

ENTROPIA, INFORMAÇÃO E ESTRESSE HÍDRICO EM *Eucalyptus camaldulensis* IN VITRO

SOUZA, G. M.,¹ VILLA NOVA, N. A.² e GONÇALVES, A. N.¹

¹Departamento de Ciências Florestais, ESALQ/USP, Piracicaba, SP

²Departamento de Física e Meteorologia, ESALQ/USP, Piracicaba, SP

Correspondência para: Gustavo Maia Souza, Departamento de Ciências Florestais, ESALQ/USP,
Av. Pádua Dias, 11, C.P. 9, CEP 13416-900, Piracicaba, SP, e-mail: gumaia@zaz.com.br

Recebido em 12/12/97 – Aceito em 02/12/98 – Distribuído em 10/09/99

(Com 1 figura)

ABSTRACT

Entropy, information, and water stress in *Eucalyptus camaldulensis* in vitro

The aim of this was to explore a new approach on plant development through the interpretation of their entropic states. The *Eucalyptus camaldulensis* entropic states, *in vitro* cultivated under water deficit conditions, were evaluated through the dry matter production utilizing the Clausius and Shannon functions. The plants cultivated under water deficit followed the thermodynamic second law like a dissipative structure. Whereas the entropic production increased the leaf tissues differentiation decreased, there was a reduction of the plant organization, mainly at the -1.5 MPa osmotic potential. The ideal thermodynamic efficiency for the analysed material was between 0.57% and 0.62%.

Key words: entropy, information, *Eucalyptus camaldulensis*, water stress, tissue culture.

RESUMO

O presente trabalho objetivou explorar uma nova linha de estudo sobre desenvolvimento de plantas por meio da interpretação de seus estados entrópicos. Em *Eucalyptus camaldulensis* cultivados *in vitro* em diferentes condições de deficiência hídrica, estes foram avaliados por meio de sua produção de matéria seca utilizando-se as funções de entropia de Clausius e Shannon. O material submetido à deficiência hídrica obedeceu ao segundo princípio da termodinâmica, comportando-se como uma estrutura dissipativa. À medida que houve um aumento na produção de entropia, houve uma menor diferenciação dos tecidos foliares, ou seja, uma redução do nível de organização da planta, principalmente a partir do potencial osmótico de $-1,5$ MPa. A eficiência termodinâmica ideal para o material analisado encontra-se entre 0,57% e 0,62%.

Palavras-chave: entropia, informação, *Eucalyptus camaldulensis*, cultura de tecidos, estresse hídrico.

INTRODUÇÃO

Este trabalho teve por objetivo principal introduzir os conceitos e idéias sobre entropia, informação, ordem e desordem ao estudo das influências de perturbações ambientais no controle homeostático de plantas; neste caso, referimo-nos ao estresse hídrico gerado por deficiência hídrica.

O termo entropia foi primeiramente usado por Clausius, em 1865, para designar uma quantidade de calor não transformável em trabalho. O segundo princípio da termodinâmica nos diz que um sistema físico isolado evolui inevitavelmente

para um estado de entropia máxima, que é atingido quando o sistema entra em equilíbrio termodinâmico (Atlan, 1992).

Ainda não há uma formalização única para entropia. De forma geral e intuitiva, a entropia refere-se ao nível de aleatoriedade de um sistema (Gatlin, 1972). Podemos considerar aqui, para fins de uma maior precisão de termos, três tipos de entropia relacionados entre si. A primeira, inaugurada por Clausius, diz respeito à termodinâmica macroscópica, estabelecida por meio do estudo de máquinas térmicas, cuja formulação matemática é dada por:

$$\Delta S = dQ/T \quad (1)$$

em que Q é a quantidade de calor do sistema e T é a fonte de temperatura. A variação da produção de entropia é dada por:

$$\Delta S = S_f - S_i \quad (2)$$

A termodinâmica microscópica foi definida estatisticamente por Boltzmann, em 1872. Transformar calor em trabalho implica que se ordene o movimento desordenado das moléculas em um movimento orientado, de forma que, em média, as moléculas se desloquem em uma mesma direção. Uma certa parcela de desordem molecular continuará a existir e se traduzirá em calor não utilizável, de acordo com o segundo princípio da termodinâmica (Sears, 1958; Morowitz, 1978; Atlan, 1992).

Boltzmann mostrou a igualdade entre essa quantidade de calor não utilizável e uma medida do estado de desordem molecular baseada no estudo das probabilidades de encontrar todas as moléculas de uma amostra em seus diferentes estados possíveis.

A formulação matemática que relaciona a mecânica estatística com a termodinâmica clássica é a expressão:

$$S = -k \sum p_i \ln p_i \quad (3)$$

em que k é uma constante universal de proporcionalidade e p_i é a probabilidade individual de cada microestado. Para mais detalhes ver Gatlin (1972) e Morowitz (1978).

Dessa forma, em termodinâmica, desordem corresponde a uma distribuição totalmente aleatória de objetos que são dispostos de maneira estatisticamente homogênea; esse estado corresponde ao de máxima entropia. Por outro lado, ordem implica heterogeneidade na distribuição de objetos, correspondendo a uma maior diversidade e menor redundância (Atlan, 1992).

A terceira forma de considerar entropia, a entropia informacional, desenvolveu-se a partir da teoria de informação de Shannon, em 1948. O teorema H de Shannon corresponde a uma expressão matemática muito semelhante a da mecânica estatística:

$$H = - \sum p_i \log_k 1/p_i \quad (4)$$

A base k do logaritmo geralmente é binária, medindo a informação em "bits". Entretanto, também é utilizada a base e, medindo informação em unidades naturais ou "nats". A entropia informacional mede a quantidade de incerteza na distribuição antes da amostragem e a quantidade de informação obtida pela amostragem (Roman, 1992).

Embora as duas formulações (3) e (4) sejam semelhantes, deveremos ter cuidado com a interpretação de seus resultados, de um ponto de vista biológico. Em relação a (3), o aumento dos valores da entropia resultante indica uma diminuição da organização do sistema devido a maior proximidade do equilíbrio. Entretanto, em (4) o aumento dos valores da entropia, medido pela amostragem, significa maior quantidade de informação no sistema, ou seja, maior diversidade, maior organização.

Para que um sistema vivo possa se organizar ao longo de sua vida e manter-se assim, é necessário que se liberte da entropia por ele produzida por meio de seu metabolismo, assim um organismo vivo matém-se por dissipação da entropia interna, aumentando a entropia do universo de acordo com o segundo princípio da termodinâmica. Dessa forma, como considera Schrödinger (1943), "a vida alimenta-se de entropia negativa".

É importante destacar que trabalhamos aqui com sistemas abertos (com trocas de matéria e energia com o meio) em seus estados finais de equilíbrio estacionário, uma vez que tratamos de experimentos biológicos de forma destrutiva. Caso contrário, estaríamos tratando de sistemas em não-equilíbrio dinâmico, que é o caso dos sistemas orgânicos em vida, cujos tratamentos teóricos são infinitamente mais complexos (veja Nicolis & Prigogine, 1977). A idéia de entropia informacional vem sendo empregada em biologia, considerando desde aspectos moleculares até evolutivos (Gatlin, 1972; Brooks & Wiley, 1988; León, 1990).

De forma geral, entropia vem sendo empregada em estudos que visam compreender as formas de organização da matéria viva, haja visto os trabalhos de Roussel (1974), Danchin (1978), Briedis & Seagraves (1984), Aoki (1987) e Pearson *et al.* (1991).

MATERIAL E MÉTODOS

A parte experimental deste trabalho consistiu na utilização das técnicas de cultivo *in vitro* obje-

tivando o melhor isolamento da variável de perturbação do sistema: a deficiência hídrica.

Para a montagem do experimento, foram empregados grupos de gemas com cerca de 36 mg de matéria seca por grupo, provenientes de cultura *in vitro* de 5 progênies de *Eucalyptus camaldulensis*.

As condições constantes do experimento foram: meio de cultura MS (Murashige & Skoog, 1962) com 30% de sacarose e 5% de ágar, 2.000 lux de iluminância média, fotoperíodo de 16 horas e temperatura constante de $25 \pm 2^\circ\text{C}$.

A deficiência hídrica foi induzida pela adição de diferentes concentrações de sorbitol (100, 400 e 1.000 mM) ao meio MS, gerando potenciais osmóticos em torno de $-0,75$, $-1,5$ e $-3,0$ MPa. O meio básico tem o potencial em torno de $-0,5$ MPa. Os potenciais osmóticos foram determinados de acordo com o método de Volume Constante (Salisbury & Ross, 1992). Os grupos de gemas iniciais foram inoculados em tubos de ensaio com 10 mL de meio de cultura/tubo, dispostos lado a lado em um suporte para tubos, formando um conjunto com área superficial de exposição à luz de 3.168 cm^2 .

O material permaneceu nessas condições durante 20 dias, quando foram medidas suas quantidades de matéria seca por tratamento/progênie.

Cálculo da variação da produção de entropia

A produção de entropia foi calculada de acordo com as Equações (1) e (2) apresentadas na introdução.

A quantidade de calor Q das amostras foi estimada considerando-se o poder calorífico médio C da espécie em questão como sendo 4.500 kcal/kg de matéria seca, de acordo com a expressão

$$Q = C M$$

em que M é quantidade de matéria seca média de cada progênie/tratamento.

Uma vez que a temperatura do experimento é constante, a Equação 1 torna-se

$$\Delta S = dQ / T = 1 / T \quad dQ = Q / T$$

O valor da entropia inicial para todos os tratamentos é $S_i = 0,5 \text{ cal}^\circ\text{K}$, uma vez que todos os tratamentos partiram de grupos de gemas com cerca de 36 mg de matéria seca.

Cálculo da entropia informacional

A entropia informacional foi calculada de acordo com a equação de Shannon (4). Como microestados foram considerados 3 tipos celulares que compõem os diferentes tecidos diferenciados presentes em uma folha, a saber, células epidérmicas, células do parênquima paliçádico e células do parênquima lacunoso. Para tanto, foram realizadas observações anatômicas de seções transversais de limbo foliar por meio da técnica de inclusão em histiresina e microscopia óptica. A probabilidade p_i de cada tipo celular é $1/3$.

Cálculo da eficiência termodinâmica

Esse cálculo visa criar uma medida do afastamento do equilíbrio termodinâmico em função da dissipação de energia ou da eficiência fotosintética, dada pela expressão

$$\eta = Q / Q_i$$

em que Q_i é a quantidade total de energia fornecida ao sistema.

Q_i é calculada pela expressão

$$Q_i = f_p t E$$

em que f_p é o fotoperíodo, t é o tempo total de exposição à luz e E é a quantidade de energia luminosa em cal/min . Para a determinação de E considerou-se que $100.000 \text{ lux} \cong 1,5 \text{ cal/cm}^2 \text{ min}$. e a área de recebimento de luz de cada suporte de tubos = 3.168 cm^2 .

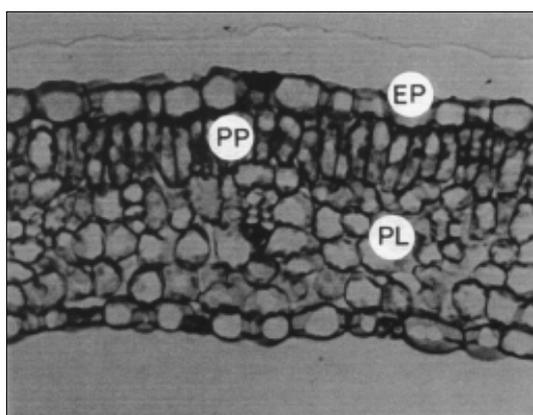
RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os valores médios da variação da produção de entropia em cada potencial osmótico testado apresentaram um aumento entre $-0,5$ e $-1,5$ MPa, vindo a declinar entre $-1,5$ e $-3,0$ MPa, embora houvesse um aumento constante em duas progênies (Tabela 1).

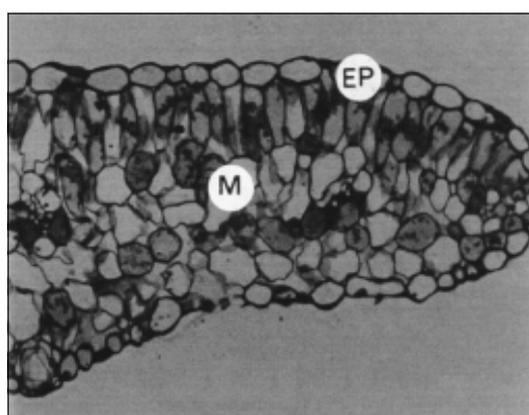
A entropia informacional H , calculada em "nats", reduziu-se constantemente em função do aumento da deficiência hídrica. Os valores de H nos potenciais osmóticos $-0,5$, $-0,75$, $-1,5$ e $-3,0$ MPa foram, respectivamente, $1,01$, $0,92$, $0,73$ e $0,44$ nats. As folhas no potencial osmótico de $0,5$ MPa apresentaram sempre os três tipos celulares (Fig. 1a), no potencial de $-0,75$ MPa apresentaram em média 2,5 tipos celulares (Fig. 1b), no potencial

TABELA 1
Variação da produção de entropia em cada progênie de *E. camaldulensis*
em função do aumento da deficiência hídrica – ΔS (cal/°K).

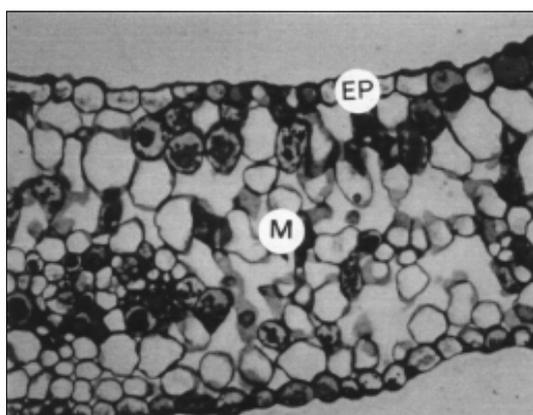
– MPa	P1	P2	P3	P4	P5	Médias
0,5	1,50	1,57	1,70	1,92	1,66	$1,67 \pm 0,16$
0,75	1,76	1,96	1,87	2,11	1,70	$1,88 \pm 0,16$
1,5	2,78	2,67	2,47	3,27	2,11	$2,66 \pm 0,42$
3,0	1,55	1,55	2,41	2,88	2,52	$2,18 \pm 0,60$



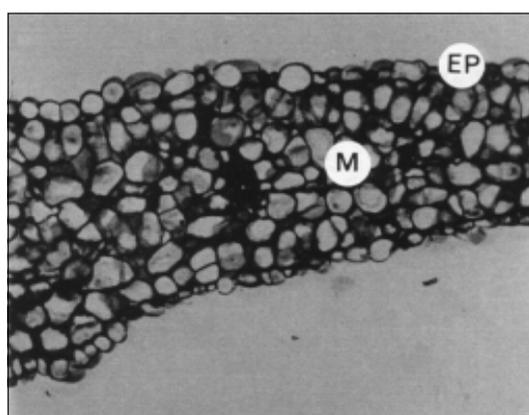
(a)



(b)



(c)



(d)

Fig. 1 — Seções transversais de limbo foliar de *E. camaldulensis* sob deficiência hídrica *in vitro*. (a) –0,5 MPa; (b) –0,75 MPa; (c) –1,5 MPa; e (d) –3,0 MPa = 157,8 μm . (EP = células da epiderme; PP = células do parênquima paliçádico; PL = células do parênquima lacunoso; M = mesófilo.) Na Fig. 1b, há uma maior homogeneidade entre os três tipos celulares que na Fig. 1a; na Fig. 1c, o parênquima paliçádico não se diferenciou e, na Fig. 1d, todas as células apresentam forma semelhante.

de $-1,5$ MPa todas apresentaram 2 tipos celulares (Fig. 1c) e no potencial de $-3,0$ MPa apresentaram em média apenas 1,2 tipos celulares (Fig. 1d).

Os resultados mostraram que a eficiência termodinâmica, em média, aumentou em todas as progênies em função do aumento da deficiência hídrica até o potencial osmótico de $-1,5$ MPa, reduzindo-se em $-3,0$ MPa (Tabela 2).

Os resultados apresentados encontram-se em acordo com a teoria, visto que praticamente ocorreu uma relação inversa entre S e H, apontando para um estado de maior desordem do sistema em função do aumento da deficiência hídrica.

A eficiência termodinâmica, variando de 0,53% a 0,90%, indica o quão afastado do equilíbrio termodinâmico o material necessita estar em vida para manter sua organização. Esse dado indica que, para fins de produtividade, há uma eficiência mínima e máxima que deve ser respeitada de maneira a possibilitar a própria sobrevivência da planta.

À medida que se aumenta o desvio do equilíbrio termodinâmico, o sistema pode atravessar múltiplas zonas de instabilidade nas quais seu comportamento se modificará de maneira qualitativa.

Ele poderá, sobre tudo, atingir um regime caótico; no qual várias possibilidades de organização tornam-se possíveis (Prigogine & Stengers, 1992). Isto é, pequenas instabilidades e flutuações levam a bifurcações irreversíveis e a um aumento de complexidade do possível comportamento seguinte (Mainzer, 1994).

Segundo Aoki (1987), a produção de entropia em folhas de plantas oscila durante o período de um dia, paralelamente à energia da luz solar por elas absorvida.

Desse modo, o presente trabalho procurou corroborar as idéias de que os organismos vivos,

no caso específico, o *E. camaldulensis*, mantém sua estrutura por dissipação de entropia, permanecendo distantes do equilíbrio termodinâmico. À medida que a dissipação torna-se ineficiente, o organismo perece.

Além do mais, a nova teoria da complexidade, baseada em sistemas dinâmicos, nos diz que a descrição para sistemas abertos em vida só é adequadamente traduzida por análises não-lineares presentes na emergente teoria do caos. Tais sistemas são dotados de propriedades auto-organizadoras, ou seja, sistemas dissipativos que se organizam a partir de instabilidades nas trocas de energia e massa com o meio. Em forma breve, a auto-organização é resultado da condição de que a energia bombeada no sistema por uma fonte externa, em lugar de ser totalmente usada para gerar agitação térmica, é parcialmente redirecionada para a produção de ordem (Luzzi & Vasconcelos, 1996; Capra, 1997).

CONCLUSÕES

- O *E. camaldulensis*, submetido à deficiência hídrica, aumenta sua produção de entropia interna até um limite de eficiência ($-1,5$ MPa).
- O *E. camaldulensis*, como todo o ser vivo, se comporta como uma estrutura dissipativa, mantendo sua organização por bombeamento de energia.
- A eficiência termodinâmica ideal para o material analisado encontra-se entre 0,57% e 0,62%.
- A entropia informacional é um bom indicador para medir o nível de diferenciação dos tecidos da folha.
- À medida que a produção de entropia aumenta, há uma menor diferenciação celular.

TABELA 2

Eficiência termodinâmica das progênies de *E. camaldulensis* em função do aumento da deficiência hídrica – $\eta\%$.

-MPa	P1	P2	P3	P4	P5	Médias
0,5	0,53	0,54	0,57	0,63	0,56	$0,57 \pm 0,039$
0,75	0,60	0,64	0,62	0,68	0,57	$0,62 \pm 0,041$
1,5	0,85	0,83	0,77	0,98	0,68	$0,82 \pm 0,110$
3,0	0,53	0,90	0,76	0,88	0,79	$0,77 \pm 0,147$

- Diferentes formas de quantificar entropia são importantes para caracterizar o sistema do ponto de vista termodinâmico e informacional.

Agradecimentos — À FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AOKI, I., 1987, Entropy budgets of deciduous plant leaves and a theorem of oscillating entropy production. *Bulletin of Mathematical Biology*, 49(4): 449-460.
- ATLAN, H., 1992, *Entre o cristal e a fumaça: Ensaio sobre a organização do ser vivo*. In: J. Zahar (ed.), Rio de Janeiro, 268p.
- BRIEDIS, D. & SEAGRAVES, R. C., 1984, Energy transformation and entropy production in living systems I. Applications to embryonic growth. *Journal of Theoretical Biology*, 110: 173-193.
- BROOKS, D. R. & WILEY, E. O., 1988, *Evolution as entropy: Toward a unified theory of biology*. University of Chicago Press, Chicago, 2ª ed., 414p.
- CAPRA, F., 1997, *A teia da vida*, Editora Cultrix, São Paulo, 256p.
- DANCHIN, A., 1978, Entropie et ordre biologique. *La Recherche*, 9(92): 788-791.
- GATLIN, L. L., 1972, *Information theory and the living system*. Columbia University Press, New York, 209p.
- LEÓN, A., 1990, Coevolution: New thermodynamic theorems. *Journal of Theoretical Biology*, 147: 205-212.
- LUZZI, R. & VASCONCELOS, A. R., 1996, Estruturas dissipativas auto-organizadas: Um ponto de vista estatístico. In: M. Bebrun (ed.), *Auto-organização: Estudos interdisciplinares*. CLE / UNICAMP, Campinas, 455p.
- MAINZER, K., 1994, *Thinking about complexity: The complex dynamics of matter, mind, and making*. Springer-Verlag, Berlin, 329p.
- MOROWITZ, H. J., 1978, *Entropia para Biólogos: Introducción a la termodinámica biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid, 194p.
- MURASHIGE, T. & SKOOG, F., 1962, A revised medium for rapid growth and bioassays tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*, 15: 473-497.
- NICOLIS, G. & PRIGOGINE, I., 1977, *Self-organization in nonequilibrium systems: From dissipative structures to order through fluctuations*. John Wiley & Sons, New York, 491p.
- PEARSON, S. D., ACKERMAN, R. A. & SEAGRAVE, R. C., 1991, The energetics of embryonic growth and development. I. Oxygen consumption, biomass growth, and heat production. *Journal of Theoretical Biology*, 151: 223-240.
- PRIGOGINE, I. & STENGERS, E., 1992, *Entre o tempo e a eternidade*. Companhia das Letras, São Paulo, 226p.
- ROMAN, S., 1992, *Coding and information theory*. Graduate Texts in Mathematics, Springer-Verlag, New York.
- ROUSSEL, L., 1974, Entropie, sylviculture et écologie. *Revue Forestier Française*, 26(2): 130-134.
- SALISBURY, F. B. & ROSS, C. W., 1992, *Plant Physiology* (4ª ed.). Wadsworth Publishing Co., Belmont.
- SCHRÖDINGER, E., 1943, *O que é a vida?* Editorial Fragmentos Ltda., Lisboa, 160p.
- SEARS, F. W., 1958, *Introducción a la termodinámica, teoría cinética de los gases y mecánica estadística*. Editorial Reverté S.A., Barcelona, 378p.