

UNIDADE V – TRANSPORTE DE SOLUTOS

1. Introdução
2. Transporte passivo e ativo de solutos
3. Transporte de solutos através de membranas
 - 3.1. Potencial de difusão
 - 3.2. Equações de Nernst e de Goldman
 - 3.3. Proteínas das membranas envolvidas no transporte: Canais, Carreadores e Bombas
 - 3.4. Transporte eletrogênico (de prótons e de cátions) e eletroneutro
 - 3.5. Cotransporte: Simporte e Antiporte
4. Acúmulo de solutos no vacúolo
5. Cinética de absorção e os processos de transporte
6. Transporte transcelular na raiz e no xilema

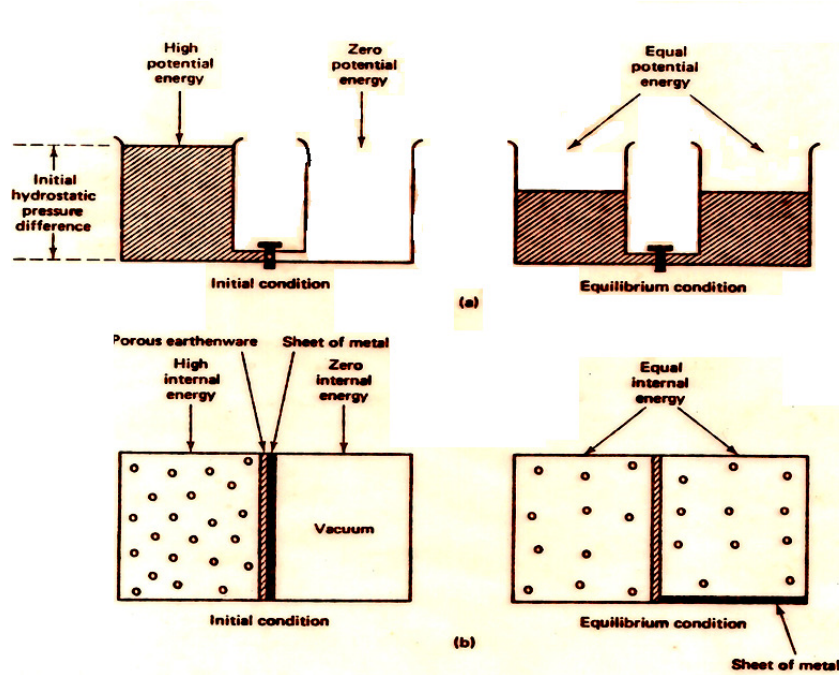
TRANSPORTE DE SOLUTOS

1. Introdução

O transporte de materiais, sejam eles, **SOLVENTES** ou **SOLUTOS**, ocorre:

- Entre o ambiente e a planta;
- De um órgão para outro dentro da planta;
- De tecido para tecido;
- De célula para célula; e,
- De organela para organela dentro de uma mesma célula.

Sabe-se também que o transporte pode ser **ESPONTÂNEO** ou **NÃO ESPONTÂNEO**. Vejam os seguintes exemplos:



Transporte passivo e ativo de solutos

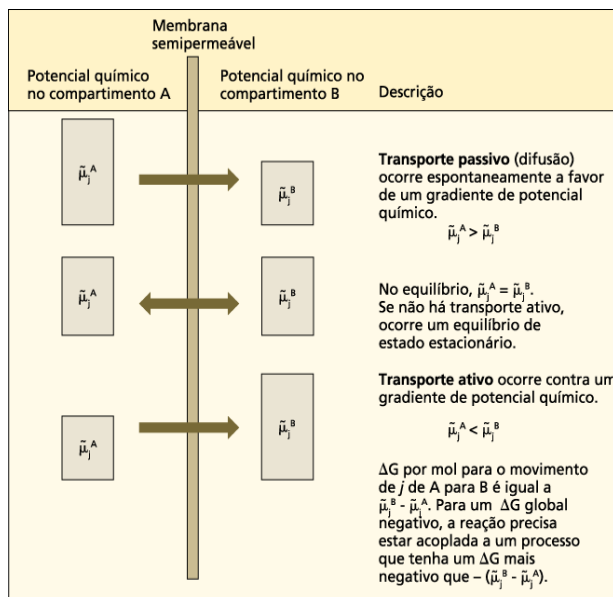


FIGURA 6.1 Relação entre o potencial químico, $\bar{\mu}$, e o transporte de moléculas através de uma barreira de permeabilidade. O movimento líquido resultante das espécies moleculares j entre os compartimentos A e B depende da magnitude relativa do potencial químico de j em cada compartimento, aqui representado pelo tamanho dos retângulos. O movimento a favor de um potencial químico ocorre espontaneamente e é chamado de transporte passivo; o movimento contra um gradiente requer energia e é denominado transporte ativo.

O transporte de solutos através de membranas é função do potencial químico

$$\tilde{\mu}_j = \mu_j^* + RT \ln C_j + z_j FE + \bar{V}_j P$$

Chemical potential for a given solute, j	=	Chemical potential of j under standard conditions	+	Concentration (activity) component	+	Electric-potential component	+	Hydrostatic-pressure component
--	---	---	---	------------------------------------	---	------------------------------	---	--------------------------------

Condições padrão:

pH = 7,0

T = 25 °C

Conc. = 1 M

A importância do conceito de potencial químico é que ele soma todas as forças que podem agir sobre uma molécula para governar o transporte (Nobel, 1991).

DIFUSÃO DE SOLUTO NÃO IÔNICO

Célula

$$\mu_s^d = \mu_s^* + RT \ln C_s^d$$

Solução

$$\mu_s^f = \mu_s^* + RT \ln C_s^f$$

$$\Delta\mu_s = \mu_s^d - \mu_s^f$$

$$\Delta\mu_s = (\mu_s^* + RT \ln C_s^d) - (\mu_s^* + RT \ln C_s^f)$$

$$\Delta\mu_s = RT (\ln C_s^d - \ln C_s^f)$$

$$\Delta\mu_s = RT \ln C_s^d / C_s^f$$

$$\Delta\mu_s = 2,3RT \log C_s^d / C_s^f$$

$\Delta\mu_s \rightarrow$ Gradiente de potencial químico

DIFUSÃO DE SOLUTO IÔNICO

Célula

$$\mu_i^d = \mu_i^* + RT \ln C_i^d + z_i F E^d$$

Solução

$$\mu_i^f = \mu_i^* + RT \ln C_i^f + z_i F E^f$$

$$\Delta\mu_i = \mu_i^d - \mu_i^f$$

$$\Delta\mu_i = (\mu_i^* + RT \ln C_i^d + z_i F E^d) - (\mu_i^* + RT \ln C_i^f + z_i F E^f)$$

$$\Delta\mu_i = RT \ln C_i^d - RT \ln C_i^f + z_i F E^d - z_i F E^f$$

$$\Delta\mu_i = RT \ln C_i^d / C_i^f + z_i F (E^d - E^f)$$

$$\Delta\mu_i = 2,3RT \log C_i^d / C_i^f + z_i F (E^d - E^f)$$

$\Delta\mu_i \rightarrow$ Gradiente de potencial eletroquímico

Se tivermos KCl:

K⁺ e Cl⁻ se difundem independentemente.

Para o K⁺: ($z_K = +1$)

$$\Delta\mu_K = \mu_K^d - \mu_K^f$$

$$\Delta\mu_K = (\mu_K^* + RT \ln C_K^d + z_K F E^d) - (\mu_K^* + RT \ln C_K^f + z_K F E^f)$$

$$\Delta\mu_K = 2,3RT \log C_K^d / C_K^f + F (E^d - E^f)$$

Para o Cl⁻: ($z_{Cl} = -1$)

$$\Delta\mu_{Cl} = 2,3RT \log C_{Cl}^d / C_{Cl}^f - F (E^d - E^f)$$

A força responsável pelo movimento dos íons ($\Delta\mu_i$), depende:

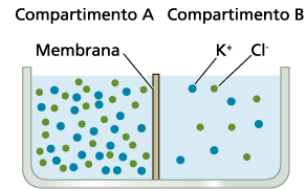
1. Gradiente de concentração (C_i^d / C_i^f);
2. Diferença de potencial elétrico através da membrana ($E^d - E^f$)

Potencial de difusão (potencial elétrico que se desenvolve como resultado da difusão) resultante de diferenças em velocidades de difusão de íons com cargas opostas.

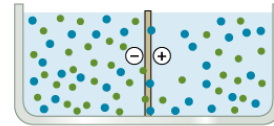
Obs:

Um princípio importante que deve ser levado em consideração quando se estuda movimento de íons através de membranas é o princípio da neutralidade elétrica.

Condições iniciais:
 $[KCl]_A > [KCl]_B$



Existe um potencial de difusão até que o equilíbrio químico seja alcançado.



Condições de equilíbrio:
 $[KCl]_A = [KCl]_B$

Em equilíbrio químico, o potencial de difusão iguala-se a zero.

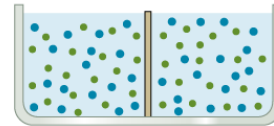


FIGURA 6.2 Desenvolvimento de um potencial de difusão e de uma separação de cargas entre dois compartimentos separados por uma membrana que é preferencialmente permeável ao potássio. Se a concentração de cloreto de potássio é maior no compartimento A ($[KCl]_A > [KCl]_B$), os íons potássio e cloreto vão se difundir para o compartimento B. Se a membrana for mais permeável ao potássio que ao cloreto, os íons potássio irão se difundir mais rapidamente que os íons cloreto e ocorrerá uma separação de cargas (+ e -), resultando no estabelecimento de um potencial de difusão.

EQUAÇÃO DE NERNST (ΔE_T)

No equilíbrio: $j_I^d \rightarrow f = j_I^f \rightarrow d$

$$e \quad \mu_I^d = \mu_I^f$$

Ou seja:

$$RT \ln C_I^d + z_I F E^d = RT \ln C_I^f + z_I F E^f$$

Arranjando-se a equação, temos:

$$E^d - E^f = RT/z_I F (\ln C_I^f / C_I^d), \text{ ou:}$$

$\Delta E_{nl} = 2,3RT/z_I F (\log C_I^f / C_I^d)$	Potencial de Nernst
--	----------------------------

A 25°C, tem-se, para C^{+1} :

$$\Delta E_{nl} = 59 \text{ mV } \log C_I^f / C_I^d$$

EQUAÇÃO DE GOLDMAN

Como nas células vegetais existem vários cátions e ânions saindo e entrando da célula ao mesmo tempo com diferentes velocidades, devido às diferentes permeabilidades para os diferentes íons, Goldman desenvolveu uma equação que representa isto:

$$E_G = \frac{RT}{F} \ln \frac{\sum(P_c \cdot C_c^i) + \sum(P_a \cdot C_a^d)}{\sum(P_c \cdot C_c^d) + \sum(P_a \cdot C_a^i)}$$

Como K^+ , Na^+ e Cl^- têm as maiores permeabilidades e as mais altas concentrações nas células vegetais, eles dominam esta equação:

$$\Delta E = \frac{RT}{F} \left(\ln \frac{P_{K^+} C_{K^+}^o + P_{Na^+} C_{Na^+}^o + P_{Cl^-} C_{Cl^-}^i}{P_{K^+} C_{K^+}^i + P_{Na^+} C_{Na^+}^i + P_{Cl^-} C_{Cl^-}^o} \right)$$

Como toda membrana celular **exibe uma diferença de potencial elétrico devido a assimetria de distribuição iônica entre o exterior e o interior da célula, pode-se determinar isto inserindo-se um microeletrodo dentro da célula (ou tecido) e outro na solução.**

Potenciais de membrana típicos variam de -60 a -240 mV.

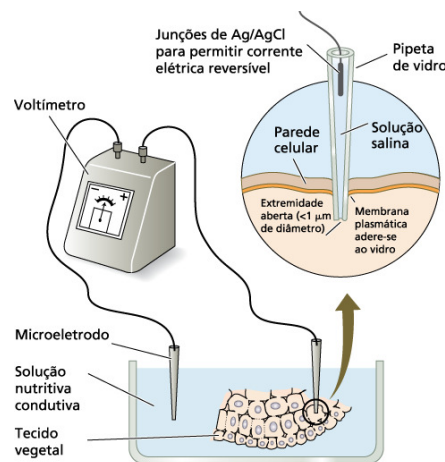


FIGURA 6.3 Diagrama de um par de microeletrodos usado para medir potenciais de membrana através de membranas celulares. Um dos eletrodos de micropipeta de vidro é inserido no compartimento celular em estudo (normalmente o vacúolo ou o citoplasma), enquanto o outro é mantido em solução eletrolítica que serve como referência. Os microeletrodos são conectados a um voltímetro, que mede a diferença de potencial elétrico entre o compartimento celular e a solução. Potenciais de membrana típicos através das membranas celulares vegetais variam de -60 a -240 mV. O detalhe mostra como o contato elétrico do interior da célula é feito por uma extremidade aberta da micropipeta de vidro, a qual contém uma solução salina eletricamente condutora.

$$\Delta E_n = 59 \text{ mV } \log C_1^f / C_1^d$$

Determina-se as C_i e C_e dos íons e calcula-se o ΔE_n e se:

$\Delta E_n \cong \Delta E_m \rightarrow$
absorção passiva;

$\Delta E_n \neq \Delta E_m \rightarrow$
absorção ou
exclusão ativa

TABLE 6.1
Comparison of observed and predicted ion concentrations in pea root tissue

Ion	Concentration in external medium (mmol L ⁻¹)	Internal concentration ^a (mmol L ⁻¹)		
		Predicted	Observed	
K ⁺	1	74	75	} 1
Na ⁺	1	74	8	
Mg ²⁺	0.25	1340	3	} 2
Ca ²⁺	1	5360	2	
NO ₃ ⁻	2	0.0272	28	} 3
Cl ⁻	1	0.0136	7	
H ₂ PO ₄ ⁻	1	0.0136	21	
SO ₄ ²⁻	0.25	0.00005	19	

Source: Data from Higinbotham et al. 1967.

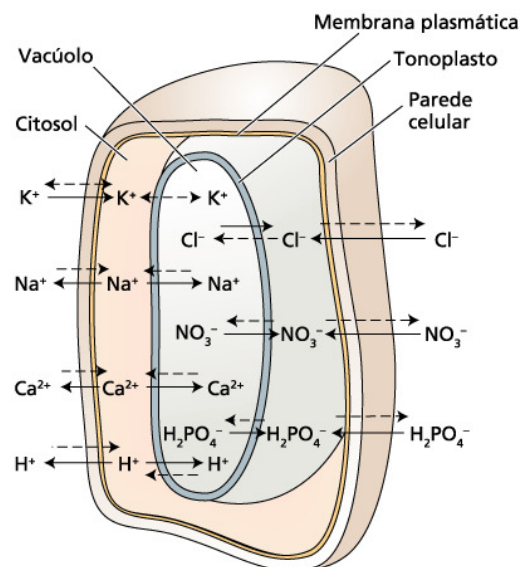
Note: The membrane potential was measured as -110 mV.

^aInternal concentration values were derived from ion content of hot water extracts of 1-2 cm intact root segments.

Outra maneira: Considera o ΔE_m como sendo o ΔE_n , então:

1. [OBS] = [PREV] \Rightarrow Absorvido passivamente;
2. [OBS] < [PREV] \Rightarrow Absorvidos passivamente, mas excluídos ativamente;
3. [OBS] > [PREV] \Rightarrow Absorvidos ativamente.

FIGURA 6.4 As concentrações iônicas no citosol e no vacúolo são controladas por processos de transporte passivo (setas tracejadas) e ativo (setas contínuas). Na maioria das células vegetais, o vacúolo ocupa até 90% do volume celular e contém a maior fração dos solutos celulares. O controle das concentrações iônicas no citosol é importante para a regulação das enzimas metabólicas.



Proteínas de membranas envolvidas no transporte:

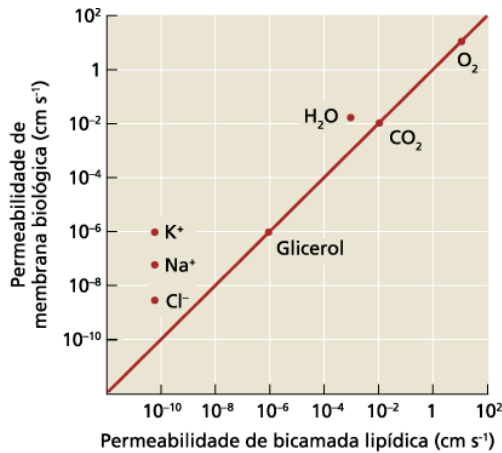
Canais, Carreadores e Bombas.

O principal objetivo de se estudar a estrutura da membrana através de métodos químicos, físicos e ultra-estruturais (microscópio eletrônico) é o de entender-se como as membranas controlam o movimento de solutos através delas.

Muito antes de se fazer o isolamento de membranas para analisar os seus componentes químicos e a sua ultraestrutura, os fisiologistas já estudavam as propriedades das membranas.

Os estudos iniciais sobre as propriedades das membranas baseavam-se na habilidade das membranas de possuírem permeabilidade diferencial utilizando-se metodologia com base na propriedade de plasmólise-desplasmólise (demonstrada por de Vries em 1877, e utilizada amplamente por Overton no final do sec. XIX e início do sec. XX e Collander entre as décadas de 1930/50).

Estes estudos, associados aos dados obtidos através da microscopia eletrônica redundaram no estabelecimento do modelo do mosaico fluido para a estrutura da membrana.



OBS:
Para íons e moléculas polares específicas, incluindo a água, a permeabilidade de membranas biológicas é aumentada devido à presença de proteínas de transporte.

FIGURA 6.6 Valores típicos para a permeabilidade de uma membrana biológica a várias substâncias, comparados com os de uma bicamada fosfolipídica artificial. Para moléculas não polares, como O_2 e CO_2 , e para algumas moléculas pequenas sem carga, como glicerol, os valores de permeabilidade são similares em ambos os sistemas. Para íons e moléculas polares específicas, incluindo a água, a permeabilidade de membranas biológicas é aumentada em uma ou mais ordens de grandeza, devido à presença de proteínas de transporte. Deve-se observar a escala logarítmica.

Três classes de proteínas de transporte estão presentes em membranas biológicas: Canais, carreadores e bombas.

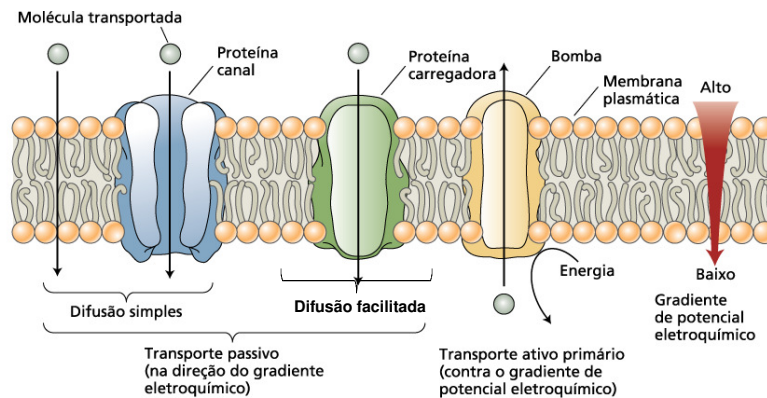


FIGURA 6.7 Três classes de proteínas de transporte em membranas: canais, carreadores e bombas. Os canais e os carreadores podem mediar o transporte passivo de um soluto através das membranas (por difusão simples ou difusão facilitada) a favor do gradiente de potencial eletroquímico do soluto. As proteínas canais atuam como poros de membrana, e a sua especificidade é determinada principalmente pelas propriedades biofísicas do canal. As

proteínas carregadoras se ligam a molécula transportada em um lado da membrana e a liberam do outro lado (os diferentes tipos de proteínas carregadoras são descritos com mais detalhes na Figura 6.11). O transporte ativo primário é feito por bombas e emprega energia diretamente, em geral a partir da hidrólise de ATP, para bombear solutos contra seu gradiente de potencial eletroquímico.

CARACTERÍSTICAS DOS TRANSPORTADORES PROTEICOS

	Canal	Carreador	Bomba
Especificidade	-Densidade e natureza de cargas do poro; -Tamanho do poro;	Por um soluto ou um grupo de solutos relacionados.	Por um soluto ou um grupo de solutos relacionados.
Processo vetorial	Sim	Sim	Sim
Processo escalar	Não	Não	Sim
Mudança de conformação	Não	Sim	Sim
Velocidade (íon ou molécula/seg)	10^6 a 10^8	10^3	10^2

Os canais aumentam a difusão através das membranas.

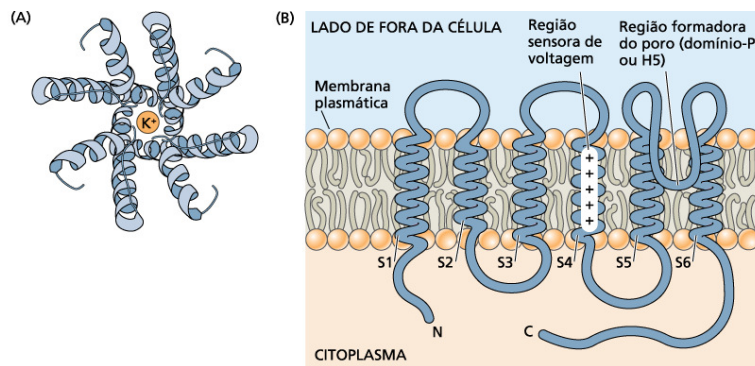
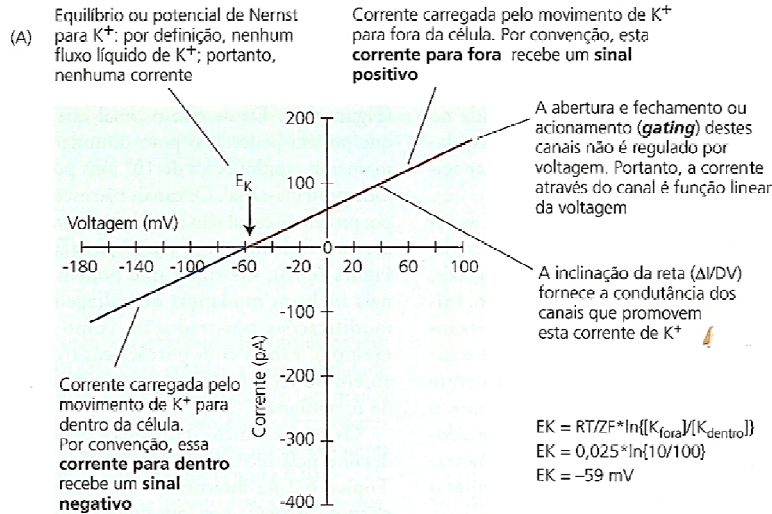


FIGURA 6.8 Modelos de canais de K^+ em plantas. (A) Visão de cima de um canal, olhando pelo poro da proteína. Hélices transmembranas de quatro subunidades juntam-se em uma forma de oca invertida com o poro no centro. As regiões formadoras do poro das quatro subunidades aprofundam-se para dentro da membrana, formando uma região saliente (semelhante a um dedo) seletiva ao K^+ na parte externa do poro (mais detalhes sobre a estrutura deste

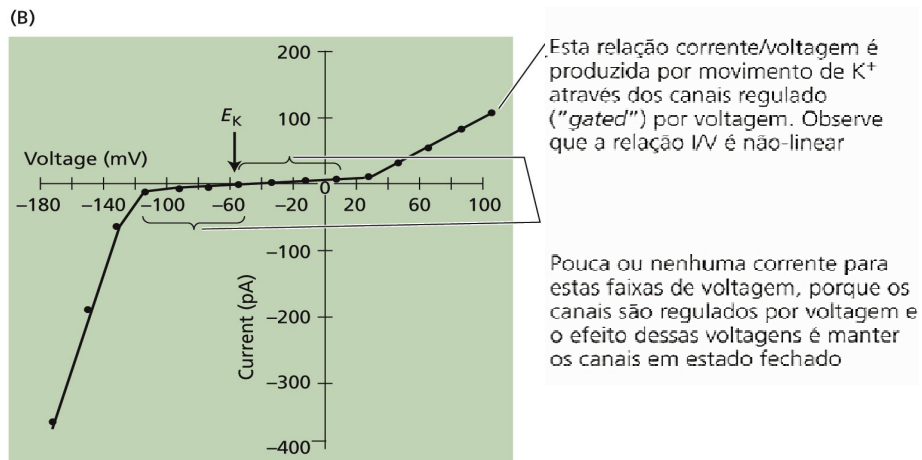
canal podem ser encontrados no [Ensaio 6.1 na internet](#)). (B) Visão lateral de um canal retificador de influxo de K^+ , mostrando a cadeia polipeptídica de uma subunidade, com seis hélices transmembranas (S1–S6). A quarta hélice contém aminoácidos carregados positivamente e atua com um sensor de voltagem. A região formadora do poro é uma alça entre as hélices 5 e 6 (A, segundo Leng et al., 2002; B, segundo Buchanan et al., 2000).

Os canais podem ser controlados por vários sinais, dentre eles, têm-se: variações no E_m , hormonais, na luz, $[K^+]$, $[Ca^{2+}]$, pH, ERO e modificações pós-traducionais como a fosforilação.

Relações corrente-voltagem: a corrente que resultaria do fluxo de K^+ de um conjunto hipotético de canais de K^+ de uma membrana plasmática, que não fossem regulados por voltagem para uma $[K^+]$ de 100 mM no citoplasma e de 10 mM externa.

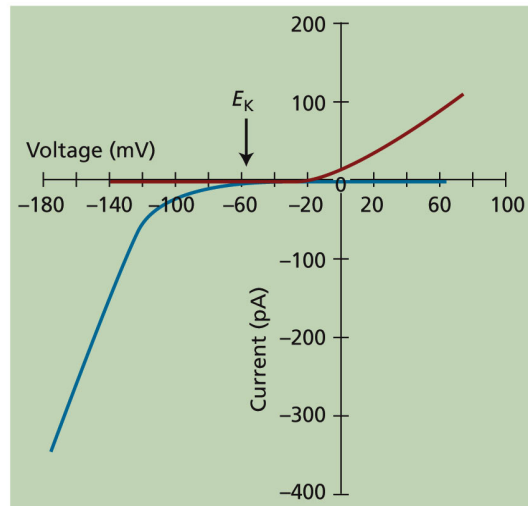


Relações corrente-voltagem: dados reais de corrente de K^+ no protoplasto de células-guarda de *Arabidopsis*. Essas correntes resultam das atividades de canais de K^+ regulados por voltagem.



Relações corrente-voltagem do fluxo de K^+ de um conjunto de canais de K^+ .

(C)



A resposta de corrente ilustrada em (B) é aqui mostrada como surgindo da atividade de dois canais de K^+ molecularmente distintos. Os canais de saída de K^+ (vermelho) são regulados por voltagem, de forma que eles apenas abrem com potenciais de membrana $>E_K$; assim, estes canais promovem o efluxo de K^+ da célula. Os canais de entrada de K^+ (azul) são regulados por voltagem, de modo que eles abrem apenas com potenciais de membrana $<E_K$; assim, esses canais promovem a absorção de K^+ pela célula

TRANSPORTE ELETROGÊNICO

Nossa discussão, até aqui, enfatizou a importância das **diferenças de concentrações de solutos e de cargas elétricas** através da membrana, como condição para o transporte por **difusão simples ou facilitada**.

Entretanto, ainda não falamos da acumulação ou excreção de solutos contra o gradiente eletroquímico.

Sabe-se que estes processos são dependentes de energia, na forma de ATP, mas ainda não discutimos.

Vimos que como a permeabilidade da membrana para os diversos íons é diferente, isto provoca o aparecimento de um ΔE_m através da membrana.

As medições feitas demonstram a existência deste ΔE_m através das membranas.

Sabendo-se os valores da permeabilidade da membrana para os diferentes íons, pode-se calcular o ΔE_m pela equação de Goldman.

Acontece que enquanto os valores de ΔE_m obtidos para células e tecidos vegetais se situam entre -110 e -130 mV os calculados pela equação de Goldman estão na faixa de -50 a -80 mV.

Portanto, de onde vem este excesso de voltagem?

ΔE_m (Goldman) é função do potencial de difusão;

ΔE_m (medido) é função do potencial de difusão + ...??

Quando um íon entra ou sai de uma célula há um desbalanceamento de cargas e aparece uma ΔE_m através da membrana, ou seja, gera-se uma força eletromotriz.

Portanto, este tipo de movimento é ELETROGÊNICO.

Geralmente, este processo é ATIVO, requer energia, a qual provém da hidrólise do ATP.

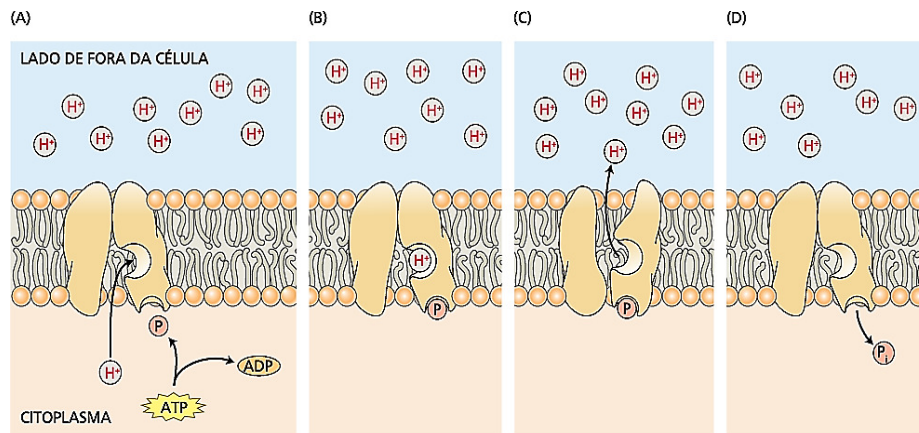
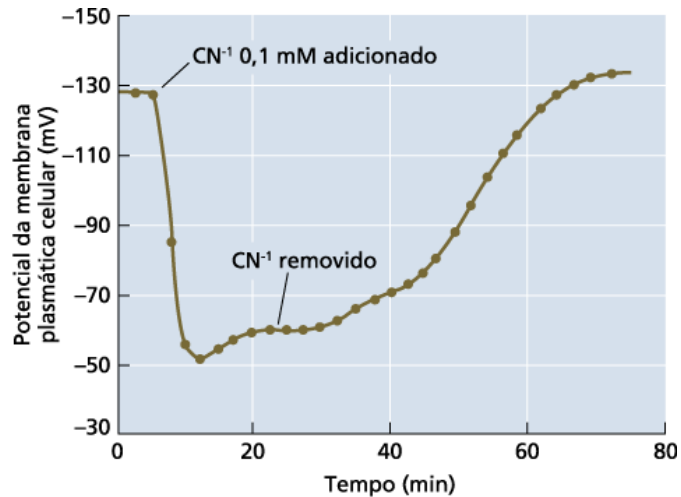


FIGURA 6.16 Etapas hipotéticas no transporte de um próton contra seu gradiente químico por uma H⁺-ATPase. A bomba, inserida na membrana, liga-se ao próton no lado de dentro da célula (A) e é fosforilada por ATP (B). Essa fosforilação conduz a uma mudança de conformação que expõe o próton ao lado de fora da célula e possibilita a sua difusão para longe (C). A liberação do íon fosfato (P) da bomba para o citosol (D) restabelece a configuração inicial da H⁺-ATPase e permite que comece um novo ciclo de bombeamento.

Uma evidência experimental de que a bomba de prótons é a responsável pela diferença entre o ΔE_m observado (-110 a -130 mV) e o esperado pela equação de Goldman (-50 a -80 mV) é quando se usa inibidores da síntese de ATP, tal como o cianeto (CN^-).



Então, o ΔE_m é função do potencial de difusão mais o potencial eletrogênico (gerado pela bomba de prótons).

Representação bidimensional da H^+ -ATPase da membrana plasmática de levedura.

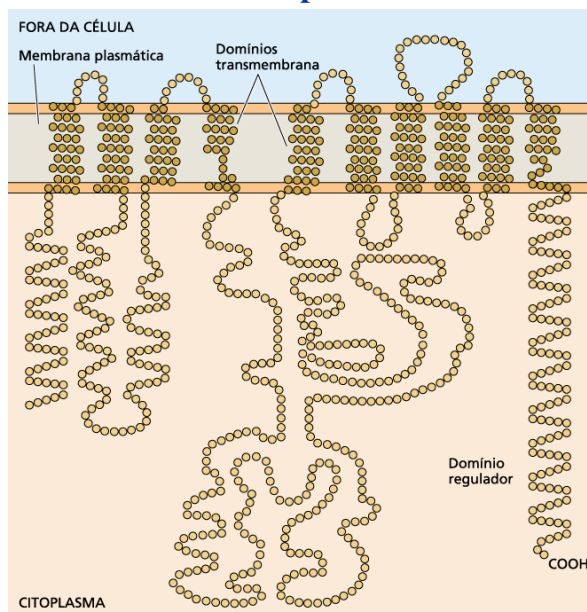


FIGURA 6.17 Representação bidimensional de uma H^+ -ATPase da membrana plasmática de levedura. A proteína H^+ -ATPase possui 10 segmentos transmembrana. O domínio regulador é um domínio autoinibitório. Modificações pós-tradução que levam ao deslocamento do domínio autoinibitório resultam na ativação da H^+ -ATPase (segundo Palmgren, 2001).

Ela é inibida por vanadato (HVO_4^{-2})

Além da bomba eletrogênica **H⁺-ATPase de membrana plasmática (100 kDa)** as plantas possuem:

- **Ca²⁺-ATPase de membrana plasmática (130 kDa) e de endomembranas (110 kDa)** que bombeiam Ca²⁺ para fora do citosol, mantendo a [Ca²⁺] no citosol baixa.
- **H⁺-ATPase vacuolar (750 kDa) e H⁺-pirofosfatase (80 kDa)** que bombeiam prótons eletrogenicamente para dentro do vacúolo e para a cisterna do complexo de Golgi;

Modelo do motor de rotação da **V - H⁺-ATPase.**

V - H⁺-ATPase é inibida por nitrato e pelo antibiótico bafilomicina. Ela é insensível ao vanadato.

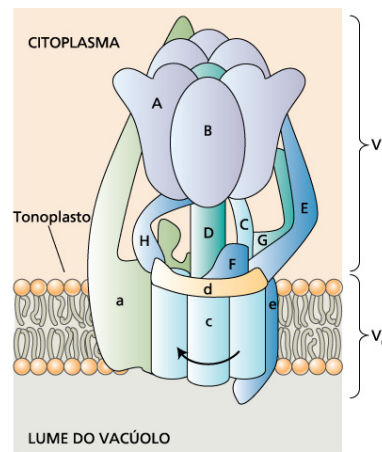


FIGURA 6.18 Modelo do motor de rotação da V-ATPase. Muitas subunidades de polipeptídeos se unem para formar esta enzima complexa. O complexo catalítico V₁, o qual é facilmente dissociado da membrana, contém os sítios de ligação de nucleotídeos e catalítico. Os componentes de V₁ são designados por letras maiúsculas. O complexo integral de membrana que medeia o transporte de H⁺ é designado V₀, e suas subunidades são designadas por letras minúsculas. Propõe-se que as reações da ATPase catalisadas por cada uma das subunidades A, atuando em sequência, governem a rotação do eixo (D) e das seis subunidades c. Acredita-se que a rotação das subunidades c em relação à subunidade governe o transporte de H⁺ através da membrana (segundo Kluge et al., 2003).

TABELA 6.2 O pH vacuolar de algumas espécies vegetais hiperacidificantes

Tecido	Espécie	pH ^a
Frutos	Lima (<i>Citrus aurantifolia</i>)	1,7
	Limão (<i>Citrus limonia</i>)	2,5
	Cereja (<i>Prunus cerasus</i>)	2,5
	Pomelo (<i>Citrus paradisi</i>)	3,0
Folhas	Begônia de cera (<i>Begonia semperflorens</i>)	1,5
	Begônia "Lucerna"	0,9-1,4
	<i>Oxalis</i> sp.	1,9-2,6
	Azedo (<i>Rumex</i> sp.)	2,6
	Opúncia (<i>Opuntia phaeacantha</i>) ^b	1,4 (6:45 AM) 5,5 (4:00 PM)

Fonte: Small, 1946.

^aOs valores representam o pH do suco ou da seiva espremida de cada tecido, normalmente um bom indicador do pH vacuolar.

^bO pH vacuolar do cacto *Opuntia phaeacantha* varia com a hora do dia. Muitas suculentas do deserto têm um tipo especializado de fotossíntese, denominado metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), que faz o pH do vacúolo decrescer durante a noite.

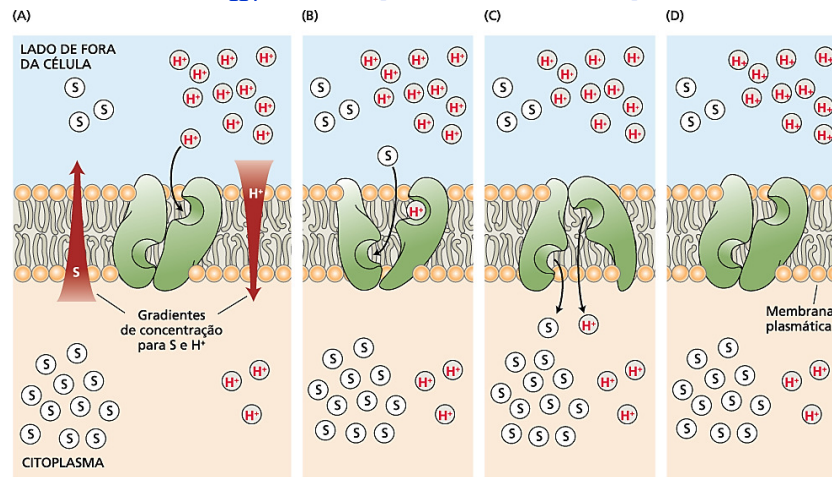
Em limão, o baixo pH é mantido devido à baixa permeabilidade do tonoplasto a prótons, à uma V-H⁺-ATPase especializada e ao acúmulo de ácidos orgânicos (cítrico, málico e oxálico que atuam como tampões).

Uma consequência importante do transporte ativo primário eletrogênico é a de permitir que no citosol existam [H⁺], [Na⁺], [K⁺] e [Ca⁺⁺] compatíveis com as necessidades metabólicas da célula.

Em animais, existe uma bomba eletroneutra, a H⁺/K⁺-ATPase de mucosa gástrica. A 3Na⁺/2K⁺-ATPase de células de animal é eletrogênica.

O transporte ativo secundário ou cotransporte utiliza a energia armazenada em gradientes de potencial eletroquímico sob a forma de força motriz de prótons (Δp).

$$\Delta\mu_{H^+}/F = \Delta p = \Delta E - 59\Delta pH$$



Dois exemplos de transporte ativo secundário acoplados ao gradiente primário de prótons.

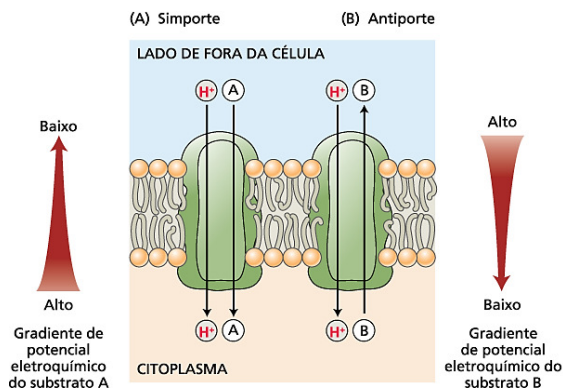


FIGURA 6.11 Dois exemplos de transporte ativo secundário acoplados a um gradiente primário de prótons. (A) No simporte, a energia dissipada por um próton movendo-se de volta para dentro da célula é acoplada à absorção de uma molécula de um substrato (p. ex., um açúcar) para dentro da célula. (B) No antiporte, a energia dissipada por um próton movendo-se de volta para dentro da célula é acoplada ao transporte ativo de um substrato (p. ex., um íon sódio) para fora da célula. Em ambos os casos, o substrato considerado está se movendo contra seu gradiente de potencial eletroquímico. Tanto substratos neutros quanto com carga podem ser transportados por esses processos de transporte ativo secundário.

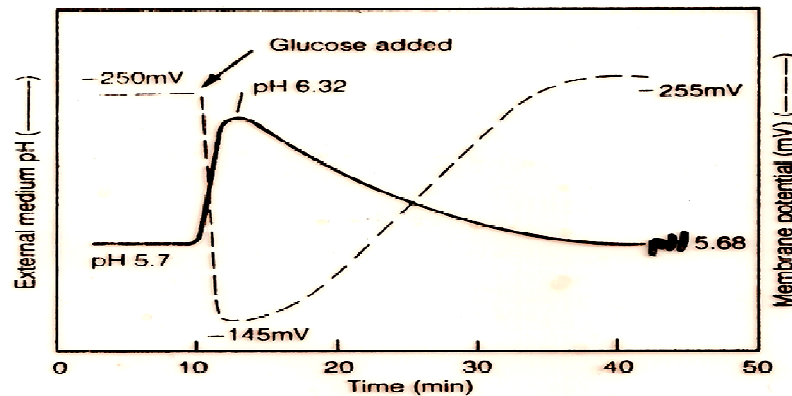


FIGURE 6.12. Evidence for a glucose/proton symport is shown by simultaneous measurements of the pH of the medium bathing the surface of the aquatic plant duckweed (*Lemna gibba*) and the membrane potential of one cell. The early portions of the curves show steady values of pH and membrane potential, conditions that change when 50 mM glucose is added to the solution. The observed increase in pH indicates that protons are disappearing from the medium at the same time that the membrane potential of the cell is decreasing. These observations are predicted by a glucose/proton symport if glucose is cotransported with a proton into the cell. With time, an increase in pump activity results in restoration of the initial pH and membrane potential values. (Adapted from Novacky et al. 1980.)

A equação usada para expressar a força motriz de prótons (mV) é a seguinte:

$$\Delta\mu_{H^+}/F = \Delta p = \Delta E - 59\Delta pH \text{ (eq. 1)}$$

Consideremos o exemplo de uma célula mergulhada em uma solução de 1 mM de KCl e 1 mM de sacarose.

O bombeamento de prótons por uma H^+ -ATPase resulta em um potencial de membrana de -120 mV e uma diferença de pH entre o interior e o exterior da célula de 2 unidades de pH. Assim, da Equação 1,

$$\Delta p = -120\text{mV} - 59(2)\text{mV} = -238\text{mV}$$

Quanto K^+ a célula pode absorver usando este Δp ?

Como o K^+ tem carga positiva e o interior da membrana é negativo, K^+ será absorvido através de canais iônicos pelo componente elétrico de Δp , que é de -120 mV.

Usando-se a equação de Nernst, pode-se calcular que o K^+ na solução externa de 1 mM e ΔE de -120 mV vai estabilizar a uma concentração interna de K^+ de 100 mM.

Assim, se o componente elétrico de Δp for usado, a célula pode gerar um gradiente de K^+ de 100 vezes através da membrana.

A força motriz de prótons também pode ser usada para transportar sacarose contra seu gradiente de potencial químico, através de um simporte próton-sacarose.

A sacarose é cotransportada com um próton, os dois componentes de Δp (-238 mV) podem ser utilizados para a absorção de sacarose.

A uma concentração externa de sacarose de 1 mM e Δp de -238 mV irá equilibrar com uma concentração interna de sacarose de 10 M.

Na prática, entretanto, tal gradiente de concentração, poderia não existir: a sacarose poderia se difundir para fora da célula, e os mecanismos de regulação na membrana reprimiria a atividade do simporte quando concentrações críticas fossem atingidas.

Panorama geral dos vários processos de transporte na membrana plasmática e tonoplasto de células vegetais.

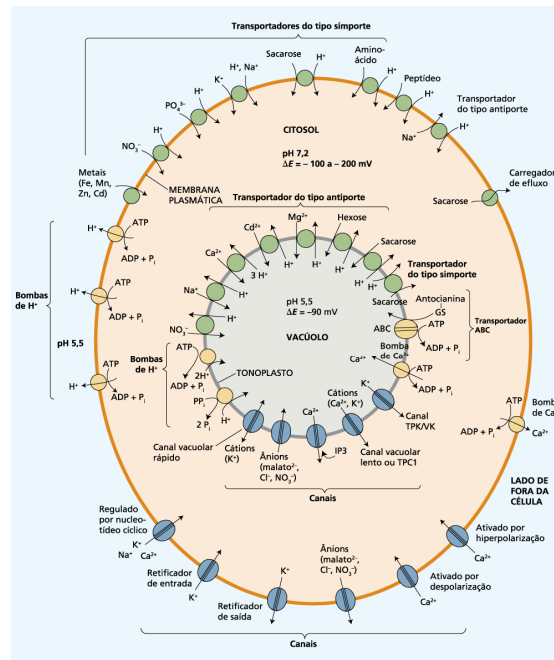
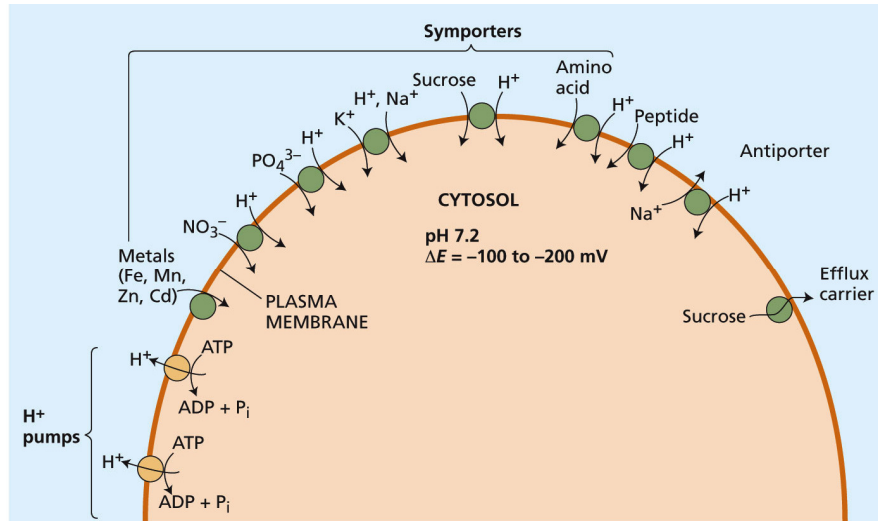


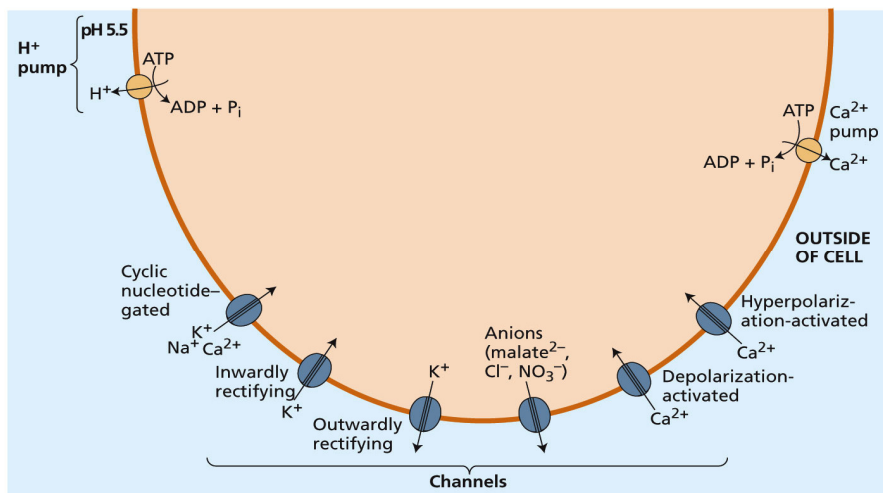
FIGURA 6.14 Panorama geral das diversas proteínas de transporte na membrana plasmática e tonoplasto de células vegetais. *

* N. de T: TPC (two-pore domain channel).

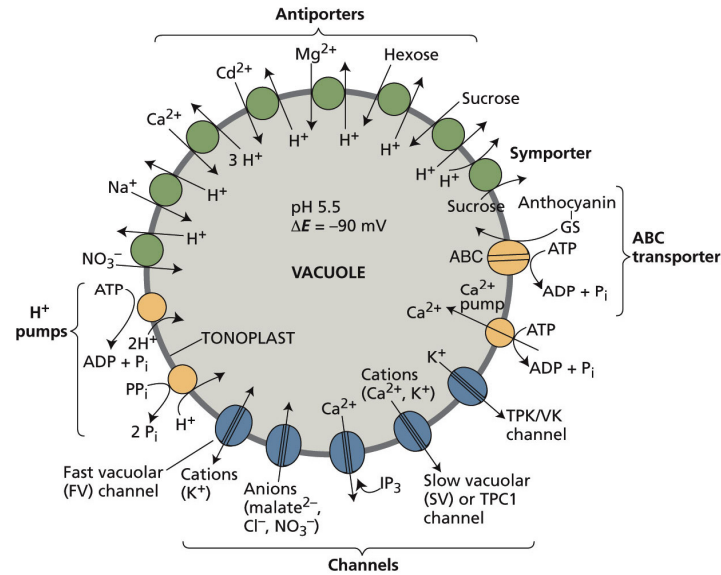
Panorama geral dos vários processos de transporte na membrana plasmática de células vegetais.



Panorama geral dos vários processos de transporte na membrana plasmática de células vegetais.



Panorama geral dos vários processos de transporte no tonoplasto de células vegetais.



Os canais de cátions são classificados em seis tipos

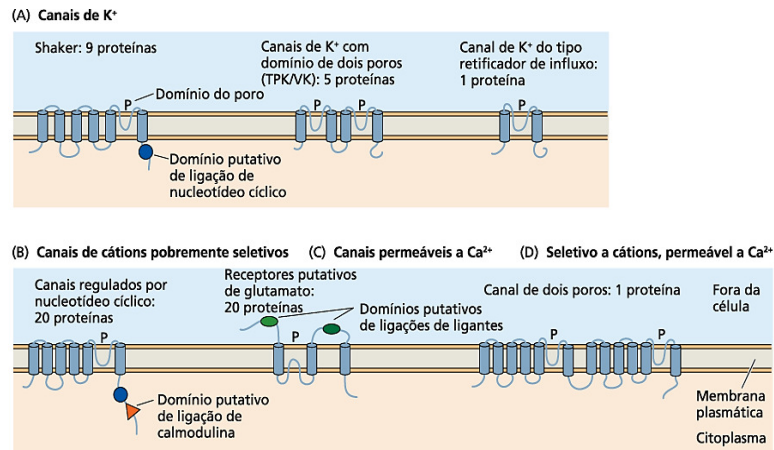
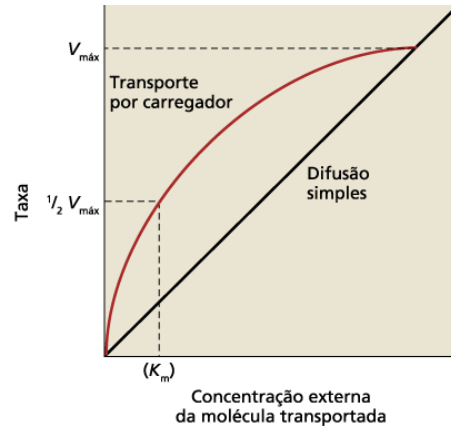


FIGURA 6.15 Seis famílias de canais de cátions de *Arabidopsis*. Alguns canais foram identificados unicamente a partir da homologia de sequência com canais de animais, enquanto outros foram verificados experimentalmente. (A) Canais seletivos de K⁺. (B) Canais de cátions fracamente seletivos com atividade regulada pela ligação de nucleotídeos cíclicos. (C) Receptores putativos de glutamato: baseadas em medidas de mudanças no Ca²⁺ citosólico, essas proteínas provavelmente funcionam como canais permeáveis a Ca²⁺. (D) TPC1 é o único canal de dois poros desse tipo codificado no genoma de *Arabidopsis*. TPC1 é permeável a cátions mono e divalentes, incluindo Ca²⁺ (segundo Very & Sentenac, 2002; Lebaudy et al., 2007).

Análises cinéticas podem elucidar mecanismos de transporte.



O transporte por carregador normalmente apresenta cinética de saturação (V_{max}), devido à saturação do sítio de ligação.

FIGURA 6.12 O transporte por carregador frequentemente apresenta cinética enzimática, incluindo saturação (V_{max}) (ver Apêndice 1). Em contraste, a difusão simples por meio de canais abertos é, diretamente proporcional à concentração do soluto transportado, ou, para um íon, à diferença de potencial eletroquímico através da membrana.

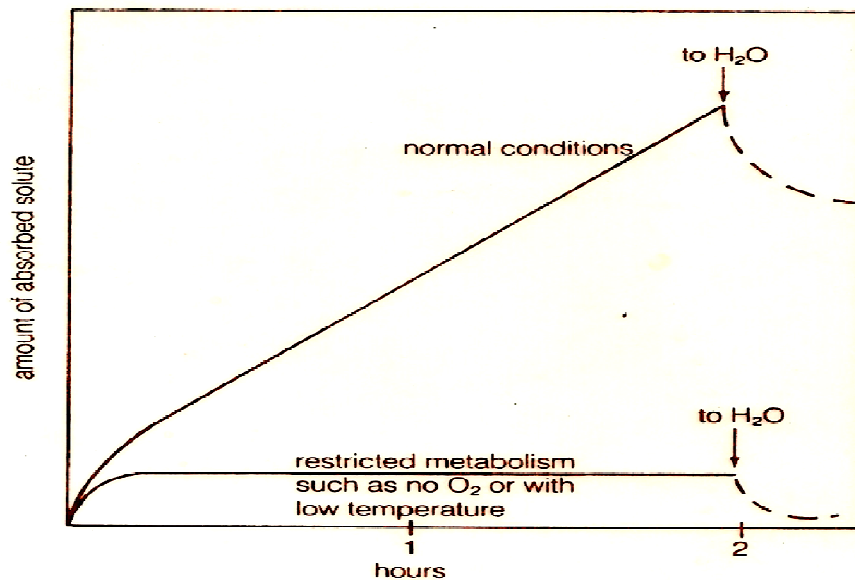
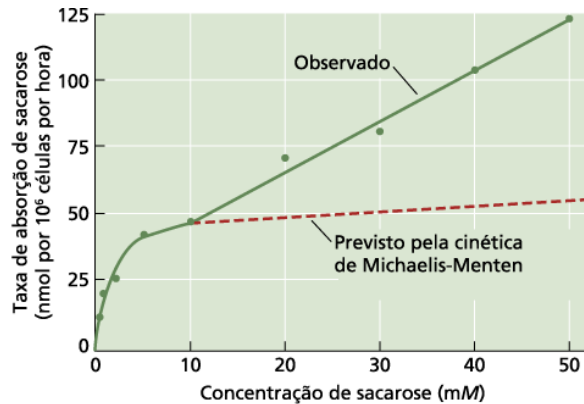
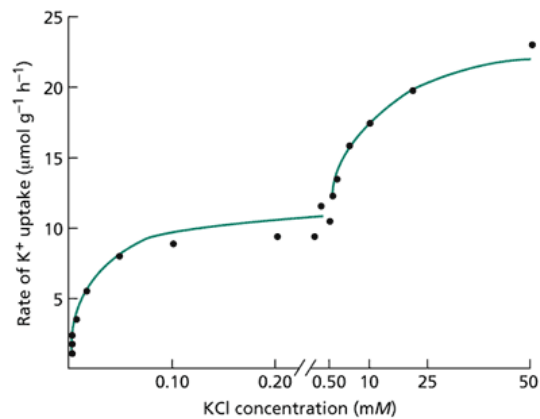


Figure 6-16 Progress of ion uptake with time under various conditions. For explanation, see text.



Estudos mostram que o transporte de NO_3^- tem também dois componentes: de alta (baixo K_m) e de baixa (alto K_m) afinidade.

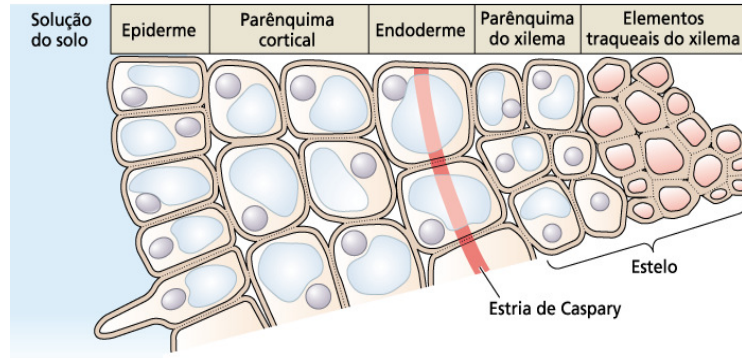
FIGURA 6.13 As propriedades de transporte de um soluto podem mudar com as concentrações do soluto. Por exemplo, em concentrações baixas (1 – 10 mM), a taxa de absorção de sacarose por células de soja mostra cinética de saturação típica de carregadores. Prevê-se que uma curva ajustada a esses dados aproxime-se de uma taxa máxima ($V_{\text{máx}}$) de 57 nmol por 10^6 células por hora. Em vez disso, em concentrações mais altas de sacarose, a taxa de absorção continua a aumentar linearmente, ao longo de uma ampla faixa de concentrações, consistente com a existência de mecanismos de transporte facilitado para a absorção de sacarose (segundo Lin et al., 1984).



O transporte de K^+ em raízes de cevada mostra duas fases diferentes. A cinética bifásica de absorção de K^+ , acentuada nesta figura pela mudança de escala em torno de 1 mM, sugere a presença de dois diferentes tipos de sistemas de transporte para o K^+ . O sistema de alta afinidade, tendo um K_m de 0,02 a 0,03 mM, é atribuído ao transporte ativo do tipo simporte; o sistema de baixa afinidade (que pode ou não mostrar saturação) é atribuído à difusão através de canais de K^+ (Epstein, 1972).

Transporte de íons nas raízes

As células parenquimáticas do xilema participam do carregamento do xilema.



O fluxo de íons das células do parênquima xilemático para os elementos dos vasos do xilema está sob forte controle metabólico através da regulação de H^+ -ATPases, canais de efluxo de íons e carreadores da membrana plasmática.

Transporte de íons nas raízes

- Os solutos movem-se tanto através do apoplasto quanto do simplasto;
- Os íons cruzam o simplasto e o apoplasto;
- As células parenquimáticas do xilema participam do seu carregamento.

As membranas plasmáticas das células do parênquima do xilema contêm bombas de prótons, aquaporinas e uma diversidade de canais iônicos e carreadores especializados no influxo e efluxo (De Boer & Volkov, 2003)

Seca, tratamento com ABA ou elevação da $[Ca^{2+}]$ citosólica reduzem a atividade dos canais retificadores de saída de K^+ (SKOR) e dos canais de ânions do parênquima do xilema de raiz, uma resposta que poderia ajudar a manter a hidratação na raiz sob condições de dessecação.

Além disso, o transportador de Na^+-H^+ do tipo antiporte SOS1 (*Salt Overly Sensitive*) parece carregar Na^+ no xilema, possivelmente servindo para melhorar os níveis de Na^+ no simplasto da raiz.

Assim, o fluxo de íons das células do parênquima do xilema para os elementos traqueais do xilema está sob rigoroso controle metabólico por meio da regulação das H^+ -ATPases, canais de efluxo de íons e carreadores da membrana plasmática.

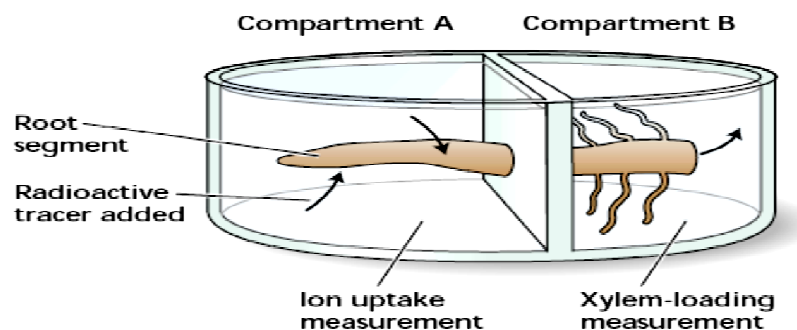


FIGURE 6.19 We can measure the relationship between ion uptake into the root and xylem loading by placing a root segment across two compartments and adding a radioactive tracer to one of them (in this case compartment A). The rate of disappearance of the tracer from compartment A gives a measure of ion uptake, and the rate of appearance in compartment B provides a measurement of xylem loading. (From Lüttge and Higinbotham 1979.)