

## CAPÍTULO

### Transporte de água em plantas: da anatomia as funções do xilema

*Caian Souza Gerolamo (Universidade de São Paulo)*

#### Breve histórico

As plantas exercem múltiplos serviços ecossistêmicos, entre eles, fornecem matéria prima para construção, combustíveis, alimentação e contribuem como reguladores das condições ambientais naturais. Entre os serviços ecossistêmicos de regulação ambiental, as plantas são capazes de remobilizar a água do solo para a atmosfera, promovendo melhoras nas condições térmicas, aumento da umidade do ar e contribuindo com a dinâmica de massas de ar no planeta.

Um dos primeiros modelos descritivos do transporte de água por plantas foi fundamentado na capilaridade, fenômeno físico registrado por Leonardo da Vinci (1452 – 1519). Esse fenômeno de capilaridade foi bastante explorado ao longo dos séculos e ficou mais conhecido pelo físico químico irlandês, Robert Boyle (1627 – 1691) em 1660. Posteriormente, uma atenção especial foi dada a tal fenômeno pelos naturalistas matemáticos, Thomas Young (1773 – 1829) e Pierre-Simon Laplace (1749 – 1827), descrevendo a equação Young-Laplace da ação capilar. Tal fenômeno permite que a água, no interior de um tubo fino, seja transportada a uma certa altura inversamente proporcional ao diâmetro do tubo devido as forças de adesão, coesão e tensão superficial<sup>1</sup>. Na mesma época de Boyle, Marcello Malpighi (1628 - 1694) e Nehemiah Grew (1628 - 1711), iniciaram os estudos de anatomia vegetal, descrevendo os tecidos vasculares, os tipos celulares e propondo modelos de circulação nas plantas, o que viria complementar o entendimento do transporte vertical de água nas plantas.

Um outro importante cientista da época foi Stephen Hales (1677 – 1761), em seu livro *Vegetable Statics* de 1727, foi um dos primeiros a registrar experimentos sobre a capacidade de condução de água pelas plantas, além de ter descrito a maior demanda de absorção de água pelas plantas comparado aos animais. Hales também mostrou em experimentos a existência de uma certa pressão da raiz em algumas plantas, mas que esta pressão, não seria suficiente para transportar água até as folhas. Além disso, Hales sugeriu a importância da transpiração foliar para o transporte hídrico e indicou a existência da relação direta do transporte hídrico com o diâmetro dos elementos condutores.

Com pesquisas mais recentes, nós percebemos que nas raízes das plantas de fato há um influxo de água ativo (com gasto de energia) após o fechamento dos estômatos (por onde as plantas realizam

---

<sup>1</sup> A força de capilaridade não seria suficiente para transportar água a grandes alturas como é verificado em árvores de mais de 10 metros de altura, pois os elementos condutores podem variar de ~10 a ~400 µm e com isso a coluna de água alcançaria no máximo ~1.5 metros de altura para os elementos condutores de 10 µm.

as trocas gasosas nas folhas). Esse influxo pode gerar uma pressão positiva na raiz que, consequentemente, permite a ascensão da água da raiz ao caule até uma certa altura. Uma evidência da pressão positiva das raízes é a gutação (formação de gotas de água) que visualizamos na margem foliar de algumas espécies, em condições climáticas favoráveis. As ideias da pressão positiva da raiz junto com outras hipóteses que tentavam explicar a ascensão da água nas plantas ficou sendo debatida por décadas. Em 1916, Priestley sugeriu a hipótese da pressão positiva nas raízes como um possível mecanismo que explicaria por completo o transporte de água nas plantas. Contudo os experimentos realizados na época refutaram essa hipótese, pois não há evidências que a pressão positiva possa ser suficiente para o transporte de água a grandes alturas e nem que todas as plantas possam ter pressão positiva. Além disso, as plantas são capazes de transportar água mesmo sem raízes, como demonstrado por Hales em experimentos conduzidos em 1727, pois havendo conexão do caule com água e na outra extremidade ramos com folhas que estejam transpirando, o transporte ascendente é realizado de maneira passiva.

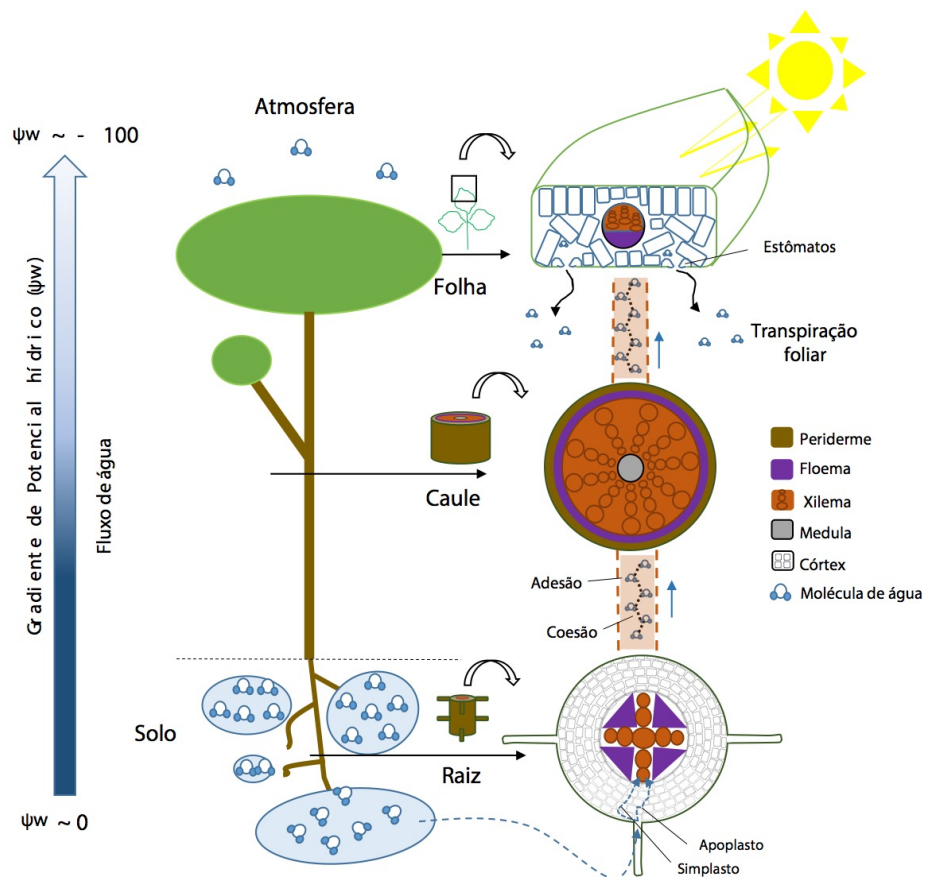
Em 1891, Strasburger, contemporâneo dos cientistas Irlandeses, Dixon e Joly que postularam a teoria aceita até hoje sobre a ascensão da seiva no xilema em 1894, demonstrou que a seiva é transportada por uma coluna contínua de água, da raiz até as folhas, em alguns elementos condutores do xilema, enquanto que outros elementos condutores transportavam ar. Além disso, em 1893, o botânico Austríaco, Josef Anton Bohm, um pouco antes de falecer, descreveu que a força entre as moléculas de água seria suficiente para manter a integridade da coluna de água apesar das tensões (i.e. pressão negativa) envolvidas no interior dos elementos condutores, sugerindo a existência de pressões negativas no xilema. Bohm, também indagou a importância da capilaridade no transporte de água, mas como já discutido (veja nota de rodapé 1), devido ao diâmetro das células condutoras encontrado nas plantas, esse mecanismo não seria suficiente para explicar o transporte de água nas plantas. Portanto a construção do nosso entendimento sobre o transporte de água nas plantas foi levando tempo e dependeu de muitas pesquisas sobre fenômenos físicos, químicos e estudos da anatomia vegetal, até chegarmos nos que aceitamos hoje como a teoria da tensão e coesão.

### **Mecanismo de condução de água em plantas**

Segundo a teoria mais aceita (*teoria da tensão e coesão*), proposta por Dixon e Joly 1894, complementada por Dixon em 1914, o transporte de água nas plantas ocorre devido a um gradiente de pressão negativa (i.e. tensão) criado ao longo do contínuo solo-planta-atmosfera que estabelece uma força de tensão suficiente para que, conjuntamente com a transpiração realizada nas folhas, as moléculas de água coesas e aderidas no interior dos elementos condutores no xilema, dispostas como um “cordão”, possam ser puxadas da raiz (zona de menor tensão) para as folhas (zona de maior tensão). Assim, para cada molécula de água perdida na transpiração, uma molécula adjacente,

presente na coluna de água formada no interior dos elementos condutores, é transportada de forma passiva pelo gradiente de pressão. Essa força de tensão transmitida ao longo da coluna de água continua, permite um influxo de água do solo para as raízes. Nas raízes a água é transportada horizontalmente pelos espaços da parede vegetal das células do córtex (via apoplasto) e por dentro das células (via simplasto) até chegarem as células condutoras do xilema. Através do xilema, a água é transportada verticalmente da raiz para o caule e pôr fim do caule para as folhas, que com a transpiração é liberada para a atmosfera (Figura 1).

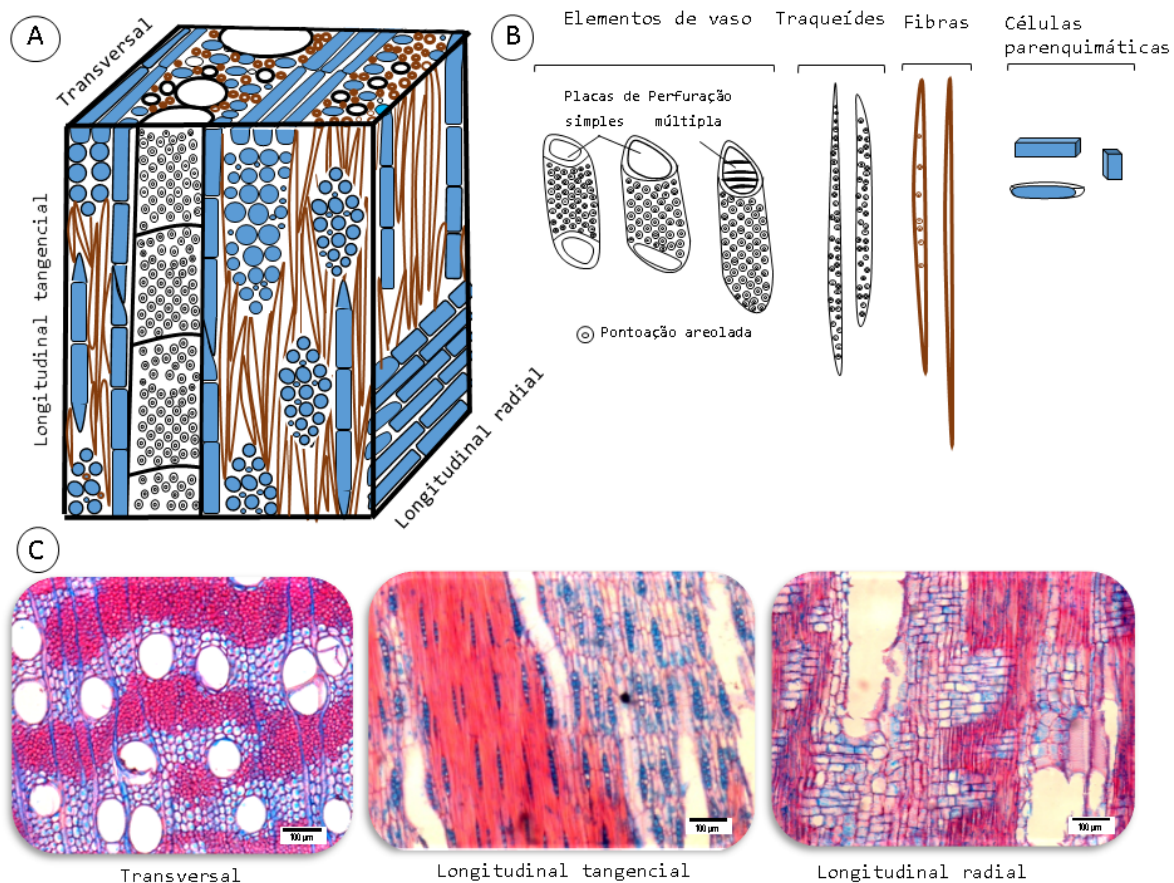
Além do gradiente de pressão, quando o movimento do soluto é restrito ao movimento da água (i.e. através das membranas celulares semipermeáveis), a água se move de acordo com o potencial químico, dado pelo gradiente osmótico. De tal modo, a diferença de potencial osmótico também pode contribuir com o fluxo de água do solo para as células radiculares ou de uma célula para outra no interior das plantas. Na ausência de transpiração, as forças do gradiente osmótico determinam o fluxo de água. De forma resumida, a associação do potencial de pressão e do potencial osmótico determina o potencial hídrico, que controla o movimento da água nas plantas. O movimento da água é direcionado passivamente pela diferença de potencial hídrico, indo de potenciais hídricos menos negativos para os mais negativos (Figura 1).



**Figura 1.** Representação do transporte hídrico em plantas com base na teoria de tensão e coesão. Esquema de uma planta, mostrando a conexão solo → raiz → caule → folha → atmosfera. A água é transportada pelo tecido xilemático ao longo desse contínuo devido ao gradiente de pressão hídrica estabelecido quando os estômatos (células

especializadas em trocas gasosas) estão abertos e há transpiração foliar e consequentemente as trocas gasosas. Note os esquemas das secções transversais de uma raiz, caule e folha evidenciando os tecidos descritos na legenda. Na raiz o transporte radial da água absorvida é feito via simplasto (passando por dentro das células) e apoplasto (passando apenas pela parede vegetal). Note que a água se mantém aderida e coesa no interior dos elementos condutores do xilema, devido as propriedades de adesão e coesão das moléculas de água. Figura de Caian S Gerolamo.

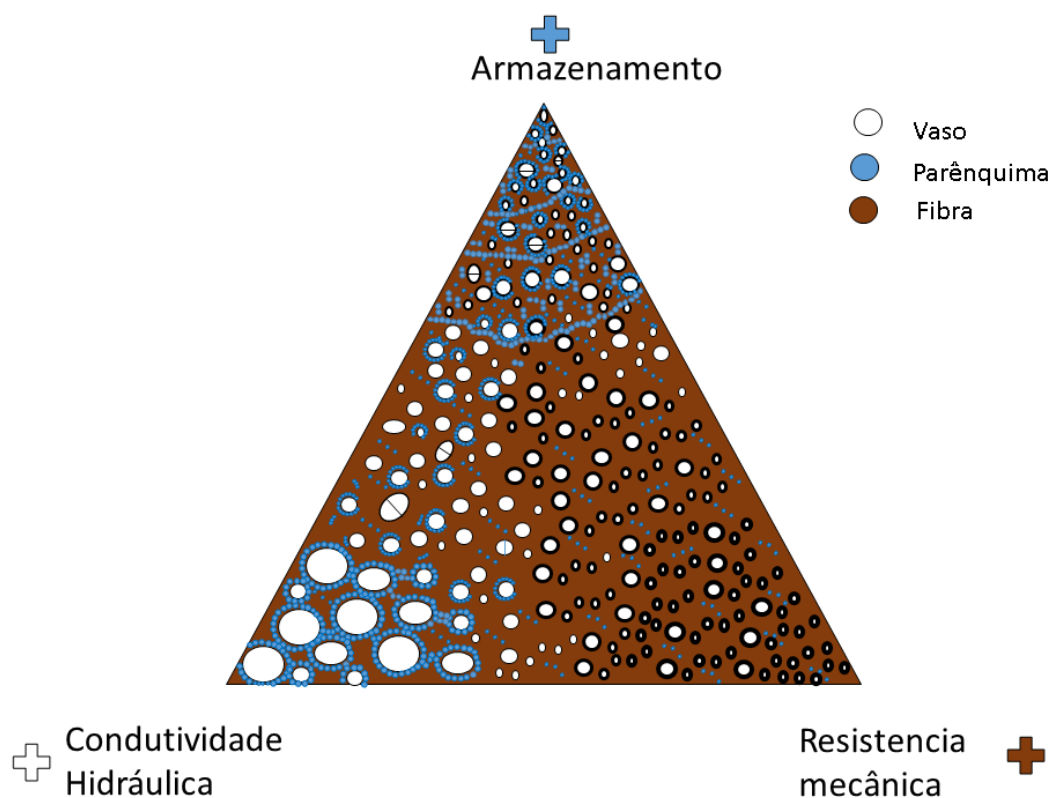
Portanto sabemos que a capilaridade e a pressão positiva da raiz não são mecanismos suficientes para explicar o transporte de água em plantas, tendo como teoria mais atual o modelo proposto por Dixon e Joly, que curiosamente foi relatado de maneira independente por Eugen Askenasy (1845-1903). A teoria denominada de *tensão e coesão* parte do princípio de que há uma comunicação no contínuo solo-planta-atmosfera. Essa comunicação entre o solo e a atmosfera é feita através do tecido responsável pelo transporte de água e sais minerais nas plantas denominado de xilema (Figura 2). Mais especificamente, a água é conduzida no xilema pelo interior dos elementos condutores (elementos tranqueais), presentes na raiz, caule e folhas, por diferença de potencial hídrico criado com a abertura dos estômatos e consequentemente com a transpiração, como já mencionado.



**Figura 2.** Modelo do tecido xilemático em seus três planos e dos tipos celulares presentes nesse tecido. (A) representação dos três planos do xilema secundário de uma planta, note a presença de diferentes tipos celulares, incluindo elementos condutores, fibras e parênquima. (B) representação dos tipos celulares do xilema secundário. Note as diferenças das placas de perfuração e da presença de pontoações intervasculares areoladas nos vasos, traqueídes e algumas fibras (fibrotraqueídes). (C) Fotomicroscopia dos planos de vista transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial do xilema secundário da espécie *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae). Figuras e fotografias de Caian S Gerolamo.

## O tecido xilemático

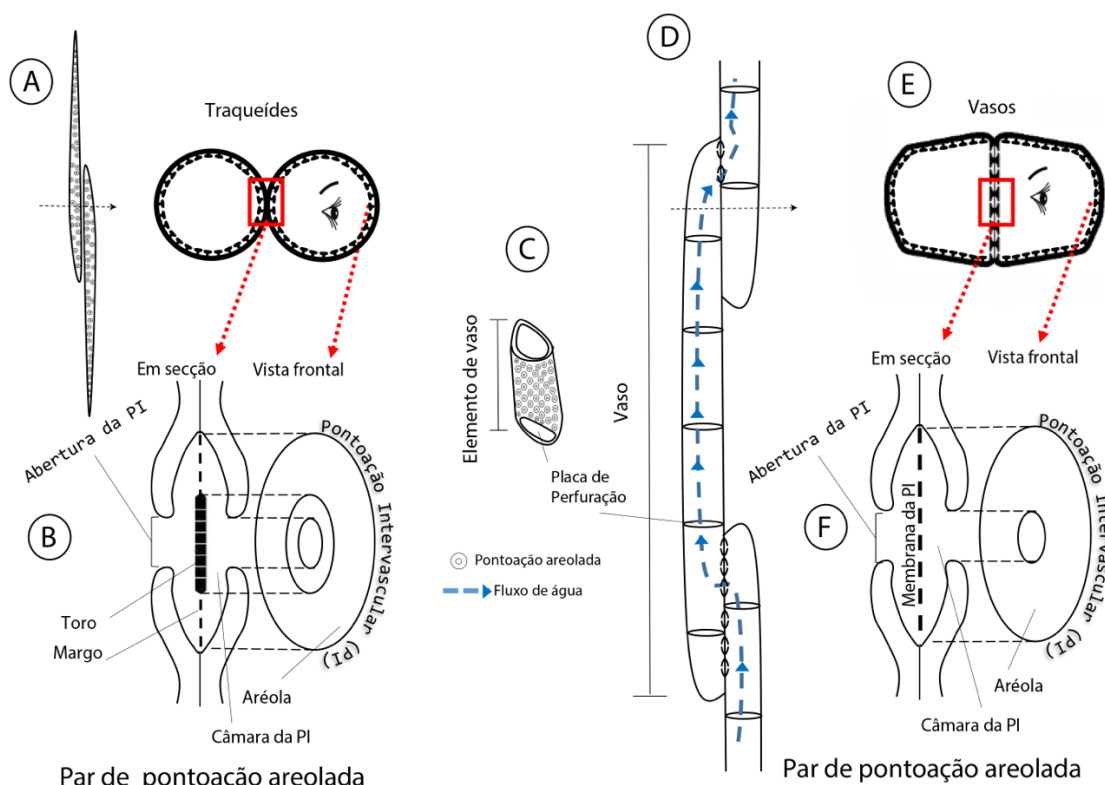
Os elementos condutores do xilema são células mortas na maturidade (sem núcleo entre outras organelas) com deposição de parede secundária composta majoritariamente por lignina. Adicionalmente, o xilema, além dos elementos condutores produzido pelas plantas vasculares, é composto por fibras e células parenquimáticas (radiais e axiais), estruturando esse tecido complexo que pode ser visto em três dimensões possíveis: transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial (Figura 2, para mais detalhes ver Ceccantini 2006). As fibras também mortas na maturidade (exceto fibras septadas e gelatinosas) e as células parenquimáticas, vivas na maturidade, ambas com deposição de parede secundária lignificada, estruturam a matriz em volta dos elementos condutores no xilema. Essa composição tecidual (Figura 2B) é estruturada em uma grande diversidade de arranjos e dimensões dos tipos celulares xilemático nas plantas como um todo, otimizando ou reduzindo as múltiplas funções que esse tecido exerce como: condução hídrica (elementos condutores), armazenamento (parênquima) e sustentação mecânica (fibras) (Figura 3).



**Figura 3.** Modelo triangular relacionado a anatomia do xilema com as múltiplas funções exercidas nas plantas. Os tipos celulares com diferentes cores descritas na legenda. Note as diferentes dimensões dos vasos, espessura das paredes celulares e concentração de parênquima e fibras. Vasos estão relacionados ao ganho em condutividade, parênquima está relacionado ao transporte radial e armazenamento de substâncias e as fibras são células responsáveis pela resistência mecânica. Figura de Caian S Gerolamo.

Nas plantas vasculares, os elementos condutores, ou elementos traqueais, podem ser de dois tipos: traqueídes e elementos de vaso (Figura 2B e Figura 4). As traqueídes presente nas Licófitas,

Monilófitas, Gminospermas e algumas Angiospermas, possuem em seu interior e nas extremidades, pontoções intervasculares areoladas com uma modificação na membrana da pontoação chamada de toros e margo (Figura 4B). Essas estruturas são as responsáveis pela comunicação intercelular das traqueídes. As traqueídes são associadas, concomitantemente, às funções de condução e sustentação do corpo vegetal. Já os elementos de vaso, presentes na maioria das Angiospermas, apesar de possuírem pontoções intervasculares areoladas em seu interior, são formadas por placas de perfuração nas extremidades (Figura 2B e 4C). Sabemos que quando há a associação de vários elementos de vaso, há a formação de um vaso condutor (Figura 4D), e em suas extremidades, isto é, nas paredes terminais dos vasos, a comunicação é feita por pares de pontoções intervasculares (Figuras 4E e F). Assim, a água passa obrigatoriamente pelo lúmen das células, atravessa as placas de perfuração e, por fim, atravessa os pares de pontoções. Nessas plantas com os três tipos celulares no xilema, os elementos de vaso são considerados células especializadas na condução, enquanto que as fibras e as células parenquimáticas são relacionadas, respectivamente, às funções de sustentação e reserva. Em resumo, independentemente da diversidade anatômica nas plantas, o xilema exerce múltiplas funções, e entre elas, a de condução é essencial para garantir a hidratação dos tecidos e a chegada de água para os tecidos fotossintetizantes produzirem matéria orgânica formada na fotossíntese.



**Figura 4.** Representação e detalhes dos elementos condutores: traqueídes e elementos de vaso. (A) Traqueídes unidas nas extremidades em vista longitudinal e transversal. (B) Detalhe do par de pontoção intervascular areolada formada entre as duas traqueídes. Note a pontoção intervascular em vista frontal e em secção. A membrana da pontoção nas traqueídes é diferenciada com a formação do toros e da região envolta do toro chamada de margo. (C) Esquema do



elemento de vaso com detalhes das pontoações intervasculares areoladas. (D) Esquema, em vista longitudinal, da formação de vasos condutores (junção de elementos de vaso) e da comunicação entre os vasos condutores pelos pares de pontoações intervasculares areoladas. (E) Vasos adjacentes em vista transversal com detalhe das pontoações intervasculares no interior. (F) Detalhe das pontoações intervasculares areoladas dos elementos de vaso. Figura de Caian S Gerolamo.

## Eficiência e segurança hídrica

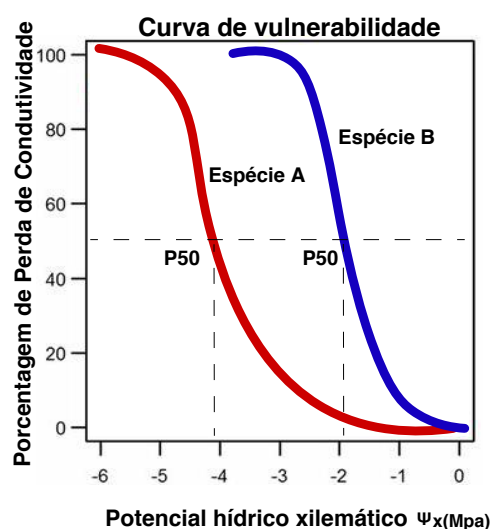
A condução de água nas plantas é dependente de dois importantes fatores: eficiência e segurança hídrica. A eficiência condutiva é relativa a maior ou menor eficácia de transportar água com base na área foliar ou área de tecido condutor (xilema) de cada espécie. Já a segurança hídrica é relacionada a garantia que a água seja transportada. Para calcular empiricamente a eficiência condutiva, podemos medir o fluxo de água dado pela diferença de pressão (condutância) em um segmento caulinar, multiplicar pelo comprimento da amostra e dividir pela área de xilema, inferindo a condutividade específica xilemática ( $K_s$ ). Podemos ainda relacionar a eficiência condutiva com o potencial de condutividade hídrica estimado com base na lei de Hagen-Poiseuille, que determina uma relação direta da condutividade com a quarta potência do raio de cada elemento condutor. Sendo assim, se os diâmetros relativos a dois vasos são 2 e 4, os volumes relativos ao fluxo de água transportado, em condições semelhantes, seriam 16 e 256, respectivamente. Alguns modelos foram propostos para o potencial específico de condutividade ( $K_p$  -  $\text{Kg.m.Mpa}^{-1}.\text{s}^{-1}$ ) entre eles a equação 1, descreve essa relação levando em consideração o diâmetro hidráulico dos vasos ( $D_h$  - m) e a frequência dos vasos ( $F_v$  – vasos por  $\text{mm}^2$ ) no tecido xilemático.

$$* K_p = \left( \frac{\pi p_w}{128 \eta} \right) \cdot F_v \cdot D_h^4 \quad \text{Equação (1)}$$

\* $p_w$  = densidade da água a 20°C ( $998.2 \text{ kg.m}^{-3}$ );  $\eta$  viscosidade da água a 20°C ( $1.002 \cdot 10^{-3} \text{ Pa.s}^{-1}$ ). A  $F_v$  deve ser convertida para vasos por  $\text{m}^2$ . Para mais detalhes consultar Poorter et al. 2010 e Gerolamo & Angyalossy 2017.

Como o transporte de água é realizado sob tensão (pressões negativas) no interior dos vasos, é sabido que a água torna-se metaestável, ou seja, ela pode rapidamente mudar de estado físico, sendo comum a formação de bolhas no interior dos elementos condutores. A formação de bolhas é denominada cavitação e quando essas bolhas se expandem obstruindo um vaso, os elementos condutores tornam-se embolisados. A formação de bolhas de ar nos vasos condutores, já é discutida desde o princípio da fisiologia de plantas (Hales 1727) e sabemos que a formação de bolhas de ar, obstruindo os elementos condutores é prejudicial para a condutividade e consequentemente para a sobrevivência das plantas. Quanto maior o estresse hídrico do ambiente maior a propensão de embolismo nas plantas e menor a garantia que a água seja transportada. Assim, em áreas muito secas ou com períodos de congelamento, as plantas são mais propensas ao embolismos. Associado a isso, quanto mais propensa a formação de embolismos uma espécie é, devido a sua própria estrutura anatômica menos segura (i. e. mais vulnerável), menos tolerante aos estresses hídricos ambientais.

Uma forma de avaliar a segurança hidráulica das espécies é construindo a curva de vulnerabilidade proposta por Sperry e colaboradores em 1988, onde se relaciona a porcentagem de perda de condutividade com o potencial hídrico do xilema. Modelando essa relação, podemos estimar o potencial hídrico em que a planta perde 50% da sua capacidade de condução, denominado P50, e com esse parâmetro podemos comparar os indivíduos e as espécies quanto a sua segurança na condução ou sua vulnerabilidade. Espécies com P50 mais negativos, indicam maior resistência aos estresses hídricos e espécies com P50 menos negativos são mais vulneráveis ao embolismo, isto é, menos tolerantes à seca (Figura 5). Outras formas de avaliar a segurança hidráulica e a vulnerabilidade hídrica em plantas, (e.g. P88 e a margem de segurança) vem sendo explorada, para mais informação leia as referências bibliográficas.



**Figura 5.** Curva de vulnerabilidade de uma espécie mais tolerante (vermelho) e outra mais vulnerável ao embolismo (azul). Note que em valores mais negativos a espécie em azul perde mais a capacidade de condução hídrica do que a espécie de vermelho. Figura de Caian S Gerolamo.

### Relação anatomia, eficiência e segurança hídrica

A eficiência e segurança hídrica está intimamente relacionada com a estrutura anatômica das plantas, mas o que sabemos até agora? O tecido xilemático como um todo e mais especificamente os elementos condutores, tanto com relação aos distintos diâmetros, espessura da parede do vaso, estrutura da pontuação intervascular (principalmente a espessura e porosidade da membrana da pontuação), são determinantes para a eficiência e segurança hídrica de cada espécie. A relação entre a eficiência hidráulica e a dimensão dos vasos é confirmada quando comparamos lianas, que possuem maior dimensão dos vasos, com espécies autossuportantes, resultando em uma maior eficiência na condução de água pelas lianas. Por outro lado, a segurança hídrica parece ter mais relação com a espessura da parede do vaso e, principalmente com a estrutura da pontuação intervascular quanto à espessura e porosidade da membrana da pontuação. No entanto, saber o que determina anatomicamente a segurança hídrica nas espécies vem sendo explorado mais recentemente e ainda é



uma das grandes lacunas no conhecimento científico. Contudo, já é sabido que os outros tipos celulares no xilema, como: fibras e parênquima axial e radial, contribuem com a eficiência e segurança na condução: as fibras dando suporte mecânico aos vasos que estão sob forte tensão, servindo também como suporte mecânico; e o parênquima axial e radial possibilitando o transporte radial, restabelecimento dos vasos embolisados, aumentando a capacitância hídrica, armazenando nutrientes, água e aumentando a flexibilidade.

## Referências

- Baas, P., Ewers, F. W., Davis, S. D., & Wheeler, E. A. 2004. Evolution of xylem physiology. In **The evolution of plant physiology**. 273-295 p.
- Brown, H. R. 2013. The theory of the rise of sap in trees: some historical and conceptual remarks. **Physics in Perspective**, 15(3), 320-358.
- Ceccantini, G. 2006. Os tecidos vegetais têm três dimensões. **Brazilian Journal of Botany**, 29(2), 335-337.
- Choat B. 2013. Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. **Tree physiology**, 33, 669-671.
- Christman, M. A., Sperry, J. S., & Smith, D. D. 2012. Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a ring-porous tree species. **New Phytologist**, 193(3), 713-720.
- Dixon, H. H., & Joly, J. 1894. On the ascent of sap. **Proceedings of the Royal Society of London**, 57, 3-5.
- Dixon, H. H. 1914. **Transpiration and the ascent of sap in plants**. Macmillan and Company, limited.
- Evert, R. F. 2006. **Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development**. John Wiley & Sons.
- Floto, F. 1999. Stephen Hales and the cohesion theory. **Trends in plant science**, 4(6), 209.
- Gerolamo, C. & Angyalossy, V. 2017. Wood Anatomy and Hydraulic Conductivity in Lianas, Shrubs and Trees of Bignoniaceae. **Iawa Journal** 1219.
- Hacke, U. G., & Sperry, J. S. 2003. Limits to xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. **Plant, Cell & Environment**, 26(2), 303-311.
- Hacke, U., & Sauter, J. J. 1996. Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. **Oecologia**, 105(4), 435-439.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K. & Castro, L. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. **Tree Physiology** 26, 689- 701.
- Hales, S. 1727. **Vegetable Staticks** W. and J. Innys and T. Woodward.

- Harré, R. 2002. **Great scientific experiments: Twenty experiments that changed our view of the world**. Courier Corporation.
- Harris, D. F. 1916) Stephen Hales, the pioneer in the hygiene of ventilation. **The Scientific Monthly**, 3(5), 440-454.
- Hopkins, W. J. 1995. The physiology of plants under stress. **Introduction to Plant Physiology**, 438p.
- Li, S., Lens, F., Espino, S., Karimi, Z., Klepsch, M., Schenk, H. J., ... & Jansen, S. 2016a. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. **Iawa Journal**, 37(2), 152-171.
- McElrone, A. J., Choat, B., Gambetta, G. A. & Brodersen, C. R. 2013. Water Uptake and Transport in Vascular Plants. **Nature Education Knowledge** 4(5):6
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., ... & Sass-Klaassen, U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New phytologist**, 185(2), 481-492.
- Rowe, N., Isnard, S. & Speck, T. 2004. Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an evolutionary perspective. **Journal of Plant Growth and Regulation**, 23, 108-128.
- Sperry, J.S., Donnelly J.R. & M.T. Tyree. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. **Plant Cell Environ**, 11, 35–40.
- Sperry, J.S. & Tyree, M.T. 1988. Mechanism of water-stress induced xylem embolism. **Plant Physiology**, 88, 581-587.
- Sperry, J. S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. **International Journal of Plant Sciences**, 164(S3), S115-S127.
- Steudle, E., & Henzler, T. 1995. Water channels in plants: do basic concepts of water transport change?. **Journal of Experimental Botany**, 46(9), 1067-1076.
- Stroock, A. D., Pagay, V. V., Zwieniecki, M. A., & Michele Holbrook, N. 2014. The physicochemical hydrodynamics of vascular plants. **Annual Review of Fluid Mechanics**, 46, 615-642.
- Tyree, M. T., & Zimmermann, M. H. 2013. **Xylem structure and the ascent of sap**. Springer Science & Business Media.
- Urli M., Porté A.J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R. & Delzon S. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. **Tree physiology**, 33, 672-683.
- Wheeler, J. K., Sperry, J. S., Hacke, U. G., & Hoang, N. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. **Plant, Cell & Environment**, 28(6), 800-812.
- Zimmerman, 1983. **Estrutura MH Xylem e a Ascensão do Sap**. 1<sup>a</sup> ed. Berlim, Alemanha: Springer-Verlag.