosféricas normais de 0,03% (300 ppm) de CO_2 e 21% de O_2 . Para cada molécula de RUDP oxigenada duas são carboxiladas, reduzindo em 33% o potencial de fixação de CO_2 . Somente 1,5 carbono é realmente incorporado, o que reduz em média 50% a fotossíntese potencial.

8.1 DINÂMICA DO PROCESSO FOTORRESPIRATÓRIO

A FR é um processo complexo que envolve três organelas celulares: cloroplasto, peroxissomo e a mitocôndria. Ocorrendo simultaneamente ao processo de fixação de CO_2 pelo Ciclo de Calvin. A FR afeta principalmente as plantas C_3 ,

devido à presença e localização no mesófilo foliar da enzima primária de carboxilação, a Rubisco que participa também desse processo.

O processo fotorrespiratório inicia-se com a ação da Rubisco sobre o O_2 , oxigenando a RUDP (cinco carbonos) produzindo uma molécula de PGA (três carbonos) e uma molécula de ácido glicólico (dois carbonos) que se transforma em Glicolato no cloroplasto, sendo este composto o principal substrato da fotorrespiração (**Figura 15**).

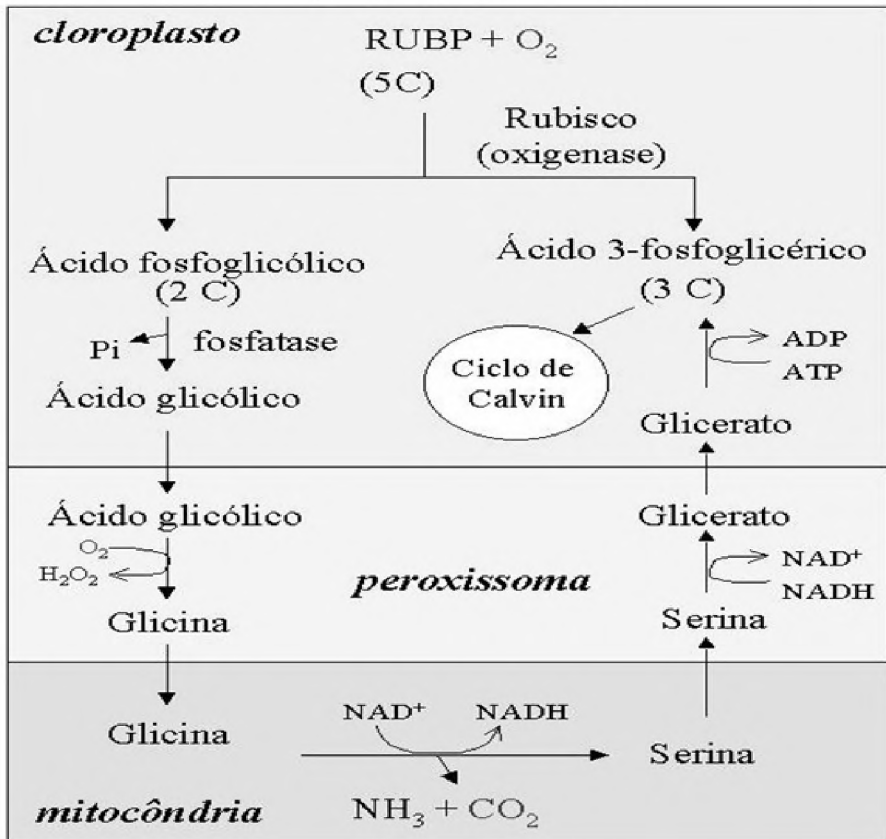
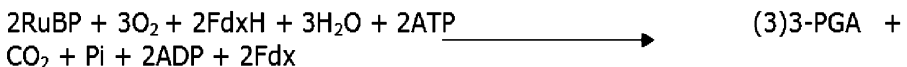


Figura 15: Sequências metabólicas mostrando o envolvimento do cloroplasto, peroxissomo e mitocôndria, no ciclo C₂ (ciclo oxidativo do carbono fotorrespiratório - fotorrespiração)

No peroxissomo o Glicolato é transformado em Glioxilato e depois em Glicina (dois carbonos). Na mitocôndria o conjunto de duas Glicinas (quatro carbonos), forma uma Serina (três carbonos) e libera-se uma molécula de CO_2 . Por sua vez a Serina em processo de retorno ao cloroplasto, via peroxissomo, recupera uma molécula de PGA. Para cada quatro carbonos (duas Glicinas) que participam da FR, três são recuperados na forma de PGA e um (1) é perdido na forma de CO_2 . Perda que afeta diretamente a produtividade líquida das plantas que realizam este processo.

Quando a concentração de CO_2 for baixa e alta de O_2 , a molécula de O_2 não só compete com o CO_2 , como pode substituí-lo. Como resultado, as duas moléculas de RuBP tornam-se oxigenadas formando duas moléculas de ácido fosfoglicólico ($2 \times 2\text{C} = 4\text{C}$) e duas moléculas de 3-PGA ($2 \times 3\text{C} = 6\text{C}$) ao invés de quatro, que normalmente seriam formadas na caboxilação.

O ácido fosfoglicólico (2-fosfoglicolato) por ação de uma fosfoglicolato fosfatase transforma-se em glicolato que se difunde até o peroxissomo onde é oxidado a ácido glioxílico (glioxilato). O glioxilato por ação de uma aminotransferase, produz duas moléculas de glicina que passam para a mitocôndria, onde se convertem em uma molécula de serina ($1 \times 3\text{C} = 3\text{C}$) com liberação de CO_2 . A serina passa para o peroxissomo onde é transaminada a ácido hidroxipirúvico (hidroxipiruvato), que é reduzido a ácido glicérico. O ácido glicérico se difunde até os cloroplastos onde é fosforilado formando o 3-PGA ($1 \times 3\text{C}$). Tanto o 3-PGA quanto aquelas duas moléculas de 2-fosfoglicolato formadas diretamente pela ação da Rubisco (no início do ciclo) servirão de substrato para o Ciclo de Calvin. Com o ciclo completo, a estequiometria fica assim estabelecida:



Percebe-se então, que duas das três moléculas de PGA resultam diretamente da ação da RuBP/oxigenase e, a formação de uma terceira molécula de 3-PGA é o resultado do metabolismo de duas moléculas do ácido fosfoglicólico, produzida na mesma reação.

8.2 POSSÍVEIS FUNÇÕES DA FOTORRESPIRAÇÃO

a) O ácido P – Glicólico. Ainda não se sabe a função específica deste composto no metabolismo vegetal, sendo por tanto uma perda de carbono, mas o ciclo do Glicolato – glicerato (ciclo C_2), recupera $\frac{3}{4}$ do carbono ciclado, com um PGA (três carbonos) e gerando um CO_2 .

b) Pode servir para síntese de aminoácido a partir da transaminação de Glicina e Serina. O ciclo de nitrogênio na FR representa a maior parte da incorporação de NH_3 em folhas, na maioria das plantas C_3 , em presença da luz.

c) Em condições de CO_2 (baixando) e O_2 (subindo) atmosférico, a atividade oxigenase da Rubisco é responsável pela recuperação de parte do carbono aprisionado pelo processo fotossintético.

d) Evita a fotoinibição em plantas C_3 , pois utiliza a energia luminosa quando produzida em excesso. Em dias de alta intensidade luminosa, associada a menor disponibilidade hídrica e fechamento estomático, a FR serve como dissipadora do excesso de ATP e $NADPH^+$ para a geração de CO_2 interno, mantendo assim a atividade da Rubisco e consumindo elementos oxidantes fortes como o H_2O_2 . Evita a foto-destruição oxidativa do sistema fotossintético pelo O_2 , ATP e $NADPH^+$, produzidos pela própria fotossíntese.

e) Serve como reciclagem dos gases O_2 , NH_3 e CO_3 .

f) A FR aumenta o ponto de compensação de CO_2 das plantas C_3 . A planta atinge o ponto de compensação de CO_2 , quando em determinada concentração de CO_2 atmosférico (ponto de compensação de CO_2) ou intensidade luminosa

(ponto de compensação luminoso ou de luz), a quantidade de CO_2 liberado pela respiração (R) e fotorrespiração (FR), se iguala a quantidade (volume) de CO_2 assimilado pela fotossíntese bruta (FB). Neste particular a (FL) fotossíntese líquida $\{FL = FB - (R + FR)\}$ é nula. O ponto de compensação das plantas C_3 e C_4 são, respectivamente, 20 a 100 $\text{mL CO}_2 \text{ L}^{-1}$ (20 a 25°C) considerado alto e, 0 a 5 $\text{mL CO}_2 \text{ L}^{-1}$ (30 a 35°C) considerado baixo.

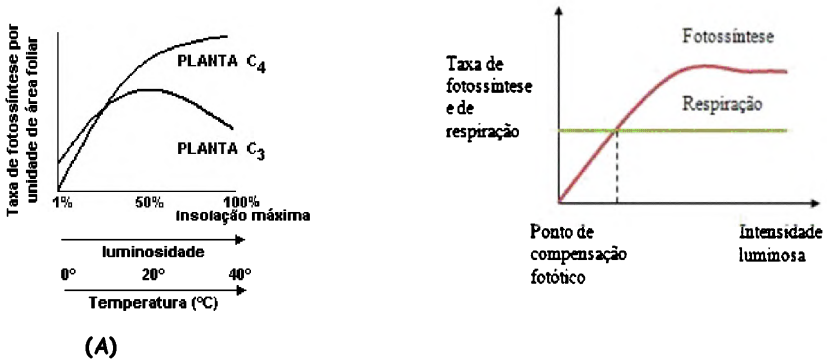


Figura 16: Ponto de compensação luminoso (A) em plantas C_3 e C_4 . Ponto de compensação fótoico (B) correlacionando fotossíntese e respiração.

8.3 PROCESSO FOTORRESPIRATÓRIO E AS PLANTAS C_4

Para as plantas C_4 a FR é praticamente não significativa em termos quantitativos. Praticamente não afeta negativamente o volume de CO_2 incorporado, como ocorre nas plantas C_3 . Logo, não interferindo na produtividade líquida de forma mensurável, mesmo a planta apresentando a enzima Rubisco, fundamental para a ocorrência deste processo. Algumas razões justificam esse comportamento diferenciado das plantas C_4 :

a) A PEP_{case} suporta maiores temperaturas em relação à Rubisco;

b) A Rubisco esta localizada na bainha vascular, um tecido mais interno em comparação ao mesófilo foliar;

c) A PEP_{case} apresenta alta afinidade ao CO_2 e esta localizada no mesófilo foliar, mais próximo da atmosfera;

d) A descarboxilação dos ácidos C_4 na bainha vascular, aumenta substancialmente a concentração interna de CO_2 . O que favorece a carboxilação da RUDP pela Rubisco;

e) A eficiente recaptura do CO_2 , fotorrespirado na bainha vascular, no mesófilo foliar pela PEP_{case} ;

f) A FR é praticamente não mensurável ($FR = 0$) nas plantas C_4 : ($FL = FB - R$), não aumentando o seu ponto de compensação;

g) As plantas C_4 são mais eficientes na assimilação do CO_2 atmosférico;

h) Essas plantas não saturam quando submetidas a altas intensidades luminosas e, possuem melhor eficiência na utilização da água;

i) Temperaturas elevadas e concentração de O_2 (2 – 60% de O_2), não afetam o ponto de compensação das plantas C_4 .

8.4. PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM A FOTORRESPIRAÇÃO

Luz: a intensidade luminosa aumenta a taxa de FR, principalmente, em plantas C_3 . Este fato concorre para redução da fotossíntese líquida (produtividade);

b) Temperatura: altas temperaturas promovem o aumento da FR, pois ocorre redução na solubilidade dos gases, sendo que o CO_2 é mais afetado que o O_2 , também se verifica efeito no comportamento da enzima Rubisco, aumentando sua afinidade em relação ao O_2 . Temperaturas baixas diminuem a relação O_2/CO_2 dissolvido, reduzindo a FR;

c) Oxigênio: concentrações superiores a 2% de O₂, promovem o aumento progressivo da FR e, abaixo deste valor a FR é praticamente nula;

d) Gás carbônico: concentrações de CO₂ atmosférico (\leq a 1%) contribuem para o aumento da carboxilação e, conseqüente redução na oxigenação da Rubisco e menor taxa de FR.

8.5 SIGNIFICADO FISIOLÓGICO DA FOTORRESPIRAÇÃO

Não estar ainda bem estabelecido o significado fisiológico da FR, principalmente, nas plantas C₃. Plantas desta classe crescem de forma satisfatória e sem apresentar nenhum efeito deletério em ambientes atmosférico (enriquecidos de CO₂ e/ou empobrecidos de O₂), fatores que inibem ou reduzem drasticamente a FR.

Produtos como glicina e serina, produzidos durante o processo fotorrespiratório, podem ser formados por outras vias metabólicas. Fato interessante é o efeito de dissipação de energia (ATP e NADPH⁺) e a proteção dos fotossistemas, em condições de baixa disponibilidade de gás carbônico, alta irradiância e disponibilidade de água reduzida, realizada pela FR.

Pesquisas e estudos apresentam a real possibilidade de através de hibridação de espécies, converterem plantas C₃ em C₄, produzir híbridos interespecíficos (ex: Atriplex). Evidencias indicam que a razão carboxilase/oxigenase da Rubisco não é imutável, havendo possibilidade de manipulação da estrutura protéica da enzima, por meio de mutação ou engenharia genética, visando reduzir a afinidade da enzima em relação ao O₂ e/ou aumentar essa afinidade para com o CO₂. A atividade e o efeito do substrato O₂ sobre a carboxilação é inversamente proporcional ao coeficiente de dissociação (Km) CO₂, ou seja, quanto maior o valor do Km

menor a afinidade para com o CO_2 , com maior atividade competitiva do O_2 sobre a carboxilação e, conseqüentemente maior a taxa de FR. Em contra partida, valores baixos de K_m (CO_2), reduzem a atividade e efeito competitivo do O_2 sobre a carboxilação, concorrendo para uma queda na liberação de CO_2 fotorrespirado. Sabe-se que o K_m da Rubisco ($\cong 20 \mu \text{MCO}_2$) considerado alto e, da PEP_{case} ($\cong 5 \mu \text{MCO}_2$), situação que confere às plantas C_4 , vantagem na fixação do carbono, menor ponto de compensação e maior produtividade, em relação às plantas C_3 .

Considerando a fotorrespiração no contexto da produtividade de biomassa, observa-se que do total de CO_2 fotossintético absorvido pela planta, cerca de 18 a 27% em média do carbono é perdido na forma de CO_2 , sendo este um dos principais fatores de redução na produtividade de biomassa nas plantas C_3 . Em alguns casos, essa perda pode chegar a 50%. Ao contrário do que possa imaginar, a fotorrespiração apresenta-se como um mecanismo eficiente para as plantas dissiparem energia na forma de calor gerado na etapa fotoquímica, sobretudo sob altas intensidades de radiação, onde os estômatos encontram-se fechados, no sentido de minimizar as perdas de água por transpiração. Esta função, acredita-se ser importante para impedir possíveis danos no aparelho fotossintético.

Pode-se dizer ainda, que a fotorrespiração reflete a origem evolucionária da Rubisco, sobretudo nos tempos modernos, devido as baixas razões entre CO_2 e O_2 no ar atmosférico que conduzem a fotorrespiração, sem nenhuma outra função, senão a recuperação parcial do carbono presente no 2-fosfoglicolato. Existem evidências recentes em plantas transgênicas que a fotorrespiração em plantas C_3 protege os cloroplastos da fotoxidação e da fotoinibição.

9. FISILOGIA COMPARADA DE PLANTAS C₃, C₄ E CAM

As plantas C₃ diferem anatomicamente das plantas C₄, estas apresentam o mesófilo foliar (parênquima paliçádico e parênquima lacunoso) com cloroplastos, já as plantas C₄ possuem, além do mesófilo foliar, a bainha vascular (Síndrome de Kranz) com cloroplasto. As plantas C₄ separam a fotossíntese de forma espacial (Figura 24). As plantas CAM apresentam igualmente as C₃, mesófilo com células providas de grandes vacúolos, neste caso o processo fotossintético é dividido de forma temporal (dia e noite).

Intensidades intermediária de luz (600 a 800 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) saturam as plantas C₃, enquanto que valores elevados (2000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) não saturam as plantas C₄. A eficiência quântica ($\mu\text{mol quanta/mol CO}_2$) das C₃ fica em torno de 18,9 (30°C) e 15,4 (20°C). As plantas C₄ a 20 ou 30°C como gramíneas e dicotiledôneas, possuem valores de 15,9 e 17,5, respectivamente. De maneira geral as C₄ são mais eficientes em termos quânticos.

No processo de carboxilação (fixação de CO₂) temos grandes diferenças bioquímicas: as C₃ possuem como aceptor primário do gás carbônico atmosférico um açúcar com cinco átomos de carbono, a ribulose 1,5 – bifosfato e a enzima de carboxilação é a Rubisco, sendo o ácido 3-fosfoglicérico (PGA), formado por três átomos de carbono, o primeiro composto estável. Nas plantas C₄ o aceptor é um composto de três carbonos, o fosfoenolpiruvato (PEP) e a enzima passa a ser a PEP_{case'}, o ácido oxaloacético (AOA) com quatro carbonos, é o primeiro composto desta via de incorporação de carbono. As enzimas envolvidas na carboxilação possuem características específicas que servem para diferenciá-las **(Tabela 4)**.

As plantas CAM durante o dia, com disponibilidade de água, utilizam a Rubisco e a noite a PEP_{case'} para a fixação do

9. FISILOGIA COMPARADA DE PLANTAS C₃, C₄ E CAM

As plantas C₃ diferem anatomicamente das plantas C₄, estas apresentam o mesófilo foliar (parênquima paliçádico e parênquima lacunoso) com cloroplastos, já as plantas C₄ possuem, além do mesófilo foliar, a bainha vascular (Síndrome de Kranz) com cloroplasto. As plantas C₄ separam a fotossíntese de forma espacial (Figura 24). As plantas CAM apresentam igualmente as C₃, mesófilo com células providas de grandes vacúolos, neste caso o processo fotossintético é dividido de forma temporal (dia e noite).

Intensidades intermediária de luz (600 a 800 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) saturam as plantas C₃, enquanto que valores elevados (2000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) não saturam as plantas C₄. A eficiência quântica ($\mu\text{mol quanta/mol CO}_2$) das C₃ fica em torno de 18,9 (30°C) e 15,4 (20°C). As plantas C₄ a 20 ou 30°C como gramíneas e dicotiledôneas, possuem valores de 15,9 e 17,5, respectivamente. De maneira geral as C₄ são mais eficientes em termos quânticos.

No processo de carboxilação (fixação de CO₂) temos grandes diferenças bioquímicas: as C₃ possuem como acceptor primário do gás carbônico atmosférico um açúcar com cinco átomos de carbono, a ribulose 1,5 – bifosfato e a enzima de carboxilação é a Rubisco, sendo o ácido 3-fosfoglicérico (PGA), formado por três átomos de carbono, o primeiro composto estável. Nas plantas C₄ o acceptor é um composto de três carbonos, o fosfoenolpiruvato (PEP) e a enzima passa a ser a PEP_{case'}, o ácido oxaloacético (AOA) com quatro carbonos, é o primeiro composto desta via de incorporação de carbono. As enzimas envolvidas na carboxilação possuem características específicas que servem para diferenciá-las **(Tabela 4)**.

As plantas CAM durante o dia, com disponibilidade de água, utilizam a Rubisco e a noite a PEP_{case'} para a fixação do

CO_2 . Em condições de restrição hídrica, elas incorporam o CO_2 à noite pela via PEP_{case} e, durante o dia efetuam a descarboxilação dos ácidos C_4 acumulados nos vacúolos, suprindo assim o Ciclo de Calvin. Nesta condição os estômatos permanecem praticamente fechados na presença da luz (dia).

A Rubisco nas plantas C_3 está localizada nos cloroplasto do mesófilo foliar. A PEP_{case} das plantas C_4 fica no citoplasma das células do mesófilo, a Rubisco se encontra nos cloroplastos das células da bainha vascular. A Rubisco utiliza como substrato para a carboxilação o CO_2 , enquanto que a PEP_{case} carboxila o HCO_3^- . A temperatura é um dos fatores que influencia bastante o processo fotossintético, possuindo valores considerados ótimos para cada classe de plantas: 15 a 25°C (plantas C_3); 30 a 45°C (plantas C_4) e $\approx 35^\circ\text{C}$ (plantas CAM).

Tabela 4: Características diferenciadoras entre a PEP_{case} e a Rubisco.

Característica	PEP_{case}	Rubisco
Localização	Citoplasma das células do mesófilo foliar	Cloroplasto das células do mesófilo foliar (C_3) e bainha vascular (C_4)
Substrato	HCO_3^-	CO_2
Km (atmosfera com 250 $\mu\text{L L}^{-1}$ de CO_2)	Suficiente para a PEP_{case}	Insuficiente para a Rubisco
Consumo de nitrogênio para a síntese	Em plantas C_4 10%	10 - 25% (C_4) > 50% (C_3)

A fotorrespiração é um dos grandes diferenciadores entre as plantas, principalmente, entre as C_3 e as C_4 . As C_3 apresentam de maneira significativa este processo, devido à dupla função da Rubisco de carboxilação e oxigenação da RUDP, chegando a representar em média 30% da fotossíntese líquida. As plantas C_4 praticamente não apresentam esse processo, em função de vários fatores dentre eles à localização na bainha vascular da enzima Rubisco. O ponto de compensação/ CO_2 , muito influenciado pela FR, das plantas C_3 é considerado elevado (20 a 100 $\mu\text{LCO}_2/\text{L}$), o que não se observa nas plantas C_4 (0 a 5 $\mu\text{LCO}_2/\text{L}$). As plantas CAM se comportam de forma intermediária.

A produção de matéria seca envolve sempre consumo e perda de água e de CO_2 pelas plantas. As C_3 possuem uma menor eficiência no uso de água (E.U.A) de 1 a 3 g CO_2 kg H_2O^{-1} em relação as C_4 com 2 a 5 g CO_2 kg H_2O^{-1} transpirada. A quantidade de moles de água transpirada pelas C_4 é bem menor que a das C_3 , para assimilar a mesma quantidade de moles de CO_2 . As plantas C_4 utilizam e economizam melhor a água em relação as C_3 , em virtude de sua anatomia foliar e processo de fixação de CO_2 . As CAM necessitam de 10 a 40 g CO_2 kg H_2O^{-1} para tal processo. Com relação à eficiência no uso de nitrogênio (E.U.N), as C_4 são menos exigentes em nitrogênio para a síntese protéica em comparação as C_3 , sendo portanto mais eficientes.

As C_4 são plantas que no geral crescem mais rápido (4 a 5 gms $\text{dm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) que as C_3 (0,5 a 2 gms $\text{dm}^{-2} \text{dia}^{-1}$), já as CAM possuem um crescimento muito lento (0,015 a 0,02 gms $\text{dm}^{-2} \text{dia}^{-1}$).

A capacidade fotossintética líquida $\{FL = FB - (FR + R)\}$ das C_4 (25 - 40 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), geralmente, é superior ao alcançado pelas C_3 (15 - 25 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). As plantas CAM (2,5 - 7,6 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) possuem as menores taxas. A FR dentre outros fatores é responsável por esse comportamento diferenciado das C_4 em relação às C_3 .

Quadro 2: Diferentes características anatômicas, bioquímicas, fisiológicas e ecofisiológicas entre plantas C_3 , C_4 e CAM

Nº	CARACTERÍSTICA	CLASSES DE PLANTAS		
		C_3	C_4	MAC (CAM)
01	ANATOMIA FOLIAR	Mesófilo Foliar (MF), ausência de Bainha Vascular, com cloroplasto - Parenquimático.	Mesófilo Foliar, presença de Bainha Vascular (BV), com cloroplasto (Anatomia Kranz).	Mesófilo Foliar, ausência de Bainha Vascular, células com grandes vacúolos.
02	CLOROPLASTOS	Granal	Mesófilo granal e Bainha Vascular granal ou agranal.	Granal
03	CLOROFILA a / b	Cerca de 3 : 1	Cerca de 4 : 1	$\leq 3 : 1$

04	RELAÇÃO CO ₂ : ATP : NADPH ⁺	1 : 3 : 2	1 : 5 : 2	Na luz 1 : 3 : 2 No escuro 1 : 5 : 2
05	SATURAÇÃO DE LUZ DA FOTOSSÍNTESE	Há intensidade intermediárias ~1/3 (50 - 150 Wm ⁻²) (500 - 1000 μmol m ² s ⁻¹) (600 a 800 mmol quanta m ⁻² s ⁻¹)	Não satura a altas intensidades (+500 Wm ⁻²) (2000 mmol quanta m ⁻² s ⁻¹)	Nas intensidades intermediárias e altas. Inferior às plantas C ₄
06	EFICIÊNCIA QUÂNTICA (mol quanta/mol CO ₂)	30°C : 18,9 20°C: 15,4	20 ou 30°C gramíneas = 15,9 dicotiledôneas = 17,5	Assimilação de CO ₂ Noturna
07	ACEPTOR PRIMÁRIO DE CO ₂ atm.	Ribulose 1,5 difosfato (RuDP)	Fosfoenolpiruvato (PEP)	Na luz: RuDP No escuro: PEP
08	PRIMEIRO PRODUTO ESTÁVEL DA FOTOSSÍNTESE	Ácidos C ₃ Ácido 3 - fosfoglicérico (PGA)	Ácidos C ₄ - (AOA) (Malato ou Aspartato)	PGA à luz Malato no escuro
09	ENZIMA PRIMÁRIA DE CARBOXILAÇÃO	RuDP carboxilase/oxigenase Rubisco * Carboxidismutase	PEP carboxilase (PEPcase)	Rubisco na luz PEPcase no escuro
10	Km DA ENZIMA DE CARBOXILAÇÃO	Rubisco (≈20 μ MCO ₂) 20 mM CO ₂	PEPcase (≈5 μ MCO ₂) 100 a 160 mM HCO ₃ ⁻	Rubisco: luz PEPcase: escuro
11	LOCALIZAÇÃO DA ENZIMA DE CARBOXILAÇÃO	Rubisco - cloroplasto (MF)	PEPcase - citoplasma (MF) Rubisco - cloroplasto (BV)	Rubisco /cloroplasto PEPcase /citoplasma (MF)
12	SUBSTRATO DA CARBOXILAÇÃO	CO ₂	HCO ₃ ⁻	CO ₂ : luz HCO ₃ ⁻ : escuro
13	TEMPERATURA ÓTIMA/ENZIMA	Rubisco: 20 - 25°C	PEPcase: 30 - 35°C	Sem referência
14	TEMPERATURA ÓTIMA PARA FOTOSSÍNTESE	20 - 35° C	30 - 45° C	30 - 45° C
15	ABERTURA ESTOMÁTICA NA PRESENÇA DA LUZ	Grande (fotoativas)	Pequena a média (fotoativas)	Pequena ou nula (não fotoativas)
16	EFEITO DEPRESSIVO DO OXIGÊNIO (21%) NA FOTOSSÍNTESE	Forte inibição na presença da luz	Sem efeito	Forte inibição na presença da luz
17	EFEITO DE ALTAS TEMPERATURAS	Aumento do processo fotorrespiratório	Não há aumento	Não há aumento

18	VELOCIDADE RELATIVA DA FOTORRESPIRAÇÃO	3 a 5 vezes MAIS que a respiração no escuro	10 vezes MENOR que a respiração no escuro	Difícil de determinar
19	LIBERAÇÃO DE CO ₂ NA LUZ (FOTORRESPIRAÇÃO APARENTE)	Sim; presente em torno de 25 a 30% do valor da fotossíntese	Não mensurável	Não mensurável, difícil determinar
20	PONTO DE COMPENSAÇÃO DE CO ₂	50 - 150 ppm (ALTO) 30-70 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ 20 - 100 $\mu\text{LCO}_2 \text{ L}^{-1}$	0 - 10 ppm (BAIXO) 0 -10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ 0 - 10 $\mu\text{LCO}_2 \text{ L}^{-1}$	Na luz: 0 - 200 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ No escuro: < 5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$
21	PONTO DE COMPENSAÇÃO LUMÍNICO (RFA) 20° C - 340 ppmCO ₂	6 - 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	4 - 8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Sem referência
22	CONSUMO DE H ₂ O PARA PRODUÇÃO DE MATÉRIA SECA	450 - 1000 moles de H ₂ O transpirada/mol de CO ₂ assimilado	200 - 350 moles de H ₂ O transpirada/mol de CO ₂ assimilado	18 - 125 moles de H ₂ O transpirada/mol de CO ₂ assimilado
23	EFICIÊNCIA NO USO DE ÁGUA (EUA)	1 a 3 g CO ₂ Kg H ₂ O ⁻¹	2 a 5 g CO ₂ Kg H ₂ O ⁻¹	10 a 40 g CO ₂ Kg H ₂ O ⁻¹
24	N NA FOLHA PARA ATINGIR FOTOSÍNTESE MÁXIMA	6,5 - 7,5% peso seco	2,0 - 4,5% peso seco	Sem referência
25	REQUERIMENTO DE Na ⁺ COMO MICRONUTRIENTE	Não	Sim	Sim
26	EFICIÊNCIA NO USO DE NITROGÊNIO (E.U.N.)	Rubisco > 50%	Rubisco: 25% PEPcase: 10%	Rubisco: 25% PEPcase: 10%
27	VELOCIDADE MÁXIMA DE CRESCIMENTO gms dm ⁻² dia ⁻¹	0,5 - 2,0	4,0 - 5,0	0,015 - 0,02
28	CAPACIDADE FOTOSINTÉTICA LÍQUIDA FL = [FB - (FR+R)]	Leve e alta 15 - 40 mg CO ₂ dm ⁻² hr ⁻¹ 15 - 25 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Alta e muito alta 60 - 100 mg CO ₂ dm ⁻² hr ⁻¹ 25 - 40 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Na luz leve No escuro média 2,5 - 7,6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
29	REDISTRIBUIÇÃO DOS PRODUTOS DE ASSIMILAÇÃO	Lenta (MF)	Rápida (BV)	Variável
30	PRODUÇÃO DE MATÉRIA SECA	22 ± 3,3 ton ha. ⁻¹ ano ⁻¹ (média) 0,2 a 0,4 ton ha. ⁻¹ dia ⁻¹ (leguminosas)	38 ± 16,9 ton ha. ⁻¹ ano ⁻¹ (alta) 0,5 ton ha. ⁻¹ dia ⁻¹ (cereais)	Pouco conhecida, menor que C ₃ (baixa)

31	OCORRÊNCIA E EXEMPLOS	Clima: temperado, equatorial e tropical. Arroz, trigo, cebola, leguminosas, aveia, cevada e tabaco. Todas Gimnospermas, Briófitas, Algas, maioria das Pteridófitas e 285.000 espécies de Angiospermas.	Clima: tropical, subtropical, semi-árido e desértico. Milho, sorgo, cana-de-açúcar e Atriplex. Maioria das Monocotiledôneas (gramíneas e ciperáceas), <i>Cyperus rotundus</i> , <i>Euphorbia heterophylla</i> , 300 espécies de Dicotiledôneas.	Clima: desértico, semi-árido. Crassuláceas, Cactáceas, Bromeliácea, Agavácea, Liliáceas Euforbiáceas e Orchidáceas). Abacaxi e sisal.
----	-----------------------	--	---	---

10. PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM O PROCESSO FOTOSSINTÉTICO

A atividade fotossintética de folhas intactas ou mesmo de plantas é um processo integral que depende de inúmeras reações bioquímicas.

Fatores ambientais como luz, temperatura, gases e água podem afetar a fotossíntese em diferentes níveis. Por outro lado, em nível de planta, a anatomia foliar deve ser considerada pelo fato de ser altamente especializada no processo de absorção de luz, além das propriedades das células do mesófilo (parênquimas paliçádico e esponjoso) permitirem uma absorção uniforme de luz pela folha. Em adição, outros fatores relacionados às folhas como movimentos de cloroplastos bem como a arquitetura, também afetam de forma substancial a absorção de luz e, evidentemente a fotossíntese. Inúmeras propriedades do aparato fotossintético mudam de acordo com a disponibilidade de luz, incluindo o ponto de compensação de luz, o qual é maior nas folhas de sol em relação às de sombra.

a) Luz: é um fator primordial para o processo fotossintético, pois dela depende a conversão da energia luminosa química. A luz deve ser analisada segundo três aspectos:

1) Intensidade: é avaliada pela irradiância que, é o fluxo radiante interceptado por unidade de área. Na fase linear, a fotossíntese aumentar até que outro fator se torne limitante que não seja a luz. A saturação lumínica de uma folha é

rapidamente atingida, principalmente, nas folhas mais externas e bem iluminadas. A folha satura mais rapidamente em relação à planta inteira. Pode-se verificar a fotoinibição crônica quando a exposição ao excesso de luz é alta, com redução na fotossíntese máxima. A fotoinibição dinâmica ocorre quando a exposição ao excesso de luz moderado, sem queda na fotossíntese máxima. Todavia, a saturação lumínica de uma planta (C_3 e C_4), geralmente é atingida nas fases iniciais da cultura. A energia incidente é absorvida pelas folhas em todos os níveis: folhas externas maiores absorção e as internas menores. As folhas de sombra saturam a intensidades intermediárias de luz e possuem também, menor fotossíntese máxima. Como as folhas se adaptam durante o crescimento ou de diferenciação, folhas ou plantas desenvolvidas à sombra freqüentemente morrem quando levadas a pleno sol. Este aspecto é importante quando se realiza podas drásticas, o que pode levar a queima das folhas mais internas, anteriormente protegidas pela folhagem externa. Altas intensidades luminosas provocam a solarização ou fotooxidação, que é um processo anormal de oxidação, não devendo ser confundida com a respiração especialmente com a fotorrespiração. Neste particular, os carotenóides possuem importante papel contra a solarização sobre as moléculas de clorofila.

2) Qualidade espectral da luz: as diferentes radiações (400 – 700 nm) não são igualmente eficientes na fotossíntese ($E = hv/\lambda$). O processo fotossintético possui dois picos principais: 450 nm (azul) e 655 nm (vermelha). Geralmente, as maiores taxas fotossintéticas são atingidas nas zonas de máxima absorção de luz das clorofilas e carotenóides. As plantas mais altas absorvem mais luz vermelha e azul, transmitindo a verde com menor qualidade energética e intensidade, para as plantas inferiores.

3) Duração do período luminoso: de maneira geral as plantas são capazes de realizar fotossíntese durante longos

períodos de luz sem declínio aparente. Uma planta fotossintetiza mais, no decorrer de um dia, se estiver exposta a uma luz de intensidade favorável durante 10 ou 12 horas, do que quando condições adequadas de iluminação prevalecem apenas durante 4 ou 5 horas.

Tabela 5: Diferenças entre folhas de sol e de sombra.

Característica	Folhas de sol	Folhas de sombra
ASPECTOS QUÍMICOS		
Massa seca	+	-
Conteúdo de água no tecido	-	+
Concentração do suco celular	+	-
Amido	+	-
Celulose	-	+
Lignina	+	-
Lipídios	+	-
Ácidos	+	-
Antocianinas e flavonóides	+	-
Cinzas	+	-
Relação $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$	+	-
Relação clorofila a : b	+ (1 : 4)	- (< 1 : 3)
Conteúdo de clorofila por plastídeo	-	+
Clorofila a FS I (P_{700})	+	-
Conteúdo de P_{700} /citocromo f, ferredoxina ou plastoquinona	-	+
Complexo de pigmentos do FS II	-	+
Relação clorofilas/ xantofilas	-	+
Relação luteína/violaxantina	+	-
ASPECTOS FUNCIONAIS		
Atividade da Rubisco	+	-
Atividade da glicolato oxidase	+	-
Capacidade fotossintética	+	-
Intensidade respiratória	+	-
Intensidade fotorrespiratória	+	-
Transpiração	+	-

Concentração de CO_2 : sendo o principal elemento necessário para a carboxilação, podendo com seu aumento incrementar a fotossíntese e reduzir a FR. O perigo nesse aumento, reside no efeito tóxico de CO_2 em elevadas concentrações (³ 1%): causando o fechamento estomático ou efeito fitotóxico. De modo geral durante períodos relativamente curtos, quando se aumenta o CO_2 atmosférico, aumenta-se também a taxa fotossintética, até que outro fator como, por exemplo, a luz, se torne limitante.

a) Temperatura: um dos fatores mais importantes, pois influencia em vários aspectos e processos fisiológicos e bioquímicos ao mesmo tempo. Em termos de valores extremos temos uma faixa de -6°C a 58°C . Para alguns grupos pode-se apresentar: -6°C (coníferas); $T_{\min} = 5^\circ\text{C}$ e $T_{\max} = 15$ a 35°C para as tropicais, 75°C algas naturais das nascentes termais e 10° a 35°C para temperadas. A temperatura influencia diretamente as reações bioquímicas, valores entre 30 e 40°C proporcionam um ótimo de rendimento. A temperatura ótima é aquela em que se realiza a fotossíntese mais intensamente durante um longo período de tempo. Quanto mais alta a temperatura, mais rápido se inicia o declínio da taxa fotossintética, em função da inativação das enzimas (50°C).

b) Água: a fotossíntese utiliza menos que 1% de água absorvida pela planta, para a realização das etapas fotoquímica e bioquímica. A falta de água conduz a: redução na capacidade difusiva dos estômatos, devido ao fechamento estomático com conseqüente queda na taxa fotossintética; decréscimo no grau de hidratação dos cloroplastos, afetando a atuação enzimática. A deficiência de água aumenta a possibilidade de ocorrência da fotoinibição, devido ao aumento da temperatura foliar.

c) Oxigênio: a concentração normal próximo dos órgãos fotossintetizantes é em torno de 21%. Essa concentração é

suficiente para que as reações fotossintéticas tenham uma taxa mais lenta do que se verifica a concentrações mais baixas de O_2 . O oxigênio leva a enzima Rubisco a oxigenar a RUDP, causando a FR, que reduz drasticamente a incorporação de carbono (fotossíntese líquida), principalmente, nas plantas C_3 .

d) Fatores internos da própria planta: 1) teor de clorofila: parece não existir relação proporcional entre o teor de clorofila das folhas e sua capacidade fotossintética. Apenas quando a deficiência é muito severa (clorose); 2) idade da folha: a capacidade fotossintética aumenta até a maturidade, a partir deste ponto declina fortemente com a idade; 3) hidratação do protoplasma: necessário para o bom funcionamento enzimático, movimentação e atividade do protoplasma; 4) estrutura e arquitetura foliar: a extensão do espaço intercelular, a proporção do parênquima paliçádico e lacunoso, o tamanho, posição e estrutura dos estômatos, a espessura da cutícula e epiderme, a distribuição e eficiência dos vasos vasculares, exercem efeitos significativos na eficiência fotossintética entre as diferentes classes de plantas. A arquitetura foliar refere-se à disposição e ângulo de inclinação que as folhas fazem com o solo. Os efeitos da arquitetura influem na absorção de CO_2 , intensidade luminosa que penetra na cultura, autosombreamento, manutenção da turgidez, translocação de solutos orgânicos e inorgânicos. Aspectos morfológicos e fisiológicos da interceptação da luz: a) propriedades óticas das folhas: brilho, transparência (radiação transmitida e refletida); b) organização espacial das folhas: densidade de cobertura ou índice de área foliar (IAF); c) distribuição entre as folhas: horizontal ou vertical. Também influenciam em uma maior ou menor eficiência fotossintética.

e) Fertilidade do solo: deficiências de nitrogênio e magnésio (constituintes da molécula de clorofila) ou ferro (ferrodoxina), fósforo (ATP), manganês e cloro, afetam negativamente a eficiência dos processos fotossintéticos, em plantas sob condições de estresse ou deficiência nutricional.

f) Fungicidas e inseticidas: as aplicações de defensivos agrícolas podem provocar entupimento dos poros estomáticos e, levar a uma menor taxa de difusão de CO_2 para o interior da planta, com também afetar a taxa de transpiração foliar.

11. PRODUTIVIDADE VEGETAL

O termo produtividade refere-se ao incremento em biomassa, que é a matéria seca contida em um órgão, organismo ou população. Produtividade primária de um sistema ecológico é definida como a taxa na qual a energia radiante é convertida, pela atividade fotossintética e quimiossintética de organismos produtores (na maior parte, plantas verdes), em substâncias orgânicas, seja de um sistema ecológico, de uma comunidade ou de qualquer parte deles. Vários são os fatores que interferem na produtividade de uma planta: ambientais, genéticos, nutricionais, manejo da água, sistema de cultivo, controle de pragas e doenças, tecnológicos, fisiológicos, bioquímicos, anatômicos e morfológicos (**Figura 17**).

A produtividade primária bruta, também chamada de "fotossíntese total ou bruta" ou "assimilação total", é a taxa global de fotossíntese, incluindo a matéria orgânica usada na respiração durante o período de medição.

A taxa de armazenamento de matéria orgânica nos tecidos vegetais, expresso relativamente ao uso respiratório pelas plantas durante o período de medição, é definida como produtividade primária líquida, designada também de "fotossíntese aparente" ou "assimilação líquida".

A produtividade líquida da comunidade é a taxa de armazenamento de matéria orgânica não utilizada pelos heterótrofos (ou seja, a produção primária líquida menos o consumo heterotrófico) durante o período em consideração, geralmente a estação de crescimento, ou um ano.

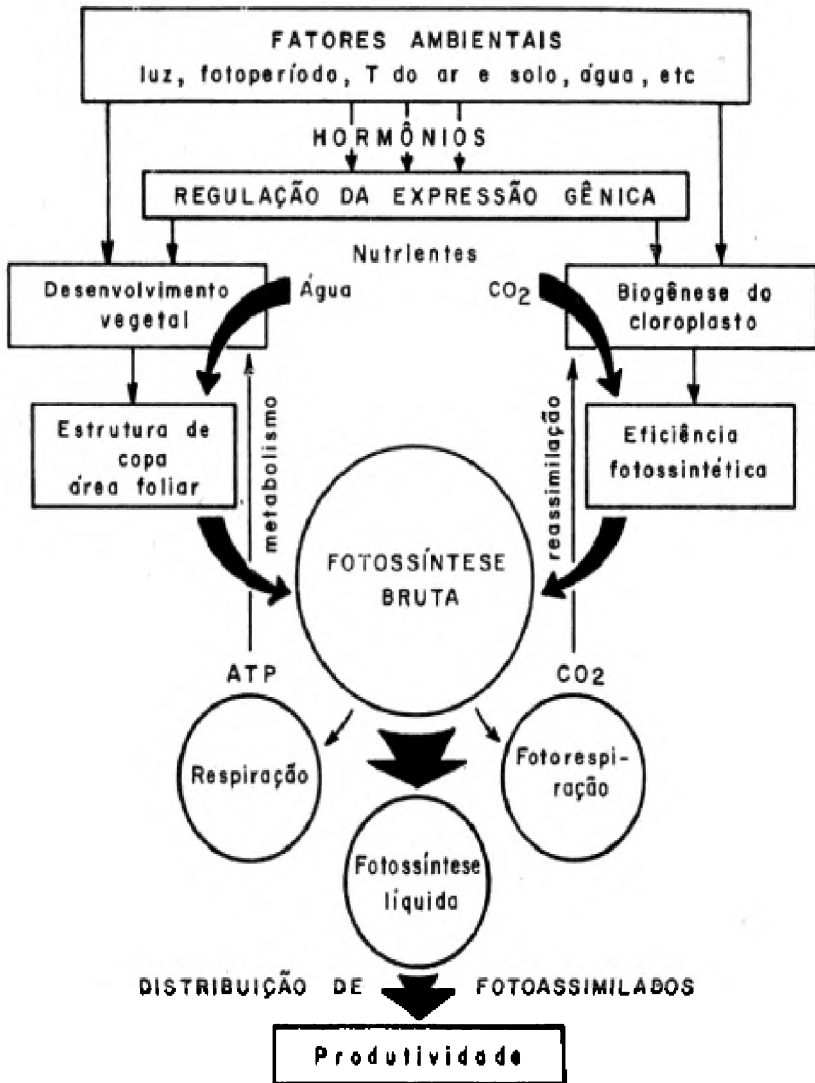


Figura 17: Influência dos fatores ambientais sobre a regulação hormonal e desenvolvimento da planta dentre outros aspectos sobre a produtividade ou fotossíntese líquida [FL = FB - (R + FR)]. Fonte: Nasyrov, (1978).

Define-se como produtividade secundária, as taxas de armazenamento energético em níveis de consumidores. Estes só utilizam materiais alimentares já produzidos, convertendo-os em diversos tecidos.

A fotossíntese é o processo responsável pelo fornecimento da energia necessária ao crescimento e desenvolvimento da planta. Esta depende diretamente do índice de área foliar (IAF), ou seja, a área foliar por unidade de área de terreno. O IAF funciona como indicador da superfície disponível para interceptação e absorção de luz, e representa a capacidade que a planta ou comunidade vegetal tem em explorar o espaço disponível.

O IAF é ótimo para a produção quando a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) é absorvida, tão completamente quanto possível, durante sua passagem através do dossel de folhas, podendo variar com a população de plantas, distribuição de plantas e variedades, este geralmente encontra-se entre os valores 2,0 e 8,0. O sistema assimilador de uma comunidade vegetal determina a produtividade de uma cultura.

O balanço entre o material produzido pela fotossíntese e aquele perdido pela respiração é definido como a taxa de assimilação líquida (TAL). A TAL representa a taxa de incremento de massa de matéria seca (W) por unidade de área foliar (L) existente em uma planta.

O rendimento pode ser definido como a relação entre a quantidade de material produzido pelas plantas num determinado intervalo de tempo (geralmente um ano de colheita) por área de terreno utilizado. O produto fotossintético total produzido pode ser chamado de rendimento biológico verdadeiro, o qual difere do usual ou econômico, de magnitude menor. A fração utilizada é conhecida como índice de colheita (IC).

A eficiência de conversão de produtos sintetizados em material de importância econômica pode ser avaliada através do IC, que relaciona a massa da matéria seca da fração econômica de uma cultura (grãos, raízes, frutos), com a fitomassa seca total colhida. Esta eficiência de conversão é determinada pelo genótipo e pelo ambiente.

Os principais fatores que afetam a produtividade das plantas são: a variabilidade genética e os fatores ambientais (luz, disponibilidade de CO₂, oxigênio, temperatura, água, nutrientes minerais e a estrutura do dossel).

A luz interfere sobre o processo de crescimento de forma indireta, através da regulação do processo fotossintético, exercendo também influência direta sobre o crescimento como, por exemplo, no fenômeno do estiolamento de plantas e nos fototropismos. De toda energia radiante do sol que alcança a terra apenas 5% é convertida em carboidratos (fotoassimilados). Praticamente metade não é absorvida. Ocorre também reflexão e transmissão, dissipação de calor e fluorescência (metabolismo) (Figura 39). A produção de massa seca por hectare é diretamente influenciada pela eficiência fotossintética. Plantas mais eficientes aproveitam mais e melhor a radiação solar incidente aumentando o rendimento em massa seca.

A energia absorvida na forma de fótons pelos vegetais pode produzir basicamente três efeitos: 1) fotoenergéticos (fotossíntese, fotoconversões e fotooxidações), 2) fotocibernéticos (fotoestimulantes ou fotoinibidores de rotas metabólicas, fototropismos, fotomorfogêneses, etc.) e 3) fotodestrutivos (altas irradiâncias da radiação fotossinteticamente ativa - RFA), causando fotooxidações de pigmentos do cloroplasto, e radiações ultravioletas alterando os ácidos nucléicos, proteínas, enzimas, etc.).

O ponto de saturação lumínica ou ponto de compensação luminoso ou de luz representa o nível de

irradiância no qual a fotossíntese bruta (FB) está em equilíbrio com a respiração (R) e com a fotorrespiração (FR), neste ponto a fotossíntese líquida (FL) é nula [$FL = FB - (R + FR)$]. Para valores de irradiância acima deste ponto, a fotossíntese líquida será sempre positiva. Geralmente as plantas C_4 não apresentam o processo de fotorrespiração mensurável e não sofrem saturação lumínica. Além disso, alcançam maiores valores de fotossíntese líquida em comparação às plantas C_3 , que apresentam este processo e normalmente se saturam com a luz natural (500 a 1000 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Em condições naturais, a concentração de CO_2 do ar é bastante constante e relativamente baixa (0,035% em volume ou 350 mL L^{-1}). O ponto de compensação de CO_2 é atingido quando, na concentração de CO_2 atmosférico, a fixação fotossintética bruta (FB) está equilibrada com a perda de CO_2 através da respiração (R) e da fotorrespiração (FR). Neste ponto, a fotossíntese líquida é aparentemente igual a zero [$FL = FB - (R+FR)$]. Logo, o processo fotossintético não poderá se beneficiar de incrementos nos níveis de CO_2 se não superar este limite. De maneira geral, as plantas C_3 possuem um ponto de compensação de CO_2 mais alto (35 a 45 mmol mol^{-1}) do que as plantas C_4 (0 a 5 mmol mol^{-1}), sendo estas geralmente mais produtivas.

Tradicionalmente, a produtividade das plantas tem sido avaliada pelas mudanças no seu peso, medido pela colheita de amostras a intervalos de dias, semanas ou meses. No entanto, a medição da taxa de troca de CO_2 nos permite uma avaliação instantânea da produtividade minuto a minuto, caso seja desejado.

O papel regulador da temperatura sobre o crescimento se realiza através da regulação de enzimas que catalisam as reações que direta ou indiretamente interferem em todos os processos metabólicos e fisiológicos (germinação, respiração, transpiração, fotossíntese, translocação, absorção de água e nutrientes, floração, frutificação e senescência). A fotossíntese,

a respiração e a fotorrespiração são afetadas de maneiras diferentes pela temperatura, pois as temperaturas ótimas diurnas afetam a produção (fotossíntese, fotorrespiração e respiração) e as temperaturas noturnas influenciam somente na respiração.

A água participa diretamente do processo de crescimento das plantas de diversas formas, como por exemplo: é o principal constituinte do protoplasma, participa diretamente de numerosas reações químicas (fotossíntese e respiração), praticamente todos os compostos orgânicos são solúveis em água, favorece o transporte de nutrientes minerais, material de biossíntese (hormônios vegetais, vitaminas, aminoácidos, etc.) e fotoassimilados dentro da planta, responsável pela turgescência celular, sem a qual não ocorrem as trocas gasosas e é responsável pela estabilidade térmica do material vivo celular, favorecendo a manutenção e a estabilidade das atividades bioquímicas do vegetal.

A taxa fotossintética declina sob condições de estresse hídrico, e em caso de severo estresse hídrico, esta pode ser completamente anulada. De maneira geral, em condição de estresse hídrico, a redução na produtividade das plantas C_3 é maior do que nas plantas C_4 . As plantas C_4 apresentam alguma vantagem sobre as plantas C_3 , com relação à fotossíntese e estresse hídrico, por que elas são mais eficientes no uso da água.

Os nutrientes minerais possuem uma extraordinária importância no crescimento e no desenvolvimento dos vegetais, desempenhando diversas funções como: estrutural, constituinte de enzimas, ativador enzimático, regulador do pH citosólico, regulador da permeabilidade celular e na manutenção da neutralidade eletrostática intracelular.

Por meio de estudos e análises específicas pode-se identificar fatores que limitam a produtividade vegetal (Figura 18).

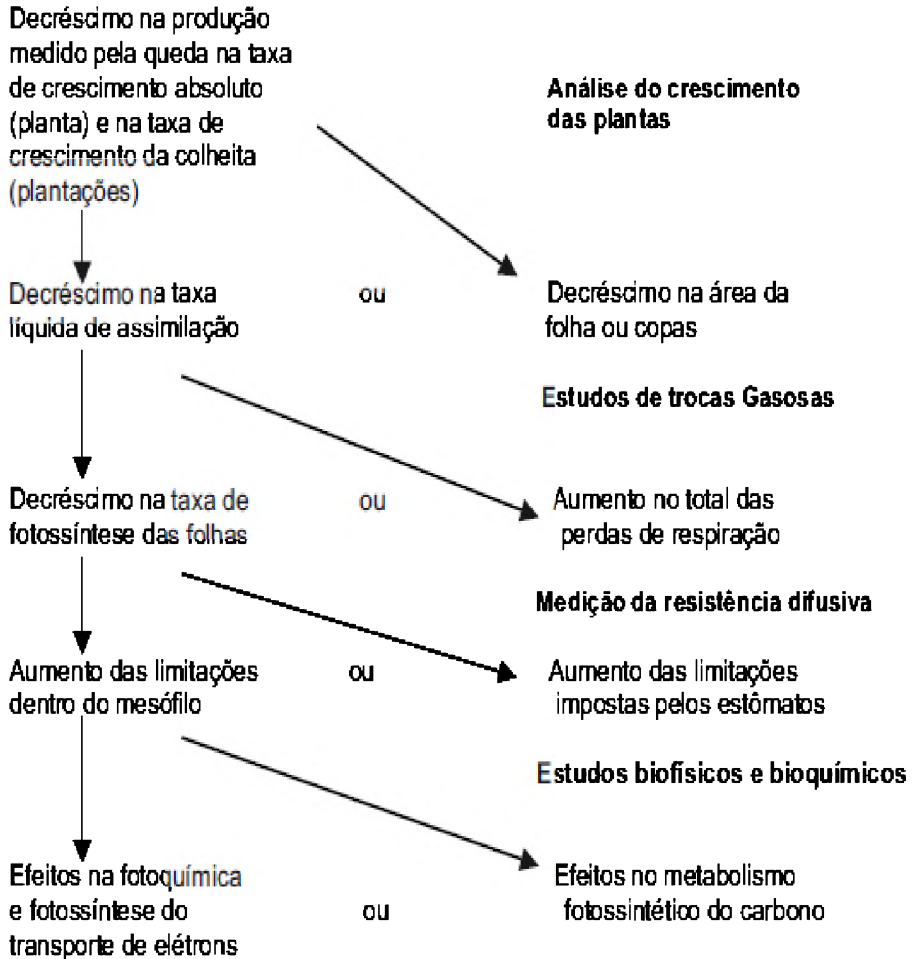


Figura 18: Análise redutora dos fatores que limitam a produtividade. Fonte: Adaptado de Hall & Combs (1989).

A máxima possibilidade fotossintética conseguida por uma folha é conhecida de capacidade fotossintética foliar, sendo determinada através da taxa de fotossíntese por unidade de área foliar sob condições de saturação de luz incidente, concentrações normais de CO_2 (0,003%) e O_2

(21%), ótimo de temperatura e alta umidade relativa. De maneira geral, ótimas taxas fotossintéticas são coincidentes com uma nutrição mineral equilibrada e de concentrações ótimas. A produtividade primária líquida de um estande de plantas é notadamente influenciada pela estrutura do dossel. Esta estrutura é alterada pela idade, morfologia, pelo ângulo e espaçamento individual entre folhas. A capacidade fotossintética de uma folha declina com a senescência. Esta deterioração progressiva da folha é caracterizada, em parte, pela redução de clorofilas e da atividade das enzimas ligadas ao processo fotossintético. Muitas plantas herbáceas apresentam uma seqüência na senescência foliar. Quando as folhas mais velhas do dossel estão senescentes, as folhas novas estão em formação no topo do dossel.

A arquitetura do dossel é muito importante quando se considera a produção agrícola e os ecossistemas naturais, pois esta determina como a luz será eficientemente absorvida. Altas produtividades dependem em parte da extensão de área de solo que é coberta com superfície fotossintetizante, porque a luz solar exposta ao solo não contribui para a produtividade. Estas relações são avaliadas através do IAF.

O aumento da fotossíntese pode ser alcançado através de: aumento da interceptação e melhoria da distribuição da radiação fotossinteticamente ativa (RAF) no dossel da planta, através da manipulação da arquitetura foliar; aumento da eficiência de conversão da RAF em matéria seca através da manipulação das taxas de fotossíntese bruta, respiração e fotorrespiração.

O processo fotossintético é responsável pela captura da radiação solar e produção de todos os compostos orgânicos (carboidratos, lipídios e proteínas). Através de suas etapas: fotoquímica (fluxo cíclico – FSI e acíclico de elétrons – FSI + FSII) geradora de ATP e de NADPH (poder redutor) e bioquímica (Ciclo de Calvin-Benson) formadora dos compostos orgânicos é possível a realização dos processos

biossintéticos celulares (metabolismo) necessários para a formação da biomassa, ou seja, o crescimento e desenvolvimento vegetal.

Estudos sobre o efeito de possíveis alterações genéticas na planta sobre seu potencial produtivo através de modelos de simulação, têm sido observados. No entanto, qualquer alteração genética nas plantas deve vir acompanhada de mudanças nas técnicas agronômicas a fim de que realmente haja um incremento da produção em nível de campo.

12. CONSIDERAÇÕES ECOFISIOLÓGICAS DA FOTOSÍNTESE: FATORES INTERFERENTES

12.1. Luz

Do total da energia solar incidente na superfície das folhas, somente 5% é convertida em carboidratos. Cerca de 95% da energia que atinge as folhas, 60% constitui as radiações não absorvidas, 8% é perdida na forma de energia refletida e transmitida, 8% perdida na forma de calor e 19% usada no metabolismo. A energia do sol é constituída de diferentes comprimentos de onda, sendo a faixa do visível (400 a 700 nm) utilizada na fotossíntese, sendo denominada de radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Cerca de 85 a 90% dessa radiação é absorvida pelos pigmentos primários, sobretudo nas regiões do azul e do vermelho. Como foi dito anteriormente, o movimento dos cloroplastos afeta a fotossíntese por controlar a quantidade de energia absorvida pelos pigmentos.

Em situações de excesso de radiação, eles se posicionam no hialoplasma paralelamente à radiação incidente de tal maneira a proteger os pigmentos da foto-oxidação. Verifica-se nesta figura que o ponto de compensação de luz (concentração de CO₂ absorvido equivalente à concentração de CO₂ liberado na respiração) é atingido numa intensidade energética inferior a $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, em quanto a

assimilação de CO_2 se satura em torno de $600 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Neste ponto, pode dizer que a planta atingiu o seu ponto de saturação lumínica. Quando plantas são submetidas a uma densidade de fluxo de fótons elevada (DFFFA), ou seja, a intensas radiações, a fotossíntese é inibida e a eficiência quântica diminui temporariamente. A esse fenômeno, denominamos de fotoinibição, sendo as plantas C_3 mais sensíveis quando comparadas com as C_4 . No que refere ao ponto de compensação de luz, as plantas C_4 por serem mais exigentes em luz em relação às C_3 , os seus valores são atingidos em maiores DFFFA.

12.2. Dióxido de carbono

Na presença de quantidades adequadas de luz, altas concentrações de CO_2 atmosférico favorecem elevadas taxas fotossintéticas; todavia, baixas concentrações de CO_2 , promovem quedas substanciais na fotossíntese. A concentração de CO_2 no ar atmosférico gira em torno de 0,03% (300 ppm). Por entender que a concentração de CO_2 no ar seja baixa, a capacidade fotossintética das plantas C_3 pode ser limitada por este fator em maior escala que as plantas C_4 , pelo fato destas concentrarem CO_2 nos seus tecidos foliares, sendo, portanto, menos afetadas por baixas concentrações deste gás. O fato da enzima Pcpase ter maior afinidade pelo CO_2 constitui numa das causas de um maior aproveitamento deste gás mesmo a baixas concentrações no ar, o que estas plantas apresentam menor ponto de compensação de CO_2 em relação as plantas C_3 . Pesquisas realizadas em casa de vegetação tem demonstrado que o aumento da temperatura e da concentração de CO_2 contribuem para um aumento da fotossíntese, sobretudo, nas plantas C_3 .

Em plantas C_4 e CAM, que possuem um mecanismo de concentração de CO_2 foliar, os sítios de carboxilação estão sempre saturados, fato fisiológico que leva a diversas implicações. Tais plantas necessitam de uma menor

concentração de rubisco quando comparadas às plantas que não possuem esse mecanismo, o que as tornam mais eficientes no uso de nitrogênio para o seu crescimento. O mecanismo de concentração de CO_2 permite que a folha mantenha altas taxas fotossintéticas mesmo sob baixas concentrações de carbono interno (Ci), requerendo baixas taxas de condutância estomática. Assim, plantas C_4 e CAM utilizam a água e nitrogênio mais eficientemente que as plantas com metabolismo C_3 . As plantas CAM fixam CO_2 a noite via Pcpase de forma semelhante as plantas C_4 , embora estas fixam C durante o dia. Plantas CAM bem irrigadas e sob temperaturas amenas comportam-se como C_3 , fixando e reduzindo o CO_2 via ciclo de Calvin durante o dia nas células do mesofilo.

12.3. Temperatura

A temperatura é um outro fator do ambiente físico de fundamental importância para a fotossíntese, permitindo que as plantas fotossintetizem em diferentes habitat e numa ampla faixa térmica, como ocorrem em áreas alpinas, cujas temperaturas chegam ao redor de 0°C e, em outro extremo, como no Vale da Morte na Califórnia (USA) onde algumas plantas exibem elevadas taxas fotossintéticas. Isto se deve a capacidade das diferentes espécies de plantas ajustarem os seus aparatus fotossintéticos a amplas faixas de temperatura. De maneira similar à luz, a temperatura varia ao longo do dia, podendo ser um fator limitante para a produtividade das plantas, por afetar as reações fotoquímicas conectadas com a CTE, limitando a atividade da rubisco, sob concentrações normais de CO_2 ambiente. As menores taxas de fotossíntese apresentadas pelas plantas C_3 sob temperaturas elevadas refletem a concorrência estabelecida pela fotorrespiração através da atividade da rubisco função oxigenase em detrimento da queda de atividade da função carboxilase da enzima. Sob baixas temperaturas, não se observa efeito competitivo das plantas C_4 em relação as C_3 .

As taxas de respiração também aumentam com em função da temperatura e a interação entre fotorrespiração e fotossíntese torna-se aparente nas respostas a temperatura. Nas plantas C_4 , o rendimento quântico permanece constante com a temperatura, refletindo as típicas baixas taxas de fotorrespiração. Nas plantas C_3 , o rendimento quântico decresce com a temperatura, refletindo a estimulação da fotorrespiração pela temperatura e uma decorrente demanda de energia mais alta por CO_2 líquido fixado.

12.4. Disponibilidade de água

A maior taxa fotossintética exibida pelas plantas C_4 e a dependência térmica da fotorrespiração das plantas C_3 provavelmente seja uma das principais causas da maior eficiência no uso da água pelas plantas C_4 . Este fato determina que a capacidade competitiva das plantas C_4 em ambientes áridos e quentes seja consideravelmente maior em relação as C_3 . Plantas C_4 sob condições normais de suprimento de água e de nutrientes minerais consomem em média cerca de 250 a 350 L de água/Kg de matéria seca produzida, enquanto que as plantas C_3 e CAM consomem, respectivamente, nas mesmas condições, de 450 a 950 L e 18 a 25 L de água. Em regiões tropicais, observa-se que habitats sobreados, frios ou muito úmidos são geralmente dominados por gramíneas C_3 , enquanto nos habitats onde o regime hídrico é irregular e reduzido associado a altas irradiâncias e temperaturas, são dominados por espécies C_4 . As diferenças quanto à eficiência de uso da água entre os grupos $CAM > C_4 > C_3$, bem como a tolerância diferencial destas plantas à seca auxiliam na compreensão de suas distribuições em regiões com diferentes disponibilidades de água. Desta forma, pode-se dizer que em ambientes quentes, com baixa disponibilidade de água e até mesmo, com baixos níveis de nutrientes inorgânicos, as plantas C_4 mostram-se mais competitivas em relação às plantas C_3 . As espécies que habitam as savanas secas são do tipo C_4 , enquanto que em regiões submetidas à inundação estacional, coexistem espécies dos tipos C_3 e C_4 .

12.5. Oxigênio

A ação deste gás no processo fotossintético se associa a atividade oxigenase da rubisco na fotorrespiração, denominado de efeito Warburg, caracterizando-se como um fator competitivo com o dióxido de carbono pelo mesmo sítio ativo da rubisco.

Como resultado desta competição, as plantas que utilizam o ciclo de Calvin para redução do CO_2 atmosférico passam a operá-lo no sentido de produzir maiores quantidades de glicolato, o substrato primário da fotorrespiração, levando-as a uma perda substancial de C para a atmosfera, na ordem de 25% ou mais. As menores taxas de fotossíntese apresentadas pelas plantas C_3 são verificadas sob altas intensidades de radiação, devido o aumento observado na fotorrespiração. Por outro lado, sob baixas intensidades de radiação, as plantas C_3 chegam a superar as C_4 no que se refere ao desempenho fotossintético. Este fato, praticamente leva este último grupo de plantas a se excluírem de ambientes sombreados.

PARTE III

TRANSLOCAÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DE ASSIMILADOS

1. INTRODUÇÃO

As evidências experimentais de que o floema realizava transporte de substâncias importantes para o crescimento das plantas datam desde o século XVII. Marcelo Malpighi (1686) foi um dos primeiros a concretizar estas evidências a partir do momento que mostrou o intumescimento resultante do anelamento de troncos e galhos. O intumescimento sugere o acúmulo das substâncias devido à interrupção do transporte.

O intumescimento sugere que substâncias que antes eram transportadas para a região basal do vegetal passam a acumular devido à interrupção do transporte. Outra evidência é a constatação de que plantas que sofrem anelamento do tronco principal morrem. A explicação para essa letalidade é que a falta de suprimentos vindos da parte aérea (produtos da fotossíntese) provoca a morte das raízes. Posteriormente, a parte aérea também morre, pois fica sem água e sais minerais derivados do sistema radicular.

A palavra floema vem da palavra grega *phloios*, a qual significa casca. Anatomicamente, no caule, o floema se localiza externamente ao xilema, estando então mais próximo da

casca do caule, razão pela qual foi atribuído esse nome a este tecido, ou seja, o floema nada mais é do que a parte interna da casca das plantas com crescimento secundário (Figura 2). Nas plantas com crescimento primário, o floema também ocupa a porção externa dos caules, exceção sendo feita para as gramíneas, cujos vasos de floema e xilema estão distribuídos em vários feixes dispersos no córtex. Contudo, em cada feixe, o floema também ocupa a porção mais externa.

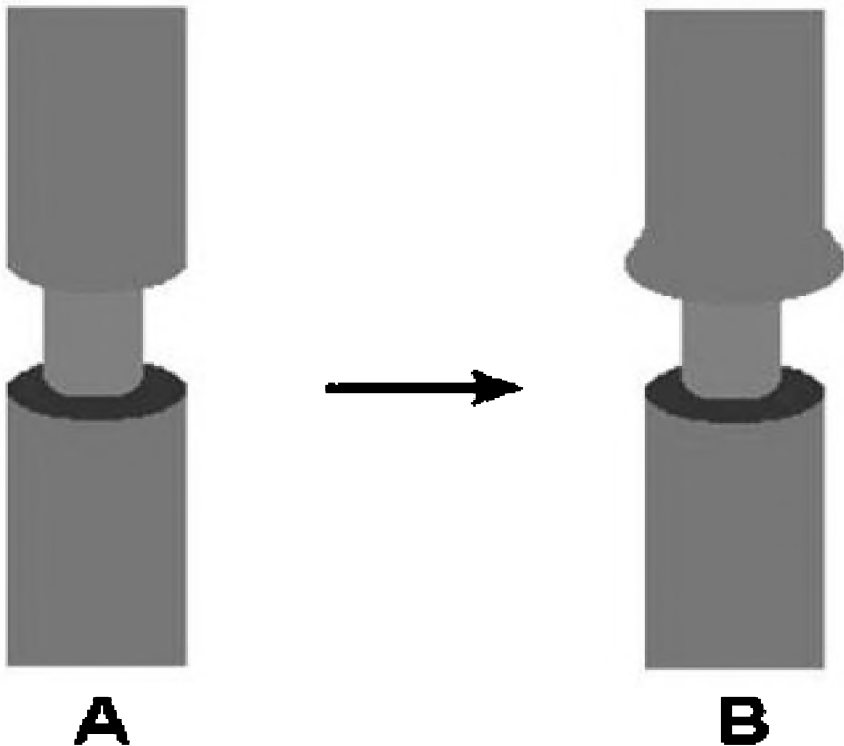


Figura 1: Anel de Malpighi. O intumescimento da região logo acima do anel evidencia que substâncias são transportadas pelo floema. Se o anelamento for realizado no caule principal, a falta de suprimentos provocará a morte das raízes e posteriormente do vegetal como um todo. Imagem retirada do site: www.ciagri.usp.br/~lazaropp/fisiovegrad

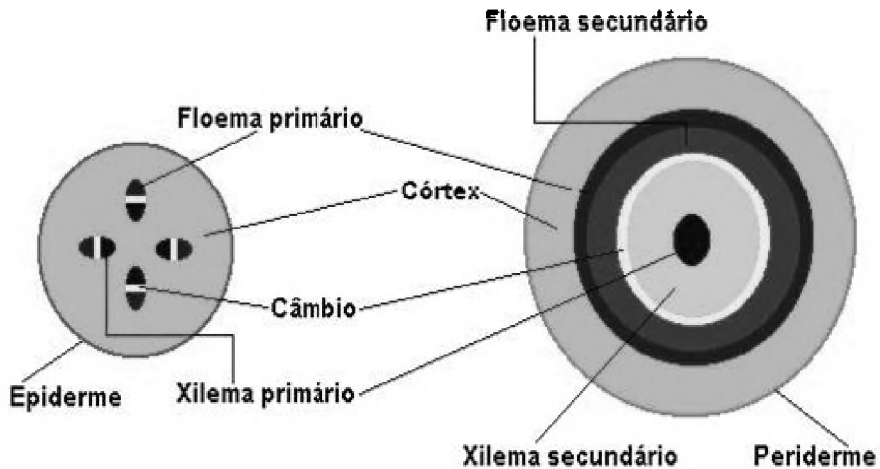


Figura 2: Seção transversal de caules mostrando o crescimento primário e secundário. Imagem retirada do site: www.ciagri.usp.br/~lazaropp/fisioveggrad

O floema é o vaso de condução de fotoassimilados. O floema primário é formado diretamente através da diferenciação do meristema apical, já o floema secundário tem sua origem a partir do câmbio que é um meristema secundário. As células do floema que conduzem açúcares e outros materiais orgânicos através da planta são chamadas de **elementos crivados**. Além dos elementos crivados, encontram-se no tecido floemático, também, células companheiras, células parenquimáticas e células esclerenquimáticas (fibras e esclereídeos).

Apenas os elementos crivados estão diretamente envolvidos na translocação. Eles possuem **áreas crivadas**, que são porções da parede celular onde poros interconectam células condutoras. Nos tubos crivados das angiospermas, estas áreas crivadas se diferenciam em **placas crivadas**, que são mais especializadas. Cada tubo crivado está associado a uma ou mais **células companheiras**, que caracteriza-se por

possui protoplasma denso, núcleo e numerosas mitocôndrias. Existem três tipos de células companheiras: CC comuns; células de transferência e células intermediárias, sendo que as mesmas assumem as seguintes funções: síntese de proteínas utilizadas durante a diferenciação dos tubos crivados; fornecimento de energia na forma de ATP, aos elementos crivados; possuem numerosos plasmodesmas que penetram as paredes dos tubos crivados, sugerindo uma relação funcional íntima e facilitada entre as duas células. Mais especificamente, o floema é composto de tubos crivados (TC) e células companheiras (CC).

Quadro 1: Principais elementos componentes do floema e suas funções.

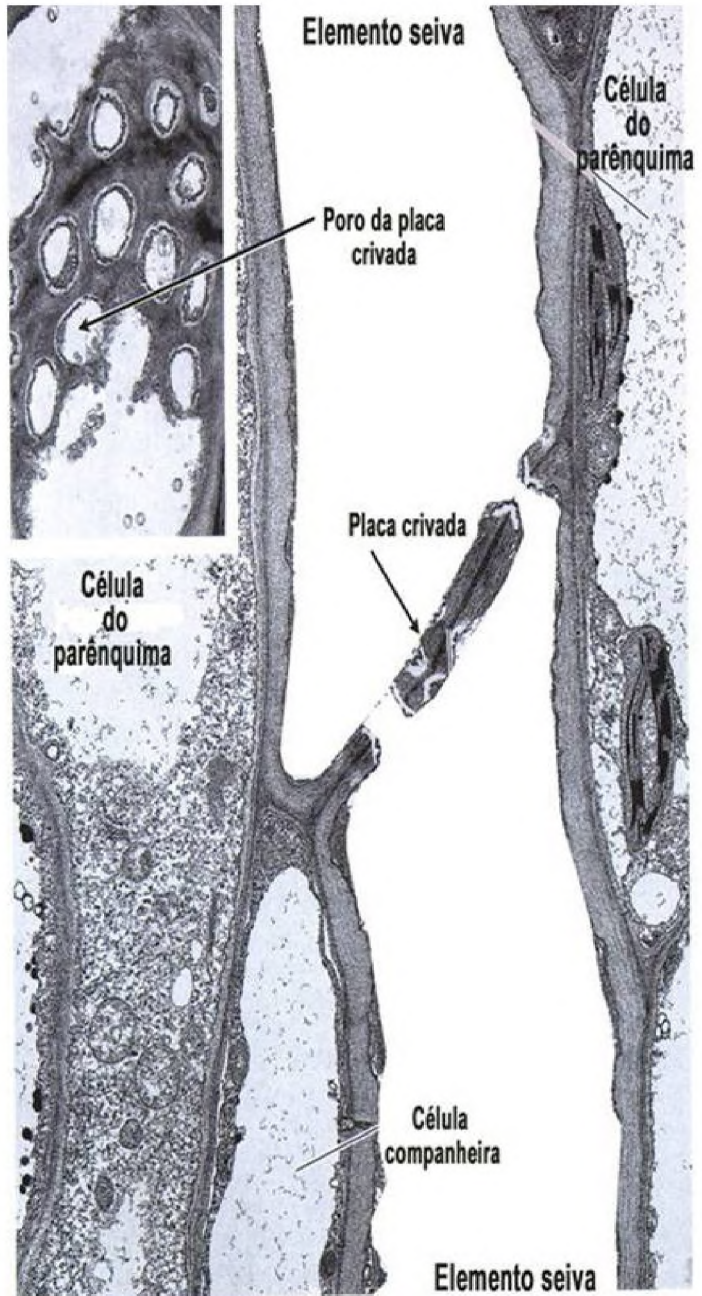
Elementos	Principais funções
Elemento crivado – tubo crivado	Transporte de açúcares (sacarose)
Célula crivada – placa crivada	Transporte de açúcares
Célula companheira	Balço hídrico, síntese protéica, metabolismo de suporte/elemento crivado
Célula de transferência	Carregamento e descarregamento do elemento crivado
Célula de parênquima	Armazenamento
Fibras e esclerídeos	Mecanismo de sustentação e eventualmente armazenamento

Tabela 1: Principais diferenças entre os vasos do floema e do xilema.

Vasos condutores da planta	
FLOEMA	XILEMA
Tecido vivo	Tecido morto
Simplasto	Apoplasto
Contêm proteína	Oco, sem preenchimento
Diâmetro (10 a 30 μm)	Diâmetro (20 a 50 μm)
Mecanismo fisiológico	Mecanismo físico
Transporte ativo (ATP) de sacarose no carregamento e descarregamento	Transporte passivo de solutos inorgânicos
Pressões positivas	Pressões negativas (tensões) transpiração
Controle fisiológico	Controle estomático
Células com paredes delgadas	Células com paredes lignificadas
Transporte de açúcares e água	Transporte de sais minerais e água
Movimento ascendente e descendente	Movimento ascendente

Figura 3:
Eletromicrografia de uma secção longitudinal de dois elementos de tubo crivado, mostrando a parede entre os elementos crivados no hipocótilo de *Curcubita máxima*.

Fonte: Evert,
(1982)



2. SUBSTÂNCIAS TRANSPORTADAS PELO FLOEMA

Muito do que se sabe hoje sobre o transporte no floema estar relacionado ao estudo dos afídeos (pulgões e cochonilhas). Esses insetos introduzem seu aparelho bucal (rosto), diretamente no tubo crivado e ao se analisar o conteúdo sugado, pode-se deduzir o que é transportado no floema.

Essas análises indicam que o principal soluto transportado no floema é a sacarose. A concentração de sacarose transportada varia entre 0,3 a 0,9 M. Além da sacarose, o floema transloca outros açúcares não redutores (pois são menos reativos), tais como: rafinose (sacarose + galactose), estaquiase (sacarose + 2 galactoses) e verbascose (sacarose + 3 galactoses). Açúcares cujos grupos aldeído e cetonas foram reduzidos a álcool (manitol, sorbitol) também são translocados.

O floema também é um importante transportador de nitrogênio. O nitrogênio ocorre no floema na forma de aminoácidos (glutamato e aspartato) e aminas (glutamina, asparagina), mas nunca na forma de nitrato. Proteínas essenciais para o funcionamento celular (tioredoxina, quinases, ubiquitina, chaperonas) também são translocadas. Apesar do floema não transportar nitrato, ele transporta muitos nutrientes minerais, tais como: Mg^{2+} , PO_4^{3-} , Cl^- e K^+ . Esse último, o potássio, juntamente com a sacarose, é o principal componente osmótico da seiva do floema. Além do NO_3^- , o floema também não transporta Ca^{2+} , SO_4^{2-} e Fe. Como o Ca^{2+} é mantido em baixas concentrações no simplasto e o floema tem citoplasma, é compreensível que ele não seja translocado via floema. A pouca mobilidade do Fe pode ser devido à sua precipitação nas folhas velhas sob a forma de fosfatos ou óxidos insolúveis ou pela complexação com a fitoferritina, uma proteína que se liga a Fe presente

nas folhas. Substâncias ácidas tendem a ficar presas no floema, pois ele é básico.

Por fim, o floema também transporta substâncias sinalizadoras, sendo importante na comunicação entre as várias partes das plantas. Entre as substâncias sinalizadoras transportadas no floema, estão os hormônios vegetais do tipo auxina, giberelina, citocinina e ácido abscísico.

3. VELOCIDADE DE TRANSLOCAÇÃO

A velocidade das substâncias que se encontram no floema, varia de espécie para espécie, dentro da própria planta e em relação às condições ambientais. A força do dreno é o principal elemento que influencia nesse aspecto. As velocidades variam de 30 a 150 cm h⁻¹ ou mais, podendo chegar até a 300 cm h⁻¹. A taxa de translocação pode ser obtida pela relação: taxa = transferência de peso de matéria seca/unidade de tempo/área da seção transversal do floema. O transporte no floema é do tipo fluxo massal, mais complexo, pois sofre interação com o material vivo do floema.

4. FONTE E DRENO FISIOLÓGICOS

A fonte e o dreno fisiológico são terminologias fundamentais no entendimento do transporte de substâncias orgânicas, pelas vias vasculares das plantas. Podem-se estabelecer conceitos baseados em diferentes critérios:

1) em função do transporte: a fonte exporta enquanto o dreno importa assimilados, pode acontecer nesse caso um órgão ser fonte em uma fase vegetativa ou reprodutiva e dreno em outra (ex: folhas novas são drenos, folhas maduras são fontes; tubérculo em formação é um dreno, tubérculo em germinação é uma fonte);

2) em função da morfologia: as folhas maduras fisiologicamente são geralmente fontes, os demais órgãos são considerados como drenos;

3) em função do metabolismo; as fontes fisiológicas produzem assimilados, pela fotossíntese ou por mobilização de reservas armazenadas. Os drenos utilizam os assimilados na respiração e no crescimento, ou conforme algumas definições armazenam. Este último critério parecer ser o mais preciso.

4.1. CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS DA FONTE

As fontes mais importantes dos drenos são as mais próximas dele. A atuação da fonte depende da velocidade de desenvolvimento da área foliar do dossel e da área foliar fotossinteticamente efetiva, ou seja, o tamanho da fonte. Para o clima tropical uma grande área foliar além de permitir alta interceptação de energia luminosa, proporciona também uma grande área transpirante, o que é indesejável. Para regiões temperadas esta grande área foliar é interessante. No clima tropical a energia radiante não é fator limitante, neste caso devemos selecionar plantas com maior área foliar específica. Folhas mais espessa e menos larga mantêm alta atividade fotossintética por unidade de área (intensidade da fonte), com menos superfície de transpiração, o que é desejável em clima tropical.

A idade da folha, duração da área foliar (duração da fonte) e a senescência, afetam de forma direta a intensidade da fonte e sua capacidade de produzir fotoassimilados. Folhas novas se comportam como drenos, folhas maduras e intermediárias, fornecem assimilados para os drenos e da região basal e apical da planta. A duração da fonte é fundamental para se obter a máxima produtividade. A senescência faz com que a atividade fotossintética da folha seja reduzida, ocorrendo exportação de compostos nitrogenados, hidrólise protéica, perda funcional das membranas, degeneração da integridade celular e redução no teor de clorofila.

A força da fonte (g dia^{-1}) é avaliada observando-se: o tamanho da fonte (área foliar (AF) dm^2) e a atividade da fonte (Taxa de Assimilação Líquida – TAL em $\text{g dm}^{-2} \text{dia}^{-1}$).

4.2. CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS DO DRENO

O tamanho e o número de drenos são fatores fisiológicos primordiais na atuação da fonte. Em clima tropical o sistema radicular é um dreno priorizado, responsável pela absorção de água e nutrientes minerais. Em regiões temperadas este dreno se torna menos prioritário, pois em geral a evapotranspiração é menor. O excesso de drenos (ex: frutos), pode prejudicar o tamanho final dos drenos, levando a uma produção, por exemplo, de frutos menores e em maior quantidade.

O transporte de carbono (intensidade do dreno) e o período de enchimento do dreno (duração do dreno). O processo de partição de carbono é afetado por fatores ambientais que influenciam o balanço de carbono, via níveis energéticos e hormonais, causando diferentes respostas na cultura. Para o clima tropical sujeito aos estresses ambientais, maior é o período de enchimento do dreno, com maior possibilidade de manter o crescimento de pelo menos alguns drenos e, conseqüentemente gerar produção.

A duração do dreno é função também, da duração da fonte. A força do dreno (g dia^{-1}) é verificada segundo: o tamanho do dreno (peso do órgão - g) e a atividade do dreno (Taxa de Crescimento Relativo - TCR) em $\text{g g}^{-1}\text{dia}^{-2}$). Tanto a força da fonte de ganho ou produção de assimilados, como a do dreno de perda ou utilização, são taxas absolutas.

5. DIREÇÃO DO MOVIMENTO DE ASSIMILADOS

Normalmente a movimentação de assimilados ocorre para as regiões de alta atividade metabólica (crescimento) ou de armazenamento (drenos). Podendo ser o movimento

ascendente ou descendente, dependendo basicamente da localização do dreno preferencial (meristema apical, flores em formação, frutos novos, raízes, caule, etc.

Podem-se estabelecer relações fonte/dreno nos diferentes estádios de desenvolvimento:

a) Na fase de plântula, a fonte é o endosperma do grão ou cotilédones, a estaca, o tubérculo ou bulbo. Os drenos são os meristemas apicais da raiz e parte aérea;

b) As folhas após atingirem 2/3 do tamanho máximo, passam a ser uma fonte ao invés de dreno, com modificações anatômicas das vias de importação e exportação. Drenos principais: folhas novas, raízes e durante o enchimento de frutos, gerando grande atividade das fontes para essas regiões. A atividade da fonte garante o fornecimento de fotoassimilados nos períodos de floração e frutificação.

O movimento de fotoassimilados do local de síntese na fonte, para o local de uso ou assimilação no dreno, pode ser regulado em diversos pontos. O gradiente de concentração entre a fonte e o dreno é geralmente aceito como principal determinante da taxa de transporte e partição de assimilados entre órgãos. Tais processos também são controlados, em parte, por hormônios vegetais (auxinas, citocininas e giberelinas) que atuam como mensageiros secundários entre células, tecidos e órgãos, promovendo a ativação de genes específicos ou processos metabólicos.

6. CARREGAMENTO DO FLOEMA

O carregamento no floema na região da fonte pode ser simplástico ou apoplástico. O carregamento do floema na região da fonte envolve o movimento dos produtos dos cloroplastos nas células do mesofilo para as células do tubo crivado. Esse processo ocorre nas nervuras terminais das folhas.

Analisando o processo de carregamento sob o ponto de vista anatômico e bioquímico, vemos que a triose fosfato produzida no estroma dos cloroplastos deve ir para o citoplasma e se converter em sacarose. A sacarose deve migrar das células do mesófilo para a vizinhança dos tubos crivados nas nervuras terminais das folhas. Finalmente, a sacarose deve entrar no complexo células companheiras – tubo crivado (CC-TC).

Existem dois tipos principais de carregamento: o **simpplástico** (através dos plasmodesmas) e o **apoplástico**. Nesse último caso, os açúcares presentes no espaço intercelular e na parede celular (apoplasto) devem ser transportados ativamente para atravessarem a membrana citoplasmática e entrarem no complexo CC-TC.

O carregamento de sacarose no floema é feito contra o gradiente de difusão ou potencial químico de sacarose, pois no interior do floema há maior concentração de sacarose que nas células mais próximas, logo é um processo ativo com gasto de ATP e seletivo, pois nem toda substância é carregada no floema. Entretanto, em espécies que apresentam plasmodesmos formando um simplasto entre as células companheiras e células do mesófilo, como se verifica na maioria das plantas C_4 , o transporte predominante de sacarose é pela via simplástica, sem maiores gastos de energia para o carregamento do floema.

A sacarose é enviada para as células companheiras das células do mesófilo, preferencialmente, via simplasto, para vegetais com muitos plasmodesmatas. Podendo haver transporte via apoplasto, com a participação de um transportador de sacarose (proteína ligante intrínseca) em nível de membrana plasmática, que importa a sacarose em cotransporte com H^+ (sacarose e H^+). Este cotransporte está acoplado a um transporte, mediado por uma ATP_{ase} , onde o potássio (K^+) passa do apoplasto do mesófilo para o floema

e um H^+ originado da atuação da ATP_{ase} , volta do floema para o apoplasto do mesófilo, em antiporte ($K^+ H^+$), é um processo ativo. O pH no floema se torna alcalino (baixa concentração de H^+), durante o transporte de sacarose e, a concentração de K^+ fica elevada no interior do floema.

Há uma distinção entre carregamento do floema e carregamento do complexo CC-TC. O carregamento do floema refere-se ao caminho como um todo que os fotoassimilados tomam a partir do mesófilo até o complexo CC-TC. Por outro lado, o carregamento do complexo CC-TC restringe-se à descrição da entrada do fotoassimilado neste. O carregamento do complexo CC-TC é simplástico quando há uma continuidade simplástica entre este e as células adjacentes e é apoplástico quando envolve a passagem dos solutos pela membrana.

O carregamento do floema é simplástico quando todo o caminho é via simplasto. De modo diferente, o carregamento do floema será apoplástico se os plasmodesmas estão ausentes em algum ponto do caminho, independente do local onde há a descontinuidade simplástica. Desse modo, uma espécie pode ter carregamento apoplástico do floema, mesmo que o carregamento do complexo CC-TC seja simplástico.

A via apoplástica de carregamento ocorre em plantas que possuem CC comum ou células de transferência nas nervuras terminais. Essas espécies transportam quase que exclusivamente a sacarose. Plantas com carregamento via apoplasto estão presentes nas famílias Solanaceae (batata, tomateiro), Fabaceae (feijão, ervilha), Chenopodiaceae (beterraba), Asteraceae, Brassicaceae, Balsaminaceae, Boraginaceae e Geraniaceae. Espécies com CC intermediárias fazem carregamento via simplasto. Essas espécies transportam 20 a 80% de seus açúcares na forma de rafinose e/ou estaquiose, além da sacarose. Exemplo de espécies com carregamento simplástico estão presentes nas famílias

Cucurbitaceae (abobrinha, melão), Labiatae (*Coleus blumei*) e Convolvulaceae.

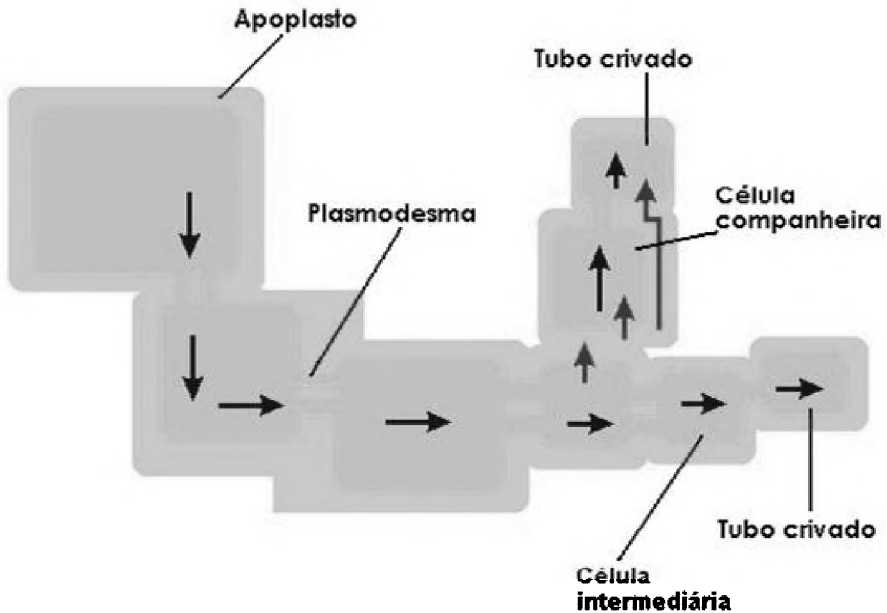


Figura 4: Carregamento simplástico (setas azuis) e apoplástico (setas vermelhas). As células companheiras envolvidas no carregamento apoplástico costumam ser do tipo comum ou de transferência. Já as do carregamento simplástico são do tipo intermediária. Imagem retirada do site: www.ciagri.usp.br/~lazaropp/fisiovegrad

Uma questão interessante é o porquê da existência de dois tipos de carregamento (simplástico e apoplástico). Sabe-se que o carregamento simplástico é mais comum em árvores e arbustos da região tropical úmida. Por outro lado, o carregamento apoplástico predomina em plantas herbáceas de regiões temperadas e zonas áridas. Uma das hipóteses para explicar a existência de tipos diferentes de carregamento seria uma adaptação à temperatura e à seca. Pode ser que o carregamento apoplástico seja uma adaptação à inibição do

carregamento simplástico em baixas temperaturas e estresse hídrico. Em baixas temperaturas há um aumento da viscosidade da seiva e conseqüente diminuição do fluxo de pressão. Pelo menos em regiões temperadas, as espécies com carregamento simplástico geram menor fluxo de pressão, possivelmente devido ao transporte de oligossacarídeos, os quais, em baixas temperaturas tendem a aumentar a viscosidade. Além disso, a capacidade das células intermediárias de produzirem oligossacarídeos pode diminuir muito em baixas temperaturas. De modo geral, a taxa de carregamento simplástico tende a ser menor que o apoplástico. Análises filogenéticas indicam que o carregamento apoplástico originou-se do simplástico como um caráter adaptativo.

7. DESCARREGAMENTO DO FLOEMA

O descarregamento do floema é o processo pelos quais os açúcares translocados saem dos elementos crivados dos tecidos–dreno. Após o descarregamento, os açúcares são transportados para as células receptoras do dreno, para fins de armazenamento ou metabolismo. O descarregamento na região do dreno pode ser simplástico ou apoplástico.

Assim como o carregamento do floema que ocorre na fonte, o descarregamento que ocorre nos drenos envolve uma série de etapas, tais como:

- 1) Descarregamento do soluto vindo do TC.
- 2) Transporte a curta distância depois do descarregamento até as células do dreno
- 3) Armazenamento e metabolismo do açúcar no dreno.

Essa terceira etapa (armazenamento e metabolismo do fotoassimilado) é o que denominamos alocação de assimilados e será discutida posteriormente. A duas primeiras etapas constituem o descarregamento propriamente dito, o qual pode ser do tipo simplástico ou apoplástico. O descarregamento apoplástico admite duas possibilidades,

sendo que o descarregamento do TC pode ser apoplástico ou pode ser simplástico, possuindo uma etapa apoplástica posterior (tipos 2A e 2B).

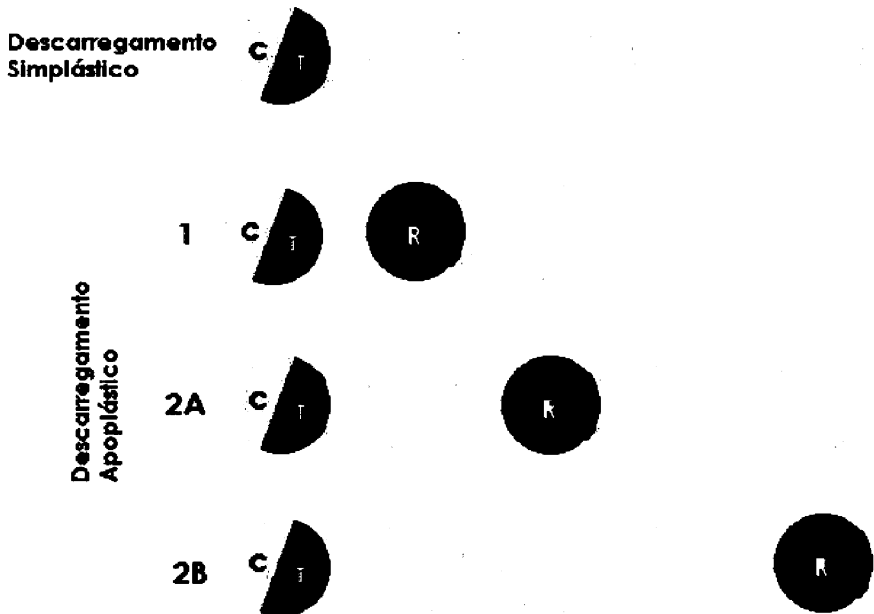


Figura 5: Tipos de descarregamento: No descarregamento apoplástico, a saída do tubo crivado pode ser apoplástica (tipo 1) ou simplástica com uma etapa apoplástica posterior (tipos 2A e 2B). Fonte: adaptado de Oparka e Vanbel (1992).

Nos drenos que se encontram em fase de crescimento, vegetativos, como raízes e folhas jovens, o descarregamento e o transporte para o interior das células receptoras geralmente ocorrem via simplástica. Neste caso, os açúcares se movimentam via plasmodesmata ou transportadores de sacarose. Já em outros órgãos, como os tecidos de reserva e reprodutivos, o descarregamento é apoplástico. O descarregamento simplástico ou apoplástico vai depender da espécie vegetal, do tipo de tecido ou órgão e a fase de desenvolvimento.

Quando o descarregamento do floema é apoplástico, o açúcar transportado pode ser parcialmente metabolizado no apoplasto. Por exemplo, a sacarose pode ser hidrolisada em glicose e frutose no apoplasto pela enzima invertase e, depois, entrar nas células drenos (Figura 6).

Acredita-se que a principal forma de transporte de sacarose da folha até os vasos condutores seja via apoplástica, visto que há poucas conexões plasmodesmáticas entre as células companheiras do floema e células do mesofilo, na maioria dos vegetais. Porém, em algumas espécies como oliveira, pepino e milho, existem numerosos plasmodesmos entre as células companheiras e as do mesofilo adjacente e, portanto, nessas espécies, o transporte de sacarose para o floema é simplástica, sem maiores gastos de energia para o carregamento do floema .

As plantas possuem dois tipos de enzimas capazes de clivar a sacarose. Uma é a **sacarose sintase (Susy)**, enzima presente apenas no citoplasma. O outro tipo de enzima de clivagem da sacarose é a **invertase**.

A contribuição de cada uma dessas enzimas à clivagem da sacarose pode ser determinada, em parte, pelas vias de acesso da sacarose. Durante o processo de descarregamento, é necessário que se mantenha o potencial de sacarose sempre baixo na célula receptora, para que não haja refluxo desse açúcar. Em caso de descarregamento simplástico, o baixo potencial químico de sacarose é mantido pela respiração ou pela conversão dos açúcares transportados em compostos necessários para o crescimento. Já em órgãos onde o descarregamento é apoplástico, as invertases desempenham um papel central na manutenção do baixo potencial de sacarose.

A sacarose que é transportada via floema e chega ao dreno, pode ter quatro destinos (Figura 6):

1) A sacarose é descarregada diretamente nas células do dreno, via plasmodesmatas, hidrolizada no citoplasma pela invertase neutra em glicose e frutose, que podem participar da respiração e crescimento celular, ou ser acumulada como sacarose no vacúolo, podendo depois ser hidrolizada pela invertase ácida vacuolar (ex: folhas de beterraba açucareira, meristemas radiculares de milho e endocarpo de feijão);

2) A sacarose é descarregada no apoplasto do dreno, onde é hidrolizada a hexoses, via invertase ácida e, as hexoses são transportadas através da plasmalema para o citoplasma das células do dreno. No citoplasma a sacarose é resintetizada podendo ser acumulada no vacúolo. Este mecanismo é rápido e permite o acúmulo de sacarose no vacúolo, pois as hexoses são transportadas mais rapidamente pela plasmalema (ex: internódios imaturos de cana-de-açúcar, sementes de milho e sorgo);

3) A sacarose é descarregada no apoplasto do dreno, sendo transportada diretamente para o citoplasma do dreno, onde é hidrolizada a hexoses, pela invertase neutra, podendo ser consumida na respiração celular. Quando há excesso de hexoses, ocorre síntese de sacarose e esta é acumulada no vacúolo. Em caso de necessidade a sacarose acumulada pode ser novamente hidrolizada a hexoses via a invertase ácida vacuolar (ex: propagação de cana-de-açúcar, raízes de beterraba açucareira, sementes de leguminosas e grãos de trigo);

4) A sacarose é descarregada por um dos mecanismos anteriores (1, 2 ou 3) de entrada no citoplasma do dreno e então, as hexoses são incorporadas em amido, como reserva de grãos, raízes e tubérculos, ou na forma de frutanos, em bainha de folhas de gramíneas de clima temperado.

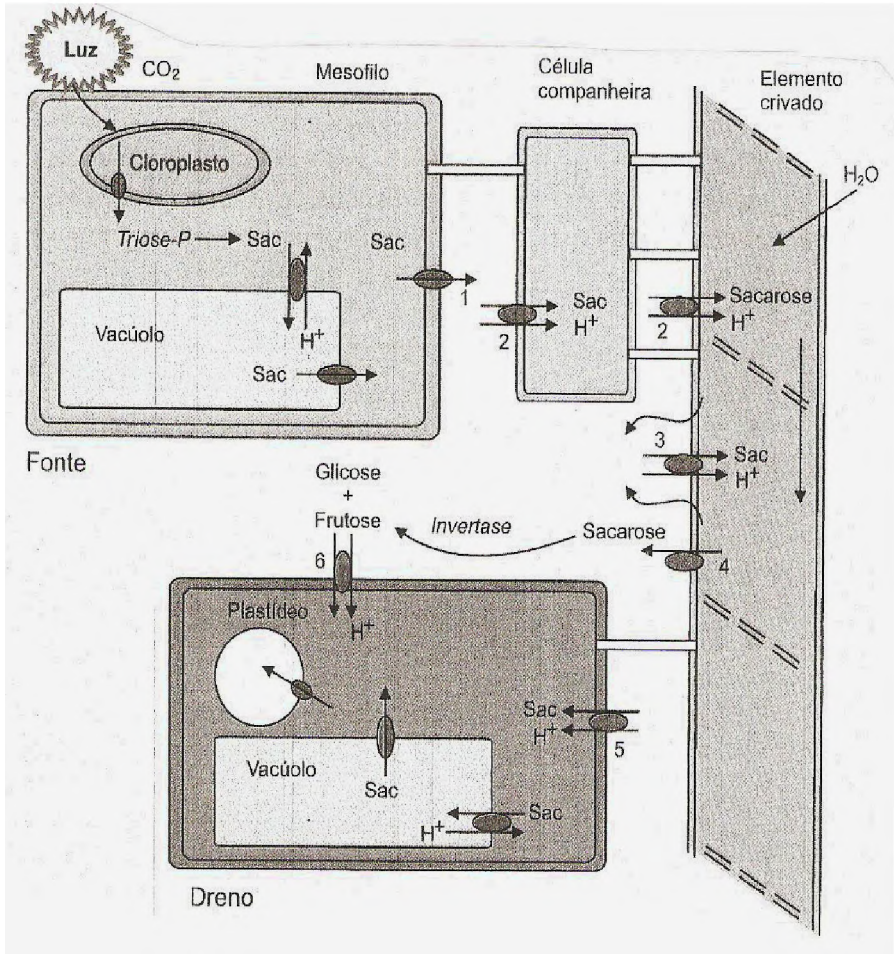


Figura 6: Síntese de fotoassimilados na fonte, produção de sacarose e seu carregamento via simplasto e apoplasto nas células companheiras e elemento de tubo crivado do floema (1, 2, 3). Descarregamento de sacarose no dreno com ação enzimática (invertase ácida e neutra).

De maneira geral o descarregamento via simplasto é mais comum em tecidos imaturos e, a via apoplástica é mais encontrada em tecidos maduros, já com o crescimento definido. O descarregamento afeta o gradiente osmótico do

floema e, conseqüentemente o transporte de carboidratos advindos da fonte. O descarregamento, também, é ativo e seletivo necessitando de energia na forma de ATP, para o cotransporte via membrana plasmática (H^+). Tanto pela via simplástica como a apoplástica, o descarregamento depende da atividade metabólica.

8. TEORIA DO FLUXO DE PRESSÃO

Atualmente, a teoria mais aceita para explicar o transporte à longa distância no floema é a do "Fluxo de Pressão". Essa teoria foi proposta por Münch em 1930. O fluxo de pressão é gerado pelo gradiente de pressão hidrostática (P) entre a fonte e o dreno. O gradiente de pressão, por sua vez, é gerado pelas alterações no potencial hídrico (ψ_w) devido aos processos de carregamento e descarregamento.

Na fonte, o carregamento de solutos (fotoassimilados) abaixa o potencial osmótico (ψ_s) e, conseqüentemente, o ψ_w do TC. O abaixamento do ψ_w provoca a entrada de água vinda do xilema, aumentando a pressão hidrostática (P) do TC nessa região. No dreno, o descarregamento de solutos aumenta o ψ_w do TC, fazendo com que a água saia para as células adjacentes, ocorrendo uma diminuição na pressão hidrostática (P).

O carregamento ativo do floema com sacarose reduz o potencial osmótico e o potencial água do elemento crivado na fonte e, aumenta a pressão osmótica, o que provoca a entrada de água livre no xilema, causando aumento na pressão hidrostática na fonte. No dreno a descarga ativa de sacarose, causa um aumento do potencial osmótico e água no floema e reduz a pressão osmótica, reduzindo também a pressão hidrostática. A água livre tende a passar para o xilema que estar sob pressão negativa (transpiração), o que diminui a pressão hidrostática no dreno. O fluxo de massa de água com solutos se move no floema a favor de um gradiente de

pressão hidrostática (**Figuras 8**). O transporte à longa distância é passivo, mas depende de mecanismos ativos implicados no carregamento e no descarregamento de sacarose, assim como a energia necessária para manter o estado funcional e de integridade das células envolvidas no transporte.

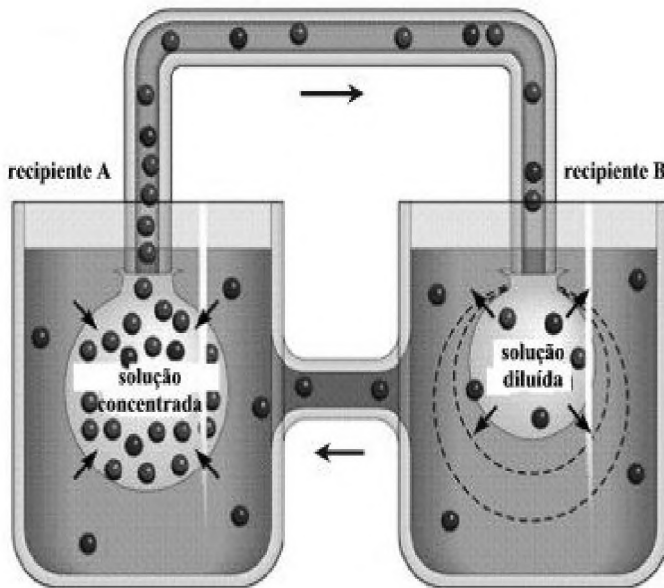


Figura 7: Modelo físico usado por Munch para explicar a sua teoria: usou dois recipientes, A e B, de membrana permeável à água e impermeável à sacarose. O recipiente A é cheio com solução concentrada de sacarose e o recipiente B com água. Os recipientes são ligados por um tubo e mergulhados numa tina com água. Verifica-se que a entrada de água para o recipiente A, com a solução hipertónica, causa um aumento tal de pressão que a solução se desloca no tubo até ao recipiente B, arrastando consigo a sacarose. No recipiente B a água sai novamente para a tina. Este fluxo pára quando as concentrações se igualam nos recipientes A e B, mas se for adicionada sacarose ao recipiente A, este fluxo nunca pára. Imagem retirada do site: www.google.com.br/imagens

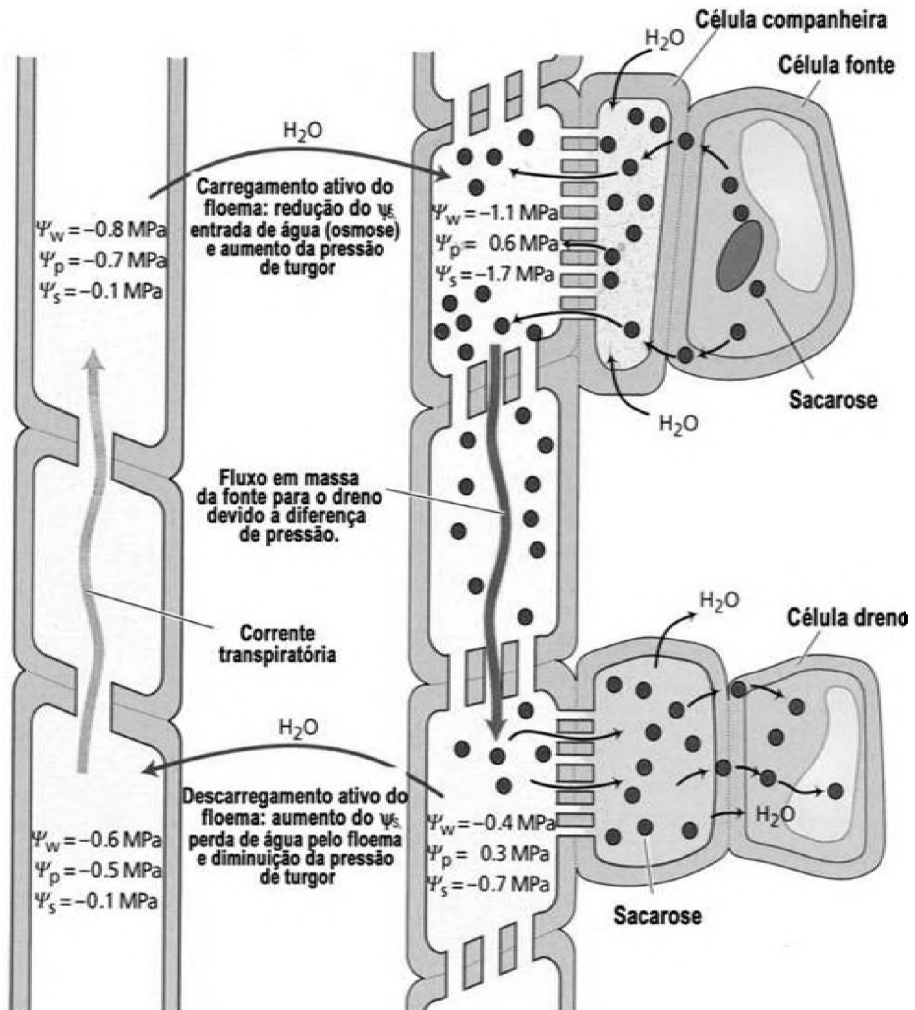


Figura 8: Teoria do fluxo de pressão para o transporte no floema. O fluxo de pressão é gerado pelo gradiente de pressão (P), o qual é alto na fonte e baixo no dreno. O processo de carregamento de sacarose (SAC) no TC da fonte abaixa o potencial osmótico (S) e conseqüentemente o potencial hídrico (H), o qual leva à entrada de água vinda do xilema e, por fim, aumento da pressão hidrostática (P). O descarregamento no dreno leva a um processo inverso e provoca a diminuição de P. Fonte: Nobel, (1991)

Considerações importantes referente à funcionalidade do Fluxo de Pressão:

a) A existência de um gradiente de pressão hidrostática entre a fonte (alta pressão) e o dreno (baixa pressão);

b) Os poros da placa crivada devem estar desbloqueados;

c) Não há possibilidade de ocorrer fluxo bidirecional no mesmo elemento crivado, no mesmo instante;

d) O fluxo deve ser passivo, sendo um mecanismo físico. A energia é utilizada para manter a funcionalidade e integridade das células do floema e para o carregamento e descarregamento;

e) Pode haver saídas laterais de açúcares através de pontos de ligações transversais entre o floema e o xilema;

f) As células devem estar com boa integridade de membrana e intactas;

g) Deve haver circulação de água dentro da planta, entre o floema e o xilema;

h) O gradiente de pressão hidrostática deve ser alto, para vencer as resistências e manter a velocidade de transporte necessária;

i) Este mecanismo não encontra dificuldades associadas ao incremento no comprimento ou distância entre a fonte e o dreno;

j) É fácil a construção de modelos físicos que funcionem, a teoria é energeticamente aceitável;

k) Deve haver permeabilidade restrita (seletividade) nas membranas das células do floema;

l) É necessária uma resistência longitudinal ao fluxo, neste particular existem dúvidas.

9. FLUXO ELETROSMÓTICO (FENSON & SPANNER, 1957)

O fluxo de massa elétrico ou eletrosmótico de solutos ocorrem através dos poros da placa crivada, devido a polarização, resultado da absorção passiva de um íon (K^+ , Na^+) em um lado da placa e pela secreção ativa do mesmo, no outro lado da placa. Os filamentos de P-proteína servem como meio de transporte para os íons, água e solutos. As células companheiras fazem este processo, o que causa um fluxo unidirecional. Este mecanismo gera uma diferença de potencial ($ddp = 50 \text{ mV}$) ou seja um gradiente elétrico através do poro da placa crivada. Esta teoria reforça duas objeções à hipótese de Münch: a necessidade de excessivo potencial de pressão para promover o fluxo através dos poros da placa crivada e ao fato de que ela é uma teoria essencialmente não fisiológica, enquanto que os tecidos do floema possuem alta atividade fisiológica. Todavia, explica satisfatoriamente o movimento de moléculas carregadas positivamente, mas não explica o movimento de moléculas carregadas negativamente, por que os poros são carregados negativamente.

10. ALOCAÇÃO DE ASSIMILADOS

Entende-se como **alocação de assimilados** a regulação da divisão do carbono fixado entre as várias vias metabólicas. A alocação compreende o armazenamento, a utilização e o transporte do carbono fixado. Vários podem ser os destinos metabólicos do carbono fixado, tais como a utilização na respiração, síntese de reservas e síntese de materiais estruturais (parede celular, lignificação, etc). O processo de alocação pode ocorrer tanto na fonte como no dreno. Nas fontes, após a fotossíntese, algumas plantas armazenam o carbono fixado sob a forma de amido nos cloroplastos e sacarose nos vacúolos, sendo essas fontes de carbono mobilizadas para a translocação durante a noite. Normalmente, a sacarose é mobilizada primeiro e só quando ela termina é que a planta começa a degradar amido.

A alocação de assimilados é de interesse para o melhoramento vegetal.

Existem consideráveis diferenças quanto à alocação de assimilados entre os diferentes tipos de órgãos e espécies vegetais, sendo essa variabilidade de interesse para o melhoramento vegetal. Muitas espécies vegetais acumulam amido em frutos imaturos e a degradação desse amido durante a maturação contribui para um aumento no teor de sólidos solúveis (Brix). Entre as plantas cultivadas nas quais se tem buscado um aumento no Brix, está o tomateiro (*Lycopersicon esculentum*). Enquanto o Brix do tomateiro normalmente não ultrapassa o valor 5, algumas espécies do gênero *Lycopersicon* possuem frutos com Brix igual a 10. É interessante notar que os frutos de uma dessas espécies, *L. hirsutum*, acumulam muito amido quando verdes, o qual está relacionado com uma maior atividade da enzima ADP-glicose pirofosforilase.

Uma outra espécie cultivada onde as diferenças na alocação de assimilados possuem um amplo impacto na produtividade é a batata (*Solanum tuberosum*). Nessa espécie, tem se buscado sempre variedades com alto conteúdo de amido nos tubérculos. Uma abordagem biotecnológica interessante para essa cultura seria a alteração genética de componentes importantes nos processos de alocação, para favorecer o acúmulo de amido.

11. PARTIÇÃO DE ASSIMILADOS

O floema promove a distribuição de nutrientes nas diversas partes das plantas. Levando-se em conta que somente algumas partes da planta fazem fotossíntese, o transporte no floema é essencial para que todos os órgãos do vegetal sejam supridos.

Enquanto o transporte via xilema é unidirecional, ocorrendo sempre da raiz para a parte aérea da planta,

seguido a corrente transpiratória, o transporte via floema, pode ocorrer bidirecionalmente, ou seja, da parte aérea para a raiz, e da raiz para a parte aérea. Contudo, para um mesmo tubo de seiva só existe uma direção.

A direção do transporte no floema não é definida com respeito à força gravitacional, mas sim pela localização relativa das áreas de produção e utilização dos produtos da fotossíntese.

A translocação ocorre das **regiões de suprimento (fontes)** para as regiões de **metabolismo ou armazenagem (drenos)**. As **Fontes** correspondem a qualquer órgão que exporta tipicamente as folhas maduras que produzem fotoassimilados em excesso a seu próprio consumo. Outro exemplo de fonte é um órgão já desenvolvido e que passa a efetuar exportação (ex: açúcares são mobilizados durante a brotação de certos tubérculos e raízes e são redistribuídos para os ramos em crescimento; o mesmo ocorre durante a germinação de sementes). Exemplos de **drenos** são as raízes, tubérculos, frutos em desenvolvimento e folhas imaturas, que têm que importar carboidratos para um desenvolvimento normal. Um exemplo bastante ilustrativo é o fato de que folhas novas, apesar de fotossintetizarem, não sintetizam carboidratos em quantidades suficientes para manter as suas atividades biossintéticas, dependendo, por exemplo, da importação de sacarose produzida pelas folhas maduras, as quais, por sua vez, produzem fotoassimilados em quantidades superiores às suas necessidades, podendo então exportar via floema o excedente de sua produção.

A figura abaixo fornece um exemplo de distribuição de nutrientes móveis e imóveis no floema entre as folhas e os frutos de tomateiro. Esse processo de redistribuição de nutrientes entre as várias partes da planta é denominado **partição**.

A partição de nutrientes feita através do floema segue um critério relativamente simples: ela é feita sempre no sentido da fonte para o dreno, sendo que os drenos mais "fortes" recebem mais nutrientes.

Os principais fatores que definem a força do dreno são:

1) **Proximidade**. Normalmente as fontes translocam nutrientes para os drenos que estão mais próximos delas. Uma consequência prática disso é que folhas que sombreiam outras folhas mais próximas dos drenos de interesse devem ser eliminadas. Isso ocorre em videira, onde as folhas próximas aos cachos são as responsáveis pela qualidade dos frutos. Como critério geral, as folhas da porção superior da planta costumam translocar nutrientes para as folhas novas e caules em crescimento e as folhas da porção basal tendem a exportar para o sistema radicular.

2) **Desenvolvimento**. Durante a fase vegetativa os maiores drenos são raízes e ápices caulinares. Na fase reprodutiva os frutos se tornam dominantes.

3) **Conexão vascular**. Fontes translocam assimilados preferencialmente para drenos com os quais elas têm conexão vascular direta.

Como se verá adiante, pode se levar em conta alguns desses critérios para um manejo correto das culturas a fim de se aumentar a força dos drenos desejáveis e conseqüentemente a produtividade. Contudo, antes de discutirmos essas aplicações, é desejável que tenhamos um conhecimento mais aprofundado sobre o transporte no floema. Pode-se dizer que o transporte do floema compreende três etapas principais: o carregamento na fonte, o transporte em longa distância nos TCs e o descarregamento no dreno. A seguir consideraremos a primeira dessas etapas.

12. PRINCIPAIS FATORES QUE AFETAM A TRANSLOCAÇÃO DE SOLUTOS ORGÂNICOS

Devido à translocação estar diretamente ligada aos processos: fotossintético e de absorção e transporte de água, alguns dos principais fatores ambientais (luz, temperatura, água, oxigênio, gás carbônico, estágio fenológico, genótipo, oxigênio, etc.), que agem nesses mecanismos também, afetam a translocação.

a) Temperatura: as taxas de translocação são influenciadas pela temperatura e, deve existir uma faixa de temperatura ótima (20 a 30°C) para o bombeamento do floema e/ou translocação de solutos. De maneira geral, o aumento de temperatura aumenta a taxa de translocação, até certo ponto.

b) Relações entre fotossíntese e translocação: as taxas de translocação podem ser afetadas por três fatores ambientais: luz, água e temperatura. Desde que esses três fatores também, afetem as taxas fotossintéticas. De maneira geral, podemos dizer que plantas que fotossintetizam a taxas elevadas também são capazes de exportar sacarose das folhas (fontes) a altas taxas e rapidamente (ex: plantas C₄ translocam mais rapidamente que as C₃, a presença da bainha vascular e as altas taxas fotossintéticas são os principais responsáveis).

c) Força do dreno: as taxas fotossintéticas nas fontes são influenciadas pela força do dreno. O grau de demanda de um determinado dreno afeta diretamente a produção de fotoassimilados pela fonte. O que é produzido ou assimilado pelas folhas, é exportado imediatamente para serem utilizados e/ou armazenados (sacarose ou amido) nos drenos. O dreno pode alterar significativamente a força da fonte, em função do seu crescimento e desenvolvimento.

Fotossíntese na folha regulando a atividade do dreno: fatores (luz, temperatura, gás carbônico, oxigênio) que estimulem maiores taxas fotossintéticas nas fontes também, aumentam o bombeamento para o floema e conseqüentemente, maior descarregamento nos drenos.

PARTE IV

RESPIRAÇÃO

1. INTRODUÇÃO

A respiração é um processo celular. Pode-se designar a respiração como qualquer reação química aeróbica ou anaeróbica, por meio da qual a célula libera energia. Uma característica principal deste processo é a oxidação gradual e controlada de substratos orgânicos (açúcares, lipídios ou proteínas), por meio de uma série de reações ordenadas, levando à produção de substâncias mais simples (compostos intermediários) necessárias para a biossíntese celular, energia para as diversas atividades celulares e liberando gás carbônico. A respiração é necessária para o crescimento, desenvolvimento e reprodução vegetal, ou seja, é responsável pela manutenção da vida da planta. Durante o processo parte da energia gerada é dissipada na forma de calor. A respiração é responsável pela produção de energia, calor e compostos intermediários indispensáveis ao metabolismo celular.

A respiração pode ser representada por uma reação mais completa, onde nem todo o carbono que entra na rota respiratória sai na forma de CO_2 . Muitos metabólitos intermediários importantes aparecem nas rotas glicolíticas e ciclo tricarboxílico, permitindo que estas rotas funcionem como

ponto inicial de muitas outras reações celulares. Como exemplo desses metabólitos podemos citar vários aminoácidos, pentoses usadas na parede celular e biossíntese, precursores de biossíntese de porfirinas, e gliceróis necessários para síntese de fosfolídeos.

Outras definições de respiração podem ser observadas: 1) É a metabolização de compostos orgânicos por meio da oxidação controlada para a liberação de energia (ATP) para a manutenção e desenvolvimento da planta; 2) Obtenção de energia através da degradação de um substrato orgânico. Podendo ocorrer na presença de oxigênio ou não; 3) É o desdobramento da energia armazenada nos fotoassimilados formados pelo processo fotossintético, visando a produção de energia (ATP e calor) e de compostos intermediários indispensáveis para o crescimento e desenvolvimento vegetal, via oxidação, principalmente. Pode-se representar a oxidação de uma hexose da seguinte forma:



2. TIPOS DE RESPIRAÇÃO

2.1. Respiração aeróbia ou aeróbica: é a mais importante em termos energéticos e quantidade de produtos intermediários para a biossíntese celular. Utiliza o oxigênio para a oxidação dos substratos orgânicos.

2.2. Respiração anaeróbia ou anaeróbica: refere-se à produção de energia a partir de um substrato sem a utilização do oxigênio. A mais importante entre elas é a fermentação (alcoólica e láctica).

3. A MITOCÔNDRIA

São organelas que podem se apresentar na forma de bastonetes ou sob forma esférica. O diâmetro varia de 0,3 a 0,7µm e comprimento entre 1 e 4µm. São encontradas no hialoplasma. São encontrados em todas as células

eucarióticas, variando de 500 a 1000 por célula. São delimitadas por uma membrana externa lisa e envolvente, sob a qual surge uma membrana interna que se invagina formando cristas ou pregas, sendo designadas de cristas mitocondriais. Local onde ocorre a Cadeia Transportadora de Elétrons. Entre as duas membranas situa-se o espaço intermembranar. O Ciclo de Krebs ocorre na matriz mitocondrial, que é contida pela membrana interna. As mitocôndrias possuem DNA, RNA, pequenos ribossomos e podem se duplicar (Figura 1).

Assim como os cloroplastos, as mitocôndrias são organelas semi-autônomas, elas contêm ribossomos, RNA e DNA, que codifica um limitado número de proteínas mitocondriais. A mitocôndria se multiplica através de fissão de mitocôndrias pré-existentes e não através de uma nova biogênese.

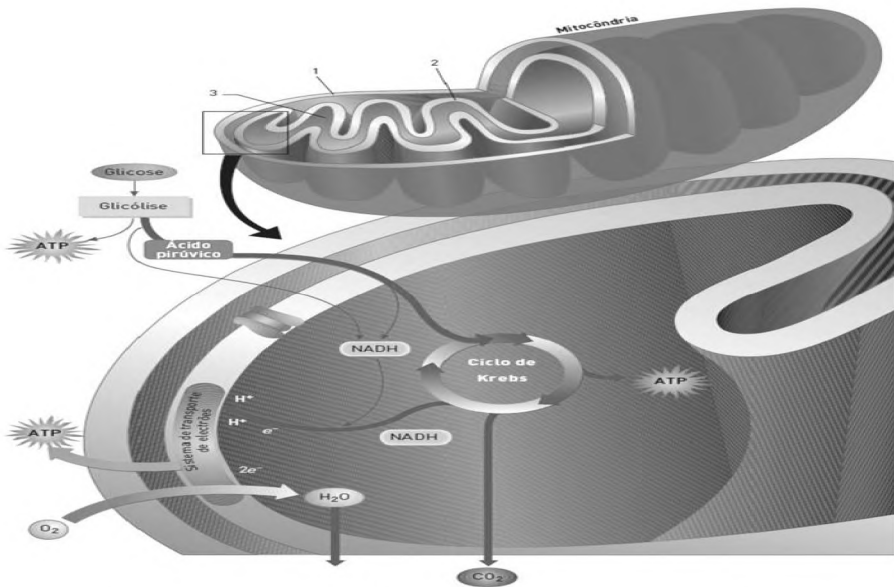


Figura 1: Mitocôndria de uma célula vegetal adulta: 1 - membrana interna da mitocôndria; 2 - crista mitocondrial e 3- matriz mitocondrial. Imagem retirada do site: www.google.com.br/imagens

4. FLUXO DE ENERGIA NOS SISTEMAS VIVOS

4.1. Processo fotossintético: captura da radiação solar e sua conversão em energia química de ligação;

4.2. Processo respiratório: conversão ou desdobramento da energia química de ligação em formas de energia que possam participar imediatamente das transações metabólicas celulares;

4.3. Utilização da energia: realização dos diversos trabalhos metabólicos como movimentos e transporte ativo (Figura 2).

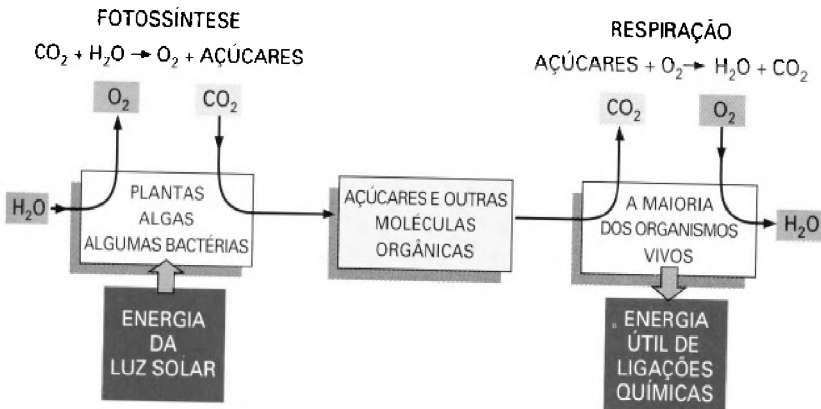


Figura 2: Processos envolvidos na produção de compostos orgânicos (Fotossíntese), energia na forma de ATP, NADPH⁺ e calor (Respiração) e utilização da energia para a realização de trabalho e crescimento.

5. ETAPAS DA RESPIRAÇÃO AERÓBIA DOS CARBOIDRATOS

A degradação dos compostos orgânicos envolve processos distintos em função do local e condições de ocorrência e, produtos. Entretanto, os substratos precursores da respiração (carboidratos, lipídios e proteínas), não podem participar do processo respiratório desta forma. Enzimas hidrolíticas e específicas (amilases, sacarase, lípases e

proteases) são necessárias para transformá-los em unidades mais simples, designadas de impulsores da respiração (hexoses, aminoácidos e ácidos graxos).

Desta forma o desdobramento dos carboidratos pode ser dividido em três etapas principais: Via Glicolítica ou Glicólise, Ciclo de Krebs e a Cadeia transportadora de elétrons. Considera-se a Via Glicolítica como anaeróbica ou facultativa, pois não necessita da presença de oxigênio para sua ocorrência. Conquanto, o Ciclo de Krebs e a Cadeia transportadora de elétrons, requerem a presença de oxigênio, ou seja, são aeróbicas (**Figura 3**). A fermentação (anaeróbica) e a via pentose-fosfato são alternativas que podem ser verificadas na etapa inicial deste desdobramento.

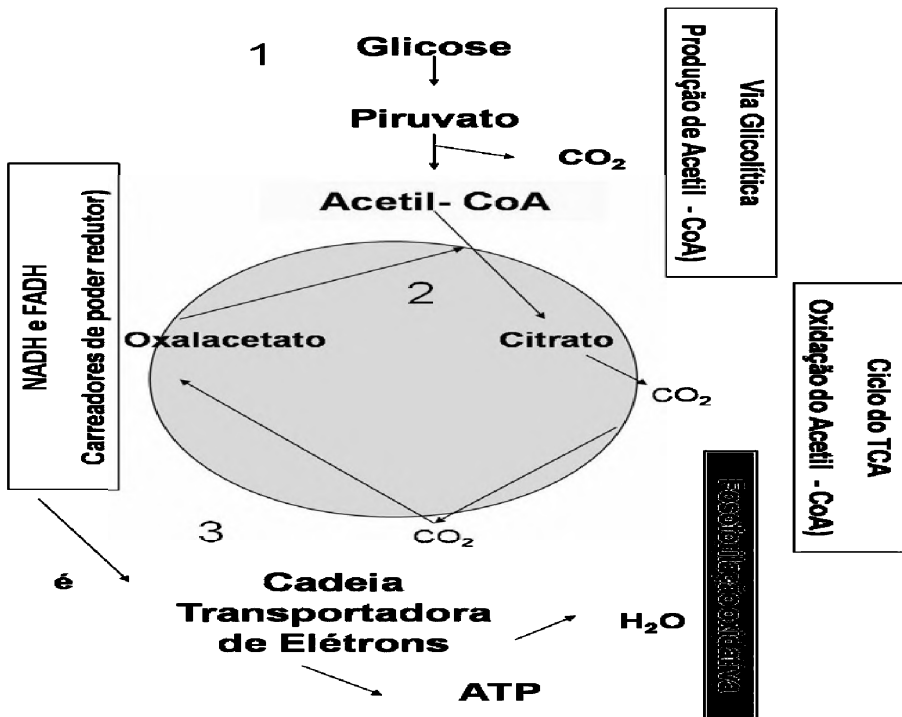


Figura 3: Etapas da respiração aeróbica de carboidratos: 1 – Glicólise; 2- Ciclo de Krebs e 3 – Cadeia Transportadora de Elétrons.

6. VIA GLICOLÍTICA – GLICÓLISE – VIA EMBDEN-MEYERHOF-PARNAS (EMP)

6.1.1 Local de ocorrência: a glicólise ocorre no citoplasma (citosol), não necessitando da presença de oxigênio para sua dinâmica.

6.1.2 Principais etapas:



a) Os substratos principais sofrem ação de enzimas hidrolíticas e específicas gerando moléculas mais simples: o Amido sob ação da α -amilase gera n glicose a Sacarose sob ação da Sacarose Sintase (SS) ou Invertases produz glicose + frutose. A UDP-Glicose pirofosforilase pode transformar a sacarose em glicose-1-P depois em glicose-6-P pela ação da Fosfoglicomutase. Os Frutanos sob ação da Frutofuranosidases gera glicose + (frutose)n. Estes compostos (hexoses) participam da Via Glicolítica;

b) A glicose e a frutose sofrem fosforilações pela Hexoquinase (consumo de **1 ATP**) e produzem a glicose-6-P e frutose-6-P;

c) A Fosfoglicoisomerase (Hexosefosfatoisomerase) converte a glicose-6-P em frutose-6-P;

d) A Fosfrutoquinase incorpora outro grupamento fosfato na posição 1 da hexose (consumo de **1 ATP**), gerando a frutose-1-6-bifosfato;

e) Clivagem da frutose-1-6-bifosfato em duas moléculas (trioses-P): gliceraldeído-3-P e a diidroxiacetona-P (DHAP) pela Aldolase;

f) A Triose fosfatoisomerase transforma a DHAP em outra molécula de gliceraldeído-3-P. A partir desta etapa os produtos e compostos são gerados em dobro (x2);

g) Cada gliceraldeído-3-P é oxidado (Triose fosfatodesidrogenase) cedendo $2H^+$ e produzindo um total de **2NADH⁺**. Simultaneamente é fosforilado (Pi) produzindo o ácido 1-3-difosfoglicérico (1-3-bifosfoglicerato);

h) Os 1-3-bifosfoglicerato reagem com ADP (Fosfoglicoquinase) gerando o ácido 3-fosfoglicérico (3-fosfoglicerato) e um total de **2 ATP**;

i) O 3-fosfoglicerato (Fosfogliceromutase) é transformado em 2-fosfoglicerato;

j) A Enolase cataliza a desidratação do 2-fosfoglicerato em fosfoenolpiruvato (PEP) mais H_2O . O PEP pode produzir Oxaloacetato (PEP_{case}) depois Malato (Malato desidrogenase) consumindo NADH⁺ e ir para a mitocôndria.

l) Cada PEP transfere um grupo fosfato produzindo ATP (total de **2 ATP**) pela Piruvato quinase, gerando o piruvato (ácido pirúvico). A produção de 2 piruvatos representa o final da glicólise.

m) O piruvato pode: a) em condições aeróbicas participar do Ciclo de Krebs (mitocôndria); b) em condições anaeróbicas produzir pela Via Fermentativa: lactato ou etanol.

6.1.3 Principais funções:

a) Clivagem da molécula de glicose (molécula rica em energia) em duas moléculas de três carbonos (ácido pirúvico), mais simples, menos energéticas e mais reativas;

b) Produção de moléculas de dois ATP (fosforilação em nível de substrato);

c) Produção de dois nucleotídeos (NADH⁺) extramitocondriais (1,5 ATP);

d) Produção de duas moléculas de ácido pirúvico (piruvato);

e) Produção de compostos intermediários:

f) Balanço Energético: consumo de **2 ATP** e produção de **4 ATP + 2 NADH⁺** ($2 \times 1,5 \text{ ATP} = 3 \text{ ATP}$) = **7 ATP**. Rendimento líquido igual a **5 ATP** (7 - 2). Apenas 10 a 15% da energia da glicose.

g) Produção de grande número de compostos intermediários:

Quadro 1: Compostos gerados durante a glicólise:

GLICOLÍSE	COMPOSTOS INTERMEDIÁRIOS	
	Hexose -P	Componentes da parede celular, hemicelulose e compostos pécticos
	Triose - P	Glicerol das gorduras, óleos e fosfolipídios, serina - cisteina - proteínas
	PEP	Compostos fenólicos, lignina, fenilalanina, triptófano, antocianina e auxinas
	Piruvato	Etanol, ácido láctico, alanina e proteínas

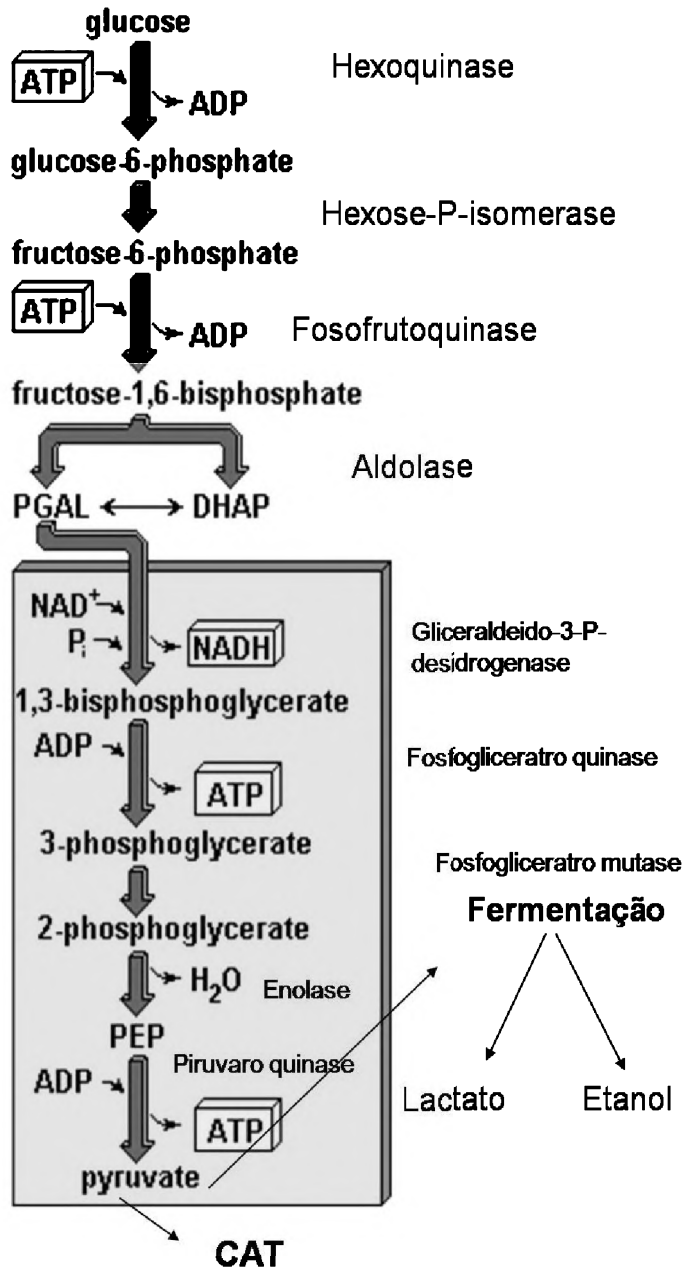
6.1.4 Via Fermentativa

Na ausência de oxigênio (anaerobiose) as moléculas de piruvato geradas na Glicólise, entram em processo fermentativo produzindo etanol (fermentação alcoólica) com a participação da piruvato descarboxilase (1) e da álcool desidrogenase (2), consumindo NADH⁺ e liberando CO₂. Ou lactato (fermentação láctica) com a participação da lactato desidrogenase (3) e consumo de NADH⁺ (**Figura 5**). Os produtos são prejudiciais ao metabolismo e estrutura celulares, além do baixo rendimento energético por hexose (2 ATP).

6.1.5 Gliconeogênese (reverso da Glicólise)

São reações que formam glicose a partir de compostos de carbono. Sementes de espécies oleaginosas durante o processo de germinação, podem transformar suas reservas

Figura 4:
Reações da glicólise evidenciando as reações geradoras de energia (ATP e NADH⁺) até a formação de duas moléculas de ácido pirúvico.



lipídicas em glicose e sacarose (ex. mamona, girassol e soja). Compostos mais facilmente metabolizados durante este processo e necessários para a formação de novos tecidos relacionados com o crescimento e desenvolvimento do embrião e posterior plântula.

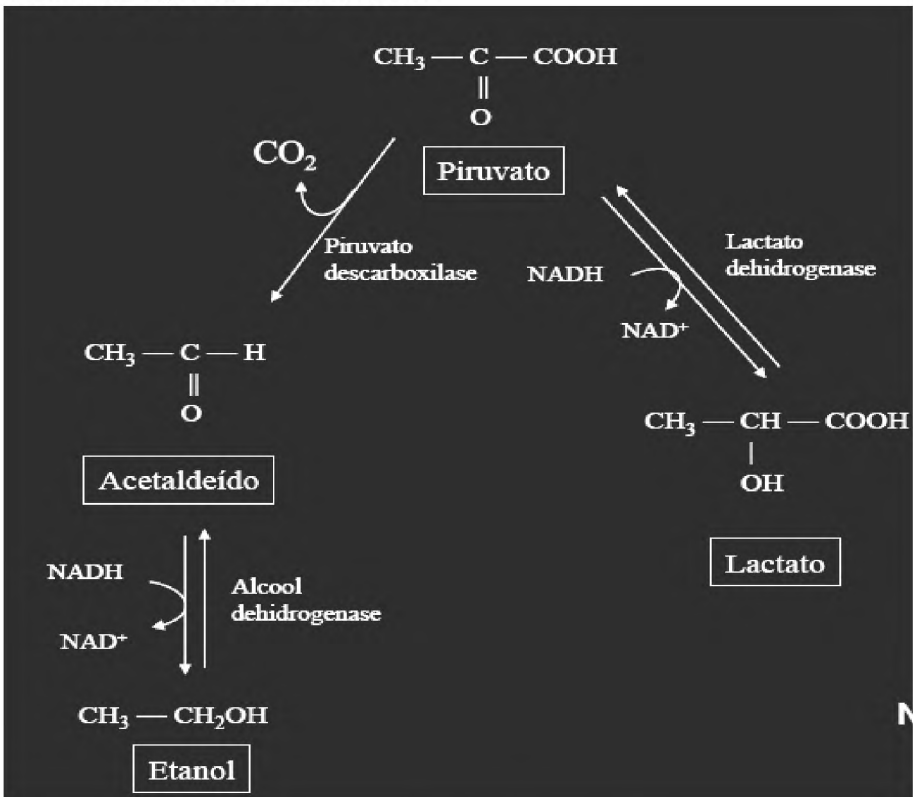


Figura 5: Reações da fermentação (alcoólica e láctica)

6.1.6 Rota das Pentoses Fosfato (RPF)

Ocorre em nível de citosol e é uma via alternativa da glicólise (**Figura 6**). Inicia-se com a glicose-6-P e culmina na produção de ribulose-5-P e posteriormente em duas moléculas uma frutose-6-fosfato e gliceraldeído-3-fosfato (3-PGAlD). Durante a RPF vários compostos são formados. O NADPH

(estramitocondrial e extracloroplastídeo) é utilizado na biossíntese de lipídios, esteróides, aminoácidos, componentes da parede celular, assimilação de nitrogênio (redução do nitrato) e produção de ATP. A Ribose-5-P pode gerar DNA e RNA, trioses, hexoses, aminoácidos e reguladores de crescimento. A Eritrose-4-P combinada com o PEP na reação inicial produz derivados do ácido chiquímico (compostos fenólicos: aminoácidos aromáticos, precursores da lignina, flavonóides e fitoalexinas. Pode gerar compostos intermediários do Ciclo de Calvin, antes da folha se tornar uma fonte auto-suficiente (Figura 6). O controle da RPF é exercida pela glicose-6-P-desidrogenase, inibida pela alta relação $\text{NADPH}:\text{NADP}^+$.

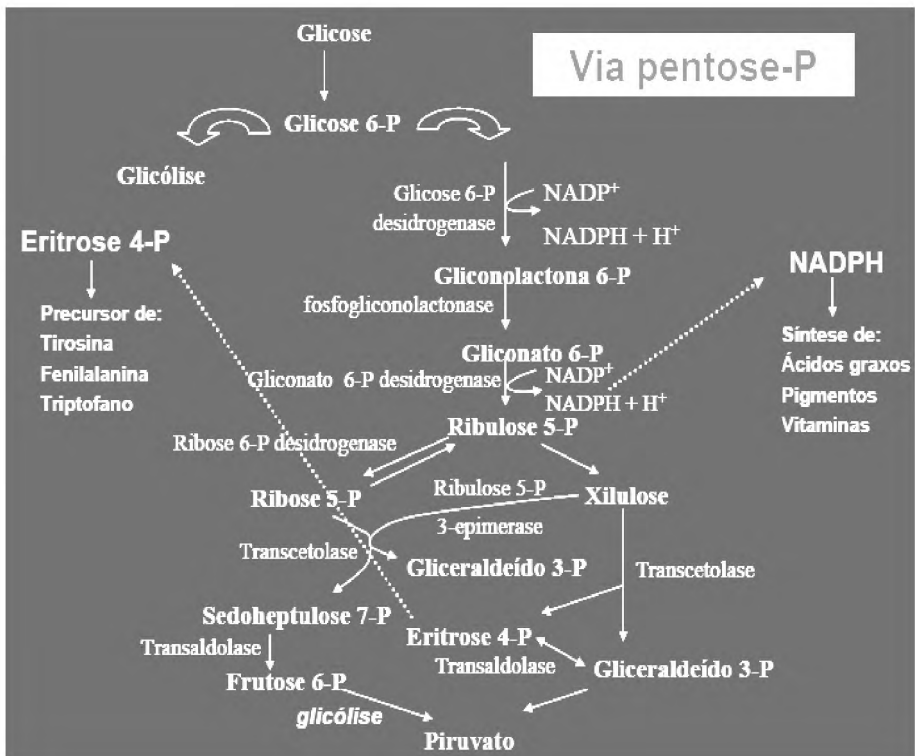


Figura 6: Rota pentose-fosfato (RPF), alternativa da via glicolítica.

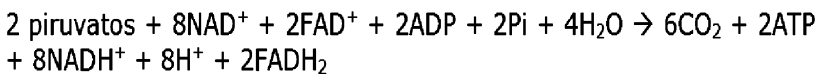
6.1.7 Pontos de controle na via glicolítica (regulação da glicólise)

Um dos pontos importantes nas vias metabólicas são seus pontos de controle. As vias poderão ser desligadas por qualquer organismo se não tiver uma necessidade imediata de seus produtos, guardando, desse modo, a energia. Na glicólise, três reações formam os pontos de controle da via: a reação de glicose para glicose- 6 -fosfato, catalisada pela hexoquinase; a produção de frutose- 1,6 bifosfato, catalisada pela fosfofrutoquinase; e a última reação da via, catalisada pela piruvato-quinase. Frequentemente, observa-se que o controle de rotas metabólicas é exercido em pontos próximos ao início e ao final da via, envolvendo intermediários- chave; nesse caso temos a frutose 1,6-bifosfato.

7. CICLO DE KREBS (CK) – CICLO DO ÁCIDO CÍTRICO – CICLO DOS ÁCIDOS TRICARBOXÍLICOS (CAT)

7.2.1 Local de ocorrência: O CAT ocorre na matriz mitocondrial. É uma etapa aeróbia do desdobramento dos carboidratos.

7.2.2. Principais etapas:



a) Entrada do piruvato na mitocôndria (cotransporte com H^+) associado com OH^- ;

b) Descarboxilação do piruvato (complexo piruvato desidrogenase), liberado uma molécula de CO_2 e produzindo **NADH^+** e acetil-CoA (etapa preparatória). Em mitocôndrias vegetais o malato por meio da enzima málica perde CO_2 e converte-se em piruvato;

c) Combinação (citrato sintase) do acetil-CoA com o oxaloacetato (AOA) para formar o citrato (seis carbonos e três grupamentos carboxílico). Início do Ciclo;

- d) Isomerização do citrato para isocitrato pela aconitase;
- e) Produção de **NADH⁺** e **CO₂** pela isocitrato desidrogenase (irreversível) gerando o ácido alfa-cetoglutarico (2-oxoglutarato);
- f) A 2-oxoglutarato desidrogenase produz **NADH⁺** e **CO₂** gerando o succinil-CoA (fisiologicamente irreversível);
- g) A succinil-CoA sintase forma succinato a partir do succinil-CoA, produzindo um **ATP** (fosforilação em nível de substrato);
- h) O succinato é oxidado (succinato desidrogenase associada à membrana da mitocôndria) para fumarato e produção de um **FADH₂**;
- i) A fumarase converte o fumarato em malato;
- j) O malato é oxidado (malato desidrogenase) gerando **NADH⁺** e oxaloacetato. Encerrando o Ciclo do Ácido Cítrico.

7.2.3 Principais funções:

- a) Manutenção da vida da planta no escuro (produção e energia, biossíntese celular e produção de compostos intermediários);
- b) Produção de nucleotídeos reduzidos **NADH⁺** e **FADH₂**;
- c) Produção de moléculas de **ATP**;
- d) Formação de compostos carbonados para a biossíntese de ácidos graxos, aminoácidos, isoprenóides (carotenóides, esteróis, giberelinas e ácido abscísico), compostos aromáticos e flavonóides.
- e) Participa da oxidação de aminoácidos e lipídios.
- f) Maior liberação de moléculas de **CO₂**;
- g) Balanço energético (etapa preparatória mais Ciclo):
 $2\text{ATP} + 8\text{NADH}^+ (2,5 \text{ ATP}) + 2\text{FADH}_2 (1,5 \text{ ATP})$ total em **ATP**:
 $2\text{ATP} + 20\text{ATP} + 3\text{ATP} = 25\text{ATP}$. Considera-se que o

equivalente a um ATP seja necessário para manter o CK. Totalizando **24ATP** (25 – 1) para a oxidação de uma hexose.

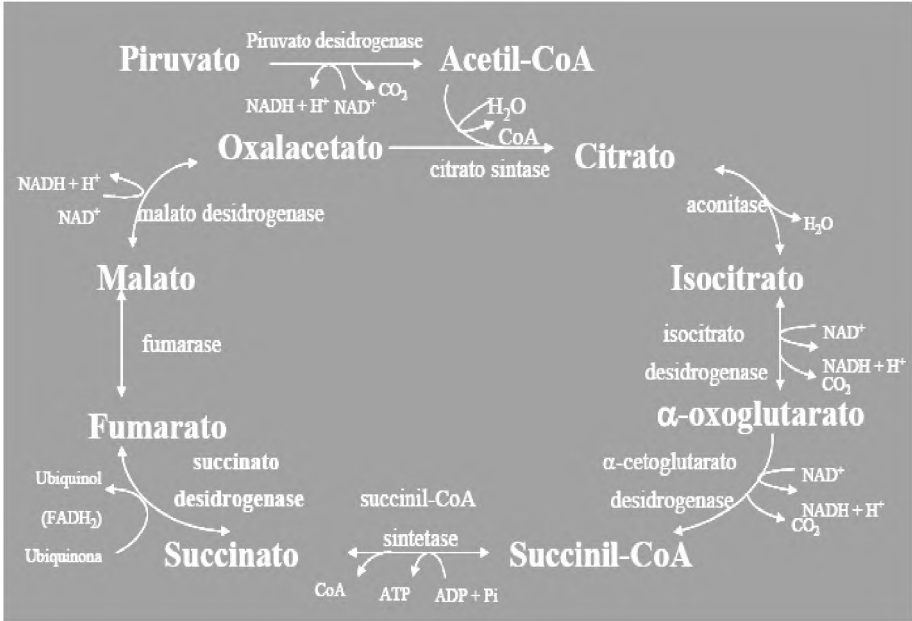


Figura 7: Principais reações do Ciclo de Krebs em célula vegetal. Apresentando suas enzimas, produtos e compostos.

Durante a glicólise, a rota pentose-fosfato e a realização do ciclo do ácido cítrico (ciclo de Krebs), vários compostos são gerados e estes participam de diferentes rotas biossintéticas nas células vegetais. Pode-se observar que todo carbono (hexose) que iniciou o processo de oxidação na glicólise é completamente oxidado liberando moléculas de CO_2 . Fica evidente a grande importância da respiração celular não só como geradora de energia (ATP e calor), mas também com produtora de uma quantidade significativa de compostos intermediários imprescindíveis para as atividades biossintéticas das células.

8. CADEIA TRANSPORTADORA DE ELÉTRONS (CTE) – CADEIA RESPIRATÓRIA (CR)

Os nucleotídeos formados nas etapas anteriores (glicólise, RPF e CK), podem produzir ATP quando oxidados (ceder elétrons para o oxigênio) nas membranas internas das mitocôndrias (cristas mitodondriais) pela fosforilação oxidativa. Esta energia é utilizada para a manutenção das atividades celulares, crescimento e todos os processos vitais das células. A CR é a principal fonte produtora de ATP na célula (Figura 8).

A CR é composta por um conjunto de carregadores de elétrons associados formando complexos multiprotéicos. O complexo I (NADH desidrogenase) que transporta elétrons para a ubiquinona (carregador de prótons e elétrons localizado dentro da membrana interna da mitocôndria). Para cada par de elétrons transportado quatro prótons são bombeados da matriz para o espaço intermembranas. O complexo II (succinato desidrogenase) transfere os elétrons são transferidos para o "pool" de ubiquinona. Não há bombeamento de prótons. Complexo III (complexo de citocromos) oxida a ubiquinona reduzida (ubiquinol) e os elétrons são transferidos para o complexo IV. Prótons são transportados para o espaço intermembranas. O complexo IV (citocromo c oxidase) elétrons são transferidos acompanhado por translocação de prótons para o espaço intermembranas. Quatro elétrons reduzem o oxigênio e quatro prótons formam duas moléculas de água, é a oxidase terminal. Dois prótons são bombeados para cada par de elétrons. Complexo V (F_0F_1 -ATP_{sintase}) de funcionamento semelhante a ATP_{sintase} da fotofosforilação se encontra associado às membranas internas da mitocôndria. Um gradiente eletroquímico de prótons determina a atividade deste complexo. Quatro prótons são necessários para cada ATP gerado. Ocorre uma produção de ATP continuada.

A fosforilação oxidativa refere-se à produção de moléculas de ATP mediada pelo complexo V - ATP_{sintase}. O oxigênio possui forte tendência de receber elétrons. Para cada 10 prótons (NADH interno) o potencial eletroquímico produz 2,5 ATP. O FADH₂ ou NADH externo apenas 6 prótons são transferidos produzindo 1,5 ATP.

Os processos de produção de ATP, segundo o fluxo de elétrons associado ao transporte de prótons (H⁺) são bastante similares nos cloroplastos (Fotofosforilação oxidativa) e nas mitocôndrias (fosforilação oxidativa). Os processos estão acoplados a uma força motora de prótons transmembrana que é utilizada para gerar ATP via ATP_{ase}. As moléculas ATP são utilizadas em atividades celulares que demandam energia (biossíntese, crescimento, manutenção, potencial elétrico, transporte ativo, movimentos)

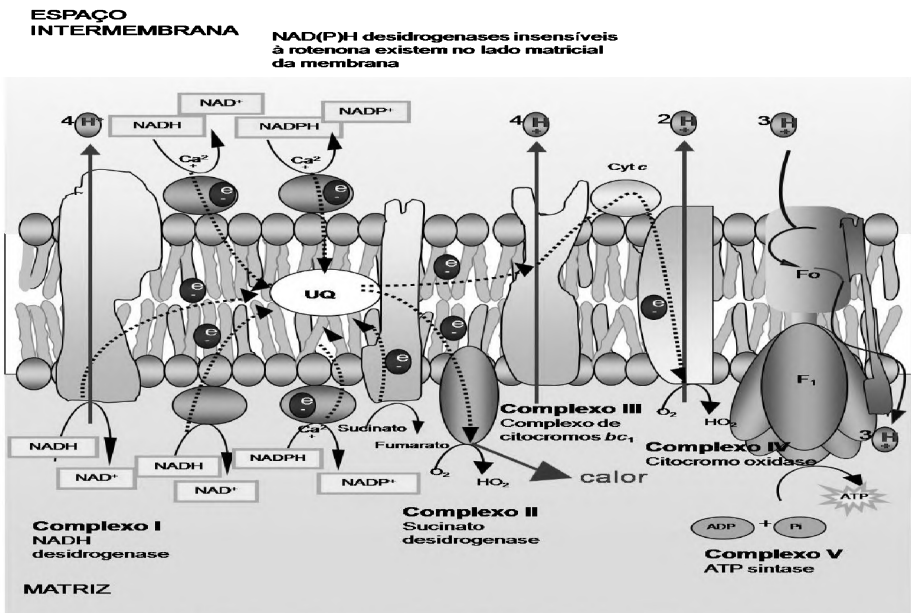


Figura 8: Cadeia transportadora de elétrons recebendo os nucleotídeos (NADH⁺ e FADH₂) gerados via Glicolítica e Ciclo de Krebs até a redução do oxigênio e formação de água. Fonte: Taiz e Zeiger (2004).

9. RESPIRAÇÃO ALTERNATIVA

A cadeia respiratória (CR) pode ser interrompida por certos compostos químicos (cianeto (CN^-), azida (N_3^-), monóxido de carbono (CO) e a rotenona. Em plantas estes venenos respiratórios não causam inibição evidente da respiração. Nos vegetais as mitocôndrias apresentam uma proteína (desidrogenase alternativa), que consegue transportar elétrons sem a utilização dos constituintes da CR. A produção de calor e a redução do oxigênio, mas não ocorre a produção de ATP. A via oxidase alternativa (AOX) recebe elétrons diretamente da ubiquinona.

Em algumas plantas (aráceas: *Sauromatum guttatum*, *Symplocarpus foetidus* e ninfácea: *Nelumbo nucifera*) a geração de calor pode servir como estímulo na liberação de compostos voláteis odoríferos (aminas, indóis) atraindo (sinalizando) agentes polinizadores (insetos). A produção de energia é de 7 ATP por hexose na via alternativa. Considerando a glicólise com 4 ATP, temos um total de 11 ATP por hexose oxidada.

10. BALANÇO ENERGÉTICO DA OXIDAÇÃO COMPLETA DE UMA HEXOSE

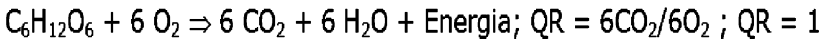
ETAPAS	ATP	NADH ⁺	FADH ₂
GLICÓLISE (glicose/2 piruvatos)	2ATP	2 NADH ⁺ (externo) x 1,5 ATP na CR = 3ATP	0
Etapa preparatória (piruvato/acetil CoA)	0	2 NADH ⁺ (interno) x 2,5 ATP na CR = 5 ATP	0
Ciclo de Krebs (CK)	2 ATP - 1ATP/manter o CK = 1ATP	6 NADH ⁺ (interno) x 2,5 ATP na CR = 15 ATP	2 FADH ₂ x 1,5 ATP na CR = 3 ATP
Total parcial em ATP	3ATP	-	-
Cadeia Respiratória (CR) produção	0	23ATP	3ATP
Total em ATP	29ATP (1ATP = 31,8 KJ mol⁻¹) total = 922,2 KJ/mol de hexose oxidada (33% de eficiência e 67% perdida como calor)		

11. QUOCIENTE RESPIRATÓRIO (QR)

Designa-se de quociente respiratório (QR) de uma planta, órgão ou tecido vegetal a razão entre os volumes de CO₂ liberado (efluxo) e de O₂ absorvido (influxo) em determinado intervalo de tempo (QR = CO₂/O₂).

11.1. Variações de QR

a) Quando o substrato é uma hexose:



b) Quando o substrato é uma proteína, substâncias fenólicas, gorduras em hidratos de carbono, assimilação de CO₂ em plantas CAM : QR será inferior à unidade (QR < 1);

c) Quando o substrato são ácidos orgânicos (ácido oxálico) ou da ocorrência da via fermentativa: QR será superior à unidade (QR > 1).

12. RESPIRAÇÃO DE CRESCIMENTO E DE MANUTENÇÃO

A respiração é um processo indispensável, visto que suas reações desempenham funções de suma importância no desdobramento dos substratos (fotoassimilados), gerando energia para as atividades celulares e produzindo uma quantidade significativa de compostos intermediários necessários ao metabolismo celular. É um processo de importância vital.

Pode-se determinar a respiração em respiração de crescimento e respiração de manutenção ou de conservação.

A respiração de crescimento é a fonte de moléculas de ATP e NADPH (poder redutor) e das cadeias de carbono necessárias aos processos de crescimento (produção de biomassa) e armazenamento, estando ligada diretamente à taxa de crescimento. Esta respiração envolve o crescimento local, a redução do nitrato e a fixação de nitrogênio.

A respiração de manutenção gera ATP necessário para a re-síntese e reparo de moléculas, principalmente, protéicas, materiais biológicos e gradiente eletroquímico. Sendo um processo compensatório da degradação das estruturas e organização celular existentes. A absorção iônica, carregamento do floema, renovação de proteínas e lipídios, transporte ativo de íons e respiração alternativa (produção de calor), são exemplos de respiração de manutenção. Em tecidos novos em plena atividade de crescimento a respiração de manutenção é muito baixa. Comportamento contrário ocorre com a respiração de crescimento. Entretanto, em tecidos maduros ou sob condições de estresses a respiração de manutenção é altamente **significativa**.

Além de a respiração ser essencial para o crescimento ela também está relacionada com a degradação (respiração degradativa). O problema é saber como aumentar a respiração "útil" (acoplada ao crescimento) e reduzir a respiração desacoplada dos processos de crescimento (respiração de dissipação de energia).

A primeira vista, pode-se imaginar que a respiração tem como única função a produção de energia. Na realidade é um processo complexo que envolve uma série de reações que não só levam a produção de energia, mas, também a compostos intermediários imprescindíveis para a produção de aminoácidos, pigmentos fotossintéticos, celulose, fitohormônios, alcalóides, ácidos graxos, ácidos nucléicos e inúmeras outras biomoléculas essenciais às células. Em casos das células apresentarem um suprimento adequado de ATP, os substratos respiratórios serão completamente oxidados, gerando esqueletos de carbono para a biossíntese de outras moléculas.

13. RESPIRAÇÃO EM TECIDOS E ÓRGÃOS VEGETAIS

Todos os órgãos (raiz, caule, folhas, flores, frutos e sementes) da planta respiram a taxas variáveis. A atividade metabólica do órgão, estágio fenológico, condições ecofisiológicas, tipo de órgão, idade, etc. são fatores que determinam uma maior ou menor taxa respiratória. De maneira geral quanto maior atividade metabólica (crescimento) maior a respiração do órgão ou tecido. É importante ressaltar que a respiração é processo bioquímico que ocorre em nível celular e não simplesmente uma troca gasosa entre o CO_2 e O_2 .

a) Sementes em germinação: o início do processo germinativo é determinado pela embebição da semente (reidratação pela água). Esta entrada de água atua, dentre outros fatores, na reativação ou retomada da atividade metabólica (crescimento) celular do embrião contido na semente. As enzimas hidrolíticas (amilases, lípases, proteases, ribonucleases) ativadas ou sintetizadas, atuam sobre as reservas da semente (óleos, polissacarídeos e proteínas) gerando substâncias mais simples (AA, ácidos graxos, glicose, frutose) indispensáveis para impulsionar o processo respiratório do embrião (crescimento e desenvolvimento).

O ácido giberélico (GA) possui atuação singular neste processo de ativação enzimática. O GA induz tecidos do embrião (camada de aleurona) a sintetizar enzimas que desdobram as substâncias de reservas em processo aeróbico, principalmente. Algumas sementes (arroz) podem utilizar a via fermentativa para produção de energia necessária à germinação. A via glioxilato (beta-oxidação) pode transformar óleos em açúcares, visando melhor eficiência e rapidez no processo de produção de energia e compostos de formação. Para sementes ricas em reservas protéicas pode ocorrer hidrólise dos corpos protéicos por enzimas proteolíticas originando aminoácidos que irão fazer parte do ciclo de Krebs

ou de novas proteínas necessária para o crescimento do embrião.

b) Raízes: as raízes são órgãos que possuem alta atividade respiratória. Através do floema via translocação a sacarose sintetizada nas folhas fotossinteticamente ativas (fontes fisiológicas) é enviada para as raízes (drenos fisiológicos), onde é utilizada para gerar energia na respiração e viabilizar os processos de biossíntese, absorção iônica (transporte ativo), manutenção e crescimento. Nas regiões meristemáticas e nas raízes primárias, mais jovens, a oxidação é mais intensa. O oxigênio necessário para as reações oxidativas pode ser obtido do solo via epiderme e/ou lenticelas presente nas raízes ou da parte aérea da planta. Algumas plantas, em função da baixíssima concentração de oxigênio (anoxia) no substrato (solos alagados: mangues, pântanos e submersos) retiram o oxigênio do ar por meio de adaptações especializadas como os pneumatóforos (*Avicinia nítida*, *Rhizophora mangle*) em plantas de mangue, aerênquimas e tecidos esponjosos ricos em espaços internos para o acúmulo de ar.

c) Flores: O fenômeno da floração ainda apresenta diversos aspectos não completamente elucidados. Conquanto, no período da floração de uma planta o dreno preferencial são as flores em formação, neste particular muita energia é demandada para a construção dos novos tecidos florais, aumentando assim de forma significativa a respiração nestes órgãos.

d) Frutos: os frutos se desenvolvem a partir do ovário fecundado, após a polinização. No início da formação a taxa respiratória é bastante elevada e coincide com grande atividade de divisão celular. À medida que o fruto se desenvolve, aumentando de tamanho, a respiração tende a diminuir completando a maturação, amadurecimento e finalmente chegando à senescência. Entretanto, alguns frutos (manga, maçã, abacate, mamão, tomate) não apresentam esta

diminuição após o amadurecimento e chegada da senescência. Nestes casos se verifica um aumento na taxa respiratória na fase final da maturação (amadurecimento), relacionado na maioria dos casos ao aumento da concentração endógena do fitohormônio etileno de controle autocatalítico. Este aumento é designado de respiração climatérica ou simplesmente climatérico. Verifica-se resposta positiva ao etileno nestes frutos o que não se verifica de forma apreciável nos frutos classificados como não climatéricos (cítricos, uva, abacaxi).

O etileno é o principal responsável pelas modificações que ocorrem nos frutos nas fases finais da maturação. É um hormônio do amadurecimento. Enquanto os frutos estão ligados à planta os substratos para a respiração são fornecidos por ela, via floema. Depois do destaque a respiração irá oxidar suas próprias reservas, concorrendo para uma redução na vida útil dos frutos. Redução de temperatura, controle nos gases CO_2 , O_2 e etileno são ferramentas úteis na redução da taxa de respiração dos frutos durante o armazenamento.

e) Folhas: os estômatos são os principais responsáveis pela regulação das trocas gasosas (CO_2 , O_2 e vapor de água) entre o interior da folha e a atmosfera. A respiração nas folhas varia em torno de 1 a 4 cm^3 de CO_2/cm^2 de área foliar/hora, não sofrendo grandes variações durante sua existência. As são reconhecidamente órgãos de síntese e exportação, principalmente. Nas etapas de maior crescimento em expansão a respiração é mais elevada. Quando da chegada da abscisão pode-se notar elevação nesta taxa e uma queda significativa quando a folha se aproxima da morte completa, quando não existem mais substratos solúveis disponíveis para a oxidação. A triose fosfato (DAHP) gerada no Ciclo de Calvin pode gerar amido no cloroplasto, sacarose no citosol e também participar na formação de ácidos orgânicos, servindo de substratos para a respiração.

f) Caules: a respiração nos caules é mais significativa na região do câmbio vascular e felogênio, onde temos mais atividade celular de diferenciação. Os substratos são fornecidos pelo floema e as trocas gasosas se realizam através da epiderme, lenticelas, folhas, célula a célula e aerênquima.

14. FATORES QUE AFETAM A RESPIRAÇÃO

a) Atividade celular: a taxa de respiração é maior em tecidos, órgãos novos e meristemas em plena fase de crescimento. Mas considerando uma planta inteira a respiração em geral decresce com o envelhecimento celular. Quando a fase de crescimento cessa a taxa de respiração é governada pelas atividades intrínsecas dos constituintes celulares.

b) Danos mecânicos e injúrias nos tecidos: cortes ou qualquer tipo de dano mecânico em tecidos vegetais vivos, causam aumento na taxa de respiração no local (respiração de cicatrização ou de lesão). Mesmo estímulos mecânicos que não provoquem danos significativos geram aumentos na respiração. Observa-se também aumento na síntese de etileno e ABA.

c) Temperatura: de modo geral a temperatura afeta os processos biológicos de forma muito complexa. Variando entre órgãos, estágio e integridade dos tecidos. Geralmente temperaturas entre 5 e 25°C a respiração é acelerada, havendo grande liberação de CO₂, o que leva o QR a situa-se entre 2,0 a 2,5. Entre 30 e 40°C observa-se aumento em menor proporção, desorganização das membranas plasmáticas e efeitos negativos sobre a taxa de difusão de O₂ e CO₂. Temperaturas superiores a 40°C a respiração sofre queda em função da desnaturação e inativação de enzimas ligadas ao processo. A respiração pode aumentar de duas a três vezes quando a temperatura sobe de 10°C (Lei de Van't Hoff).

d) Quantidade de substrato: os substratos (amido, sacarose, lipídios e frutanos) utilizados nas reações de oxidação são sintetizados direto ou indiretamente pelo processo fotossintético. Logo, qualquer fator que venha a afetar a produção destes compostos afetará a taxa respiratória. De maneira geral esta disponibilidade em condições normais não é fator limitante.

e) Concentração de oxigênio atmosférico: em baixas concentrações de oxigênio a liberação de gás carbônico não decresce de forma significativa. Mesmo em concentração próxima de zero de oxigênio (anaerobiose) haverá ainda liberação de CO_2 pela via fermentativa. Um mínimo de CO_2 é observado em concentrações na faixa de 2,5% de O_2 . Em baixas concentrações de O_2 a liberação de CO_2 , pode manter-se mais ou menos constante ou então subir lentamente ou rapidamente .

Em frutos climatéricos o oxigênio influencia na capacidade de estimular ou condicionar a respiração climatérica, ligada à produção autocatalítica de etileno. Em condições de baixa concentração de O_2 (3%) associada ao resfriamento são meios utilizados na conservação de frutos (atmosfera controlada) em bananas, maçã, tomate, manga.

Em condições normais atmosféricas (21% de O_2) as variações respiratórias na planta (órgãos aéreos) são muito pequenas. Em tecidos mais volumosos (raízes, tubérculos, bulbos), pode ocorrer carências de O_2 em função da menor taxa de difusão.

Em solos alagados a falta de O_2 (hipoxia) é letal para a maioria das plantas. Todavia, em arroz (tolerante a hipoxia) que suporta a anoxia total por certo tempo, adaptações como sistema enzimático que consegue desdobrar o etanol e a presença de aerênquima, são adequações importantes. Hormônios vegetais (auxinas, giberelinas e etileno) também participam na formação de aerênquima e alongamento de

caules em condições de falta de oxigênio. Plantas de mangue podem apresentar raízes adaptadas para captar oxigênio do ar, designadas de pneumatóforos.

f) Concentração de CO₂ atmosférico: Em condições normais de CO₂ (380 μmol mol⁻¹) não se verifica influência sobre a respiração de órgãos aéreos de plantas. No solo as variações nas concentrações de CO₂ (10%) e O₂ (próximo de 0%) são mais influentes na taxa de respiração de órgãos subterrâneos (raízes, tubérculos) e sementes em processo de germinação.

O crescimento e os processos de absorção de água e de nutrientes minerais e a germinação de sementes, podem ser inibidos ou atrasados em condições de baixa concentração de O₂ e alta de CO₂ na atmosfera do solo.

Aumentos na concentração de CO₂ (3 a 5%) agem de forma negativa sobre a respiração (atmosfera controlada), principalmente, quando associado à redução de temperatura e baixo O₂ (2 a 3%). Isto concorre para retardar a senescência.

O CO₂ elevado interfere no CK, podendo inibir a oxidação mitocondrial levando à formação de acetaldeído e etanol.

g) Sais minerais: uma maior disponibilidade de nutrientes minerais ou condições de salinidade (estresse salino) elevam a taxa respiratória acima da respiração basal, que esta relacionada ao acúmulo de íons nos tecidos (respiração salina). A condição de estresse salino leva a um aumento na respiração, maior demanda de energia, imposta pela situação adversa.

Em condições ácidas (pH) as ATP_{ase} em nível das raízes aumentam sua atividade para balancear a acidez citossólica (extrusão de H⁺), aumentando a respiração (consumo de ATP). Podem-se observar reduções no crescimento radicular

e na respiração em condições de altamente ácidas. Teores elevados de alumínio (toxidez de alumínio) afetam o metabolismo celular e inibem o crescimento radicular, reduzindo a respiração.

h) Hidratação dos tecidos: um bom estado de hidratação dos tecidos vivos favorece a rapidez das reações metabólicas. A redução da hidratação causa redução da atividade respiratória, devido principalmente à redução da atividade enzimática.

i) Água: as reações enzimáticas respiratórias tanto no aspecto da estrutura como das funções, são afetadas pela água (hidratação). A água é um ativador enzimático eficiente. Condições de rápidos decréscimos de hidratação, a respiração pode ser estimulada. Mas em condições de severa desidratação a respiração é afetada negativamente.

j) Reguladores vegetais: os promotores de crescimento vegetal estimulam a taxa respiratória (ex. 2,4-D, cinetina, ácido giberélico). Os inibidores do crescimento (ex. hidrazida maleica - MH) inibem o crescimento, lançamentos e brotações, conduzem à redução respiratória. Sendo, viável a utilização em armazenamento de tubérculos e raízes.

l) Luz: a radiação solar participa diretamente da produção dos substratos orgânicos gerados no processo fotossintético. Estes são oxidados na respiração. Na luz algumas plantas, principalmente, as C_3 apresentam além da respiração no escuro ou diurna (glicólise, CK e CR), apresentam a fotorrespiração (respiração no claro) que produz CO_2 e NADH, reduzindo a liberação de CO_2 pela respiração oxidativa. Na presença da luz tecidos fotossintetizantes liberam CO_2 (respiração + fotorrespiração) e consomem CO_2 (fixação pela fotossíntese) simultaneamente, ficando difícil à determinação exata das trocas gasosas de CO_2 e O_2 no cálculo do QR.

PARTE V

CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS: HORMÔNIOS VEGETAIS

1. INTRODUÇÃO

Os hormônios vegetais possuem a capacidade de promover, inibir e modificar as diferentes respostas fisiológicas, atuando em pequenas concentrações. Estas substâncias causam alterações fisiológicas e/ou morfológicas, influenciando em processos como: germinação, crescimento vegetativo, florescimento, frutificação, senescência e abscisão. A ação dos hormônios vegetais depende das condições ambientais de acordo com as características e potencialidades genéticas das plantas.

O conhecimento a respeito dos locais de produção, biossíntese, vias de transporte, estrutura química, mecanismos de ação e efeitos fisiológicos dos diferentes grupos de hormônios vegetais, é importante para estudos que visem alterar as respostas fisiológicas das plantas, através da manipulação destas substâncias e/ou de aplicação de seus similares sintéticos.

2. CONCEITOS BÁSICOS

Hormônio vegetal é um composto orgânico e não nutriente de ocorrência natural, produzido na planta, o qual a baixas concentrações ($10^{-4}M$), promove, inibe ou modifica processos morfológicos e fisiológicos do vegetal. São exemplos: ácido indolilacético – IAA, ácido giberélico – GA, zeatina, etileno e o ácido abscísico – ABA.

Reguladores vegetais ou biorreguladores são substâncias sintéticas que, aplicadas exogenamente, possuem ações similares aos grupos de hormônios vegetais conhecidos (auxinas, giberelinas, citocininas, inibidores e etileno). Temos como exemplos: ácido naftalenacético – NAA, 6-benzilamino purina – BA.

Retardadores vegetais são substâncias sintéticas que possuem a capacidade de inibir o crescimento do meristema subapical. Retardam a alongação e a divisão celular no meristema subapical ou, retardam a dominância apical, como o cloreto 2-cloroetil trimetilamônio (CCC, Chlormequat, Cicocel), Paclobutrazol, Mepiquat, Uniconazole, ácido succínico-2, 2-dimetilhidrazida (SADH, daminozida).

Inibidores vegetais são substâncias naturais (ácido abscísico – ABA) ou sintéticas (hidrazida maleica – MH) que causam a inibição do meristema apical.

Estimulantes vegetais referem-se à mistura de reguladores vegetais ou de reguladores vegetais com outros compostos de natureza bioquímica diferente (aminoácidos, nutrientes, etc.). Essas substâncias são eficientes quando aplicadas em pequenas doses (9000 mg.L^{-1}), favorecendo o bom desempenho dos processos vitais da planta, permitindo assim a obtenção de maiores e melhores colheitas. Podendo ainda, em condições ambientais adversas garantir o rendimento das mesmas.

3. PRINCIPAIS GRUPOS DE SUBSTÂNCIAS REGULADORAS DO CRESCIMENTO DE PLANTAS

Grupos	Endógeno	Sintético
Auxinas	IAA	IBA, 2,4-D, NAA
Giberelinas	GA	-
Citocininas	Zeatina	6-BA, BAP
Retardadores	-----	CCC, SADH
Inibidores	ABA	MH
Etileno	C ₂ H ₄	Ethephon
Estimulantes vegetais	-----	Stimulate®

4. SÍTIOS DE AÇÃO, EFEITOS DOS HORMÔNIOS VEGETAIS SOBRE A ATIVIDADE GENÉTICA E MECANISMO DE AÇÃO

Os regulares vegetais podem atuar diretamente nas diferentes estruturas celulares e nelas provocar alterações: físicas, químicas e metabólicas. Em primeira instância os hormônios agem primeiro, não no núcleo, mas em nível de membrana plasmática, onde estão localizadas as proteínas receptoras.

É evidente que uma das principais ações hormonais, é controlar a atividade genética bioquimicamente. Deve-se ressaltar que a ativação de genes representa um grande processo de amplificação, e que a transcrição repetida de DNA a RNAm, seguida por tradução de RNAm a enzimas com notável atividade catalítica a baixas concentrações, pode dar como resultado muitas cópias de um produto celular importante. Estes produtos determinam posteriormente como será composto um organismo, e, por conseguinte, seu fenótipo.

Existem vários pontos de controle no fluxo de informação genética do DNA a um produto molecular. Um dos mais importantes se representa em nível de transcrição do DNA. Outro ponto, também no núcleo, implica no processamento de RNAm, que é controlado por enzimas cuja ação deve estar regulada, e desta regulação participam os hormônios. Em seguida o RNAm deixa o núcleo, via poro nuclear, e no citosol pode traduzir-se nos ribossomos ou ser degradado por ribonucleases. Ocorre-se a tradução em enzima, a modificação pós-tradução pode ocorrer por processos tais como fosforilação, metilação, acetilação e glicosidação. Estes pontos também, podem ser afetados por hormônios ou por outros fatores ambientais como luz e temperatura.

O modelo de ação dos hormônios inicia-se com a união do hormônio com a proteína receptora na membrana plasmática, na sua superfície externa. O complexo hormônio-receptor ativa uma enzima de membrana a fosfolipase c (PLC). A PLC hidrolisa o grupo de fosfolipídios da membrana plasmática, tipo 4,5-bifosfato de fosfatidilinositol (PIP_2), liberando o 1,4,5-trifosfato de inositol (IP_3) e o diacilglicerol (DAG), ambos ativos, sendo que este último apresenta o glicerol (insolúvel em água). O IP_3 é muito solúvel em água e move-se até o tonoplasto ou retículo endoplasmático, causando a liberação de Ca^{++} para o citosol. O DAG na membrana plasmática ativa a proteína quinase (PKC), esta enzima utiliza ATP para fosforilar certas enzimas que regulam diversas fases do metabolismo, a fosforilação causa desativação de algumas enzimas e ativa outras.

O próprio hormônio pode também, causar abertura de canais de Ca^{++} na membrana plasmática, aumentando ainda mais a concentração de Ca^{++} citossólico. A PKC é ativada pelo Ca^{++} , que pode também, ativar algumas quinases e pode se combinar com a calmodulina, formando o complexo Ca-calmodulina (CaM), que ativa várias enzimas (quinases,

NADquinase e ATPases). As ATPases das membranas plasmáticas transferem o excesso de Ca^{++} citossólico para fora da célula e parte é armazenado no vacúolo, com liberação de H^+ , para a parede celular, acidificando-a, podendo ocorrer também transporte de potássio K^+ para dentro da célula, podendo ser armazenado no vacúolo. A acidificação da parede celular ativa enzimas (endo-trans-glicosilase) que atuam nas microfibrilas de celulose da parede celular, rompendo e refazendo ligações, aumentando a plasticidade da parede celular, favorecendo o influxo de água e provocando o alongamento celular (ação rápida). O retículo endoplasmático e o complexo de Golgi podem sintetizar a β -glucan sintetase e vesículas contendo a enzima ou carboidratos, que participam diretamente da síntese de parede celular (ação lenta). Neste processo o IP_3 , DAG e Ca^{++} , funcionam como mensageiros secundários.

5. AUXINAS

Os principais sítios de síntese de auxina são os tecidos meristemáticos de órgãos aéreos, tais como gemas em brotamento, folhas jovens, extremidades da raiz e flores ou inflorescências de ramos florais em crescimento. Sua concentração pode variar bastante de um tecido para outro, sendo que concentrações mais elevadas são encontradas geralmente nos tecidos onde a auxina é sintetizada e armazenada. O nível celular promove a expansão, pois estão envolvidas na incorporação de materiais na parede celular, através do aumento da plasticidade.

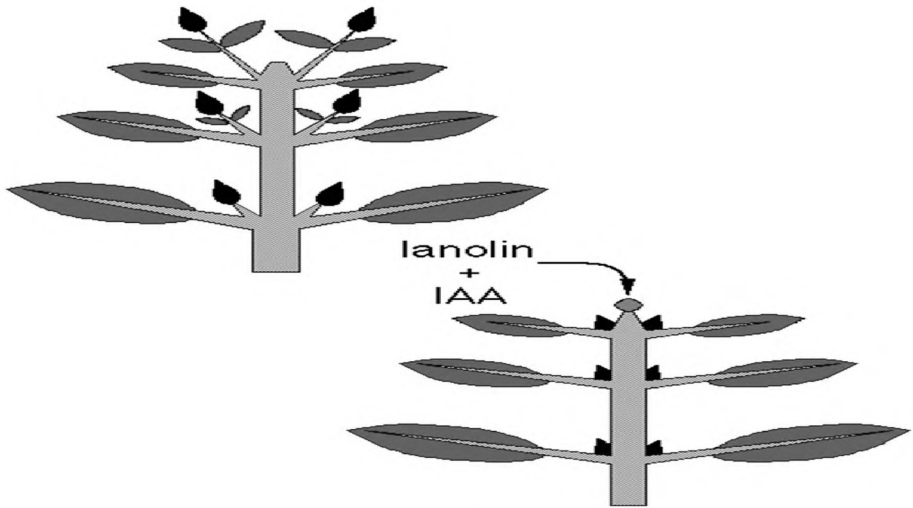


Figura 1: A auxina produzida pelo meristema apical é a responsável pela inibição das gemas laterais. Quando a gema apical é removida, cessa sua produção e as gemas laterais podem se desenvolver.

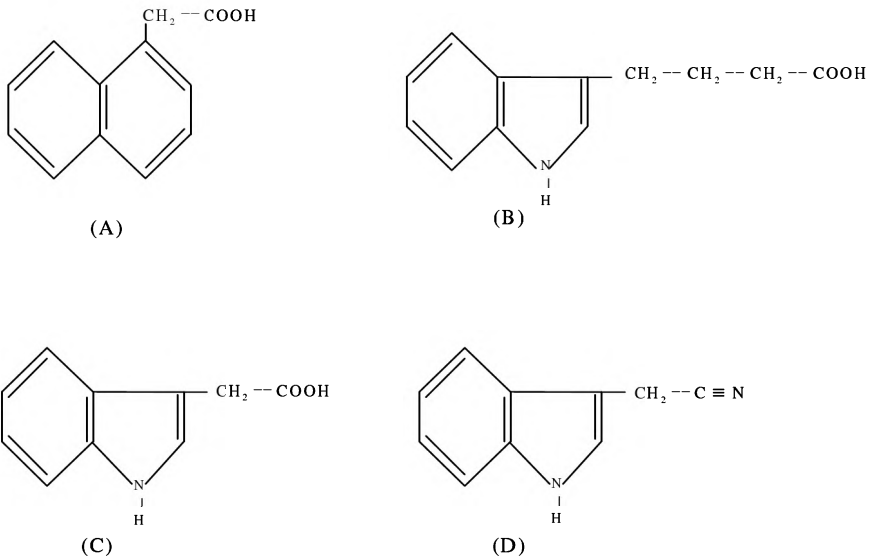


Figura 2. Fórmulas estruturais de algumas auxinas sintéticas: (A) ácido naftalenacético (a NAA) e (B) ácido indolbutírico (IBA); e auxinas naturais: (C) ácido indolil-3-acético (IAA) e (D) indol-3-acetonitrilo.

5.1. Principais efeitos fisiológicos

a) Alongação celular

Primeiramente, a auxina age causando redução na resistência da parede celular ao alongamento, que ocorre devido à quebra enzimática das ligações não-covalentes entre hemiceluloses e celulosas na parede celular, aumentando assim sua plasticidade. Esse aumento permite o influxo de água, o que provoca uma pressão sobre a parede celular, resultando em alongação. Quando a alongação está completa, as ligações não-covalentes entre celulose e polissacarídeos são reformadas através de ação enzimática. Este processo é irreversível.

Para explicar como o afrouxamento da parede celular ocorre, a hipótese da acidificação é o mecanismo mais conhecido, no qual a auxina induz o citoplasma a secretar íons de H^+ para dentro da parede primária adjacente, através de uma ATPase localizada na membrana plasmática, provocando redução no pH que, por sua vez, ativa certas enzimas da parede celular (endo trans glicosilase e b-glucam sintetase), as quais são normalmente inativas em pH mais alto, causando então o rompimento das ligações da parede celular e rápida resposta em crescimento.

b) Fototropismo

Entende-se como o movimento do órgão da planta em resposta a um fluxo direcional ou um gradiente de luz. Segundo a teoria de Cholodny-Went, a luz incidida unilateralmente causa o transporte (migração) de auxina para o lado sombreado, aumentando a concentração de auxina, o que promove maior alongamento desta região, provocando inclinação para o lado iluminado. Quando há bloqueio desta migração auxínica, o fototropismo não é observado.

c) Geotropismo

A teoria de Cholodny-Went sobre o geotropismo, sugere que hastes e raízes em resposta à gravidade acumulam IAA no lado inferior. Em hastes, o IAA promove o crescimento na parte inferior resultando na curvatura para cima (geotropismo negativo). As raízes são muito mais sensíveis ao IAA, devido à presença de receptores em maior quantidade que nas brotações. O acúmulo de auxina no lado inferior das raízes em resposta a gravidade inibe o crescimento daquela região, enquanto o crescimento normal continua no topo, resultando na curvatura para baixo (geotropismo positivo).

d) Dominância apical

A inibição do crescimento das brotações laterais (gemas), nos pontos mais próximos da região apical da planta, é devida a alta concentração de auxina nesse local de síntese. A dominância apical é exercida devido à ação do IAA translocada, que ativa no caule enzimas que atuam sobre os polissacarídeos da parede celular, liberando oligossacarinas ativas essas inibem o crescimento através da suspensão da divisão e alongação celular das gemas laterais. A queda da dominância apical pode ser conseguida pela retirada da gema apical ou através da aplicação de inibidores de crescimento de plantas.

e) Iniciação e alongação radicular

O IAA tem sido utilizado para estimular a iniciação radicular (primórdios radiculares). Aplicações exógenas de auxinas podem promover iniciação radicular e desenvolvimento radicular precoce. Entretanto, a mesma concentração que estimula o surgimento dos primórdios radiculares pode inibir o crescimento de raízes.

f) Produção de etileno

A auxina em concentrações muito elevadas (10^{-10} M) tem a propriedade de estimular a produção de etileno em

partes de plantas intactas e separadas. Atualmente, muitas respostas que eram atribuídas às auxinas ocorrem devido à produção de etileno. As elevadas concentrações de auxinas provocam lesões celulares que levam a síntese desse gás.

g) Crescimento de frutos

As auxinas estão envolvidas na extensão celular e executam um papel fundamental em determinar padrões de crescimento em frutos. Na primeira linha de evidência observa-se a correlação entre o desenvolvimento das sementes e o tamanho e forma final do fruto. Para a segunda, aplicações de auxina para certos frutos em estádios específicos do seu desenvolvimento induziriam respostas em crescimento.

h) Abscisão

Altas concentrações de auxina impedem a abscisão, evitando a queda de folhas e frutos.

i) Efeito herbicida

As auxinas sintéticas, dentre elas o ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), são utilizadas como herbicidas seletivos na agricultura, pois em altas concentrações, o 2,4-D mata as dicotiledôneas (folhas largas), deixando intactas as monocotiledôneas (folhas estreitas).

j) Partenocarpia

As auxinas possuem a propriedade de promover o desenvolvimento do fruto a partir das células do ovário não fertilizado, através da divisão e, principalmente da alongação dessas células, originando os chamados frutos sem sementes.

l) Partição de assimilados

O movimento de assimilados é intensificado em direção às fontes de auxinas, possivelmente devido ao transporte preferencial ao nível de floema para essas regiões.

6. GIBERELINAS

Nas plantas, as giberelinas determinam importantes alterações fisiológicas, como: floração, partenocarpia, expressão sexual, senescência, abscisão, germinação e quebra de dormência. São sintetizadas nas regiões de crescimento, sementes em germinação, endosperma, frutos imaturos, ápices de caules e raízes. Ocorrendo também síntese em fungos e algumas bactérias.

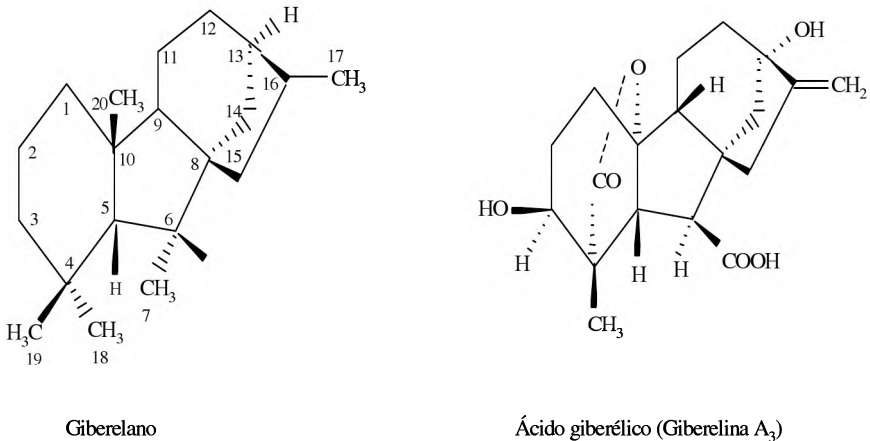


Figura 3. Composto do qual são derivadas as diversas giberelinas (a) e fórmula estrutural do GA₃ (b).

6.1. Principais efeitos fisiológicos

a) Crescimento de plantas intactas

O crescimento celular é estimulado por giberelinas (GA₁) em muitas espécies, especialmente anãs e bianuais no estágio de roseta, sendo mais eficiente em plantas intactas do que em partes separadas. Esse regulador do crescimento pode causar hiper alongação e estimular a divisão celular.

b) Reversão do nanismo genético

Plantas mutantes geneticamente, que possuem 1/5 do tamanho normal, são caracterizadas por encurtamento no comprimento do entrenó. Quando giberelinas são aplicadas exogenamente nesses mutantes ocorrem aumento em tamanho, atribuindo a eles aparência semelhante às plantas normais.

c) Lançamento da inflorescência e florescimento

Plantas com hábito de crescimento em roseta requerem dias longos (DL) e tratamento frio (vernalização) para florescer. Se giberelinas são aplicadas em plantas em roseta sob condições não indutivas, elas irão promover lançamento e florescimento. A influência da giberelina sobre o lançamento inclui a estimulação da divisão celular na região subapical da planta. Retardadores do crescimento vegetal bloqueiam a biossíntese de giberelina, causando uma inibição da divisão celular na região meristemática subapical, induzindo expansão lateral do ápice.

d) Mobilização de reservas, efeitos na germinação e dormência de sementes

O ácido giberélico estimula a α -amilase e outras enzimas hidrolíticas promovendo hidrólise de reservas armazenadas. A camada de aleurona é responsável pela produção da α -amilase em resposta a giberelina e esta enzima é secretada para dentro do endosperma causando a conversão de amido em açúcar, mais solúvel em água. É considerado que a giberelina promove crescimento pelo aumento de plasticidade da parede celular, seguido pela hidrólise do amido em açúcar, o que reduz o potencial hídrico na célula, resultando na entrada de água para o interior da célula, causando alongação. Mobilização do amido do endosperma nos cereais é iniciada pela indução da α -amilase pela giberelina.

Além da α -amilase, existem outras enzimas hidrolíticas (proteases, hidrolases, N-redutases) as quais são produzidas em resposta ao GA_3 . O ácido giberélico induz o processo de germinação em sementes que normalmente requerem condição de frio (estratificação) para germinarem.

7. CITOCININAS

De maneira geral, as maiores concentrações de citocinina são encontradas em regiões meristemáticas, órgãos em crescimento como: folhas jovens, sementes em desenvolvimento, frutos e raízes. O meristema apical da raiz, no entanto, é o principal sítio de biossíntese dessa substância reguladora de crescimento de plantas.

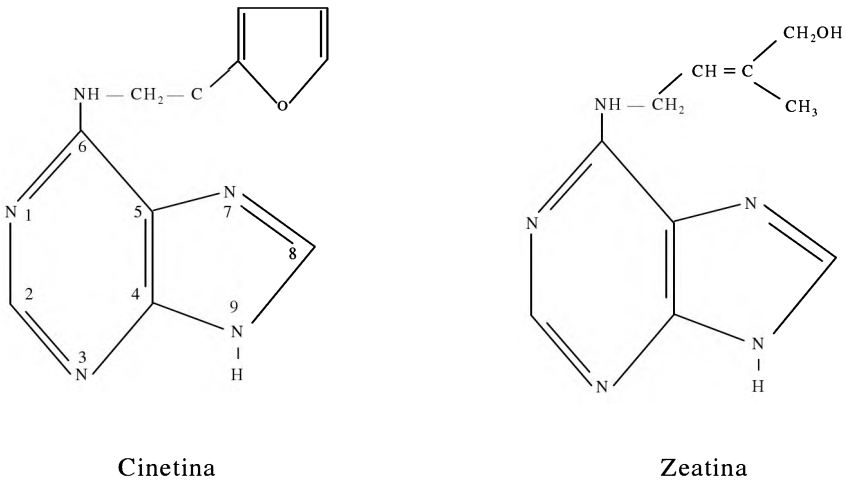


Figura 4. Fórmula estrutural da cinetina e zeatina.

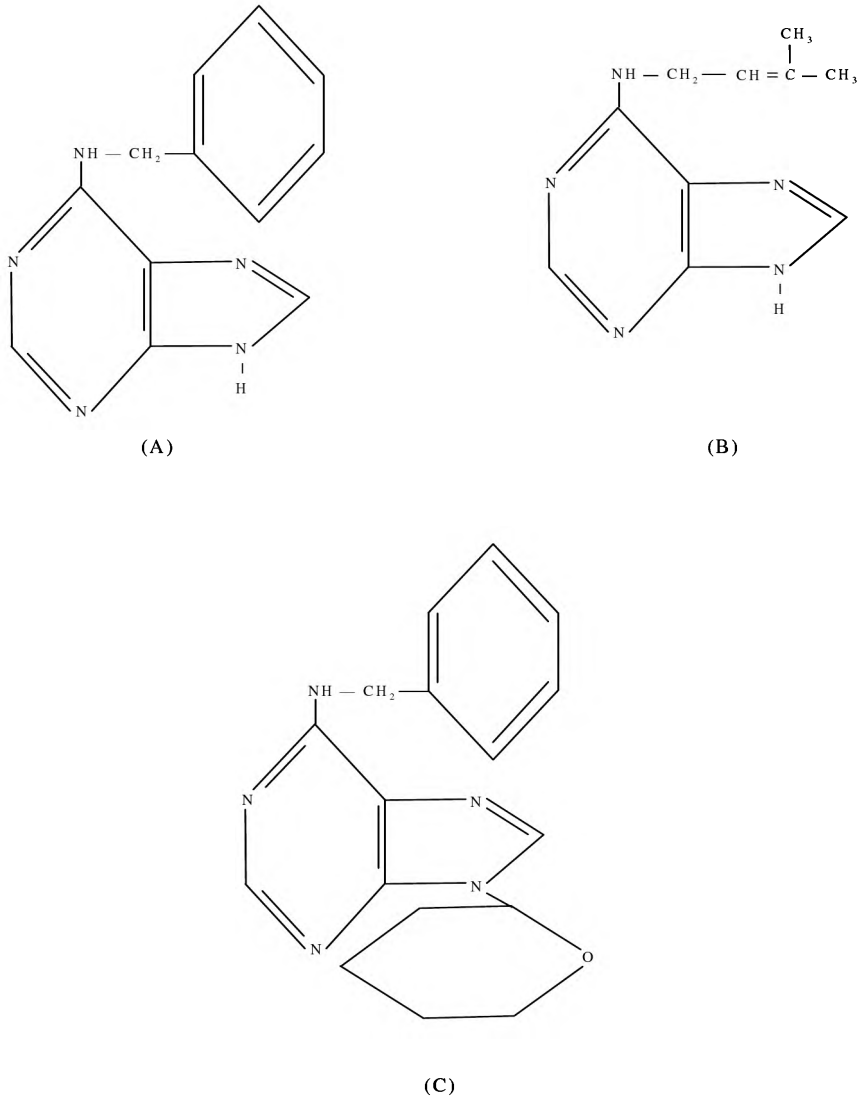


Figura 5. Exemplos de algumas citocininas sintéticas. (A) 6-benzilamino purina (BA), (B) 6-dimetilalilamino purina (2iP) e (C) 6-(benzilamino)-9-(2-tetrahidronipiranil)-9H-purina (PBA).

7.1. Principais efeitos fisiológicos

a) Divisão celular e formação de órgãos

As citocininas são promotoras de crescimento, da divisão celular, e também participam do alongamento e diferenciação celular, principalmente quando interagem com auxina. Aplicações exógenas de citocinina induzem divisão celular em cultura de tecido na presença de auxina. Isto também ocorre endogenamente.

b) Germinação de sementes

A cinetina tem sido utilizada para superar o efeito inibitório que a luz vermelha longa tem sobre a germinação de sementes de alface, que são fotoblásticas positivas, podendo então ocorrer a germinação de sementes tratadas com citocinina, inclusive no escuro. O fitocromo é o pigmento envolvido nesse fenômeno.

c) Iniciação e crescimento radicular

O efeito da citocinina depende da planta e da sua concentração, podendo inibir e/ou promover iniciação de desenvolvimento radicular. Foi demonstrado que, a cinetina pode estimular aumento na massa seca e alongação de raízes em plântulas do lúpulo, enquanto que, sob concentrações mais altas, ambos os processos são inibidos. Quando a cinetina foi aplicada em raízes, em concentrações muito baixas, houve estímulo na fotossíntese e no crescimento, mas em contato com 0,47 mm de cinetina por mais de dois dias, o crescimento das raízes e da planta inteira foi reduzido.

d) Desenvolvimento de gemas e brotações

A dominância apical parece ser controlada por um balanço entre os níveis de citocinina e de auxina endógenos. As citocininas estão envolvidas na quebra da dominância apical, de acordo com duas hipóteses: a) inibindo a IAA oxidase encontrada em gemas laterais, permitindo que níveis de auxina

se estabeleçam, causando alongação da gema lateral; b) as citocininas podem iniciar um mecanismo de dreno nas gemas laterais, promovendo o transporte de nutrientes, vitaminas, minerais e outras substâncias de crescimento.

e) Retardamento da senescência e estímulo da translocação de nutrientes e substâncias orgânicas

Quando as folhas maduras são separadas da planta, há uma rápida decomposição de proteínas e degradação de cloroplastos, resultando em perda de clorofila, proteínas, lipídios, e componentes dos ácidos nucléicos. A citocinina é responsável pela manutenção da atividade metabólica celular, o que retarda a senescência.

No escuro, a senescência é acelerada, entretando as citocininas têm a capacidade de repor o efeito da luz pelo atraso da senescência, através da manutenção da integridade da membrana do tonoplasto. Quando as citocininas são aplicadas em folhas estioladas ou cotilédones, algumas horas antes da exposição a luz, os etioplastos são convertidos para cloroplastos, resultando em um aumento na taxa de produção de clorofila. A cinetina tem a capacidade de estimular o transporte de substâncias orgânicas em folhas cortadas mantidos no escuro.

f) Movimento estomático

As citocininas podem aumentar a abertura estomática em algumas espécies. Em condição de estresse hídrico, parece que as baixas concentrações de citocininas estão envolvidas em um mecanismo hormonal de fechamento estomático.

8. ÁCIDO ABCSÍCSO

Os inibidores, também chamados de abscisinas ou dorminas, são substâncias naturais, que retardam ou inibem o desenvolvimento de órgãos vegetais. Encontrados nos órgãos das plantas vasculares e pteridófitas.

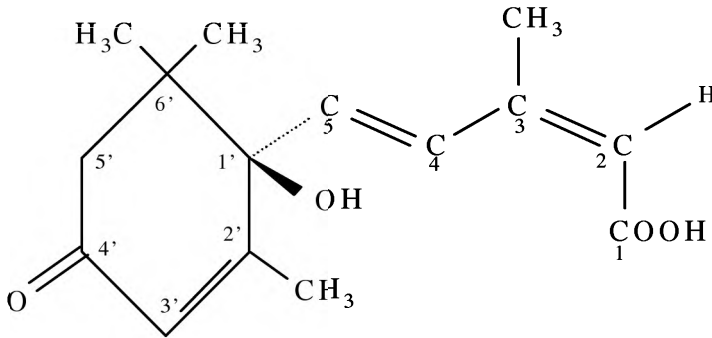


Figura 6. Fórmula estrutural do ácido abscísico (ABA).

8.1. Principais efeitos fisiológicos

a) Fechamento estomático

Quando a água é limitada, as extremidades das raízes apresentam percepção a este estresse e são estimuladas a produzir maior quantidade de ABA, o qual é transportado para as folhas, causando o fechamento estomático. Este mecanismo provoca redução na perda de água por transpiração e na taxa fotossintética (assimilação de CO₂). Quando as plantas recebem a luz sem estresse, há um influxo de K⁺ para as células guardas, que é facilitado por uma bomba ATPase dependente para o K⁺, que está localizada na membrana plasmática da célula guarda, enquanto o H⁺ e ácidos orgânicos (ácido málico) são transportados para fora. O potencial osmótico torna-se mais negativo dentro da célula, reduzindo o potencial hídrico e causando o influxo de água na célula, resultando na abertura estomática (turgescência).

Quando as plantas estão sob estresse, o ABA provoca escoamento de K⁺ para fora das células guardas enquanto H⁺ e ácidos orgânicos entram, causando o fechamento estomático em resposta à perda da turgescência. Uma vez fechado o estômato, o ABA previne a abertura em resposta à luz, pelo bloqueamento do processo, até ser inativado pelo metabolismo.

b) Defesa contra estresse salino e temperatura

Os níveis de ABA aumentam em resposta ao estresse salino, hídrico, baixas e altas temperaturas, pois estes reduzem significativamente a disponibilidade de água para a planta. A síntese de ABA é regulada no nível de transcrição, provocando modificação da expressão gênica em plantas estressadas.

c) Dormência de gemas

O ácido abscísico certamente é um fator indutor de dormência de gemas (tubérculos) e sementes de algumas espécies. Sob dias curtos, os níveis de ABA aumentaram nas folhas e gemas, resultando em dormência, e que as aplicações exógenas de ABA em gemas não dormentes estimularam a dormência.

d) Germinação de sementes

O ABA impede ou retarda a germinação de sementes de várias espécies. Parece que este inibidor impede naturalmente a germinação das sementes enquanto ainda estão no fruto. Anula ainda o efeito estimulante das auxinas ou citocininas na germinação de sementes de alface.

e) Atraso do crescimento e estímulo à senescência

O ABA retarda o crescimento de tecidos e órgãos vegetais como folhas, coleótilos, caules, hipocótilos e raízes. O atraso do crescimento caulinar implica no desenvolvimento de entrenós mais curtos que o normal. Pode acelerar a decomposição da clorofila, mesmo na presença da citocinina, embora este hormônio atrase a senescência.

f) Abscisão

O ABA induz a abscisão das folhas e frutos de muitas espécies. Todavia, outros hormônios, particularmente o IAA e o etileno, interagem com ABA no controle do mecanismo da abscisão.

9. ETILENO

Em 1934, o etileno, mesmo sendo um gás, passou a ser considerado um hormônio vegetal por ser um produto de ocorrência natural nas plantas, promovendo diferentes efeitos no seu crescimento e desenvolvimento. É encontrado na maioria dos órgãos de plantas superiores, e em alguns frutos, com exceção das sementes. É sintetizado em muitos tecidos vegetais em resposta as condições de estresse.

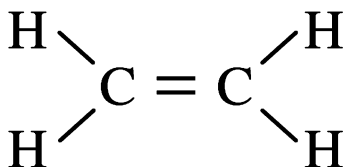


Figura 7. Fórmula estrutural do etileno.

9.1. Principais efeitos fisiológicos

a) Germinação e crescimento de gemas

Quando aplicado em baixas concentrações, pode estimular a germinação e o crescimento de gemas, bulbos, estacas e raízes. No entanto, em concentrações mais elevadas, pode suprimir o processo de germinação.

b) Amadurecimento de frutos

O etileno é considerado como o hormônio do amadurecimento. À medida que o fruto cresce, observa-se um maior aumento na síntese de etileno. Concomitantemente, a taxa respiratória continua aumentando em algumas espécies até que se atinja um ponto denominado climatérico (maçã, pêra, banana, manga). Frutos que não respondem ao estímulo deste gás apresentam a respiração não climatérica (citros, uva, cereja).

c) Abscisão de folhas e frutos

O processo de abscisão é muito importante, pois a queda ou não de flores, frutos e folhas influencia no rendimento e na eficiência das operações de colheita. O etileno endógeno está relacionado com o processo de abscisão normal de folhas e frutos, provavelmente tal mecanismo sofre também influência de outros hormônios, particularmente auxinas e ABA. Provavelmente, o etileno age sobre a atividade das enzimas celulasas e pectinases que atuam na zona de abscisão, o que facilita o processo de queda dos órgãos. Aplicações exógenas de etileno aceleram ou causam a abscisão prematura de folhas, frutos jovens e outros órgãos.

d) Epinastia

Algumas folhas apresentam este fenômeno (inclinação para baixo) quando expostas a altas concentrações de auxinas ou à baixas concentrações de etileno. Por exemplo, folhas de tomateiro, quando expostas por pouco tempo a concentrações de $0,1 \text{ MG L}^{-1}$ de etileno no ar, mostraram esse enrugamento.

e) Floração

Há muitos anos já tinha sido observado que a fumaça de lenha estimulava a floração de Anonáceas. Atualmente, sabe-se que o etileno provoca a indução floral também em outras espécies. As plantas podem ser tratadas diretamente com etileno ou através do uso de substâncias que liberam etileno como o ethephon (ácido 2-cloroetilfosfônico), ou indiretamente com auxinas, as quais estimulam a produção natural de etileno, quando em concentrações elevadas.

Existem evidências de que o etileno age como mediador no processo de floração induzida em plantas tratadas com auxinas.

f) Senescência

Este fenômeno é caracterizado principalmente pela degradação de clorofilas, RNA, proteínas, dentre outros fatores. Folhas e flores de algumas espécies tratadas exogenamente com etileno têm seu processo de senescência acelerado.

g) Crescimento de plântulas – geotropismo transversal

Foi demonstrado que etileno diminui a taxa de alongação, causa espessamento do caule, promove a expansão lateral e crescimento horizontal (geotropismo transversal). Em plântulas de ervilha ou feijoeiro, atmosfera com $0,06 \text{ mg L}^{-1}$ de etileno promove o geotropismo transversal em ramos que normalmente cresceriam obedecendo ao geotropismo negativo.

h) Produção de etileno em condições de estresse

Em condições de estresse químico, seca, inundação, radiação, danos causados por insetos e mecânicos, observa-se uma maior produção de etileno, pelas células metabolicamente ativas.

i) Outros efeitos fisiológicos

O etileno parece estar envolvido em outros processos, como a fotossíntese, transpiração, dormência, germinação de sementes, quebra de dormência de gemas, dominância apical, crescimento celular, cultura de tecidos, embriogênese, iniciação radicular, formação de látex e de raízes.

10. BRASSINOESTERÓIDES

Os brassinoesteróides (BR) são encontrados em dicotiledôneas, monocotiledôneas, gimnospermas e algas. Geralmente tem sido detectados em muitas partes de plantas, como grãos de pólen, flores, frutos, sementes, hastes, brotações, mas não foi encontrado em raízes, até o momento.

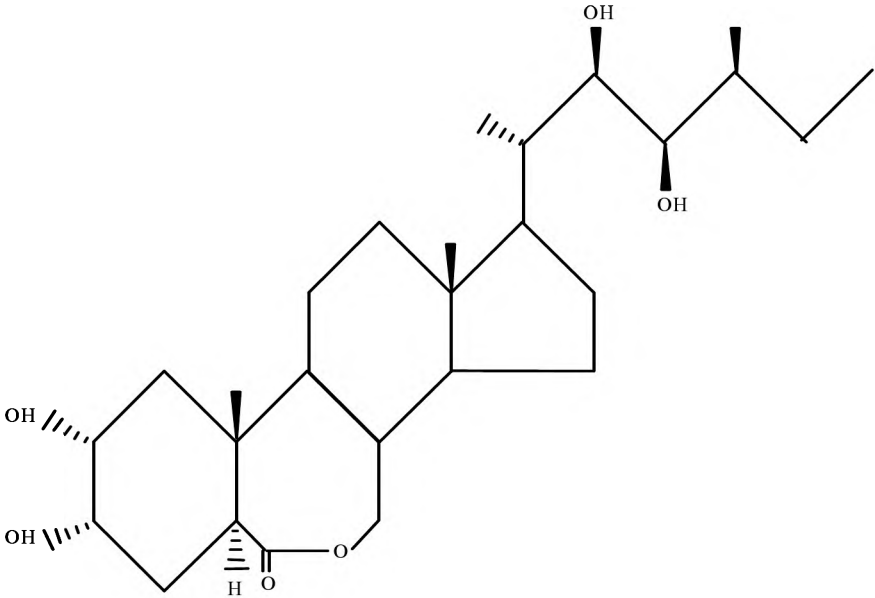


Figura 8. Fórmula estrutural do brassinoesteróide (2a, 3a, 22a, 23a,-tetrahydroxi-24a-metil-B-homo-7-oxa-5a-cholestano-6-um).

10.1. Principais efeitos fisiológicos

Os efeitos obtidos através de bioensaios comparativos com auxinas, giberelinas e citocininas, são apresentados nas Tabelas 1, 2 e 3, respectivamente.

Tabela 1. Atividade dos brassinoesteróides em comparação às auxinas, em bioensaios.

Bioensaios de auxina	Atividade	
	BR (μm)	IAA (μm)
Alongação da seção do epicótilo em feijoeiro azuki	P (10)	P (100)
Alongação da seção estiolada do mesocótilo em milho	P (10)	P (1)
Crescimento da seção estiolada do epicótilo em ervilha	P (10)	P (3)
Formação de raízes no hipocótilo de feijoeiro mungo	I (1)	P (10)
Crescimento de gemas laterais em hastes decapitadas em ervilha	SE (500 mg.L ⁻¹)	I (500 mg.L ⁻¹)
Alongação de raízes em plântulas	SE (10)	I (10)
Abertura do gancho do hipocótilo estiolado em feijoeiro	I (10)	I (10)
Mudança no peso em fatias de tubérculos de alcachofra de Jerusalém	SE (10)	SE (1)
Produção de etileno em hipocótilo de feijoeiro mungo	P (1)	P (1)
Curvatura de lâmina foliar em arroz anão	P (1)	P (1)
Epinastia em plantas de tomateiro	P (1)	P (100)

P = promoção, I = inibição, A = aumenta, R = retarda, SE = sem efeito

Tabela 2. Atividade dos brassinoesteróides em comparação às giberelinas, em bioensaios.

Bioensaios de giberelinas	Atividade	
	BR (μm)	GA ₃ (μm)
Alongação de hipocótilo estiolado em feijoeiro	P (10)	P (1)
Alongação de epicótilo em feijoeiro mungo	P (1)	P (10)
Alongação de hipocótilo em pepino	P (1)	P(10)
Alongação da seção apical cortada em ervilha anã	P (10)	P (1)
Formação do pigmento betacianina na luz	I (10)	I (1)
Encurtamento da senescência em discos foliares	P (50)	R (50)

P = promoção, I = inibição, A = aumenta, R = retarda, SE = sem efeito

Tabela 3. Atividade dos brassinoesteróides em comparação às citocininas, em bioensaios.

Bioensaios de citocininas	Atividade	
	BR (μm)	CK (μm)
Expansão dos cotilédones de pepino	P (100)	P (10)
Expansão da seção apical do gancho e extremidade em ervilha anã	SE (10)	P (10)
Formação do pigmento betacianina no escuro	SE (100)	P (100)
Senescência de discos foliares de <i>Xanthium</i>	P (50)	R (50)

P = promoção, I = inibição, A = aumenta, R = retarda, SE = sem efeito

a) Promoção da biossíntese de etileno e epinastia

Os BR incrementam a biossíntese de etileno em segmentos de hipocótilos estiolados de feijoeiro mungo. Os efeitos dos BR são semelhantes a promoção da produção de etileno em partes de plantas ou sistemas de plantas inteiras, e diferentes da auxina, a qual é tipicamente mais eficiente na resposta em partes de plantas destacadas.

b) Alongação de hastes

Os BR têm sido utilizados para promover a alongação de tecidos vegetativos em uma grande variedade de plantas em muito baixas concentrações. Também foi demonstrado seu efeito no afrouxamento da parede celular em segmentos de epicótilos de soja. A promoção dos efeitos de BR na alongação tem sido revelada sob luz branca, verde e vermelha fraca. Todavia, pouco ou nenhum efeito tem sido encontrado em condições de escuridão completa, sugerindo uma relação entre a ação dos BR e a presença de luz.

c) Crescimento e desenvolvimento de raízes

Os BR são inibidores poderosos do crescimento e desenvolvimento radicular. Os efeitos dos BR e auxinas são geralmente similares e sinérgicos. Todavia, na iniciação

radicular agem de modo completamente diferente. As auxinas estimulam e os BR têm efeito inibitório. Possivelmente, as diferenças ocorrem devido à ação independente dos BR nas raízes ou é devido a ação antagônica sobre as auxinas. Também foi observada a ação inibitória dos BR sobre o crescimento de raízes e o efeito estimulante na produção de etileno. Todavia, novas pesquisas são necessárias antes de afirmar definitivamente estes efeitos e interações.

d) Cultura de tecidos

O 24 – epibrassinolide pode promover ou inibir o crescimento celular em cultura de tecidos, dependendo das concentrações e da espécie de planta. Em concentrações baixíssimas de 10^{-8} mm, houve promoção em células de cenoura e inibição significativa em células de tabaco.

e) Outros efeitos fisiológicos

Dentre os efeitos citados, outros foram observados, como a promoção e a alteração na energização e transporte na plasmalema, assimilação, incremento na diferenciação do xilema, aumento na resistência ao frio, doenças, herbicidas, estresse salino, promoção da germinação e diminuição do aborto e queda de frutos.

11. ÁCIDO SALICÍLICO

O ácido salicílico (SA) foi encontrado em mais de 34 espécies vegetais, tendo sido identificado em folhas e estruturas masculinas de plantas. Os níveis mais elevados de SA foram encontrados nas inflorescências de plantas termogênicas e plantas atacadas por patógenos.

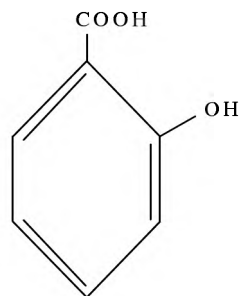


Figura 9. Fórmula estrutural do ácido salicílico (ácido ortohidroxi benzóico).

11.1. Princípios e efeitos fisiológicos

a) Floração

Há evidências que o SA promova a formação de gemas florais em associação com cinetina e IAA. Como a floração é resultado da ação conjunta de fatores e substâncias, ainda não há comprovação do efeito promotor do SA, inclusive existindo resultados contraditórios.

b) Relação entre SA e a produção de calor em plantas (termogenicidade)

A produção de calor em plantas foi descoberta pela primeira vez por Lamarck em 1778, no gênero *Arum*. Atualmente, a termogenicidade ocorre em estruturas reprodutivas masculinas de cicadáceas e em flores ou inflorescências de algumas angiospermas. Foi observado incremento na temperatura de até 14°C acima da temperatura ambiente em ápice de *Arum lilies*. O SA produz calor, ativando a respiração resistente ao cianeto, resultando na volatilização de aminas e indóis de odor fermentado, os quais são atrativos para alguns insetos polinizadores.

c) Relação entre SA e a resistência de doenças em plantas

Algumas plantas resistentes à doenças restringem o espalhamento da infecção do patógeno para uma pequena área ao redor do ponto de penetração inicial onde a lesão necrótica aparece. Esta proteção é feita por células suicidas, e é denominada reação sensitiva, que conduz a um sistema de resistência adquirida. A resistência para patógenos leva a produção de algumas proteínas de patogenicidade relativa em plantas, podendo ser induzida por SA ou ácido acetil salicílico, na ausência de organismos patogênicos. O SA pode ser imobilizado como ácido - O - D - glicosil salicílico e os ácidos salicílicos livres entram no floema onde são posteriormente detectados nas folhas superiores. Os incrementos de SA são

baixos para induzir um sistema de proteínas de patogenicidade relativa e subsequente resistência à infecção.

12. JASMONATOS

Os efeitos dos jasmonatos são similares com os efeitos do etileno e do ABA. Estão envolvidos com os sistemas de defesa das plantas contra pragas e doenças através da produção de proteínas específicas denominadas JIPs ("jasmonate-induced proteins").

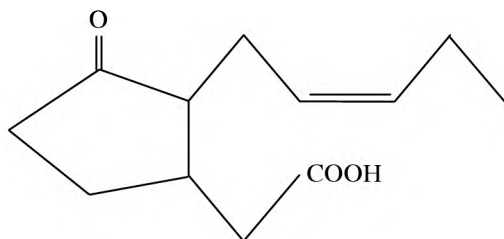


Figura 10. Fórmula estrutural do ácido jasmônico.

12.1. Efeitos fisiológicos

Seus efeitos podem ser de promoção e inibição de processos morfológicos e fisiológicos de plantas, alguns deles similares aos do ABA e do etileno. Aplicações exógenas de JA inibem o crescimento longitudinal de plantas, comprimento e duração do crescimento de raízes, crescimento de micorrizas, formação de gemas florais, movimento pulvinar, biossíntese de carotenóide, formação de clorofila, biossíntese da rubisco e atividade fotossintética. Pode também, promover ou inibir alongação em mudas de cana-de-açúcar, diferenciação em culturas de tecidos, efeitos adversos na formação de raízes, quebra de dormência, germinação de pólen, germinação de sementes, amadurecimento de frutos, senescência de pericarpo e folhas, abscisão foliar, formação de tubérculos, fechamento estomático, desobstrução de microtúbulos, degradação de clorofila, respiração, biossíntese de etileno e síntese protéica.

Quando aplicado exogenamente, o JA promove senescência de folhas, com a degradação de clorofila, e muitos outros efeitos associados com o processo de senescência. O JA parece ativar a ACC-sintase ou oxidase, o que incrementa a biossíntese de etileno, mas este efeito depende da espécie e estágio de desenvolvimento da planta.

Existem similaridades, bem como diferenças, na estrutura, propriedades físicas e atividades do ABA e JA. Ambos promovem o fechamento estomático e induzem efeitos inibitórios sobre as proteases e no armazenamento de proteínas, em sementes de *Brassica*. Entretanto, somente o JA pode induzir o acúmulo de proteína em soja no estágio vegetativo. O JA também induz enzimas e regula a expressão gênica em todas as espécies de plantas avaliadas, como em soja em cultura de tecido, folhas de alface, tomateiro, batata, cevada e cotilédones de algodoeiro.

A relação entre o JA e outras substâncias de crescimento necessita futuras elucidaciones para o entendimento dos seus efeitos nos diferentes processos da planta.

13. POLIAMINAS

Existe controvérsia se estes compostos vegetais podem ser classificados como uma nova classe de substâncias reguladoras, o mesmo acontecendo para BR, SA e JA.

As poliaminas podem ser classificadas como hormônios, em função das seguintes características: são encontradas em todas as células, podendo exercer controle regulatório sobre o crescimento e desenvolvimento quando em concentrações micromolares; quando seu conteúdo é alterado em plantas, o desenvolvimento é afetado, como, por exemplo, na cultura de tecidos de cenoura e *Vigna*. Ocorre crescimento de calo quando o nível de poliaminas é baixo e formação de embriões quando o nível é alto.

Em plantas de tabaco, quando ocorre superprodução de esperimidina, anteras são produzidas no lugar de ovários.

As poliaminas têm apresentado grande variedade de efeitos nas plantas, e parecem ser essenciais para o crescimento, estando envolvidas na divisão celular e morfogênese.

14. RETARDADORES VEGETAIS

O controle do crescimento vegetativo é de fundamental importância na agricultura. Em floricultura, a redução do tamanho das plantas, visando incrementar a comercialização e facilitar o transporte, são aspectos relevantes nesta atividade. Entretanto, esta redução não deve causar efeitos indesejáveis na cultura e nem na qualidade das plantas. Geralmente o tamanho ótimo se encontra entre 20 a 25 cm, para plantas envasadas.

Existem vários fatores que influenciam principalmente a espécie. É muito importante quando se utiliza retardadores vegetais, que eles não, provoquem efeitos adversos na qualidade e comportamento da planta. Essas substâncias têm sido utilizadas há muitos anos para a manipulação do tamanho, forma das e, qualidade dos produtos obtidos na floricultura. Podem-se citar o CCC (chlormequat), daminozida (SADH), ancymidol e o paclobutrazol, como os compostos pioneiros utilizados em crisântemos. O Uniconazol e as tetraciclinas, também vêm demonstrados bons resultados.

Em muitos casos, plantas de centeio (ex: geranium e zinnia), são tratadas com retardadores, para promover compactação, mantendo a qualidade para a venda e, também promover o aumento da vida de prateleira.

Daminozida foi o primeiro retardador vegetal usado para o controle de tamanho de plantas por muitos anos. O paclobutrazol (PBZ) é muito ativo e persistente em comparação aos outros retardadores, sendo que uma simples

aplicação tem mostrado bons resultados. Também, apresenta efeitos em plantas, onde nenhum outro produto foi efetivo (ex: impateins, dianthus). Unicanozol tem demonstrado ser muito promissor agindo como retardador em plantas, sendo mais ativo e persistente em comparação ao paclobutrazol.

O uso de retardadores vegetais não é muito comum em termos práticos, para a regulação de crescimento de árvores, mas os resultados são bastante promissores. A utilização desses produtos reduz a quantidade de tratamentos culturais, combustível e equipamentos na administração de gramados, por exemplo. Entretanto, existem alguns problemas associados ao uso dessas substâncias como agente químico constante no controle de crescimento em gramados, como: inconsistência de resultados, fitotoxicidade e potencial redução de recuperação. Um dos maiores usos dos retardadores na agricultura é, no controle do acamamento em cereais, arroz, trigo, cevada e centeio, o que causa redução significativa na produção dessas culturas. A redução do acamamento facilita a colheita. O CCC e o ethephon são utilizados para o controle do acamamento. A hidrazida maléica (MH) é utilizada como inibidor em alho e batatas, durante o armazenamento. O daminozida, paclobutrazol e o uniconazole, foram utilizados visando a produção de mudas de tomate para o transplante.

Certo grupo de retardadores age inibindo a síntese de giberelinas, outros retardam o crescimento.

Onium compostos: chlormequat (CCC, Cicocel), mepiquat clorado (1, 1-dimetil-piperidinium clorado), AMO-1618 e o Phosphon D, agem inibindo a biossíntese de giberelinas, inibem a ciclização do geranylgeranyl pirofosfato para o copalio-pirofosfato, anulando assim a formação de giberelinas. As plantas ficam com internódios curtos e, podem aumentar a taxa fotossintética líquida, conseguem suportar mais a falta de água, devido a redução da área foliar e conseqüentemente da superfície transpirante. O CCC pode

induzir a abertura estomatal. Outra possibilidade é que, estes compostos podem causar o acúmulo de solutos, como aminoácidos e açúcares, os quais ajudariam a manter o turgor em condições de baixos potenciais osmótico e água nas folhas. Outros estresses como salinidade, temperatura e até ataque de insetos, doenças, nematóides, são mais tolerados por plantas tratadas com esses compostos. Entretanto, muito pouco se conhece sobre estes mecanismos de tolerância.

Pirimidinas: ancymidol e o flurprimidol agem inibindo o citocromo P-450, o qual controla a oxidação do kaurene para ácido kaurenóico. Também, pode inibir a biossíntese de GA, interfere com o esterol e biossíntese de ABA.

Triazoles: é um grupo de grande atividade como retardadores, incluindo o paclobutrazol, uniconazole, triapenthenol, LAB 150978, BAS 111. Inibem a oxidação microsomal do kaurene, kaurenol e, o kaurenal o qual é catalisado pela kaurene oxidase a citocromo oxidase P-450. Inibem também, a biossíntese de esterol e de giberelinas, reduzem o ABA, etileno e IAA, incrementam o conteúdo de citocininas, aumentam o conteúdo de clorofila, afetando muito pouco a fotossíntese. Os triazoles induzem maior tolerância a estresses abióticos, nas plantas tratadas incrementam o conteúdo de anti-oxidantes ou a sua atividade anti-oxidante.

Outros retardadores do crescimento, não inibem a biossíntese de giberelinas:

As morfactinas, incluindo o fluorene, fluorene-9-ácido carboxílico e o clorofluorenolmetil. Eles possuem a capacidade de afetar a morfogênese das plantas. De maneira geral as morfactinas inibem o crescimento, enquanto que as giberelinas promovem. Atuam como antagonistas competitivos. O Dikegulac retarda a dominância apical, favorecendo a brotação de gemas laterais.

O Ethephon pode ser considerado um retardante, pois causa encurtamento de hastes e seu espessamento. Ele pode

controlar o acamamento em cereais e graníferas, favorecendo o geotropismo transversal.

A hidrazida maléica (MH) é bloqueadora da divisão celular, interferindo na produção da uracila (uracil). A acetamida e o amidochlor agem como inibidores de crescimento em capim. Os mecanismos de ação destas interferências, ainda não são conhecidos de forma satisfatória. O SADH afeta a síntese de auxinas e reduz a síntese de etileno. O CCC inibe a biossíntese de giberelinas e evita o acamamento em cereais de alto porte, tornando a planta mais compacta e o caule mais curto.

Os retardadores reduzem o crescimento de plantas envasadas ornamentais e melhora a fluorescência (azaléia e crisântemo). As plantas se apresentam mais resistentes à condições desfavoráveis, como estresse hídrico, temperatura e salino. Podem reduzir o número de podas em cercas vivas, gramados e árvores de rua.

15. AÇÃO FISIOLÓGICA DOS HORMÔNIOS VEGETAIS

15.1. GERMINAÇÃO DE SEMENTES E CRESCIMENTO DE PLÂNTULAS

Existe grande evidência experimental na literatura mostrando que os promotores do crescimento e os inibidores endógenos, estão diretamente envolvidos na germinação de sementes e no crescimento de plântulas. Estas substâncias agem sozinhas ou combinadas. Entretanto, há ainda um número limitado de estudos e pesquisas que avaliam as mudanças no crescimento e os níveis das substâncias, durante a germinação e subsequente crescimento da plântula.

As giberelinas são as substâncias que estão mais diretamente implicadas no controle e promoção da germinação de sementes. O ABA, entretanto, tem sido comentado como inibidor da germinação, atuando como antagonista natural da

GA. Evidências demonstram que os níveis endógenos de ABA, estão envolvidos na regulação da germinação de sementes. O ABA evita a germinação antes do desenvolvimento completo do embrião, evitando a germinação precoce. Em condições de baixo potencial água, os níveis de ABA aumentam incrementando a sensibilidade das sementes para a redução do potencial água, reduzindo sua habilidade de germinar (dormência).

Em cereais, o embrião uma vez reidratado, libera giberelina que se difunde através do endosperma e escutelo, alcançando as células da camada de aleurona, onde induz a produção de enzimas hidrolíticas, desreprimem genes que codificam estas enzimas. As enzimas, entre elas a α -amilase se difunde até o endosperma para atuar no amido, liberando glicose. Estas moléculas se difundem e alcançam o embrião e aí são utilizadas como substrato para a respiração, liberando energia como ATP e, uma série de produtos intermediários como aminoácidos e hormônios. As reservas de proteínas, lipídios e ácidos nucléicos são degradados pelas enzimas hidrolíticas (proteases, lípases, ribonucleases), dando origem a aminoácidos, ácidos graxos, glicerol e nucleotídeos. O embrião então dispõe de moléculas estruturais essenciais para iniciar síntese de suas próprias biomoléculas, como também para suporte para as atividades energéticas. O embrião começa a dividir-se mitoticamente, ocorrendo crescimento celular e diferenciação. Este conjunto de processos converte o embrião em uma plântula jovem.

As citocininas atuam como reguladoras da germinação. Ela favorece a mobilização de reservas, aumentando a força de dreno, necessárias para o processo germinativo. As CK podem causar a germinação em sementes fotoblásticas positivas, em condições não indutivas, parece haver relação com o pigmento fitocromo. Também, promovem a divisão e diferenciação celular.

O etileno pode promover a germinação de sementes de algumas espécies. Entretanto, não se conhece qual o mecanismo de ação. As auxinas são importantes no processo de alongamento celular, atuando sempre em conjunto com as citocinias nos processos de divisão, diferenciação e crescimento celular.

15.2. FLORAÇÃO

O mecanismo e processos que envolvem o fenômeno da floração, ainda necessitam de mais esclarecimentos a respeito das modificações e as formas que o pigmento fitocromo apresenta, motivado pelo estímulo fotoperiódico, sobre a diferenciação dos primórdios florais e dos meristemas.

Sabe-se que o estímulo luminoso tem lugar nas folhas e, que este estímulo se traduz nos ápices para induzir sua diferenciação e originar os primórdios florais.

Na transmissão ou transporte do estímulo luminoso, desde as folhas até o ápice, acredita-se que podem atuar várias substâncias químicas de natureza hormonal, ainda não bem conhecida. Uma hipótese recente acredita que existam dois tipos de compostos químicos implicados na regulação do processo de floração: a giberelina e a antesina. As giberelinas desempenham o desenvolvimento normal das hastes que contêm flores e as antesinas, seriam as substâncias que realmente induziriam a floração.

Para as plantas de dias longos (DL) as GAs seriam essenciais para a floração, em que as antesinas nunca seriam o fator limitante. Entretanto, as antesinas seriam limitantes para as plantas de dias curtos (DC), que sempre contariam com sua quantidade suficiente de GA.

O primeiro estágio da iniciação da floração é a mudança fisiológica interna no meristema, o qual precede alguma mudança morfológica. Ocorre um aumento de divisão celular na zona central imediatamente abaixo do ápice do meristema

vegetativo. As divisões deferenciam células do parênquima que rodeiam o meristema, originando o primórdio floral.

O segundo estágio é a formação da flor, a visível iniciação da flor e suas partes. Os estádios como processos fisiológicos são determinados pelo genótipo. Todavia, em muitas espécies o início do desenvolvimento reprodutivo é regulado pelos fatores ambientais como comprimento do dia e temperatura.

As plantas que não respondem à luz, para sua iniciação da floração, são designadas de plantas de dias neutros. As plantas que estão sobre o controle do comprimento de luz do dia, são as fotoperiódicas. As plantas DC, florescem somente quando o período escuro é maior do que o crítico de luz precisa de menos luz. As plantas DL, florescem quando o período de escuro é menor que o crítico de luz, necessita de mais luz. As plantas DCL (dias curtos-longo), florescem quando dias curtos são seguidos de dias longos e, as plantas DLC (dias longos-curto), quando dias longos são seguidos de dias curtos.

O comprimento do dia é percebido em folhas de plantas, como evento primário fotoquímico, o qual ocorre absorção de um fóton pelo pigmento fitocromo. As gemas recebem o sinal produzido nas folhas e translocam para os sítios de ação (ápices). Estes sinais são substâncias, geralmente, chamadas de florígeno, estímulo floral ou hormônio floral.

Algumas plantas florescem quando são expostas a baixas temperaturas (termoindutivas e vernalização). O local da percepção da temperatura são as gemas e não as folhas como no fotoperíodo.

Altas concentrações de auxinas promovem a produção de etileno, que é responsável pela floração em bromeliácea. Em geral aplicações exógenas de IAA ou ANA, inibem a formação de flores, quando aplicado sobre condições indutivas.

Aplicações exógenas de etileno podem também inibir ou retardar o florescimento. Entretanto, também pode promover em um número limitado de espécies. A habilidade do etileno em promover a floração é muito conhecida em membros da família pineapple (ex: abacaxi).

As citocininas em condições não indutivas de fotoperíodo, causam divisão celular no ápice e a iniciação floral precoce.

Giberelinas em condições não indutivas tem mostrado promover a floração em grande variedade de plantas (ex: cenoura). É certamente um florígeno. O ácido salicílico é um promotor da floração, sendo seu mecanismo ainda desconhecido. Os brassinoesteróides e o ácido jasmônico, parecem não estarem envolvidos no florescimento. Já o ABA é classificado como inibidor da floração.

15.3. MATURAÇÃO

A maturação refere-se às mudanças na qualidade do fruto, as quais revelam que o órgão esta expessando potencial reprodutivo. Esta é acompanhada por transição gradual na morfologia, taxa de crescimento e capacidade de florescimento. A duração do período de maturação pode variar de dias a anos, dependendo de aspectos genéticos e ambientais.

Vários hormônios estão envolvidos no processo de maturação. O etileno é com certeza o que mais influencia nesse fenômeno. Ele determina a respiração climatérica em muitos frutos. Sem a presença do etileno estes frutos não entrariam no processo de maturação. Aplicações de 1 ppm (mg L^{-1}) em frutos climatéricos, é capaz de induzir e aumentar a taxa respiratória e, por tanto a maturação. Concentrações maiores (4 a 200 mg L^{-1}) podem induzir nos frutos a destruição de pigmentos clorofilianos e determinar mudanças organolépticas características da maturação.

As auxinas em altas concentrações podem acelerar a maturação de certos frutos, por sua capacidade de induzir a biossíntese de etileno. As citocininas (anti-senescente) e o GA, em geral retardam a maturação dos frutos, por ação oposta ao etileno. O ABA aumenta durante a senescência dos frutos climatéricos e não climatéricos. Seu efeito sobre a maturação parece esta relacionada, igualmente, ao que ocorre com as auxinas, na capacidade de induzir a formação de etileno.

Alguns fatores externos podem retardar a maturação de frutos: aplicações de GA, CK, Ca⁺⁺, baixas concentrações de O₂ e de C₂H₄. Para o desenvolvimento normal dos frutos baixas concentrações de etileno são necessárias. Fatores como: adição de ABA, IAA, altas concentrações de O₂, aplicações de etileno e incremento na taxa de respiração climatérica (aumento de temperatura), levam a aceleração da maturação. No caminho à maturação alguns eventos são observados: aumento na produção autocatalítica de etileno (permeabilidade das membranas, atividade enzimática e atividade respiratória), destruição de clorofilas, síntese de pigmentos coloridos (carotenóides), síntese de enzimas específicas da maturação, amolecimento dos tecidos, perdas de ribossomos e mitocôndrias. O fruto maduro apresenta: mudanças na textura, cor, odor e sabor ("flavor"), elevada concentração de açúcares solúveis, variações no pH e sementes viáveis.

15.4. SENESCÊNCIA

A senescência é o último estágio da vida dos órgãos de uma planta e da própria planta. Ela se caracteriza por uma geral degeneração estrutural e funcional do organismo vegetal. São mudanças deteriorativas controladas endogenamente, são causas naturais da morte de células, tecidos, órgãos ou organismos. Pode ser vista como a fase final da diferenciação. Ela é controlada, mas é causada por fatores exógenos, que provocam o desgaste acumulado no tempo.

É ainda desconhecida a seqüência exata dos eventos que ocorrem durante a senescência, são poucas as informações nesta área. A mensuração da diminuição na clorofila, proteína total, ácidos nucléicos, fotossíntese (redução na atividade de enzimas, como: Rubisco e PeP_{case}), mudanças nos hormônios vegetais, substâncias de crescimento, aumento da permeabilidade de membrana e abscisão, são de fundamental importância para o entendimento do processo.

Os reguladores vegetais possuem um papel central no controle da senescência. Pode ocorrer interação entre as substâncias nesse controle ou, ação de apenas um hormônio vegetal no comando das atividades que englobam a senescência.

As citocininas estão envolvidas atrasando de muitas maneiras a senescência. Agindo sobre os processos que contribuem para o fenômeno da senescência. As CK são responsáveis pela manutenção da atividade das clorofilas, proteínas e dos níveis de RNA. Aplicações de CK sintéticas corrigem os baixos níveis internos, que diminuem com a senescência, causando um retardo no processo. As CK e o etileno são opositores nos efeitos sobre a senescência.

Aplicações de auxinas naturais ou sintéticas têm mostrado retardar a senescência em grande variedade de tecidos. Há também, numerosas citações na literatura onde aplicações exógenas de auxinas, não atrasaram a senescência e, em alguns casos até promoveu o fenômeno. Talvez este efeito seja devido a indução na produção de etileno, que ocorre geralmente quando altas concentrações de auxina é administrada. Em geral os níveis de auxinas endógenas diminuem antes ou durante a senescência, sendo que em alguns casos não ocorre alteração nestes níveis.

São muitos os relatos dos efeitos do GA sobre a senescência. O GA tem a habilidade de retardar a perda de clorofila em folhas, frutos, ápices, cotilédones e talos de flores.

Atrasar a senescência, amadurecimento, degradação de RNA e de proteínas, são eventos promovidos por aplicações de GA. Os níveis de GA diminuem durante a senescência de alguns órgãos, aplicações exógenas retardam o processo em órgãos que respondem desta forma. As citocininas e as giberelinas retardam a senescência de diferentes formas. O ABA e IAA podem interagir com o GA.

Citocininas, auxinas e giberelinas, geralmente retardam a senescência em muitas plantas. O etileno, ABA e o metil jasmonato, são promotores da senescência. Aplicações exógenas de etileno levam a rápidas taxas de degradação de clorofilas, RNA e proteínas. Em muitos casos o número de RNAm que se acumula durante a senescência, em resposta ao etileno, o qual está envolvido com a produção de enzimas que promovem os processos de degradação durante a senescência.

A senescência também, pode ocorrer sem a produção de etileno. Isto indica que ela pode ser controlada por um incremento na taxa de produção de etileno ou um aumento na sensibilidade ao etileno.

O ABA promove a diminuição de pigmentos clorofilianos, proteínas e síntese de ácidos nucléicos, altera a estrutura de membranas plasmáticas. Durante a senescência os níveis endógenos de ABA aumentam. Entretanto, existem trabalhos que não mostram a correlação entre os níveis de ABA e a senescência. Provavelmente, este fenômeno deve ser controlado ou regulado pela interação entre várias substâncias de crescimento. O ABA e o etileno atuam simultaneamente e, ambos incrementam o nível do outro. Os níveis de ABA, reduzem os níveis de CK, AIA e GA.

Aplicações de metil jasmonato, promovem senescência em plantas. Ele estimula a biossíntese de etileno, incrementando a atividade da ACCoxidase.

Durante a senescência diversas mudanças bioquímicas e fisiológicas de fundamental importância para o endentimento do processo. Em folhas, aumentam os níveis de enzimas hidrolíticas, responsáveis pela degradação das biomoléculas. Assim, moléculas de alto peso se hidrolisam em seus componentes de baixo peso molecular, que são transportados com facilidade para as estruturas e órgãos mais novos da planta (flores, frutos e sementes em formação – drenos preferenciais).

Na senescência ocorre redução no conteúdo de clorofilas, o que afeta negativamente a fotossíntese. Igualmente, verifica-se diminuição nos conteúdos de RNA, proteínas e amido. Há incremento da respiração, açúcares solúveis e aminoácidos livres. Todos os aumentos diminuem no final, imediatamente anterior a morte da folha. Ocorre aumento nos pigmentos (xantofila e carotenóides) e flavonóides, que determinam as cores características das folhas senescentes. A permeabilidade das membranas plasmáticas aumenta, favorecendo a saída de substâncias nutritivas. O nível de ABA aumenta nas células estomáticas, o que leva ao fechamento e diminuição das trocas gasosas.

O rejuvenescimento pode ser obtido através de podas e eliminação de drenos preferenciais (ex: tubérculos). Altas temperaturas, falta de nutrientes e solos secos (estresses), estimulam a senescência.

Verifica-se que a repressão e desrepressão de genes que codificam a síntese de enzimas hidrolíticas específicas e processos distintos de degradação, causam a senescência em função da ação sobre o balanço hormonal (ABA, CK e GA).

Resumo dos principais eventos que ocorrem no processo de senescência:

1. Senescência promove:

nível de ácd. nucléicos (DNA, RNA)

nível de proteínas

alterações nos RNA

2. Altera atividades enzimáticas:

ribonucleases e proteases

3. Alterações nos hormônios endógenos:

etileno

ABA

citocininas

auxinas

4. Modificações estruturais, alterações deteriorativas nas membranas e organelas celulares.

15.5. ABSCISÃO

Nas folhas e frutos jovens os hormônios: auxinas, giberelinas e citocininas, sintetizados nestes órgãos e que chegam de outras partes das plantas, evitam o processo de abscisão. À medida que o órgão envelhece passa a receber cada vez menos quantidade destas substâncias, perdendo também a força de dreno, ficando mais vulnerável à abscisão. Ainda não se conhece, detalhadamente, as causas e os principais eventos associados a esse fenômeno.

Em determinado momento ocorre um estímulo para uma maior produção de etileno na zona de abscisão do pecíolo. O etileno é um agente senescente e promotor da abscisão. Então, um conjunto de eventos ocorre envolvendo:

síntese de enzimas hidrolíticas responsáveis pela degradação dos compostos da parede celular e conseqüente abscisão.

O ABA age na abscisão devido ao seu efeito como estimulante da senescência: queda na concentração de IAA promove a abscisão; aumento na síntese de enzimas hidrolíticas; hidrolise de componentes da parede celular na zona de abscisão; ação do vento e finalmente abscisão.

Altas concentrações de IAA na região proximal promovem a abscisão. Mas altas concentrações na região distal impedem o fenômeno. No início da abscisão a IAA inibe o processo, mas em estado avançado, sua presença é indutora. Foi sugerido que a IAA bloqueia a ação do etileno, no início do processo. Após o início, a IAA induz a síntese de etileno, o que provoca a abscisão.

Em condições de estresse, as células da zona de abscisão perdem a sensibilidade ao IAA e ganham sensibilidade ao etileno. As citocininas e as IAA são eficientes em retardar a abscisão foliar. O ABA também é acumulado, o que acelera a senescência e posterior abscisão. O ABA pode estimular diretamente a síntese de etileno. O AVG (aminoetoxivinilglicina) um inibidor da síntese de etileno, estimulada pelo ABA. Em aplicações exógenas de etileno o AVG não impede o processo.

O ácido giberélico tem apresentado efeito promotor da abscisão. O GA pode atrasar a abscisão de um órgão, devido a aumentar sua atuação como dreno fisiológico.

As citonininas em frutos novos aceleram o crescimento e retarda a abscisão. As CK aumentam enormemente a força do dreno. Sua ação depende do sítio de aplicação: a) se aplicada em um sítio distante da região de abscisão, a tendência é ela acelerar o processo; b) quando aplicada na região de abscisão ou acima, ela retarda a abscisão.

O ácido jasmônico (JA) promove a degradação de clorofila e outros efeitos associados à senescência, podendo

estar diretamente envolvido na abscisão. Foi demonstrado que o metil jasmonato, estimula a biossíntese de etileno (efeito indireto na abscisão). O JA possui uma estrutura muito similar ao do ABA, talvez seja esta a explicação de sua ação como estimulador da liberação de etileno.

A zona de abscisão possui um menor diâmetro e um menor grau de diferenciação histológica. É formada por várias capas de células parênquimáticas de pequeno tamanho com paredes muito finas e delgadas. Enzimas hidrolíticas (pectinases e celulases) produzidas em grande quantidade por células próximas, causam a destruição da lamela média e parede celular primária das células parênquimáticas da zona, que estão orientadas perpendicularmente às do pecíolo.

Antes da conclusão da abscisão, há exportação dos nutrientes móveis por meio do pecíolo. Observam-se pouco antes da queda do órgão, a produção e acumulação de substâncias gomosas que tamponam completamente os vasos condutores. Depois se formam várias camadas de células, com elevado conteúdo de suberina e lignina, que evitam a perda de água e a entrada de microorganismos.

Em termos agrônômicos, pode-se atrasar a abscisão:

- a) fornecendo ótima nutrição mineral, especialmente nitrogênio, necessário para a biossíntese de citocininas;
- b) evitando as situações de estresses (hídrico, salino, nutricional, temperatura, luminoso), os quais levam a uma produção de etileno e de ABA;
- c) evitando a acumulação de etileno e altas taxas respiratórias no amadurecimento, durante o transporte (exportação) e/ou armazenamento e
- d) aplicando inibidores da biossíntese de etileno (AVG) ou inibidores de sua ação 1-MCP (1 - metilciclopropeno).

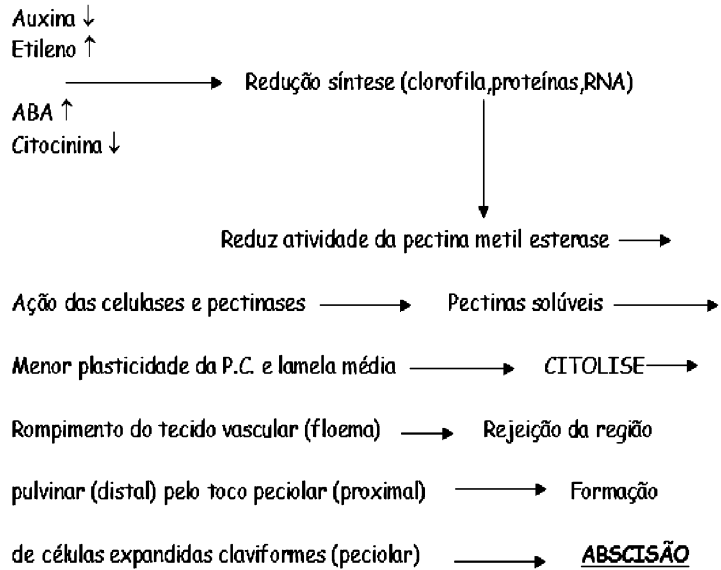


Figura 11:
Mecanismo de
abscisão
apresentando
as variações
nos níveis de
hormônios e
seqüência de
eventos.

Fatores que aumentam o suprimento de etileno:				Fatores que afetam o suprimento de auxina:
ABA Lesão Doença Senescência Escuro Seca Movimento de ACC Etileno		Fatores que influenciam o suprimento a partir do órgão distal		Crescimento ativo Fecundação Crescimento da semente
	ETILENO	Concentração na zona de abscisão	AUXINA	
Fatores que aumentam a sensibilidade ao etileno: Déficit de água ABA Etileno Idade Polinização Baixa luminosidade	⇒	△	⇐	Fatores que aumentam a sensibilidade a auxina: Citocinina Juvenildade Cálcio Fecundação Alta luminosidade Auxina
		SENSITIVIDADE A HORMÔNIOS ⇔		

TABELA 1: ALGUNS EFEITOS FISIOLÓGICOS CAUSADOS POR HORMÔNIOS VEGETAIS

Efeitos Fisiológicos	Auxinas	GA	Citocininas	ABA	Etileno
Resposta a Tropismos	Sim	Sim	Não	Sim	Sim
Crescimento de secção de coleóptilo de aveia	Sim*	Sim*	Sim, Ativa	Inibe	Inibe*
Aumento de tamanho de células em cultura de tecidos	Sim*	Sim*	Sim	Não	Não
Controle da diferenciação em cultura de tecidos	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim
Estimula enraizamento de estacas	Sim	Não	Variável	Sim*	Sim
Inibe desenvolvimento radicular	Sim	Não	Não	Sim	Sim
Estimula divisão do câmbio	Sim	Sim	Sim	Inibe*	Não
Abscisão de folhas e frutos	Sim	Não	Sim	Sim	Sim
Ativa crescimento de frutos	Sim	Sim	Sim*	Não	Não
Afeta crescimento de caules (hastes)	Não	Ativa	Não	Inibe	Inibe
Interrompe o repouso de gemas vegetativas	Não	Sim	Sim	Inibe	Sim*
Favorece a germinação de algumas sementes	Não	Sim	Não	Inibe	Sim*
Favorece síntese de α -amilase em grãos	Não	Sim	Sim	Inibe	Não
Manutenção da Dominância apical	Sim	Sim	Não	Não	Sim
Inibe a degradação de proteínas e clorofila na senescência	Sim*	Sim	Sim*	Não acelera	Não, acelera
Ativa o pico climático no processo de maturação de frutos	Não	Não	Não	Não	Sim

* Em alguns casos.

QUADRO 1: Principais grupos de hormônios vegetais: química, local de biossíntese, transporte, produto sintético e efeitos fisiológicos.

HORMÔNIO	QUÍMICA	LOCAL DE BIOSÍNTESE	TRANSPORTE	PRODUTO SINTÉTICO	EFEITOS FISIOLÓGICOS
AUXINA	Ácido 3-indol - acético (IAA); indol-3-acetonitrilo. Precursor aminoácido triptófano	Regiões apicais, meristemas, primórdios foliares, folhas jovens, frutos e sementes em desenvolvimento	Ativo, polarizado e basipeto, célula a célula e via floema de 5 a 15 mm h ⁻¹	Ácido naftaleno acético (ANA); Ácido indol butírico (AIB)	Alongação celular, fototropismo, geotropismo, dominância apical, iniciação e alongação de raízes, crescimento de frutos, produção de etileno, abscisão, efeito herbicida, partenocarpia, partição de assimilados, floração, diferenciação de tecidos vasculares e atividade cambial e, retardamento do amadurecimento de frutos.

CITOCININA	Derivada da N ^o -adenina. A zeatina e o isopentiladenina (IPA) são naturais	Apice radicular e sementes em germinação	Ativo, polarizado e acropetal, via xilema	6 - benzilaminopurina (6 - BA); cinetina	Divisão celular, formação de órgãos, germinação de sementes, iniciação e crescimento de radicular, desenvolvimento de gemas e brotações, retardamento da senescência, mecanismo estomático, controle da morfogênese, quebra da dominância apical, translocação de nutrientes e substâncias orgânicas.
GIBERELINA	Mais de 150 GAs identificadas (GA ₁ , GA ₃). Sintetizadas a partir do ácido mevalônico	Tecidos jovens, sementes em germinação e fungos	Passivo e não polarizado por meio do xilema e floema	Todas são naturais	Crescimento de plantas intactas, hiperalongação, germinação de sementes, quebra de dormência, partenocarpia, age sobre o tamanho e forma de frutos, lançamento e florescimento, retarda a maturação de frutos e atua no dimorfismo genético (reversão do nanismo)
ETILENO	O C ₂ H ₄ é sintetizado a partir da metionina	Orgãos senescentes, maduros e estressados	Difusão	Ethephon	Amadurecimento de frutos, abscisão, epinastia, floração, senescência, geotropismo transversal, formação de raízes adventícias e produção de látex
ÁCIDO ABSCÍSSICO (ABA)	O ABA é um composto não fenólico sintetizado a partir do ácido mevalônico (violaxantina)	Orgão maduros (folhas) e em resposta a situações de estresse	Ativo e não polarizado via floema	ABA	Fechamento estomático, dormência de gemas, indução de transporte de fotoassimilados para sementes, embriogênese, indução da síntese protéica em sementes na maturação, abscisão e reduz a atividade da α - amilase

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CASTRO, P. R. C.; KLUGE, R. PERES, **Manual de Fisiologia Vegetal** – Teoria e Prática. Livroceres. 2005. 650p.

CASTRO, P.R.C.; SENA, J.O.A. de; KLUGE, R.A. **Introdução à fisiologia do desenvolvimento** vegetal. Maringá: Eduem, 2002. 254p.

CASTRO, P.R.C.; VIEIRA, E.L. **Aplicações de reguladores vegetais na agricultura tropical**. Guaíba: Livraria e Editora Agropecuária. 2001. 132p.

FERREIRA, A.G.; BORGHETTI, F. **Germinação – do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed, 2004. 323p.

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

FERRI, M. G. **Fisiologia Vegetal**. Volumes I e II . 2 ed. Edusp. São Paulo, 1986.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro, 2004. 452p.

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

MALAVOLTA, E. ; Vitti, G.C. ; Oliveira, S.A. **Avaliação do Estado Nutricional das Plantas – Princípios e Aplicações**. 2.ed. Piracicaba: Potafos, 1997. 319p.

MARENCO, R. A.; LOPES, N.F. **Fisiologia Vegetal**. Viçosa: UFV, 2005. 451p.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Rio de Janeiro: Edur, 2004. 191p.

RAVEN, P. H., EVERT, R. S., EICHHORNT, S. E. **Biologia Vegetal**. 5 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 1992. 729 p.

SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. **Fisiologia vegetal**. Trad. de V. G. Velázquez. Mexico: Grupo Editorial Iberoamérica, 1994. 759p.

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

VIEIRA, E.L.; CASTRO, P.R.C. **Ação de bioestimulante na cultura da soja (Glycine max L. Merrill)**. Cosmópolis: Stoler do Brasil, 2004. 47p.

VIEIRA, E.L.; MONTEIRO, C.A. Hormônios vegetais. In: CASTRO, P.R.C.; SENA, J.O.A.; KLUGE, R.A. (Eds.). **Introdução à fisiologia do desenvolvimento vegetal**. Maringá: Eduem, 2002. p.79-104.