

UNIDADE VI – Fotossíntese: Reações de carboxilação

6. Ciclo da redução do carbono (Reações bioquímicas)

6.1. Ciclo de Calvin-Benson (Plantas C₃)

6.2. Mecanismos de concentração de CO₂

6.2.1. Bombas de CO₂/HCO₃⁻

6.2.2. Ciclo fotossintético C₄ do carbono

6.2.3. Metabolismo ácido crassuláceo (Plantas CAM)

Reações luminosas e de carboxilação da fotossíntese em cloroplastos de plantas

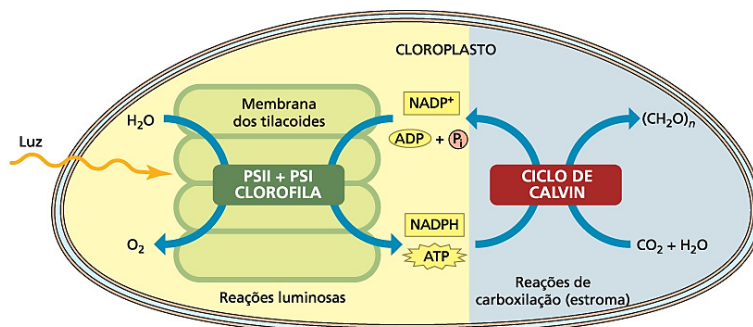


FIGURA 8.1 Reações luminosas e de carboxilação da fotossíntese em cloroplastos de plantas terrestres. Nas membranas dos tilacoides, a excitação da clorofila no sistema de transporte de elétrons [fotossistema II (PSII) + fotossistema I (PSI)] pela luz induz a formação

de ATP e NADPH (ver Capítulo 7). No estroma, tanto o ATP como o NADPH são consumidos pelo ciclo de Calvin-Benson, em uma série de reações catalisadas por enzimas que reduzem o CO₂ atmosférico a carboidratos (trioses fosfato).

Equação geral da fotossíntese



O ciclo de Calvin-Benson

Os organismos autotróficos possuem a capacidade de utilizar a energia de fontes físicas e químicas para incorporar o carbono do CO_2 atmosférico nos esqueletos de compostos orgânicos compatíveis com as necessidades da célula.

A mais importante rota autotrófica de fixação do CO_2 é o ciclo de Calvin-Benson, encontrado em muitos procariotos e em todos os eucariotos fotossintetizantes.

Em vista de sua notável capacidade para reduzir o estado de oxidação do carbono [$+4$ no CO_2 para os níveis encontrados nos açúcares ($+2$ em grupos cetônicos; 0 em alcoóis secundários)], o ciclo de Calvin-Benson é também chamado de ciclo redutivo da pentose-fosfato.

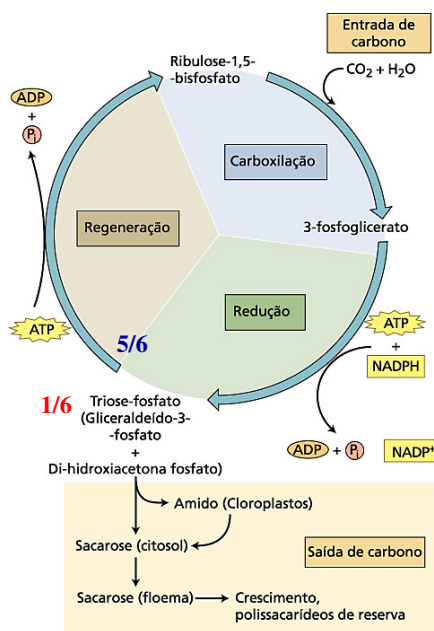
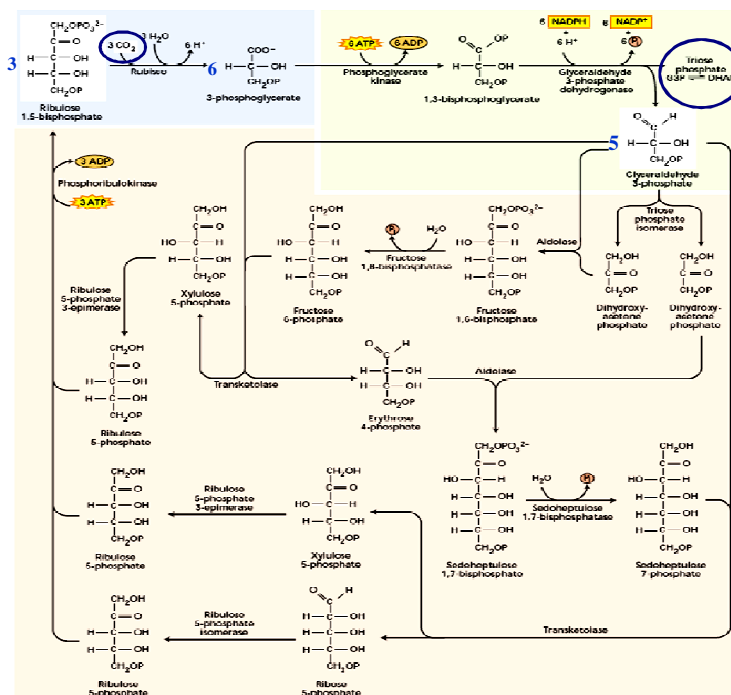


FIGURA 8.2 O ciclo de Calvin opera em três estágios: (1) carboxilação, em que o carbono inorgânico (CO_2) é covalentemente ligado a um esqueleto de carbono; (2) redução, que forma um carboidrato (triosefosfato) ao custo do ATP formado fotoquimicamente e de agentes redutores na forma de NADPH; e (3) regeneração, a qual reconstitui a ribulose-1,5-bisfosfato aceptora do CO_2 . Em situação de equilíbrio, a entrada de CO_2 iguala-se à saída de triosefosfatos. Este último serve como precursor da biossíntese do amido no cloroplasto ou fuem para o citosol para a biossíntese de sacarose. A sacarose é carregada na seiva do floema e utilizada para crescimento ou para síntese de polissacarídeos em outras partes da planta.

O ciclo de Calvin-Benson possui três estágios: carboxilação, redução e regeneração.



Ciclo de redução do carbono

ou

**ciclo de
redução da
pentose-
fosfato**

ou

ciclo de Calvin-Benson

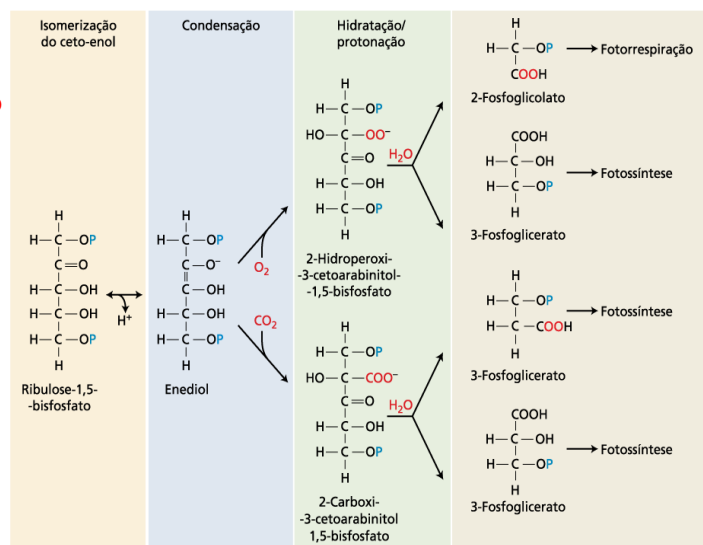
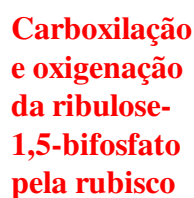


FIGURA 8.4 A carboxilação e oxigenação da ribulose-1,5-bisfosfato catalisada pela rubisco. A ligação da ribulose-1,5-bisfosfato a rubisco facilita a formação de um enedil intermediário ligado à enzima que pode ser atacado pelo CO_2 ou O_2 na posição do carbono 2. Com CO_2 o produto é um intermediário de 6 carbonos (2-carboxil-3-cetoarabinitol 1,5-bisfosfato); com O_2 o produto é um intermediário reativo de 5 carbonos (2-hidroperoxi-3-cetoarabinitol

1,5-bisfosfato). A hidratação desses intermediários no carbono 3 desencadeia a quebra da ligação carbono-carbono entre os carbonos 2 e 3, produzindo duas moléculas de 3-fosfoglicerato (atividade de carboxilase) ou uma molécula de 2-fosfoglicolato e uma molécula de 3-fosfoglicerato (atividade de oxigenase). O importante efeito fisiológico da atividade oxigenase é descrita na seção "O Ciclo Oxidativo Fotossintético: C2 o Carbono".

A Rubisco (L_8S_8) com massa molecular de 560 kDa;

8 subunidades grandes (55 kDa) – DNA cloroplasto;

8 subunidades pequenas (14 kDa) – DNA nuclear;

obs: Nas plantas C_3 a Rubisco representa cerca de 40% das proteínas solúveis da folha.

Duas características da reação de carboxilação da Rubisco favorecem a reação direta:

1. A grande mudança negativa em energia livre associada à carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato;
2. A afinidade da Rubisco pelo CO_2 que assegura uma rápida carboxilação nas baixas concentrações de CO_2 encontradas nas células fotossintetizantes.

Pode-se calcular a eficiência do ciclo de Calvin, considerando que:

- Na hidrólise do ATP são liberados 29 kJ mol^{-1} ;
- Na oxidação do NADPH são liberados 217 kJ mol^{-1} ;
- Na oxidação de triose são liberados $1.440 \text{ kJ mol}^{-1}$;
- No ciclo de Calvin $\rightarrow$ fixação de $3 \text{ CO}_2 \rightarrow$ TRIOSE-P $\rightarrow$ são consumidos 9 ATP e 6 NADPH.

CONSUMO DE ENERGIA NO CICLO DE CALVIN É :

$$(6 \text{ NADPH} \times 217 \text{ kJ}) + (9 \text{ ATP} \times 29 \text{ kJ}) = 1.563 \text{ kJ mol}^{-1}$$

$$1.302 \text{ kJ (83\%)} + 261 \text{ kJ (17\%)} = 1.563 \text{ kJ mol}^{-1}$$

Portanto, a eficiência do ciclo de Calvin é de:

$$1.440 \text{ kJ mol}^{-1} / 1.563 \text{ kJ mol}^{-1} \times 100 = \underline{92\%}$$

BALANÇO ENERGÉTICO DA FOTOSSÍNTESE

- São gastos 8 fótons por CO₂ fixado (10 fótons experimentalmente);

Luz vermelha têm 181 kJ mol⁻¹ de fótons;

para 3 CO₂ → 1 TRIOSE → ∴

$$3 \times 8 \times 181 \text{ kJ mol}^{-1} = 4.344 \text{ kJ mol}^{-1}$$

OBS:

- 1- **Na síntese de 1 mol de triose são requeridos 1.440 kJ, então a eficiência da fotossíntese é:**

$$1.440 \text{ kJ mol}^{-1} / 4.344 \text{ kJ mol}^{-1} \times 100 = \underline{\underline{33\%}}$$

- 2- **Então, a maior parte da energia radiante (67%) é perdida na geração de ATP e de NADPH (Reações fotoquímicas).**

Regulação do ciclo de Calvin

- **Quantidade de enzimas → Controlada geneticamente** (genomas nuclear e do cloroplasto);
- **Atividade das enzimas → Controlada pelo binômio luz/escuro;**
- **Compartimentalização → Controle feito pela síntese/degradação do amido no cloroplasto e a síntese de sacarose no citosol.**

Ativação de enzimas dependentes da luz regulam o ciclo de Calvin

Cinco enzimas reguladas pela luz atuam no ciclo de Calvin:

1. Rubisco;
2. Desidrogenase do gliceraldeído-3-fosfato:NADP;
3. Frutose-1,6-bifosfatase;
4. Sedoheptulose-1,7-bifosfatase;
5. Cinase da ribulose-5-fosfato.

Obs: As enzimas 1, 3, 4 e 5 são mais ativas a pH 8,0 e na presença da luz.

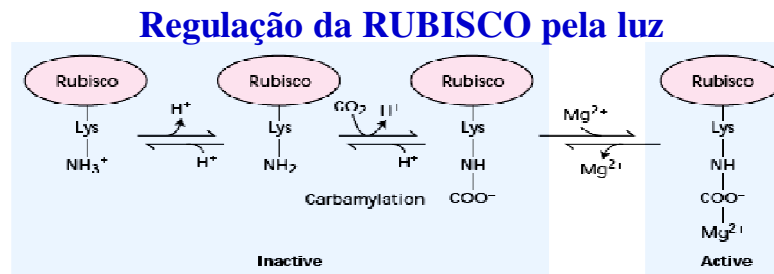


FIGURE 8.6 One way in which rubisco is activated involves the formation of a carbamate- Mg^{2+} complex on the ϵ -amino group of a lysine within the active site of the enzyme. Two protons are released. Activation is enhanced by the increase in Mg^{2+} concentration and higher pH (low H^+ concentration) that result from illumination. The CO_2 involved in the carbamate- Mg^{2+} reaction is not the same as the CO_2 involved in the carboxylation of ribulose-1,5-bisphosphate.

LUZ → Bombearia H^+ do estroma para o lume dos tilacoides e, em troca, ocorre saída de Mg^{2+} para o estroma;

LUZ → $pH \uparrow (7 \rightarrow 8)$ e $[Mg^{2+}] \uparrow$ no estroma → Ativação da Rubisco;

NOITE → Açúcares-P, como o carboxiarabinitol-1-P em algumas plantas, liga-se à Rubisco, inativando-a.

obs: Na luz a ativase da Rubisco retira estes açúcares, reativando a Rubisco.

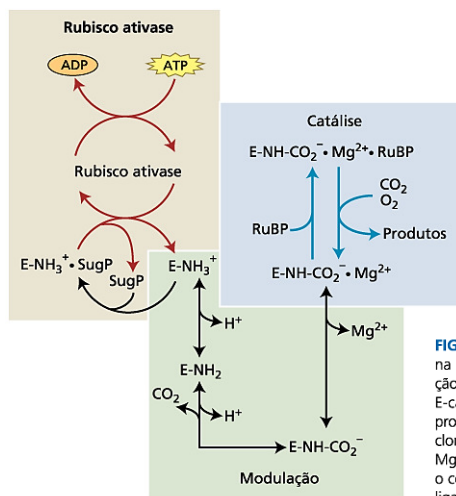


FIGURA 8.5 O CO_2 atua tanto como ativador como substrato na reação catalisada pela rubisco. *Modulação* (painel verde); a reação do CO_2 ativador com a rubisco (E) causa a formação do adutor E-carbamato (E-NH-CO_2^-), o qual, ao ser estabilizado pelo Mg^{2+} , produz o complexo E-carbamato ($\text{E-NH-CO}_2^- \cdot \text{Mg}^{2+}$). No estroma de cloroplastos sob iluminação, aumentos de pH e da concentração de Mg^{2+} facilitam a geração da forma cataliticamente ativa da rubisco, o complexo $\text{E-NH-CO}_2^- \cdot \text{Mg}^{2+}$. *Rubisco ativase* (painel bege): a forte ligação dos açúcares-fosfato (SugP) impede a produção do adutor E-carbamato. NO ciclo mediado pela rubisco ativase, a hidrólise do ATP pela rubisco ativase produz uma alteração de conformação da rubisco que reduz a sua afinidade por açúcares fosfato. *Catálise* (painel azul): quando da formação do complexo $\text{E-NH-CO}_2^- \cdot \text{Mg}^{2+}$ no sítio ativo da enzima, a rubisco se combina com a ribulose 1,5-bis-fosfato (RuBP) e subseqüentemente com o outro substrato, CO_2 ou O_2 , iniciando as atividades de carboxilase ou oxigenase, respectivamente (ver Figura 8.4). *Produtos* da catálise são duas moléculas de 3-fosfoglicerato (atividade de carboxilase) ou uma molécula de 3-fosfoglicerato e uma de 2-fosfoglicolato (atividade de oxigenase).

A luz regula o ciclo de Calvin via sistema ferredoxina-tiorredoxina

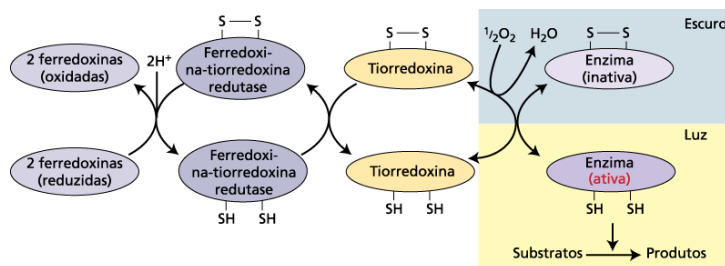


FIGURA 8.6 O sistema ferredoxina-tiorredoxina. O sistema ferredoxina-tiorredoxina liga o sinal luminoso percebido pelas membranas do tilacoide à atividade das enzimas no estroma do cloroplasto. A ativação das enzimas do ciclo redutivo da pentose fosfato (ciclo de Calvin-Benson) inicia na luz com a redução da ferredoxina pela cadeia transportadora de elétrons (PSII + PSI) (ver Capítulo 7). A ferredoxina reduzida, juntamente com dois prótons, é utilizada para reduzir a ligação dissulfeto cataliticamente ativa ($-\text{S}-\text{S}-$) da enzima ferro-sulfúrea ferredoxina-tiorredoxina redutase, a qual, por sua vez, reduz a ligação dissulfeto ímpar ($-\text{S}-\text{S}-$) da proteína reguladora

tiorredoxina (ver [Tópico 8.6 na internet](#) para detalhes). A forma reduzida ($-\text{SH HS}-$) da tiorredoxina reduz, então, a ligação dissulfeto crítica (reguladora) da enzima-alvo, iniciando sua conversão para um estado cataliticamente ativo. Nesse estado, a enzima-alvo catalisa a transformação dos substratos em produtos. No escuro, a formação da ligação dissulfeto na tiorredoxina traz a forma reduzida da enzima ($-\text{SH HS}-$) de volta para a forma oxidada ($-\text{S}-\text{S}-$) com a concomitante perda de atividade. Uma enzima do ciclo oxidativo da pentose fosfato, a glicose-6-fosfato desidrogenase, a qual é ativa no estado oxidado (escuro), é desativada após a redução pela tiorredoxina.

No escuro: O_2 transforma a tiorredoxina reduzida para o estado oxidado, que por sua vez converte a enzima alvo reduzida para o estado oxidado.

A luz controla o arranjo das enzimas dos cloroplastos em complexos supramoleculares

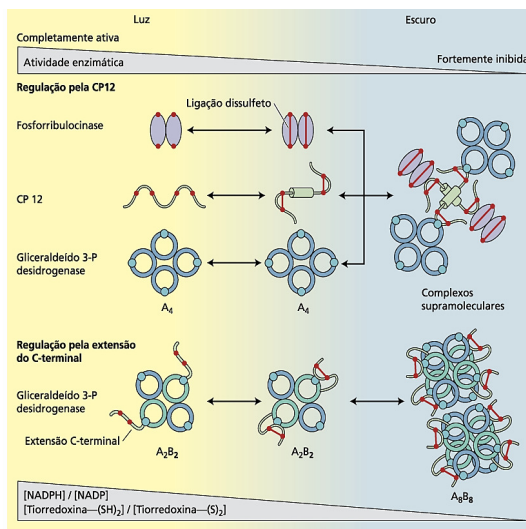
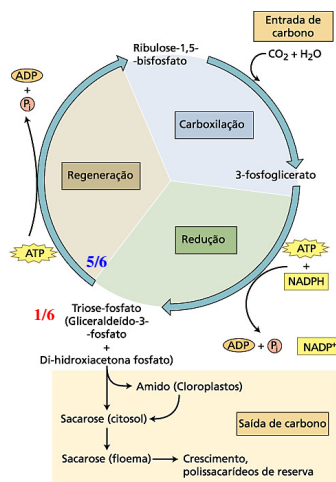


FIGURA 8.7 Regulação da fosforibulocinase e da gliceraldeído-3-P desidrogenase do cloroplasto. Duas formas de gliceraldeído-3-fosfato operam no ciclo de Calvin-Benson do estroma do cloroplasto. Sob "condições de escuro", a fosforibulocinase e a gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase não estão ativas. A baixa razão de tiorredoxina reduzida para tiorredoxina oxidada [tiorredoxina-(SH)₂]/[tiorredoxina-(S)₂] promove a formação de ligações dissulfeto na CP12, fosforibulocinase, e na extensão C-terminal da forma A₈B₈ da gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase. Os estados oxidados da CP12 e da fosforibulocinase recrutam a A₄-gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase para a formação do complexo supramolecular

CP12-fosforibulocinase-A₄-gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase, enquanto a A₄-B₂-gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase heterotetramérica se associa formando a A₈-B₈-gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase. Neste estágio, as respectivas atividades catalíticas são fortemente inibidas. Sob "condições de luz", a fosforibulocinase e a gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase exibem capacidade catalítica máxima. O aumento na razão [tiorredoxina-(SH)₂]/[tiorredoxina-(S)₂] promove a redução das ligações dissulfeto nos conjuntos de enzimas, causando a sua dissociação. Neste estágio, as enzimas fosforibulocinase e gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase liberadas (livres) estão completamente ativas.

Mecanismo de controle do CRCF por compartimentalização



Amido → armazenado no cloroplasto;
Sacarose → Armazenada no vacúolo ou translocada.

A triose-fosfato é **exportada para o citosol via antiporte Pi-triose-P**

Mecanismo de controle do CRCF por compartimentalização

Na luz há tendência de acumular amido:

LUZ → [ATP] e [NADPH] aumentam;
 → Ativa CRCF (ativa enzimas 1, 2, 3, 4 e 5)
 → Inibe enzimas da degradação do amido

Além disso, nos cloroplastos:

Na presença da luz:

[PGA] e [ATP] aumentam e [Pi] diminui → ocorrendo a ativação da
 ADPG-pirofosforilase → síntese de amido ↑

[triose-P] aumenta → [glicose-P] aumenta

Acumulação e partição de fotossintatos –Amido e sacarose

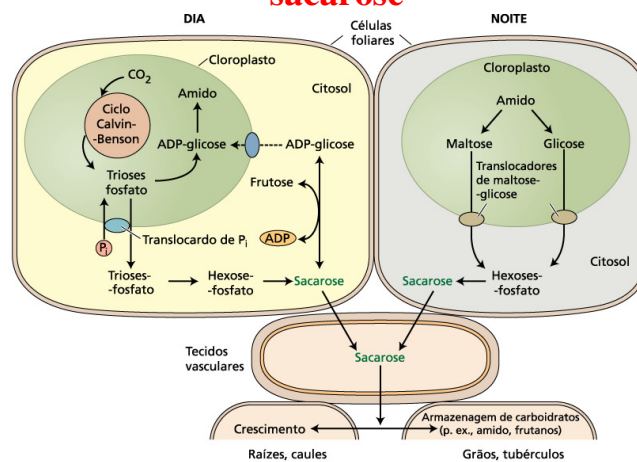
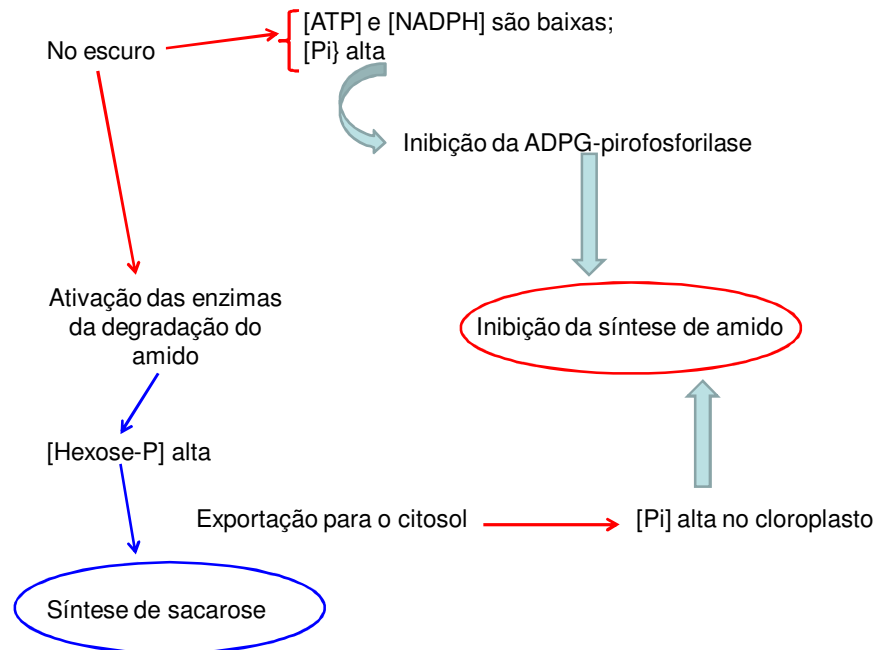
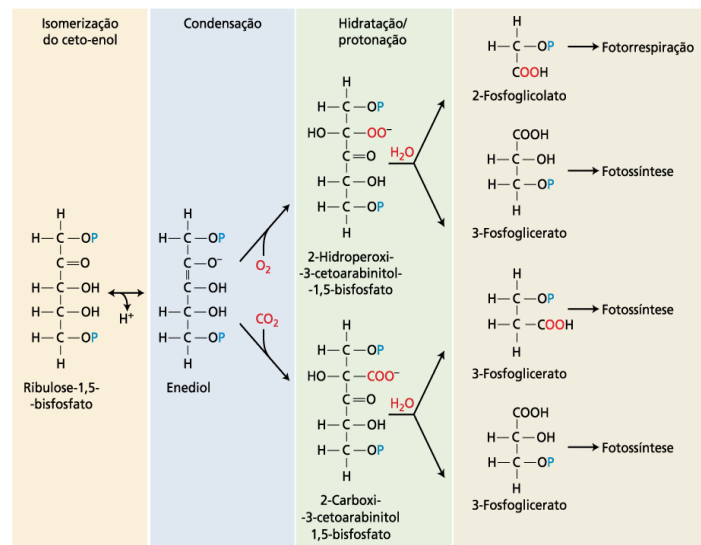


FIGURA 8.14 Mobilização do carbono em plantas terrestres. Durante o dia, o carbono assimilado fotossinteticamente é utilizado para a formação de amido no cloroplasto ou é exportado para o citosol para a síntese de sacarose, a qual pode então ser transportada para as partes não fotossintetizantes da planta. Estímulos externos e internos controlam a partição entre amido e sacarose. Trioses-fosfato do ciclo de Calvin-Benson podem ser utilizadas para (1) a síntese de ADP-glicose no cloroplasto, ou (2) translocação para o citosol

para a síntese de sacarose. À noite, a clivagem das ligações glicosídicas do amido libera maltose e glicose, que fluem através do envoltório do cloroplasto para suprir o pool de hexoses-fosfato contribuir para a síntese de sacarose. De uma forma contínua, a sacarose liga a assimilação de carbono inorgânico (CO₂) nas folhas à utilização do carbono orgânico para crescimento e armazenagem nas partes não fotossintetizantes da planta. O transporte de ADP-glicose, indicado, para dentro do plastídeo ainda é controverso.



O ciclo fotossintético oxidativo C_2 do carbono (Fotorrespiração)



Principais reações do Ciclo Fotorrespiratório

- 2.1 Rubisco;
- 2.2 Fosfatase do fosfoglicolato;
- 2.3 Oxidase do glicolato;
- 2.4 Catalase;
- 2.5 Glioxilato:glutamato aminotransferase;
- 2.6 Descarboxilase da glicina;
- 2.7 Hidroximetiltransferase da serina;
- 2.8 aminotransferase da serina;
- 2.9 Redutase do hidroxipiruvato;
- 2.10 Quinase do glicerato.
- 2.11 Sintetase da glutamina;
- 2.12 Sintase do glutamato.

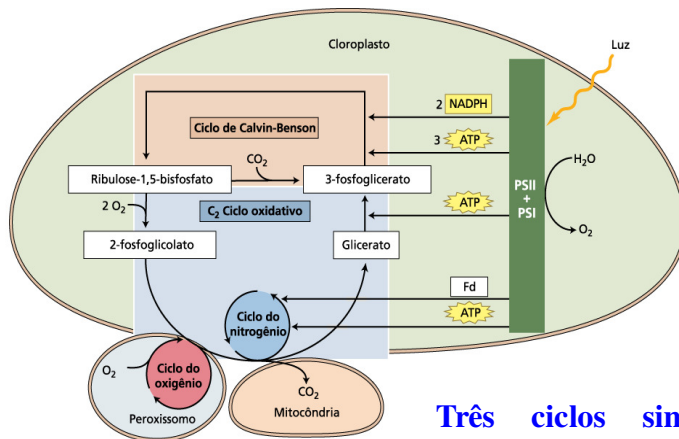
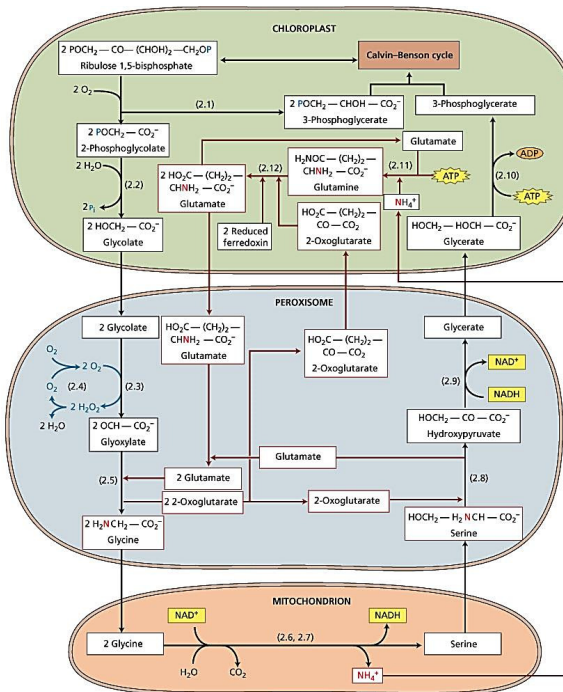


FIGURA 8.9 Dependência do ciclo oxidativo fotossintético C_2 no metabolismo do cloroplasto. ATP e equivalentes redutores vindos das reações luminosas nas membranas dos tilacoides são necessários para o funcionamento do ciclo oxidativo fotossintético C_2 em três compartimentos: cloroplastos, peroxissomos e mitocôndrias. O "ciclo do carbono" utiliza (1) NADPH e ATP para manter um nível adequado de ribulose 1,5-bisfosfato no ciclo de Calvin-Benson, e (2) ATP para converter o glicerato a 3-fosfoglicerato no ciclo oxidativo fotossintético C_2 . O "ciclo do nitrogênio" emprega ATP e equivalentes redutores para recuperar glutamato a partir de NH_4^+ e 2-oxoglutarato vindo do ciclo fotorrespiratório. No peroxissomo, o "ciclo do oxigênio" contribui para a remoção de H_2O_2 formado na oxidação do glicolato pelo O_2 .

Três ciclos simultâneos são responsáveis pela circulação de átomos de carbono, nitrogênio e oxigênio pela fotorrespiração.

In vivo, o balanço entre os ciclos de Calvin-Benson e oxidativo C_2 é determinado principalmente por três fatores: um inerente à planta (as propriedades cinéticas da rubisco) e dois ligados ao ambiente (temperatura e concentrações dos substratos, CO_2 e O_2). Um aumento na temperatura externa:

- Modifica as constantes cinéticas da rubisco, aumentando a taxa de oxigenação mais que a de carboxilação; e
- Baixa a concentração de CO_2 mais do que a de O_2 em uma solução em equilíbrio com o ar.

Desta forma, o aumento na fotorrespiração (oxigenação) relativa à fotossíntese (carboxilação) limita significativamente a eficiência da assimilação fotossintética do carbono sob temperatura mais elevadas.

A fotorrespiração causa uma perda parcial de CO_2 fixado pelo ciclo de Calvin-Benson e a simultânea captação de oxigênio pelas folhas fotossinteticamente ativas.

Se a $[CO_2] = [O_2]$ a razão entre carboxilação/oxigenação seria de 80/1;

A 25 °C em meio aquoso a razão $[CO_2]/[O_2] = 0,0416$, então a razão de carboxilação/oxigenação é de 3/1.

obs: A fotorrespiração *in vivo* é cerca de 25% da fotossíntese (25 °C).

A fotorrespiração protege o aparelho fotossintético sob condições de estresse

- Ela promove a recuperação do carbono que poderia ser perdido na forma de 2-fosfoglicolato. A fotorrespiração recupera como glicerato 75% do carbono perdido como 2-fosfoglicolato do ciclo de Calvin-Benson.
- A química da reação de carboxilação requer um intermediário com capacidade para reagir tanto com CO₂ quanto com o O₂. Tal reação teria tido pouca relevância durante os primórdios da evolução, quando as razões CO₂:O₂ eram mais elevadas. Porém, a reação de oxigenação tornou-se significativa quando os níveis de O₂ aumentaram na atmosfera.
- Uma outra explicação é que a fotorrespiração constitui um mecanismo de proteção, que reduz os danos causados pelas EROs geradas sob condições de alta intensidade luminosa e baixa concentração de CO₂ intercelular (quando os estômatos estão fechados em função de estresse hídrico), para dissipar o excesso de ATP e poder redutor das reações fotoquímicas evitando danos no aparelho fotossintético (experimento feito com mutante de *Arabidopsis*).

- Uma importante evolução neste contexto foi o reconhecimento de que uma das maiores fontes de H_2O_2 nas células fotossintetizantes é a fotorrespiração. **Embora essa espécie reativa de oxigênio seja considerada tóxica, o H_2O_2 também atua como uma molécula sinalizadora ligada a respostas hormonais e de estresse (morte celular programada e regulação da homeostase redox celular).**

Como pode-se aumentar a produtividade das plantas C_3 ?

- Enriquecimento do ar com CO_2 ;
- Baixar a $[\text{O}_2]$ na atmosfera (**impraticável**);
- Utilização de um mecanismo complementar para a recuperação dos átomos de carbono do ácido glicólico; ➡
- Selecionar mutantes que não fotorrespiram (**Mutante de *Arabidopsis* cresce em 2% de CO_2 , porém morre em ar normal, 0,038% de CO_2 , portanto a FRS protege contra a foto-oxidação e fotoinibição e parece ser essencial para as plantas terrestres**). ➡

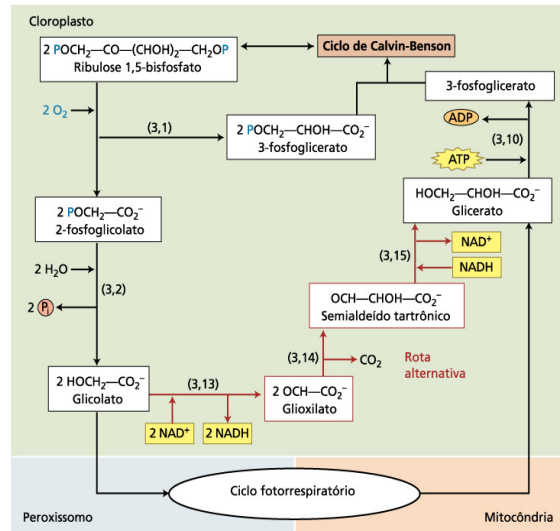


FIGURA 8.10 A recuperação do glicolato da fotorrespiração pela rota catabólica do glicolato de *E. coli*, introduzida nos cloroplastos de plantas terrestres. Quando da iluminação das plantas transgênicas, a atividade oxigenase da rubisco produz 2-fosfoglicolato, em que a porção fosforil é hidrolisada para gerar glicolato. Neste estágio, a rota catabólica do glicolato de *E. coli* introduzida nos cloroplastos de linhas transgênicas de *Arabidopsis* desvia glicolato da fotorrespiração para uma rota alternativa (indicada por caixas

vermelhas e setas). Primeiro, o glicolato é oxidado à glioxilato pela glicolato desidrogenase. A glioxilato carboxilase bacteriana catalisa, então, a condensação de duas moléculas de glioxilato, produzindo uma molécula de semialdeído tartrônico com a consequente liberação de uma molécula de CO_2 . Finalmente, o semialdeído tartrônico é reduzido pela semialdeído tartrônico redutase para gerar glicerato, o qual prossegue para o ciclo de Calvin-Benson pelo ciclo oxidativo C_2 . Ver Tabela 8.3 para uma descrição de cada reação numerada.

A mudança do glicolato da rota metabólica da planta para a rota da bactéria elimina o uso da energia (1 ATP e 2 Fd_{red}) requerida para recuperar o NH_4^+ .



Mecanismo de concentração de CO_2 :

Bombas de CO_2 e HCO_3^- em algas e cianobactérias.

- Cultivadas em ar enriquecido (CO_2 a 5%) a fotorrespiração não ocorre.
- Transferidos para o ar normal (CO_2 a 0,038%) a fotorrespiração passa a ocorrer.
- Quando crescem diretamente em ar normal (CO_2 a 0,038%), elas rapidamente desenvolvem a capacidade de concentrar CO_2 e HCO_3^- (**Bombas de CO_2 e HCO_3^- , existentes nas membranas**), o custo energético desta adaptação é o consumo adicional de ATP, necessário para concentrar o CO_2 .

INIBIÇÃO DA FRS

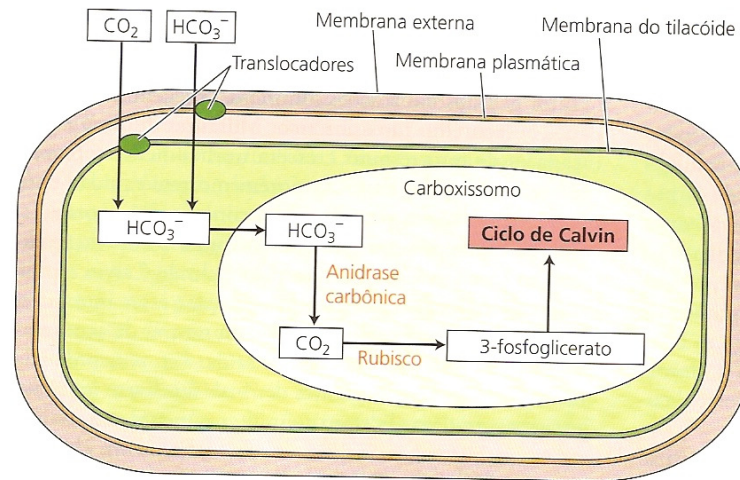


FIGURA 8.9 Mecanismo de concentração de CO_2 de cianobactérias. Translocadores localizados na membrana do tilacóide e na membrana plasmática (ovais em verde) bombeiam CO_2 e HCO_3^- para dentro do citosol e do tilacóide de uma cianobactéria. A resistência difusional ao efluxo e o gradiente interno de HCO_3^- move o carbono inorgânico para o carboxissomo. A anidrase carbônica carboxissômica catalisa a interconversão entre HCO_3^- e CO_2 e, assim fazendo, aumenta a concentração de CO_2 ao redor da rubisco, facilitando a carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato.

Mecanismo de concentração de CO_2 : O ciclo fotossintético C_4 do carbono

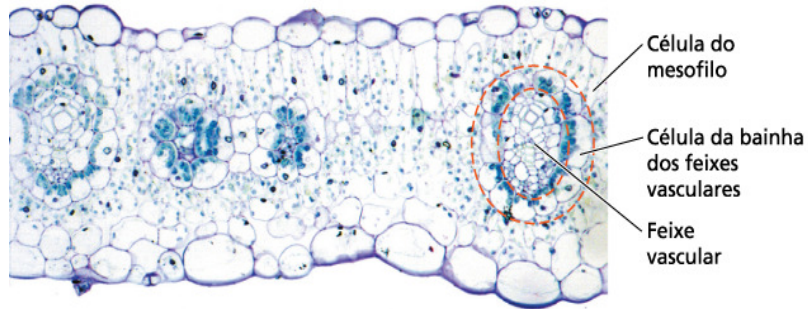
Algumas gramíneas e outras espécies de plantas adaptadas ao clima tropical se distinguem de outras por possuírem:

- Taxa fotossintética mais alta;
- Baixa perda de CO_2 na presença da luz;
- Anatomia foliar característica: presença de bainha vascular (síndrome Kranz);
- Baixo consumo de H_2O por unidade de matéria seca produzida.

Estas características estão relacionadas com o processo de fixação de CO_2 através do ciclo fotossintético C_4 do carbono das plantas C_4 (1% de todas as espécies conhecidas possuem o metabolismo C_4).

Dicotiledônea C₄
(*Flavelia australasica*,
família *Asteraceae*)

(B) Anatomia Kranz



Técnicas histoquímicas e de isolamento das células do mesofilo, das células da bainha vascular e de suas organelas possibilitaram o conhecimento dos seguintes fatos:

- O citosol das células do mesofilo se conecta com o das células da bainha através de **uma extensa rede de plasmodesmas**;
- As células do mesofilo possuem enzimas diferentes (**carboxilase do PEP e dicinase do piruvato**) das encontradas nas células da bainha vascular (**enzimas de descarboxilação e do ciclo de Calvin**).

De posse destas informações e de outros estudos bioquímicos sugere-se o esquema seguinte para as **plantas formadoras de malato**:

A ROTA FOTOSSINTÉTICA C₄

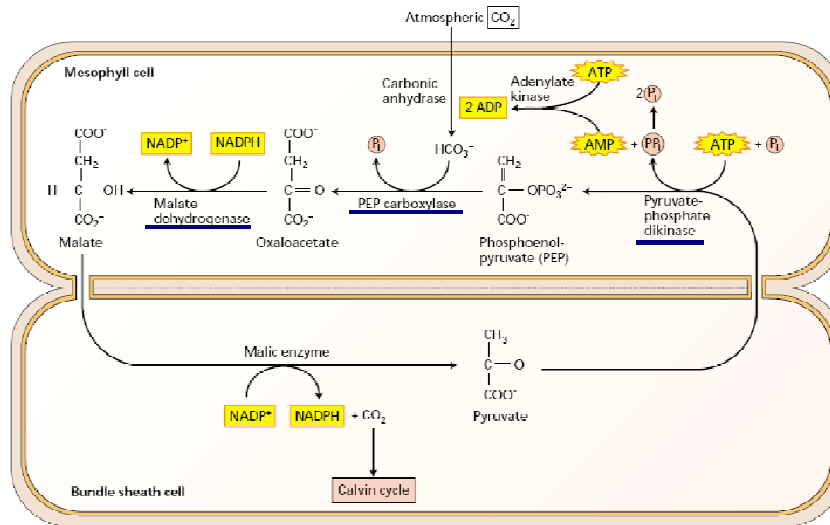


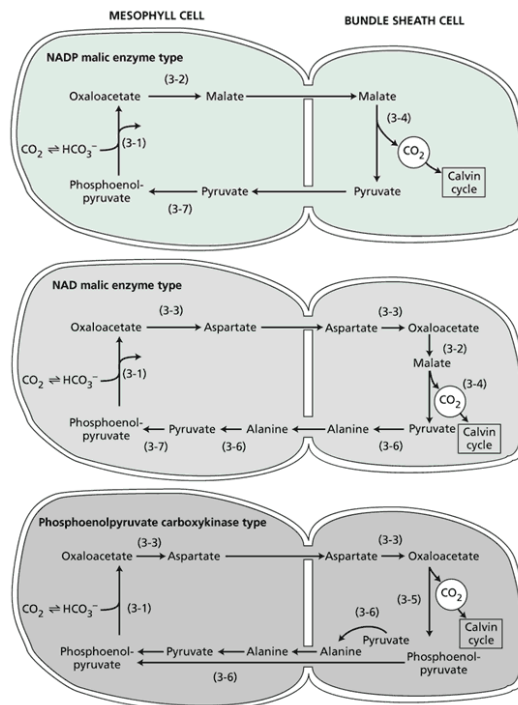
FIGURE 8.11 The C₄ photosynthetic pathway. The hydrolysis of two ATP drives the cycle in the direction of the arrows, thus pumping CO₂ from the atmosphere to the Calvin cycle of the chloroplasts from bundle sheath cells.

Diferenças entre as três variantes do ciclo C₄:

(1) A natureza dos ácidos C₄ (malato ou aspartato) transportado para as células da bainha vascular e dos ácidos C₃ (piruvato ou alanina) que retornam para as células do mesofilo;

(2) A natureza das enzimas que catalisam a descarboxilação nas células da bainha vascular. São denominadas pelo nome da enzima de descarboxilação.

Representantes de cada variante incluem milho, capim-de-roça, cana-de-açúcar, sorgo (enzima málica-NADP: cloroplasto); amaranto, milheto (enzima málica-NAD: mitocôndria); capim-colômbio (PEP-carboxikinase: citosol).



O ciclo C_4 tem demanda de energia mais alta que o ciclo de Calvin.

TABLE 8.4

Energetics of the C_4 photosynthetic carbon cycle

Phosphoenolpyruvate + H_2O + NADPH + CO_2 (mesophyll)	→	malate + $NADP^+$ + P_i (mesophyll)
Malate + $NADP^+$	→	pyruvate + NADPH + CO_2 (bundle sheath)
Pyruvate + P_i + ATP	→	phosphoenolpyruvate + AMP + PP_i (mesophyll)
PP_i + H_2O	→	2 P_i (mesophyll)
AMP + ATP	→	2ADP
Net: CO_2 (mesophyll) + 2ATP + 2 H_2O	→	CO_2 (bundle sheath) + 2ADP + 2 P_i
Cost of concentrating CO_2 within the bundle sheath cell = 2 ATP per CO_2		

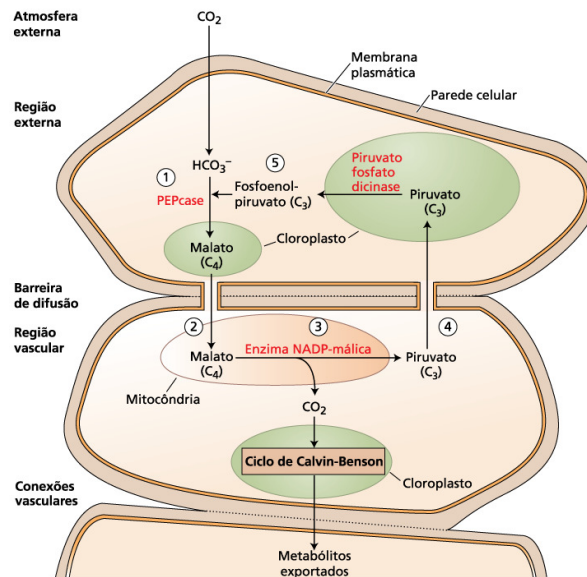
Note: As shown in reaction 1 of Table 8.3, the H_2O and CO_2 shown in the first line of this table actually react with phosphoenolpyruvate as HCO_3^- .

P_i and PP_i stand for inorganic phosphate and pyrophosphate, respectively.

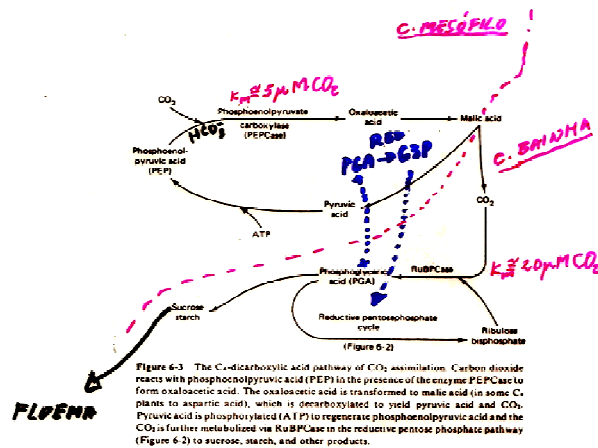
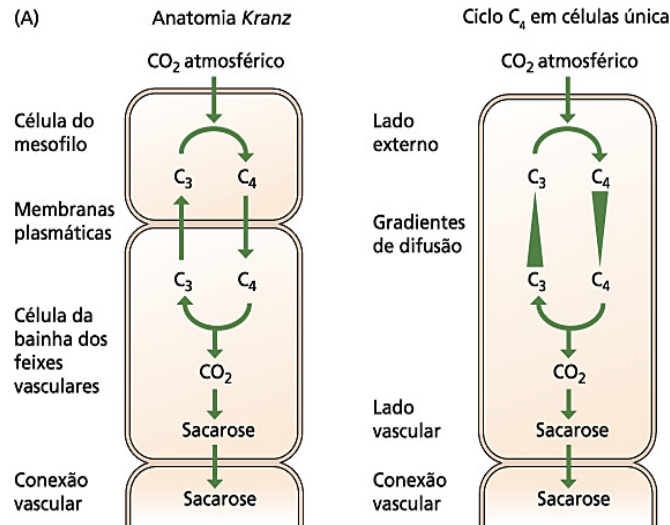
CUSTO POR CADA CO_2 FIXADO:

- Plantas C_3 : **3 ATP e 2 NADPH;**
- Plantas C_4 : **5 ATP e 2 NADPH;**
- Plantas CAM: **6,5 ATP e 2 NADPH.**

O ciclo fotossintético C_4 envolve cinco estádios sucessivos em dois diferentes compartimentos de células vegetais.



Algumas outras plantas, tipificadas por *Borszczowia aralocaspica* e *Bienertia cycloptera* (plantas asiáticas), contêm os equivalentes desses compartimentos em uma única célula.



Obs: Nas células da bainha vascular a [CO₂] é de 60 μM;

A razão [CO₂]/[O₂] é alta, então a rubisco tem alta atividade carboxilásica e baixa atividade oxigenásica.

Logo, a fotorrespiração é baixa ou inexistente nas plantas C₄.

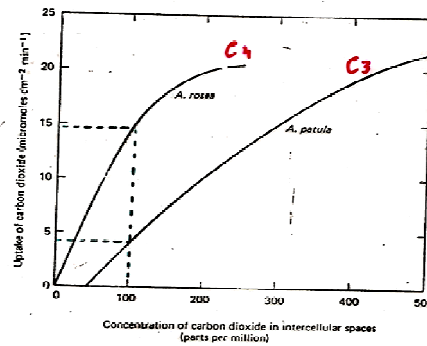


Figure 7. The effect of concentration of carbon dioxide in intercellular spaces on net photosynthesis in a C_3 plant (*Atriplex patula*) and a C_4 plant (*Atriplex rosea*). Measurements were made in 21% oxygen and at near-optimal light intensities for each plant. (Note: To convert $\mu\text{mol of carbon dioxide dm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ on the vertical axis to $\text{mg of carbon dioxide dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, use the factor, 20 $\mu\text{mol of carbon dioxide dm}^{-2} \text{ min}^{-1} = 52.8 \text{ mg of carbon dioxide dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$.) After Björkman and Berry, 1973, p. 85.

$[\text{CO}_2]$ baixa $\Rightarrow$ FS líquida em $C_4 >$ FS líquida em C_3

Estresse hídrico $\rightarrow$ Estômatos quase fechados $\rightarrow$

$\rightarrow [\text{CO}_2]$ baixa $\rightarrow$ FS de C_3 baixa e FS de C_4 alta.

Mecanismo de concentração de CO_2 :

Metabolismo ácido das crassuláceas (CAM)

Características:

- **São, em geral, suculentas** (Crassuláceas, Cactáceas, Bromeliáceas, Orquidáceas, liliáceas e Euforbiáceas) **de regiões áridas e semiáridas;**
- **Há uma variação cíclica de pH (durante o dia aumenta e durante a noite diminui) devido ao acúmulo de ácidos orgânicos (principalmente o ácido málico) durante a noite;**
- **Os estômatos abrem-se durante a noite e fecham-se durante quase todo o dia;**

- O CO_2 é fixado pela PEPcarboxilase (no período noturno);
- As células do mesofilo, em geral lacunoso, são presentes e ricas em cloroplastos, com o ciclo de Calvin;
- As folhas, quando possuem bainha vascular, tem células idênticas às do mesofilo;
- Aizoaceae, Crassulaceae, Portulacaceae e Vitaceae utilizam o CAM quando água é escassa e fazem a transição gradual para C_3 quando água é abundante.

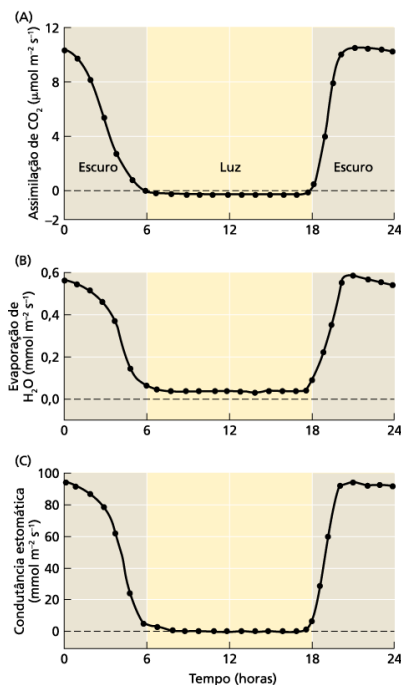
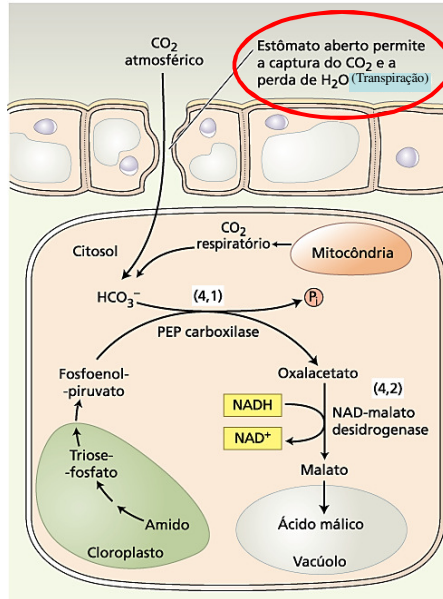


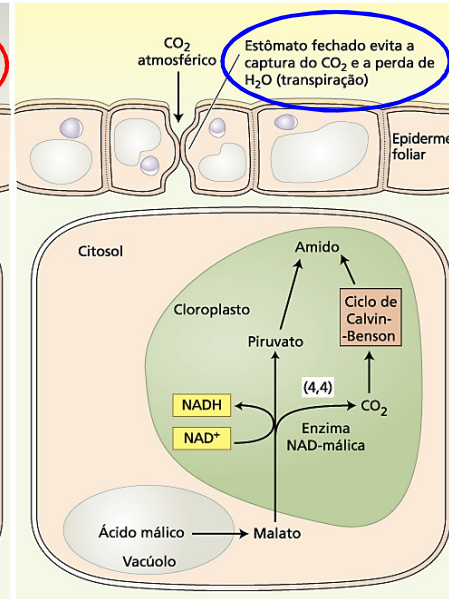
FIGURA 9.23 Assimilação fotossintética de carbono, evaporação e condutância estomática de uma planta CAM, o cacto *Opuntia ficus-indica*, durante um período de 24 horas. A planta foi mantida inteira em uma câmara de medição de trocas gasosas no laboratório. As áreas sombreadas indicam os períodos escuros. Durante o período de estudo, foram medidos três parâmetros: (A) taxa fotossintética, (B) perda de água e (C) condutância estomática. Ao contrário das plantas com metabolismo C_3 ou C_4 , as plantas CAM abrem seus estômatos e fixam CO_2 à noite (segundo Gibson e Nobel, 1986).

Metabolismo CAM (separação temporal)

Escuro: estômatos abertos

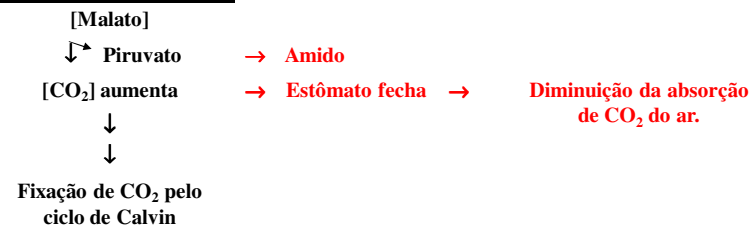


Luz: estômatos fechados



Luz induz a saída de malato do vacúolo

INÍCIO DA MANHÃ



FIM DA TARDE

