

Universidade de São Paulo
Instituto de Física

O Papel da Histerese no Comportamento
Complexo da Condutância Estomática

Antônio Mário de Torres Ramos

Orientadora: Profa. Dra. Carmen P. Cintra do Prado

Tese de doutorado apresentada
ao Instituto de Física para a
obtenção do título de Doutor em
Ciências

São Paulo

2012

Agradecimentos

Agradeço a todos que me ajudaram à concretizar essa tese. À minha orientadora Profa. Carmen P. Cintra do Prado pelo acolhimento, ensinamentos e orientação. À CAPES pelo auxílio financeiro. Ao Prof. Gustavo pela cooperação e por esclarecer especificidades botânicas. Sou grato à diversas pessoas durante o doutorado. Muitos nomes que, por justiça, não me arrisco a listá-los todos aqui. Porém, cada um que me ajudou ou contribuiu com meu trabalho está representado nas seguintes linhas. Aos amigos e colegas pelas conversas construtivas. Aos professores que me inspiram. Aos funcionários pelo suporte e atenção. Muito obrigado aos meus tios/tias, primos/primas de São Paulo pelo apoio e ajuda à minha família em nosso momento de transição. Agradeço a minha mãe Magnolia pelo carinho, apoio e confiança. À minha filha Luiza por sua ternura e seus singelos pensamentos que me levam a um magnífico aprendizado. E finalmente, à minha esposa Gabriela pelo companheirismo, dedicação e paciência.

Resumo

Estômatos são poros responsáveis pela troca gasosa entre a folha e o meio externo. A partir da década de 80, experimentos revelaram um complexo padrão espaço temporal na abertura e fechamento dos estômatos. As experiências apontam para uma possível coordenação entre estômatos em algumas áreas da folha chamadas de patches. Esse fenômeno é conhecido na literatura como *patchy stomatal conductance*. Frequentemente a coordenação dinâmica dos estômatos está associada à oscilações temporais na condutância estomática (média espacial da abertura dos estômatos).

Em 1997 Haefner, Buckley e Mott (HBM) publicaram uma análise numérica de um modelo dinâmico para explorar o comportamento complexo dos estômatos. O modelo é baseado em algumas características conhecidas dos estômatos e assume transporte hídrico em uma rede definida por uma geometria simples e bastante restritiva. De acordo com os autores, o modelo reproduz qualitativamente os dados experimentais. Recentemente, Ferraz e Prado mostraram que esse modelo não é capaz de reproduzir os resultados experimentais. Usando ingredientes do modelo sugerido por HBM, Ferraz e Prado sugeriram uma geometria realística de distribuição reservatórios hídricos. Embora essa configuração reproduza os patches, eles permanecem estáticos e nenhuma oscilação é observada. Sem explorar detalhes significativos, Ferraz e Prado afirmaram que a histerese na abertura estomatal poderia explicar vários aspectos dos resultados experimentais.

No presente estudo comprovamos, através de uma abordagem computacional baseada em transdutores histeréticos, que a hipótese de histerese na abertura dos estômatos de fato reproduz qualitativamente os dados experimentais. Em nossa abordagem a histerese

na abertura dos estômatos é emulada através de operadores chamados de histerons. A robustez da hipótese é testada usando diferentes tipos de histerons. Analisamos a correlação entre os estômatos na rede que simula a superfície da folha. Observamos que a correlação entre estômatos depende da geometria da veia. Uma análise detalhada dos parâmetros envolvidos revela uma dependência entre o período de oscilação na condutância estomática e o déficit de vapor d'água entre a folha e o meio ambiente. Esta característica subjacente ao modelo pode inspirar novas experiências para testar a hipótese da histerese na abertura dos estômatos.

Abstract

Stomata are pores on the surface of leaves responsible for controlling the exchange of gas between the plant and the environment. Experiments revealed a complex spatial-temporal pattern in the opening and closing mechanism of stomata. The main feature of the phenomenon is that stomata appear to be synchronized into clusters, known as *patches*. The dynamical coordination of stomata often involves *oscillations in stomatal conductance*.

In 1997 Haefner, Buckley, and Mott (HBM) published a numerical analysis of a dynamic model to explore the complex behavior of stomata. The model is based on some known features of the stomata, and assumes that water diffuses within the leaves according to a simple geometric arrangement. According to the authors, the model reproduces qualitatively the experimental data. Recently, Ferraz and Prado showed that the computational approach of HBM is not able to reproduce the experimental results. Inspired by this model, Ferraz and Prado introduced a new geometric features that leads to static patches of stomata; however no oscillation was observed and the patches remained static. The authors suggested that *hysteresis* in stomatal aperture could explain several experimental aspects.

We now report a further investigation of the changes suggested by Ferraz and Prado in the original model of HBM. The theoretical approach confirmed that hysteresis in the aperture mechanism of pores reproduces a variety of behaviors of stomatal conductance described in experiments. We explore the hysteresis feature through the formalism of hysteretic transducer. The robustness of the hysteretic assumption is tested by different

kinds of hysteresis operators. We analyzed the correlation among stomata in the lattice. We observed that the correlation depends on the geometry of the veins. Finally, the analysis of the model reveals a dependence between the period of oscillation in the stomatal conductance time series and water vapor pressure deficits Δw – an external parameter. Further experiments might explore this underlying feature of the model.

Sumário

1	Introdução	1
1.1	Evaporação e Condutância Estomática	2
1.2	Padrões Espaço Temporais	3
1.3	Morfologia do Estômato	8
1.4	Grandezas Relevantes	10
1.4.1	Pressão Osmótica	12
1.4.2	Pressão de Turgor	14
1.4.3	Diagrama de Höfler-Thoday	16
1.5	Revisão da Literatura	17
2	Modelo Hidráulico de Aréolas	19
2.1	Análise do Modelo Hidráulico de Aréolas	26
2.2	Resultados Numéricos do Modelo de Aréolas	32
2.3	Histerese na Abertura dos Estômatos	36
3	Operadores Histerese	40
3.1	Definição da Entrada do Operador	46
3.2	Resposta Mecânica com Histerese	47
3.2.1	Relê I: Não Ideal	47
3.2.2	Relê II: Não Ideal Modificado	48
3.2.3	Relê III: Tangente Hiperbólica	50

4	Resultados Numéricos	52
4.1	Descrição do Método Numérico	53
4.2	Histerese na Abertura Estomática	55
4.2.1	Relê Não Ideal	57
4.2.2	Relê Não Ideal Modificado	59
4.2.3	Relê Não Ideal Tangente Hiperbólica	61
4.3	Influência dos Limiares α e β no Período em $\langle A \rangle$	65
4.4	O Papel da Evaporação (Δw) no Modelo	69
4.4.1	Evaporação versus Período	71
4.5	Influência do Número de Veias	73
4.5.1	Comportamento Local das Unidades Estomáticas	74
4.5.2	Número de Veias Versus Período	79
4.6	Epiderme	81
5	Abordagem Analítica	86
5.1	Equação Diferencial com Histerese	86
5.2	Limite Contínuo do Modelo Hidráulico	91
5.2.1	Caso 1b	95
5.2.2	Caso 1a	97
5.2.3	Caso 2a	98
5.2.4	Caso 2b	101
5.3	Periodicidade na Solução	101
6	Análise de Padrões Espaciais	109
6.1	Influência da Configuração Geométrica das Veias	110
6.2	Correlação	116
6.2.1	Sítios Inativos	119
6.3	Variabilidade Espacial	120
7	Conclusões	125

Lista de Figuras

1.1	Imagem produzida por microscopia eletrônica [1] de estômato na superfície inferior de uma folha de tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>).	1
1.2	A imagem foi obtida pela técnica de fluorescência da clorofila usada para visualizar a fotossíntese em plantas [2]. As imagens de 512×512 pixels são capturadas a cada 20 s, filtradas de ruído e normalizadas. As regiões mais claras indicam estômatos fechados, e as regiões mais escuras indicam estômatos abertos. Os contornos brancos separam as regiões fluorescentes ativas das não ativas.	4
1.3	Experimento usando a planta <i>Xanthium strumarium</i> , uma espécie de carapicho encontrado na América do Norte. Os dados obtidos através de trocas gasosas são indicados como (SC) <i>stomatal conductance</i> ; Já os dados obtidos através da fluorescência da clorofila são registrados como intensidade do pixel (PI), <i>pixel intensity</i> [3].	6
1.4	O gráfico mostra a condutância estomática de uma área de $6,25 \text{ cm}^2$ fechada em uma câmara que mede a troca gasosa [4]. A sequência de imagens mostra resultado de medidas de fluorescência da clorofila em $\sim 75\%$ da área fechada pela câmara, a escala ao lado mostra a relação entre a cor do pixel e a percentagem da taxa fotossintética em relação a um máximo.	7
1.5	Representação generalizada do corte transversal da estrutura do estômato. As legendas significam: g - células guardas, e - células epidérmicas, s - células subsidiárias e m - células do mesófilo. [5]	8

1.6	A parede da célula guarda virada para o poro é mais espessa e rígida, enquanto a extremidade oposta é mais flexível. Dessa forma, quando há excesso na pressão interna da célula guarda, as paredes externas se distendem mais que as paredes internas e o orifício entre as células guarda aumenta de tamanho. [5]	9
1.7	Diagrama de Höfler-Thoday. O diagrama relaciona o potencial hídrico Ψ , o potencial osmótico Ψ_π , o potencial de pressão Ψ_P com o conteúdo hídrico relativo V/V_{\max} à medida que a célula perde água a partir da turgidez máxima.	16
2.1	Representação esquemática da estrutura espacial do modelo. Os sítios cinzas representam as veias. Os sítios brancos representam as unidades estomáticas. As paredes celulares são permeáveis à água. Dessa maneira, é possível haver fluxo de água entre unidades estomáticas através das células epidérmicas, e dentro da própria unidade, entre a célula guarda e as epidérmicas que a cercam.	20
2.2	Diagrama $\Psi \times II$, destacando os três regimes distintos da equação (2.19).	29
2.3	Diagrama $\Psi \times II$. Este diagrama é particionado de forma a destacar os quatro regimes distintos do sistema de equações (2.14) e (2.15).	30
2.4	Trajetórias do sistema de equações (2.14) e (2.15) a partir de diferentes configurações iniciais. Cada ponto do diagrama representa a média espacial das variáveis Ψ e II	33
2.5	Evolução temporal da média espacial da abertura $\langle A \rangle$. As configurações iniciais estão indicadas no <i>inset</i> da figura. Podemos observar que os casos que apresentam $\langle A \rangle \rightarrow 0$ estão associados ao atrator $(0.0, -1.5)$. Os casos que apresentam $\langle A \rangle \rightarrow 0.235391$ estão associados ao atrator $(-2.764609, -3.0)$. As trajetórias estão destacadas em cores com o propósito de comparar com suas respectivas evoluções temporais no diagrama $\langle \Psi \rangle \times \langle II \rangle$. Note que em nenhum caso observamos oscilações autossustentáveis.	36

2.6	Modificação proposta por Ferraz e Prado na geometria do problema: Veias (sítios cinzas) distribuídas aleatoriamente sobre a rede.	37
2.7	Ciclo de histerese na relação entre a abertura do poro e a pressão no interior da célula guarda (\bullet, \blacktriangle)- Ψ_P^g pressão crescendo, ($\blacktriangledown, \blacksquare$) - Ψ_P^g pressão decrescendo [6]. As barras de erro são menores do que os símbolos.	38
3.1	Ciclo de histerese de um sistema físico.	41
3.2	Ciclo de histerese ferroelétrica de um filme fino de BaTiO ₃ (400 nm) / LaNiO ₃ / num substrato de silício [7]. Inspiração para a definição de um transdutor histerético.	42
3.3	Diagrama de Entrada/Saída mediado por um transdutor operacional que sintetiza o conceito básico do operador histerese [8].	43
3.4	Resposta característica de um transdutor estático para dois sinais com escalas temporais diferentes. (a) Dois valores de entrada u atingem sucessivamente os mesmo valores extremos, porém a variação no tempo desses valores é diferente. (b) Esses dois valores de entrada irão produzir o mesmo diagrama $w \times u$, desde que o estado inicial do transdutor seja o mesmo para ambos valores de entrada.	44
3.5	(a) Histerese com memória local. O comportamento futuro do transdutor pode ter, no máximo, duas curvas no diagrama $w \times u$; (b) Histerese com memória não local. O comportamento futuro do transdutor pode ter <i>infinitas</i> curvas no diagrama $w \times u$	45
3.6	Diagramas de entrada/saída dos operadores com limiares α e β	47
3.7	Comparação entre o valor de entrada e o valor de saída usando o operador relê não ideal modificado com $\alpha = \beta$ (curva vermelha) e com $\alpha < \beta$ (curva azul).	49
3.8	Diagrama de entrada/saída do operador relê não ideal tangente hiperbólica com limiares $\alpha - \delta$ e $\beta + \delta$. Na figura as linhas vermelha e azul representam o conjunto de possíveis valores entrada-saída.	51

- 4.1 Série temporal da média espacial da abertura estomática. Utilizamos como mecanismo de abertura dos estômatos o operador relê não linear. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Já na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 6,0$, $\tau = 0,001$ 57
- 4.2 Diagrama de trajetória no plano $\langle \Pi \rangle \times \langle \Psi \rangle$. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. As setas indicam a sequência temporal do sistema. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 6,0$, $\tau = 0,001$ 58
- 4.3 Série temporal da média espacial da abertura estomática. Nesse caso, o mecanismo de abertura dos estômatos segue o operador relê não linear modificado. Na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa e na linha tracejada $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 12,0$, $\tau = 0,001$ 60
- 4.4 Diagrama de trajetória no plano $\langle \Pi \rangle \times \langle \Psi \rangle$. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. As setas indicam a sequência temporal do sistema. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 12,0$, $\tau = 0,001$ 60

- 4.5 Série temporal da média espacial da abertura estomática $\langle A \rangle$. Nesse caso, utilizamos como mecanismo de abertura dos estômatos o operador relê não linear tangente hiperbólica. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Já na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 6,0$, $\tau = 0,001$ 62
- 4.6 Diagrama de trajetória de $\langle \Psi \rangle$ e $\langle \Pi \rangle$. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Já na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. As setas indicam a sequência temporal do sistema. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 6,0$, $\tau = 0,001$ 63
- 4.7 (a) Evolução temporal de $\langle \Psi \rangle$ e $\langle \Pi \rangle$ (MPa) a partir de diferentes condições iniciais em umma rede $\ell = 1024$ com 104.816,0 veias e $\Delta w = 15,0$. (b) Evolução temporal de $\langle A \rangle$ (unidades de área). As curvas 2 (sólida) e 3 (tracejada) estão associadas com oscilação em $\langle A \rangle$, enquanto a curva 1 (traço-ponto) está associada com $\langle A \rangle = 0,0$, [9]. 64
- 4.8 Análise da TFD na série temporal de $\langle A \rangle$ usando o operador *relê não ideal modificado*. Numa rede $\ell = 1000$; utilizando 19985 veias; $\Delta w = 10$; $\tau = 0,001$; $\Psi_0 = -0,75$; $\Pi_0 = -2,25$. Note que o período da série aumenta com o tamanho do intervalo $\beta - \alpha$ 66
- 4.9 Análise da TFD na série temporal de $\langle A \rangle$ usando o operador memória relê não ideal modificado. Nessas figuras utilizamos $\alpha = 0,6$ e os demais parâmetros são iguais aos da Figura 4.8. 67
- 4.10 Tamanho do intervalo $\beta - \alpha = 1,0$ com $\alpha = 0,5$ e $\beta = 1,5$. Nenhum período característico pode ser identificado. Demais parâmetros são iguais aos da Figura 4.8. 68
- 4.11 Incidência de batimento para o caso $\alpha = 0,5$ e $\beta = 0,8$ 69

4.12	Relação entre a média temporal de $\langle A \rangle$ e a diferença de vapor molar de água Δw . O curva de ajuste evidencia o decaimento $1/\Delta w$	70
4.13	Séries temporais de $\langle A \rangle$ para diferentes valores de Δw . Utilizamos o Relê Não Ideal numa rede $\ell = 1000$; 19985 veias; $\tau = 0,001$; $\Psi_0 = -0,75$; $H_0 = -2,25$	71
4.14	Séries temporais de $\langle A \rangle$ com $\Delta w = 0.1$ e $\Delta w = 2.0$. Utilizamos o Relê Não Ideal numa rede $L = 1000$; 19985 veias; $\tau = 0,001$; $\Psi_0 = -0,75$; $H_0 = -2,25$	71
4.15	Análise de TFD na série temporal da média espacial da abertura $\langle A \rangle$	72
4.16	Quanto maior o deficit de vapor d'água Δw , menor o período de oscilação de $\langle A \rangle$. Neste caso utilizamos o operador relê não ideal [9].	73
4.17	O valor de $\langle A \rangle$ cresce com o número de veias linearmente.	73
4.18	Rede $N = 16 \times 16$ com $N_v = 48$ veias distribuídas aleatoriamente. Abaixo ilustra-se a sequência temporal da abertura de quatro sítios, com 1, 2, 3 e 4 veias em suas vizinhança. Acima, ilustra-se a série temporal da abertura desses quatro sítios e da abertura média da rede.	75
4.19	Rede $N = 16 \times 16$ com $N_v = 60$ veias ao longo da borda da rede. Abaixo ilustra-se a sequência temporal da abertura de três sítios. Acima, ilustra-se a série temporal da abertura desses três sítios e da abertura média da rede.	78
4.20	Relação entre a fração de estômatos com k veias em sua primeira vizinhança e a quantidade de veias, normalizada ao número total de sítios da rede, N_v/N	80
4.21	O período de oscilação na abertura das UE depende da quantidade de veias em suas vizinhanças. Nesse caso, em particular, $N_v/N \approx 0,1$	81
4.22	A adição de sítios inativos à rede pode ser entendida como a diminuição da escala espacial na integração numérica.	83

4.23 Série de $\langle A \rangle$ para valores de $N_i = 0, 0.27N$ e $0.44N$; utilizamos $N_v \approx N_e$.
 A parte inferior da figura mostra a análise da TFD para os três casos.
 Note a mudança no período quando $N_i = 0$ 84

5.1 Diagrama de entrada /saída. As linhas espessas representam possíveis
 valores do par $(x(t), R_{\alpha,\beta}x(t))$ 87

5.2 Trajetória de $x(t)$ em função de t . Observe que a solução fica “presa”
 entre os dois limiares α e β e apresenta comportamento periódico com
 $T = 2 \ln(\beta/\alpha)/c$ 89

5.3 Diagrama indica as regiões que possuem diferentes regimes. Notadamente
1a, 1b, 2a e 2b. A faixa em vermelho representa o intervalo $\alpha < P < \beta$,
 nessa região a abertura A depende da história do sistema. 94

5.4 Gráfico da solução $\Psi(x, t)$ descrita em termos de uma série até ordem 10. . 96

5.5 Soluções iniciadas na região **1a** tendem para o ponto $(0, \Pi^{\min} - \Pi^e)$ que
 está contido na própria região **1a**. Soluções iniciadas na região **1b** tendem
 para o ponto $(0, \Pi^{\min})$ que está na região **2a**, portanto a solução cruza a
 faixa delimitada pelos patamares α e β . O comportamento acima descrito
 depende dos valores assumidos por α, β e θ 102

5.6 O estado estacionário do sistema partindo das regiões **2a e 2b** depende da
 posição x em relação as veias. Portanto as soluções podem cruzar a faixa
 delimitada por α e β a depender da posição em relação as veias. 103

5.7 Gráficos da solução $\Psi(x, t)$ em cinco instantes diferentes. Na Figura 5.7a as
 condições iniciais foram definidas na região **2b** com $\Psi_0 = -2, 0, \Pi_0 = -3, 5$
 (MPa). Já na Figura 5.7b as condições iniciais foram definidas na região
2a com $\Psi_0 = -1, 0, \Pi_0 = -3, 5$ (MPa). Nesses casos $w = 40, L = 1,$
 $D = 1$ e $k = 1$ 104

- 5.8 Evolução temporal de $\Psi(x, t)$ obtida por integração numérica partindo de $\Psi_0 = -2,0$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa. O problema é definido em um intervalo $0 < x < L$ com $\alpha = 0.3$ MPa, $\beta = 0.7$ MPa, $w = 1$ MPa/m²s e $D = 0.0001$ m²/s. 106
- 6.1 (a) - Configuração regular de veias numa rede de lado $L = 16$. As veias estão em vermelhos, os demais sítios representam as UEs. A abertura é descrita por um gradiente de cinza. Sítios brancos representam UE fechadas, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. (b) - Série temporal da abertura média $\langle A \rangle$ para a configuração regular de veias. 111
- 6.2 (a) - Veias formadas por segmentos de tamanho $L = 12$ simétricas na direção y . As veias estão em vermelhos, os demais sítios representam as UEs. A abertura é descrita por um gradiente de cinza. Sítios brancos representam UE fechadas, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. (b) - Série temporal da abertura média $\langle A \rangle$. Note que o valor mínimo de $\langle A \rangle \neq 0$ 112
- 6.3 (a) - Veias formadas por segmentos cujo tamanho varia ao longo da direção y . As veias estão em vermelhos, os demais sítios representam as UEs. A abertura é descrita por um gradiente de cinza. Sítios brancos representam UE fechadas, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. (b) - A Série temporal da abertura média $\langle A \rangle$ tente a uma suavização e sua amplitude diminui em relação aos casos anteriores. 113
- 6.4 (a) - Veias distribuídas aleatoriamente sobre a rede. As veias estão em vermelhos, os demais sítios representam as UEs. A abertura é descrita por um gradiente de cinza. Sítios brancos representam UE fechadas, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. (b) - A amplitude de $\langle A \rangle$ é ainda menor que nos outros casos. 115

6.5	Correlação para diferentes configurações: 1 - Segmentos paralelos e contínuos. 2 - Segmentos paralelos e descontínuos nas extremidades. 3 - Segmentos paralelos e descontínuos nas extremidades e na diagonal. 4 - Veias distribuídas aleatoriamente.	117
6.6	Correlação versus a distância d para diferentes valores de Δw	118
6.7	Correlação versus Δw , para as distâncias $d = 1, \sqrt{2}$ e 2	119
6.8	Correlação versus a distância entre unidades estomáticas. O número de veias e UEs são iguais $N_e = N_v \approx 8160$, assim o número de sítios inativos cresce $N_{i,0} \approx 0$, $N_{i,1} \approx 28700$ e $N_{i,2} \approx 57400$. Nesses caso o parâmetro $\Delta w = 16$	120
6.9	Configuração de um segmento de veias destacando a descontinuidade de uma veia.	121

Lista de Tabelas

4.1	Período da abertura de um dado sítios com n veias em sua vizinhança; utilizando o Relê não ideal Modificado.	76
4.2	Período da abertura de um dado sítios com n veias em sua vizinhança. . .	77

Capítulo 1

Introdução

Estômatos são estruturas celulares presentes nas folhas das plantas que têm o formato de um poro, como mostra a Figura 1.1, e são essenciais para o equilíbrio fisiológico da planta. Esse conjunto de células cumprem a função de regular as trocas gasosas entre a planta e o meio ambiente. Se abertos, os estômatos permitem a assimilação do dióxido de carbono (CO_2) necessário para realização da fotossíntese e permitem a evaporação da água, processo essencial para regular a temperatura interna da planta e manter estável o fluxo da seiva bruta proveniente da raiz.

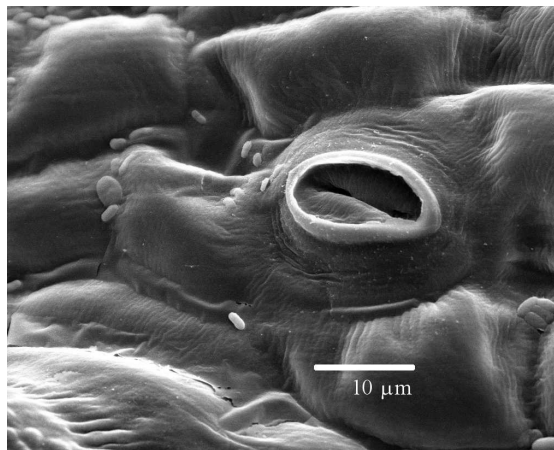


Figura 1.1: Imagem produzida por microscopia eletrônica [1] de estômato na superfície inferior de uma folha de tomate (*Lycopersicon esculentum*).

Através de mecanismos metabólicos as plantas conseguem controlar a abertura dos estômatos, se adaptando às condições do ambiente, como disponibilidade de água no solo, umidade da atmosfera ou temperatura externa. Entretanto, muitas vezes, os estômatos recebem do meio ambiente sinais contraditórios. Por exemplo, em um dia ensolarado e muito seco, os estômatos devem fechar para evitar perdas excessivas de água, porém precisam abrir para captar o CO_2 necessário à fotossíntese.

Nas últimas três décadas, experimentos realizados em plantas revelaram que, sob certas circunstâncias ambientais, o comportamento dos estômatos apresenta um interessante e complexo padrão espaço temporal. Os experimentos mostram que os estômatos de uma certa região se coordenam em domínios. Os estômatos pertencentes a um dado domínio possuem valor médio de abertura diferente dos estômatos que pertencem à áreas adjacentes. O fenômeno é caracterizado por um mosaico de domínios com diferentes valores médios de abertura ao longo da superfície da folha. Esses domínios são chamados na literatura de *patches*.

No presente estudo discutiremos o possível papel da histerese no comportamento dos estômatos. Vamos apresentar um modelo matemático construído a partir de teorias conhecidas pelos botânicos [10, 11]. O modelo descreve, através de equações diferenciais, o processo de transporte da água no interior da folha juntamente com o mecanismo que governa a abertura e o fechamento de um estômato. A partir de regras bem estabelecidas esperamos descrever os complexos padrões espaço temporais como resultado de propriedades emergentes das equações do modelo.

1.1 Evaporação e Condutância Estomática

Boa parte da água absorvida pela planta é perdida através dos estômatos e praticamente todo o dióxido de carbono que entra no vegetal passa por eles. Por essa razão é comum associar a quantidade de gases trocados entre o interior da folha e o meio externo com a abertura média dos estômatos. Essa associação é feita através de uma grandeza conhecida como *condutância estomática* g . Essencialmente, a condutância estomática é

medida em unidades de fluxo, e está relacionada com a média da abertura dos estômatos na área em que foi realizada a medida.

A relação quantitativa entre a abertura estomática e a troca gasosa através do poro estomático pode ser obtida a partir da primeira lei de Fick para difusão. Sendo assim a taxa de evaporação de uma folha E é tal que

$$E = (w_i - w_e) g = \Delta w g, \quad (1.1)$$

onde w_i e w_e são, respectivamente, a fração molar de vapor de água no espaço intercelular e no meio externo à planta e g é a condutância estomática de vapor d'água relativa à área que foi medida [12].

Portanto, a condutância g é determinada a partir de medidas experimentais da taxa de evaporação da folha E e das frações molares de vapor de água $w_{i(e)}$. As grandezas w_i e w_e são calculadas a partir de medidas na temperatura da folha, assumindo uma pressão de vapor saturada.

Estudos sobre a condutância estomática média são fundamentais para a compreensão de diversos fenômenos ligados aos estômatos. Por exemplo, medidas indiretas da condutância permitem uma investigação de como os estômatos respondem a mudanças nas condições ambientais, tais como a intensidade da luz, variação na concentração de gases como dióxido de carbono, vapor de água, ozônio, etc.

1.2 Padrões Espaço Temporais

Desde o início do século passado os cientistas tem observado que, sob determinadas circunstâncias ambientais, a condutância estomática apresenta um comportamento oscilatório com o tempo. As oscilações ocorrem comumente devido a perturbações no ambiente. Com frequência as oscilações desaparecem após a perturbação inicial, porém em alguns casos a oscilação pode persistir e continuar inalterada por longos períodos de tempo.

Até o final da década de 80 era consenso entre os cientistas tratar cada estômato como uma unidade autônoma, que respondia independentemente a estímulos externos,

tais como o aumento de luminosidade ou déficit de água, conhecido como estresse hídrico. Essa formulação prevê que o valor da condutância estomática g deveria ser uniforme espacialmente, variando apenas por pequenas diferenças fisiológica dos estômatos. Dessa forma as oscilações seriam explicadas através de mecanismos de *feedback*: a taxa de evaporação afeta a abertura dos estômatos, e a abertura por sua vez influencia a taxa de evaporação.

Entretanto estudos mais recentes [13] mostram que conjuntos de centenas e até milhares de estômatos, chamados na literatura de *patches*, se comportam de forma drasticamente diferente de grupos similares em regiões adjacentes, produzindo um interessante padrão espacial, mesmo quando as condições ambientais são mantidas constantes [3, 4]. Na Figura 1.2 podemos verificar que, além de variar espacialmente, os padrões observados através dos *patches* também mudam sua posição a medida que o tempo varia.

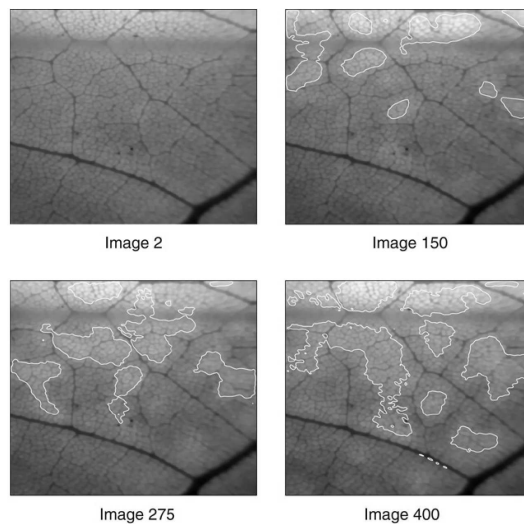


Figura 1.2: A imagem foi obtida pela técnica de fluorescência da clorofila usada para visualizar a fotossíntese em plantas [2]. As imagens de 512×512 pixels são capturadas a cada 20 s, filtradas de ruído e normalizadas. As regiões mais claras indicam estômatos fechados, e as regiões mais escuras indicam estômatos abertos. Os contornos brancos separam as regiões fluorescentes ativas das não ativas.

Esse comportamento espacial heterogêneo é conhecido na literatura como “patch stomatal closure” ou “stomatal patchiness”. Até recentemente esse fenômeno passou despercebido por se encontrar em uma escala intermediária em relação às escalas em que os estômatos são comumente estudados.

Os estômatos possuem dimensões lineares da ordem de $10\ \mu\text{m}$. Nessa escala a resposta do estômato à estímulos externos é usualmente estudada observando um único estômato no microscópio. Por outro lado, a condutância estomática é obtida através de experimentos de troca gasosa. Essas medidas representam um comportamento médio de milhares de estômatos por cm^2 .

Apenas a partir da década de 80 a ocorrência desse tipo de fenômeno pôde ser observada por mudanças na resposta da fotossíntese, detectadas via fluorescência da clorofila, que proporcionaram informação sobre a distribuição espacial da condutância estomática de maneira explícita em uma folha.

Vamos descrever brevemente as experiências que evidenciaram o fenômeno de patchiness entre os estômatos. Essas experiências envolvem a medição da fluorescência emitida pelas moléculas de clorofila durante o processo de fotossíntese.

A distribuição da atividade fotossintética em regiões da folha é registrada em imagens que relacionam a intensidade de fluorescência da clorofila com a intensidade ou cor do pixel registrado em um filme. A Figura 1.2 mostra um resultado típico dessa técnica. Note que a distribuição espacial da atividade fotossintética varia no tempo.

Quando os estômatos estão fechados a concentração de CO_2 é pequena. Devido a escassez de CO_2 a probabilidade de acontecer fotossíntese nessa região quando a planta é exposta a luz é pequena. Sendo assim, a energia absorvida pela clorofila que não é utilizada na fotossíntese é reemitida na forma de fluorescência. Por outro lado, no local onde o estômato está aberto a concentração de CO_2 é grande. Nessa região, é bem mais provável acontecer fotossíntese. Sendo assim, a energia absorvida pela clorofila é utilizada na fotossíntese e não há emissão de fluorescência.

Em resumo, a emissão de fluorescência da clorofila, em resposta a um pulso de luz, é maior em áreas da folha onde os estômatos estão fechados e, conseqüentemente, com valor

de condutância estomática baixo. Por essa razão a condutância estomática é inversamente correlacionada com a emissão de fluorescência, ou a intensidade do pixel registrado no filme, como pode ser visto na Figura 1.3.

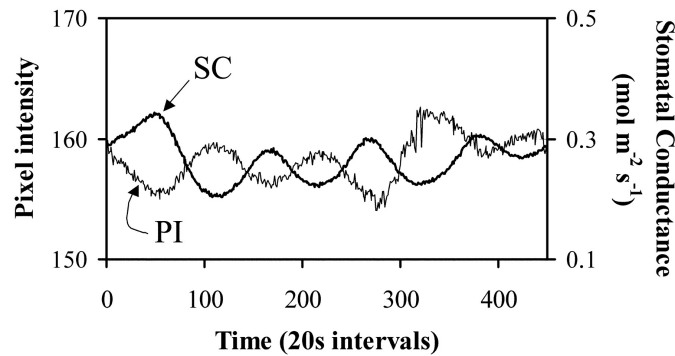


Figura 1.3: Experimento usando a planta *Xanthium strumarium*, uma espécie de carapicho encontrado na América do Norte. Os dados obtidos através de trocas gasosas são indicados como (SC) *stomatal conductance*; Já os dados obtidos através da fluorescência da clorofila são registrados como intensidade do pixel (PI), *pixel intensity* [3].

Assim, o padrão de tons de cinza apresentado na Figura 1.2 pode ser pensado como um mosaico irregular de valores de condutância estomática ao longo da superfície da folha que muda com o tempo. Isto é, as regiões mais claras indicam estômatos fechados, e as regiões mais escuras indicam estômatos abertos.

Alguns autores [4, 14] sugerem ainda que, em alguns casos, as oscilações na condutância estomática são uma característica emergente da coordenação dos estômatos. A Figura 1.4 ilustra um resultado que corrobora essa premissa. Nessa figura, os autores comparam a intensidade da fluorescência emitida com a condutância estomática medida na mesma região.

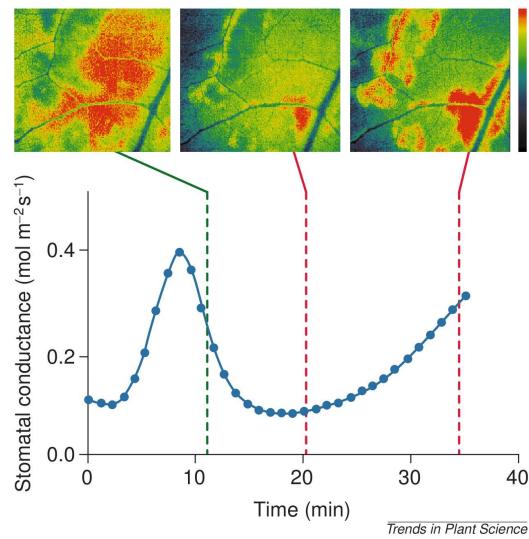


Figura 1.4: O gráfico mostra a condutância estomática de uma área de 6,25 cm² fechada em uma câmara que mede a troca gasosa [4]. A sequência de imagens mostra resultado de medidas de fluorescência da clorofila em $\sim 75\%$ da área fechada pela câmara, a escala ao lado mostra a relação entre a cor do pixel e a percentagem da taxa fotossintética em relação a um máximo.

O objetivo do nosso trabalho é investigar possíveis mecanismos por trás da formação desses domínios coordenados. Uma das hipóteses possíveis é de que eles se originem nos complicados mecanismos de transporte de água (líquida e vapor) na região interna das folhas, chamada de mesófilo. Aliado a descrição do transporte hídrico na folha iremos explorar, nesse trabalho, o mecanismo de abertura e fechamento de um único estômato.

Antes de prosseguirmos com a revisão dos avanços recentes descritos na literatura sobre esse problema em particular, precisamos conhecer melhor do que são de fato os estômatos. Sendo assim, nas próximas seções faremos um breve resumo da estrutura morfológica dos estômatos e das principais grandezas envolvidas no transporte hídrico na folha e no mecanismo de abertura e fechamento de um estômato.

1.3 Morfologia do Estômato

Estômatos são pequenos poros localizados na camada celular mais externa da folha, chamada epiderme. Essa camada é na grande maioria das vezes recoberta por uma cutícula de um material semelhante à cera, que reduz drasticamente a perda de água por transpiração. Sendo assim, praticamente toda troca gasosa entre a planta e o meio externo acontece nos estômatos.

Os estômatos são observados com maior incidência na parte inferior da folha. Essa característica evita um excesso de transpiração devido à incidência direta de luz solar que atinge a epiderme superior.

O termo estômato é usado para designar um conjunto de células com características especiais. A Figura 1.5 mostra a representação esquemática do corte transversal de um estômato juntamente com seu entorno. As células que formam um estômato são denominadas células guardas, subsidiárias, epidérmicas e do mesófilo.

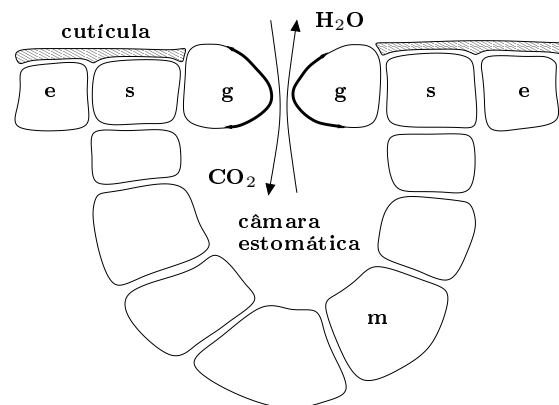


Figura 1.5: Representação generalizada do corte transversal da estrutura do estômato. As legendas significam: **g** - células guardas, **e** - células epidérmicas, **s** - células subsidiárias e **m** - células do mesófilo. [5]

Podemos ver nessa figura que existe um espaço interno, chamado de *câmara estomática* ou *subestomática*, que é responsável pela captação dos gases (vapor de água e CO_2) trocados com o ambiente. Internamente, a câmara está em contato hidráulico com as células que compõem o mesófilo da folha. A câmara está isolada do meio externo

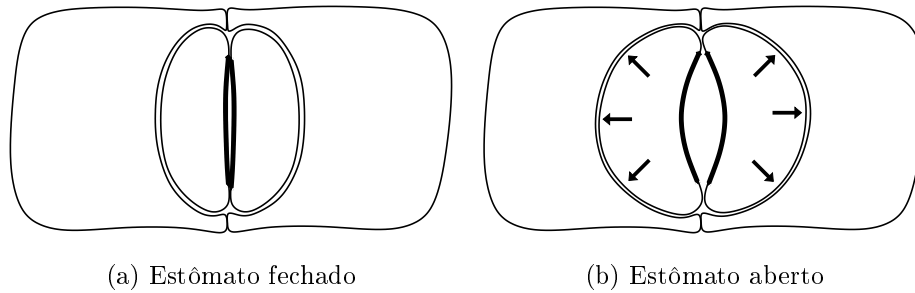


Figura 1.6: A parede da célula guarda virada para o poro é mais espessa e rígida, enquanto a extremidade oposta é mais flexível. Dessa forma, quando há excesso na pressão interna da célula guarda, as paredes externas se distendem mais que as paredes internas e o orifício entre as células guarda aumenta de tamanho. [5]

por um orifício chamado de *estíolo* que pode variar de tamanho controlando a troca dos gases.

O tamanho da abertura desse orifício é regulada por células especiais chamadas *células guarda*. A Figura 1.6 ilustra as características morfológicas das células guarda ligadas à abertura do estíolo. Estudos sugerem [15] que a parede da célula guarda virada para o poro é mais espessa e rígida, enquanto a extremidade oposta, virada para a epiderme, é mais flexível e está ligada às *células subsidiárias*. Dessa forma, quando há excesso na pressão interna nas células guarda, as paredes externas se distendem mais que as paredes internas e o orifício entre as células guarda aumenta de tamanho.

As *células subsidiárias* cercam as células guarda. São morfológicamente distintas de outras células que formam o tecido epidérmico, caracterizando-se por não conter cloroplastos (organela que contém clorofila e realiza a fotossíntese). As células subsidiárias, junto com as células guarda, delimitam o espaço interno do estômato.

O *mesófilo* é o conjunto de células localizadas entre a epiderme superior e a inferior. Apesar de ser um tecido composto de células semelhantes e muito permeáveis, possui características morfológicas e fisiológicas muito complexas. A principal função deste tecido é realizar a fotossíntese e produzir as substâncias nutritivas que permitem a vida da planta. No interior das folhas existem ainda canais, por onde circula a seiva, chamados

de tecidos vasculares, xilema ou simplesmente *veias*.

As demais células que formam a camada exterior da folha são denominadas de *células epidérmicas*. É na epiderme e do mesófilo que ocorre o transporte de água desde as veias até as câmaras subestomáticas. O transporte hídrico no interior da planta pode ser dividido entre transporte simplástico e apoplástico. O transporte simplástico ocorre de uma célula para outra através de plasmodesmos (pequenos tubos que atravessam a parede celular de células contíguas) interligando a membrana plasmática das células. O transporte apoplástico ocorre fora da membrana plasmática através das paredes celulares ou nos espaços intracelulares.

Agora que discutimos as principais características morfológicas dos estômatos, estamos prontos para definir as grandezas relevantes no estudo do fenômeno de transporte hídrico e de abertura dos estômatos.

1.4 Grandezas Relevantes

A quantidade de água presente nas células vegetais é uma medida útil na determinação do estado termodinâmico da água nestas células. Esse estado é mais comumente medido através do *potencial hídrico*, designado pela letra Ψ , que é a medida de energia livre disponível, por volume, para realizar trabalho.

O potencial hídrico é definido em termos do potencial químico da água μ_a , que por sua vez é definido como a variação de energia livre de Gibbs G em relação à quantidade, em moles, de água n_a quando a temperatura, pressão, e a quantidade dos outros constituinte da mistura são mantidas constantes. Isto é,

$$\mu_a = \left(\frac{\partial G}{\partial n_a} \right)_{T,p,n_1,n_2,\dots}$$

O potencial químico é expresso em unidades de energia por quantidade de partícula (J mol^{-1}). Sabemos que regiões de maior concentração têm maior potencial químico do que regiões de menor concentração*. Sabemos também que as partículas que constituem o solvente tendem a se mover de áreas com maior potencial químico para as de menor

*Uma solução ideal (na qual não há interação entre os constituintes) pode ser definida como uma

potencial químico. Sendo assim, um solvente como a água se move espontaneamente de uma região de potencial químico mais elevado para uma região de potencial químico mais baixo.

Em fisiologia vegetal é comum expressar o estado hídrico de uma região celular da planta em termos do potencial hídrico Ψ . Essa grandeza é definida como a diferença entre o potencial químico da água na região de interesse e a água em estado puro dividido pelo volume molar associada à água pura em condições de referência. À medida que a água se move no sentido da diminuição do gradiente de potencial químico, existe uma liberação de energia livre, de modo que este fluxo tem a capacidade de realizar trabalho.

A relação entre o potencial hídrico e o potencial químico é definida como

$$\Psi = \frac{\mu_a - \mu_a^\circ}{v_a^\circ},$$

onde, μ_a é o potencial químico da água na célula, μ_a° é o potencial químico da água em um estado de referência que consiste em água pura à mesma temperatura, à pressão atmosférica e a uma altura de referência e finalmente v_a° é o volume molar da água, $v_a^\circ = 18,05 \times 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$ à 20 °C. Note que Ψ possui unidades de pressão.

Por consequência, Ψ assume valores negativos e se aproxima de zero quando a água está disponível em grandes quantidades ($\mu_a \rightarrow \mu_a^\circ$) e diminui para valores negativos quando a água se torna mais escassa. Portanto, a água nas folhas, supondo que não haja restrições físicas, desloca-se de uma região de maior potencial hídrico para uma região de menor potencial hídrico.

O potencial hídrico pode ser particionado em vários componentes

$$\Psi = \Psi_P + \Psi_\pi + \Psi_m + \Psi_g + \dots,$$

onde os componentes são, respectivamente, devido à pressão mecânica, osmótica, matricial (tensão superficial ou efeitos de coesão do fluido) e gravitacional entre outros.

solução em que o potencial químico de uma espécie i é dado pela expressão:

$$\mu_i = \mu_i^\circ(T, P) + RT \ln(x_i),$$

onde μ_i° é o potencial químico do líquido puro i na temperatura T e pressão P .

Todavia, os componentes do potencial hídrico que são relevantes no estudo de células vegetais são os potenciais osmótico Ψ_π e de pressão Ψ_P . Vamos estudar esses componentes com mais detalhes.

No estudo de células vegetais é relevante explicitar o potencial de pressão em função do potencial hídrico e do potencial osmótico, tal que

$$\Psi_P = \Psi - \Psi_\pi. \quad (1.2)$$

O potencial osmótico é a componente relacionada com a *pressão osmótica*, assim como o potencial de pressão é a componente relacionada com a *pressão mecânica* devido a resistência imposta pelas paredes celulares, nas seções seguintes vamos tratar esses termos com detalhes. O potencial hídrico é especialmente útil na compreensão do movimento da água dentro das plantas, animais e solo. Na maior parte das espécies vegetais o potencial hídrico situa-se entre -0.5 MPa e -3.0 MPa [5].

Em resumo, o potencial hídrico quantifica a tendência da água de se deslocar de uma área para outra devido à osmose, pressão mecânica, gravidade, etc.

1.4.1 Pressão Osmótica

A componente osmótica Ψ_π é resultado da dissolução de soluto, o que causa uma diminuição na energia livre do solvente. Essa componente do potencial hídrico possui valores negativos, sempre. Por essa razão é comum alguns autores usarem o termo pressão osmótica $\pi = -\Psi_\pi$, que assume valores estritamente positivos.

Vamos examinar a pressão osmótica com mais detalhes. Para isso, considere dois compartimentos tal que em um dos compartimentos temos água pura e no outro uma solução água + soluto. Os compartimentos são separados por uma membrana semipermeável (permeável à água e impermeável ao soluto).

Ambos os compartimentos são mantidos a uma temperatura fixa T . A membrana está fixa e é rígida o suficiente de maneira a evitar transmissão mecânica entre os compartimentos. Inicialmente haverá uma desigualdade nas pressões dos dois lados; portanto, se a pressão no compartimento com água pura for P_0 , então é preciso manter uma pressão

$P = P_0 + \pi$, onde π é a pressão osmótica, na mistura água + soluto para que não haja fluxo de água entre os compartimentos.

A energia livre da mistura água e soluto é dada por:

$$G(P, T, n_a, n_s) = n_a \mu_a + n_s \mu_s,$$

supondo que os potenciais químicos μ_a e μ_s são conhecidos, então

$$G(P, T, n_a, n_s) = n_a \mu_a^\circ + n_s \mu_s^\circ + n_a RT \ln x_a + n_s RT \ln x_s,$$

onde $\mu_{a(s)}^\circ$ denota o potencial químico da água pura (do soluto puro) e $x_{a(s)} = n_{a(s)}/n$ são as frações molares, tais que $x_a + x_s = 1$.

Os potenciais químicos $\mu_{a(s)}^\circ$ contribuem aumentando a energia livre de Gibbs, devido a presença das moléculas da água (do soluto) e devido a autointeração dessas moléculas, este último, desprezado no presente caso. Os termos $n_{a(s)} RT \ln x_{a(s)}$ contribuem diminuindo a energia livre de Gibbs, devido à mistura água-soluto.

Podemos obter o potencial químico da água em solução através de

$$\mu_a(P, T, x_s) = \left(\frac{\partial G}{\partial n_a} \right)_{P, T, n_s},$$

tal que

$$\mu_a(P, T, x_s) = \mu_a^\circ(P, T) + RT \ln(1 - x_s).$$

No equilíbrio o potencial químico entre a água da solução e a água pura são iguais, tal que

$$\mu_a(P, T, x_s) = \mu_a^\circ(P_0, T).$$

Portanto

$$\mu_a^\circ(P_0, T) = \mu_a^\circ(P, T) + RT \ln(1 - x_s).$$

Considerando que a solução é bem diluída, então $x_s = n_s/n \ll 1$. Sendo assim $\ln(1 - x_s) = -x_s - x_s^2/2 - \dots$ e desprezando termos superiores a $\mathcal{O}(x_s)$ teremos

$$\mu_a^\circ(P_0, T) = \mu_a^\circ(P, T) - x_s RT. \quad (1.3)$$

Expandindo $\mu_a^\circ(P, T)$ em torno da pressão P_0 teremos

$$\mu_a^\circ(P, T) = \mu_a^\circ(P_0, T) + \left. \frac{\partial \mu_a^\circ}{\partial P} \right|_{P=P_0} (P - P_0) + \dots, \quad (1.4)$$

desprezando termos superiores a $\mathcal{O}(P - P_0)$ e igualando as expressões 1.3 e 1.4 teremos

$$\left. \frac{\partial \mu_a^\circ}{\partial P} \right|_{P=P_0} P - P_0 = x_s RT. \quad (1.5)$$

Sabendo que, na ausência de soluto, vale a igualdade $\mu_a^\circ(P, T) = g_a(P, T)$, então

$$\left. \frac{\partial \mu_a^\circ}{\partial P} \right|_{P=P_0} = \frac{V_0}{n_a} = v_a^\circ,$$

onde v_a° é o volume molar parcial da água na ausência de soluto e V_0 é o volume ocupado pela água na ausência de soluto. Teremos que a expressão (1.3) ficará

$$\pi = P - P_0 = \frac{x_s RT}{v_a^\circ}.$$

Como a solução é considerada diluída podemos supor que $V_0 \approx V$ e que $n_a \approx n$, tal que, para uma *solução diluída*, a pressão osmótica é

$$\pi \approx \frac{n_s RT}{V}. \quad (1.6)$$

A equação (1.6) é conhecida como lei de van't Hoff e é bastante conhecida entre os botânicos. Entretanto, os botânicos preferem abordar os problemas através do potencial osmótico que é definido como sendo

$$\Psi_\pi = -\pi, \quad (1.7)$$

vale salientar que Ψ_π assume valores estritamente negativos.

1.4.2 Pressão de Turgor

A pressão de turgor surge devido a resistência mecânica da parede celular. Quando uma célula é colocada num meio aquoso (solução hipotônica), água entra na célula por osmose causando a expansão do protoplasma (parte viva no interior da célula). Em consequência, o protoplasma exerce uma pressão direcionada para fora sobre a parede

celular. Essa pressão sobre as paredes é chamada de pressão de turgor P . As células que possuem grande pressão de turgor são chamadas células túrgidas. Em geral o valor da pressão de turgor é menor, em valor absoluto, do que a pressão osmótica π .

A pressão de turgor de uma dada célula é definida como sendo o potencial de pressão da parte interna menos[†] o potencial de pressão da externa em relação a parede celular. tal que

$$P = \Psi_P^{\text{int}} - \Psi_P^{\text{ext}}. \quad (1.8)$$

Quando $\Psi_P^{\text{int}} > \Psi_P^{\text{ext}}$ então $P > 0$. Portanto, valores positivos de P caracterizam uma pressão de dentro para fora da célula. Podemos escrever a pressão de turgor como

$$\begin{aligned} P &= (\Psi^{\text{int}} - \Psi_\pi^{\text{int}}) - (\Psi^{\text{ext}} - \Psi_\pi^{\text{ext}}), \\ P &= (\Psi^{\text{int}} - \Psi^{\text{ext}}) - (\Psi_\pi^{\text{int}} - \Psi_\pi^{\text{ext}}), \\ P &= \Delta\Psi - \Delta\Psi_\pi. \end{aligned} \quad (1.9)$$

onde deve ser entendido $\Delta \equiv [\text{int}] - [\text{ext}]$. A expressão acima é válida apenas para o caso em que a parede celular for considerada uma parede semipermeável perfeita.

Contudo, para o caso geral, devemos escrever a expressão acima como sendo

$$P = \Delta\Psi - \sigma\Delta\Psi_\pi,$$

onde o *coeficiente de reflexão* σ descreve o grau de semipermeabilidade de uma membrana para um dado soluto. O coeficiente de reflexão varia de 0 para uma membrana completamente permeável tanto para o solvente como para o soluto a 1 para uma membrana perfeitamente semipermeável, isto é, permeável ao solvente e impermeável ao soluto.

Caso a parede seja completamente permeável ao soluto, ou seja $\sigma = 0$, só haverá pressão de turgor se a quantidade de água (solvente) entre o meio interno e externo da célula forem diferentes. Em todo nosso estudo vamos considerar membranas perfeitamente semipermeável, isto é, com $\sigma = 1$.

[†]A diferença leva em consideração o modulo das pressões. Entretanto, se as pressões puderem assumir valores negativos deveremos somar os termos.

1.4.3 Diagrama de Höfler-Thoday

As relações dos potenciais envolvidos em uma célula vegetal podem ser convenientemente descritas pelo diagrama de Höfler-Thoday, Figura 1.7. Esse diagrama mostra a interdependência das variáveis Ψ , Ψ_P e Ψ_π com o volume celular, à medida que a célula perde água.

Numa célula completamente túrgida (turgidez máxima) teremos $\Psi = 0$, de modo que $\Psi_P = -\Psi_\pi$. Este ponto é tomado como referência para a quantidade de água na célula, sendo considerado o conteúdo hídrico máximo V_{\max} . Sendo assim o conteúdo hídrico da célula em geral deve ser expresso como fração do conteúdo hídrico máximo. A esta fração dá-se o nome de conteúdo hídrico relativo V/V_{\max} .

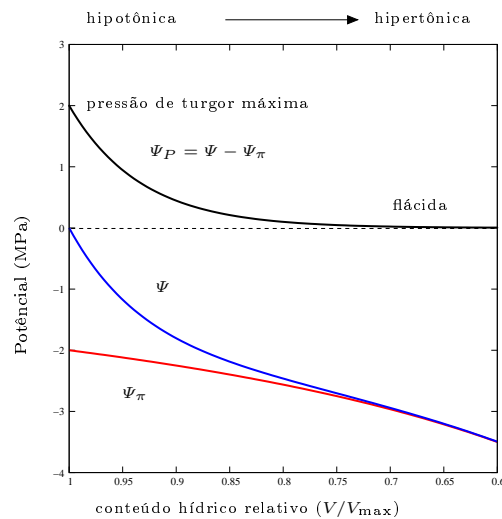


Figura 1.7: Diagrama de Höfler-Thoday. O diagrama relaciona o potencial hídrico Ψ , o potencial osmótico Ψ_π , o potencial de pressão Ψ_P com o conteúdo hídrico relativo V/V_{\max} à medida que a célula perde água a partir da turgidez máxima.

À medida que a água sai da célula o seu volume diminui, de modo que a pressão de turgor, gerada devido à extensão elástica da parede celular, diminui com o volume da célula até ao ponto de turgescência zero, quando $\Psi_P = 0$. Na maioria das plantas, mesmo que o conteúdo hídrico diminua mais, a pressão de turgor mantém-se perto de 0. No entanto, há dados que parecem indicar pressões negativas em certas células rígidas,

tais como os ascósporos de *Sordaria* sp [16].

A apresentação do diagrama de Höfler-Thoday encerra a definição das principais variáveis envolvidas no problema. Na próxima seção faremos uma breve introdução a um modelo proposto para estudos dos estômatos e que será aprofundado no próximo capítulo.

1.5 Revisão da Literatura

Na tentativa de explicar resultados experimentais obtidos em estudos dos estômatos foram sugeridos diversos modelos teóricos construídos a partir de leis fundamentalmente empíricas. As abordagens adotadas nesses modelos distinguem-se basicamente entre dois tipos: Modelos mecanicistas detalhados para um único estômato e modelos baseados na interação hidráulica estabelecida entre estômatos.

Com o advento de medidas experimentais capazes de detectar a atividade dos estômatos em escalas antes não acessíveis e a descoberta do fenômeno de *patchiness*, os modelos baseados na interação hidráulica entre estômatos vizinhos passaram a ser mais populares entre os cientistas. Essa proposta sugere possíveis mecanismos de coordenação com o objetivo de explicar os padrões espaciais observados na dinâmica dos estômatos.

Foi baseado nesse tipo de abordagem que Haefner, Buckley & Mott [10] propuseram, em 1997, um modelo hidráulico que aparentemente seria capaz de reproduzir o fenômeno de “patchy stomatal conductance” observado experimentalmente. Entretanto, Ferraz e Prado [11] apontaram indícios que os resultados obtidos utilizando esse modelo são, na realidade, fruto de um artefato computacional. No próximo capítulo iremos apresentar o modelo proposto por esses autores e mostrar que, da maneira como foi definido, o modelo não reproduz as oscilações na condutância estomática tampouco o fenômeno de *patchy stomatal conductance*.

Embora o modelo de Haefner et al. não reproduza os dados experimentais, as hipóteses que embasam sua formulação são muito razoáveis. Por isso, inspirado no modelo de interação hidráulica, Prado e Ferraz [11] sugeriram mudanças no modelo original pro-

posto por Haefner e colaboradores. Entre as modificações estão a forma da distribuição espacial das veias e o mecanismo de abertura e fechamento do estômato.

Veremos que a primeira modificação reproduz a heterogeneidade espacial observada no fenômeno de *patchy stomatal conductance*, entretanto os domínios permanecem estáticos. Por outro lado, a segunda modificação proporciona patches dinâmicos e consequentemente reproduz as oscilações da condutância estomática.

Em suma, neste capítulo introduzimos o fenômeno de *patchy stomatal conductance* e sua relação com oscilações da condutância estomática. Com essa motivação apresentamos as principais características morfológicas envolvidas no problema, bem como as principais variáveis no estudo do comportamento dos estômatos. Ao final, fizemos uma breve revisão de um modelo proposto para descrever esse fenômeno.

No próximo capítulo vamos fazer uma revisão desse modelo matemático construído a partir de observações experimentais. O modelo é baseado em hipóteses que sintetizam aspectos fundamentais tanto do transporte de água no interior da folha, como dos fatores ligados ao mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos.

Capítulo 2

Modelo Hidráulico de Aréolas

Em 1997 Haefner e colaboradores [10] propuseram um modelo baseado apenas em fluxos hídricos entre *unidades estomáticas* vizinhas e que assume mecanismos de funcionamento bem conhecidos dos estômatos. A seguir, vamos descrever o modelo assim como foi proposto originalmente.

O modelo é composto de um sistema de equações de diferenças finitas, definidas em uma rede quadrada bi-dimensional. Os sítios da rede podem ser definidos de duas maneiras: como *unidade estomática* (UE) ou como *veia*. O termo unidade estomática é uma construção do modelo, tal que uma UE engloba um par de células guarda, representadas daqui por diante pelo sobrescrito ‘g’, e por uma certa quantidade de tecido epidérmico, representa pelo sobrescrito ‘e’. Há, portanto um único poro em cada unidade estomática. As equações descrevem a dinâmica de cada sítio da rede levando em consideração a interação hidráulica entre sítios vizinhos e elementos regulatórios.

Os autores definem ainda que uma *aréola* é o conjunto de unidades estomáticas cercado por sítios a serem definidos como veias (xilema). As veias funcionam como um reservatório hídrico; o seu potencial hídrico é mais elevado que o dos demais sítios e é considerado constante ao longo da dinâmica. A folha é então formada pela justaposição de aréolas delimitadas pelas veias.

A Figura 2.1 mostra a estrutura espacial do modelo que mimetiza as principais características morfológicas da folha. A dinâmica do modelo é obtida através da implemen-

tação matemática das seguintes hipóteses fenomenológicas:

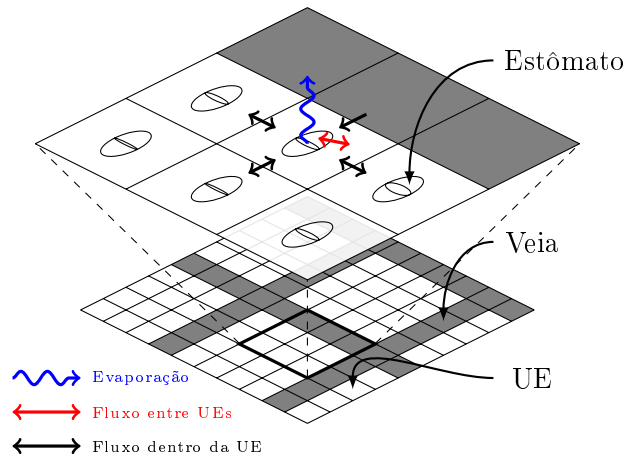


Figura 2.1: Representação esquemática da estrutura espacial do modelo. Os sítios cinzas representam as veias. Os sítios brancos representam as unidades estomáticas. As paredes celulares são permeáveis à água. Dessa maneira, é possível haver fluxo de água entre unidades estomáticas através das células epidérmicas, e dentro da própria unidade, entre a célula guarda e as epidérmicas que a cercam.

- (I) Evidências experimentais [17, 18] mostram que a abertura estomatal é uma função do potencial de pressão da célula guarda Ψ_P^g e das células epidérmicas Ψ_P^e . Em primeira aproximação pode-se considerar a abertura estomática como a combinação linear de Ψ_P^g e Ψ_P^e . Isso sugere que a abertura seja definida como proporcional à pressão de turgor na célula guarda, ou seja, $P \propto c^g \Psi_P^g - c^e \Psi_P^e$, onde c^g e c^e são constante. Alguns autores afirmam que o potencial de pressão da epiderme possui maior influência na abertura dos estômatos do que o potencial de pressão da célula guarda [17].
- (II) A maioria dos mecanismos de *feedback* propostos para a resposta dos estômatos à taxa de transpiração incorporam a ideia de que o sítio de evaporação experimentalmente incorpora uma redução no potencial hídrico proporcional a taxa de transpiração [19, 20]. Estudos usando sondas de pressão [21] demonstram que o potencial hídrico da

epiderme e do mesófilo decrescem a medida que a diferença da fração molar da água entre a folha e o ambiente Δw aumenta, enquanto que o potencial hídrico da veia permanece relativamente constante.

- (III) A quantidade de vapor de água contida no mesófilo e epiderme são desconhecidos. Não há como especificar em qual das células que constituem a unidade estomática ocorre a evaporação da água no interior da folha. Neste modelo assume-se que o local onde a evaporação acontece está em estreito contato hidráulico com as células que constituem uma unidade estomática em particular. De forma que, na escala espacial característica de uma UE os potenciais hídricos das células guardas, subsidiárias e epidérmicas que constituem a UE estão univocamente relacionados, isto é $\Psi^g = \Psi^e = \Psi$.
- (IV) O potencial osmótico da célula guarda é uma função do potencial hídrico do local onde a evaporação acontece. Esta conjectura proporciona uma maneira dos estômatos responderem a mudanças em Δw . Existem dados experimentais que são consistentes com a regulação de feedback do estado de turgor da célula guarda em resposta a mudanças no estado da água do local de evaporação [19, 22], além disso, evidências disponíveis suportam uma ativa regulação dos solutos contidos na guarda célula em resposta às mudanças de umidade [23]. O modelo proposto pelos autores incorpora estas conclusões ao assumir que o valor de equilíbrio do potencial osmótico da célula guarda aumenta com a elevação do potencial de pressão da epiderme.
- (V) Não há evidências experimentais de vias exclusivas de água até cada estômato. Entretanto, sabe-se que a água deve fluir a partir das veias até os locais onde a evaporação acontece em resposta a um gradiente de potencial hídrico formado no interior da folha. Os locais de evaporação experimentam uma redução no potencial hídrico, enquanto o potencial hídrico nas veias permanece relativamente constante. A diferença no potencial hídrico entre esses locais é responsável pela formação do gradiente de potencial hídrico. Sendo assim, o modelo assume que a água se move

entre compartimentos de água (unidades estomáticas vizinhas) no interior da folha em resposta a esse gradiente.

Usando o argumento da hipótese (III), os autores assumem que o potencial hídrico das células que compõem um estômatos são iguais $\Psi^s = \Psi^e = \Psi$. De acordo com a hipótese (V) os autores supõem que a variação temporal do potencial hídrico Ψ_i de uma unidade estomática i é proporcional ao fluxo de vapor d'água F_i que entra ou sai da i -ésima UE devido a trocas hídricas com vizinhos, e que a variação temporal de Ψ_i deve decrescer com a evaporação E_i que acontece na i -ésima UE. Como resultado, teremos a equação

$$\frac{d\Psi_i}{dt} = \frac{c}{K}(F_i - E_i) \quad (2.1)$$

onde c é um parâmetro cinético com unidade s^{-1} relacionado com o transporte hídrico entre as UE's e K é a resistividade hidráulica ($s\ m^{-1}$).

Baseado na hipótese (V), o fluxo hídrico F_i em uma unidade estomática i devido a sua vizinhança é

$$F_i = K \sum_{(k)} (\Psi_k - \Psi_i), \quad (2.2)$$

onde a soma é realizada sobre seus (k) vizinhos. Originalmente Haefner e colaboradores definiram a soma sobre a vizinhança de Moore, dessa forma além da contribuição dos vizinhos mais próximos soma-se a segunda vizinhança mais próxima. Em uma rede quadrada a vizinhança de Moore é definida como sendo os oito sítios que rodeiam um dado sítio.

O segundo termo do lado direito da equação (2.1) refere-se ao termo de evaporação $E = \Delta w g$, introduzido na equação (1.1), e que está de acordo com a hipótese (II) apresentada. Agora vamos explicitar a relação entre a condutância estomática g ($\text{mol}\ m^{-2}\ s^{-1}$) e a abertura estomática A tal que

$$g = q A,$$

onde q é um fator de escala empírico que relaciona a abertura e a condutância estomática.

De acordo com a hipótese (I), vários estudos concordam que a abertura estomática é uma função desconhecida do potencial de pressão da célula guarda Ψ_P^g e células da epiderme Ψ_P^e [24]. Com essa motivação, vamos expandir a função $A = A(\Psi_P^g, \Psi_P^e)$ em série de Taylor em torno dos potenciais $\Psi_{P0}^{g(e)}$ tal que o estômato esteja na iminência de abrir. Além disso vamos desprezar termos de ordem superior a $\mathcal{O}(\Psi_P^{g(e)})$. A expressão para a abertura ficará

$$A(\Psi_P^g, \Psi_P^e) = A_0 + c^g(\Psi_P^g - \Psi_{P0}^g) + c^e(\Psi_P^e - \Psi_{P0}^e), \quad (2.3)$$

onde c^g e c^e são os coeficientes de influência mecânica da célula guarda e da epiderme, respectivamente. Tipicamente temos,

$$c^g = \left. \frac{\partial A}{\partial \Psi_P^g} \right|_{\Psi_{P0}^e, \Psi_{P0}^g} > 0, \quad \text{e} \quad c^e = \left. \frac{\partial A}{\partial \Psi_P^e} \right|_{\Psi_{P0}^e, \Psi_{P0}^g} < 0.$$

Os coeficientes c^g e c^e podem ser entendidos como o inverso o Módulo de Young por unidade de área* da célula guarda e epidérmica. Além disso, vamos introduzir a razão $\theta = -c^e/c^g$ conhecida como a “vantagem mecânica da epiderme” [15] ou “relação de antagonismo” [25], expressão cunhada por Cooke em homenagem a von Mohl que em 1856 reconheceu que a abertura e fechamento do estômato não depende apenas da pressão na célula guarda mas também do antagonismo entre pressões sobre as células guardas e epidérmicas.

Sem perda de generalidade vamos adotar $c^g = 1$ tal que $c^e = -\theta$ é expresso em unidades de c^g . Para evitar valores negativos de abertura, Haefner et al. definem, a menos de uma constante, que

$$A(\Psi_P^g, \Psi_P^e) = \begin{cases} \Psi_P^g - \theta \Psi_P^e, & \text{se } \Psi_P^g \geq \theta \Psi_P^e, \\ 0, & \text{se } \Psi_P^g < \theta \Psi_P^e, \end{cases} \quad (2.4)$$

ou podemos reescrever a expressão acima em termos da função degrau $H = H(x)^\dagger$ tal que

$$A(\Psi_P^g, \Psi_P^e) = (\Psi_P^g - \theta \Psi_P^e) H(\Psi_P^g - \theta \Psi_P^e). \quad (2.5)$$

*A área em questão corresponde a deformação da célula guarda não confundir com área da seção transversal através do qual a tensão de cisalhamento é aplicada.

†A função degrau $H = H(x)$ (em inglês *Heaviside function*) é a função descontínua de valor zero

No contexto da seção 1.4.2, a abertura depende da pressão de turgor P exercida no interior da célula guarda em relação as células epidérmicas externas. O fator θ representa uma assimetria entre a influência das células epidérmicas e guardas na abertura estomática.

Evidências experimentais indicam que a vantagem mecânica da epiderme é maior que a das células guarda e que portanto θ assume valores maiores que um, i.e. $\theta > 1$. Isso implica em dizer que a pressão nas células epidérmicas em torno das células guarda exerce maior influência na abertura do poro do que a pressão no interior das células guarda [15, 25, 26].

Partindo do pressuposto que os potenciais de pressão assumem valores estritamente positivos, os autores escrevem ainda que a expressão (1.2) para a célula guarda (epidérmicas) é tal que

$$\Psi_P^{g(e)} = \begin{cases} \Psi - \Psi_\pi^{g(e)}, & \text{se } \Psi \geq \Psi_\pi^{g(e)}, \\ 0, & \text{se } \Psi < \Psi_\pi^{g(e)}. \end{cases}$$

Note que o potencial hídrico Ψ é o mesmo nas células que compõem uma UE. Dessa maneira, obtemos a dependência da abertura estomática com os potenciais hídrico Ψ e osmótico $\Psi_\pi^{g(e)}$.

Por conveniência na notação nos referiremos ao potencial osmótico com a letra grega ‘pi’ maiúscula itálica $\Pi = \Psi_\pi$, para que não haja confusão com a pressão osmótica π , sendo assim o potencial de pressão da célula guarda (epidérmicas) é

$$\Psi_P^{g(e)} = \begin{cases} \Psi - \Pi^{g(e)}, & \text{se } \Psi \geq \Pi^{g(e)}, \\ 0, & \text{se } \Psi < \Pi^{g(e)}. \end{cases} \quad (2.6)$$

A abertura do orifício acontece quando a pressão de turgor (interna) da célula guarda para argumentos x negativos, e um para argumentos x positivos. Dessa forma, a função degrau pode ser escrita como

$$H(x) = \begin{cases} 1, & \text{se } x > 0, \\ 1/2, & \text{se } x = 0, \\ 0, & \text{se } x < 0. \end{cases}$$

supera a pressão externa e a tensão da parede celular que separa as células guardas e epidérmicas. Contudo, o termo θ distingue a influência mecânica das células epidérmicas em relação as células guardas. Esse termo contribui também para a influência do potencial hídrico na abertura dos estômatos, já que, supondo $\Psi \geq \Pi^{g(e)}$ teremos

$$\begin{aligned} A \propto P &= \Psi_P^g - \theta \Psi_P^e, \\ &= \Psi - \Pi^g - \theta(\Psi - \Pi^e), \\ &= (1 - \theta)\Psi - \Pi^g + \theta\Pi^e. \end{aligned}$$

portanto, no caso particular, em que $\theta = 1$, a pressão de turgor é igual à diferença de pressão osmótica entre a célula guarda e a epiderme.

Ao contrário do potencial hídrico das células guarda e epidérmicas que são considerados iguais em acordo com a hipótese (III), o potencial osmótico das células guarda e epidérmica diferem ao longo da dinâmica. No trabalho de Haefner o potencial osmótico de todas as células **epidérmicas** da folha é considerado constante com valor $\Pi^e = -1,5$ MPa. E o potencial osmótico das **células guarda** Π^g varia entre as unidades estomáticas.

A deformação nas células guardas e a conseqüente abertura do poro se deve em parte à pressão osmótica das células guardas e células adjacentes. A pressão osmótica é produzida apenas pela diferença no número de solutos, em geral íons de potássio K^+ , entre as células guardas e células adjacentes.

Portanto, a membrana que separa a célula guarda das células adjacentes não é perfeitamente semipermeável, isto é, existem mecanismos que regulam o número de solutos no interior da célula guarda. De acordo com a hipótese (IV), a regulação de solutos na célula guarda é introduzida indiretamente através do potencial de pressão da epiderme Ψ_P^e que interfere no cálculo do potencial osmótico da célula guarda Π^g . O mecanismo regulatório é obtido assumindo que Ψ_P^e determina o estado de equilíbrio de Π^g denotado por Π^{g*} tal que

$$\Pi^{g*} = \Pi_{\min}^g + \frac{\Psi_P^e}{\Psi_{P_{\max}}^e} (\Pi_{\max}^g - \Pi_{\min}^g), \quad (2.7)$$

onde Π_{\min}^g , Π_{\max}^g e $\Psi_{P_{\max}}^e$ são constantes. Observando a maneira como Ψ_P^e é definido em

(2.6) podemos afirmar que o valor máximo de Ψ_P^e é $\Psi_{P_{\max}}^e = -\Pi^e$ e que Ψ_P^e varia de 0 a $-\Pi^e$, assumindo que Ψ e Π são estritamente negativos.

O comportamento do potencial osmótico da célula guarda é definido de maneira a se aproximar do estado de equilíbrio a uma taxa proporcional a diferença entre Π^{g*} e o próprio Π^g tal que

$$\frac{d\Pi^g}{dt} = \alpha(\Pi^{g*} - \Pi^g), \quad (2.8)$$

onde α é um parâmetro cinético relacionado com mecanismo de bombeamento dos íons (solutos) entre a epiderme e as células guarda.

Como Π^e é constante, as únicas variáveis livres no problema são Ψ e Π^g . Sendo assim, iremos omitir o sobrescrito ‘g’ e denotar o potencial osmótico da célula guarda apenas como Π , dessa forma a equação acima, escrita de forma explícita, ficará

$$\frac{d\Pi}{dt} = \alpha \left[\Pi_{\min} + \frac{\Psi_P^e}{\Psi_{P_{\max}}^e} (\Pi_{\max} - \Pi_{\min}) - \Pi \right]. \quad (2.9)$$

Podemos pensar que o aumento de Ψ_P^e nas células epidérmicas adjacentes causa a entrada de solutos dentro da célula guarda provocando o aumento no potencial osmótico nessa célula.

Em resumo, para uma dada i -ésima unidade estomática, as equações (2.8) e (2.1) reescritas de forma a incluir as definições de F_i , E_i e Π_i^{g*} em (2.2), (1.1) e (2.7), formam um sistema de duas equações acopladas nas variáveis Ψ e Π ,

$$\frac{d\Psi_i}{dt} = \frac{c}{K}(F_i - E_i), \quad (2.10)$$

$$\frac{d\Pi_i}{dt} = \alpha(\Pi_i^{g*} - \Pi_i). \quad (2.11)$$

Agora que definimos o modelo vamos apresentar as soluções numéricas, juntamente com uma análise das soluções obtidas.

2.1 Análise do Modelo Hidráulico de Aréolas

O sistema proposto por Haefner et al. é descrito por um mapa inspirado nas equações (2.10), (2.11) e respectivas condições iniciais e de contorno. Na discretização espacial

cada sítio da rede representa uma unidade estomática e os sítios da periferia da rede são definidos como veias. Em seu modelo, os autores definem uma aréola como sendo um conjunto de 4×4 unidades estomáticas cercadas por 20 sítios definidos como veias. A superfície da folha é definida como a justaposição das aréolas, como ilustrado na Figura 2.1 no início deste capítulo.

Ao contrário do que foi sugerido pelos autores, as aréolas justaposta não interagem umas com as outras, pois estão separadas pelas veias que possuem valores de Ψ e Π fixos (condições de contorno de *Dirichlet*). Sendo assim, como apontado por Ferraz et. al. [11], considerar diversas aréolas justapostas é o mesmo que resolver o problema considerando apenas uma aréola.

Portanto, em nossa análise do modelo vamos tratar apenas de uma única aréola representada por uma rede quadrada $\ell \times \ell$. Dos ℓ^2 sítios que compõem a rede, os $4\ell - 4$ sítios da periferia são definidos como veias, enquanto que os $(\ell - 2)^2$ sítios cercados pelas veias são definidos como unidades estomáticas.

A seguir, vamos apresentar a discretização temporal das equações (2.10), (2.11) inspirada no artigo original [10], tal que

$$\Psi_{i,t+\tau} = \Psi_{i,t} + \frac{c\tau}{K}(F_{i,t} - E_{i,t}), \quad (2.12)$$

$$\Pi_{i,t+\tau} = \Pi_{i,t} + \alpha\tau(\Pi_{i,t}^* - \Pi_{i,t}). \quad (2.13)$$

onde τ é uma escala característica de tempo. As equações acima estão sujeitas às condições

$$\Psi_{\{v\},t} = 0, \quad \text{onde } \{v\} \text{ é o conjunto dos sítios definido como veias,}$$

$$\Psi_{i,t=0} = \Psi_0, \quad \text{para todo } i \notin \{v\},$$

$$\Pi_{i,t=0} = \Pi_0, \quad \text{para todo } i \notin \{v\}.$$

Os parâmetros do modelo são definidos como sendo $\Delta w = 10 \text{ mPa Pa}^{-1}$, $q/K = 1,0 \times 10^3 \text{ MPa m}^{-2}$, $\Pi_{\max} = -1.5 \text{ MPa}$, $\Pi_{\min} = -3.0 \text{ MPa}$, $\Pi^e = -1.5 \text{ MPa}$, $\Psi_{P_{\max}}^e = 1.5 \text{ MPa}$. Note que $\Psi_{P_{\max}}^e = \Pi_{\max} - \Pi_{\min}$.

Explicitando o termo Π^{g*} (2.7) na equação discretizada (2.13) e escrevendo o potencial de pressão Ψ_P^e em termos da função degrau $H = H(x)$ teremos

$$\Pi_{i,t+\tau} = \Pi_{i,t} + \alpha\tau [\Pi_{\min} + (\Psi_{i,t} - \Pi^e) H(\Psi_{i,t} - \Pi^e) - \Pi_{i,t}], \quad (2.14)$$

A equação discretizada (2.12), explicitando os termos F_i e E_i , ficará

$$\Psi_{i,t+\tau} = \Psi_{i,t} + c\tau \left[\sum_{(k)} (\Psi_{k,t} - \Psi_{i,t}) - \frac{q\Delta w}{K} A_{i,t} \right] \quad (2.15)$$

onde K é a resistividade hidráulica e a soma é realizada nos (k) vizinhos do i -ésimo sítio.

Vamos explicitar a dependência da abertura A_i com as variáveis livres do problema Ψ_i e Π_i . Para isso, vamos reescrever a expressão da abertura (2.4) em termos da função degrau tal que

$$A_{i,t} = \left(\Psi_{P,i,t}^g - \theta \Psi_{P,i,t}^e \right) H \left(\Psi_{P,i,t}^g - \theta \Psi_{P,i,t}^e \right), \quad (2.16)$$

na equação acima, $\Psi_{P,i,t}^g$ e $\Psi_{P,i,t}^e$ também podem ser escritas em termos da função degrau

$$\Psi_{P,i,t}^g = (\Psi_{i,t} - \Pi_{i,t}) H(\Psi_{i,t} - \Pi_{i,t}), \quad (2.17)$$

e

$$\Psi_{P,i,t}^e = (\Psi_{i,t} - \Pi^e) H(\Psi_{i,t} - \Pi^e). \quad (2.18)$$

No trabalho original a solução numérica é obtida supondo que o valor de θ varia em cada UE segundo uma distribuição triangular com mínimo em $\theta = 1.35$, máximo em 2.0 e moda da distribuição em $\theta = 1.6$. Com o intuito de estudar a influência do valor de θ na dinâmica, nós definimos o valor de θ fixo para todos os sítios da rede.

As restrições impostas a A_i e aos potenciais de pressão $\Psi_{P,i}^{g(e)}$ implicam diferentes comportamentos da abertura A_i a depender dos valores das variáveis Ψ_i e Π_i . Vamos reescrever a expressão da abertura (2.4) de forma a evidenciar os diferentes valores de A_i possíveis:

$$A_{i,t} = \begin{cases} (1 - \theta)\Psi_{i,t} - \Pi_{i,t} + \theta\Pi^e, & \text{se } \Pi_{i,t} < (1 - \theta)\Psi_{i,t} + \theta\Pi^e \text{ e } \Psi_{i,t} > \Pi^e, \\ \Psi_{i,t} - \Pi_{i,t}, & \text{se } \Pi_{i,t} < \Psi_{i,t} \text{ e } \Psi_{i,t} < \Pi^e, \\ 0, & \text{caso contrário.} \end{cases} \quad (2.19)$$

A Figura 2.2 mostra o diagrama $\Psi \times \Pi$ particionado em regiões de forma a destacar os três regimes distintos da abertura definida na equação (2.19) com $\theta = 1.5$.

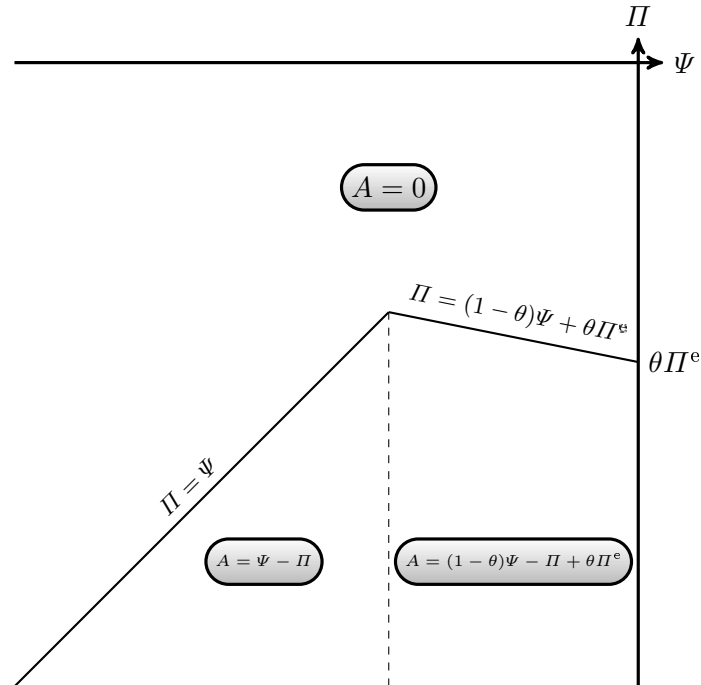


Figura 2.2: Diagrama $\Psi \times \Pi$, destacando os três regimes distintos da equação (2.19).

É importante notar que a equação (2.14) apresenta dois comportamentos para a variável Π_i a depender se $\Psi_i > \Pi^e$ ou $\Psi_i < \Pi^e$. Por essa razão, tanto a equação (2.14) como a equação (2.15) apresentam diferentes regimes a depender dos valores de Ψ_i e Π_i .

Podemos identificar, num diagrama $\Psi \times \Pi$, os diferentes comportamentos do sistema analisando as regiões de intersecção determinada pelo domínio das funções (2.19) e (2.18). Como resultado teremos o diagrama $\Psi \times \Pi$ particionado em quatro regiões tais que (2.14) e (2.15) apresentam diferentes comportamentos. A Figura 2.3 ilustra essas regiões.

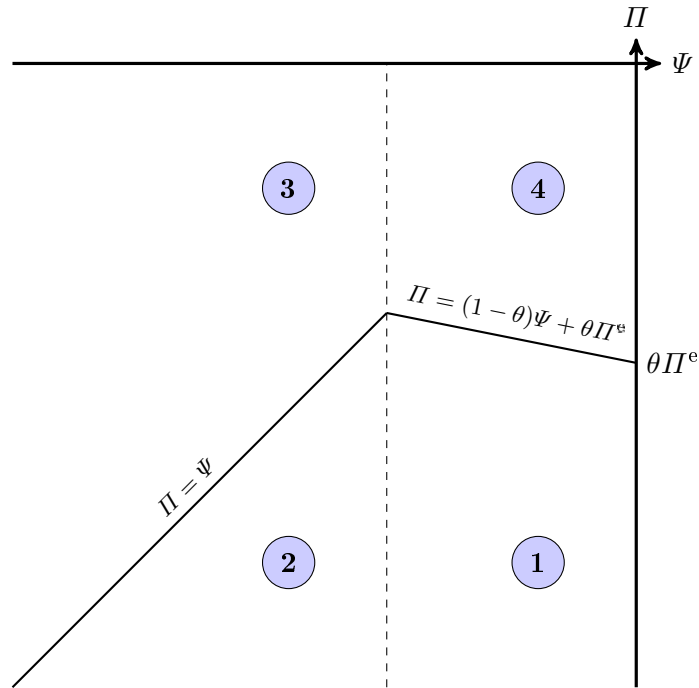


Figura 2.3: Diagrama $\Psi \times \Pi$. Este diagrama é particionado de forma a destacar os quatro regimes distintos do sistema de equações (2.14) e (2.15).

Para facilitar a visualização, nós enumeramos as regiões que apresentam comportamentos distintos. Vamos analisar o estado estacionário dessas regiões caso a caso:

Região 1

Quando $\Pi < (1 - \theta)\Psi + \theta\Pi^e$ e $\Psi > \Pi^e$ o sistema de equações de diferenças obedece a

$$\Psi_{i,t+\tau} = \Psi_{i,t} + c\tau \left\{ \sum_{(k)} (\Psi_{k,t} - \Psi_{i,t}) - \frac{q\Delta w}{K} [(1 - \theta)\Psi_{i,t} - \Pi_{i,t} + \theta\Pi^e] \right\}, \quad (2.20)$$

$$\Pi_{i,t+\tau} = \Pi_{i,t} + \alpha\tau (\Pi^{\min} + \Psi_{i,t} - \Pi^e - \Pi_{i,t}). \quad (2.21)$$

Da equação (2.21) teremos, no estado estacionário $\Pi_{i,t+\tau} = \Pi_{i,t}$, a relação

$$\Pi_i = \Psi_i + \Pi^{\min} - \Pi^e.$$

Utilizando na expressão (2.20) o valor assintótico obtido acima para Π_i , vamos chegar em uma relação de recorrência espacial para Ψ . Junto com as condições de

contorno do problema, a relação de recorrência espacial sugere que a solução de Ψ varia espacialmente, isto é, no estado estacionário teremos diferentes valores de Ψ ao longo da rede, caso o sistema encontre-se na região 1.

Região 2

Quando $\Pi < \Psi$ e $\Psi < \Pi^e$ o sistema de equações de diferenças obedece a

$$\Psi_{i,t+\tau} = \Psi_{i,t} + c\tau \left\{ \sum_{(k)} (\Psi_{k,t} - \Psi_{i,t}) - \frac{q\Delta w}{K} (\Psi_{i,t} - \Pi_{i,t}) \right\}, \quad (2.22)$$

$$\Pi_{i,t+\tau} = \Pi_{i,t} + \alpha\tau (\Pi^{\min} - \Pi_{i,t}). \quad (2.23)$$

Da equação (2.23) teremos, no estado estacionário $\Pi_{i,t+\tau} \rightarrow \Pi_{i,t}$, a relação

$$\Pi_i \rightarrow \Pi^{\min}.$$

Utilizando na expressão (2.22) o valor assintótico obtido acima para Π_i , vamos obter uma nova relação de recorrência espacial para Ψ . Junto com as condições de contorno do problema; a relação de recorrência espacial sugere que a solução de Ψ , na região 2 do diagrama, também varia espacialmente.

Região 3

Quando $\Pi > \Psi$ e $\Psi < \Pi^e$ o sistema de equações de diferenças obedece a

$$\Psi_{i,t+\tau} = \Psi_{i,t} + c\tau \sum_{(k)} (\Psi_{k,t} - \Psi_{i,t}), \quad (2.24)$$

$$\Pi_{i,t+\tau} = \Pi_{i,t} + \alpha\tau (\Pi^{\min} - \Pi_{i,t}). \quad (2.25)$$

Da equação (2.25) teremos, no estado estacionário $\Pi_{i,t+\tau} \rightarrow \Pi_{i,t}$, a relação

$$\Pi_i \rightarrow \Pi^{\min}.$$

Observe que na equação (2.24) não há o termo de dissipação E_i restando apenas o termo de difusão entre os sítios F_i . Nesse problema lidamos com condição de contorno de Dirichlet tal que $\Psi_{\{v\},t} = 0$, onde $\{v\}$ é o conjunto de pontos do contorno. Sendo assim, podemos afirmar que, no estado estacionário, o valor de Ψ tende para o valor de contorno isto é $\Psi_i \rightarrow 0$ para todo sítio i da rede.

Região 4

Quando $\Pi > (1 - \theta)\Psi + \theta\Pi^e$ e $\Psi > \Pi^e$ o sistema de equações de diferenças obedece a

$$\Psi_{i,t+\tau} = \Psi_{i,t} + c\tau \sum_{(k)} (\Psi_{k,t} - \Psi_{i,t}) \quad (2.26)$$

$$\Pi_{i,t+\tau} = \Pi_{i,t} + \alpha\tau (\Psi_{i,t} - \Pi_{i,t} + \Pi^{\min} - \Pi^e), \quad (2.27)$$

Da equação (2.27) teremos, no estado estacionário $\Pi_{i,t+\tau} \rightarrow \Pi_{i,t}$, a relação

$$\Pi_i \rightarrow \Psi_i + \Pi^{\min} - \Pi^e = \Pi^{\min} - \Pi^e.$$

Novamente há ausência de um termo de dissipação em Ψ restando apenas o termo de difusão entre os sítios. Usando a mesma argumentação do caso anterior vamos afirmar que no estado estacionário $\Psi_i \rightarrow 0$ para todo sítio i da rede.

Vale lembrar que os diferentes comportamento do sistema apresentados acima valem para cada sítio isoladamente. O comportamento espacial médio do sistema pode ser obtido computacionalmente.

2.2 Resultados Numéricos do Modelo de Aréolas

O modelo original proposto por Haefner e colaboradores é um mapa de equações baseado nas equações diferenciais (2.10) e (2.11). Como foi apontado por Ferraz e Prado [11] acreditamos que as oscilações, descritas como características intrínsecas do modelo, se devam à discretização temporal adotada por Haefner e colaboradores.

No artigo, Haefner et al. apresentam passos temporais discretos $(t, t + 1, t + 2, \dots)$ e deixam claro que os parâmetros cinéticos, $c = 0.1 [\text{tempo}]^{-1}$ e $\alpha = 0.8 [\text{tempo}]^{-1}$, aglutinam o caráter cinético do transporte de matéria entre diferentes compartimentos.

Contudo, entendemos que o problema deve ser tratado com tempo contínuo. Sendo assim, utilizando os parâmetros descritos acima, o número de passos que produzem um resultado confiável[‡] é de apenas $c^{-1} \sim 10$ para a variável Ψ e $\alpha^{-1} \sim 1$ para a variável Π .

[‡]Assumindo o método de integração de Euler.

Se o número de passos for superior à esse limite a recursividade do método pode gerar erros de truncamento que fazem com que o valor aproximado “oscile numericamente” em torno do valor exato. No artigo original observamos resultados com 100 passos de duração.

A seguir, vamos mostrar que as soluções numérica do problema de valor inicial e de contorno (PVIC) associado às equações diferenciais (2.10) e (2.11) não produzem oscilação na abertura espacial média $\langle A \rangle$. Para isso utilizamos o método Euler para integrar a solução numericamente, porém, ao contrário do trabalho de Haefner et al., usamos uma escala de tempo pequena $\tau = 10^{-2}$ [tempo].

A Figura 2.4 ilustra a trajetória das médias espaciais $\langle \Psi \rangle$ e $\langle \Pi \rangle$ obtidas somando-se o valor dessas variáveis em cada sítio e dividindo pelo número total de sítios definidos como UE. Nesse caso em particular, usamos valores $\ell = 10$, $\tau = 10^{-2}$.

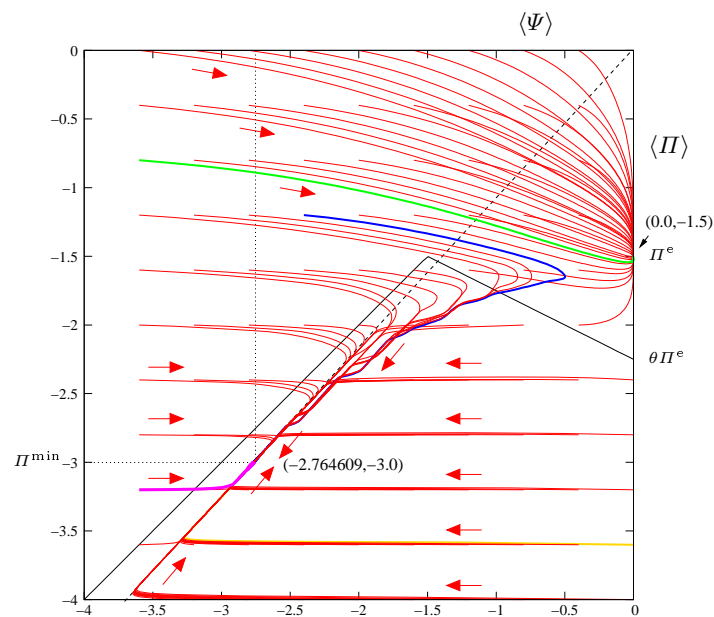


Figura 2.4: Trajetórias do sistema de equações (2.14) e (2.15) a partir de diferentes configurações iniciais. Cada ponto do diagrama representa a média espacial das variáveis Ψ e Π .

A origem de cada trajetória é determinada pela configuração inicial de todos os sítios

definidos como UE. A configuração inicial é montada de forma que todos as UE possuam valores (Ψ_0, Π_0) . Na figura podemos ver as trajetórias partindo de diversas configurações iniciais (Ψ_0, Π_0) nas diferentes regiões tratadas na seção anterior.

Podemos ver no diagrama que a média das variáveis apresentam dois atratores. Claramente as médias $(\langle\Psi\rangle, \langle\Pi\rangle)$ tendem para $(-2.764609, -3.0)$ e para $(0.0, -1.5)$ a depender da configuração inicial. A partir do que foi discutido acima poderemos inferir algumas propriedades de cada sítio que levam o sistema a esses dois estados finais.

Vimos que na **região 1** a variável Π_i tende a $\Pi_i \rightarrow \Psi_i + \Pi^{\min} - \Pi^e$. Nessa região não podemos obter o comportamento isolado da variável Ψ_i a partir da equação de diferenças, já que o termo F_i introduz uma dependência espacial entre os sítios da rede.

Entretanto, o diagrama mostra que trajetórias cuja configuração inicial estejam na **região 1** se dirigem rapidamente para **região 2**. Isso é devido ao fato de que a constante cinética da equação em Ψ tem valor superior à constante cinética na equação da variável Π , i. e., $c/K = 8\alpha$.

Quando a trajetória atinge a **região 2**, é possível que alguns sítios mudem seu comportamento, porém não podemos precisar quantos e quais mudam seu comportamento nessa abordagem discreta.

As trajetórias cujas configurações iniciais pertencem a **região 2** tendem isoladamente a $\Pi_i \rightarrow \Pi^{\min}$. Observando a figura vemos o comportamento da média das variáveis é consonante com esse comportamento pois $\langle\Pi\rangle \rightarrow \Pi^{\min}$.

Nessa região também não podemos obter o comportamento isolado da variável Ψ_i a partir da equação de diferenças. Entretanto, podemos inferir, através da Figura 2.4, que alguns sítios apresentam um dependência do tipo $\Psi_i \propto \Pi_i$. Sendo assim, a trajetória da média das variáveis nessa região é assintótica a uma reta $\langle\Psi\rangle = a\langle\Pi\rangle$, onde a é uma constante positiva, que deve estar ligada ao número de sítios que possuem $\Psi_i = \Pi_i$ nessa região.

Quando a configuração inicial pertence a **região 4**, cada sítio apresenta a tendência de que, no estado estacionário, $\Psi_i \rightarrow 0$ MPa e $\Pi_i \rightarrow \Pi^{\min} - \Pi^e = -1.5$ MPa. Podemos conferir no diagrama que as trajetórias com configurações iniciadas na região 4 ficam

confinadas na **região 4** e não atingem outras regiões. Sendo assim, as médias refletem diretamente o comportamento dos sítios individualmente, tal que $\langle \Psi \rangle \rightarrow 0$ MPa e $\langle \Pi \rangle \rightarrow \Pi^{\min} - \Pi^e = -1.5$ MPa.

Finalmente, na **região 3** cada sítio apresenta a tendência de que, no estado estacionário, $\Psi_i \rightarrow 0$ MPa e $\Pi_i \rightarrow \Pi^{\min} = -3.0$ MPa. Entretanto, a trajetória das configurações iniciais que partem da **região 3** podem, eventualmente, atingir a **região 2** ou a **região 4**. No primeiro caso, a trajetória tende diretamente ao atrator $(-2.764609, -3.0)$. No segundo caso, algumas trajetórias tendem para o atrator $(0, -1.5)$ – como exemplo veja a trajetória verde na Figura 2.4. Outras trajetórias, partindo da **região 3**, tendem ao atrator $(-2.764609, -3.0)$ – como exemplo veja a trajetória azul na Figura 2.4. Através desse comportamento podemos supor que alguns sítios mudam de comportamento na variável Ψ_i nas proximidades das divisões entre regiões.

Na Figura 2.5 podemos ver a média espacial da abertura $\langle A \rangle$ versus o tempo para algumas configurações iniciais ilustradas no Diagrama 2.4. A evolução temporal de $\langle A \rangle$ esta relacionada com sua respectiva trajetória no Diagrama 2.4 através das cores de cada uma.

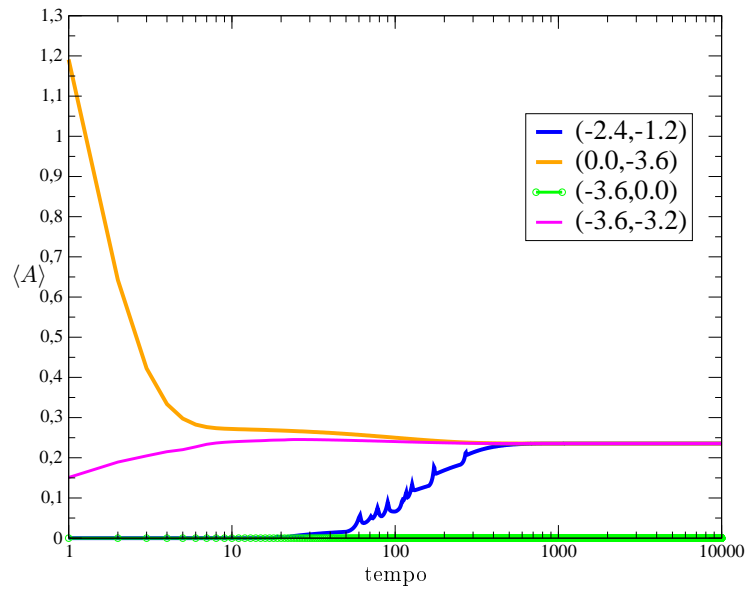


Figura 2.5: Evolução temporal da média espacial da abertura $\langle A \rangle$. As configurações iniciais estão indicadas no *inset* da figura. Podemos observar que os casos que apresentam $\langle A \rangle \rightarrow 0$ estão associados ao atrator $(0.0, -1.5)$. Os casos que apresentam $\langle A \rangle \rightarrow 0.235391$ estão associados ao atrator $(-2.764609, -3.0)$. As trajetórias estão destacadas em cores com o propósito de comparar com suas respectivas evoluções temporais no diagrama $\langle \Psi \rangle \times \langle \Pi \rangle$. Note que em nenhum caso observamos oscilações autossustentáveis.

Em todos os casos a abertura média $\langle A \rangle$ apresenta dois tipos de comportamento: Ou a média espacial da abertura tende a zero, associado ao atrator $(0.0, -1.5)$, ou tendem a um valor fixo, associado ao atrator $(-2.764609, -3.0)$. Em suma, nenhum caso observado produz as tão desejadas oscilações autossustentáveis nos valores de $\langle A \rangle$.

2.3 Histerese na Abertura dos Estômatos

O modelo sugerido por Haefner e colaboradores se baseia na interação hidráulica entre estômatos vizinhos restrito a regiões cercada por veias. Além disso, o modelo propõe que o mecanismo de resposta de abertura/fechamento dos estômatos segue uma

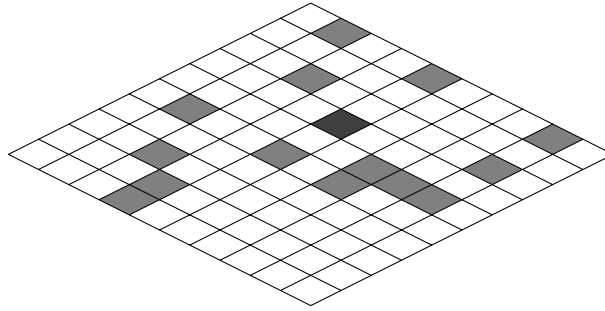


Figura 2.6: Modificação proposta por Ferraz e Prado na geometria do problema: Veias (sítios cinzas) distribuídas aleatoriamente sobre a rede.

função diferenciável por partes. Essa função apresenta um comportamento linear quando a pressão de turgor das células guarda atinge um certo valor.

Ainda que a hipótese da variação do status de água devido a interação com sítios vizinhos seja muito forte, vimos na seção anterior que esses argumentos não são suficientes para reproduzir os dados experimentais sobre condutância estomática.

Contudo, em estudo recente, Ferraz e Prado [11] sugerem duas mudanças significativas no modelo proposto inicialmente por Haefner e colaboradores. Primeiro os autores consideraram veias aleatoriamente distribuídas sobre a rede. Segundo, eles incluíram o conceito de histerese na abertura dos estômatos em relação a mudanças nas pressões de turgor.

A aleatoriedade da distribuição das veias reproduz a formação de *patches* ao longo da folha, porém os *patches* são estáticos no tempo. Assim, embora a primeira modificação reproduza a heterogeneidade característica da superfície de uma planta, ela não reproduz completamente os resultados experimentais desejados. Entretanto, a segunda modificação se mostrou adequada para descrever, qualitativamente, as oscilações na condutância estomatal.

A segunda hipótese considera que as células constituintes do estômato possuem uma resposta mecânica similar à histerese elástica observada em uma tira de borracha idealizada. Ou seja, a resposta mecânica da parede celular apresenta uma memória recente em resposta às pressões sobre ela exercida. Dessa forma a abertura/fechamento dos es-

tômatos apresenta um comportamento altamente não linear. Em [11] Ferraz e Prado mostraram que a introdução de histerese na abertura dos estômatos leva a oscilações autossustentáveis na condutância estomática. Porém os autores não exploraram extensivamente essa hipótese. Este será o principal objetivo do nosso trabalho.

Em uma revisão na literatura encontramos fatos que suportam a hipótese de histerese. O estudo de Stephen D. Tyerman [27] mostrou histerese na relação entre o volume e a pressão de turgor em células de folhas. O estudo de Franks et al. [6], ver Figura 2.7, mostrou indícios de que a relação entre pressão no interior da célula guarda e abertura do poro exibe histerese. Em [28], [29], [30] pesquisadores mostraram deformações plásticas nas paredes celulares de células de plantas.

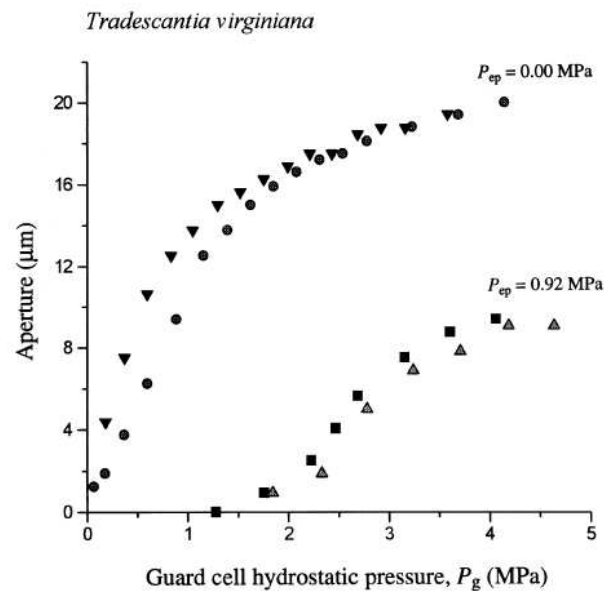


Figura 2.7: Ciclo de histerese na relação entre a abertura do poro e a pressão no interior da célula guarda (●, ▲)- Ψ_P^g pressão crescendo, (▼, ■) - Ψ_P^g pressão decrescendo [6]. As barras de erro são menores do que os símbolos.

A alta não linearidade, introduzida pela histerese, impede o uso de métodos que envolvam expansões lineares da função abertura. Sendo assim, para tratar esse problema matematicamente, é necessário introduzir um operador que reproduza a histerese

sugerida na resposta mecânica da abertura dos estômatos.

No próximo capítulo vamos definir esse tipo de operador que pode ser chamado de *operador histerese* para ser utilizado no sistema de equações (2.14) e (2.15). Em seguida vamos apresentar as soluções numéricas utilizando esse formalismo do operador memória. Os resultados obtidos são uma forte indicação de que a hipótese de histerese pode desempenhar um papel importante na dinâmica dos estômatos.

Para obter a solução numérica do problema de valor inicial e de contorno (PVIC) associado às equações diferenciais (2.14) e (2.15), utilizamos o método Runge–Kutta de quarta ordem. O erro de truncamento local e utilizando esse método é proporcional a quarta potência $\sim \tau^4$. Já o erro global E , é proporcional a quinta potência do incremento $\sim \tau^5$.

Capítulo 3

Operadores Histerese

Nesse capítulo vamos estudar as principais características envolvidas no fenômeno de histerese escalar. Começaremos com uma descrição da histerese em um sistema físico. Em seguida vamos introduzir o conceito de *operador histerese*.

Seja um sistema físico cujo estado é caracterizado por duas variáveis escalares u e w . A variável u representa uma influência externa ao sistema. O sistema responde a essa influência e muda seu estado interno. A mudança é monitorada observando o comportamento da grandeza w . Nesse sentido u e w farão, respectivamente, o papel das variáveis independente e dependente, pois assumimos que conhecemos previamente a dependência temporal de $u(t)$ e pretendemos descrever a resposta temporal correspondente de $w(t)$.

A Figura 3.1 ilustra o fenômeno de histerese de um sistema físico; esse comportamento é descrito da seguinte forma: Se u cresce monotonicamente a partir de um certo valor extremo* u_1 até atingir outro valor extremo u_2 , de maneira que o par ordenado (u, w) se move ao longo da curva ABC . Caso contrário, se u decresce monotonicamente a partir de u_2 até u_1 , então o par ordenado (u, w) se move ao longo da curva CDA . Ademais, caso u inverta sua tendência quando $u_1 < u(t) < u_2$, então (u, w) se move no interior da região \mathcal{S} delimitada pelo ciclo $ABCD$. O par ordenado (u, w) poderá assumir qualquer ponto no interior da região \mathcal{S} através de uma escolha adequada da variável $u(t)$.

*o termo valor extremo de u está relacionado com o valor de saturação da variável w devido a propriedades internas do sistema físico.

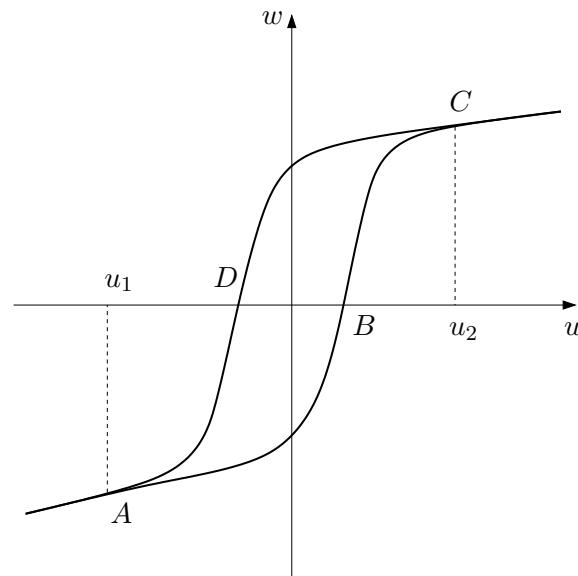


Figura 3.1: Ciclo de histerese de um sistema físico.

Em todo caso, a evolução da variável $w(t)$ é unicamente determinada pela evolução de $u(t)$, isto é, $w(t)$ depende da história da variável $u(t)$. A qualquer instante t , o valor $w(t)$ deve depender não apenas do valor de $u(t)$ e do estado inicial (u_0, A_0) , em t_0 mas de sua história ao longo do intervalo $]t_0, t]$.

A Figura 3.2 mostra um exemplo de sistema físico que apresenta comportamento de histerese. A curva descreve a resposta de um cristal ferroelétrico devido a um campo elétrico E aplicado nesse material. O valor de resposta é medido através da polarização P do material. Essa curva é conhecida como *ciclo de histerese* e está associada a resposta do cristal ao campo elétrico externo. O ciclo de histerese pode ser observada em muitos outros sistemas físicos como sistemas mecânicos, magnéticos, ópticos, entre outros.

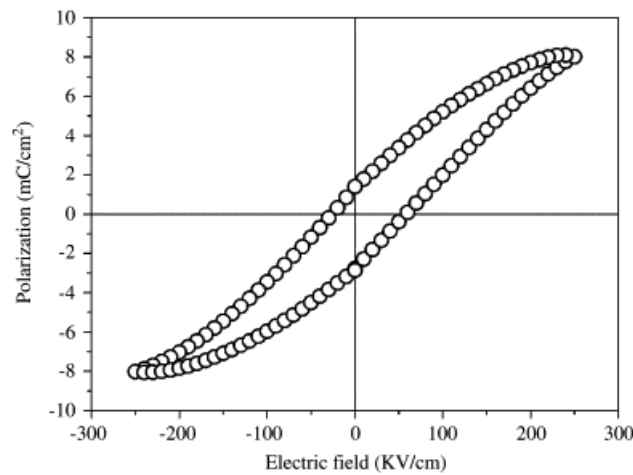


Figura 3.2: Ciclo de histerese ferroelétrica de um filme fino de BaTiO_3 (400 nm) / LaNiO_3 / num substrato de silício [7]. Inspiração para a definição de um transdutor histerético.

Na literatura existente o fenômeno de histerese está relacionada com a formação de ciclos de histerese. Isto pode dar a impressão de que o ciclo é a essência da histerese. A este respeito, a definição da histerese enfatiza que a ramificação constitui a essência da histerese, enquanto ciclo é um caso particular de ramificação. De fato, ciclos ocorrem quando u varia crescendo e decrescendo monotonicamente entre dois valores extremos consecutivos, enquanto a ramificação ocorre para variações arbitrárias de u . O efeito de memória entre a resposta w do sistema e a influência externa u se revela através das ramificações.

Vamos empregar a terminologia utilizada na *teoria de controle* para discutir aspectos gerais do fenômeno de histerese escalar. Sendo assim, um sistema com histerese pode ser descrito através de um *transdutor histerético* Γ , que relaciona um dado valor de entrada u com um dado valor de saída w . No exemplo da histerese em um cristal ferroelétrico, o campo elétrico E representa o valor de entrada e o deslocamento elétrico D representa o valor de saída.

A Figura 3.3 mostra um diagrama entrada/saída que contém a ideia básica da definição operacional por trás da histerese [8]. O *transdutor histerético* Γ deve exibir dependência com a história pregressa do sistema. Portanto, esse transdutor histerético Γ não pode

ser definido simplesmente através de uma função pois um mesmo valor de entrada $u(t)$ pode produzir diferentes valores de saída $w(t)$.

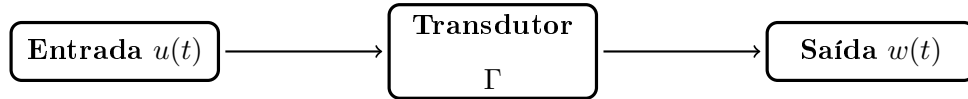


Figura 3.3: Diagrama de Entrada/Saída mediado por um transdutor operacional que sintetiza o conceito básico do operador histerese [8].

A depender da natureza do problema, o fenômeno de histerese exibe *dependência ou independência na escala temporal*. Quando o fenômeno de histerese apresenta *independência na escala temporal* as ramificações da histerese são determinadas apenas pelos valores extremos alcançados pelo valor de entrada u , enquanto a velocidade da variação do valor de entrada u entre os pontos extremos não tem influência na ramificação. Caso contrário o fenômeno em questão é dependente da escala temporal. Um transdutor histerético que possui *independência na escala temporal* é conhecido como um transdutor histerético estático.

A Figura 3.4 ilustra o caso de um transdutor estático. Na Figura 3.4a dois valores de entrada atingem sucessivamente os mesmo extremos, mas a variação no tempo desses valores é diferente. Para um transdutor histerético estático, esses dois valores de entrada irão produzir o mesmo diagrama $w \times u$ (ver Figura 3.4b), desde que o estado inicial do transdutor seja o mesmo para ambos valores de entrada.

Em suma, a relação entrada e saída são invariantes com respeito a mudanças na escala temporal. Dito de outra maneira, se um dado valor de entrada $u(t)$ produz um dado valor de saída $w(t)$, então valores de entrada $u(\alpha t)$, para qualquer $\alpha > 0$ produzirá um valores de saída $w(\alpha t)$.

É importante ressaltar que a noção de independência na escala temporal da histerese implica em três escalas de tempo distintas. A primeira é a escala de tempo ligada a rápida dinâmica interna do transdutor. A segunda é a escala de tempo em que as observações são efetuadas. Esta escala de tempo é muito maior do que a escala de tempo da dinâmica do transdutor internas, de modo que cada observação pode ser identificados com um valor

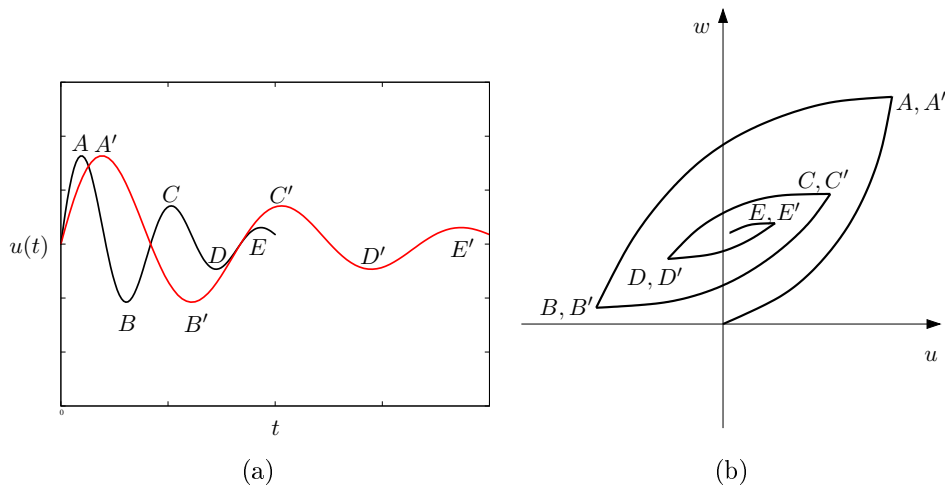


Figura 3.4: Resposta característica de um transdutor estático para dois sinais com escalas temporais diferentes. (a) Dois valores de entrada u atingem sucessivamente os mesmo valores extremos, porém a variação no tempo desses valores é diferente. (b) Esses dois valores de entrada irão produzir o mesmo diagrama $w \times u$, desde que o estado inicial do transdutor seja o mesmo para ambos valores de entrada.

de saída específica do transdutor. A terceira é a escala de tempo das variações de entrada. Esta escala de tempo é muito maior do que a escala de tempo de observação de modo que cada medição pode ser associada com um valor específico de entrada.

Fenômenos não lineares que envolvem histerese possuem duas classificações gerais: Histerese com *memória local* e Histerese com *memória não local*. Fenômenos de histerese com memória local possuem a seguinte propriedade em comum: cada ponto acessível no diagrama $w \times u$ corresponde a um único estado do sistema. Este estado predetermina o comportamento do transdutor Γ em, exatamente, uma maneira para valores de u crescentes e, exatamente, uma maneira para valores de u decrescentes. Em outras palavras, para qualquer ponto do diagrama $w \times u$ existem, no máximo, duas curvas que podem representar o comportamento futuro do transdutor Γ com memória local (ver Figura 3.5a). Isto não é verdadeiro para transdutores histeréticos com memória não local. Neste último caso, para qualquer ponto do diagrama $w \times u$ existem infinitas curvas que podem representar o comportamento futuro desse transdutor (ver Figura 3.5b). Cada uma

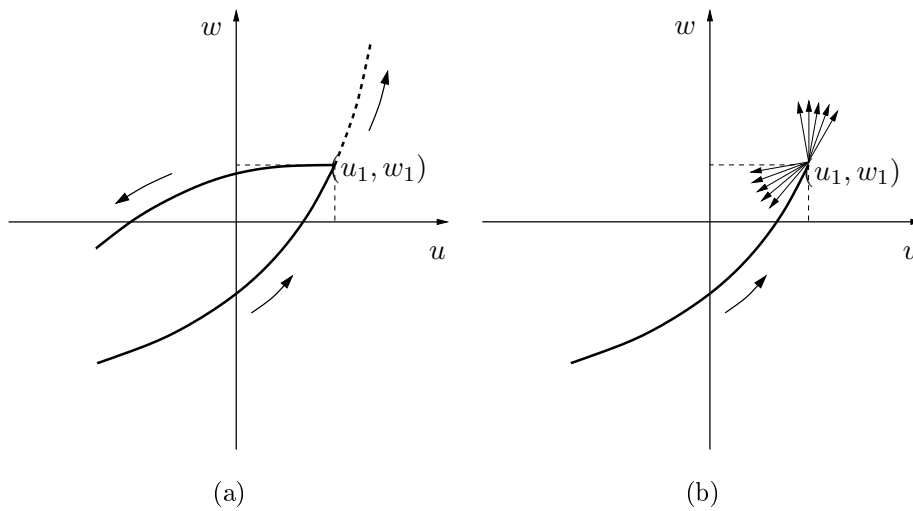


Figura 3.5: (a) Histerese com memória local. O comportamento futuro do transdutor pode ter, no máximo, duas curvas no diagrama $w \times u$; (b) Histerese com memória não local. O comportamento futuro do transdutor pode ter *infinitas* curvas no diagrama $w \times u$.

dessas curvas depende de uma particular sequência de valores extremos de u acessados pelo sistema.

Os conceitos ligados ao fenômeno de histerese, introduzidos aqui sucintamente, constituem a definição formal e moderna do tipo de não linearidade associada ao fenômeno de histerese. A teoria matemática de sistemas com histerese foi desenvolvida em 1970 por um grupo de matemáticos russos liderados por Mark Krasnosel'skiĭ, um dos fundadores da análise não linear. Ele sugeriu uma investigação de fenômenos de histerese utilizando o formalismo de operadores não lineares [8].

Em nosso estudo vamos admitir que o valor de saída será a abertura do estômato $A(t)$, o valor de entrada será a grandeza que provoca a abertura do poro. Essa grandeza é a pressão a que as células guarda estão submetidas, já que são estas as células que são responsáveis pela abertura do poro. Os transdutores histeréticos que intermediam o valor de entrada u e o valor de saída A são independentes da escala temporal e possuem histerese com memória local.

Vamos definir três tipos de operadores histerese que chamaremos de *operador abertura*, no contexto da abertura dos estômatos. Dois deles são definidos tal que $A \in [0, 1]$, onde $A = 1$ representa estômato aberto e $A = 0$ para estômato fechado. O terceiro é definido de forma que $A \in [0, \infty]$, neste caso, quando $A > A_{\text{limiar}}$ o estômato está aberto e $A = 0$ representa o estômato fechado. Porém, antes de apresentar os operadores abertura, vamos definir o valor de entrada do nosso problema de interesse.

3.1 Definição da Entrada do Operador

A célula guarda é o elemento que regula a abertura da câmara estomática. Então a abertura do estômato depende da diferença de pressão entre o meio interno e externo desta célula. No embate das pressões, quando a pressão interna for maior que a pressão externa e a tensão da parede celular, o estômato se abre.

O valor resultante da pressão sobre a célula guarda P faz o papel do valor de entrada. Como primeira abordagem, vamos considerar P como sendo a pressão de turgor na célula guarda, ou seja, a diferença de potencial de pressão entre a célula guarda e as células epidérmicas. Essa definição é similar à relação funcional da abertura usada por Haefner, Buckley & Mott [10]

$$P = \Psi_P^g - \theta \Psi_P^e, \quad (3.1)$$

onde $\Psi_P^g = (\Psi - \Pi)H(\Psi - \Pi)$ é o potencial de pressão na célula guarda e $\Psi_P^e = (\Psi - \Pi^e)H(\Psi - \Pi^e)$ é o potencial de pressão nas células epidérmicas circundantes, e θ é o fator de heterogeneidade entre os dois tipo de células.

Então, no contexto do operador abertura, quando o valor de entrada alcança um certo valor, a célula guarda começa a se deformar e o estômato começa a se abrir. Contudo, quando o valor de P decrescer, a célula guarda não irá responder linearmente a essa diminuição de P . Se a diferença de pressão for grande o suficiente, a deformação da célula guarda apresenta memória. Na próxima seção vamos introduzir diferentes tipos de operadores memória que emulam esse tipo de comportamento.

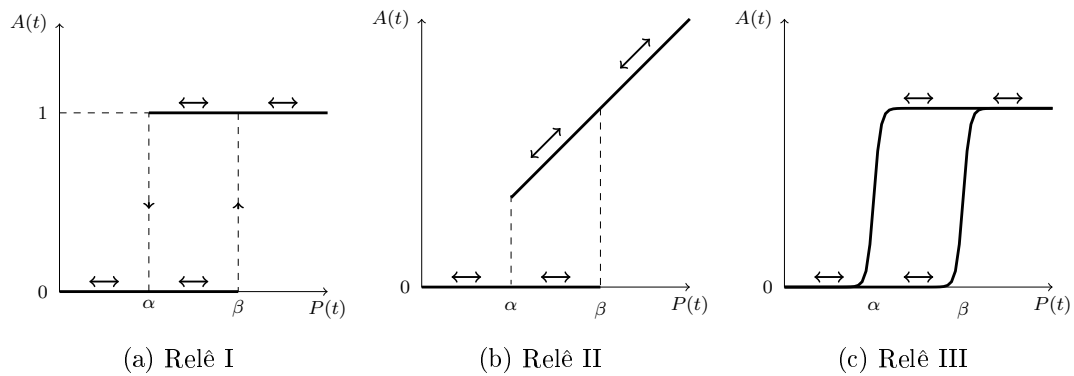


Figura 3.6: Diagramas de entrada/saída dos operadores com limiares α e β .

3.2 Resposta Mecânica com Histerese

3.2.1 Relê I: Não Ideal

A Figura 3.6a ilustra o comportamento não linear do operador abertura do tipo relê não ideal. Esse operador é um dos mais simples *transdutores histeréticos* [8]. Esse transdutor é caracterizado pelos limiares α e β impostos ao valor de $P(t)$ que determinarão se a saída $A(t)$ assume um dos dois possíveis valores, 0 e 1, vale ressaltar que $\alpha < \beta$.

A analogia que dá nome ao operador se deve aos dispositivo eletrônico chamado relê ideal. Usualmente esses dispositivos possuem apenas um limiar que separa estados “ligado” 1 ou “desligado” 0. Em nosso caso a superposição de dois relês ideais produzem a não linearidade que mimetiza o fenômeno de histerese.

Para um dado valor admissível de entrada $P(t)$, o correspondente valor de saída $A(t)$

se relaciona segundo

$$A(t) = \begin{cases} A_0, & \text{se } \alpha < P(\tau) < \beta \forall \tau \in [t_0, t]; \\ 1, & \text{se } P(t) \geq \beta, \text{ ou } \alpha < P(t) < \beta \\ & \text{e } \exists t_1 \in [t_0, t] \mid P(t_1) \geq \beta \\ & \text{e } P(\tau) > \alpha \forall \tau \in [t_1, t]; \\ 0, & \text{se } P(t) \leq \alpha, \text{ ou } \alpha < P(t) < \beta \\ & \text{e } \exists t_1 \in [t_0, t] \mid P(t_1) \leq \alpha \\ & \text{e } P(\tau) < \beta \forall \tau \in [t_1, t]. \end{cases} \quad (3.2)$$

tal que $A(t)$ depende do seu estado inicial $A(t_0) = A_0$ e da variável de entrada $P(t)$ ($t \geq t_0$); o valor de A_0 pode assumir 0 ou 1. O valor de entrada P para esse operador foi definido na Seção 3.1.

O valor de saída tende a manter-se inalterado, até que um dos patamares α ou β seja alcançado. Nesse processo o par P, A pertence a uma das linhas da Figura 3.6a acima. A motivação para construir esse operador é a seguinte: Supondo que inicialmente o estômato esteja fechado $A(t_0) = A_0 = 0$, a medida que a pressão na célula guarda $P(t)$ aumenta, o estômato permanecerá fechado até que essa pressão atinja um certo limiar β . A partir desse limiar o estômato abre ($A(t) = 1$) e permanecerá aberto mesmo que o valor de $P(t)$ volte a diminuir em relação a β . O estômato fechará apenas quando o valor de $P(t)$ for menor que outro limiar α , onde $\alpha < \beta$, fechando assim o ciclo de histerese associado a resposta mecânica do estômato.

Para mais detalhes dessa definição ver a referência [8]. Note que as igualdades $A(t) = 1$ para $P(t) \geq \beta$ e $A(t) = 0$ para $P(t) \leq \alpha$ valem sempre que $t \geq t_0$. Contudo na região onde $\alpha < u < \beta$, o valor de $A(t)$ dependerá da história da variável P .

3.2.2 Relê II: Não Ideal Modificado

A Figura 3.6b mostra o diagrama do operador abertura do tipo relê não ideal *modificado*. Este é semelhante ao operador relê não ideal. Continuamos com os mesmos limiares

α e β tal que $\alpha < \beta$. Todavia, quando $P(t) \geq \beta$, o valor de saída $A(t)$ é linearmente proporcional ao valor de entrada $P(t)$. E quando $P(t) \leq \alpha$, teremos $A(t) = 0$.

Na região intermediária $\alpha < P(t) < \beta$ o valor de saída pode assumir os valores 0 ou $P(t)$, a depender do seu valor intrínseco A_0 e da história prévia do valor de entrada $P(t)$. A formulação explícita dessa relação, a menos de uma constante de escala é dada por

$$A(t) = \begin{cases} A_0, & \text{se } \alpha < P(\tau) < \beta \forall \tau \in [t_0, t]; \\ P(t), & \text{se } P(t) \geq \beta, \text{ ou } \alpha < P(t) < \beta \\ & \text{e } \exists t_1 \in [t_0, t] \mid P(t_1) \geq \beta \\ & \text{e } P(\tau) > \alpha \forall \tau \in [t_1, t]; \\ 0, & \text{se } P(t) \leq \alpha, \text{ ou } \alpha < P(t) < \beta \\ & \text{e } \exists t_1 \in [t_0, t] \mid P(t_1) \leq \alpha \\ & \text{e } P(\tau) < \beta \forall \tau \in [t_1, t]. \end{cases} \quad (3.3)$$

A Figura 3.7 compara o valor de entrada $P(t)$ com o efeito produzido pelo operador relê não ideal modificado quando apresenta histerese (curva azul) com um atraso de $\beta - \alpha$, e quando não apresenta histerese, $\alpha = \beta$ (curva vermelha). Podemos ver nessa figura que a histerese elimina possíveis flutuações.

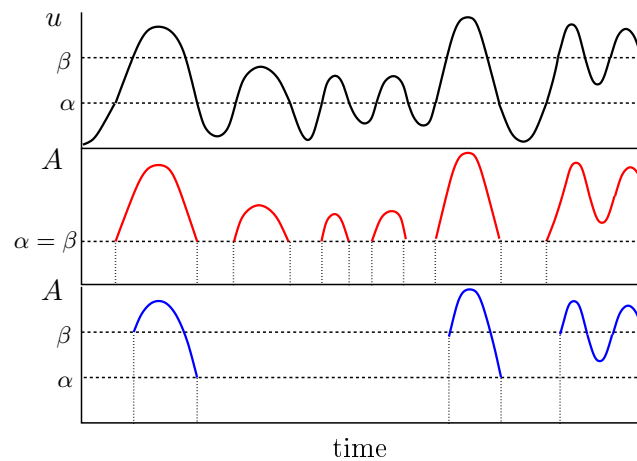


Figura 3.7: Comparação entre o valor de entrada e o valor de saída usando o operador relê não ideal modificado com $\alpha = \beta$ (curva vermelha) e com $\alpha < \beta$ (curva azul).

3.2.3 Relê III: Tangente Hiperbólica

No operador abertura do tipo tangente hiperbólica o valor de saída se comporta como uma função do tipo sigmóide. Dessa forma, uma vez que $P(t)$ ultrapassa um limiar, digamos β , o valor de saída se aproxima de um valor de saturação segundo uma tangente hiperbólica. A partir daí, a diminuição do valor de entrada $P(t)$ implicará na diminuição do valor de saída $A(t)$, contudo a diminuição de $A(t)$ acontecerá através de outra tangente hiperbólica deslocada de $\beta - \alpha$ a esquerda em relação primeira.

Diferente dos operadores apresentados até agora, o processo de abertura descrito pelo operador abertura do tipo tangente hiperbólica acontece de maneira contínua em relação a $P(t)$.

Para otimizar o método numérico introduzimos um valor de corte para o valor de entrada u (próximo aos limiares α e β) baseado no valor de saturação de $A(t)$. Dessa forma a definição do operador abertura do tipo tangente hiperbólica é

$$A(t) = \begin{cases} A_0 & \text{se } \alpha - \delta < P(\tau) < \beta + \delta, \forall \tau \in [t_0, t], \\ 1 & \text{se } P(t) \geq \beta + \delta, \\ 0 & \text{se } P(t) \leq \alpha - \delta, \\ [1 + e^{-2\gamma(P(t)-\beta)}]^{-1}, & \text{se } \exists t_1 \in [t_0, t] \text{ tal que } A(t_1) = 0, \\ & \text{e } P(\tau) > \alpha - \delta, \forall \tau \in [t_1, t], \\ [1 + e^{-2\gamma(P(t)-\alpha)}]^{-1}, & \text{se } \exists t_1 \in [t_0, t] \text{ tal que } A(t_1) = 1, \\ & \text{e } P(\tau) < \beta + \delta, \forall \tau \in [t_1, t]. \end{cases} \quad (3.4)$$

onde γ relaciona a resposta do valor de saída com a variação de $P(t)$, quanto maior o valor de γ mais rápida a variação de $A(t)$. O valor de corte δ imposto a $P(t)$ está relacionado com a fração ε do valor máximo de $A_{\max} = 1.0$, tal que

$$\delta = \frac{1}{2\gamma} \ln \left(\frac{1}{\varepsilon} - 1 \right).$$

Como exemplo, suponha que $\gamma = 1000.0$ e que a fração da abertura é $\varepsilon = 0.05$, i.e., 5% do valor máximo $A_{\max} = 1.0$, então o valor de corte imposto a $P(t)$ será $\delta \approx 0.0015$.

A Figura 3.8 apresenta um esquema da Equação (3.4) destacando

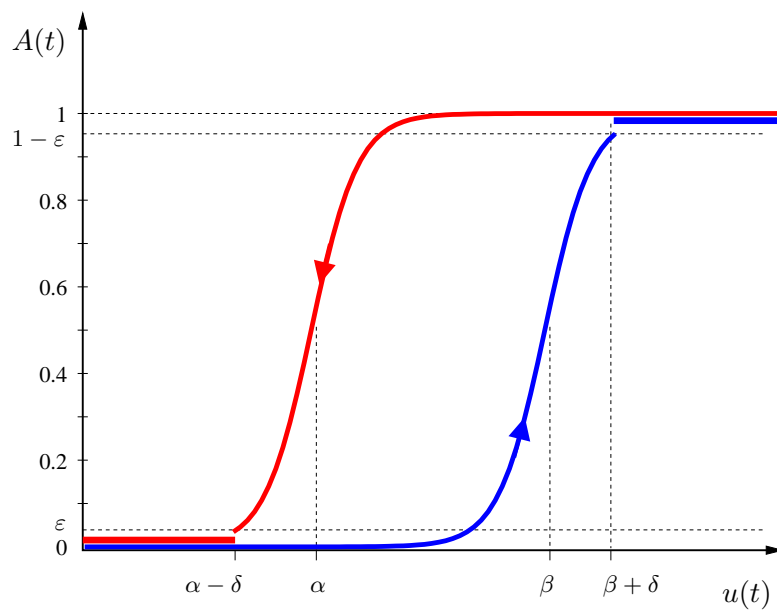


Figura 3.8: Diagrama de entrada/saída do operador relê não ideal tangente hiperbólica com limiares $\alpha - \delta$ e $\beta + \delta$. Na figura as linhas vermelha e azul representam o conjunto de possíveis valores entrada-saída.

Definimos os operadores memória que irão ser usados em nosso estudo. Na próxima seção apresentaremos brevemente o método numérico para obter as soluções das equações diferenciais através de uma abordagem via equações de diferenças finitas. Depois apresentaremos os resultados numéricos obtidos usando o formalismo de operadores memória apresentados nessa seção.

Capítulo 4

Resultados Numéricos

O modelo apresentado no Capítulo 2 é definido por duas equações acopladas que descrevem o comportamento do potencial hídrico Ψ e do potencial osmótico Π . Essas variáveis estão associadas às células que compõem o estômato e sua vizinhança. O conjunto de células é denominado unidade estomática (UE). O objetivo do modelo é reproduzir as oscilações na condutância estomática e os padrões espaço-temporais observados através dos patches.

Naquele capítulo vimos, na equação (2.10), que a taxa de variação de Ψ é definida como a diferença entre dois termos: o termo de transporte hídrico entre as UEs $F_{i,t}$, que envolve uma discretização espacial intrínseca relacionada com a densidade de estômatos na superfície da folha, e o termo de evaporação $E_{i,t}$ que depende da abertura do estômato na i -ésima unidade estomática $A_{i,t}$.

Seguindo o trabalho de Ferraz e Prado [11], mostramos que a forma como a abertura/ fechamento de um estômato é definida por Haefner et al. [10] não é suficiente para reproduzir o comportamento dos estômatos observado experimentalmente.

Ao final daquele capítulo mencionamos duas importantes modificações propostas por esses autores [11] ao modelo original de Haefner e colaboradores. A primeira delas propõem que as veias sejam distribuídas aleatoriamente na superfície da folha. A segunda sugere um comportamento histerético na abertura e fechamento dos estômatos, esta última alteração não foi explorada em detalhes.

Neste capítulo vamos mostrar que a modificação proposta por Ferraz e Prado na forma como os estômatos abrem e fecham, de fato é essencial para reproduzir os resultados experimentais que evidenciam as oscilações na condutância estomática. Inicialmente vamos descrever o procedimento computacional usado. Em seguida, vamos apresentar os resultados numéricos obtidos levando em consideração a hipótese de histerese na abertura estomática. Em nosso estudo a abertura será definida segundo o formalismo de operadores histerese apresentado no Capítulo 3.

4.1 Descrição do Método Numérico

O problema de abertura/fechamento dos estômatos é descrito pelas equações (2.10) e (2.11). Devido à não linearidade introduzida no termo de evaporação E_i não podemos obter uma expressão analítica para as variáveis Ψ_i e Π_i associadas ao problema. No entanto, poderemos obter a solução para esse problema numericamente. Para isso utilizaremos o método de diferenças finitas no espaço e o método Runge-Kutta de quarta ordem para integrar o sistema no tempo.

Vamos apresentar a discretização temporal das equações (2.10) e (2.11) explicitando as expressões de F_i , E_i e Π_i^{g*} tal que

$$\Psi_{i,t+\tau} = \Psi_{i,t} + \tau \left[D \sum_{(j)} \frac{(\Psi_{j,t} - \Psi_{i,t})}{h^2} - \frac{cq\Delta w}{K} A(P_{i,t}) \right], \quad (4.1)$$

$$\Pi_{i,t+\tau} = \Pi_{i,t} + \tau \alpha [\Pi_{\min} + (\Psi_{i,t} - \Pi^e)H(\Psi_{i,t} - \Pi^e) - \Pi_{i,t}], \quad (4.2)$$

lembrando que $P_{i,t} = P(\Psi_{i,t}, \Pi_{i,t})$ é a pressão que atua nas células guarda e D é a constante associada ao transporte hídrico entre unidades estomáticas, tal que $D = c h^2$.

Nessa abordagem consideramos diferenças de avanço no tempo em uma escala τ em lugar da derivada d/dt . Essa aproximação é razoável quando o avanço na escala temporal é feito em pequenos valores τ , de maneira a evitar erros de arredondamento. Se valores menores de τ forem empregados a única mudança deverá ser no número de interações necessárias para integrar o mesmo tempo total.

Para melhorar a convergência da solução numérica, usaremos o método Runge-Kutta de quarta ordem para integrar o sistema de equações de diferenças. Este método consiste em definir, no nosso caso, duas funções $f(\Psi_{i,t}, \Pi_{i,t})$ e $g(\Psi_{i,t}, \Pi_{i,t})$ tal que

$$f(\Psi_{i,t}, \Pi_{i,t}) = D \sum_{(j)} \frac{(\Psi_{j,t} - \Psi_{i,t})}{h^2} - \frac{cq\Delta w}{K} A(u_i),$$

$$g(\Psi_{i,t}, \Pi_{i,t}) = \alpha [\Pi_{\min} + (\Psi_{i,t} - \Pi^e)H(\Psi_{i,t} - \Pi^e) - \Pi_{i,t}].$$

Para encontrarmos Ψ_{t+1} e Π_{t+1} em termos de Ψ_t e Π_t , o método requer o cálculo da média ponderada das funções f e g em relação as variáveis Ψ_t e Π_t em quatro valores distintos de f e g , portanto, omitindo o subscrito i teremos

$$\begin{aligned} k_1^f &= f(\Psi_t, \Pi_t)\tau, \\ k_1^g &= g(\Psi_t, \Pi_t)\tau, \\ k_2^f &= f(\Psi_t + 1/2 k_1^f, \Pi_t + 1/2 k_1^g)\tau, \\ k_2^g &= g(\Psi_t + 1/2 k_1^f, \Pi_t + 1/2 k_1^g)\tau, \\ k_3^f &= f(\Psi_t + 1/2 k_2^f, \Pi_t + 1/2 k_2^g)\tau, \\ k_3^g &= g(\Psi_t + 1/2 k_2^f, \Pi_t + 1/2 k_2^g)\tau, \\ k_4^f &= f(\Psi_t + k_3^f, \Pi_t + k_3^g)\tau, \\ k_4^g &= g(\Psi_t + k_3^f, \Pi_t + k_3^g)\tau. \end{aligned}$$

Finalmente, a relação de recorrência que descreve o valor de Ψ_{t+1} e Π_{t+1} de um i -ésimo sítio é dada por

$$\begin{aligned} \Psi_{i,t+\tau} &= \Psi_{i,t} + \frac{1}{6} (k_1^f + 2 k_2^f + 2 k_3^f + k_4^f), \\ \Pi_{i,t+\tau} &= \Pi_{i,t} + \frac{1}{6} (k_1^g + 2 k_2^g + 2 k_3^g + k_4^g). \end{aligned}$$

O modelo produz um erro numérico global na coordenada posição de ordem 2. Para o tempo, o erro de truncamento local usando o método de Runge-Kutta é proporcional a quarta potência $\sim \tau^4$. Já o erro global é proporcional a quinta potência do incremento $\sim \tau^5$.

A discretização espacial está vinculada a densidade dos estômatos na folha. Assim o problema envolve pontos separados por uma distância h em uma rede quadrada $\ell \times \ell$. Podemos pensar em h^2 como o valor da área contendo uma unidade estomática. Portanto, o elemento de área é simplesmente o inverso da densidade de estômatos por unidade de área em uma folha ρ , tal que $h^2 = 1/\rho$. O valor de ρ pode variar bastante entre diferentes espécies, porém, em média, temos $\rho \approx 180 \text{ mm}^{-2} = 1,8 \times 10^8 \text{ m}^{-2}$ [5], dessa forma $h^2 \approx 5,5 \times 10^{-9} \text{ m}^2$.

Admitimos que o transporte hídrico entre as UEs é definido como o somatório das diferenças entre a variável Ψ de um sítio i e seus *vizinhos mais próximos* (j) numa rede quadrada, dessa maneira esse termo assume a forma de um operador Laplaciano discretizado.

É curioso notar que a constante associada à auto difusão da água em meios celulares* é da ordem de $D_{\text{exp}} \approx 2,3 \times 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ [31]. Como D_{exp} e $1/h^2$ são valores bem próximos, vamos considerar em nossos cálculos numéricos $D = D_{\text{exp}}$, sendo assim $c = D/h^2 \approx 1,0 \text{ s}^{-1}$. E, por simplicidade vamos considerar $\alpha = c$. A adoção de valores diferentes de c e α simplesmente afetaria a escala de tempo entre o fenômeno de transporte de Ψ e Π .

Cada sítio da rede é representado por um índice i . O conjunto \mathcal{S} contém todos os índices na rede; o conjunto \mathcal{V} contém os índices que representam as veias. Assim $\mathcal{S} \setminus \mathcal{V}$ é o conjunto que contém todos os índices relacionados às unidades estomáticas. Assim as condições de contorno são definidas como $\Psi_{i \in \mathcal{V}, t} = 0$ para todo t . E as condições iniciais $\Psi_{i,0} = \Psi_0$ e $\Pi_{i,0} = \Pi_0$ para todo $i \in \mathcal{S} \setminus \mathcal{V}$.

4.2 Histerese na Abertura Estomática

Nesta seção apresentaremos as soluções das equações diferenciais (2.10) e (2.11) associadas ao problema de valor inicial e de contorno através do método apresentado na seção anterior. Vamos considerar que existe histerese na abertura estomática. Para emular esse fenômeno usaremos os operadores apresentados na Seção 3.2, para descrever o

*O que não corresponde exatamente ao nosso caso de interesse, já que precisamos da constante (efetiva) de difusão da água entre unidades estomáticas.

comportamento da abertura $A(P)$ dos estômatos na equação (4.1).

A integração numérica é realizada em uma rede quadrada com $N = \ell^2$ sítios ao total, destes sítios, N_v são definidos como veias e estão distribuídos aleatoriamente sobre a rede através de um gerador de números pseudoaleatório. A “semente” do gerador é mantida constante para que a distribuição espacial das veias não se altere, possibilitando a comparação dos resultados usando diferentes operadores histerese.

A cada passo da interação registramos o valor da *média aritmética da abertura sobre todos os sítios da rede que representam as UEs* tal que

$$\langle A \rangle = \frac{1}{N_e} \sum_{i=1}^{N_e} A_i, \quad (4.3)$$

onde N_e é o número de unidades estomáticas na rede, tal que $N = N_e + N_v$. Registramos, também, as médias aritméticas $\langle \Psi \rangle$ e $\langle \Pi \rangle$. Daqui por diante vamos nos referir a essa média apenas como *média espacial*. Como já havíamos discutido, a média espacial da abertura $\langle A \rangle$ faz o papel da condutância estomática g , que é o dado experimental acessível, ou seja, é o comportamento da série temporal de $\langle A \rangle$ que estamos interessados em comparar com os dados experimentais.

Nos resultados apresentados a seguir, os parâmetros envolvidos no problema são: A diferença da fração molar de água entre a folha e o ambiente Δw , a condutância hidráulica K e o fator de proporcionalidade q são tais que $q/K = 1,0 \times 10^3 \text{ MPa m}^{-2}$; como já havíamos mencionado $D/h^2 \approx 1,0 \text{ s}^{-1}$. A condição de contorno é $\Psi_{\{v\},t} = 0 \text{ MPa}$, tal que $\{v\}$ é o conjunto de sítios escolhidos como veias. A escala de tempo usada na interação numérica é definida como $\tau = 1,0 \times 10^{-3} \text{ s}$. Além disso, os valores das constantes Π^{\min} , Π^{\max} e Π^e são os mesmos definidos no capítulo 2.

Nas subseções que se seguem apresentaremos os resultados obtidos utilizando os diferentes tipos de operadores histerese apresentados no Capítulo 3. Mostraremos as séries temporais da média espacial da abertura estomática $\langle A \rangle$ para cada tipo de operador. Vamos comparar os resultados usando os diferentes tipos de operadores histerese. Com isso esperamos verificar a robustez da hipótese da histerese no mecanismo de abertura dos estômatos em reproduzir as oscilações em $\langle A \rangle$.

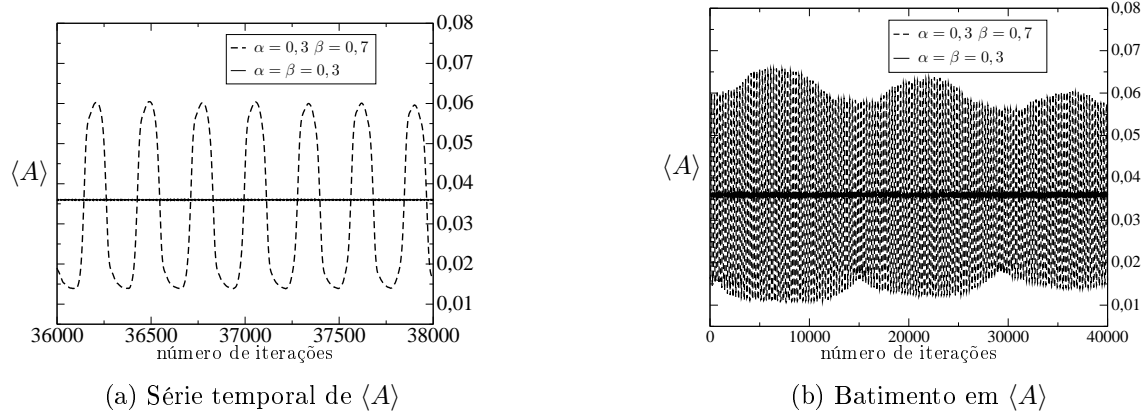


Figura 4.1: Série temporal da média espacial da abertura estomática. Utilizamos como mecanismo de abertura dos estômatos o operador relê não linear. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Já na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 6,0$, $\tau = 0,001$.

4.2.1 Relê Não Ideal

Nesta seção apresentaremos resultados da integração numérica das equações (4.1) e (4.2) usando o operador memória *relê não ideal* (apresentado na subseção 3.2.1) na abertura dos estômatos.

A Figura 4.1 apresenta duas séries temporais da média espacial da abertura estomática $\langle A \rangle$. A linha tracejada mostra o resultado para $\langle A \rangle$ quando o mecanismo de abertura/fechamento do i -ésimo estômato apresenta histerese. Nesse caso, o operador relê não ideal possui limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. O comportamento oscilatório autossustentável é evidente.

Na linha sólida, no entanto, os parâmetro α e β foram ajustados para que não haja histerese no mecanismo de abertura dos estômatos, por exemplo, $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. Com isso as oscilações em $\langle A \rangle$ desaparecem e seu valor é uma constante no regime estacionário.

Na Figura 4.1b verifica-se que a amplitude das oscilações da série temporal de $\langle A \rangle$

(linha tracejada) apresentam um envoltório periódico na amplitude das oscilações em $\langle A \rangle$. Isso sugere a existência de batimento[†] na oscilação da série temporal de $\langle A \rangle$. Veremos que isso também acontece na série temporal de $\langle A \rangle$ quando usamos os outros tipos de operadores histerese.

A Figura 4.2 mostra a trajetória da média espacial das variáveis Ψ e Π para os casos em que: $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa (linha tracejada) e $\alpha = \beta = 0,3$ MPa (linha sólida). Note que a trajetória das duas curvas satisfazem $\langle \Pi \rangle < \langle \Psi \rangle$, isto é, estão abaixo da curva identidade $\langle \Pi \rangle = \langle \Psi \rangle$.

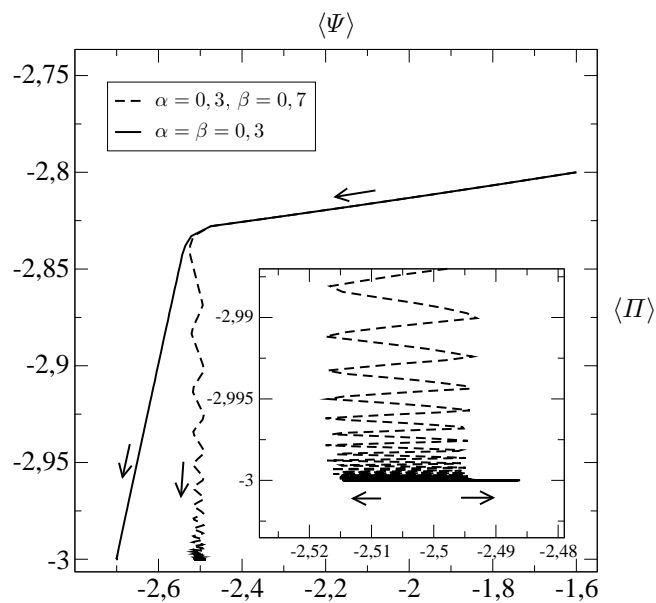


Figura 4.2: Diagrama de trajetória no plano $\langle \Pi \rangle \times \langle \Psi \rangle$. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. As setas indicam a sequência temporal do sistema. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 6,0$, $\tau = 0,001$.

Note também, nessa figura, que no estado estacionário $\langle \Psi \rangle$ oscila em torno de um valor próximo a $-2,5$ MPa e que $\langle \Pi \rangle$ tende a um valor fixo $\langle \Pi \rangle = \Pi_{\min} = -3,0$ MPa. Como veremos adiante, esse tipo de comportamento é observado também quando usamos

[†]Fenômeno resultante da superposição de dois sinais periódicos com frequências ligeiramente diferentes.

os outros tipos de operadores histerese.

Podemos indagar que a histerese no mecanismo de abertura dos estômato pode ser a chave para o aparecimento de oscilações na condutância estomática. Contudo, para certificar esta suposição, vamos testar outros operadores histerese apresentados no capítulo 3, que apesar de assumirem formas funcionais distintas, possuem o fenômeno de histerese em comum.

4.2.2 Relê Não Ideal Modificado

Nesta seção apresentaremos resultados da integração numérica das equações (4.1) e (4.2) só que desta vez usando o operador memória *relê não ideal modificado* (apresentado na seção 3.2.2) como mecanismo de abertura dos estômatos.

A Figura 4.3 apresenta duas séries temporais de $\langle A \rangle$. A linha tracejada é obtida assumindo que o mecanismo de abertura dos estômatos apresentam histerese. Neste caso o operador possui limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Assim como no caso anterior, podemos observar que a histerese na abertura dos estômatos produz um comportamento oscilatório autossustentável em $\langle A \rangle$.

O período de oscilação de $\langle A \rangle$ é diferente do caso anterior. Isto é, para um mesmo valor de Δw , utilizado o relê não ideal a série temporal de $\langle A \rangle$ possui período diferente da série temporal de $\langle A \rangle$ utilizado o relê não ideal modificado.

Na linha sólida, os parâmetro α e β foram ajustados para que não haja histerese no mecanismo de abertura dos estômatos, por exemplo, $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. Dessa forma, as oscilações em $\langle A \rangle$ desaparecem e seu valor é constante no estado estacionário. Novamente, podemos sugerir que o fenômeno de histerese no mecanismo de abertura dos estômato é decisivo para o aparecimento de oscilações na série temporal de $\langle A \rangle$.

Podemos ver na Figura 4.3 que a série apresenta um envoltório periódico na amplitude das oscilações em $\langle A \rangle$, corroborando a existência de batimento nas oscilações de $\langle A \rangle$.

A Figura 4.4 mostra a trajetória da média espacial das variáveis Ψ e Π para os casos em que: $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa (linha tracejada) e $\alpha = \beta = 0,3$ MPa (linha sólida).

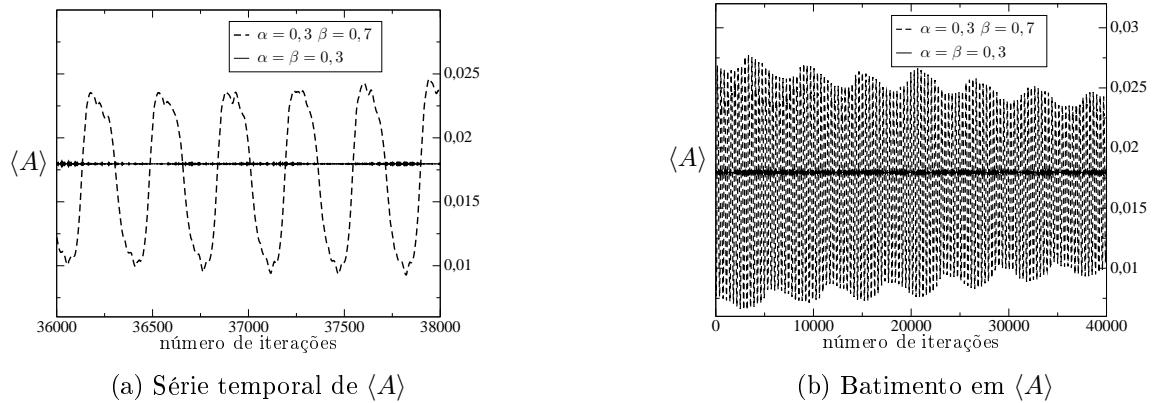


Figura 4.3: Série temporal da média espacial da abertura estomática. Nesse caso, o mecanismo de abertura dos estômatos segue o operador relê não linear modificado. Na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa e na linha tracejada $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2.8$ MPa e $\Delta w = 12,0, \tau = 0,001$.

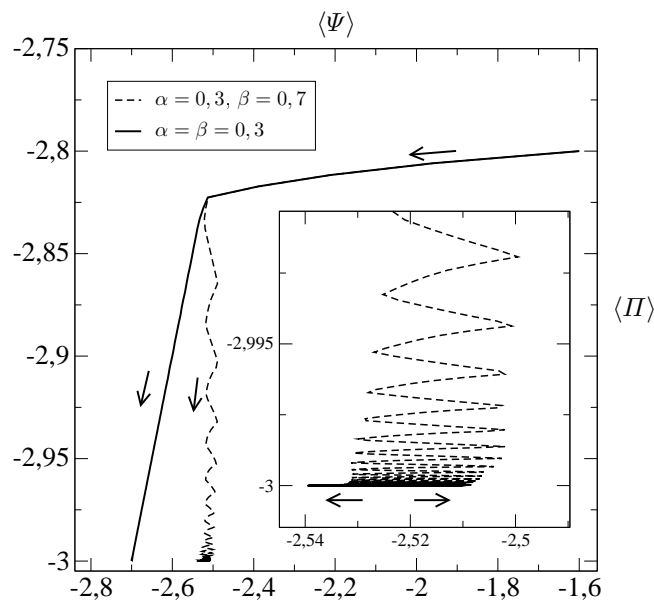


Figura 4.4: Diagrama de trajetória no plano $\langle \Pi \rangle \times \langle \Psi \rangle$. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. As setas indicam a sequência temporal do sistema. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2.8$ MPa e $\Delta w = 12,0, \tau = 0,001$.

Assim como no caso anterior, a trajetória das duas curvas satisfazem $\langle \Psi \rangle > \langle \Pi \rangle$, isto é, estão abaixo da curva identidade $\langle \Pi \rangle = \langle \Psi \rangle$. No estado estacionário $\langle \Psi \rangle$ oscila em torno de um valor próximo a $-2,52$ MPa e $\langle \Pi \rangle$ tende a um valor fixo, $\langle \Pi \rangle = \Pi_{\min} = -3,0$ MPa.

4.2.3 Relê Não Ideal Tangente Hiperbólica

Nesta seção apresentaremos resultados da integração numérica das equações (4.1) e (4.2) utilizando o operador memória *relê não ideal tangente hiperbólica* apresentado na seção 3.2.3. Como vimos na Seção 3.2.3, esse operador possui os limiares definidos como $\alpha - \varepsilon$ e $\beta + \varepsilon$, onde o valor de corte ε depende da fração da abertura do estômato δ e de uma escala γ .

Em particular, no resultado aqui exposto, utilizamos $\delta = 0.1$ e $\gamma = 1000 \text{ MPa}^{-1}$ o que implica em $\varepsilon \sim 10^{-4}$ MPa. Grandes valores de γ significam que a abertura/fechamento do estômato acontece em um pequeno intervalo de pressão. Dessa forma a variação da abertura em relação a variação da pressão P deve ser grande o suficiente para que o processo de abertura não se confunda com o processo de fechamento.

A Figura 4.5 apresenta duas séries temporais de $\langle A \rangle$. A linha tracejada indica a série temporal obtida assumindo que o mecanismo de abertura dos estômatos apresente histerese. Nesse caso, o operador relê não ideal tangente hiperbólica possui limiares $\alpha - \varepsilon$ e $\beta + \varepsilon$, onde $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. A exemplo dos dois últimos casos, podemos observar que a histerese na abertura dos estômatos produz um comportamento oscilatório autossustentável em $\langle A \rangle$.

No caso descrito pela linha sólida, os parâmetro $\alpha - \varepsilon$ e $\beta + \varepsilon$ foram ajustados de modo que não haja histerese no mecanismo de abertura dos estômatos. Dessa forma, as oscilações em $\langle A \rangle$ desaparecem. Mais uma vez, a histerese no mecanismo de abertura dos estômato é decisivo para o aparecimento de oscilações na série temporal de $\langle A \rangle$.

A exemplo do que aconteceu nas duas últimas seções, podemos notar a existência de batimento nas oscilações de $\langle A \rangle$. Na Figura 4.5 a linha tracejada apresenta um envoltório periódico na amplitude das oscilações de curta duração de $\langle A \rangle$.

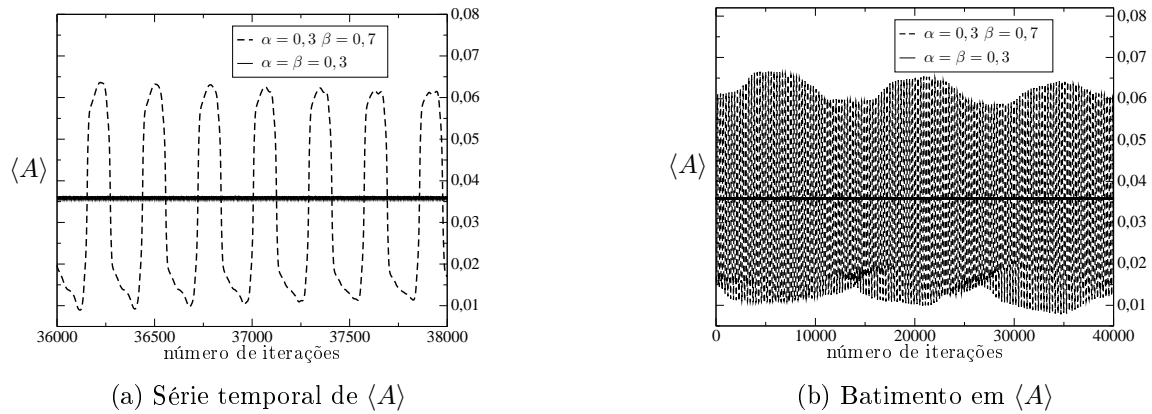


Figura 4.5: Série temporal da média espacial da abertura estomática $\langle A \rangle$. Nesse caso, utilizamos como mecanismo de abertura dos estômatos o operador relê não linear tangente hiperbólica. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Já na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 6,0$, $\tau = 0,001$.

A Figura 4.6 mostra a trajetória da média espacial das variáveis Ψ e Π para os casos em que: $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa (linha tracejada) e $\alpha = \beta = 0,3$ MPa (linha sólida). A trajetória das duas curvas satisfazem $\langle \Psi \rangle > \langle \Pi \rangle$. Observe que no estado estacionário $\langle \Psi \rangle$ oscila em torno de um valor próximo a $-2,5$ MPa e que $\langle \Pi \rangle = \Pi_{\min} = -3,0$ MPa no estado estacionário.

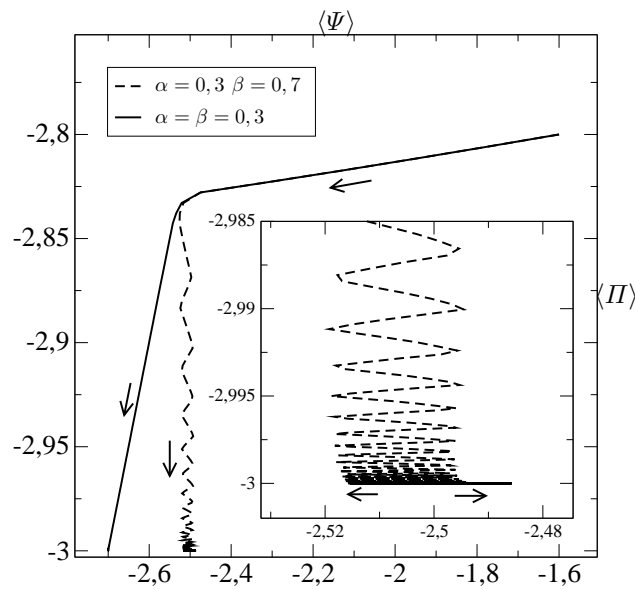


Figura 4.6: Diagrama de trajetória de $\langle \Psi \rangle$ e $\langle II \rangle$. Na linha tracejada os operadores possuem limiares $\alpha = 0,3$ MPa e $\beta = 0,7$ MPa. Já na linha sólida os operadores possuem limiares $\alpha = \beta = 0,3$ MPa. As setas indicam a sequência temporal do sistema. Com $N_v = 20962$ veias distribuídas aleatoriamente numa rede $N = 1024 \times 1024$. Condições iniciais $\Psi_0 = -1,6$ MPa e $II_0 = -2,8$ MPa e $\Delta w = 6,0$, $\tau = 0,001$.

Em resumo, em todos os três casos podemos observar que a série temporal de $\langle A \rangle$ oscila no tempo quando a abertura dos estômatos apresenta uma memória em relação a variação de pressão no interior da célula guarda. Caso contrário, isto é, se abertura de cada estômato não apresentar um fenômeno de histerese, nenhum tipo de oscilação pode ser observado na série temporal de $\langle A \rangle$. Assim, podemos concluir que a histerese no mecanismo de abertura dos estômatos pode desempenhar um papel importante para o aparecimento de oscilações na média espacial da abertura estomática.

O diagrama $\langle II \rangle \times \langle \Psi \rangle$ obtido é idêntico nos três operadores. A Figura 4.7 mostra o resultado para o operador Relê I, [9]. Trajetórias partindo de diferentes condições iniciais evoluem para duas bacias de atração distintas. Uma relacionada a $\langle A \rangle = 0,0$ e outra relacionada a oscilação na série temporal de $\langle A \rangle$.

O comportamento da trajetória presa na bacia de atração relacionada com a oscilação

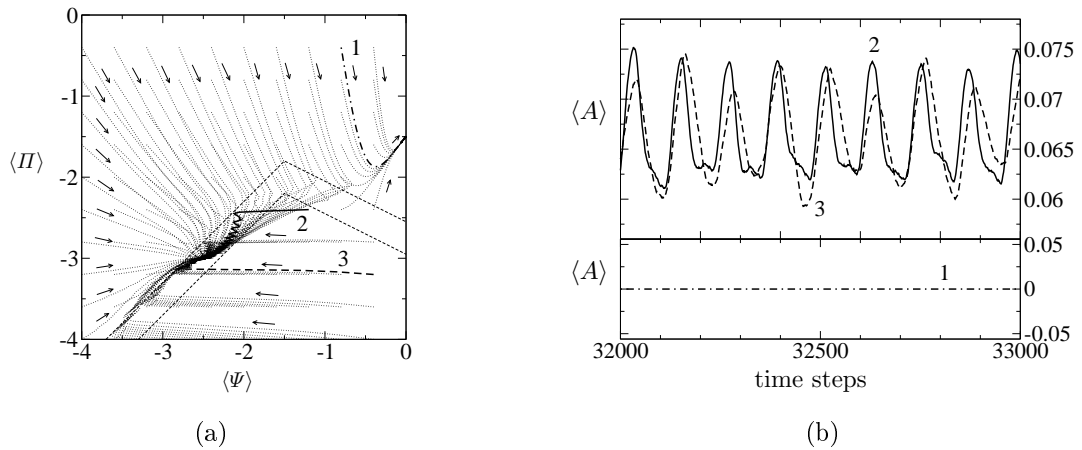


Figura 4.7: (a) Evolução temporal de $\langle \Psi \rangle$ e $\langle \Pi \rangle$ (MPa) a partir de diferentes condições iniciais em uma rede $\ell = 1024$ com 104.816,0 veias e $\Delta w = 15,0$. (b) Evolução temporal de $\langle A \rangle$ (unidades de área). As curvas 2 (sólida) e 3 (tracejada) estão associadas com oscilação em $\langle A \rangle$, enquanto a curva 1 (traço-ponto) está associada com $\langle A \rangle = 0, 0$, [9].

em $\langle A \rangle$ é idêntico em todos os três casos. Nas Figuras 4.2, 4.4 e 4.6 vimos que $\langle \Psi \rangle$ oscila em torno de um valor fixo quando A_i apresenta histerese. Essa característica sugere que a oscilação observada no estado estacionário de $\langle A \rangle$ se deve à oscilação na variável Ψ . Em adição, vimos que nos três casos o valor de $\langle \Pi \rangle$ tende para o valor fixo $\Pi_{\min} = -3,0$ MPa.

Essa última observação pode ser explicada da seguinte maneira. Observando a trajetória de $\langle \Psi \rangle$ vemos que esta tende para valores tais que $\langle \Psi \rangle < \Pi^e$. Isso sugere que a maioria dos sítios possuem valores $\Psi < \Pi^e$, dessa forma, a função degrau na Equação (4.2) se anula. Nesses sítios o estado estacionário é obtido fazendo $d\Pi/dt \rightarrow 0$, de forma que $\Pi(t)$ converge para $\Pi^* = \Pi_{\min} = -3,0$ MPa.

Nas três últimas seções mostramos que diferentes tipos de operadores histerese produziram o mesmo comportamento qualitativo. Através do estudo realizado com esses operadores podemos concluir que a hipótese de histerese na abertura/fechamento do estômato é responsável pelo aparecimento de oscilação na média espacial da abertura

estomática $\langle A \rangle$. Apesar dos operadores histerese terem sido definidos com formas funcionais diferentes, os resultados usando cada um deles foram similares, portanto podemos considerar a hipótese da histerese suficientemente robusta.

Nas próximas seções vamos explorar a dependência entre as oscilações e os parâmetros do modelo. Para isso utilizamos uma ferramenta matemática utilizada para estimar a periodicidade de uma série temporal chamada Transformada de Fourier Discreta (TDF) na série temporal de $\langle A \rangle$.

4.3 Influência dos Limiares α e β no Período em $\langle A \rangle$

A Figura 4.8 mostra resultados da análise da TFD com α e β diferentes. A parte inferior das Figuras 4.8a, 4.8b, 4.8c e 4.8d mostra que um período se destaca exibindo um pico de maior magnitude. Esse pico está associado ao período característico das oscilações ilustradas na parte superior das respectivas figuras. Em cada caso, fixamos o valor de $\alpha = 0.5$ MPa e aumentamos o valor de β . Note que quanto maior a diferença $\beta - \alpha$ maior será o período de oscilação da serie temporal de $\langle A \rangle$.

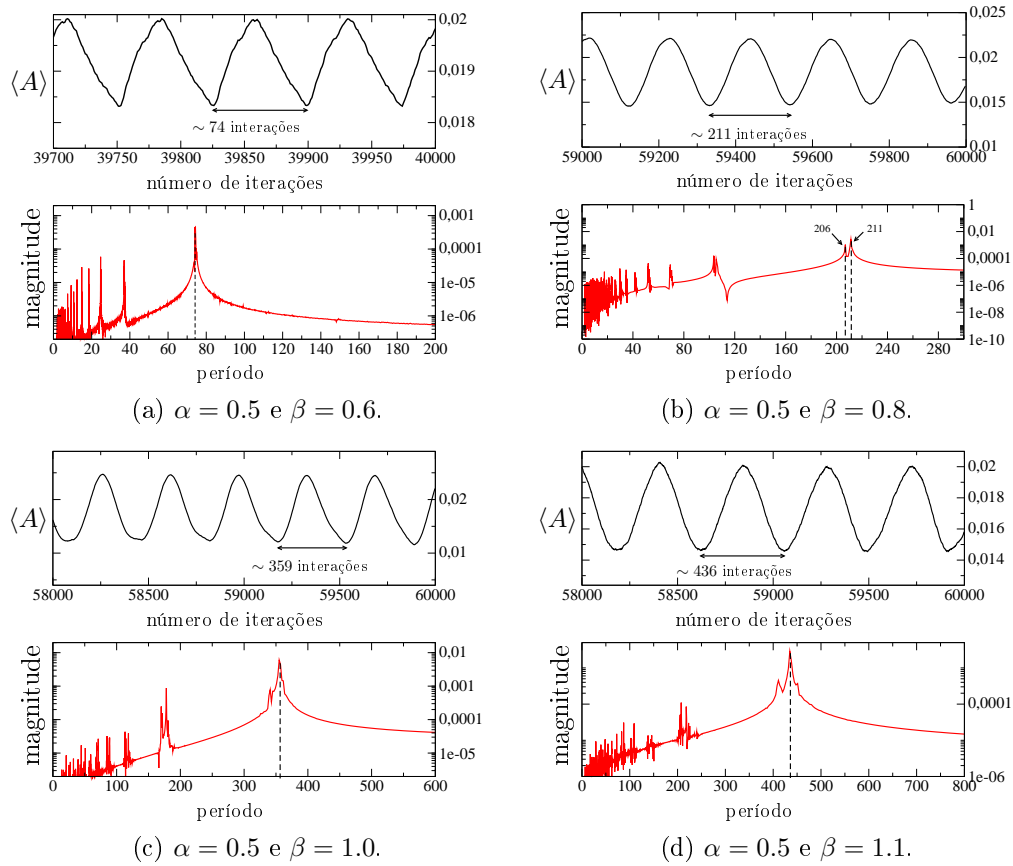


Figura 4.8: Análise da TFD na série temporal de $\langle A \rangle$ usando o operador *relê não ideal modificado*. Numa rede $\ell = 1000$; utilizando 19985 veias; $\Delta w = 10$; $\tau = 0,001$; $\Psi_0 = -0,75$; $\Pi_0 = -2,25$. Note que o período da série aumenta com o tamanho do intervalo $\beta - \alpha$.

Essa observação é consistente mesmo se mudarmos os valores de α e β de maneira a transladar o intervalo entre eles. Por exemplo, na Figura 4.9 fixamos o valor $\alpha = 0.6$ MPa e mudamos o valor de β para que o tamanho do intervalo seja $\beta - \alpha = 0.5$ MPa (Figura 4.9a) e $\beta - \alpha = 0.6$ MPa (Figura 4.9b).

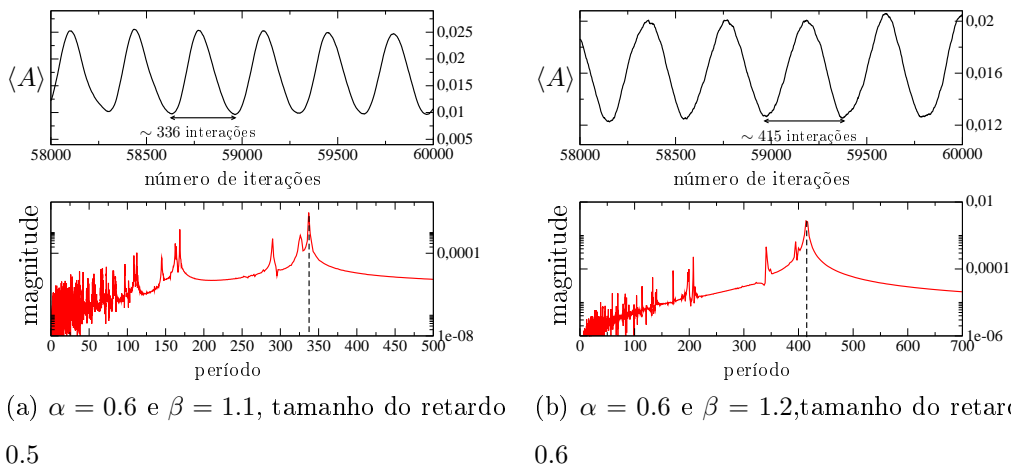


Figura 4.9: Análise da TFD na série temporal de $\langle A \rangle$ usando o operador memória relê não ideal modificado. Nessas figuras utilizamos $\alpha = 0.6$ e os demais parâmetros são iguais aos da Figura 4.8.

A comparação dos resultados das Figuras 4.8c e 4.8d com os das Figuras 4.9a e 4.9b mostra a semelhança entre os períodos. Isso sugere que o período de oscilação da série temporal de $\langle A \rangle$ depende apenas da diferença $\beta - \alpha$.

Quando $\beta - \alpha$ se torna maior que um determinado valor a oscilação dá lugar a variações sem nenhum período característico. Como exemplo, vemos na Figura 4.10 flutuações na série temporal de $\langle A \rangle$ para $\beta - \alpha = 1.0$.

O fato de $\beta - \alpha$ ser diretamente proporcional ao período de oscilação parece óbvio, já que um intervalo estreito $\beta - \alpha$ faz com que o hysteron mude de valor mais facilmente devido a pequenas mudanças em P . No entanto, não é óbvio como os hystérons sincronizam para produzir um sinal que tem um período de característico.

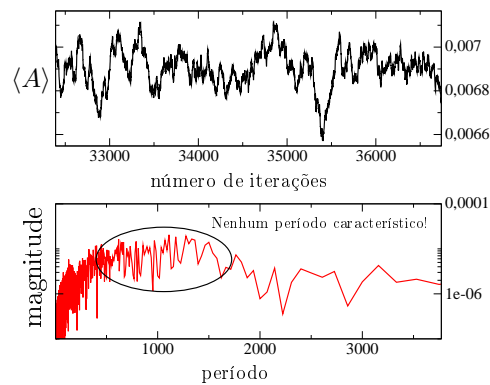


Figura 4.10: Tamanho do intervalo $\beta - \alpha = 1.0$ com $\alpha = 0.5$ e $\beta = 1.5$. Nenhum período característico pode ser identificado. Demais parâmetros são iguais aos da Figura 4.8.

A identificação de dois períodos com grande magnitude na Figura 4.8b sugere a incidência de batimento na série temporal de $\langle A \rangle$ como mostrado na Figura 4.11. O batimento surge devido a interferência de dois sinais com período de oscilação diferentes T_1 e T_2 . Isso explica os envoltórios vistos nas amplitudes das Figuras 4.1b, 4.3b.

O período do batimento pode ser calculado através da expressão

$$\frac{1}{T_{\text{bat}}} = \frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2},$$

se $T_2 = T_1 + \Delta T$ a dependência do período do batimento T_{bat} com a diferença entre os períodos ΔT será de

$$T_{\text{bat}} = T_1 \left(1 + \frac{T_1}{\Delta T} \right),$$

isto é, grandes diferenças tornam a incidência de batimento imperceptível ($\lim_{\Delta T \rightarrow \infty} T_{\text{bat}} = T_1$), e diferenças muito pequenas produzem períodos de batimento muito maior que o tamanho da série temporal ($\lim_{\Delta T \rightarrow \infty} T_{\text{bat}} \rightarrow \infty$).

Podemos ver na Figura 4.8b que $T_1 = 206$ e $T_2 = 211$ passos de interação produzem batimento com período $T_{\text{bat}} \approx 8700$ passos de interação. Através de uma inspeção visual à Figura 4.11 podemos perceber que esse valor está bem próximo do período do batimento observado.

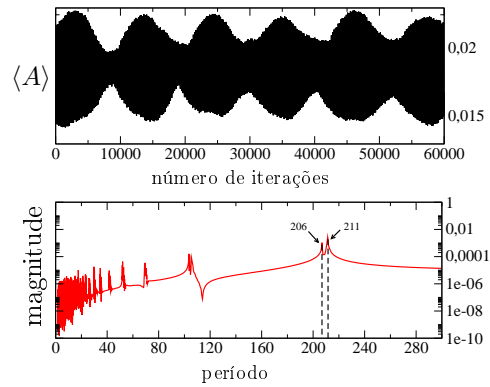


Figura 4.11: Incidência de batimento para o caso $\alpha = 0.5$ e $\beta = 0.8$.

Uma possível explicação para o aparecimento de batimento nas séries é que sítios com diferentes número de veias em sua primeira vizinhança apresentam períodos diferentes. Essa hipótese será abortada na seção 4.5.1. Mas antes, vamos investigar a importância dos parâmetros que até agora tem sido mantidos constantes por motivos de comparação entre os operadores histerese.

4.4 O Papel da Evaporação (Δw) no Modelo

Nesta seção vamos estudar o modelo em diferentes condições ambientais. A influência externa é representada por Δw , a diferença da fração molar de vapor d'água entre o meio interno/externo à folha. Utilizando o operador *relê não ideal*, discutiremos a importância do parâmetro Δw na série temporal de $\langle A \rangle$.

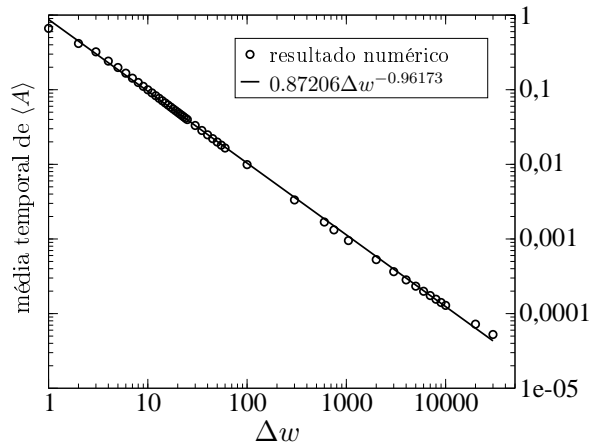


Figura 4.12: Relação entre a média temporal de $\langle A \rangle$ e a diferença de vapor molar de água Δw . O curva de ajuste evidencia o decaimento $1/\Delta w$.

A Figura 4.12 mostra que a condutância estomática decresce com o aumento de Δw . O ajuste revela uma dependência da média temporal de $\langle A \rangle$ com o inverso de Δw . Esse resultado concorda com observações experimentais relatadas na literatura [32].

A Figura 4.13 ilustra em detalhe $\langle A \rangle$ para diferentes Δw . Quando o valor de Δw é pequeno, por exemplo $\Delta w = 1,0 \text{ mPa Pa}^{-1}$, não há oscilações em $\langle A \rangle$ e seu valor tende a uma constante. Por outro lado, para valores grandes de Δw a oscilação em $\langle A \rangle$ dá lugar a pequenas flutuações em torno de um valor constante cada vez menor a medida de Δw cresce. O aparecimento de oscilações está restrito a um pequeno intervalo de Δw . A Figura 4.13 mostra que a oscilação acontece para valores de Δw entre $2,0 \text{ mPa Pa}^{-1}$ a $20,0 \text{ mPa Pa}^{-1}$.

O período e a amplitude de oscilação dependem do valor de Δw . Na Figura 4.13a, ou em detalhe, na Figura 4.14b vemos o caso em que $\Delta w = 2,0 \text{ mPa Pa}^{-1}$. Nessas figuras a amplitude é pequena e o período de oscilação é grande. Quando Δw está próximo de $5,0 \text{ mPa Pa}^{-1}$ (ver Figura 4.13a) a amplitude atinge um máximo e o período de oscilação diminui se comparado com caso anterior. Finalmente, valores de Δw maiores que $10,0 \text{ mPa Pa}^{-1}$ (ver Figura 4.13b) a amplitude e o período de oscilação diminuem até que as oscilações dão lugar a flutuações sem período definido.

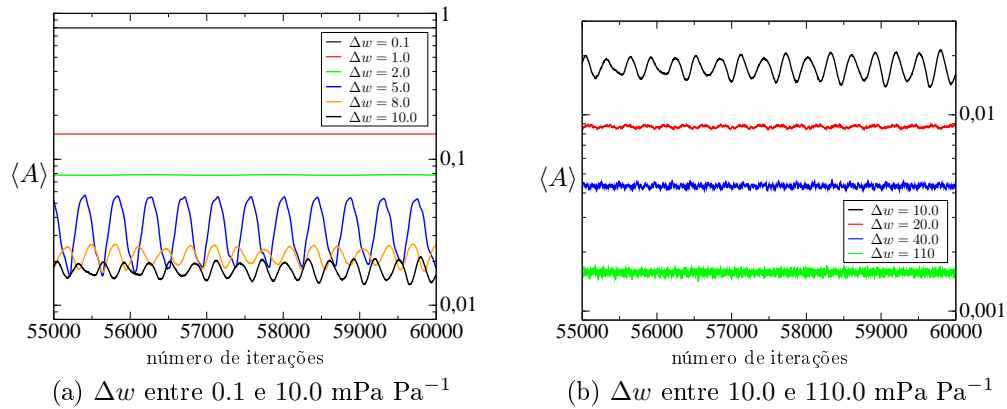


Figura 4.13: Séries temporais de $\langle A \rangle$ para diferentes valores de Δw . Utilizamos o Relê Não Ideal numa rede $\ell = 1000$; 19985 veias; $\tau = 0,001$; $\Psi_0 = -0,75$; $I_0 = -2,25$.

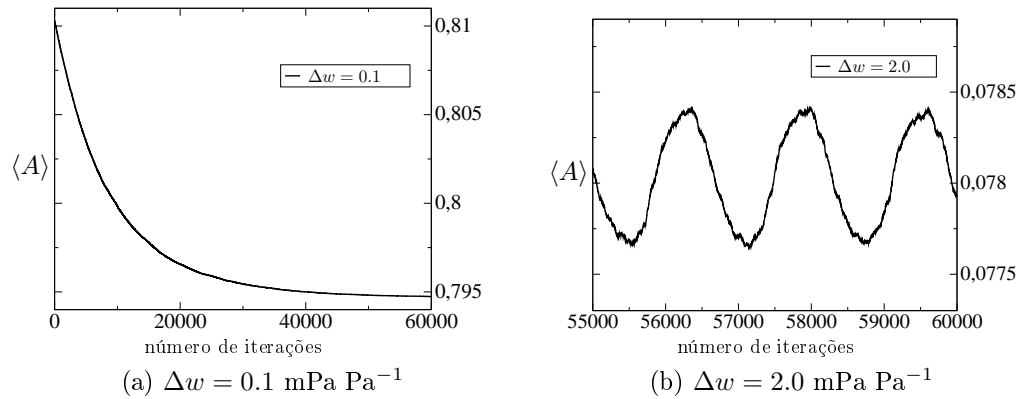


Figura 4.14: Séries temporais de $\langle A \rangle$ com $\Delta w = 0.1$ e $\Delta w = 2.0$. Utilizamos o Relê Não Ideal numa rede $L = 1000$; 19985 veias; $\tau = 0,001$; $\Psi_0 = -0,75$; $I_0 = -2,25$.

Utilizamos a Transformada de Fourier Discreta para explorar, com mais detalhes, a dependência entre o período de oscilação e Δw .

4.4.1 Evaporação versus Período

O período de oscilação de série temporal de $\langle A \rangle$ diminui quanto maior o valor de Δw . A Figura 4.15 mostra o resultado da análise da TFD para $\Delta w = 5, 8, 10$ e 20 mPa Pa⁻¹. Nessa figura vê-se que para $\Delta w = 20$ mPa Pa⁻¹ a oscilação deixa de ser uma

curva suave e começa a apresentar flutuações. Para valores de Δw maiores que 20 mPa Pa⁻¹ as irregularidades na curva aumentam e as oscilações ficam menos evidentes.

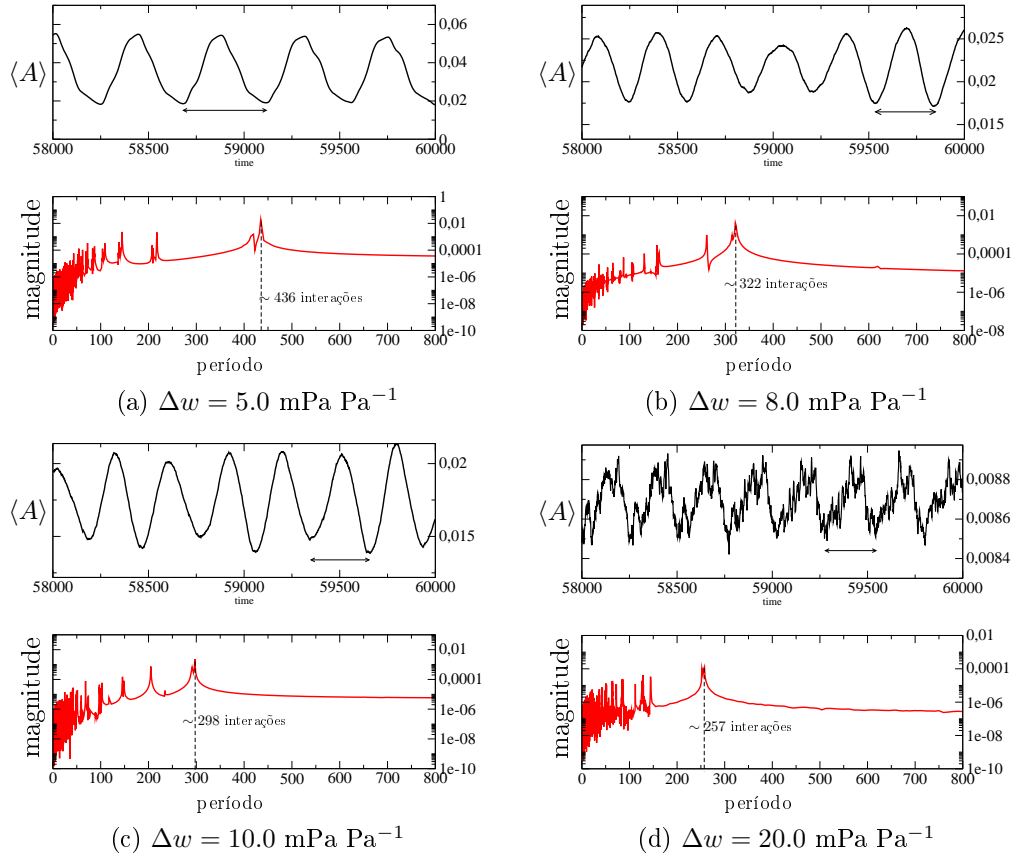


Figura 4.15: Análise de TFD na série temporal da média espacial da abertura $\langle A \rangle$.

A Figura 4.16 mostra a dependência entre Δw e o período (essa Figura refere-se ao operador *relê não ideal*). A partir de um dado valor de Δw , neste caso $\Delta w = 7,0$, o pico principal se divide em dois ou mais picos de magnitude comparáveis. Isto está associado à mudança observada na série temporal (detalhe Fig. 4.16).

Isso pode ocorrer devido a uma dessincronização entre aberturas das UEs, que produzem máximos/mínimos locais em comparação com a série temporal com período bem definido encontrado em valores de Δw menores que 7.

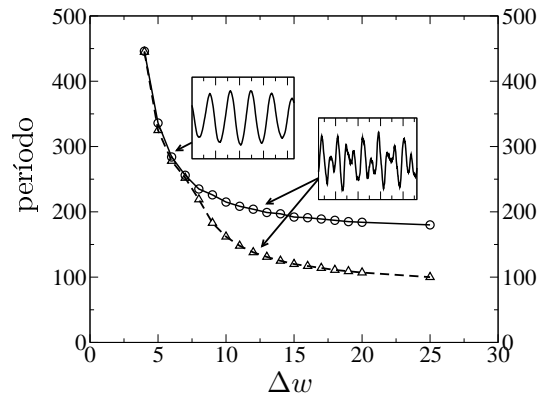


Figura 4.16: Quanto maior o deficit de vapor d'água Δw , menor o período de oscilação de $\langle A \rangle$. Neste caso utilizamos o operador relê não ideal [9].

4.5 Influência do Número de Veias

Nesta seção vamos estudar a influência do número de veias N_v na abertura média dos estômatos $\langle A \rangle$. Utilizamos uma rede composta de $N = 1024^2$ sítios dos quais N_v são veias e N_e são unidades estomática, tal que $N = N_v + N_e$, tanto as veias como as UE's são distribuídas aleatoriamente.

A Figura 4.17 mostra a relação entre a média temporal de $\langle A \rangle$ cresce com o número de veias de maneira linear. Esse resultado indica que quanto maior a disponibilidade de água na folha, mais estômatos podem ficar abertos.

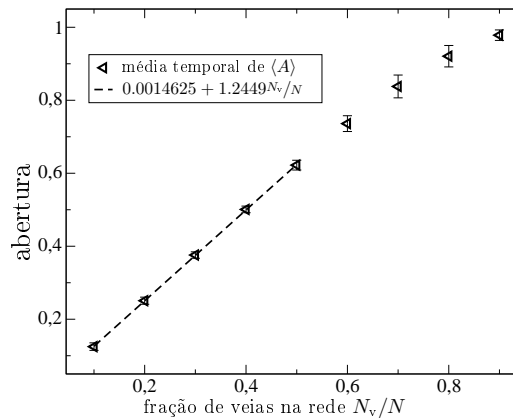


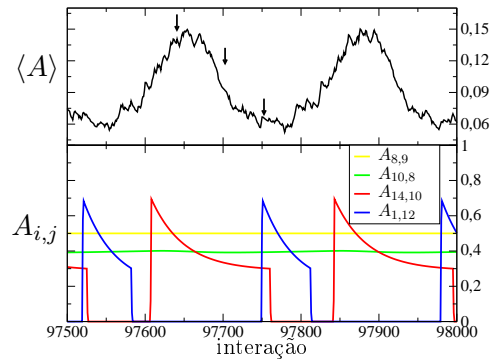
Figura 4.17: O valor de $\langle A \rangle$ cresce com o número de veias linearmente.

A quantidade de veias nas vizinhanças de uma unidade estomática desempenha um papel importante em seu comportamento. Através da interface gráfica observamos que alguns sítios próximos à veias. Esses sítios abrem e fecham a intervalos regulares de tempo. Na próxima seção apresentaremos a dinâmica individual dessas UEs. Veremos que o período na abertura de uma UE depende do número de veias na sua vizinhanças.

4.5.1 Comportamento Local das Unidades Estomáticas

A dinâmica de abertura/fechamento de uma única unidade estomática depende da quantidade de veias presentes em sua vizinhança. A Figura 4.18 mostra o comportamento espacial da abertura de algumas unidades estomáticas numa rede $N = 16 \times 16$ com $N_v = 48$ veias distribuídas aleatoriamente. As UEs foram escolhidas segundo a disponibilidade hídrica em cada uma.

As Figuras 4.18b, 4.18c e 4.18d ilustram a dinâmica de abertura e fechamento de sítios escolhidos (quadrados destacados em cores) de acordo com o número de veias em sua primeira vizinhança. Nos casos descritos pelas figuras utilizamos o operador relê não ideal modificado, dessa forma o valor da abertura pode assumir $A = 0$ (estômato fechado) ou $A = P$ (estômato aberto). Portanto o gradiente de cinza que vemos nessas figuras representa o valor de P que varia entre α e β .



(a) Séries temporais da abertura média $\langle A \rangle$ (linha preta) e da abertura $A_{i,j}$ de alguns sítios (i, j) . As setas indicam as figuras no detalhe.

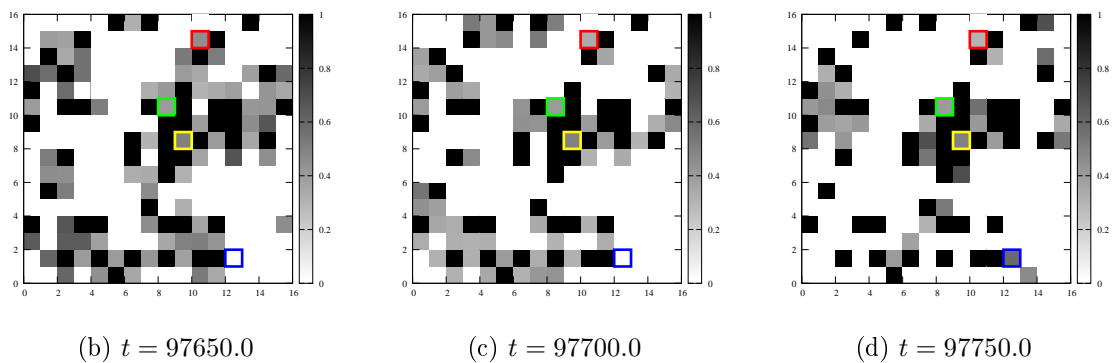


Figura 4.18: Rede $N = 16 \times 16$ com $N_v = 48$ veias distribuídas aleatoriamente. Abaixo ilustra-se a sequência temporal da abertura de quatro sítios, com 1, 2, 3 e 4 veias em suas vizinhança. Acima, ilustra-se a série temporal da abertura desses quatro sítios e da abertura média da rede.

Mantendo os parâmetros do sistema fixos, entre eles $\Delta w = 20$, observamos que os sítios com três ou quatro veias em sua vizinhança (sítios muito irrigados) não fecham nunca. Os sítios com quatro veias na vizinhança, como por exemplo o sítio $(8, 9)$, possuem abertura constante diferente de zero (ver linha amarela na Figura 4.18a). Os sítios com três veias na vizinhança, como o sítio $(10, 8)$, exibem oscilações em A com pequena amplitude (ver linha verde na Figura 4.18a) se comparada com a amplitude de oscilação da série temporal de $\langle A \rangle$.

Sítios com duas veias $(14, 10)$ ou uma veia $(1, 12)$ na vizinhança apresentam compor-

Relê não ideal Modificado com veias aleatórias		
n ^o de veias na 1 ^a viz.	n ^o de veias na 2 ^a viz.	período (n ^o de interações)
3	0	233
3	1	232
2	0	238
2	1, 2	227
1	0	233
1	1, 2, 3	227

Tabela 4.1: Período da abertura de um dado sítios com n veias em sua vizinhança; utilizando o Relê não ideal Modificado.

tamento periódico na série temporal de A (ver linha vermelho e azul respectivamente). Nesses sítios, o estômato abre com $A = P$ para P ligeiramente maior que $\beta = 0.7$ MPa, depois, a abertura decresce para $\alpha = 0.3$ MPa fechando em seguida $A = 0$. Note que a abertura dos sítios com duas veias na vizinhança decresce mais lentamente do que os que possuem uma veia em sua vizinhança.

A Tabela 4.1 mostra o período de oscilação para sítios com 1, 2 e 3 veias em suas primeiras vizinhanças. Os dados da tabela indicam que período de oscilação muda com o número de veias na vizinhança, entretanto não há uma relação evidente. Vemos também que a segunda vizinhança também influencia no período. É importante ressaltar que Δw foi mantido fixo, valores de Δw diferentes produzem resultados diferentes.

Se utilizarmos o operador *relê não ideal* na abertura dos estômatos, quanto maior o número de veias na primeira vizinhança menor será o período entre abertura/fechamento nesses sítios (ver tabela 4.2). Outra característica é que quanto maior o número de veias na primeira vizinhança dos sítios maior será o tempo que o sítio permanece aberto. A influência da segunda vizinhança não é expressiva – não sendo mostrada na tabela.

Os sítios que apresentam dinâmica de abertura exibem um comportamento padronizado a depender, essencialmente, do número de veias em sua primeira vizinhança. Não ob-

Relê não ideal com veias aleatórias	
n ^o de veias na 1 ^a viz.	período (n ^o de interações)
4	80
3	86
2	108
1	185

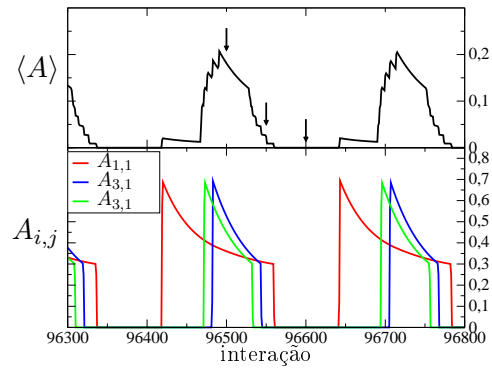
Tabela 4.2: Período da abertura de um dado sítios com n veias em sua vizinhança.

stante a sincronização desses sítios dão lugar ao fenômeno de oscilação na abertura média $\langle A \rangle$, como podemos ver na Figura 4.18a.

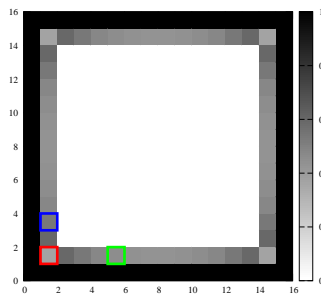
Vamos explorar outro tipo de geometria considerando veias distribuídas de maneira regular. A Figura 4.19 ilustra o caso em que as veias estão na bordas da rede. Nessa situação a dinâmica da abertura média também apresenta comportamento periódico porém mais regular do que o caso anterior. Os sítios das quinas possuem duas veias em sua primeira vizinhança, exemplo $(1, 1)$ (curva vermelha na Figura 4.19b), enquanto os sítios das bordas possuem apenas um primeiro vizinho veia, exemplo $(3, 1)$ (curva azul na Figura 4.19b).

Observe que o sítio da quina $(1, 1)$ possui um decaimento da abertura diferente dos das bordas. O decaimento da abertura é semelhante ao visto na Figura 4.18a e se deve ao número de veias na vizinhança do sítio. Observamos, novamente, que quanto maior o número de veias na primeira vizinhança dos sítios maior será o tempo que o sítio permanece aberto.

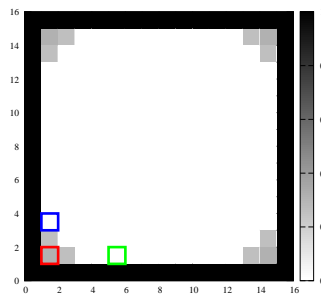
Ambos os casos possuem mesmo período, em torno de 222 interações, contudo os casos com uma veia na 1^a vizinhança estão defasados em relação aos estômatos com duas veias na 1^a vizinhança. Na Figura 4.19 nota-se ainda que as UEs com uma veia na 1^a vizinhança que estão mais próximos das quinas (por exemplo o sítio azul) fecham primeiro que os mais afastados, isso é reflexo de uma defasagem na abertura dessas unidades estomáticas.



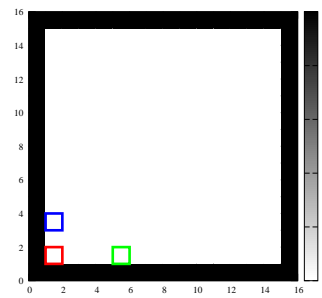
(a) Séries temporais da abertura média $\langle A \rangle$ (linha tracejada) e da abertura $A_{i,j}$ de alguns sítios (i, j) .



(b) $t = 96500.0$



(c) $t = 96550.0$



(d) $t = 96600.0$

Figura 4.19: Rede $N = 16 \times 16$ com $N_v = 60$ veias ao longo da borda da rede. Abaixo ilustra-se a sequência temporal da abertura de três sítios. Acima, ilustra-se a série temporal da abertura desses três sítios e da abertura média da rede.

Podemos concluir que o número de veias na vizinhança dos sítios influenciam no período de abertura dos estômatos.

4.5.2 Número de Veias Versus Período

Vimos que o número de veias na primeira vizinhança de uma unidade estomática influencia no período entre aberturas sucessivas. Essa característica local das unidades estomáticas deve influenciar fortemente o período da série temporal de $\langle A \rangle$. Para averiguar essa possibilidade vamos definir o conjunto \mathcal{I}_k contendo os índices das unidades estomáticas com k veias na sua primeira vizinhança. Dessa forma a média sobre as $N_{e,k}$ unidades estomáticas com k veias em sua primeira vizinhança é definida como

$$\langle A \rangle_k = \frac{1}{N_{e,k}} \sum_{n \in \mathcal{I}_k}^{N_{e,k}} A_n. \quad (4.4)$$

Como os conjuntos \mathcal{I}_k são mutuamente disjuntos para qualquer $k = 0, 1, 2, 3, 4$, então a média da abertura de todas as UE pode ser escrita como a soma das médias sobre as $N_{e,k}$ UEs com k veias em sua primeira vizinhança, tal que

$$\langle A \rangle = n_0 \langle A \rangle_0 + n_1 \langle A \rangle_1 + n_2 \langle A \rangle_2 + n_3 \langle A \rangle_3 + n_4 \langle A \rangle_4,$$

onde $n_k = N_{e,k}/N_e$ é a fração do número de UE que possui k veias em sua vizinhança.

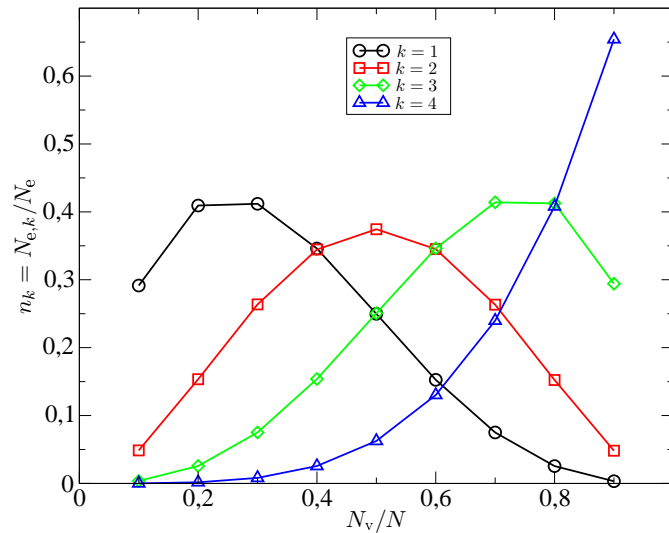


Figura 4.20: Relação entre a fração de estômatos com k veias em sua primeira vizinhança e a quantidade de veias, normalizada ao número total de sítios da rede, N_v/N .

A dependência de n_k com o percentual de veias na rede quando utilizando uma distribuição de veias aleatórias é descrita por

$$n_k = \frac{N_{e,k}}{N_e} = \binom{4}{k} \left(\frac{N_v}{N}\right)^k \left(1 - \frac{N_v}{N}\right)^{4-k}. \quad (4.5)$$

A Figura 4.20 ilustra a expressão acima para $k = 1, 2, 3$ e 4 . Note que a medida que o número de veias aumenta, então n_1, n_2 e n_3 crescem até um máximo e depois decrescem, com exceção de n_4 que cresce monotonicamente.

Observamos que cada termo $\langle A \rangle_k$ possui períodos diferentes a depender da quantidade k de veias na primeira vizinhança dos estômatos. A Figura 4.21a mostra a série temporal das aberturas médias dos sítios com uma $\langle A \rangle_1$ (curva azul) e duas $\langle A \rangle_2$ (curva vermelha) veias na primeira vizinhança quando $N_v/N \approx 0,1$. A Figura 4.21b mostra que o período de $\langle A \rangle_1$ é maior que $\langle A \rangle_2$, isso confirma o que vimos na seção 4.5.1 – quanto maior o número de veias na primeira vizinhança de uma UE, menor o período entre aberturas.

Na Figura 4.21b vemos que o espectro da série $\langle A \rangle$ é obtida como uma superposição dos espectros de $\langle A \rangle_1$ e $\langle A \rangle_2$. Assim, quando $N_v/N \approx 0,1$, os sítios com uma ($k = 1$) ou duas ($k = 2$) veias em sua primeira vizinhança são os que mais contribuem para o

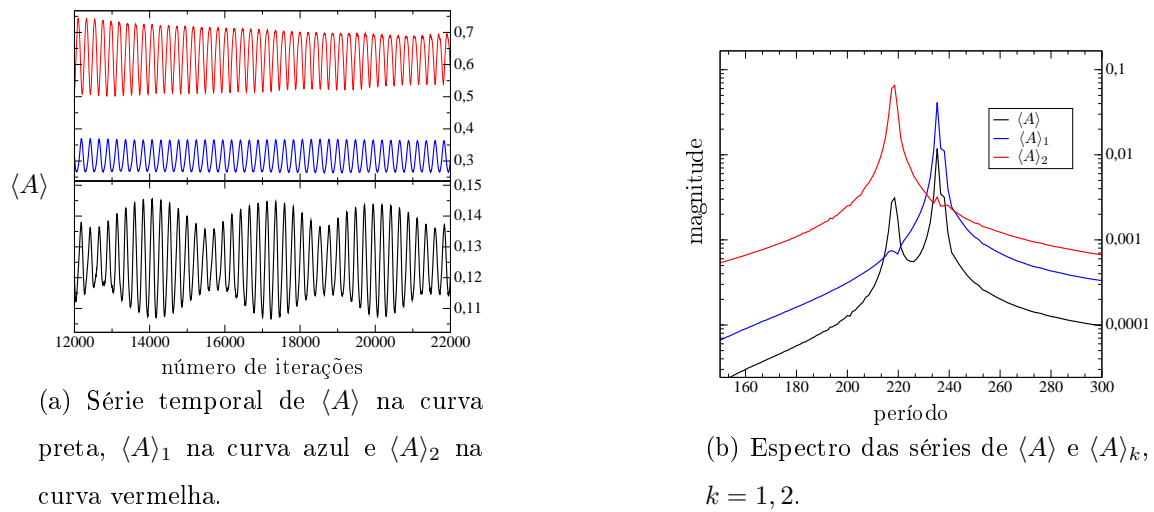


Figura 4.21: O período de oscilação na abertura das UE depende da quantidade de veias em suas vizinhanças. Nesse caso, em particular, $N_v/N \approx 0,1$.

período característico da série temporal de $\langle A \rangle$. A medida que N_v/N cresce, a influência das UEs com $k = 1$ e 2 diminui em detrimento do aumento de $k = 3$ e 4 .

Desse ponto de vista, o batimento observado na série temporal de $\langle A \rangle$ é consequência dos diferentes períodos existentes nessa série. Vejamos, na Figura 4.21b, os períodos $T_1 = 218$ referente a série de $\langle A \rangle_1$ e $T_2 = 235$ referente a série de $\langle A \rangle_2$ produzem um batimento

$$\frac{1}{T_{\text{bat}}} = \frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2} \Rightarrow T_{\text{bat}} \approx 3013,$$

compatível com o período do envoltório observado na curva preta da Figura 4.21a da série temporal de $\langle A \rangle$.

Para estender a dinâmica de abertura e fechamento para sítios mais afastados das veias podemos admitir a presença de sítios inertes que simulariam o tecido epidérmico na vizinhança das células guardas.

4.6 Epiderme

Nessa seção consideraremos a adição de sítios inativos, nesses sítios não há evaporação tal que $A = 0$, de forma a reproduzir o tecido epidérmico entre estômatos. Vamos supor

que veias, unidades estomáticas e os sítios inativos são distribuídos aleatoriamente na rede de forma a respeitar

$$N = N_e + N_v + N_i, \quad (4.6)$$

onde N é o número total de sítios da rede, N_e é o número de unidades estomáticas (UE), N_i é o número de sítios inativos e N_v é o número de veias.

A adição de sítios inativos na integração numérica equivale a diminuição da escala de tamanho no transporte hídrico da folha. Veremos isso considerando duas situações. Na primeira não há sítios inativos, $N_{i,0} = 0$, então a equação (4.6) se torna $N_0 = N_{e,0} + N_{v,0} = L^2/\delta_0^2$, onde L é o comprimento da região representada pela rede e δ_0 a distância entre dois sítios da rede quando não há sítios inativos. A segunda situação considera a existência de $N_{i,1} > 0$ sítios inativos, tal que a equação (4.6) respeita $N_1 = N_{e,1} + N_{v,1} + N_{i,1} = L^2/\delta_1^2$, onde δ_1 é a distância entre dois sítios da rede quando existem $N_{i,1} > 0$ sítios inativos.

A adição de sítios inativos deve ser feita mantendo a densidade de estômatos ($\rho_e = N_e/L^2$) e de reservatórios ($\rho_v = N_v/L^2$) constante. Isso implica em $N_{e,0} = N_{e,1}$ e $N_{v,0} = N_{v,1}$. Como assumimos $N_{i,0} < N_{i,1}$ então, através da equação (4.6) concluímos que $N_0 < N_1$ e conseqüentemente teremos uma redução na escala espacial $\delta_0 > \delta_1$. Como exemplo, a Figura 4.22 ilustra o caso em que a razão entre as escalas é de $\delta x^0/\delta x^1 = 3$, então para cada UE na escala 0 teremos *nove* sítios na nova escala 1, onde um deles é a UE.

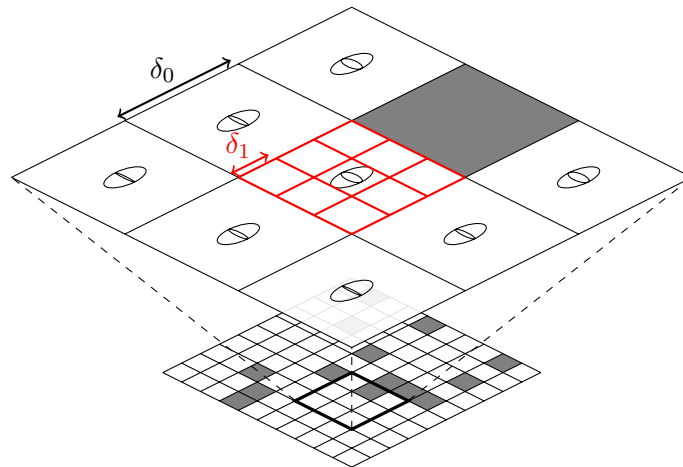


Figura 4.22: A adição de sítios inativos à rede pode ser entendida como a diminuição da escala espacial na integração numérica.

Se quisermos diminuir a escala do problema pela metade, poderemos simplesmente aumentar o número de sítios para $2^2 N$. Sucessivas reduções na escala espacial dessa forma se tornam inviável computacionalmente, já que redes maiores implicam maiores custos computacionais.

Na Figura 4.23, observamos que o aumento do número de sítios inativos mudança no valor de $\langle A \rangle$. Mantivemos N_v e N_e fixos e aumentamos N_i . A parte superior da Figura 4.23 mostra a série temporal de $\langle A \rangle$ para três casos $N_i = 0, 0.27N$ e $0.44N$. A parte inferior da figura mostra a análise da TFD para os mesmos casos.

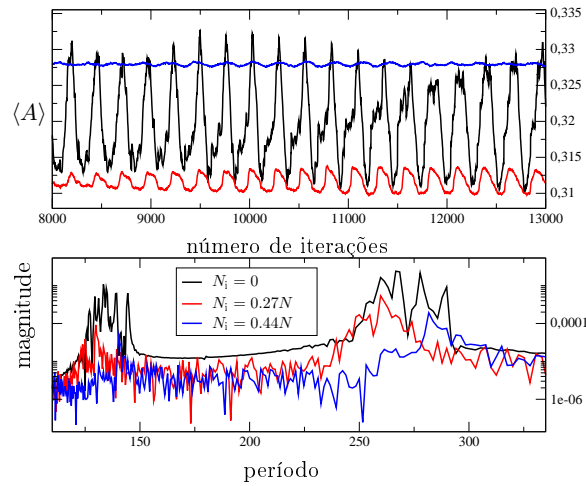


Figura 4.23: Série de $\langle A \rangle$ para valores de $N_i = 0$, $0.27N$ e $0.44N$; utilizamos $N_v \approx N_e$. A parte inferior da figura mostra a análise da TFD para os três casos. Note a mudança no período quando $N_i = 0$

A variação no valor de $\langle A \rangle$ nas outras escalas (definida por $N_i = 0.27N$ e $N_i = 0.44N$) fica dentro desvio padrão da série na primeira escala (definida por $N_i = 0.0$), isto é, $\sigma_{N_i=0.0} = 0.006$. Uma possível explicação para a variação de $\langle A \rangle$, quando adicionamos sítios inativos, se deve ao gradiente em $\Psi(x)$ formado entre as UE a veia. O potencial hídrico nas imediações da UE diminui – isto é, a UE estará menos irrigada – ocasionando a diminuição na abertura das UEs localmente, como visto na seção 4.5.1.

Na parte inferior da Figura 4.23 observamos uma mudança no período de $\langle A \rangle$ quando adicionamos sítios inativos. Essa característica pode estar associada à mudança na forma geométrica como as UEs são irrigadas. Não há mais o conceito de primeiro vizinho e a quantidade de veia no entorno de uma EU pode ser bem variada.

Neste capítulo vimos que o fenômeno de histerese associado ao mecanismo de abertura de uma unidade estomática produz oscilação na condutância estomática. Comprovamos a robustez dessa hipótese verificando que as oscilações na série temporal de $\langle A \rangle$ acontecem para diferentes tipos de operadores histerese, desde que $\alpha \neq \beta$.

Além disso, através do método de Transformada de Fourier Discreta, observamos que o período de oscilação da serie temporal de $\langle A \rangle$ depende do tamanho do retardo $\beta - \alpha$

imposta a abertura e fechamento de uma UE. Vimos também a incidência de batimento na série temporal de $\langle A \rangle$.

Vimos que a média temporal de $\langle A \rangle$ decresce com o inverso de Δw em acordo com observações experimentais [32]. Para valores pequenos de Δw as oscilações na série temporal de $\langle A \rangle$ desaparecem e seu valor tende para uma constante. Para valores grandes de Δw as oscilações em $\langle A \rangle$ dão lugar a uma flutuação em torno de um valor fixo. Contudo, para valores intermediários de Δw vimos que há oscilações bem definidas na série temporal de $\langle A \rangle$ e que a amplitude o período dessa oscilação depende do valor de Δw . Esta característica do modelo deve servir de incentivo para futuras medidas experimentais que possam comprovar esse comportamento.

Finalmente, observamos que a abertura das unidades estomáticas depende da quantidade de veias em sua vizinhança. O período de sucessivas aberturas de uma unidade estomática será tanto menor quanto maior for o número de veias em sua vizinhança. Isso implica que o período característico de $\langle A \rangle$ depende da quantidade de UE com k veias em suas vizinhanças.

Capítulo 5

Abordagem Analítica

Neste capítulo vamos descrever analiticamente a origem das oscilações observadas no capítulo 4. Como motivação vamos apresentar na seção 5.1 uma equação diferencial ordinária contendo um operador histerese. Mostraremos que a solução dessa EDO exibe comportamento periódico. Em seguida, na seção 5.2, vamos introduzir uma versão no limite contínuo do modelo hidráulico apresentado no capítulo 2. Utilizaremos argumentos análogos ao da seção 5.1 para mostrar que soluções para o modelo hidráulico apresentam comportamento periódico se utilizarmos histerese na abertura dos estômatos.

5.1 Equação Diferencial com Histerese

Neste capítulo vamos descrever o papel do operador histerese no comportamento periódico da solução de uma simples equação diferencial de primeira ordem. O resultado servirá de motivação para obter o comportamento qualitativo da solução das equações (2.10) e (2.11). Vamos definir a variável $x(t) : I \subset \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ sujeita ao seguinte problema de valor inicial (PVI)

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -cxR_{\alpha,\beta}[t_0, x_0] x(t) \\ x(t=0) = x_0. \end{cases} \quad (5.1)$$

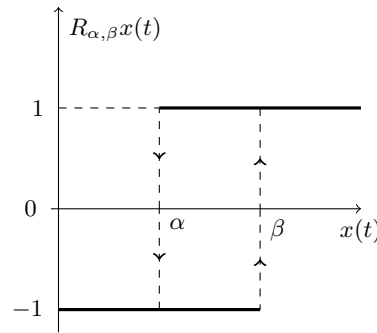


Figura 5.1: Diagrama de entrada /saída. As linhas espessas representam possíveis valores do par $(x(t), R_{\alpha, \beta} x(t))$.

onde $c > 0$ é uma constante arbitrária, e $R_{\alpha, \beta}[t_0, x_0] x(t)$ é o operador histerese atuando na variável $x(t)$. A regra operativa de $R_{\alpha, \beta}[t_0, x_0]$ é definida como

$$R_{\alpha, \beta}[t_0, x_0] x(t) = \begin{cases} x_0, & \text{se } x(\tau) \in (\alpha, \beta) \text{ para todo } \tau \in [t_0, t]; \\ -1, & \text{se } \{x(t) \leq \alpha\} \vee \{x(t) \in (\alpha, \beta) \wedge \exists t_1 \in [t_0, t] \text{ tal que} \\ & x(t_1) = \alpha \wedge x(\tau) \in (\alpha, \beta) \text{ para todo } \tau \in [t_1, t]\}; \\ 1, & \text{se } \{x(t) \geq \beta\} \vee \{x(t) \in (\alpha, \beta) \wedge \exists t_1 \in [t_0, t] \text{ tal que} \\ & x(t_1) = \beta \wedge x(\tau) \in (\alpha, \beta) \text{ para todo } \tau \in [t_1, t]\}. \end{cases} \quad (5.2)$$

A Figura 5.1 apresenta um esboço do funcionamento do operador. Observe nessa figura (e na expressão acima) que $R_{\alpha, \beta}[t_0, x_0] x(t) = 1$ sempre que $x \geq \beta$ e que $R_{\alpha, \beta}[t_0, x_0] x(t) = -1$ sempre que $x \leq \alpha$ independente da história de $x(t)$. Contudo, o comportamento de $x(t)$ entre α e β ao longo do tempo depende da história anterior da própria variável $x(t)$.

Uma possível abordagem para obter a solução $x(t)$ é considerar o sistema partindo das seguintes condições iniciais $x_0 \leq \alpha$, $x_0 \geq \beta$ e $\alpha < x_0 < \beta$. Em seguida, observamos a evolução de $x(t)$ na região de interesse $\alpha < x(t) < \beta$ por indução.

Assim, precisamos estabelecer o valor da condição inicial $x(t = 0) = x_0$ em relação a

α e β . Caso $x_0 \leq \alpha$ a equação associada ao PVI (5.1) obedecerá a

$$\frac{dx}{dt} = cx. \quad (5.3)$$

Caso $x_0 \geq \beta$, teremos

$$\frac{dx}{dt} = -cx. \quad (5.4)$$

E caso $\alpha < x_0 < \beta$ o operador assume $R_{\alpha,\beta}[t_0, x_0] x(t) = x_0$ e a equação obedecerá

$$\frac{dx}{dt} = -cx_0. \quad (5.5)$$

Durante a evolução temporal, quando $\alpha < x(t) < \beta$, o valor $x(t)$ irá depender da sua história pregressa. Para entender o que acontece quando $x(t) \in (\alpha, \beta)$ vamos supor o caso particular em que $x_0 < \alpha$, então o PVI (5.1) estará sujeito a equação (5.3) cuja solução é dada por

$$x(t) = x_0 e^{ct}.$$

Note que o valor de $x(t)$ cresce até atingir $x(t_1) = \beta$ no instante $t_1 = \ln(\beta/x_0)/c$. A partir deste instante, estaremos diante de um novo problema de valor inicial descrito por

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -cx, \\ x(t = t_1) = \beta, \end{cases}$$

cujas solução é

$$x(t) = \beta e^{-c(t-t_1)},$$

agora $x(t)$ irá decrescer até atingir $x(t_2) = \alpha$ no instante $t_2 = t_1 + \ln(\beta/\alpha)/c$. Mais uma vez, um novo problema de valor inicial deve ser satisfeito

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = cx, \\ x(t = t_2) = \alpha, \end{cases}$$

cujas solução é

$$x(t) = \alpha e^{c(t-t_2)},$$

que cresce até alcançar mais uma vez $x(t_3) = \beta$. A Figura 5.2 mostra a evolução de $x(t)$ supondo $x(t = 0) = x_0 < \alpha$.

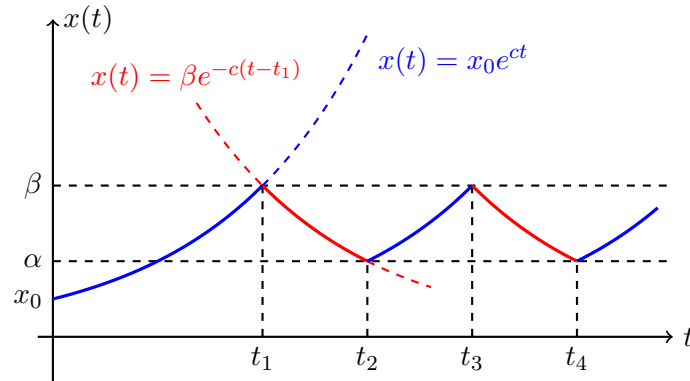


Figura 5.2: Trajetória de $x(t)$ em função de t . Observe que a solução fica “presa” entre os dois limiares α e β e apresenta comportamento periódico com $T = 2 \ln(\beta/\alpha)/c$.

Podemos concluir que $x(t)$ crescerá e diminuirá exponencialmente entre α e β de maneira periódica.

Analogamente, quando $x_0 > \beta$, $x(t)$ decresce até atingir α , em seguida $x(t)$ cresce até β , assim por diante.

Finalmente, caso $\alpha < x_0 < \beta$ a solução de obedecerá a

$$x(t) = -cx_0t + x_0,$$

que decresce linearmente com o tempo, uma vez que $c > 0$ e $x_0 > 0$, até atingir $x(t'_1) = \alpha$. A partir do instante t'_1 o comportamento de $x(t)$ se torna idêntico ao descrito anteriormente, isto é, $x(t)$ fica aprisionada entre α e β .

Podemos determinar o instante t_n em que $x(t_n)$ toca nos limiares α e β é determinado pela seguinte relação

$$t_n = \frac{1}{c} \left[\Delta t_{\text{trans}} + (n - 1) \ln \left(\frac{\beta}{\alpha} \right) \right]. \quad (5.6)$$

onde Δt_{trans} é um intervalo de tempo transiente entre o instante inicial t_0 e o instante t_1 em que o operador $R_{\alpha,\beta}$ muda de valor pela primeira vez. A expressão a seguir mostra

o valor de Δt_{trans} nas três situações discutidas acima

$$\Delta t_{\text{trans}} = \begin{cases} \ln(\beta/x_0), & x_0 < \alpha, \\ -\ln(\alpha/x_0), & x_0 > \beta, \\ x_0 - \alpha/cx_0, & \alpha < x_0 < \beta. \end{cases} \quad (5.7)$$

A partir da equação (5.6) vemos que o período de um ciclo completo do operador é tal que $T = t_n - t_{n-2} = 2\ln(\beta/\alpha)/c$. Observe que o período não depende da condição inicial, mas sim da constante cinética da equação c e dos limiares α e β do operador histerese. Esses limiares, por sua vez, estão ligados à não linearidade associada à histerese e que é sintetizada pelo operador histerese.

O funcionamento do operador $R_{\alpha,\beta}[t_0, x_0]$ é responsável por produzir o comportamento periódico na solução $x(t)$. Quando x for menor ou igual a α , o valor de $x(t)$ cresce até alcançar β . Em sequência, quando $x(t)$ for maior ou igual a β então $x(t)$ decrescerá.

Em resumo, para qualquer condição inicial a solução é ordinariamente contínua e está presa entre dois patamares α e β , aumentando e diminuindo indefinidamente entre esses dois valores. O período é inversamente proporcional a c e depende do logaritmo da razão β/α entre os limiares.

Concluimos que a solução $x(t)$ do PVI (5.1) contendo o operador histerese possui comportamento periódico pois a evolução de $x(t)$, partindo de qualquer condição inicial, cruza a região delimitada pelos patamares α e β .

Em outras palavras, um sistema que apresente operador histerese exibe comportamento periódico se caso $x(t_0) = x_0 < \alpha$ a solução $x(t)$ do sistema evoluir para um valor $x(\tau) \geq \beta$ onde $\tau > t_0$, e no caso de $x_0 > \beta$ a solução $x(t)$ evoluir para um valor $x(\tau) \leq \alpha$ onde $\tau > t_0$.

Apesar de bastante simples o exemplo acima resume bem o comportamento periódico como uma consequência da utilização do operador histerese no sistema. No próximo capítulo vamos simplificar o problema apresentado no capítulo 4 e em seguida vamos aplicar o procedimento descrito acima de maneira a identificar o papel do operador histerese no comportamento periódico observado na série temporal da condutância estomática.

5.2 Limite Contínuo do Modelo Hídrico

Nesta seção vamos adaptar o sistema de equações (2.10) e (2.11) com o intuito de obtermos soluções analíticas que descrevem, qualitativamente, o comportamento periódico observado na abordagem computacional. Para isso vamos lançar mão do procedimento apresentado na seção anterior.

Primeiro, podemos considerar a dimensão linear h da unidade estomatal muito pequena. Com o objetivo de resolver analiticamente o problema vamos tomar o limite de $h \rightarrow 0$, assumindo que nesse limite a função $\Psi(x, t)$ seja da classe \mathcal{C}^2 . Entretanto devemos expor a ressalva de que o problema é, em essência, discreto espacialmente.

Segundo, vamos tratar o problema de maneira unidimensional no espaço. O objetivo é obter soluções para um problema de valor inicial e de fronteira (PVIF) em que as variáveis $\Psi(x, t)$ e $\Pi(x, t)$ satisfazem as equações

$$\frac{\partial \Psi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \Psi}{\partial x^2} - w A(P), \quad (5.8)$$

$$\frac{\partial \Pi}{\partial t} = k \left(\Pi^{\min} + \underbrace{(\Psi - \Pi^e)H(\Psi - \Pi^e)}_{\text{pot. de pressão na epiderme}} - \Pi \right), \quad (5.9)$$

sujeitas às condições iniciais e de fronteira apropriadas ao problema. A variável t representa o tempo, x a posição e P é uma função que depende de Ψ e Π . As constantes Π^e e Π^{\min} foram definidas na seção 2.1, D e w são constante relacionadas, respectivamente, ao transporte e dissipação do potencial hídrico.

A posição x é definida na reta real, tal que dois pontos $x = 0$ e $x = L$ são definidos como veias. Como mencionado posteriormente, as veias fazem o papel das condições de fronteira do problema tal que

$$\Psi(0, t) = \Psi(L, t) = 0, \text{ para } t > 0. \quad (5.10)$$

Além disso as soluções devem satisfazer as seguintes condições iniciais

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow 0} \int_0^L \Psi(x, t) \varphi(x) dx &= \int_0^L \Psi_0 \varphi(x) dx \text{ e} \\ \lim_{t \rightarrow 0} \int_0^L \Pi(x, t) \varphi(x) dx &= \int_0^L \Pi_0 \varphi(x) dx, \end{aligned} \quad (5.11)$$

para toda função $\varphi(x)$ seccionalmente contínua em $[0, L]$, onde Ψ_0 e Π_0 são constantes. A função φ é introduzida para que a condição inicial seja satisfeita no sentido médio, e garantir a continuidade da solução diante da condição de fronteira.

Terceiro, para simplificar ainda mais o problema, vamos considerar o operador Relê Não-ideal, tal que o valor da abertura do estômato A (saída) assumo 0 ou 1 a depender do valor da pressão de turgor na célula guarda P (entrada). Note que o uso desse operador faz com que a equação (5.8) em Ψ não dependa *explicitamente* de Π ou Ψ . Isso nos possibilita obter a solução dessa equação analiticamente sob certas condições particulares impostas a Ψ e Π através dos limiares α e β . De acordo com a definição do operador Relê Não-ideal, a abertura admite dois valores, a saber:

1. $A = 0$ acontece **sempre** que $P < \alpha$. Nessa situação a equação (5.8) se torna

$$\frac{\partial \Psi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \Psi}{\partial x^2}. \quad (5.12)$$

O conjunto de pontos (Ψ, Π) que satisfaz a desigualdade $P(\Psi, \Pi) < \alpha$ é obtido utilizando da definição (3.1) tal que

$$(\Psi - \Pi)H(\Psi - \Pi) - \theta(\Psi - \Pi^e)H(\Psi - \Pi^e) < \alpha. \quad (5.13)$$

Dessa expressão concluímos que qualquer par (Ψ, Π) acima da reta $\Pi = \Psi - \alpha$ **ou** acima da reta $\Pi = (1 - \theta)\Psi + \theta\Pi^e - \alpha$ satisfaz a condição $P(\Psi, \Pi) < \alpha$ e portanto $A = 0$.

2. $A = 1$ acontece sempre que $P > \beta$. Para esse caso a equação (5.8) se torna

$$\frac{\partial \Psi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \Psi}{\partial x^2} - w. \quad (5.14)$$

O conjunto de pontos (Ψ, Π) que satisfaz a desigualdade $P(\Psi, \Pi) > \beta$ é obtido utilizando da definição (3.1)

$$(\Psi - \Pi)H(\Psi - \Pi) - \theta(\Psi - \Pi^e)H(\Psi - \Pi^e) > \beta. \quad (5.15)$$

A partir da expressão acima concluímos que qualquer par (Ψ, Π) abaixo da reta $\Pi = \Psi - \beta$ **e** abaixo da reta $\Pi = (1 - \theta)\Psi + \theta\Pi^e - \beta$ satisfaz a condição $P(\Psi, \Pi) > \beta$ e portanto $A = 1$.

Nada pode-se afirmar sobre a abertura A no intervalo $\alpha < P < \beta$, pois o valor da abertura depende da história do sistema. Contudo, a exemplo do que foi feito na seção anterior, podemos obter a solução das equações tomando os valores iniciais Ψ_0 e Π_0 de forma que $P_0 > \beta$ ou $P_0 < \alpha$ e, por indução, determinar o comportamento de (Ψ, Π) no intervalo $\alpha < P < \beta$.

Os casos descritos em **1** e **2** dividem o plano $\Psi \times \Pi$ em duas regiões, como mostra a Figura 5.3. Na região **1** $A = 0$ e na região **2** $A = 1$. Para cada uma dessas regiões, a equação (5.9) apresenta dois possíveis regimes devido a natureza descontínua da função degrau $\Psi_P^e = (\Psi - \Pi^e)H(\Psi - \Pi^e)$, a saber:

a. Se $\Psi > \Pi^e$ a equação (5.9) se torna

$$\frac{\partial \Pi}{\partial t} = \Pi^{\min} - \Pi^e + \Psi - \Pi.$$

b. Se $\Psi < \Pi^e$ a equação (5.9) se torna

$$\frac{\partial \Pi}{\partial t} = \Pi^{\min} - \Pi.$$

A descontinuidade em (5.9) fragmenta o comportamento do sistema agora, em quatro regiões no plano $\Psi \times \Pi$. Na Figura 5.3 separamos o comportamento do sistema em diferentes regiões num diagrama de $\Psi \times \Pi$. Vamos chamar o conjunto de pontos (Ψ, Π) em que $A = 0$ e $\Psi > \Pi^e$ de região **1a** no diagrama, o conjunto de pontos em que $A = 0$ e $\Psi < \Pi^e$ de região **1b**, o conjunto de pontos em que $A = 1$ e $\Psi > \Pi^e$ de região **2a** no diagrama e, finalmente, o conjunto de pontos em que $A = 1$ e $\Psi < \Pi^e$ de região **2b** no diagrama $\Psi \times \Pi$. A faixa em vermelho representa o intervalo $\alpha < P < \beta$; nessa região o valor da abertura A depende da história do sistema.

Nas próximas seções vamos obter a solução do sistema partindo de cada uma das quatro regiões indicada no diagrama da Figura 5.3 e, em seguida, discutir o surgimento das oscilações nesse sistema.

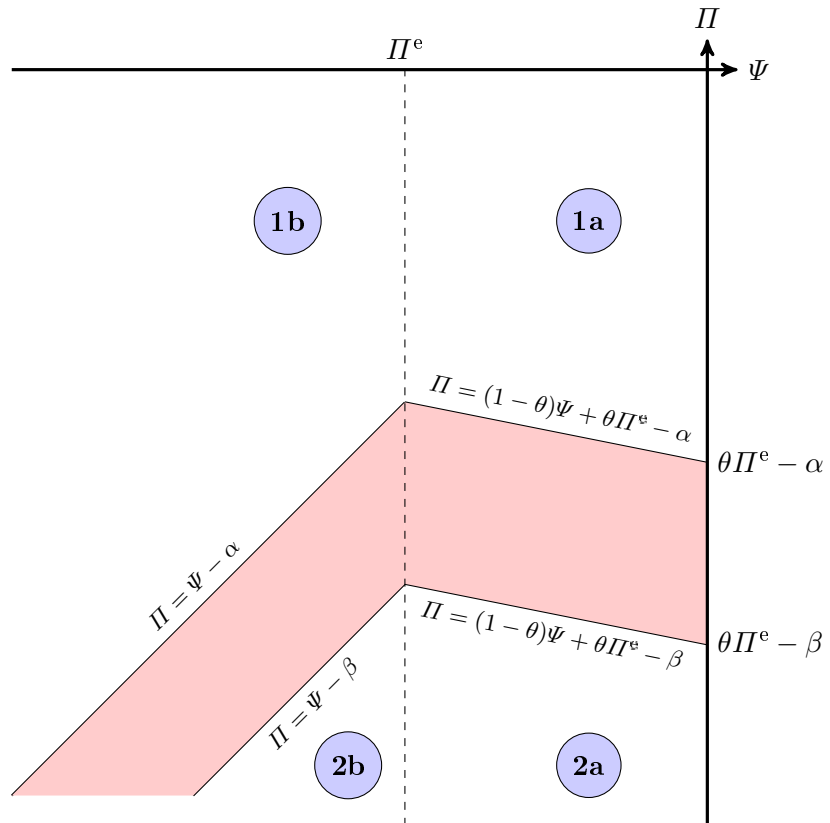


Figura 5.3: Diagrama indica as regiões que possuem diferentes regimes. Notadamente **1a**, **1b**, **2a** e **2b**. A faixa em vermelho representa o intervalo $\alpha < P < \beta$, nessa região a abertura A depende da história do sistema.

5.2.1 Caso 1b: $A = 0$ e $\Psi < \Pi^e$

Nessas condições a equação (5.8) se torna uma equação de difusão na variável Ψ . E o potencial de pressão na epiderme se anula, $\Psi_p^e = (\Psi - \Pi^e)H(\Psi - \Pi^e) = 0$, de forma que a equação (5.9) se torna independente de Ψ . Nesta circunstância as equações (5.8) e (5.9) podem ser reescritas como

$$\frac{\partial \Psi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \Psi}{\partial x^2}, \quad (5.16)$$

$$\frac{\partial \Pi}{\partial t} = k(\Pi^{\min} - \Pi), \quad (5.17)$$

sujeitas as condições iniciais e de fronteira descritas em (5.10) e (5.11).

Dessa forma a equação diferencial parcial (EDP) (5.16) é exatamente solúvel e é completamente desassociada de Π . Para resolver (5.16) vamos utilizar o método de separação variáveis, de maneira que

$$\Psi(x, t) = \phi(x)\chi(t),$$

o que torna a EDP um conjunto de Equações Diferenciais Ordinárias (EDO)

$$\frac{d^2 \phi}{dx^2} = -\lambda^2 \phi,$$

e

$$\frac{d\chi}{dt} = -\lambda^2 D \chi$$

onde $\lambda > 0$ é a constante de separação. O produto das soluções, $\Psi(x, t) = \phi(x)\chi(t)$, deve satisfazer as condições de fronteira homogênea e a condição inicial. A equação dependente do tempo tem a forma

$$\chi(t) \propto e^{-D\lambda^2 t}$$

A solução espacial da equação de difusão (5.16) que satisfaz as condições de fronteira homogênea $\Psi(0, t) = \Psi(L, t) = 0$ correspondente a $\lambda > 0$ é obtida utilizando o princípio da superposição. De forma que podemos escrever $\Psi(x, t)$ em termos de uma série infinita

$$\boxed{\Psi(x, t) = \frac{4\Psi_0}{L} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n} e^{-D\lambda_n^2 t}}, \quad (5.18)$$

onde $\lambda_n = (2n - 1)\pi/L$ para $n = 1, 2, 3, \dots$. Essa função é infinitamente diferenciável em \mathbb{R}^2 , portanto o fenômeno de transporte de Ψ é altamente suave. Isso significa que partindo de uma distribuição $\Psi(x, 0)$ dada por uma função arbitrária, a solução $\Psi(x, t)$ tende rapidamente a se uniformizar ao longo do tempo de maneira contínua.

A Figura (5.4) mostra $\Psi(x, t)$ em função de x e t . A oscilação observada nessa figura para o caso $t = 0$ é consequência da finitude da soma.

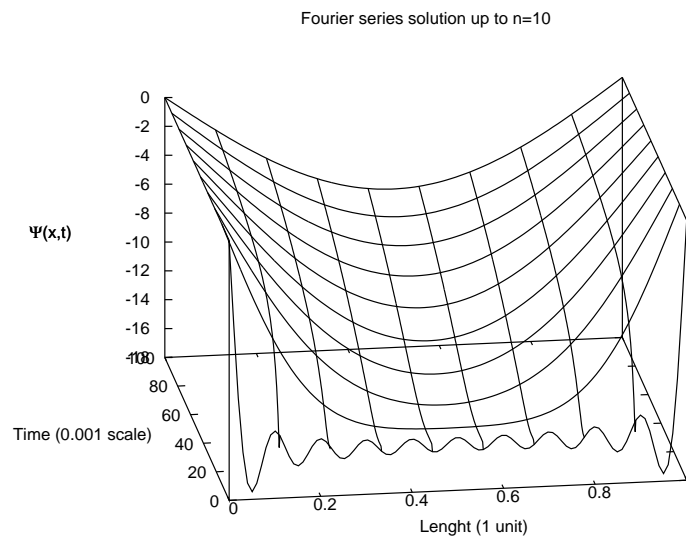


Figura 5.4: Gráfico da solução $\Psi(x, t)$ descrita em termos de uma série até ordem 10.

Pela expressão (5.18) nota-se que ao longo da evolução temporal $\Psi(x, t)$ tende para o valor da fronteira ficando cada vez maior para $0 < x < L$. Este processo continua até que no estado estacionário Ψ tende a condição de fronteira, isto é, $\Psi(x) \rightarrow 0$ para todo x . Esse processo representa a entrada de água em regiões mais internas da folha.

A série em (5.18)

$$S_1(x, t) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n} e^{-D\lambda_n^2 t}, \quad (5.19)$$

quando restrita ao intervalo $0 < x < L$, no tempo $t = 0$, converge para

$$S_1(x, 0) = L/4, \quad (5.20)$$

e para tempos muito grandes ($t \rightarrow \infty$) o valor assintótico da série é dada por

$$\lim_{t \rightarrow \infty} S_1(x, t) = 0.$$

A solução da equação 5.17 sujeita a condição inicial $\Pi(0) = \Pi_0$ é dada por

$$\boxed{\Pi(x, t) = \Pi^{\min} + (\Pi_0 - \Pi^{\min})e^{-kt}.} \quad (5.21)$$

Portanto no estado estacionário teremos

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Pi(x, t) = \Pi^{\min}, \quad (5.22)$$

juntamente com

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Psi(x, t) = 0. \quad (5.23)$$

5.2.2 Caso 1a: $A = 0$ e $\Psi > \Pi^e$

Vamos tratar o sistema no caso particular quando $A = 0$ e $\Psi > \Pi^e$. Nesse caso, as equações (5.8) e (5.9) se tornam

$$\begin{aligned} \frac{d\Psi}{dt} &= D\nabla^2\Psi, \\ \frac{d\Pi}{dt} &= k(\Pi^{\min} - \Pi^e + \Psi - \Pi). \end{aligned} \quad (5.24)$$

sujeitas as condições iniciais e de fronteira descritas em (5.10) e (5.11).

A solução do PVIF para a variável $\Psi(x, t)$ é idêntica a obtida na seção 5.2.1. Naquela seção obtivemos

$$\Psi(x, t) = \frac{4\Psi_0}{L} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n} e^{-D\lambda_n^2 t},$$

onde $\lambda_n = (2n - 1)\pi/L$ para $n = 1, 2, 3, \dots$

Com a solução de Ψ , a equação (5.9) se torna a EDO não homogênea (5.24), cuja solução pode ser obtida pelo método da variação de parâmetros, tal que

$$\boxed{\begin{aligned} \Pi(x, t) &= \Pi^{\min} - \Pi^e + \frac{4\Psi_0 k}{LD} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n \left(\frac{k}{D} - \lambda_n^2\right)} e^{-D\lambda_n^2 t} + \\ &+ \left[\Pi_0 - \Pi^{\min} + \Pi^e - \frac{4\Psi_0 k}{LD} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n \left(\frac{k}{D} - \lambda_n^2\right)} \right] e^{-kt}, \end{aligned}} \quad (5.25)$$

onde $\lambda_n = (2n - 1)\pi/L$.

A solução no estado estacionário é

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Pi(x, t) = \Pi^{\min} - \Pi^e, \quad (5.26)$$

juntamente com

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Psi(x, t) = 0. \quad (5.27)$$

5.2.3 Caso 2a: $A = 1$ e $\Psi > \Pi^e$

Aqui, o operador Relê Não-ideal assume $A = 1$ causando o aparecimento de um termo de sumidouro $-w$ na equação (5.8). Além disso, $\Psi > \Pi^e$, então as equações (5.8) e (5.9) se tornam

$$\frac{\partial \Psi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \Pi}{\partial x^2} - w, \quad (5.28)$$

$$\frac{\partial \Pi}{\partial t} = k(\Pi^{\min} - \Pi^e + \Psi - \Pi). \quad (5.29)$$

sujeitas as condições iniciais e de fronteira descritas em (5.10) e (5.11).

Embora a adição do termo dissipador deixe o problema um pouco mais complicado, a solução analítica do PVIIF ainda pode ser obtida. Um candidato à solução é a expressão geral

$$\Psi(x, t) = \sum_{n=1}^{\infty} c_n(t) \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right). \quad (5.30)$$

onde $c_n(t)$ é uma função do tempo t a se determinar.

Nós também devemos assumir que w pode ser escrita como uma série de Fourier, tal que

$$w = \sum_{n=1}^{\infty} w_n \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right), \quad (5.31)$$

cujo coeficiente w_n é

$$w_n = \frac{2}{L} \int_0^L w \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) dx = \begin{cases} \frac{4w}{n\pi}, & \text{para } n \text{ ímpar,} \\ 0 & \text{para } n \text{ par.} \end{cases} \quad (5.32)$$

Substituindo a expressão (5.30) e (5.31) em (5.28) e obtemos a equação

$$\frac{dc_n(t)}{dt} = -\frac{Dn^2\pi^2}{L^2}c_n(t) - w_n. \quad (5.33)$$

Assumindo a seguinte mudança de variável $u_n(t) = -(Dn^2\pi^2/L^2)c_n(t) - w_n$, a equação (5.33) ficará

$$\frac{du_n(t)}{dt} = -\frac{Dn^2\pi^2}{L^2}u_n(t), \quad (5.34)$$

cujas soluções são

$$u_n(t) = u_n(0)e^{-\frac{Dn^2\pi^2}{L^2}t}.$$

Vamos escrever a solução acima em termos de $c_n(t)$

$$-\frac{Dn^2\pi^2}{L^2}c_n(t) - w_n = \left(-\frac{Dn^2\pi^2}{L^2}c_n(0) - w_n\right)e^{-\frac{Dn^2\pi^2}{L^2}t},$$

onde os coeficientes $c_n(0)$ são obtidos a partir da condição inicial (5.10) tal que

$$\lim_{t \rightarrow 0} c_n(t) = \frac{2}{L} \int_0^L \Psi_0 \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) dx = \begin{cases} \frac{4\Psi_0}{n\pi}, & \text{para } n \text{ ímpar,} \\ 0 & \text{para } n \text{ par.} \end{cases} \quad (5.35)$$

Da expressão (5.32) e (5.35) obtemos

$$c_n(t) = \begin{cases} -\frac{4wL^2}{Dn^3\pi^3} + \left(\frac{4\Psi_0}{n\pi} + \frac{4wL^2}{Dn^3\pi^3}\right)e^{-\frac{Dn^2\pi^2}{L^2}t}, & \text{para } n \text{ ímpar,} \\ 0, & \text{para } n \text{ par.} \end{cases} \quad (5.36)$$

Finalmente, a equação (5.30) se torna

$$\Psi(x, t) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{4\Psi_0}{L} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n^3} \left[-\frac{w}{D\Psi_0} + \left(\lambda_n^2 + \frac{w}{D\Psi_0}\right)e^{-D\lambda_n^2 t} \right]. \quad (5.37)$$

onde $\lambda_n = (2n-1)\pi/L$. Podemos reescrever a expressão acima de forma a evidenciar a dependência de Ψ com x no primeiro termo entre colchetes. Isso é feito explicitando a convergência da série no intervalo $0 < x < L$,

$$S(x) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n^3} = \frac{L}{8}x(L-x). \quad (5.38)$$

Então a equação (5.37) pode ser reescrita como

$$\Psi(x, t) = \left[-\frac{w}{2D}x(L-x) + \frac{4\Psi_0}{L} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n^3} \left(\lambda_n^2 + \frac{w}{D\Psi_0} \right) e^{-D\lambda_n^2 t} \right]. \quad (5.39)$$

Agora que sabemos $\Psi(x, t)$, somos capazes de resolver a equação não homogênea (5.29)

$$\frac{d\Pi}{dt} = k(\Pi^{\min} - \Pi^e + \Psi - \Pi).$$

Para obter a solução dessa equação usamos o método de variação de parâmetros tal que

$$\begin{aligned} \Pi(x, t) = & \Pi^{\min} - \Pi^e - \frac{4w}{DL} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n^3} + \\ & + \frac{4k\Psi_0}{DL} \sum_{n=1}^{\infty} \left(\frac{\frac{w}{D\Psi_0} + \lambda_n^2}{\frac{k}{D} - \lambda_n^2} \right) \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n^3} e^{-D\lambda_n^2 t} + \\ & + \left[\Pi_0 - \Pi^{\min} + \Pi^e + \frac{4w}{DL} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n^3} - \right. \\ & \left. - \frac{4kw}{DL} \left(\frac{\frac{w}{D\Psi_0} + \lambda_n^2}{\frac{k}{D} - \lambda_n^2} \right) \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n^3} \right] e^{-kt}. \end{aligned} \quad (5.40)$$

onde $\lambda_n = (2n - 1)\pi/L$.

Observe que o comportamento das soluções quando $t \rightarrow \infty$ é

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Pi(x, t) = \Pi^*(x) = \Pi^{\min} - \Pi^e - \frac{w}{2D}x(L-x). \quad (5.41)$$

e

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Psi(x, t) = \Psi^*(x) = -\frac{w}{2D}x(L-x) \quad (5.42)$$

ou escrito de outra forma

$$\Pi^*(x) = \Psi^*(x) + \Pi^{\min} - \Pi^e. \quad (5.43)$$

Ou seja, condições iniciais definidas na região **2a** evoluem para a reta acima.

5.2.4 Caso 2b: $A = 1$ e $\Psi < \Pi^e$

Mais uma vez a equação na variável Ψ está sujeita a um termo de sumidouro, enquanto a variável Π não está acoplada com a variável Ψ , então as equações (5.8) e (5.9) se tornam

$$\begin{aligned}\frac{d\Psi}{dt} &= D\nabla^2\Psi - w, \\ \frac{d\Pi}{dt} &= k(\Pi^{\min} - \Pi).\end{aligned}$$

sujeitas as condições iniciais e de fronteira descritas em (5.10) e (5.11).

Neste caso, lidamos com uma combinação de resultados já encontrados. Por exemplo, a solução do PVIIF relacionado a equação (5.8) foi obtida e está descrita na expressão (5.37)

$$\Psi(x, t) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{4\Psi_0}{L} \frac{\sin(\lambda_n x)}{\lambda_n^3} \left[-\frac{w}{D\Psi_0} + \left(\lambda_n^2 + \frac{w}{D\Psi_0} \right) e^{-D\lambda_n^2 t} \right].$$

E a solução do problema de valor inicial (5.9) foi obtida e está descrita na expressão (5.21)

$$\Pi(x, t) = \Pi^{\min} + (\Pi_0 - \Pi^{\min})e^{-kt}.$$

Como foi visto anteriormente, as soluções no limite de $t \rightarrow \infty$ são

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Psi(x, t) = -\frac{w}{2D}x(L-x),$$

e

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \Pi(x, t) = \Pi^{\min}.$$

5.3 Periodicidade na Solução

Até o momento obtivemos o comportamento das soluções partindo de valores iniciais definidos em **1a**, **1b**, **2a** e **2b**. Agora vamos justificar o surgimento de periodicidade na solução das equações (5.8) e (5.9) a exemplo do que foi feito na seção 5.1.

A Figura 5.5 assinala no diagrama $\Psi \times \Pi$ os estados estacionários associado a evolução do sistema partindo das regiões **1a** e **1b** sem considerar o comportamento transiente. Observe que condições iniciais definidas na região **1a** evoluem para o ponto $(0, \Pi^{\min} - \Pi^e)$

que está contido na própria região **1a**. Soluções iniciadas na região **1b** evoluem para o ponto $(0, \Pi^{\min})$ que está na região **2a**, do outro lado da faixa delimitada pelos patamares α e β (faixa vermelha). Note que esse comportamento do sistema depende dos valores assumidos por α , β e θ em relação as constantes Π^{\min} e Π^e . Já que α e β determinam o valor da intersecção no eixo $\Psi = 0$, e θ determina o coeficiente angular das retas na região **1a** e **2a**.

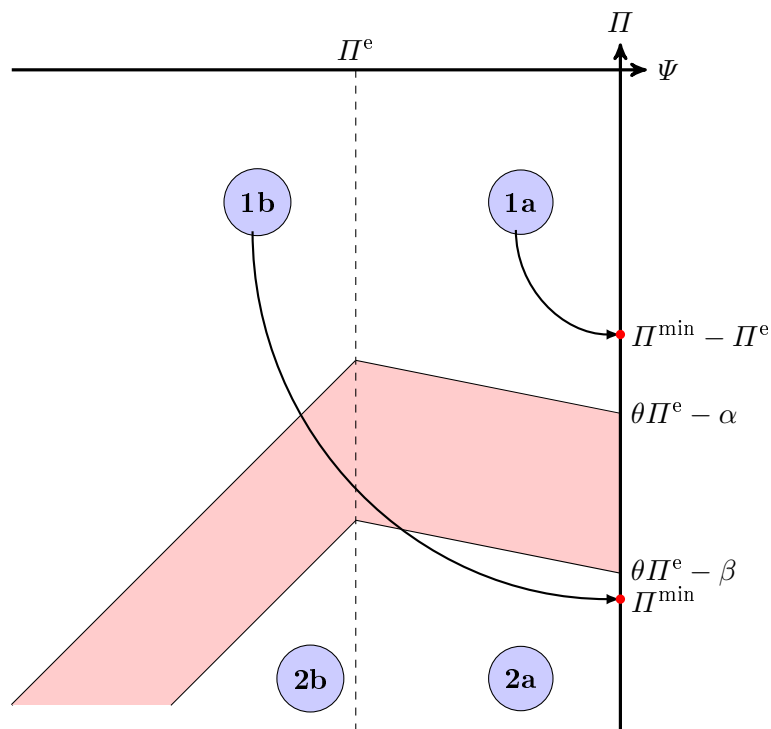


Figura 5.5: Soluções iniciadas na região **1a** tendem para o ponto $(0, \Pi^{\min} - \Pi^e)$ que está contido na própria região **1a**. Soluções iniciadas na região **1b** tendem para o ponto $(0, \Pi^{\min})$ que está na região **2a**, portanto a solução cruza a faixa delimitada pelos patamares α e β . O comportamento acima descrito depende dos valores assumidos por α , β e θ .

Na Figura 5.6, condições iniciais definidas na região **2a** evoluem para o segmento de reta definido por $(\Psi^*(x), \Psi^*(x) + \Pi^{\min} - \Pi^e)$ no plano $\Psi \times \Pi$. O ponto específico do segmento de reta para qual o sistema evolui depende da posição x . Por exemplo, para

$x = 0$ ou $x = L$ o estado estacionário será $(0, \Pi^{\min} - \Pi^e)$. Já para $x = L/2$ o estado estacionário será $(-wL^2/8D, -wL^2/8D + \Pi^{\min} - \Pi^e)$ de acordo com (5.42) e (5.41).

Condições iniciais definidas na região **2b** evoluem para o segmento de reta definido por $(\Psi^*(x), \Pi^{\min})$. Aqui também, o ponto da reta para qual o sistema evolui depende da posição x . Por exemplo, para $x = 0$ ou $x = L$ teremos $(0, \Pi^{\min})$ Já para $x = L/2$ teremos $(-wL^2/8D, \Pi^{\min})$.

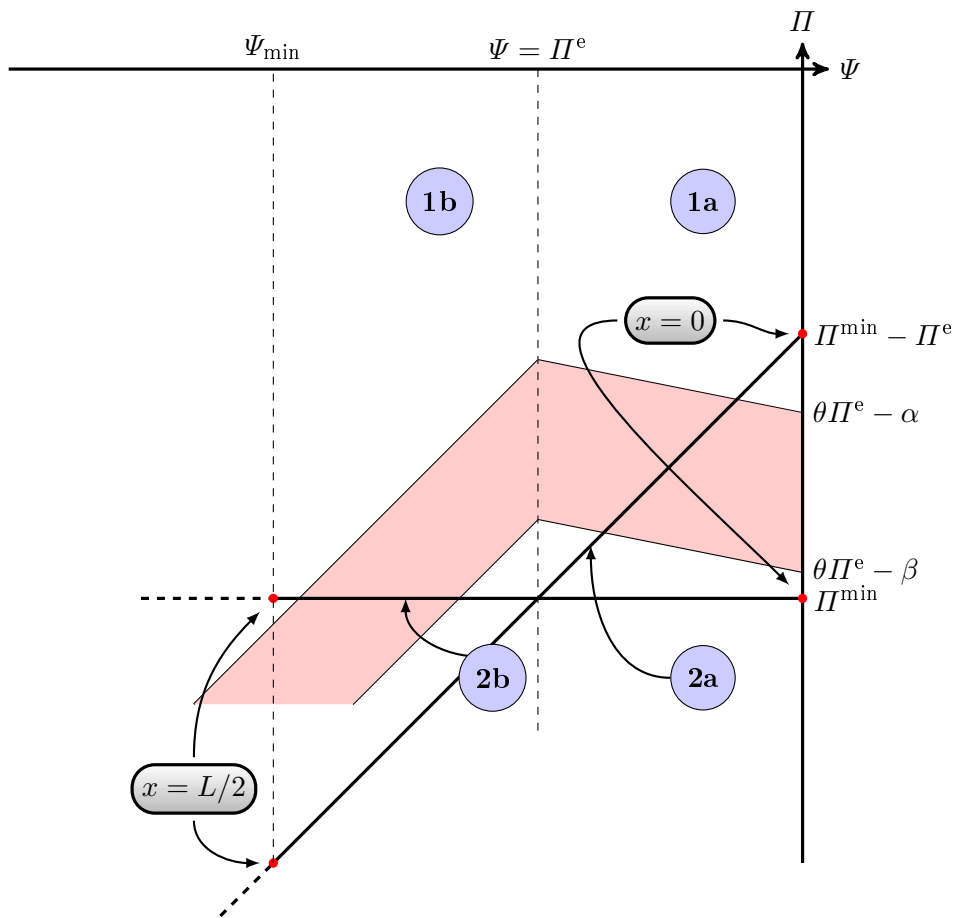
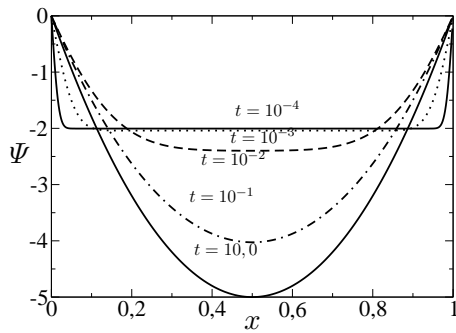
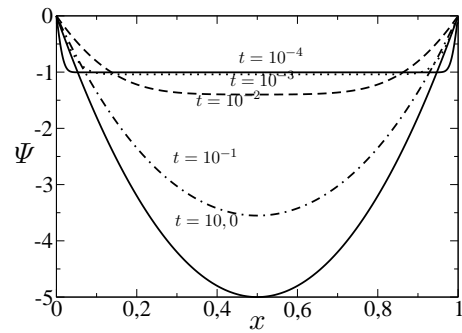


Figura 5.6: O estado estacionário do sistema partindo das regiões **2a** e **2b** depende da posição x em relação as veias. Portanto as soluções podem cruzar a faixa delimitada por α e β a depender da posição em relação as veias.

Portanto, o estado estacionário do sistema partindo das regiões **2a** e **2b** depende da



(a) Soluções analíticas iniciadas na região **2b**.



(b) Soluções analíticas iniciadas na região **2a**.

Figura 5.7: Gráficos da solução $\Psi(x, t)$ em cinco instantes diferentes. Na Figura 5.7a as condições iniciais foram definidas na região **2b** com $\Psi_0 = -2, 0, \Pi_0 = -3, 5$ (MPa). Já na Figura 5.7b as condições iniciais foram definidas na região **2a** com $\Psi_0 = -1, 0, \Pi_0 = -3, 5$ (MPa). Nesses casos $w = 40, L = 1, D = 1$ e $k = 1$.

posição x em relação as veias. Isso porque, no estado estacionário $\Psi(x)$ apresenta um perfil gradiente em formato de parábola. Dessa forma as retas que moram no plano $\Psi \times \Pi$ da Figura 5.6 são projeções de funções quadráticas de Ψ ou Π em x .

Na Figura 5.7 podemos ver que $\Psi(x, t)$, iniciada na região **2a** ou **2b**, evolui para uma parábola com concavidade voltada para cima cujo valor mínimo é $\Psi_{\min} = -wL^2/8D$, no exemplo dessa figura $\Psi_{\min} = -5$ MPa. Mantendo L e D fixos e aumentando-se w o valor de Ψ_{\min} diminui (fica mais a esquerda na Figura 5.6).

Analogamente ao critério da seção 5.1, o sistema apresentará comportamento periódico se soluções iniciadas em uma dada região cruzarem a faixa delimitada por α e β (ver Figuras 5.6) em um certo instante t . Cada vez que a solução cruza os patamares definidos por α e β o sistema estará sujeito a um novo PVIF.

Observando as Figuras 5.5 e 5.6 podemos argumentar que as oscilações são possíveis apenas se o sistema for iniciado na região **1b**, **2a** ou **2b** e com valor de $|\Psi_{\min}|$ suficientemente grande. Levando em consideração apenas valores estacionários, uma possível trajetória periódica iniciada na região **1b** seguiria, no diagrama da Figura 5.6, por:

$$\mathbf{1b} \rightarrow \mathbf{2a} \rightarrow \mathbf{2b} \rightarrow \mathbf{1b} \rightarrow \mathbf{2b} \text{ ou}$$

$$\mathbf{1b} \rightarrow \mathbf{2b} \rightarrow \mathbf{1b}.$$

Se for iniciada na região **2a** teríamos

$$\mathbf{2a} \rightarrow \mathbf{2b} \rightarrow \mathbf{1b} \rightarrow \mathbf{2b}.$$

E se iniciada na região **2b** teríamos

$$\mathbf{2b} \rightarrow \mathbf{1b} \rightarrow \mathbf{2b}.$$

Logo a periodicidade do sistema se deve as visitas de Ψ entre as regiões **1b** e **2b**.

Isso é comprovado através da dinâmica em tempo real, obtida via integração numérica, de um sistema que parte da região **2b** em direção a região **1b**. Na Figura 5.8 exibimos um resultado numérico do sistema em uma dimensão espacial. Observando a dependência de Ψ em x concluímos que apenas os sítios próximos das veias apresentam comportamento periódico (após transiente), isto é, os estômatos próximo das veias abrem e fecham periodicamente, enquanto os estômatos mais afastados não.

Admitindo que o sistema parte da região **2b** então $\Psi(x, t)$ evolui para a forma de uma parábola (ver seção 5.2.4), mas ao cruzar a faixa em direção a região **1b** vemos (Figuras 5.8b, 5.8c) que os valores de Ψ vão ficando *emperrados* na linha delimitada por α , num dado instante, e não conseguem evoluir para uma parábola.

O motivo se deve ao fato da solução $\Psi(x, t)$ alcançar o outro lado da fronteira no instante t_1 entre os pontos $L/2 - \epsilon(t) < x < L/2 + \epsilon(t)$ fazendo com que o operador histerese mude para $A = 0$ e como consequência o sistema enfrenta um *problema de fronteira livre**.

Para explicar o *emperrar* dos valores de Ψ e também a oscilação nas proximidades das veias, vamos dividir o intervalo $x \in]0, L[$ em três partes para $t > t_1$ (esquerda, meio

*O problema de fronteira livre consiste em resolver uma EDP através da obtenção uma função desconhecida f definida em um domínio Ω cuja fronteira $\partial\Omega$ também é desconhecida. Os exemplos mais conhecidos são o problema do obstáculo e o problema de Stefan para a fusão do gelo.

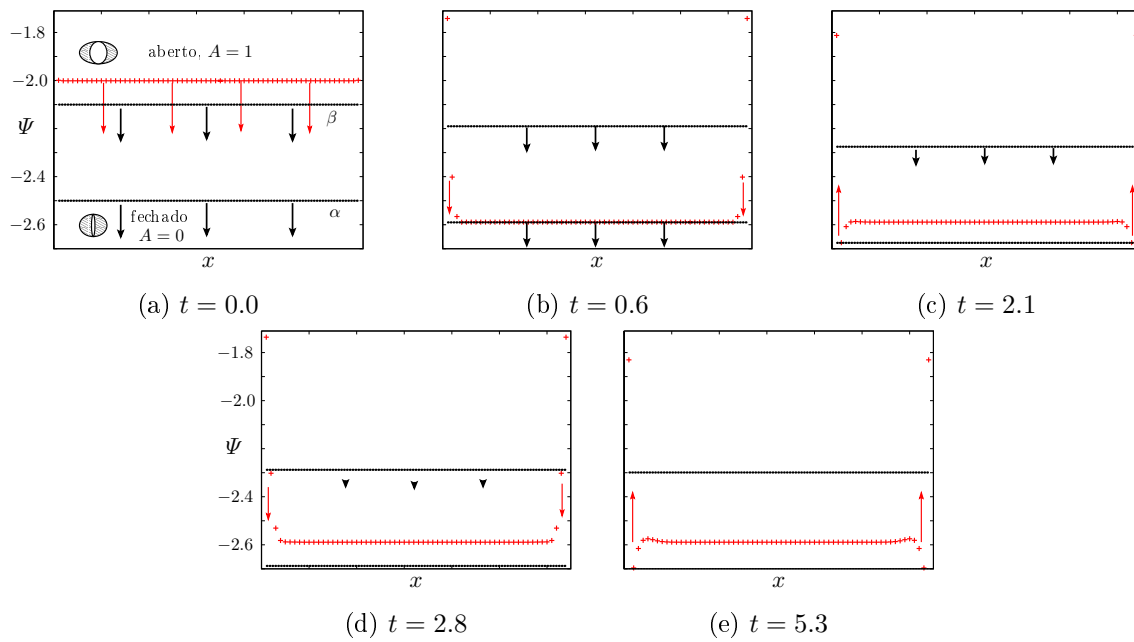


Figura 5.8: Evolução temporal de $\Psi(x, t)$ obtida por integração numérica partindo de $\Psi_0 = -2,0$ MPa e $\Pi_0 = -2,8$ MPa. O problema é definido em um intervalo $0 < x < L$ com $\alpha = 0.3$ MPa, $\beta = 0.7$ MPa, $w = 1$ MPa/m²s e $D = 0.0001$ m²/s.

e direita):

$$\mathcal{D}_e = \{(x, t) \in \mathbb{R}^2 : 0 < x < L/2 - \epsilon(t), t > t_1\}, \quad (5.44)$$

$$\mathcal{D}_m = \{(x, t) \in \mathbb{R}^2 : L/2 - \epsilon(t) < x < L/2 + \epsilon(t), t > t_1\}, \quad (5.45)$$

$$\mathcal{D}_d = \{(x, t) \in \mathbb{R}^2 : L/2 + \epsilon(t) < x < L, t > t_1\} \quad (5.46)$$

onde $x = L/2 \pm \epsilon(t)$ são as posições da fronteira livre, $\epsilon(t)$ é uma função desconhecida e $x = 0, L$ são as posições da fronteira definidas no começo dessa seção.

Se considerarmos que $\epsilon(t)$ varia muito lentamente se comparado com $\Psi(x, t)$ então podemos definir o domínio limitado \mathcal{D}_m como

$$\mathcal{D}_m = \{(x, t) \in \mathbb{R}^2 : L/2 - \epsilon < x < L/2 + \epsilon, t > t_1\}, \quad (5.47)$$

Nessa região o problema possui condições de fronteira que satisfazem

$$\Pi(L/2 \pm \epsilon, t) = \Psi(L/2 \pm \epsilon, t) - \alpha, \text{ para } t > t_1,$$

admitindo que $\Pi(x, t)$ evolui rapidamente para o valor estacionário Π^{\min} referente a região **2b**, teremos

$$\Psi(L/2 \pm \epsilon, t) = \Pi^{\min} + \alpha, \text{ para } t > t_1.$$

e a condição inicial é definida segundo

$$\Psi(x, t_1) = \lim_{t \rightarrow t_1^-} \Psi(x, t).$$

Não há descontinuidade em $\Psi(x, t)$ entre \mathcal{D}_m e sua aderência $\overline{\mathcal{D}_m}$. A exemplo do que acontece na seção 5.2.2 e 5.2.1 a solução $\Psi(x, t)$ evolui para a condição de fronteira $\Psi^*(x) \rightarrow \Pi^{\min} + \alpha = -3,0 + 0,3 = -2,7$ (no caso da figura $\Psi^*(x)$ é ligeiramente maior, algo em torno de $-2,6$, pelo fato de $\Pi(x, t)$ não evoluir tão rápido). Portanto, a equação de difusão sem o termo de sumidouro aliada às condições de fronteiras simétricas explica porque em \mathcal{D}_m os valores de Ψ ficam fixos em um dado valor.

Vamos analisar a dinâmica nos domínios \mathcal{D}_e e \mathcal{D}_d . É nesses lugares que o comportamento periódico acontece. Continuando com a evolução de $\Psi(x, t)$ a partir de **2b**, vemos

que em \mathcal{D}_e e \mathcal{D}_d o sistema permanece com $A = 1$, porém a equação está sujeita a duas condições de fronteira com valores distintos. O valor de Ψ em $x = 0$ e $x = L$ permanecem o mesmo $\Psi(0, t) = \Psi(L, t) = 0$, mas agora $\Psi(L/2 \pm \epsilon) < 0$. Nessas circunstâncias o valor de $\Psi(x, t)$ segue para um gradiente na forma de uma parábola cujo mínimo é menor que $\Psi(L/2 \pm \epsilon)$. Sendo assim, em alguns pontos no interior de \mathcal{D}_e e \mathcal{D}_d próximo de $x = L/2 \pm \epsilon$, $\Psi(x, t)$ cruza o patamar inferior α e a abertura muda para $A = 0$.

Mais uma vez o problema muda para uma equação de difusão com condições de fronteiras de valores diferentes, no caso de \mathcal{D}_e , $\Psi(0, t) = 0$ e $\Psi(L/2 - \epsilon, t) = \alpha$. Nesse caso o estado estacionário $\Psi(x)$ tende para uma reta que cruza os valores de fronteira. Na situação $D \ll w$ a reta será bastante inclinada o que permite que $\Psi(x, t)$ volte a cruzar o limiar definido por β , iniciando todo processo novamente.

Isso encerra a discussão qualitativa do surgimento das oscilações. Podemos concluir que elas ocorrem devido $\Psi(x, t)$ e em particular para valores de x próximo dos contornos fixos definidos inicialmente (veias).

Capítulo 6

Análise de Padrões Espaciais

Neste capítulo vamos estudar a formação de padrões emergentes do modelo apresentado no capítulo 4. Exploramos qualitativamente o surgimento de padrões observando a dinâmica em tempo real através da interface gráfica X11/Xlib. A análise preliminar com diferentes configurações de veias revela que o surgimento de padrões espaciais do modelo está intimamente ligado a distribuições das veias.

Utilizamos configurações de veias com diferentes geometrias. Em uma rede com veias distribuídas de forma regular observamos que os estômatos abrem e fecham simultaneamente. A adição de irregularidades na distribuição das veias quebra a sincronia com que estômatos se comportam, dessa maneira, cria-se atrasos na aberturas daqueles “menos irrigados” desencadeando uma onda de atrasos para as adjacências. Finalmente, no caso de uma distribuição aleatória das veias, observamos heterogeneidade nos padrões espaciais de abertura.

Ao final faremos uma breve discussão sobre o aparecimento da heterogeneidade espacial na dinâmica da abertura dos estômatos em decorrência da desordem na geometria das veias.

É importante salientar que o estudo é realizado em uma rede quadrada definida com condições periódicas de contorno. Ressaltamos que os valores dos parâmetros utilizados, notadamente Δw e D , são aqueles que produzem oscilações na condutância estomática. Finalmente, vale lembrar que os sítios definidos como veias fazem o papel de fronteiras

relacionadas com as equações diferenciais e que nesses sítios, os valores das variáveis Ψ e H são mantidos fixos.

6.1 Influência da Configuração Geométrica das Veias

Utilizamos diversas configurações espaciais de veias a fim de observar a relação entre os padrões espaciais de abertura e fechamento e a distribuição dos reservatórios hídricos. Iniciamos o estudo com veias distribuídas de maneira bastante regular, em seguida definimos configurações gradativamente mais irregulares, até acabar com uma distribuição aleatória de veias.

Nas figuras 6.1, 6.2, 6.3 e 6.4, apresentadas adiante, os sítios vermelhos ilustram as veias, os demais sítios representam as UEs. A abertura nas UEs é descrita por um gradiente de cinza. Por um lado, sítios brancos representam UE fechadas, por outro lado, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. Vale salientar que utilizamos o operador rele não ideal modificado *, sendo assim, quando o valor da abertura em cada UE é diferente de zero ela variará entre α e β .

A Figura 6.1a ilustra a primeira configuração assumida. As veias são definidas como segmentos de reta separadas por uma distância d_y . Por considerarmos condições periódicas de contorno todos as UE são igualmente irrigáveis. Por simplicidade, vamos denominar a configuração de **1** - Segmentos paralelos e contínuos.

*A utilização desse operador ressalta a influência na variabilidade de irrigação sobre uma UE, haja vista a utilização do operador rele não ideal simples produziria aberturas 0 ou 1.

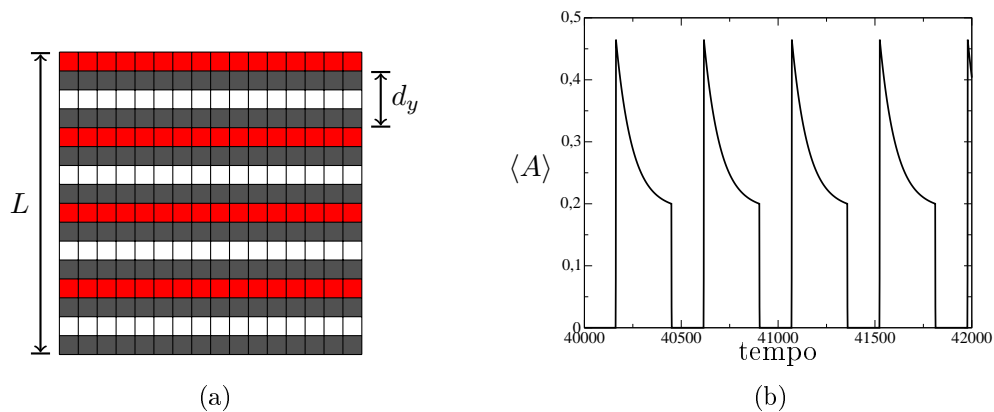


Figura 6.1: (a) - Configuração regular de veias numa rede de lado $L = 16$. As veias estão em vermelhos, os demais sítios representam as UEs. A abertura é descrita por um gradiente de cinza. Sítios brancos representam UE fechadas, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. (b) - Série temporal da abertura média $\langle A \rangle$ para a configuração regular de veias.

A cada passo da interação, uma mesma quantidade de água é entregue a cada UE. Não há nenhuma diferença configuracional na veia. Cada UE possui apenas uma veia na sua primeira vizinhança. Com essa configuração todos os estômatos abrem e fecham simultaneamente.

Na Figura 6.1b observamos que a série temporal da abertura média das UE oscila entre zero (todos estômatos fechados) e diferente de zero (todos estômatos abertos) a intervalos regulares de tempo. Podemos obter a fração de UEs responsáveis pela condutância estomática da rede. Da Figura 6.1a temos que o tamanho da rede é $L \times L = 16^2$, e que as veias são quatro faixas paralelas entre si, cada uma constituídas de L sítios, totalizando 4×16 sítios veias. Então, número de sítios vizinhos as veias será $N_{viz} = 2 \times 4 \times 16$. E o número total de UEs na rede é de $N_{UE} = 16^2 - (4 \times 16)$. Sendo assim a fração de UE sujeitas a atividade de abertura e fechamento será $N_{viz}/N_{UE} = 2/3$. Portanto o valor máximo da condutância estomática da rede será $\langle A \rangle = 2/3 \times 0.7 \approx 0.47$ e o valor mínimo da condutância estomática da rede será $\langle A \rangle = 2/3 \times 0.3 = 0.2$, como podemos constatar no Gráfico 6.1b.

Na segunda configuração fizemos uma pequena mudança na localização das veias em relação a caso anterior. Adicionamos descontinuidades de tamanho d_x em cada segmento que compõe a veia como pode ser visto Figura 6.2a. Essa caso é denominado de **2** - Segmentos paralelos e descontínuos nas extremidades.

As UEs vizinhas à descontinuidade possuem uma veia na primeira vizinhança, porém nenhum de seus primeiros vizinhos é primeiro vizinho de veia. Isso faz com que os estômatos próximos a descontinuidade sejam “menos irrigado”, assim essas UEs abrem de maneira retardada em relação aos estômatos próximos das veias afastados da falha.

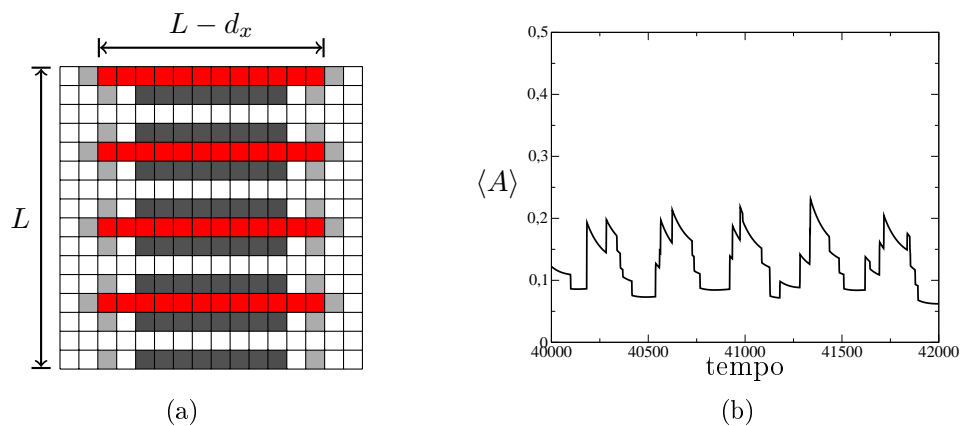


Figura 6.2: (a) - Veias formadas por segmentos de tamanho $L = 12$ simétricas na direção y . As veias estão em vermelhos, os demais sítios representam as UEs. A abertura é descrita por um gradiente de cinza. Sítios brancos representam UE fechadas, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. (b) - Série temporal da abertura média $\langle A \rangle$. Note que o valor mínimo de $\langle A \rangle \neq 0$.

A pequena desordem na configuração da veia causa um comportamento espacial heterogêneo da abertura dos estômatos ao longo de cada segmento que forma a veia. Identificamos uma sincronização remanescente entre diferentes segmentos – reflexo da simetria na direção y e da homogeneidade dos parâmetros do modelo. Contudo devido a desordem adicionada observamos uma onda de fechamento nas UE vizinhas as veias na direção x , a onda se desloca do centro dos segmentos para as extremidades.

Na Figura 6.2b vemos que esse padrão espaço-temporal se reflete na série temporal da condutância estomática com o surgimento de mínimos e máximos periódicos. Os máximos se devem as UEs mais afastadas das extremidades que permanecem coordenadas. Já os mínimos se devem as UEs próximas as extremidades da veia, que devido ao atraso em suas abertura, permanecem abertas quando os demais estão fechadas.

A Figura 6.3a ilustra outra configuração estudada. Nesse caso, além das discontinuidades nos extremos da rede adicionamos mais uma desordem na geometria das veias. Dessa vez existem lacunas nas veias ao longo da diagonal da rede. Esse caso é chamado de **3** - Segmentos paralelos e descontínuos nas extremidades e na diagonal.

A descontinuidade na diagonal gera “pedaços” de veias com diferentes tamanho, em cada “pedaço” continuamos a observar ondas de fechamento partindo do centro para as extremidades. Porém, a quebra da simetria na configuração das veias na direção x e y provoca o aparecimento de padrões de abertura que se propagam tanto na direção x quanto na direção y .

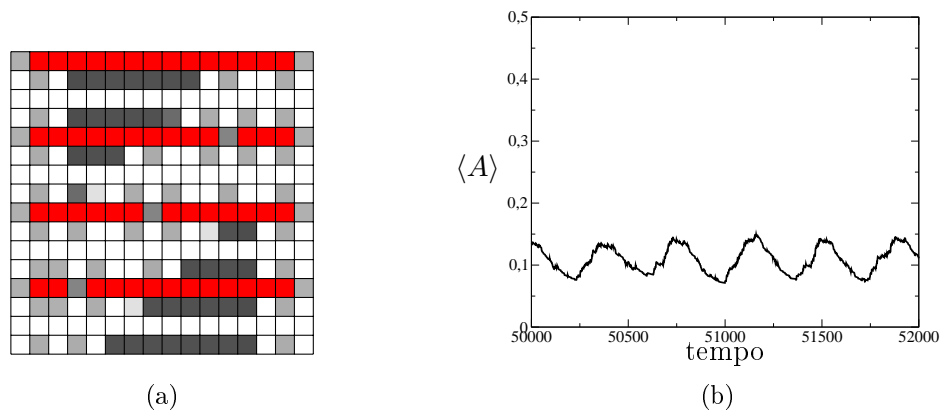


Figura 6.3: (a) - Veias formadas por segmentos cujo tamanho varia ao longo da direção y . As veias estão em vermelhos, os demais sítios representam as UEs. A abertura é descrita por um gradiente de cinza. Sítios brancos representam UE fechadas, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. (b) - A Série temporal da abertura média $\langle A \rangle$ tente a uma suavização e sua amplitude diminui em relação aos casos anteriores.

A Figura 6.3b ilustra a série temporal da abertura média $\langle A \rangle$ para essa configuração

de veias. A comparação dessa figura com as Figuras 6.2b e 6.1b apontam para uma suavização da curva $\langle A \rangle_t$ a medida que a desordem na distribuição das veias aumenta. Para redes maiores essa característica é ainda mais expressiva, como no caso ilustrado na Figura 4.3.

Numa quarta configuração assumimos que as veias são distribuídas aleatoriamente. Continuamos a observar alguma sincronia entre UEs que pode ser ilustrada como um discreto “pulsar” de aberturas. Essa sincronia está associada aos máximos e mínimos na oscilação da condutância estomática. Contudo, diferentes regiões da rede manifestam uma assincronia em relação as demais UEs. Podemos observar que o surgimento de padrões na abertura dos estômatos está intimamente ligado a heterogeneidade espacial das veias. Isso acontece porque na configuração aleatória as UEs estão sujeitas a uma grande variabilidade de irrigação em suas adjacências. Por exemplo, no primeiro caso, o mais regular possível, as UEs possuem uma ou nenhuma veia em sua primeira vizinhança. No presente caso, podemos ter UEs com quatro, três, duas, uma ou nenhuma veia em sua primeira vizinhança. Quando consideramos a segunda vizinhança a variabilidade é ainda maior. Na seção 6.3 discutiremos o surgimento de padrões espaço-temporais em decorrência da variabilidade configuracional das veias.

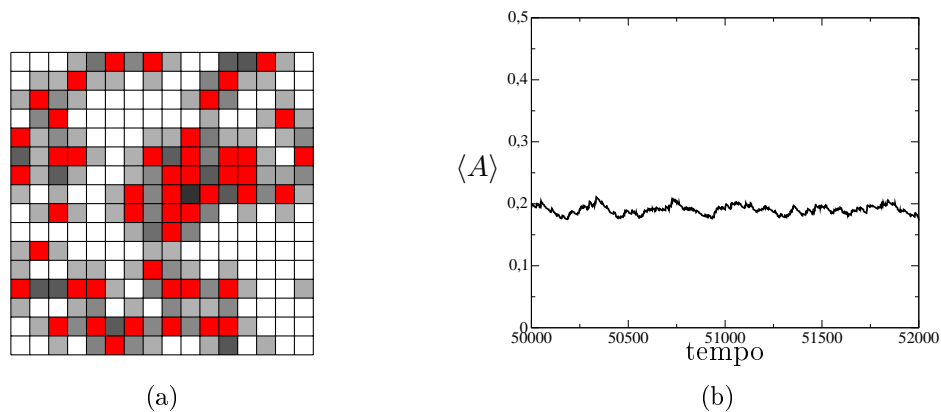


Figura 6.4: (a) - Veias distribuídas aleatoriamente sobre a rede. As veias estão em vermelhos, os demais sítios representam as UEs. A abertura é descrita por um gradiente de cinza. Sítios brancos representam UE fechadas, quanto mais escuro a cor do sítio, maior a abertura na UE. (b) - A amplitude de $\langle A \rangle$ é ainda menor que nos outros casos.

Um comportamento comum a todas as configurações de veias é a sincronização entre a maioria das UEs. Esta sincronia está ligada aos máximos e mínimos observados na série temporal da condutância estomática a intervalos regulares. A diferença entre os casos é o valor desses extremos. Na configuração **1**, $\langle A \rangle$ varia de zero à 0.7, enquanto nas configurações mais desordenadas (**2,3** e **4**) a amplitude de $\langle A \rangle$ é cada vez menor.

As oscilações se devem as equações do modelo (ver capítulo 5), mais especificamente, ao comportamento histerético da abertura dos estômatos. Para configurações regulares de veias o comportamento periódico da abertura se reflete numa perfeita sincronização entre UEs. Configurações de veias irregulares criam pequenas mudanças na fase das oscilações das diferentes UE. Essa assincronia contribui para a suavização da série temporal de $\langle A \rangle$. Entretanto, o surgimento da sincronia entre UEs e de oscilação está condicionada à certos valores dos parâmetros Δw e D .

Na próxima seção apresentaremos o cálculo da correlação temporal entre sítios distantes entre si de d . Veremos que a correlação entre as UEs dependem da configuração das veias, corroborando as observações da análise preliminar.

6.2 Correlação

Nessa seção apresentaremos o estudo sobre a correlação entre a abertura de diferentes unidades estomáticas. O objetivo é determinar a medida de dependência entre a abertura de duas unidades estomáticas i e j . Para isso vamos calcular o coeficiente de correlação de Pearson entre a abertura de duas UEs A_i e A_j distantes entre si de $d(i, j)$. O cálculo do coeficiente de correlação de Pearson é definido segundo

$$\text{Corr}_{d(i,j)}(A_i, A_j) = \frac{\sum_{t=0}^T (A_{i,t} - \bar{A}_i)(A_{j,t} - \bar{A}_j)}{\sqrt{\sum_{t=0}^T (A_{i,t} - \bar{A}_i)^2 \sum_{t=0}^T (A_{j,t} - \bar{A}_j)^2}} \quad (6.1)$$

onde \bar{A}_k é a média temporal definida segundo

$$\bar{A}_k = \frac{1}{T} \sum_{t=0}^T A_{k,t}. \quad (6.2)$$

Estamos interessados em obter o valor do coeficiente de correlação em função da distância $\text{Corr}(d)$, sendo assim devemos somar o coeficiente de correlação entre todas as UEs i e j que distam de $d(i, j)$ e depois dividir pelo número N_d de sítios que estão distantes de d entre si, isto é,

$$\text{Corr}(d) = \frac{1}{N_d} \sum_{i=1}^L \sum_{j=1}^L {}' \text{Corr}(A_i, A_j), \quad (6.3)$$

onde $N_d = \sum_{i=1}^L \sum_{j=1}^L {}' 1$. Nessas expressões a restrição $'$ impõe que a soma seja feita mantendo $i < j$ e que a *distância euclidiana* entre i e j seja igual a d . Como lidamos com condições periódica de contorno os valores de interesse estão restritos a $d < L/2$. No presente estudo consideramos uma rede de tamanho $L = 64$.

Na Figura 6.5 podemos observar a relação entre o coeficiente de correlação $\text{Corr}(d)$ e a distância d entre duas UEs. Podemos ver que $\text{Corr}(d)$ depende da geometria configuracional das veias. O caso extremo que exemplifica essa afirmação é a configuração **1**, a mais regular entre todas. Nesse caso o coeficiente de correlação é 1,0 para duas UE qualquer que seja a distância entre elas. A forte correlação entre a abertura das UEs corrobora a sincronia observada na análise gráfica preliminar. A configuração de veias **1** apresenta apreciável correlação à longas distâncias entre UEs.

Configurações de veias com maior desordem possuem menor coeficiente de correlação. No caso **2** e **3**, a medida que a distância d aumenta, o coeficiente de correlação entre UEs varia entre -0.4 (UEs anticorrelacionadas) e $+0.4$ (UEs correlacionadas). Para alguns valores de d a coeficiente de correlação é próximo de zero (UEs descorrelacionadas). No caso **4** a correlação decai com a distância d de forma semelhante a uma função exponencial.

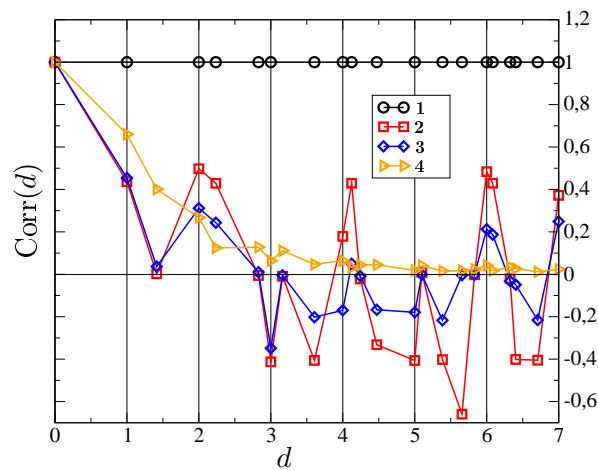


Figura 6.5: Correlação para diferentes configurações: **1** - Segmentos paralelos e contínuos. **2** - Segmentos paralelos e descontínuos nas extremidades. **3** - Segmentos paralelos e descontínuos nas extremidades e na diagonal. **4** - Veias distribuídas aleatoriamente.

Uma constatação importante é de que a correlação entre a aberturas das UEs dependem do parâmetro Δw . Para descrever esse resultado vamos considerar o caso cujas veias são distribuídas aleatoriamente. Na Figura 6.6 vemos que para valores grandes de Δw , e.g. $\Delta w = 25$, o coeficiente de correlação decai monotonicamente. Por outro lado, para pequenos valores de Δw , e.g. $\Delta w = 10$, o coeficiente de correlação passa por um máximo antes da correlação decair à zero para distâncias maiores. Além disso, existe um pequeno intervalo de valores de Δw onde ocorre a mudança no decaimento do coeficiente de correlação.

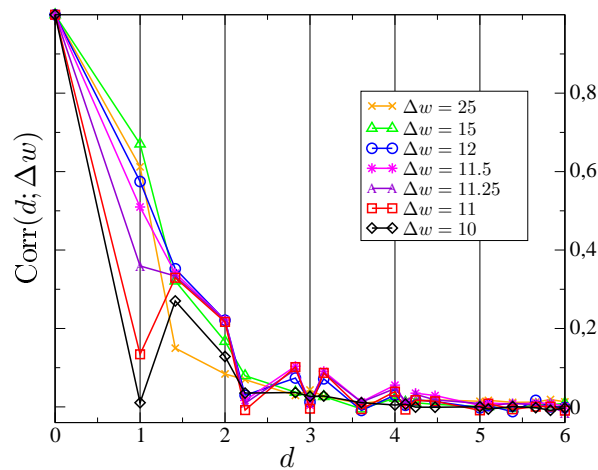


Figura 6.6: Correlação versus a distância d para diferentes valores de Δw .

Na Figura 6.7 consideramos o coeficiente de correlação em função do parâmetro Δw para as três primeiras distâncias numa rede quadrada $d = 1$, $d = \sqrt{2}$ e $d = 2$. Nesse gráfico percebe-se mais facilmente que o coeficiente de correlação entre primeiros vizinhos $\text{Corr}(\Delta w; d = 1, 0)$ aumenta com Δw até chegar a um patamar e depois apresenta uma discreta diminuição. Além disso, podemos ver que para $d = \sqrt{2}$ e $d = 2$ o coeficiente de correlação apresentam um valor máximo nas proximidades de $\Delta w = 13,0$, em seguida decai para um valor diferente de zero. Observe que para pequenos valores de Δw as UEs mais distantes ($d = \sqrt{2}$ e $d = 2$) possuem coeficiente de correlação maior que UEs mais próximas ($d = 1$).

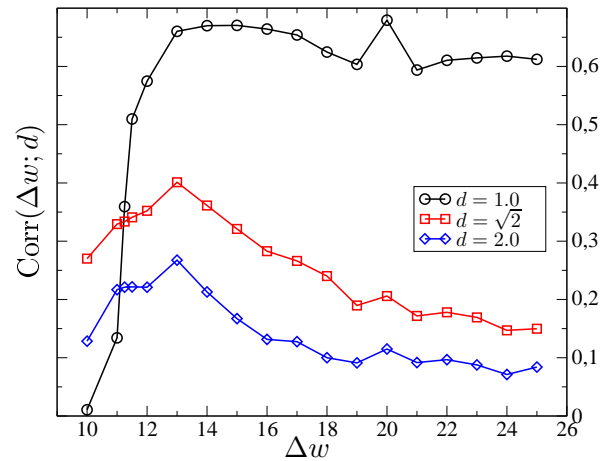


Figura 6.7: Correlação versus Δw , para as distâncias $d = 1$, $\sqrt{2}$ e 2 .

6.2.1 Sítios Inativos

Nessa seção estudamos a correlação entre aberturas de diferentes unidades estomáticas na presença de sítios inativos. Os sítios inativos afastam as unidades estomáticas das veias. Além disso, na seção 4.6, vimos que os sítios inativos causam a diminuição da escala espacial do problema, mantendo iguais a densidade de veias e unidades estomáticas nas diferentes escalas espaciais utilizadas.

Suponha uma região da superfície de uma folha com área L^2 representada, computacionalmente, por uma rede quadrada. Essa região pode ser descrita segundo uma escala δ_0 constituída de N_0 sítios. Nessa escala, uma certa distância d é representada como $d = n_0 \delta_0$. A mesma distância d numa escala δ_s será representada por $d = n_s \delta_s = n_s (N_0/N_s) \delta_0$, onde $L = N_s \delta_s$.

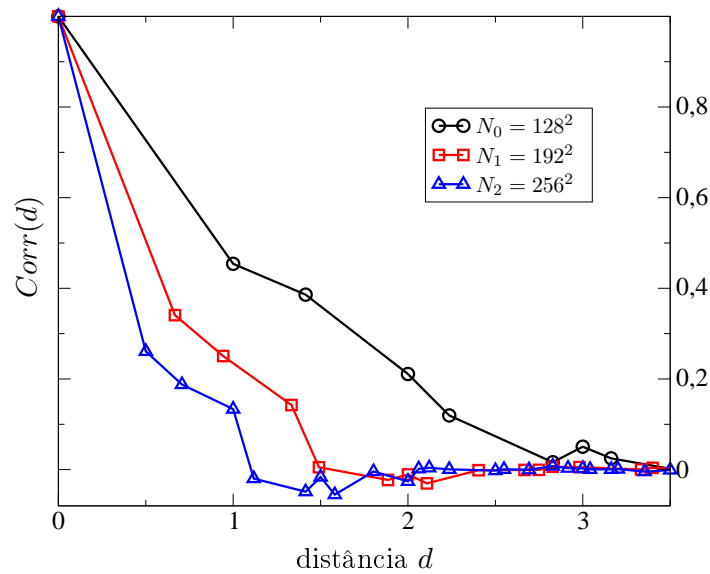


Figura 6.8: Correlação versus a distância entre unidades estomáticas. O número de veias e UEs são iguais $N_e = N_v \approx 8160$, assim o número de sítios inativos cresce $N_{i,0} \approx 0$, $N_{i,1} \approx 28700$ e $N_{i,2} \approx 57400$. Nesses caso o parâmetro $\Delta w = 16$.

A Figura 6.8 mostra a dependência da correlação com a distância d entre UEs. Neste caso supomos $\delta_0 = 1$ (unidades de comprimento) e que o número de veias e unidades estomáticas são iguais $N_e = N_v \approx 8160$, e que o parâmetro $\Delta w = 16$. A Figura mostra o coeficiente de correlação quando o número de sítios inativos é $N_{i,0} \approx 0$, $N_{i,1} \approx 28700$ e $N_{i,2} \approx 57400$. Observe que a correlação diminui para uma distância d a medida que adicionamos sítios inativos. Isto é, os sítios inativos descorrelacionam a abertura das UEs. Esse resultado sugere que a correlação entre UEs está vinculada a proximidade dos sítios veias.

6.3 Variabilidade Espacial

Vamos mostrar como a geometria da veia provoca a variabilidade espacial na variável Ψ . Com essa finalidade, reproduziremos explicitamente o método numérico de Euler. Em nosso caso particular consideramos uma rede bidimensional quadrada com interações entre primeiros vizinhos. A dependência espacial entre os sítios da rede é representada

pela equação (4.1) cuja forma em diferenças finitas é descrita por

$$\Psi_{i,t+\tau} = \Psi_{i,t} + \tau c \sum_{(j)} (\Psi_{j,t} - \Psi_{i,t}) - w A_{i,t} \quad (6.4)$$

Vamos supor a extremidade de uma veia semelhante a configuração da Figura 6.9. Como já foi mencionado, as veias fazem o papel das condições de fronteiras. Então o valor do potencial hídrico nesses sítios será constante para qualquer t . Supondo que inicialmente todos os sítios possuem valores de $\Psi_{i,t=0} = \Psi_0 = \text{const.} < 0$ para todos i elementos da rede.

3v	2va	1va		1va	2va	3v
3v	2va	1va		1va	2va	3v
3v	2va	1va		1va	2va	3v
3v	2va	1va		1va	2va	3v
3v	2vb	1vb		1vb	2vb	3v
4v	3v	2vd	1vc	2vd	3v	4v
5v	4v	3v	2vc	3v	4v	5v

Figura 6.9: Configuração de um segmento de veias destacando a descontinuidade de uma veia.

Com essa configuração vamos estudar o efeito da descontinuidade da veia (a veia corresponde aos sítios cinzas da Figura 6.9) na rede. Para isso vamos acompanhar o evolução do valor de Ψ nos sítios que estão em destaque na Figura 6.9.

Mas antes vamos classificar os sítios de acordo com sua distância[†] d em relação a uma veia mais próxima, tal que $d = 1v, 2v, \dots$, então um sítio primeiro vizinho de uma veia será representado pelo subscrito $d = 1v$, um sítio segundo vizinho de uma veia será $d = 2v$, assim por diante.

Esses sítios podem ser diferenciados ainda quanto à distância dos seus primeiros

[†]Considere a métrica do táxi, também conhecida como distância L_1 , ou distância de Manhattan. Por essa métrica, a distância d entre dois sítios (i, j) e (m, n) é tal que $d = |i - m| + |j - n|$.

vizinhos em relação à veia mais próxima. Por exemplo, suponha uma UE qualquer i que está distante de uma veia mais próxima de nv . Então o sitio i é considerado como sendo:

- do tipo *a* se possuir *dois* primeiros vizinhos que estão a uma distância nv da veia mais próxima e possuir *um* primeiro vizinho que está a uma distância $(n+1)v$ da veia mais próxima e *um* primeiro vizinho que está a uma distância $(n-1)v$.
- do tipo *b* se possuir *um* primeiro vizinho que está a uma distância nv da veia mais próxima e *dois* primeiros vizinhos que estão a uma distância $(n+1)v$ da veia mais próxima e *um* primeiro vizinho que está a uma distância $(n-1)v$.
- do tipo *c* se possuir *três* primeiros vizinhos que estão a uma distância $(n+1)v$ da veia mais próxima e *um* primeiro vizinho que está a uma distância $(n-1)v$.
- do tipo *d* se possuir *dois* primeiros vizinhos que estão a uma distância $(n+1)v$ da veia mais próxima e *dois* primeiros vizinhos que estão a uma distância $(n-1)v$.

Agora vamos tratar a dinâmica passo a passo para os sítios vizinhos a veia. Como no instante $t = 0$ qualquer sítio i possui o mesmo valor $\Psi_{i,0} = \Psi_0$ então, no primeiro passo da interação $t = \tau$, o valor de Ψ será igual para todos os sítios com uma veia em sua primeira vizinhança, $\Psi_{1va,\tau} = \Psi_{1vb,\tau} = \Psi_{1vc,\tau} = \Psi_{1v,\tau}$ tal que

$$\begin{aligned}\Psi_{1v,\tau} &= \Psi_0 + \tau c[(0 - \Psi_0) + (\Psi_0 - \Psi_0) + (\Psi_0 - \Psi_0) + (\Psi_0 - \Psi_0)] - \tau w A_{1v,0} \\ \Psi_{1v,\tau} &= (1 - \tau c)\Psi_0 - \tau w A_{1v,0}.\end{aligned}\tag{6.5}$$

onde $A_{1v,0}$ é a abertura nos sítios vizinhos a veia em $t = 0$. Analogamente os sítios que possuem uma veia em sua segunda vizinhança mais próxima assumirão $\Psi_{2va,\tau} = \dots = \Psi_{2vd,\tau} = \Psi_{2v,\tau}$ no tempo de interação $t = \tau$ tal que

$$\begin{aligned}\Psi_{2v,\tau} &= \Psi_0 + \tau c[(\Psi_0 - \Psi_0) + (\Psi_0 - \Psi_0) + (\Psi_0 - \Psi_0) + (\Psi_0 - \Psi_0)] - \tau w A_{2v,0} \\ \Psi_{2v,\tau} &= \Psi_0 - \tau w A_{2v,0}.\end{aligned}\tag{6.6}$$

Assumindo que os valores de Ψ_0 e A_0 são tais que a abertura inicial é igual para todos os sítios $A_{1v,0} = A_{2v,0}$, concluímos que $\Psi_{1v,\tau} > \Psi_{2v,\tau}$. Sendo assim já no primeiro passo de

interação obtemos uma heterogeneidade entre sítios a depender da quantidade de veias em sua vizinhança.

Para estudar o segundo passo de interação vamos distinguir os sítios quanto ao tipo de vizinhança que cada um possui. No tempo $t = 2\tau$ os sítios do tipo a possuirão

$$\begin{aligned}\Psi_{1va,2\tau} &= \Psi_{1va,\tau} + \tau c[(0 - \Psi_{1va,\tau}) + (\Psi_{2va,\tau} - \Psi_{1va,\tau}) + (\Psi_{1va,\tau} - \Psi_{1va,\tau}) + \\ &\quad + (\Psi_{1va,\tau} - \Psi_{1va,\tau})] - \tau w A_{1va,\tau} \\ \Psi_{1va,2\tau} &= \tau c \Psi_{2v,\tau} + (1 - 2\tau c) \Psi_{1v,\tau} - \tau w A_{1va,\tau}.\end{aligned}\tag{6.7}$$

Na expressão acima utilizamos as igualdades $\Psi_{1va,\tau} = \Psi_{1vb,\tau} = \Psi_{1vc,\tau} = \Psi_{1v,\tau}$ e $\Psi_{2va,\tau} = \dots = \Psi_{2vd,\tau} = \Psi_{2v,\tau}$. Analogamente,

$$\begin{aligned}\Psi_{1vb,2\tau} &= \Psi_{1vb,\tau} + \tau c[(0 - \Psi_{1vb,\tau}) + (\Psi_{2vb,\tau} - \Psi_{1vb,\tau}) + (\Psi_{2vd,\tau} - \Psi_{1vb,\tau}) + \\ &\quad + (\Psi_{1va,\tau} - \Psi_{1vb,\tau})] - \tau w A_{1vb,\tau} \\ \Psi_{1vb,2\tau} &= \tau c(\Psi_{2v,\tau} - \Psi_{1v,\tau}) + \underbrace{\tau c \Psi_{2v,\tau} + (1 - 2\tau c) \Psi_{1v,\tau}}_{(6.7)} - \tau w A_{1vb,\tau} \\ \Psi_{1vb,2\tau} - \Psi_{1va,2\tau} &= \tau c(\Psi_{2v,\tau} - \Psi_{1v,\tau}) + \tau w(A_{1va,\tau} - A_{1vb,\tau}),\end{aligned}\tag{6.8}$$

como vimos $\Psi_{1v,\tau} > \Psi_{2v,\tau}$; Sendo assim, caso $A_{1va,\tau} = A_{1vb,\tau}^\ddagger$, teremos que $\Psi_{1vb,2\tau} < \Psi_{1va,2\tau}$. Portanto no segundo passo de interação já se observa heterogeneidades entre sítios com uma veia em suas vizinhanças. Sítios do tipo c , no instante $t = 2\tau$ possuem valores

$$\begin{aligned}\Psi_{1vc,2\tau} &= \Psi_{1vc,\tau} + \tau c[(0 - \Psi_{1vc,\tau}) + (\Psi_{2vd,\tau} - \Psi_{1vc,\tau}) + (\Psi_{2vd,\tau} - \Psi_{1vc,\tau}) + \\ &\quad + (\Psi_{2vc,\tau} - \Psi_{1vc,\tau})] - \tau w A_{1vc,\tau} \\ \Psi_{1vc,2\tau} &= 2\tau c(\Psi_{2v,\tau} - \Psi_{1v,\tau}) + \underbrace{\tau c \Psi_{2v,\tau} + (1 - 2\tau c) \Psi_{1v,\tau}}_{(6.7)} - \tau w A_{1vc,\tau} \\ \Psi_{1vc,2\tau} - \Psi_{1va,2\tau} &= 2\tau c(\Psi_{2v,\tau} - \Psi_{1v,\tau}) + \tau w(A_{1va,\tau} - A_{1vc,\tau}).\end{aligned}\tag{6.9}$$

Assim como no caso anterior, se tivermos $A_{1va,\tau} = A_{1vc,\tau}$ então $\Psi_{1v,\tau} > \Psi_{2v,\tau}$ implica que $\Psi_{1vc,2\tau} < \Psi_{1va,2\tau}$. Além disso, baseados nas equações (6.7), (6.8) e (6.9) podemos afirma

[‡]O que é uma boa suposição já que a abertura $A_{i,t} \propto \Psi_{i,t}$.

que

$$\boxed{\Psi_{1vc,2\tau} < \Psi_{1vb,2\tau} < \Psi_{1va,2\tau}} \quad (6.10)$$

Até $t = 2\tau$, concluímos que os sítios do tipo $1va$ são mais irrigados que os demais, fato que pode ser confirmado intuitivamente observando a Figura 6.9.

Demais interações requerem o cálculo de $\Psi_{nv>2v,t>\tau}$ o que torna o trabalho enfadonho e desnecessário. Diante dessa simples aritmética podemos extrapolar a dinâmica até a abertura de um estômato a partir de $t = 0$. Como o valor de entrada no operador histerese u escala linearmente com Ψ , os sítios mais afastados da extremidades, isto é, os do tipo $1va$ abrirão primeiro ($P \propto \Psi > \beta$) que $1vb$ e $1vc$ corroborando o que está ilustrado na Figura 6.2a.

Capítulo 7

Conclusões

Vamos descrever, em linhas gerais, os resultados obtidos. Mostramos que o transporte de água na rede, juntamente com o fenômeno de histerese no mecanismo de abertura/fechamento de cada estômato é capaz de produzir oscilações sustentadas na série temporal da condutância estomática. Comprovamos a robustez dessa hipótese verificando que as oscilações na série temporal de $\langle A \rangle$ acontecem para diferentes tipos de operadores memória, desde que esses apresentem histerese de fato.

Vimos que a média temporal de $\langle A \rangle$ decresce com o inverso de Δw resultado que concorda com as observações experimentais. Além disso, através de uma análise sistemática da série temporal de $\langle A \rangle$ podemos observar que, para valores pequenos de Δw , as oscilações na série temporal de $\langle A \rangle$ desaparecem e seu valor tende para uma constante. Para valores grandes de Δw as oscilações em $\langle A \rangle$ dão lugar a uma flutuação em torno de um valor fixo. Para valores intermediários de Δw vimos que há oscilações autossustentáveis bem definidas na série temporal de $\langle A \rangle$. Com isso consegue-se reproduzir, em um único modelo, uma variedade de comportamentos descritos nas experiências.

Investigamos a periodicidade de $\langle A \rangle$ utilizando o método de Transformada de Fourier Discreta (TFD). Através desse método observamos que o período de oscilação da série temporal de $\langle A \rangle$ depende do tamanho do retardo $\beta - \alpha$ imposta à pressão de turgor na célula guarda entre abertura e fechamento do poro. Outra observação importante é que o período de oscilação da série temporal de $\langle A \rangle$ depende do valor de Δw . Quanto

maior o valor de Δw menor será o período de oscilação da série temporal de $\langle A \rangle$. Esse resultado pode motivar novas experiências que comprovem a relação entre o valor de Δw e o período de oscilação da série temporal de $\langle A \rangle$ (condutância estomática), já que ambas as grandezas são acessíveis em experimentos.

Realizamos uma abordagem analítica qualitativa do problema para que possamos entender a origem das oscilações como característica emergente da histerese na abertura estomática. Para isso, utilizamos técnicas usuais de resolução de equações diferenciais parciais juntamente com formalismo de operadores histerese.

Vimos que a quantidade de veias nas vizinhanças de uma unidade estomática influencia no período de abertura e fechamento desta unidade. Em consequência, a quantidade de veias na rede desempenha um papel importante no período de oscilação da série temporal de $\langle A \rangle$.

Analisamos a correlação de Pearson entre as aberturas das unidades estomáticas na rede. Observamos que a correlação entre UE depende do parâmetro Δw e da geometria da veia. Notadamente, quanto mais ordenada a configuração da veia mais correlacionados estarão as UEs.

Consideramos a adição de sítio inativos na rede com o objetivo de afastar das proximidades das veias a atividade de abertura e fechamento nas EU. Entre os resultados obtidos citamos a diminuição do valor da abertura média $\langle A \rangle$, e uma aparente desconexão entre unidades estomáticas.

Referências Bibliográficas

- [1] Louisa Howard. Tomato leaf stomate 1, march 2011.
- [2] Aaron Luttmann, Emily Stone, and Johnathan Bardsley. Numerical analysis of pattern formation on the surface of transpiring leaves. *Physica B*, 232:142–155, 2007.
- [3] K. A. Mott and D . Peak. Stomatal Patchiness and Task-performing Network. *Annals of Botany*, 99:219–226, 2007.
- [4] Keith A. Mott and Thomas N. Buckley. Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. *Trends in Plant Science*, 5:258–262, 2000.
- [5] Hamlyn G. Jones. *Plants and Microclimate*. Cambridge, New York, NY, second edition, 1992.
- [6] G. D. Farquhar P. J. Franks, I. R. Cowan. A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe. *Plants, Cell & Environment*, 21:94–100, 1998.
- [7] Liang Qiao and Xiaofang Bi. Microstructure and ferroelectric properties of BaTiO₃ films on LaNiO₃ buffer layers by rf sputtering. *Journal of Crystal Growth*, 310(11):2780 – 2784, 2008.
- [8] Mark A. Krasnosel'skiĭ and Aleksei V. Pokroskiĭ. *System with Hysteresis*. Springer-Verlag, Moscow, 1983.
- [9] Antônio M. T. Ramos and Carmen P. C. Prado. Role of hysteresis in stomatal aperture dynamics. *Physical Review E*, 87:012719–1 – 012719–8, 2013.

- [10] J. W. Haefner, T. N. Buckley, and K. A. Mott. A spatially explicit model of patchy stomatal responses to humidity. *Plants, Cell & Environment*, 20:1087–1097, 1997.
- [11] Marcus C. Ferraz, Gustavo M. Souza, and Carmen P.C. Prado. A model for patchy stomatal conductance in homobaric leaves. *Journal of Computational Interdisciplinary Sciences*, 1:83–88, 2009.
- [12] Thijs Leendert Pons Hans Lambers, Francis Stuart Chapin III. *Plant physiological ecology*. Springer, New York, USA, 2008.
- [13] Ichiro Terashima. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 31:195–212, 1992.
- [14] Z. G. Cardon, K. A. Mott, and J. A. Berry. Dynamics of patchy stomatal movements, and their contribution to steady-state and oscillating stomatal conductance calculated using gas-exchange techniques. *Plants, Cell & Environment*, 17:995–1007, 1994.
- [15] D. W. DeMichele and Peter J. H. Sharpe. An analysis of the mechanics of guard cell motion. *Journal of Theoretical Biology*, 41:77–96, 1973.
- [16] J. A. Milburn. *Water flow in plants*. Longman, London, 1979.
- [17] M. Edwards and H. Meidner. Direct Measurements of Turgor Pressure Potentials of Guard Cells I. *Journal of Experimental Botany*, 26:319–330, 1975.
- [18] M. Edwards and H. Meidner. Direct Measurements of Turgor Pressure Potentials of Guard Cells III. *Journal of Experimental Botany*, 28:669–677, 1977.
- [19] E. D. Schulze. *Flux control in biological systems: from enzymes to populations and ecosystems*.
- [20] K. A. Mott and Parkhurst D. F. Stomatal responses to humidity in air and helox. *Plants, Cell & Environment*, 14:509–515, 1991.

- [21] Hiroshi Nonami and E.D. Schulze. Cell water potential, osmotic potential, and turgor in the epidermis and mesophyll of transpiring leaves. *Planta*, 177:35–46, 1989.
- [22] I.R. Cowan. Stomatal Behaviour and Environment. *Advances in Botanical Research*, 4:117–228, 1978.
- [23] R. Lösch and B. Schenk. Humidity Responses of Stomata and the Potassium Content of Guard Cells. *Journal of Experimental Botany*, 29:781–787, 1978.
- [24] J. D. B. Weyers and H. Meidner. *Methods in stomatal research*. Longman Scientific & Technical, Harlow, Essex, England and New York, NY.
- [25] J. Robert Cooke, Josse G. De Baerdemaeker, Richard H. Rand, and Herbert A. Mang. A Finite Element Shell Analysis of Guard Cell Deformations. *American Society of Agricultural and Biological Engineers*, 19:1107–1121, 1976.
- [26] Z. Glinka. The Effect of Epidermal Cell Water Potential on Stomatal Response to Illumination of Leaf Discs of *Vicia faba*. *Physiologia Plantarum*, 24:476–479, 1971.
- [27] Stephen D. Tyerman. Water relations of seagrasses: Stationary volumetric elastic modulus and osmotic pressure of the leaf cells of *halophila ovalis*, *zostera capricorni*, and *posidonia australis*. *Plant Physiology*, 69:957–965, 1982.
- [28] Arezki Boudaoud. Growth of walled cells: From shells to vesicles. *Physical Review Letters*, 91:018104, 2003.
- [29] T. Nolte and P. Schopfer. Viscoelastic versus plastic cell wall extensibility in growing seedling organs: a contribution to avoid some misconceptions. *Journal of Experimental Botany*, 48:2103–2107, 1997.
- [30] James A. Lockhart. An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of Theoretical Biology*, 8:264–275, 1965.

-
- [31] C. D. Eccles, P. T. Callaghan, and C. F. Jenner. Measurement of the self-diffusion coefficient of water as a function of position in wheat grain using nuclear magnetic resonance imaging. *Biophysical Journal*, 53:77–81, 1988.
- [32] J. W. H. Yong, S. C. Wong, and G. D. Farquhar. Stomatal responses to changes in vapour pressure difference between leaf and air. *Plants, Cell & Environment*, 20:1213–1216, 1997.