

BOLETIM DE PESQUISA

ISSN 1413-9537
dezembro, 1996

Número 02/96

**ESTENDENDO O MODELO DE LOCKHART DE
CRESCIMENTO VEGETAL LEVANDO EM CONTA A
SUCÇÃO DA PAREDE CELULAR**

Adonai Gimenez Calbo
José Dalton Cruz Pessoa



Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Centro Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento de Instrumentação Agropecuária

Ministério da Agricultura e do Abastecimento

Rua XV de Novembro, 1452 - Caixa Postal 741 - CEP 13560-970 - São Carlos - SP

Telefone: (016) 274 2477 - Fax: (016) 272 5958

ESTENDENDO O MODELO DE LOCKHART DE CRESCIMENTO VEGETAL LEVANDO EM CONTA A SUÇÃO DA PAREDE CELULAR.

Adonai Gimenez Calbo¹
José Dalton Cruz Pessoa²

RESUMO

O modelo proposto por Lockhart em 1965 para descrever o crescimento de uma célula vegetal foi ampliado para levar em conta a pressão hidrostática do apoplasma. Uma relação [$dV/Vdt = \Phi(P_r - \gamma)$] entre a taxa de crescimento volumétrico relativo (dV/Vdt) de uma célula de volume V no tempo t , foi derivada como o produto da extensibilidade intrínseca da parede celular ϕ e a diferença entre a pressão resultante (P_r) e um limiar de tensão γ . Esta expressão estende a idéia do crescimento por relaxamento das paredes celulares viscoelásticas para células submetidas à sucção. Para toda a planta a média de P_r [$P_r = P_a + \sigma$] deve ser estimada como a soma da pressão hidrostática no apoplasma ou sucção (P_a) e a tensão na parede σ ($\sigma = P_s A_s / A_a$), onde P_s é a pressão hidrostática no simplasma ou turgor, A_s a área transversal do simplasma e A_a a área transversal do apoplasma. A equação de Lockhart foi concebida para explicar o crescimento de células imersas em água com sucção desprezível nas quais apenas a turgescência é necessária para calcular as forças de

¹ Pesquisador, Dr, EMBRAPA-CNPH, Caixa Postal 218, CEP 70359-970, Brasília, DF, e-mail: calbo@nutecnet.com.br

² Pesquisador, MSc, EMBRAPA-CNPDI, Caixa Postal 741, CEP 13560-970, São Carlos, SP, e-mail: dalton@cnpdia.embrapa.br

estiramento envolvidas no crescimento. A equação, porém, tem sido empregada para estudar células expostas ao ar através da rede de volumes gasosos do órgão vegetal, quando com frequência P_a é o principal componente do potencial da água no apoplasma. P_a é o componente compressivo de P_r que pode causar encolhimento da célula ou mesmo da matriz da parede celular. Nestes casos, sempre que uma redução plástica do tamanho esteve envolvida, a extensibilidade da parede e o limiar de distensão foram renomeados como compressibilidade da parede e limiar de compressibilidade. A recuperação do turgor após a desidratação por encolhimento plástico e alguns casos de manutenção de turgor sob severo déficit hídrico sem osmoregulação são algumas das potencialidades práticas e teóricas deste tratamento.

ABSTRACT

An equation [$dV/Vdt = \phi(P_r - y)$] was derived relating the relative volumetric growth rate (dV/Vdt) of a plant of volume V in time t to the intrinsic cell wall extensibility ϕ and the difference between an average resulting pressure P_r and an intrinsic cell wall yield threshold y . This relation extends the idea of growth by relaxation of viscoelastic cell walls to plants subjected to suction. For whole plants the average P_r [$P_r = P_a + \sigma$] should be estimated as the sum of the apoplasm hydrostatic pressure or suction P_a and the tension σ in the cell wall, where $\sigma = P_s A_s / A_a$, P_s the average hydrostatic pressure inside the symplasm or turgor, A_s the symplasm transversal area and A_a the apoplasm transversal area. Lockhart's equation was conceived to explain growth for water immersed cells with negligible suction for which only turgor is required to calculate the stretching forces involved in plant growth, however, it has been used to study plants connected to

the external atmosphere by an intercellular air volume network, for which P_a frequently is the principal apoplasmic water potential component. P_a is the compressive component of P_r that can cause cell shrinkage and even cell wall matrix shrinkage. In such cases, whenever plastic size reduction is involved, the cell wall extensibility and yield threshold were renamed cell wall compressibility and yield threshold for compression. Turgor recovery after dehydration by a plastic shrinkage and some cases of turgor maintenance under severe water deficits in the absence of osmoregulation are among the practical and theoretical applications of this treatment.

INTRODUÇÃO

A turgescência (P_s) e a sucção (P_a) em plantas multicelulares, cujas células estão conectadas à atmosfera externa por uma rede de volumes intercelulares, agem de forma aditiva para criar uma força resultante na parede celular, responsável pelas variações volumétricas plásticas e elásticas ao longo do tempo. As forças agindo na matriz da parede celular viscoelástica frequentemente excedem o limite de deformação elástica, causando tanto o crescimento irreversível, quando a parede celular é destendida, quanto a redução irreversível de tamanho quando a matriz é comprimida.

O crescimento vegetal tem sido objeto de muitos trabalhos experimentais, tanto do ponto de vista agrônomo quanto fisiológico, mas a redução plástica de tamanho tem sido estudada somente em poucos sistemas experimentais, tais como a recuperação do turgor em folhas de repolho (Levitt, 1986; Weisz *et al.* 1989) e nos ensaios de crescimento de Holt & Schopfer (1992), que observaram um encolhimento plástico de cotilédones de milho submetidos à ação de um agente osmótico para o qual a parede celular é impermeável.

Neste trabalho uma extensão da teoria do crescimento vegetal de Lockhart (1965) é apresentada para plantas uni ou multicelulares em contato com o ar, que usualmente através de uma rede de volumes intercelulares produz a sucção no apoplasma. A recuperação do turgor sem a absorção adicional de água e algumas aplicações teóricas são consideradas para exemplificar a teoria.

MATERIAIS E MÉTODOS

Simplificações

- 1- A gênese dos volumes gasosos intercelulares é não considerada aqui como uma das causas do crescimento vegetal;
- 2- Nenhuma força mecânica externa (tensão ou compressão) age na parede celular;
- 3- A condutividade hidráulica entre o simplasma e o apoplasma é grande suficiente para manter um *quasi* equilíbrio do potencial de água na vizinhança da membrana plasmática;
- 4- O simplasma funciona como um osmômetro perfeito;
- 5- A temperatura é constante;
- 6- O número de células permanece constante;

Turgor, sucção e a pressão resultante na parede celular

O turgor P_S (MPa) induz a uma tensão σ (MPa) nas paredes celulares, representada na Figura 1 por um modelo de uma única célula. A força de equilíbrio representada pela Eq. 1 pode ser aplicada a formatos geométricos tais como cilindros, esferas, elipsoides e prismas, e pode ser usada com boa aproximação para tecidos de plantas multicelulares

$$\sigma \cdot A_a = P_S \cdot A_s \quad (1)$$

Na Eq. 1 A_a é a área (m^2) da seção transversal da parede celular e A_s a do simplasma. Desde que estas áreas são funções do raio médio da célula (r_c) e do raio médio do simplasma (r_s), a Eq. 1 pode ser reescrita como:

$$\sigma = \frac{P_s r_s^2}{(r_c^2 - r_s^2)}. \quad (2)$$

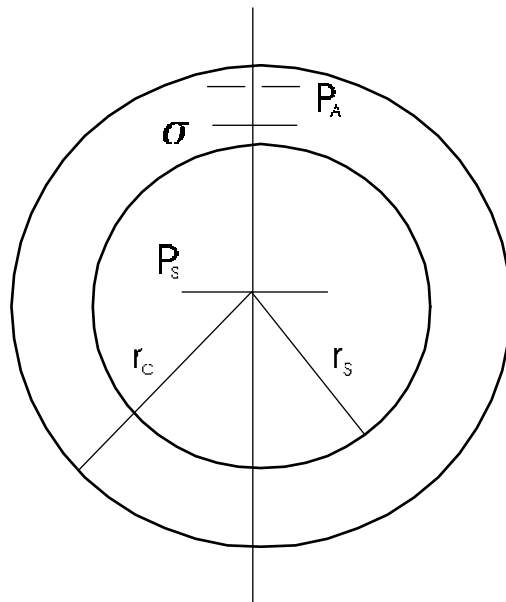


FIGURA 1: Modelo celular indicando algumas possíveis formas de transdução de pressão em força, representada por setas e agindo em um plano imaginário que cruza o simplasma e o apoplasma. P_a é a pressão hidrostática do apoplasma, σ é a tensão ou compressão que age tangencialmente nas paredes celulares e P_s é a turgescência.

Alternativamente, se A_a e A_s são representadas como funções do volume do apoplasma (V_a) e do simplasma (V_s), a Eq. 1 pode ser reescrita como:

$$\sigma = \frac{P_s V_s^{2/3}}{\left[(V_a + V_s)^{2/3} - V_s^{2/3} \right]}. \quad (3)$$

A pressão resultante média (P_r) em MPa suportada pelas paredes da célula pode ser obtida como a soma de σ e P_a :

$$P_r = P_a + \sigma \quad (4)$$

Crescimento vegetal e P_r na parede celular

Usando o formalismo de Green *et al.* (1971) seguido por Boyer (1985), o crescimento volumétrico relativo de um tecido vegetal pode ser expresso como:

$$\frac{dV}{Vdt} = m(P_s - Y) \quad (5)$$

onde o lado esquerdo é a taxa de crescimento relativo, V é o volume da célula ou do órgão em litros, t é o tempo em dias, m é a extensibilidade ($d^{-1} \cdot MPa^{-1}$) e Y é uma constante que caracteriza a pressão limiar a partir da qual ocorre a deformação plástica (MPa).

De acordo com Lockhart (1965) a taxa de crescimento volumétrico relativo poderia também ser escrita como:

$$\frac{dV}{Vdt} = \Phi \left(\frac{F_a}{A_a} - y \right), \quad (6)$$

onde F_a é a força que age na seção transversal A_a , ϕ é a extensibilidade ($d^{-1} MPa^{-1}$) da parede celular, que deve se comportar como um elemento viscoelástico, e y é o limiar de deformação intrínseco da parede (MPa).

Para um tecido sem sucção, F_a é igual a P_s vezes a área da seção transversal A_s :

$$F_a = P_s \cdot A_s \quad (7)$$

e

$$\frac{dV}{Vdt} = \Phi \left(\frac{P_s A_s}{A_a} - y \right). \quad (8)$$

Especificamente para a célula cilíndrica considerada por Lockhart A_s/A_a é aproximadamente $r/2\delta$, onde r é o raio e δ é a espessura da parede.

Desde que as Eq. 5 e 8 são matematicamente equivalentes quando $P_a=0$, então pode-se mostrar que nesta condição particular:

$$m = \phi \cdot A_s/A_a \quad (9)$$

A extensão da teoria de Lockhart para estudos em fisiologia vegetal, na ausência de outras forças mecânicas, requer a consideração de P_a para o cálculo da força F_a agindo na área A_a (Eq. 10) da matriz da parede celular:

$$F_a = A_a P_a + P_s A_s \quad (10)$$

A substituição da Eq. 10 na Eq. 6 resulta:

$$\frac{dV}{Vdt} = \Phi \left(P_a + \frac{P_s A_s}{A_a} - y \right) \quad (11)$$

A Eq. 11 é a fórmula que estende o tratamento de Lockhart a sistemas que envolvem sucção. Nesta equação o termo y pode ser definido como o valor mínimo de P_r acima do qual o crescimento irreversível ocorre.

Em situações onde a taxa de crescimento volumétrico relativo (dV/Vdt) tende a zero o isolamento de P_s da Eq. 11 leva a:

$$P_s = (y - P_a) A_a / A_s \quad (12)$$

A Eq. 12 indica que a medida de Y em $dV/Vdt=0$ (Van Volkenburg & Cleland, 1986) com a Eq. (5) não é correta devido à limitação adicional $P_a=0$, que também é necessária para satisfazer $P_s=Y$, além de $dV/Vdt=0$, como é mostrado na Eq. 13.

$$P_s = Y = y \cdot A_a / A_s \quad (13)$$

Frequentemente o crescimento depende proporcionalmente mais de P_s do que de P_a (Eq. 11), por que a razão A_s/A_a fica

usualmente entre 3 e 10, quando o volume do apoplasma permanece entre 10 e 30 % do volume celular (Eq. 1 e 3). Possivelmente o alto valor da razão A_S/A_a no tecido com células grandes e paredes finas usados na maioria dos estudos de relações hídricas levou os fisiologistas experimentais a negligenciar a importância da sucção P_a como um importante fator de crescimento.

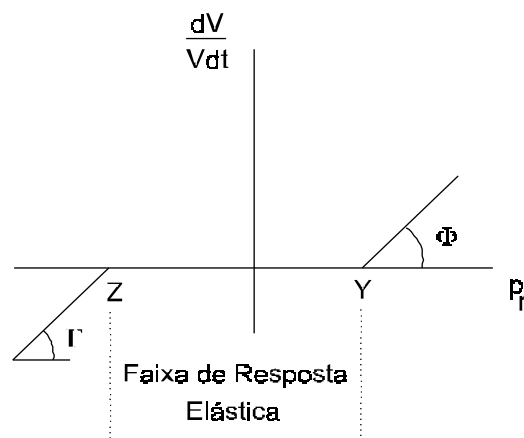


FIGURA 2: Taxas de crescimento volumétrico esperadas dV/Vdt como função da pressão resultante ($P_r = P_a + P_s A_a/A_s$) agindo dentro da parede celular. A extensibilidade da parede celular é ϕ , a compressibilidade é Γ , o limiar de tensão plástica é y e o limiar para a compressão plástica na parede é z .

Redução irreversível de tamanho

O mesmo formalismo usado na Eq. 11 pode também ser adaptado para representar a redução irreversível do volume de células e tecidos sujeitos à compressão transversal causada por P_a nos casos onde $P_r < 0$ (Eq. 14)

$$\frac{dV}{Vdt} = \Gamma \left(P_a + \frac{P_s A_s}{A_a} - z \right) \quad (14)$$

onde Γ é a compressibilidade ($d^{-1} \cdot MPa^{-1}$) da parede celular e z o limiar intrínseco de compressão para deformações plásticas

(MPa), que causa a redução irreversível do volume da parede celular.

Quando a célula para de encolher e dV/Vdt tende a zero a Eq. 14 é reduzida à Eq. 15:

$$0 = P_a + \frac{P_s A_s}{A_a} - z \quad (15)$$

Rearranjando a Eq. 15, a expressão obtida representa o turgor gerado pela sucção P_a na ausência de absorção adicional de água:

$$P_s = (z - P_a) A_a / A_s \quad (16)$$

De acordo com a Eq. 16 é esperado que o turgor seja positivo, sempre que deformações plásticas estejam ocorrendo na parede celular. Consequentemente, em um tecido fortemente desidratado, a recuperação do turgor deveria ser esperada na medida em que a matriz da parede celular é comprimida pela sucção P_a e a célula experiencia uma redução plástica de tamanho (Fig. 2).

RESULTADOS

A equação de Lockhart (1965), deduzida para uma célula de parede fina e imersa em meio aquoso, é discutida para o contexto de plantas multicelulares. Nestas condições os tecidos normalmente estão em contato com a atmosfera através de volumes gasosos e em muitos casos apresentam paredes celulares de dimensões significativas (em relação ao simplasma). Considera-se neste trabalho a componente de tensão na parede decorrente da sucção. A Equação (11),

$$\frac{dV}{Vdt} = \Phi \left(P_a + \frac{P_s A_s}{A_a} - y \right),$$

é deduzida para descrever o crescimento plástico e a Equação 14,

$$\frac{dV}{Vdt} = \Gamma \left(P_a + \frac{P_s A_s}{A_a} - z \right),$$

é proposta, simetricamente, para a redução volumétrica irreversível causada por uma compressão de P_a .

DISCUSSÃO

Hipóteses

A primeira e a segunda hipóteses usadas no desenvolvimento teórico não foram levadas em conta por Lockhart (1965) e por esta razão são tratadas aqui com mais detalhes:

A hipótese 1 não é realística em um sentido mais amplo por que o volume gasoso intercelular, praticamente ausente nos tecidos meristemáticos, é formado durante o crescimento e diferenciação em plantas multicelulares e alcança níveis entre 1%, em órgãos tais como cenouras, e 50% em alguns frutos, folhas e estruturas subterrâneas (Sifton 1945 e 1957; Armstrong, 1979; Kollofel & Lissen, 1985). Na prática, todavia, a hipótese 1 pode ser uma boa aproximação se o órgão e os volumes gasosos crescem na mesma taxa, ou quando o volume gasoso é suficientemente pequeno para ser desprezado. Resultados preliminares não publicados por Nery & Calbo com cenoura e batata doce indicam que as mudanças de volume do órgão, induzidas pela perda ou absorção de água, são linearmente relacionadas com a variação do volume intercelular.

A hipótese 2 foi usada para simplificar o sistema em estudo a despeito da facilidade de se adicionar uma força mecânica externa ao componente P_a (Calbo *et al*, 1993) em alguns sistemas. A natureza vetorial das forças aplicadas, todavia, não permitem uma simples adição escalar de um componente adicional a P_a na Eq 11 ou 14. Sempre que a natureza das forças externas permitirem uma adição escalar a P_a as pressões

resultantes, agindo na matriz da parede celular e no potencial de água, podem ser estimadas.

Kutschera (1985) reporta que está implícito na maioria dos modelos de crescimento vegetal a suposição de que os tecidos vegetais são uma coleção uniforme de células, todas submetidas às mesmas forças. A possibilidade de integração algébrica ou numérica das Eq. 11 e 14 em sistemas particulares é pelo menos concebível, se as variáveis envolvidas puderem ser representadas em função das coordenadas espaço-temporais. Para o propósito deste trabalho, entretanto, a ênfase será dada nos princípios, e somente valores médios de P_a e P_s serão considerados na discussão.

A hipótese 4 foi incluída para evitar considerações a respeito dos transportes ativo e passivo de solutos que representam um importante papel no crescimento das plantas (Meshcheryakov *et al*, 1992).

Extensibilidade, limiar de deformação e compressibilidade

As respostas esperadas para o fenômeno da variação plástica volumétrica em plantas, de acordo com as Eq. 11 e 12, são ilustradas na Fig. 2. Note que ϕ da Eq. 11 e Γ da Eq. 14 são parâmetros plásticos diferentes que resultariam da expansão ou compressão da matriz da parede celular como a Fig. 3 ilustra. O trabalho de Holh & Schopfer (1992) não apresenta todos os dados necessários para construir uma figura similar à Fig. 2 para sistemas biológicos, mas eles indicam que o crescimento e o encolhimento ocorre em segmentos de coleótilos de milho submetidos à ação do polietileno glicol 6000, uma molécula grande que não penetra na parede celular.

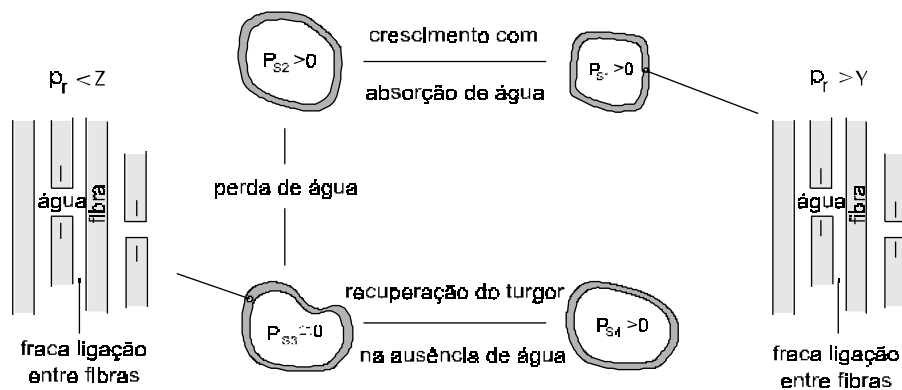


FIGURA 3 - Modelo com uma célula ilustrando a expansão plástica da parede celular quando a pressão resultante é maior que o limite y (Eq. 11) e o possível encolhimento quando P_r se torna negativo e menor que o termo z (Eq. 14). A recuperação do turgor pode ocorrer sem a absorção adicional de água se, como mostrado neste ciclo, $P_r < z$. $P_r = P_a + P_s A_a / A_s$, P_a é a sucção, A_s é a área da secção transversal do simplasma e A_a é a do apoplasma.

Boyer (1985) aponta que alguns conceitos errôneos sobre relações hídricas em plantas nasceram do fato que a maioria dos dados disponíveis foram derivados de células com paredes finas de plantas herbáceas e tecidos estiolados. Da Eq. 1 pode-se ver que para células com paredes finas a razão σ/P_s torna-se muito grande, e como consequência o turgor se torna o fator dominante de crescimento (Eq. 11 e 14). Para células de paredes mais espessas, entretanto, a sucção assume uma importância muito maior como componente do crescimento vegetal.

Nas cuidadosas medidas de crescimento e turgor feitas por Pritchard *et al.* (1990) em condições muito próximas às de Lockhart (1965), eles observaram que "A curva correspondente parece ser não linear, mas desde que um arcabouço teórico

alternativo não estava disponível, ϕ e Y foram calculados por regressão linear que pode ter superestimado Y e resultado em um valor correspondente à média de ϕ ." Da Eq. 11, para $P_a = 0$ pode-se inferir que m ou ϕ , como usado por Pritchard *et al.* (1990) dependeria não somente de P_s mas também de A_s/A_a . Se a parede celular é elástica como observaram, a razão A_s/A_a aumenta na medida que o turgor aumenta e um comportamento não linear é a consequência esperada.

A taxa de crescimento volumétrico relativo como função de m e de Y não são corretamente representados pela Eq. 5 como se supunha (Boyer, 1985; Cleland, 1986; Termaat *et al.*, 1985), desde que a ausência de sucção era uma das hipóteses assumidas por Lockhart (1965) para calcular a força de tencionamento na parede celular. Vários estudos tem sido realizados sobre o comportamento do termo limiar Y a partir da Eq. 5, sob diversos tratamentos ambientais e fisiológicos (Cleland, 1986; Van Volkengurg & Cleland, 1986), supondo que este seja um parâmetro fundamental no crescimento vegetal. Infelizmente Y só pode ser diretamente relacionado ao limiar de deformação y nas circunstâncias especificadas por Lockhart (1985), da maneira que foram aplicadas em alguns estudos (Green, 1968; Green *et al.* 1971; Cleland, 1959; Pritchard *et al.*, 1990; Stuart & Jones, 1971). Na maioria dos trabalhos, entretanto, P_a não é constante e frequentemente não é nem medido ou controlado (Cosgrove *et al.*, 1986; Volkenburgh & Cleland, 1986).

A razão entre as áreas do simplasma e do apoplasma (A_s/A_a) possivelmente é variável durante o desenvolvimento vegetal, não só por que o aumento na espessura das paredes é um fenômeno comum na diferenciação celular, mas também por que A_s e A_a podem mudar no tempo como funções dos componentes do potencial de água no simplasma e no apoplasma. Para um ensaio de curta duração, entretanto, considerar A_a como uma constante pode ser uma valiosa simplificação.

De acordo com Cosgrove (1984), “para células vegetais em crescimento impedidas de absorverem água, a relaxação da tensão da parede poderia reduzir a turgescência até o limiar da expansão celular ser alcançada”. Infelizmente γ (P_s quando $dV/Vdt = 0$) não é uma propriedade intrínseca da parede celular já que também depende de P_a (Eq 12). Consequentemente, a afirmação de Cosgrove poderia agora ser reescrita como: em um órgão isolado com seu suprimento de água suspenso, o relaxamento da parede celular poderia ser seguido por um decréscimo de P_r até uma eventual equiparação com γ . Nesta situação a decomposição de P_r entre P_a e P_s poderia ser consequência das propriedades da parede celular (associada à área A_a) e os processos de transporte ativo e passivo na membrana plasmática (associada à área A_s).

É interessante notar que um órgão vegetal com uma rede de volumes gasosos conectando a maioria dos tecidos, mesmo quando imersos em água, não assegura que P_a se torne rapidamente zero no órgão inteiro (Calbo & Nery, 1994). Adicionalmente, P_a é certamente não é nulo em soluções onde o agente osmótico é uma molécula grande, tal como PEG 6000 que não penetra nas paredes celulares (Hohl & Schopfer, 19992). Nestes casos, a equação de Lockhart não é válida e o tratamento completo representado pelas Eq. 11 e 14 são necessários.

Os métodos para medida de ϕ , γ , Γ e z podem inicialmente ser selecionados e adaptados de procedimentos previamente usados para medir o relaxamento da parede (m) e o limiar de deformação (Y) com o cuidado adicional de se levar em conta a sucção e a razão A_s/A_a . Não se tentará aqui fazer uma descrição das potencialidades e limitações dos métodos disponíveis, e os artigos de Cleland (1986), tratando da extensibilidade, e de Cosgrove (1987) que comparou quatro métodos para estudar a turgescência efetiva e o relaxamento, são mencionados somente como referências iniciais.

apoplasma, tem sido frequentemente realizada com o uso da câmara de pressão (Boyer, 1985; Sholander *et al*, 1964), inferido com métodos psicrométricos (Meinser & Moore, 1988) e medido nos vasos do xilema com a sonda de pressão (Balling & Zimmermann, 1990).

A estimativa de A_s/A_a pode ser feita usando uma abordagem direta pela inspeção microscópica da secção transversal do tecido, que exige um bom procedimento para se obter valores realísticos. Alternativamente A_s/A_a pode ser estimado a partir dos valores de volumes do simplasma e apoplasma através da relação

$$\frac{A_s}{A_a} = \frac{V_s^{2/3}}{\left[(V_a + V_s)^{2/3} - V_s^{2/3} \right]}, \text{ obtida da Eq. 1 e da Eq. 3. Os volumes}$$

V_s e V_a tem sido medidos por diversos procedimentos que envolvem o uso da câmara de pressão (Andersen *et al*, 1991; Meizer & Moore, 1988), distribuição de solutos entre o simplasma e apoplasma (Meinzer & Moore, 1988), e o uso de corantes não carregados que não penetram na membrana plasmática.

Para a questão que surge quando as Eq. 11 e 14 são comparadas "Correspondem y e z às mesmas propriedades da parede celular? a resposta é possivelmente sim, se a Fig. 3 for um mecanismo aceitável de crescimento e encolhimento da parede celular.

Levitt (1986) descreveu um novo fenômeno pelo qual folhas murchas de repolho recuperavam o turgor sem o fornecimento de água. Este resultado foi posteriormente confirmado por Weisz *et al*. (1989) em uma série de ensaios com o objetivo de achar uma hipótese plausível para explicar esta resposta aparentemente bizarra da planta. Nestes experimentos parece implícita a idéia de que a recuperação, mesmo parcial da turgescência, se deve à migração da água da estrutura do apoplasma para o simplasma. Aqui nós sugerimos que a recuperação da turgescência causada

por um encolhimento da parede em resposta a forças mecânicas internas é um mecanismo de resposta generalizado nos vegetais. A procura por este tipo de recuperação e seu estudo é um campo aberto, que desejamos empreender após observarmos que cenouras 'Brasília' desidratadas, com turgescência zero, de acordo com a técnica de Calbo & Calbo (1989), recuperavam em torno de 60% da sua turgescência original durante um mês de armazenagem a 0°C sem o suprimento adicional de água. Da Eq.14 a plasticidade parece ser uma propriedade esperada, pelo menos em estruturas em crescimento tais como raízes de cenoura em ponto de colheita.

Observações gerais - A inclusão de P_a como um componente do crescimento vegetal é um avanço à equação de Lockhart para explicar a relaxação plástica como um mecanismo do crescimento vegetal. Desde que a sucção pode ser facilmente induzida pelo apoplama sempre que há perda de água pela exposição da planta ao ar, situação mais frequente para a perda de água, negar seu efeito no crescimento vegetal de acordo com as Eq. 11 e 14 é pelo menos questionável.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSEN, M.N.; JENSEN, C.R. & LÖSCH, R. Derivation of pressure-volume curves by a non-linear regression procedure and determination of apoplastic water. **Journal of Experimental Botany**, 47(235):159-165, 1991.
- ARMSTRONG, W. Aeration in higher plants. **Advances in Botanical Research**, 7:225-232, 1979.
- BALLING, A & ZIMMERMANN, U. Comparative measurements of xylem pressure of *Nicotiana* plants by means of the pressure bomb and pressure probe. **Planta**, 182:325-338, 1990.
- BOYER, J.S. Water transport. **Annual Review of Plant Physiology**, 36:473-516, 1985.

- CALBO, A.G. & CALBO, M.E.R. Medição e importância do potencial de parede. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 1:41-45, 1989.
- CALBO, A.G. & NERY, A.A. Methods to measure gaseous volume in fruits and vegetables. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, 119(4), 1994. (in press)
- CALBO, A.G.; NERY, A.A. & HERRMANN, P.S.P. Intercellular air volume and water relations of compressed organs. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 5(1):59, 1993. Abstract
- CLELAND, R.E. Effect of osmotic concentration on auxin action and on irreversible and reversible expansion of the *Avena* coleoptile. **Physiologia Plantarum**, 12:809-825, 1959.
- CLELAND, R.E. The role of hormones in wall loosening and plant growth. **Australian Journal of Plant Physiology**, 13:93-103, 1986.
- COSGROVE, D.J. Wall relaxation in growing stems: comparison of four species and assessment of measurement techniques. **Planta**, 171:266-278, 1987.
- COSGROVE, D.J. Analysis of the dynamic and steady-state responses of growth rate and turgor pressure to changes in cell parameters. **Plant Physiology**, 68:326-331, 1981.
- COSGROVE, D.J.; VAN VOLKENBURGH, E. & CLELAND, R.E. Stress relaxation of cell walls and the yield threshold for growth. **Planta**, 162:46-54, 1984.
- GREEN, P.B. Growth physics in *Nitella*: a method for continuous *in vivo* analysis of extensibility based on a micro-manometer technique for turgor pressure. **Plant Physiology**, 43:1169-1184, 1968.
- GREEN, P.B.; ERICKSON, R.O. & BUGGY, J. Metabolic and physical control of cell elongation rate. *In vivo* studies in *Nitella*. **Plant Physiology**, 47:423-430, 1971.
- HOHL, M. & SCHOPFER, P. Growth at reduced turgor: irreversible and reversible cell-wall extension of maize coleoptiles and its implications for the theory of cell growth. **Planta**, 187:209-217, 1992.

- KÖLLOFEL, C. & LISSEN, P.W.T. The formation of intercellular space in the cotyledons of developing and germinating pea seeds. **Protoplasma**, 120:12-19, 1985.
- KUTSCHERA, U. Tissue stresses in plant growing organs. **Physiologia Plantarum**, 77:157-163, 1989.
- KUTSCHERA, U. & SCHOPFER, P. *In-vivo* measurement of cell-wall extensibility in maize coleoptiles: Effects of auxin and abscisic acid. **Planta**, 169:437-442, 1986.
- LEVITT, J. Recovery of turgor by wilted, excised cabbage leaves in the absence of water uptake. **Plant Physiology**, 82:147-153, 1986.
- LOCKHART, J.A. An analysis of irreversible plant cell elongation. **Journal of Theoretical Biology**, 8:264-275, 1965.
- MEINZER, F.C. & MOORE, P.H. Effect of apoplastic solutes on water potential in elongating sugarcane leaves. **Plant Physiology**, 86:873-879, 1988.
- MESHCHERYAKOV, A.; STEUDLE, E. & KOMOR, E. Gradients of turgor, osmotic pressure, and water potential in the cortex of the hypocotyl of growing *Ricinus* seedlings. **Plant Physiology**, 98:840-852, 1992.
- MICHELENA, V. A. & BOYER, J.S. Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongating region of maize leaves. **Plant Physiology**, 69:1145-1149, 1982.
- MORGAN, J. M. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**. 35:299-319, 1984.
- NONAMI, H. & BOYER, J.S. Turgor and growth at low water potentials. **Plant Physiology**, 89:798-804, 1989.
- NONAMI, H. & BOYER, J.S. Wall extensibility and cell hydraulic conductivity decrease in enlarging stem tissues at low water potentials. **Plant Physiology**, 93:1610-1619, 1990.
- PRITCHARD, J; WYN JONES, R.G. & TOMAS, A.D. Measurement of yield threshold and cell wall extensibility of intact wheat roots under different ionic, osmotic and temperature treatments. **Journal of Experimental Botany**, 41:669-675, 1990.

- SHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T; HEMINGSEN, E.A.; BRADSTREET, E.D. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings National Academy of Sciences**. USA, 52:119-125, 1964.
- SIFTON, H.V. Air space tissue in plants. **The Botanical Review**, 11:108-143, 1945.
- SIFTON, H.V. Air space tissue in plants. **The Botanical Review**, 23:303-312, 1957.
- STUART, D.A. & JONES, R.L. Roles of extensibility and turgor in gibberelin and dark-stimulated growth. **Plant Physiology**, 59:61-68, 1977.
- TERMAAT, ^a; PASSIOURA, J.B. & MUNNS, R. Shoot turgor does not limit shoot growth of NaCl-affected wheat and barley. **Plant Physiology**, 77:869-872, 1985.
- VAN VOLKENBURGH, E. & CLEALAND, R.E. Wall yield threshold and effective turgor in growing bean leaves. **Planta**, 167:37-43, 1986.
- WEISZ, P.R.; RANDALL, H.C. & SINCLAIR, T.R. Water relations of turgor recovery and restiffening of wilted cabbage leaves in the absence of water uptake. **Plant Physiology**, 91:433-439, 1989.
- ZIMMERMANN, U. Physics of turgor and osmoregulation . **Annual Review of Plant Physiology**, 29:121-148, 1978.