



---

# Movimento da água no corpo da planta

---

Teoria, prática e modelagem

Carlos Henrique Britto de Assis Prado  
Organizador

### Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

**Prado, Carlos Henrique Britto de Assis (org.)**

Movimento da água no corpo da planta / Carlos Henrique Britto de Assis Prado e colaboradores. – 1. ed. – São Carlos, SP : Tipographia Editora Expressa, 2026. 898 p.

ISBN 978-65-02-29732-2

DOI <https://doi.org/10.5281/zenodo.20966961>

1. Plantas – Relações hídricas. 2. Fisiologia vegetal.  
3. Transpiração vegetal. I. Título.

CDD: 581.1

CDU: 581.11

Licença: Creative Commons Atribuição-NãoComercial-SemDerivações 4.0  
Internacional (CC BY-NC-ND 4.0)



Acesse a obra completa  
acesso aberto

## Agradecimentos

---

Este livro demorou 15 anos para chegar a esta versão. Nesse período, vários eventos em nossas carreiras interromperam a conclusão. Conseguimos, com paciência, aproveitar as experiências desses anos para aprimorar e finalizar esta primeira versão. Agradeço a paciência de todos os autores.

O editor Marcelo Santos, da “Tipographia Editora Expressa”, acompanhou a obra desde o início. A concepção e a experimentação do modelo de Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC) — parte crucial deste livro — resultaram de uma colaboração de muitos anos, à qual sou especialmente grato. Os nomes de todas as pessoas que tornaram este trabalho possível, provenientes de várias instituições no Brasil e no exterior, estão reunidos na Lista de Contribuidores desta obra.

Agradeço também aos técnicos anônimos envolvidos no funcionamento das várias “inteligências artificiais” (IAs) utilizadas nesta obra para a correção ortográfica e gramatical e, em algumas ocasiões, para apoio à verificação conceitual e à conferência de cálculos. São profissionais nada artificiais que constroem e mantêm as IAs gratuitas e pagas em funcionamento. As ferramentas de IA foram importantes, principalmente na elaboração dos elementos pedagógicos e da imagem da capa.

A paciência da família (filhos e esposa) e do Departamento de Botânica da UFSCar, durante minhas ausências, foi crucial para a conclusão do livro.

Agradeço de forma especial às plantas; graças a elas, estamos aqui.

**Carlos Henrique Britto de Assis Prado**

*Organizador*

São Carlos, maio de 2026

## Prefácio

---

Qual a relação entre a teoria das redes e o fluxo do xilema na planta lenhosa? Qual é o papel da transpiração na regulação da temperatura foliar e na dinâmica da umidade atmosférica? É possível realizar práticas experimentais, individuais ou em grupo, com materiais simples e integradas à teoria do movimento da água no corpo da planta?

Este livro aborda essas questões integrando os processos de curta distância (osmose, embebição e difusão) e de longa distância (fluxo no xilema), conceitos fundamentais da fisiologia vegetal.

A compreensão do movimento da água nas plantas é central para enfrentar desafios contemporâneos, como as mudanças climáticas, os eventos de seca e o manejo sustentável de ecossistemas e de culturas agrícolas. Nesse contexto, o livro busca integrar abordagens clássicas a perspectivas contemporâneas, incluindo a aplicação da teoria de redes à arquitetura hidráulica das plantas.

A integração entre teoria e prática permite sua aplicação tanto na graduação quanto na pós-graduação, em cursos das áreas de ciências biológicas, ecologia, agronomia, ciências ambientais e engenharia florestal.

Um dos eixos conceituais do livro é o modelo de Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC). Este modelo propõe analisar a arquitetura da copa lenhosa como um componente potencialmente relevante na resposta das plantas aos estresses ambientais, com aplicações que vão da ecofisiologia à modelagem em nível de comunidades.

A obra reúne conteúdos de naturezas distintas, embora complementares. Uma parte significativa dos capítulos apresenta conhecimentos consolidados de fisiologia vegetal, anatomia, hidráulica das plantas e interações biosfera-atmosfera, amplamente estabelecidos na literatura científica. Nos capítulos finais, entretanto, o leitor encontrará também uma proposta original de integração conceitual baseada no modelo RHLC, aqui compreendida como um programa de investigação em desenvolvimento, ainda sujeito à corroboração empírica, ao refinamento metodológico e à eventual reformulação de suas hipóteses e interpretações.

Nesse sentido, além de discutir o movimento da água no corpo da planta, esta obra procura oferecer ao leitor a oportunidade de acompanhar parte do processo pelo qual questões observacionais, lacunas explicativas e conexões entre diferentes áreas da biologia vegetal podem conduzir à elaboração de novos modelos científicos. A obra assume, assim, uma dimensão adicional, de caráter epistemológico, ao permitir refletir sobre a construção, a crítica, a corroboração e o aperfeiçoamento contínuo do conhecimento científico.

Ao longo dos capítulos, a planta é tratada não apenas como um conjunto de órgãos independentes, mas como um sistema biológico integrado, cuja organização emerge da interação entre

propriedades anatômicas, fisiológicas, hidráulicas, arquitetônicas, ecológicas e evolutivas. A água fornece o fio condutor da narrativa, mas a planta permanece a protagonista central desta obra.

Embora apoiado por evidências anatômicas, alométricas e arquitetônicas, bem como por corroborações *in silico*, o modelo RHLC apresenta, atualmente, caráter predominantemente conceitual e exploratório. Muitas de suas propriedades ainda aguardam avaliação em conjuntos amplos de dados tridimensionais provenientes de diferentes biomas e grupos taxonômicos. Além disso, determinadas formas de crescimento, particularmente as palmeiras e outras plantas com arquiteturas pouco ramificadas, provavelmente escapam ao domínio de aplicação atual do modelo ou exigirão adaptações conceituais específicas.

O livro é resultado do esforço de estudantes e egressos de graduação e pós-graduação, bem como de professores e técnicos da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) e de pesquisadores colaboradores de outras instituições, a quem agradeço pela dedicação. Agradeço também aos colegas que revisaram os textos e à instituição pelo apoio. Como organizador, assumo a responsabilidade por eventuais imperfeições e reafirmo o compromisso com o rigor científico, com a melhoria contínua da obra e com a compreensão de que a ciência avança não apenas com respostas consolidadas, mas também com a formulação cuidadosa de novas perguntas.

São Carlos, maio de 2026.

Carlos Henrique Britto de Assis Prado  
Organizador

## Sobre o organizador

---

**Carlos Henrique Britto de Assis Prado** (caique@ufscar.br)

Professor titular, desde 2016, do Departamento de Botânica da Universidade Federal de São Carlos, no *Campus* São Carlos. Atuou nas áreas de ensino, pesquisa e extensão em relações hídricas e fotossíntese de 1992 a 2005, quando iniciou os trabalhos em arquitetura de copa, sua atual linha de pesquisa. Foi bolsista do CNPq (iniciação e pesquisador), da CAPES (mestrado e pós-doutorado), da FAPESP (doutorado) e da Asociación de Universidades Grupo Montevideo (AUGM, pesquisador visitante). Atuou como orientador de iniciação, PET, mestrado, doutorado e pós-doutorado, no Departamento de Botânica e no Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPG-ERN) da Universidade Federal de São Carlos. Na mesma universidade, concluiu os cursos de bacharelado e de licenciatura em Ciências Biológicas e obteve os títulos de mestre e de doutor em Ecologia no PPG-ERN. Foi pesquisador na França e no Chile em arquitetura de copa e é um dos autores do modelo de Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC).

CV Lattes: <http://lattes.cnpq.br/7561749470600567>

## Resumo da Obra

---

Movimento da água no corpo da planta é uma obra coletiva organizada por Carlos Henrique Britto de Assis Prado que aborda, de forma integrada e progressiva, os princípios físicos, bioquímicos e ecofisiológicos que regem o transporte de água nas plantas vasculares. Estruturada em 14 capítulos, a obra articula fundamentação teórica, práticas laboratoriais e questões resolvidas, constituindo um material didático abrangente voltado à graduação e à pós-graduação em ciências biológicas, agrárias e ambientais.

A abordagem parte do nível molecular e celular, com o conceito central de potencial hídrico, o balanço osmótico celular e o papel das aquaporinas, e avança progressivamente até as escalas de tecido, órgão, copa, indivíduo e ecossistema. Os capítulos teóricos examinam as três vias de transporte radial na raiz, a capilaridade nanométrica como força motriz do fluxo xilemático, os mecanismos de contenção da cavitação por pontoações areoladas e a hipótese da bomba biótica de umidade, que situa as florestas tropicais como motores da circulação atmosférica em escala continental.

Um dos eixos científicos originais da obra é o Modelo da Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC), desenvolvido ao longo de quatro capítulos. O modelo trata a copa lenhosa como uma rede de nós e conectores, caracterizada por oito propriedades adimensionais interdependentes, e tem produzido evidências consistentes de uma possível relação entre a arquitetura hidráulica e a altura máxima das lenhosas em complexos vegetacionais contrastantes, o Cerrado e a Caatinga, com implicações diretas para a compreensão da vulnerabilidade das plantas ao estresse hídrico.

As quatro práticas laboratoriais abrangem desde a determinação do potencial hídrico em tecido de reserva até a construção manual de simuladores tridimensionais da RHLC, com esferas e hastes. Os dois capítulos de questões resolvidas e o manual técnico sistematizam as equações e os modelos apresentados ao longo da obra, integrando o raciocínio quantitativo à interpretação fisiológica.

A obra destaca-se pela articulação incomum entre os aspectos termodinâmicos, a aplicação experimental acessível e a modelagem de redes, reunindo contribuições de mais de vinte colaboradores para o ensino e a pesquisa em fisiologia e ecofisiologia vegetal.

## **Nota sobre o uso de inteligência artificial no livro.**

---

As ferramentas de inteligência artificial (IA) foram utilizadas como apoio na elaboração de elementos pedagógicos deste livro: alertas de confusão, resumos parciais, boxes temáticos, glossários, parte dos questionários, elaboração de figuras, mapas mentais e a imagem da capa. As ferramentas de IA utilizadas foram Claude (Anthropic), ChatGPT (OpenAI), DeepSeek (DeepSeek) e Grok (xAI). Todo o conteúdo gerado com esse auxílio foi revisado, editado e validado pelo organizador da obra, Carlos Henrique Britto de Assis Prado, que assume integral responsabilidade pelo material publicado.

## Recursos Didáticos

---

Para orientar o estudo e facilitar a aprendizagem, cada capítulo incorpora elementos pedagógicos que sinalizam momentos importantes do texto e organizam o conteúdo de forma progressiva. Os recursos a seguir estão presentes ao longo de toda a obra:



**Alertas de confusão** — identificam pontos conceituais frequentemente mal interpretados e antecipam distinções críticas antes que o leitor incorra nos erros mais comuns.



**Resumos parciais** — sintetizam os conteúdos centrais ao longo do texto, facilitando a revisão progressiva e a consolidação dos conceitos antes de avançar.



**Boxes temáticos** — ampliam temas complementares ou oferecem contextualizações adicionais sem interromper o fluxo principal da leitura.

**Glossários** — ao final de cada capítulo, reúnem e definem os termos técnicos introduzidos, servindo como referência rápida para estudo e revisão.

**Visão panorâmica** — cada capítulo se inicia com uma apresentação dos objetivos de aprendizagem, da organização do conteúdo e dos principais desafios conceituais a serem enfrentados.

Além dos elementos pedagógicos acima, a obra conta com quatro práticas laboratoriais (Caps. 3, 6, 7 e 11), estruturadas em múltiplas aulas, com materiais acessíveis e diretamente articuladas à teoria. Os capítulos de questões resolvidas (Caps. 12 e 13) integram raciocínio quantitativo e interpretação fisiológica, cobrindo os temas de transporte a curta e longa distância. O manual técnico do modelo RHLC (Cap. 14) constitui um guia de referência para o Modelo da Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC), reunindo equações, definições e mais de 80 questões resolvidas sobre decomposição, topologia e propriedades hidráulicas da copa lenhosa. Os vídeos autorais que ilustram os processos fisiológicos são apresentados nos capítulos em forma de *link* (enlace) que encaminha o leitor ao depósito público do Zenodo.

## Como utilizar este livro

---

Esta obra foi concebida para integrar fundamentos teóricos, práticas experimentais e raciocínio quantitativo sobre o movimento da água nas plantas. Os capítulos foram organizados de forma progressiva, permitindo que o leitor avance dos processos físico-químicos celulares à hidráulica da copa lenhosa e à sua relação com o funcionamento dos ecossistemas.

Os capítulos teóricos apresentam os conceitos centrais das relações hídricas vegetais e devem ser lidos sequencialmente, especialmente por estudantes em fase inicial de formação. A progressão do conteúdo foi estruturada para que conceitos fundamentais, como potencial hídrico, osmose, transporte radial na raiz e fluxo xilemático, sirvam de base para os capítulos posteriores sobre cavitação, arquitetura hidráulica e modelagem em rede.

As práticas laboratoriais foram desenvolvidas para complementar diretamente os capítulos teóricos correspondentes. Sempre que possível, recomenda-se que a leitura teórica seja acompanhada de atividades práticas, mesmo em contextos em que a experimentação completa não seja viável. As práticas foram estruturadas em múltiplas etapas e priorizam materiais acessíveis, favorecendo sua aplicação tanto na graduação quanto em atividades de extensão e de formação continuada.

Os alertas de confusão destacam pontos conceituais frequentemente mal interpretados, ajudando o leitor a evitar equívocos recorrentes. Os resumos parciais sintetizam os conteúdos essenciais ao longo do texto e servem de apoio à revisão progressiva. Os boxes temáticos aprofundam ou contextualizam determinados assuntos sem interromper o fluxo principal da leitura, enquanto os glossários ao final de cada capítulo reúnem definições rápidas dos principais termos técnicos.

Os capítulos de questões resolvidas (Caps. 12 e 13) foram organizados para integrar a interpretação fisiológica e o raciocínio quantitativo. Recomenda-se que o estudante tente resolver as questões antes de consultar as respostas, utilizando os capítulos anteriores como base conceitual. Esses capítulos podem ser utilizados tanto para estudo individual quanto para discussões em grupo, monitorias e preparação para avaliações.

Os quatro capítulos relacionados ao modelo RHLC (Caps. 8, 10, 11 e 14) podem ser estudados progressivamente, sem que seu domínio seja pré-requisito para a compreensão dos demais conteúdos da obra.

Embora o livro tenha sido estruturado principalmente para cursos de graduação e pós-graduação em ciências biológicas, agrárias e ambientais, diferentes percursos de leitura são possíveis. Leitores interessados apenas em fundamentos clássicos das relações hídricas podem se concentrar nos capítulos iniciais, enquanto aqueles interessados em ecofisiologia, hidráulica vegetal e modelagem podem se aprofundar nos capítulos finais.

Os vídeos e materiais complementares disponibilizados em repositórios públicos podem ser utilizados como apoio adicional às aulas, às práticas laboratoriais e ao estudo individual. Recomenda-se que o leitor utilize a obra de forma integrada, alternando entre leitura, experimentação, interpretação de figuras, resolução de questões e consulta aos recursos complementares.

# Síntese visual do livro, estruturada nos níveis de organização da planta

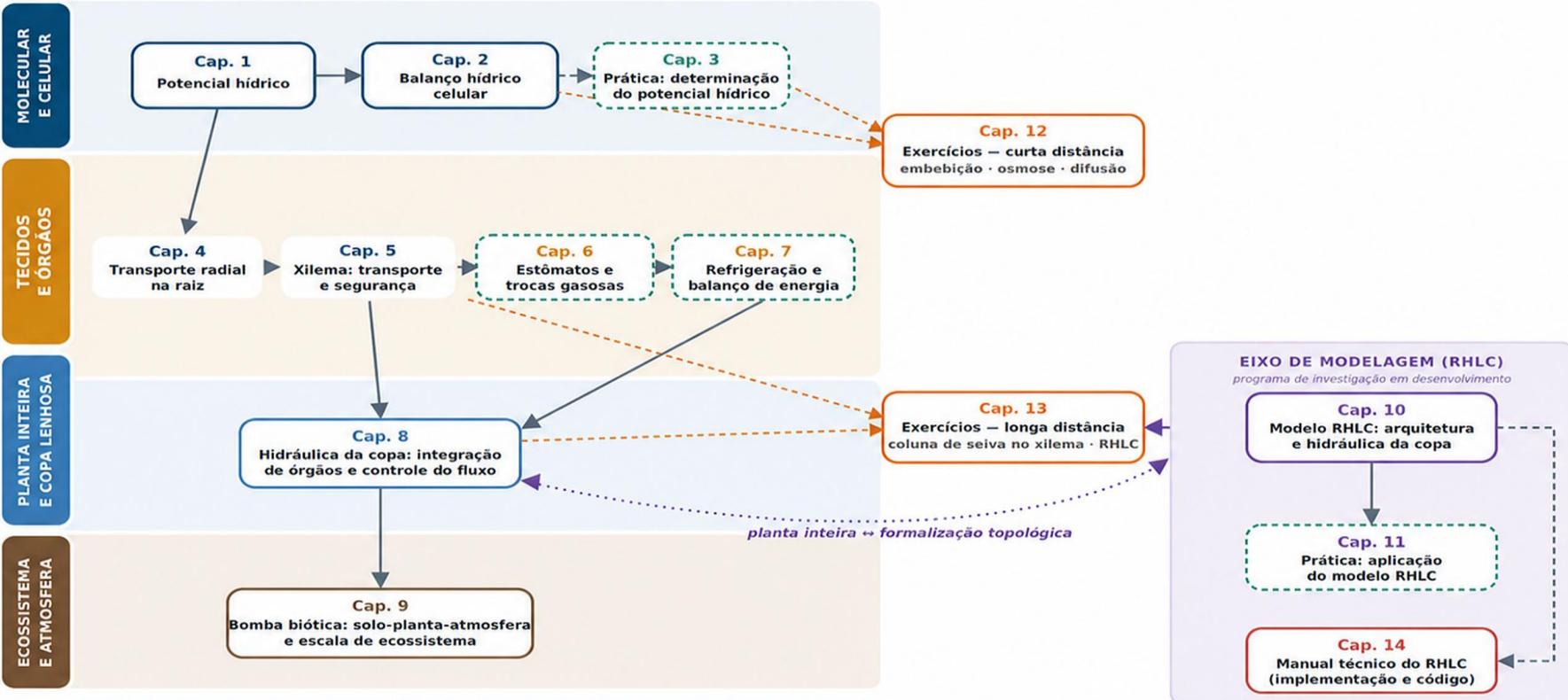
## MOVIMENTO DA ÁGUA NO CORPO DA PLANTA

Carlos Henrique Britto de Assis Prado · organização

*Da molécula da água à copa lenhosa: as relações hídricas integradas a uma teoria topológica de redes para pensar a arquitetura, a segurança hídrica e os limites de altura das plantas lenhosas.*

EIXO BIOLÓGICO  
(níveis de organização)

GRAFO CONCEITUAL DA OBRA



### FICHA DA OBRA

Tipographia Editora Expressa · 2026  
ISBN 978-65-02-29732-2

Licença Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0 · Acesso aberto

### DOI (CONCEITO)

resolve sempre para a edição mais recente  
**10.5281/zenodo.20966961**  
<https://doi.org/10.5281/zenodo.20966961>



# Movimento da água no corpo da planta

## Teoria, prática e modelagem

Carlos Henrique Britto de Assis Prado (Organizador)

### S U M Á R I O



Capítulo teórico



Prática laboratorial



Questões resolvidas / Manual técnico

## 01

### Fundamentos do potencial hídrico na planta. 1 - 51 p.

Carlos Henrique Britto de Assis Prado, Lis Schwartz Miotto, Luciane Pivetta, Marlei Leandro de Mendonça, Livia Haik Guedes de Camargo

Apresenta os fundamentos termodinâmicos das relações hídricas em plantas, tendo como conceito central o potencial hídrico ( $\Psi$ ), expresso em MPa. A água se move espontaneamente ao longo do gradiente de  $\Psi$  em todos os níveis de organização da planta, governando o transporte de curta e de longa distância no contínuo solo-planta-atmosfera.

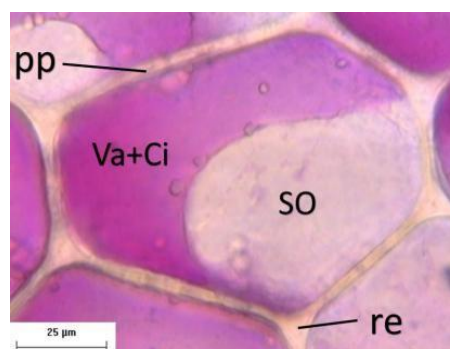


## 02

### Pelos dois lados das membranas: o balanço hídrico celular. 52 - 101 p.

Carlos Henrique Britto de Assis Prado, Carlos Aparecido Casali

Distingue funcionalmente o apoplasto e o simplasto no balanço hídrico celular, abordando as aquaporinas, a suberina e a cutina como reguladores da permeabilidade. As figuras de plasmólise são discutidas muito além do simples descolamento da membrana da parede celular. O potencial hídrico celular é quantificado e sua cinética é ilustrada em formato animado, por meio de diagramas e esquemas.



---

## 03 PRÁTICA DE LONGA DURAÇÃO

### Estimativa do potencial hídrico do tubérculo de batata pela variação da área. 102 - 130 p.

*Carlos Henrique Britto de Assis Prado, Bruna Germano Bueno, Carlos Aparecido Casali, Josiane Baccarin Traldi, Juliana Taffarel Ferrari, Luana Walravens Bergamo, Milianny Oda Ferreira Campos, Paula Natália Pereira, Raíza Helena Jacomini*

Prática de longa duração que utiliza fatias de tubérculo de batata submersas em soluções com diferentes valores de potencial hídrico. Quando a área das fatias permanece constante, o potencial hídrico do tecido é equivalente ao da solução, o que dispensa o uso de uma balança. A preparação, a experimentação e a discussão dos resultados, em etapas que se estendem por mais de uma aula, permitem um aprendizado adicional sobre aspectos físico-químicos.



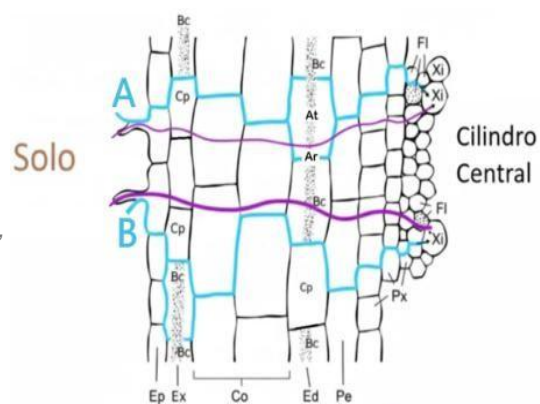
---

## 04

### Da solução do solo ao xilema: como a raiz capta e conduz a água. 131 - 184 p.

*Carlos Henrique Britto de Assis Prado, Lis Schwartz Miotto, Luciane Pivetta, Marlei Leandro de Mendonça*

Examina as três vias de transporte radial de água (apoplasmática, simplasmática e transcelular) e as barreiras hidrofóbicas críticas, como a eventual exoderme e a banda de Caspary. Aborda o Modelo de Transporte Composto (MTC), a deposição de lignina e suberina em etapas ao longo das raízes e o papel das aquaporinas na regulação da condutividade hidráulica.

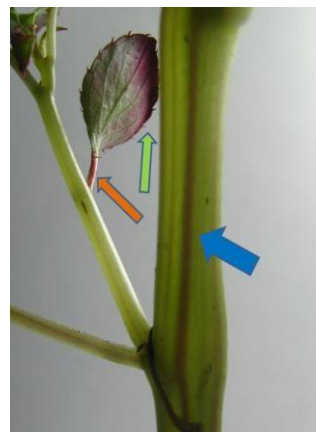


## 05

**Nanômetros que movem metros: capilaridade, transpiração e tensão no xilema. 185 - 242 p.**

*Carlos Henrique Britto de Assis Prado*

A força motriz do transporte xilemático reside nos capilares nanométricos da parede celular do mesofilo foliar, onde tensões que alcançam dezenas de atmosferas tracionam a coluna de seiva das raízes à copa. Dados de espécies lenhosas da vegetação do Cerrado ilustram essas trações, com medidas em campo, ao longo das variações diárias e sazonais do potencial hídrico no xilema.



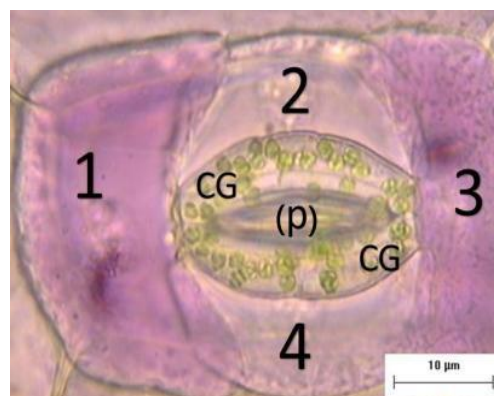
## 06

### PRÁTICA DE LONGA DURAÇÃO

**O paradoxo dos poros estomáticos. 243 - 264 p.**

*Carlos Henrique Britto de Assis Prado, Mayra Miotto Mataruco, Kaio Vinícius Alves Pinho de Mello*

Usando placas de Petri de tamanhos distintos para simular o poro estomático, demonstra-se que poros menores apresentam maior taxa de evaporação por unidade de área. A resistência da camada fronteira, o efeito de borda e a autonomia do aparato estomático são discutidos. O paradoxo é anunciado, resolvido experimentalmente e explicado biologicamente.



## 07

### PRÁTICA DE LONGA DURAÇÃO

**Refrigeração por evaporação: o sistema pot-in-pot. 265 - 308 p.**

*Caio Kouta Takegami Yamada, Carlos Henrique Britto de Assis Prado*

Dois potes cerâmicos encaixados, com areia úmida entre si, demonstram como a evaporação de água dissipa calor, um fenômeno análogo à transpiração foliar. Medições sistemáticas de temperatura e umidade relacionam o potencial hídrico do ar ao resfriamento observado em superfícies sem controle (cerâmica) e com controle da perda de água na forma de vapor (folha).

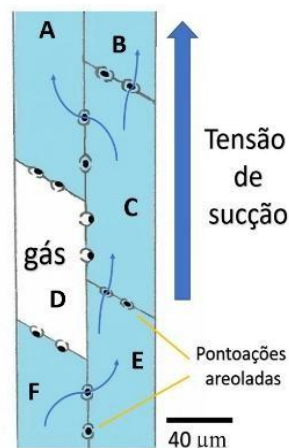


## 08

### Hidráulica da rede lenhosa da copa. 309 - 423 p.

Carlos Henrique Britto de Assis Prado

Integra a anatomia, a física e a arquitetura da copa para discutir o fluxo laminar, as equações de escoamento em dutos e os mecanismos de contenção da cavitação, por meio de pontoações areoladas nos traqueídeos e nos elementos de vaso. Modela a copa como uma rede hidráulica lenhosa, permitindo explorar possíveis interdependências entre a altura máxima e a segurança hídrica em complexos vegetacionais contrastantes.



## 09

### Transpiração, resfriamento foliar e a bomba biótica de umidade. 424 - 465 p.

Carlos Henrique Britto de Assis Prado, Lis Schwartz Miotto, Luciane Pivetta, Marlei Leandro de Mendonça, Livia Haik Guedes de Camargo

Integra as escalas celular, fisiológica e climática para mostrar que a Floresta Amazônica transpira trilhões de litros por dia. Introduz a hipótese da bomba biótica de umidade: florestas densas atuam como motores da circulação atmosférica, promovendo a movimentação de massas de vapor e de chuvas em escala continental.

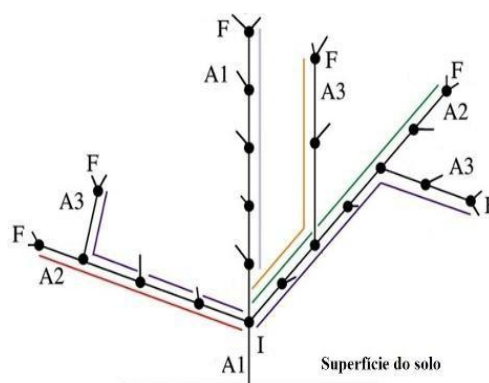


## 10

### A hidráulica da copa lenhosa como grafo orientado: decomposição, topologia e altura máxima. 466 - 623 p.

Carlos Henrique Britto de Assis Prado

A copa lenhosa é tratada como uma rede de nós (ramificações) e conectores (segmentos), caracterizada pela decomposição, pela topologia e por oito propriedades adimensionais relacionadas às características hidráulicas. As propriedades permitem explorar uma possível interdependência entre a altura máxima e a segurança hidráulica da copa. O modelo permite explorar empiricamente as variações de altura das lenhosas e a maior vulnerabilidade dos indivíduos mais altos.

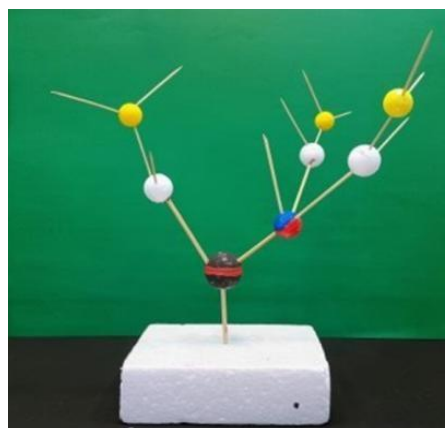


## 11 PRÁTICA DE LONGA DURAÇÃO

**Simuladores 3D e *in silico* da Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC). 624 - 679 p.**

*Carlos Henrique Britto de Assis Prado, Emanuel Santos, Leo Silva de Andrade, Lorena Marciano Rey Princigalli, Pedro Gabriel e Silva Galvão*

Aula de longa duração na qual a Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC) é construída progressivamente com esferas (nós) e hastes (conectores). São identificados os cinco tipos de nós e cinco das oito propriedades emergentes da RHLC são empiricamente testadas. Simula-se estresse ambiental severo, permitindo explorar empiricamente a relação entre a segurança hidráulica e a altura da copa.

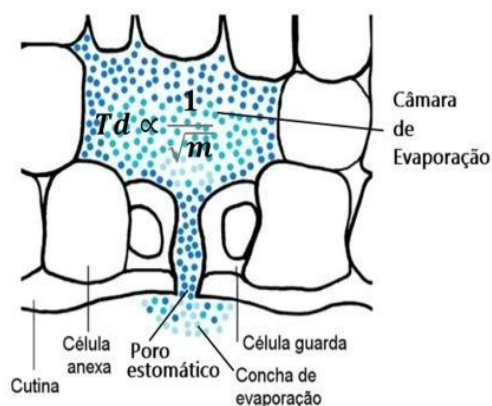


## 12 QUESTÕES RESOLVIDAS

**Transporte de água a curta distância. 680 - 724 p.**

*Carlos Henrique Britto de Assis Prado*

Apresenta seis equações fundamentais das relações hídricas e 31 questões resolvidas sobre embebição, difusão e osmose no contínuo solo-planta-atmosfera. Aborda a plasmólise, a turgescência, a citorrise e o papel da banda de Caspary. As questões transitam progressivamente do nível celular ao tecidual, treinando o estudante a traduzir fenômenos moleculares em grandezas mensuráveis e fisiologicamente interpretáveis.

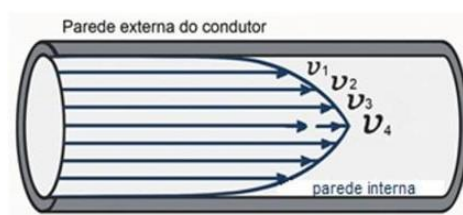


## 13 QUESTÕES RESOLVIDAS

**Transporte de água a longa distância. 725 - 777 p.**

*Carlos Henrique Britto de Assis Prado*

Questões resolvidas sobre cavitação, embolia, "empurrão da raiz" e "puxão da copa". Introduz a análise do modelo de rede hidráulica lenhosa da copa por meio de grafos e discute a plasticidade adaptativa na arquitetura hidráulica. As questões situam o leitor diante do dilema central da hidráulica vegetal: a contradição permanente entre eficiência condutora e segurança hídrica que define as estratégias de transporte, uso e estoque da água em plantas lenhosas.



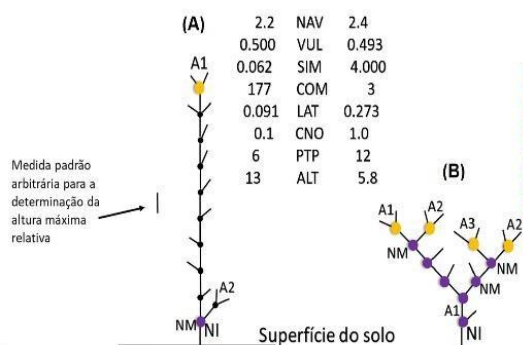
# 14

## MANUAL TÉCNICO · QUESTÕES RESOLVIDAS

### O Modelo da Rede Hidráulica Lenhosa da Copa. 778 - 889 p.

*Carlos Henrique Britto de Assis Prado*

Manual técnico de referência com as equações e 83 questões resolvidas sobre decomposição, topologia e propriedades que esclarecem o modelo da rede hidráulica lenhosa da copa (RHLC). Integra o modelo hidráulico à teoria de redes, discutindo as inovações e limitações do modelo RHLC.



**Posfácio – 890 - 895 p.** Reflete sobre a planta como protagonista da obra e sobre como o estudo do movimento da água pode conduzir à integração entre a fisiologia vegetal, a experimentação, a teoria de redes e os processos de construção do modelo de rede hidráulica lenhosa da copa (RHLC) e do conhecimento científico.

**Índice remissivo – 896 - 898 p.**

# Lista de Figuras

## Capítulo 1 — Fundamentos do potencial hídrico na planta

|                                                          |    |
|----------------------------------------------------------|----|
| Figura 1 — Referência e componentes do potencial hídrico | 12 |
| Figura 2 — Célula vegetal túrgida submersa em água pura  | 36 |

## Capítulo 2 — Pelos dois lados das membranas: o balanço hídrico celular

|                                                                                           |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1 — Transporte de água e solutos a curta distância entre células vegetais vizinhas | 58 |
| Figura 2 — Estrutura de uma aquaporina na membrana bilipídica                             | 59 |
| Figura 3 — Célula vegetal submersa em água pura                                           | 67 |
| Figura 4 — Plantas de <i>Rhoeo discolor</i> e aparato estomático                          | 69 |
| Figura 5 — Célula vegetal em balanço hídrico negativo progressivo                         | 70 |
| Figura 6 — Redução extrema do protoplasto na epiderme de <i>Rhoeo discolor</i>            | 71 |
| Figura 7 — Cinética do balanço hídrico negativo em três momentos                          | 77 |

## Capítulo 3 — Estimativa do potencial hídrico do tubérculo de batata pela variação da área

|                                                                               |     |
|-------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Béqueres com água destilada e solução de sacarose                  | 108 |
| Figura 2 — Preparo das soluções de sacarose e submersão das fatias            | 111 |
| Figura 3 — Tubérculo de batata ( <i>Solanum tuberosum</i> ) cortado ao meio   | 112 |
| Figura 4 — Padronização da área das fatias em papel milimetrado               | 112 |
| Figura 5 — Área média das fatias do tubérculo em função do potencial osmótico | 116 |
| Figura 6 — Regressão linear da região de perda de água                        | 121 |

## Capítulo 4 — Da solução do solo ao xilema: como a raiz capta e conduz a água

|                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Solo como volume trifásico durante a dessecação                            | 137 |
| Figura 2 — Partículas do solo com superfícies carregadas ou polarizadas negativamente | 139 |
| Figura 3 — Capilar molhável imerso na solução do solo                                 | 141 |
| Figura 4 — Estrutura de uma aquaporina na membrana                                    | 145 |
| Figura 5 — Corte transversal da raiz e do pelo radicular                              | 149 |
| Figura 6 — Vias de transporte radial de água e solutos na raiz                        | 152 |
| Figura 7 — Estrutura molecular da suberina                                            | 153 |
| Figura 8 — Célula com parede suberizada na exoderme ou na endoderme                   | 154 |
| Figura 9 — Transporte de água e solutos entre células vizinhas da raiz                | 156 |
| Figura 10 — Caules cortados de milho e feijoeiro sob pressão radicular                | 159 |
| Figura 11 — Gutação nas folhas do morangueiro ( <i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> )   | 160 |
| Figura 12 — Transporte através da membrana de células parenquimáticas do xilema       | 162 |

## Capítulo 5 — Nanômetros que movem metros: capilaridade, transpiração e tensão no xilema

|                                                              |     |
|--------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Aparato estomático em corte transversal da folha  | 191 |
| Figura 2 — Capilar molhável e ascensão da água               | 193 |
| Figura 3 — Lúmen dos condutores em ramos de eucalipto e teca | 201 |

|                                                                                   |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 4 — Folha esqueletizada com nervação reticulada                            | 205 |
| Figura 5 — Transpiração foliar revelada por cloreto de cobalto                    | 209 |
| Figura 6 — Câmara de pressão para medir a tensão no xilema                        | 210 |
| Figura 7 — Medição da tensão no xilema por pressão de balanço                     | 211 |
| Figura 8 — Curso diurno da tensão xilemática em lenhosas do Cerrado               | 212 |
| Figura 9 — Potencial hídrico no solo e ao longo do xilema                         | 215 |
| Figura 10 — Curso diário do potencial hídrico foliar em <i>Vochysia tucanorum</i> | 216 |

## Capítulo 6 — O paradoxo dos poros estomáticos

|                                                                                                                             |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Aparato estomático tetracítico de <i>Rhoeo discolor</i>                                                          | 246 |
| Figura 2 — Bexigas simulando um par de células-guarda                                                                       | 247 |
| Figura 3 — Placas de Petri de diâmetros distintos                                                                           | 250 |
| Figura 4 — Evaporação da água em placas de Petri de diâmetros diferentes em medição por perda de massa em balança analítica | 251 |
| Figura 5 — Campo de concentração de vapor sobre placas de Petri                                                             | 256 |

## Capítulo 7 — Refrigeração por evaporação: o sistema *pot-in-pot*

|                                                                                                                              |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Potes cerâmicos utilizados no sistema <i>pot-in-pot</i>                                                           | 274 |
| Figura 2 — Vedação do furo de drenagem dos pots                                                                              | 275 |
| Figura 3 — Béqueres com areia grossa, areia fina e mistura                                                                   | 276 |
| Figura 4 — Embebição dos pots cerâmicos vedados                                                                              | 276 |
| Figura 5 — Assentamento do pote menor no pote maior                                                                          | 277 |
| Figura 6 — Preenchimento com areia e água entre os pots                                                                      | 278 |
| Figura 7 — Evaporação em superfícies porosas                                                                                 | 280 |
| Figura 8 — Pares de pots cobertos com pano úmido                                                                             | 280 |
| Figura 9 — Pares de pots em tamanhos decrescentes                                                                            | 282 |
| Figura 10 — Perda de massa por evaporação no par C-c                                                                         | 282 |
| Figura 11 — Termômetro instalado no pote interno                                                                             | 283 |
| Figura 12 — Curso diário das condições atmosféricas e resfriamento — primeira medição                                        | 284 |
| Figura 13 — Curso diário das condições atmosféricas e resfriamento — segunda medição                                         | 285 |
| Figura 14 — Temperatura e umidade relativa do ar externo — primeira medição, em dia parcialmente nublado                     | 290 |
| Figura 15 — Temperatura e umidade relativa do ar externo — segunda medição, em dia ensolarado                                | 290 |
| Figura 16 — Diferença entre as temperaturas externa e interna — primeira medição, em função da temperatura do ar externo     | 291 |
| Figura 17 — Diferença entre as temperaturas externa e interna — segunda medição, em função da umidade relativa do ar externo | 291 |

## Capítulo 8 — Hidráulica da rede lenhosa da copa

|                                                                                                    |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Corte longitudinal do xilema do gerânio ( <i>Pelargonium</i> sp.)                       | 317 |
| Figura 2 — Corte longitudinal do xilema de uma herbácea ( <i>Pelargonium</i> sp.) mostrando tilose | 320 |
| Figura 3 — Perfil de velocidade do fluxo laminar em um condutor                                    | 324 |
| Figura 4 — Pontoação areolada entre traqueídeos sob tensão                                         | 346 |
| Figura 5 — Traqueídeos formando dutos de condução vizinhos                                         | 348 |

|                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 6 — Pontoação areolada em elemento de vaso                        | 349 |
| Figura 7 — Câmara de pressão para medir a tensão no xilema               | 366 |
| Figura 8 — Medição da tensão no pecíolo de <i>Hibiscus</i> sp.           | 367 |
| Figura 9 — Medição da transpiração foliar em gramíneas com IRGA          | 368 |
| Figura 10 — Alterações dos condutores nas ramificações em Y              | 373 |
| Figura 11 — RHLC com seis nós lenhosos                                   | 374 |
| Figura 12 — Diminuição do fluxo de seiva entre segmentos sucessivos      | 375 |
| Figura 13 — Resistências hidráulicas em RHLC com dez nós lenhosos        | 376 |
| Figura 14 — <i>Taxodium distichum</i> sob estresse hídrico intenso       | 378 |
| Figura 15 — Topologia distinta em RHLC A, B e C com 14 ramificações      | 379 |
| Figura 16 — Corte transversal de ramo de teca ( <i>Tectona grandis</i> ) | 393 |

## Capítulo 9 — Transpiração, resfriamento foliar e a bomba biótica de umidade

|                                                                           |     |
|---------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Aparato estomático em corte transversal da folha               | 430 |
| Figura 2 — Célula vegetal submersa em água pura                           | 434 |
| Figura 3 — Corte transversal de um ramo de <i>Eucalyptus</i> sp.          | 434 |
| Figura 4 — Corte transversal da raiz e do pelo radicular                  | 435 |
| Figura 5 — Vias de transporte radial na raiz                              | 437 |
| Figura 6 — Folha esqueletizada com nervação reticulada                    | 438 |
| Figura 7 — Representação didática da hipótese da bomba biótica de umidade | 442 |

## Capítulo 10 — A hidráulica da copa lenhosa como grafo orientado: decomposição, topologia e altura máxima

|                                                                                                                                                       |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Alterações dos condutores nas ramificações em Y                                                                                            | 477 |
| Figura 2 — Organização hierárquica das ramificações da teca ( <i>Tectona grandis</i> )                                                                | 478 |
| Figura 3 — RHLC a partir da ramificação inicial                                                                                                       | 482 |
| Figura 4 — Ramos e porções do tronco delimitados na RHLC                                                                                              | 482 |
| Figura 5 — Conceito de eixo lenhoso em RHLC com 21 ramificações                                                                                       | 484 |
| Figura 6 — Rede hidráulica lenhosa mínima da copa com um único nó                                                                                     | 485 |
| Figura 7 — Inserção de dois nós na rede mínima lenhosa da copa                                                                                        | 486 |
| Figura 8 — Três redes de mesmo tamanho e topologias distintas                                                                                         | 488 |
| Figura 9 — Captura da topologia da RHLC (distância entre nós)                                                                                         | 490 |
| Figura 10 — RHLC com dez nós lenhosos e suas resistências hidráulicas                                                                                 | 490 |
| Figura 11 — <i>Taxodium distichum</i> sob estresse hídrico intenso em condições de campo no Chile (redução da copa)                                   | 491 |
| Figura 12 — Quatro RHLCs diferentes ilustrando regiões distintas para inserções de nós em função do nó de mudança (plasticidade topológica)           | 506 |
| Figura 13 — Duas RHLCs de mesmo tamanho e topologias distintas                                                                                        | 513 |
| Figura 14 — Influências entre decomposição, topologia e propriedades                                                                                  | 514 |
| Figura 15 — RHLCs geradas por algoritmo aleatório a partir da rede mínima                                                                             | 518 |
| Figura 16 — Relações entre as oito propriedades da RHLC e a altura máxima ( <i>trade-offs</i> )                                                       | 520 |
| Figura 17 — Redução da vulnerabilidade nos dois processos de modulação em RHLCs com 101 e 900 nós                                                     | 543 |
| Figura 18 — Rebrotas (reposicionamento dos nós após <i>dieback</i> ): queda da vulnerabilidade em RHLCs com 101 e 900 nós ao longo de cinco turnos de | 544 |

modulação. Experimento *in silico*

Figura 19 — Variação relativa das oito propriedades sob morte do último nó e rebrota em RHLCs com 101 e 900 nós. Experimento *in silico*

545

## Capítulo 11 — Simuladores 3D e *in silico* da Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC)

|                                                                                                                                                                              |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Base de isopor para a montagem tridimensional da RHLC                                                                                                             | 628 |
| Figura 2 — Esferas de isopor em quatro tamanhos mimetizando nós                                                                                                              | 629 |
| Figura 3 — Palitos utilizados como conectores na RHLC em 3D                                                                                                                  | 629 |
| Figura 4 — Tinta para colorir os tipos de nós da RHLC                                                                                                                        | 629 |
| Figura 5 — Pincéis para pintar os tipos de nós da RHLC                                                                                                                       | 630 |
| Figura 6 — Esferas coloridas conforme o tipo de nó da RHLC                                                                                                                   | 632 |
| Figura 7 — Sequência de montagem da RHLC em três dimensões                                                                                                                   | 636 |
| Figura 8 — Erros comuns na primeira montagem da RHLC                                                                                                                         | 637 |
| Figura 9 — Primeira pintura dos nós da RHLC com 15 nós                                                                                                                       | 638 |
| Figura 10 — RHLC tridimensional com 15 nós coloridos                                                                                                                         | 638 |
| Figura 11 — Nós com duas cores por sobreposição de categorias na RHLC                                                                                                        | 639 |
| Figura 12 — RHLC com cinco nós mostrando como se capturam as distâncias em número de conectores entre diferentes tipos de nós                                                | 642 |
| Figura 13 — Reposicionamento dos nós finais nos eixos lenhosos da RHLC                                                                                                       | 653 |
| Figura 14 — Como ler os quartis em um gráfico de caixa ( <i>boxplot</i> )                                                                                                    | 661 |
| Figura 15 — Distribuição das oito propriedades em 40 RHLCs aleatórias de 101 nós, no estado original e após o primeiro e o segundo turnos de reposicionamento dos nós finais | 665 |

## Capítulo 13 — Transporte de água a longa distância

|                                                                                   |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Grafo bidimensional da RHLC de <i>Eriotheca gracilipes</i> (Cerrado)   | 757 |
| Figura 2 — Grafo bidimensional da RHLC de <i>Cenostigma pyramidale</i> (Caatinga) | 758 |

## Capítulo 14 — O Modelo da Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (manual técnico)

|                                                                                                         |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Figura 1 — Tronco de goiabeira adulta ( <i>Psidium guajava</i> ) com um <i>loop</i>                     | 804 |
| Figura 2 — RHLC com 21 ramificações e seis eixos lenhosos ilustrando o conceito de eixo lenhoso         | 818 |
| Figura 3 — Duas RHLCs de mesmo tamanho e topologias distintas gerando valores distintos de propriedades | 847 |
| Figura 4 — Influências entre decomposição, topologia e propriedades na RHLC                             | 848 |

## Lista de Tabelas

### Capítulo 3 — Estimativa do potencial hídrico do tubérculo de batata pela variação da área

|                                                                                     |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 — Volumes de solução de sacarose e água destilada para a série de diluição | 110 |
| Tabela 2 — Áreas médias das fatias do tubérculo após a submersão                    | 113 |

### Capítulo 5 — Nanômetros que movem metros: capilaridade, transpiração e tensão no xilema

|                                                                                                                               |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 — Análise de sensibilidade da equação de Young–Laplace                                                               | 194 |
| Tabela 2 — Potencial hídrico do xilema foliar antes do amanhecer em espécies lenhosas do Cerrado na estação seca e na chuvosa | 212 |
| Tabela 3 — Potencial hídrico foliar (valores mínimos e antes do amanhecer) na estação seca em espécies lenhosas do Cerrado    | 214 |

### Capítulo 6 — O paradoxo dos poros estomáticos

|                                                                            |     |
|----------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 — Perda acumulada de água e taxa de evaporação — período da manhã | 252 |
| Tabela 2 — Perda acumulada de água e taxa de evaporação — período da tarde | 253 |

### Capítulo 7 — Refrigeração por evaporação: o sistema *pot-in-pot*

|                                                                                  |     |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 — Dimensões físicas dos potes do sistema <i>pot-in-pot</i>              | 275 |
| Tabela 2 — Massa dos potes cerâmicos secos e embebidos e capacidade de embebição | 278 |
| Tabela 3 — Volumes de areia, água e espaço útil a resfriar nos potes             | 279 |

### Capítulo 8 — Hidráulica da rede lenhosa da copa

|                                                                                                      |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 — Condutância hidráulica foliar estimada em genótipos de coqueiro ( <i>Cocos nucifera</i> ) | 399 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|

### Capítulo 10 — A hidráulica da copa lenhosa como grafo orientado: decomposição, topologia e altura máxima

|                                                                                                                                                  |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 — Tradições de estudo da arquitetura e da hidráulica das plantas e posição do modelo de rede hidráulica lenhosa da copa (RHLC)          | 479 |
| Tabela 2 — Propriedades da RHLC em árvores da Caatinga e do Cerrado                                                                              | 517 |
| Tabela 3 — Convergência entre a RHLC e os resultados de Araújo et al. (2024) – Corroboração amazônica                                            | 531 |
| Tabela 4 — Convergência entre a RHLC e os resultados de Jacobsen et al. (2020) – Singularidades em nós botânicos                                 | 533 |
| Tabela 5 — Convergência entre a RHLC e os resultados de Huang et al. (2024) – Corroboração ecológica e demográfica                               | 538 |
| Tabela 6 — Contraste entre morte do último nó e rebrota em redes com 900 nós em dois tempos de regressão da copa (experimento <i>in silico</i> ) | 546 |

## Capítulo 11 — Simuladores 3D e *in silico* da Rede Hidráulica Lenhosa da Copa (RHLC)

|                                                                                                                                                           |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 — Decomposição de sete RHLCs montadas livremente em 3D (primeira montagem)                                                                       | 640 |
| Tabela 2 — Distâncias em conectores entre o nó inicial e os demais tipos de nós em sete RHLCs em 3D (topologia, primeira montagem)                        | 643 |
| Tabela 3 — Propriedades NAV, LAT, BAS, CNO e PTP em sete RHLCs montadas em 3D (primeira montagem)                                                         | 649 |
| Tabela 4 — Decomposição, topologia, propriedades e altura máxima na segunda montagem em sete RHLCs                                                        | 654 |
| Tabela 5 — Comparação dos valores de decomposição, topologia, propriedades e altura entre a primeira e a segunda montagem em 3D das sete RHLCs            | 655 |
| Tabela 6 — Propriedades da RHLC em 40 réplicas com 101 nós e dois turnos de reposicionamento de nós (experimento <i>in silico</i> )                       | 663 |
| Tabela 7 — Distâncias entre o nó inicial e os nós de mudança após o reposicionamento em dois turnos de modulação das RHLC (experimento <i>in silico</i> ) | 664 |
| Tabela 8 — Nós perdidos normalizados pelo tamanho da RHLC e os valores de vulnerabilidade (experimento <i>in silico</i> )                                 | 667 |

## Capítulo 13 — Transporte de água a longa distância

|                                                                                                                                         |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabela 1 — Decomposição de <i>Eriotheca gracilipes</i> (Cerrado) e <i>Cenostigma pyramidale</i> (Caatinga)                              | 760 |
| Tabela 2 — Topologia de <i>Eriotheca gracilipes</i> (Cerrado) e <i>Cenostigma pyramidale</i> (Caatinga)                                 | 761 |
| Tabela 3 — Oito propriedades da RHLC nas duas espécies: <i>Eriotheca gracilipes</i> (Cerrado) e <i>Cenostigma pyramidale</i> (Caatinga) | 761 |

## Contribuidores da obra em ordem alfabética

### 1. Organização

**Carlos Henrique Britto de Assis Prado** – Universidade Federal de São Carlos (UFSCar).

### 2. Autores dos capítulos

**Bruna Germano Bueno** – UFSCar

**Caio Kouta Takegami Yamada** – UFSCar

**Carlos Aparecido Casali** – UFSCar

**Carlos Henrique Britto de Assis Prado** – UFSCar

**Emanuel Santos** – UFSCar

**Josiane Baccarin Traldi** – UFSCar

**Juliana Taffarel Ferrari** – UFSCar

**Kaio Vinícius Alves Pinho de Mello** – UFSCar

**Leo Silva de Andrade** – UFSCar  
**Lis Schwartz Miotto** – UFSCar  
**Lívia Haik Guedes de Camargo** – UFSCar  
**Lorena Marciano Rey Princigalli** – UFSCar  
**Luana Walravens Bergamo** – UFSCar  
**Luciane Pivetta** – UFSCar  
**Marlei Leandro de Mendonça** – UFSCar  
**Mayra Miotto Mataruco** – UFSCar  
**Miliany Oda Ferreira Campos** – UFSCar  
**Paula Natália Pereira** – UFSCar  
**Pedro Gabriel e Silva Galvão** – UFSCar  
**Raiza Helena Jacomini** – UFSCar

### 3. Ilustração científica e documentação fotográfica

**Ana Tereza dos Santos Dias** – UFSCar – Documentação fotográfica  
**Carlos Aparecido Casali** – UFSCar – Documentação fotográfica  
**Julia Tomaz** – UFSCar – Documentação fotográfica  
**Karol Bernardo** – UFSCar – Ilustrações científicas  
**Luciane Pivetta** – UFSCar – Ilustrações científicas  
**Ricardo Degani** – Ilustrações científicas  
**Sarah Caroline Ribeiro de Souza** – UFSCar – Documentação fotográfica

### 4. Concepção e desenvolvimento do modelo RHLC

**Ana Lúcia S. Albino** – UFSCar. Decomposição e topologia. Contribuições associadas ao trabalho de 2011.

**Carlos Henrique Britto de Assis Prado** – UFSCar. Decomposição, topologia, propriedades, alteração das equações de simetria, complexidade e vulnerabilidade, formulação do algoritmo para redes hidráulicas aleatórias da copa de lenhosas. Contribuições associadas aos trabalhos de 2011, 2020, 2023 e 2024.

**Dilma Maria de Brito Melo Trovão** – Universidade Estadual da Paraíba (UEPB). Decomposição, topologia e propriedades. Contribuições associadas aos trabalhos de 2020 e 2023.

**Gustavo Maia Souza** – Universidade do Oeste Paulista (UNOESTE). Decomposição e topologia. Contribuições associadas ao trabalho de 2011.

**João Paulo Souza** – UFSCar. Decomposição e topologia. Contribuições associadas ao trabalho de 2011.

**Maria Angelica Damascos** – Universidad Nacional del Comahue (Argentina). Decomposição e topologia. Contribuições associadas ao trabalho de 2011.

## 5. Revisão crítica e colaboradores técnicos

**Carlos Aparecido Casali** – UFSCar – Apoio técnico às práticas laboratoriais.

**Gustavo Maia Souza** – Universidade Federal de Pelotas (UFPel). Avaliação crítica do capítulo 7.

**Marcelo Santos** – Tipographia Editora Expressa.

**María Paulina Fernández** – Pontificia Universidad Católica de Chile. Avaliação crítica da aula prática, etapa de montagem em 3D da RHLC. Capítulo 11.

**Sarah Caroline Ribeiro de Souza** – UFSCar. Avaliação crítica do capítulo 1.