UNIDADE VIII – Respiração e metabolismo dos lipídios

1. **Visão geral da respiração**
2. **Transportadores de elétrons**
3. **Substratos da respiração**
4. **Metabolismo respiratório**

4.1. Carboidratos

4.1.1. Utilização de reservas

4.1.2. Glicólise e fermentação

4.1.3. Caminho oxidativo da pentose-fosfato

4.1.4. Ciclo do ácido tricarboxílico (Krebs)

4.1.5. Cadeia transportadora de elétrons e fosforilação oxidativa

Visão geral da respiração vegetal

A fotossíntese fornece os carboidratos, dos quais as plantas dependem, enquanto que a glicólise e a respiração são os processos pelos quais a energia armazenada nos carboidratos é liberada de modo controlada.

A respiração aeróbica em plantas é semelhante àquela encontrada em animais. Embora, existam alguns aspectos específicos da respiração em plantas que diferem daqueles dos animais.

A glicose é comumente citada como substrato para a respiração.

Porém, em uma célula vegetal, o carbono reduzido é derivado de fontes como a sacarose, hexoses e trioses fosfato originadas da fotossíntese e da degradação do amido.

Podendo ainda, derivar de outros compostos (frutanas, lipídios, ácidos orgânicos e ocasionalmente proteínas).

Do ponto de vista químico, a RESPIRAÇÃO VEGETAL pode ser expressa como a oxidação da molécula de sacarose (12 C) e a redução de 12 moléculas de O_2.

$$C_{12}H_{22}O_{11} + 13\ H_2O \rightarrow 12\ CO_2 + 48\ H^+ + 48\ e^-$$

$$12\ O_2 + 48\ H^+ + 48\ e^- \rightarrow 24\ H_2O$$

Resultando na seguinte reação líquida:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + 12\ O_2 \rightarrow 12\ CO_2 + 11\ H_2O$$

$$\Delta G^{0'} = -\ 1.380\ \text{kcal mol}^{-1} \quad \text{ou} \quad -\ 5.760\ \text{kJ mol}^{-1}$$

VISÃO GERAL DA RESPIRAÇÃO

Os substratos para a respiração são gerados por outros processos celulares e entram nas rotas respiratórias.

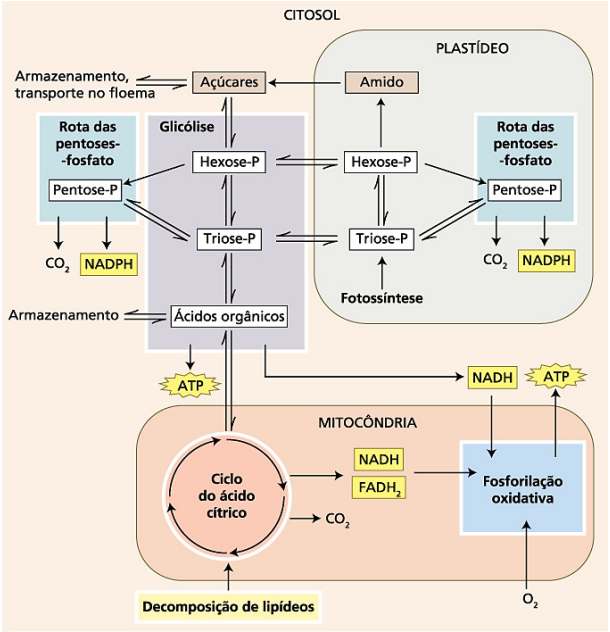
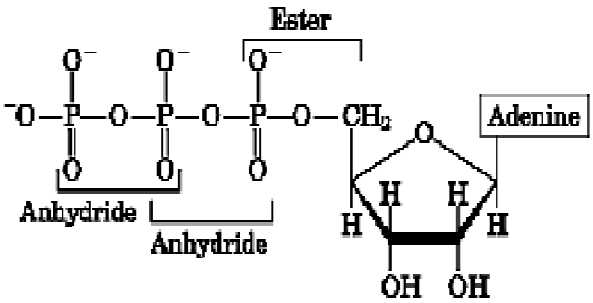


FIGURA 11.1 Visão geral da respiração. Os substratos para a respiração são gerados por outros processos celulares e entram nas rotas respiratórias. As rotas da glicólise e oxidativa das pentoses-fosfato no citosol e nos plastídeos convertem açúcares em ácidos orgânicos como o piruvato, via hexoses-fosfato e trioses-fosfato, gerando NADH ou NADPH e ATP. Os ácidos orgânicos são oxidados no ciclo mitocondrial do ácido cítrico, e o NADH e $FADH_2$ produzidos fornecem a energia para a síntese de ATP pela cadeia de transporte de elétrons e ATP sintase na fosforilação oxidativa. Na gliconeogênese, o carbono oriundo da decomposição de lipídeos é degradado nos glioxissomos, metabolizado no ciclo do ácido cítrico e, após, utilizado para sintetizar açúcares no citosol por glicólise reversa.



ESTRUTURA DO ATP

Transportadores de elétrons

Alguns constituintes vegetais participam das reações de óxidorredução recebendo elétrons de certos metabólitos para doá-los a outros. Estes constituintes são os transportadores de elétrons.

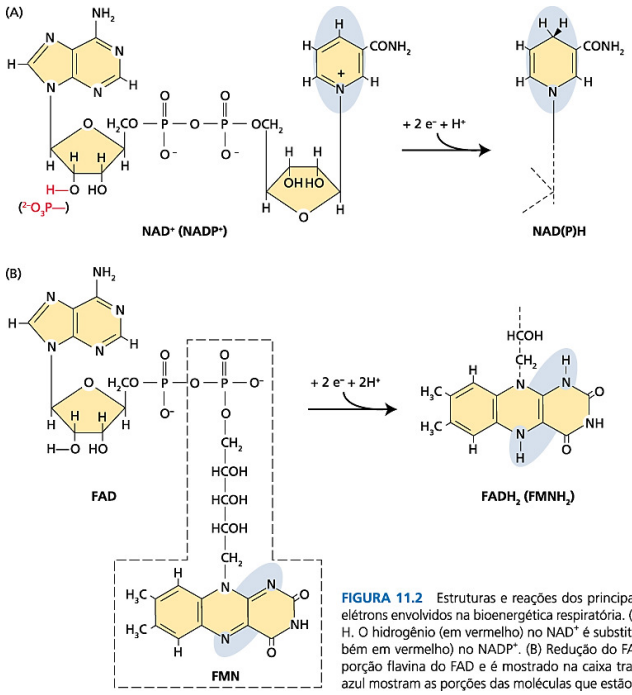
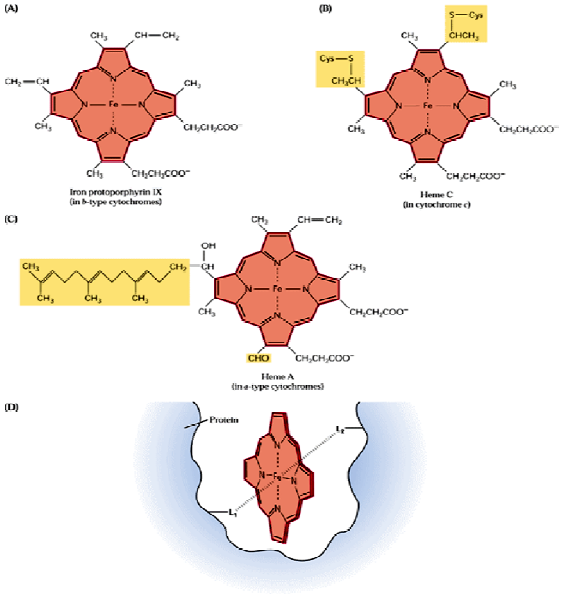
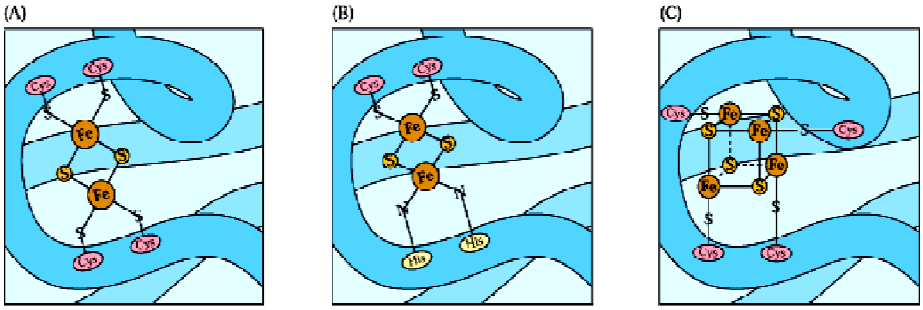


FIGURA 11.2 Estruturas e reações dos principais nucleotídeos carregadores de elétrons envolvidos na bioenergética respiratória. (A) Redução do NAD(P)$^+$ a NAD(P)H. O hidrogênio (em vermelho) no NAD$^+$ é substituído por um grupo fosfato (também em vermelho) no NADP$^+$. (B) Redução do FAD a $FADH_2$. O FMN é idêntico à porção flavina do FAD e é mostrado na caixa tracejada. As áreas sombreadas de azul mostram as porções das moléculas que estão envolvidas na reação redox.

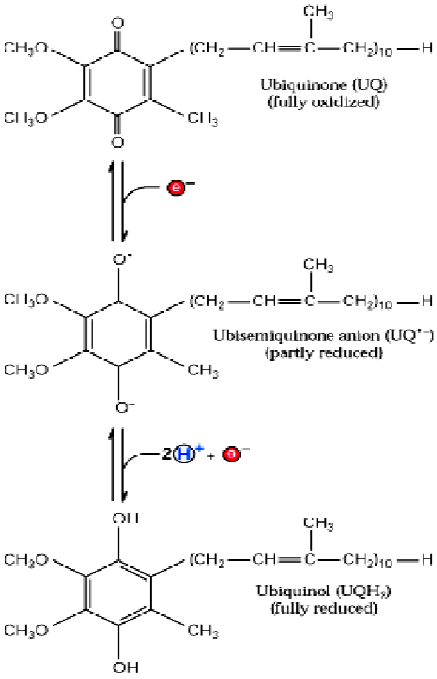
ESTRUTURA DE GRUPOS PROSTÉTICOS HEME DE CITOCROMOS



ESTRUTURAS DOS CENTROS METÁLICOS DE PROTEÍNAS Fe - S



ESTRUTURA E REAÇÕES REDOX DA UBIQUINONA A UBIQUINOL



SUBSTRATOS DA RESPIRAÇÃO

- **CARBOIDRATOS:**

- **SACAROSE (PRINCIPAL EM PLANTAS);**
- **GLICOSE;**
- **FRUTOSE;**
- **AMIDO (VIA FOSFOROLÍTICA E VIA HIDROLÍTICA);**
- **FRUTANA (INULINA).**

- **LIPÍDIOS:**

- **TRIACILGLICEROL (SEMENTES DE OLEAGINOSAS).**

- **PROTEÍNAS:**

- **PROTEÍNAS (GERMINAÇÃO DE SEMENTES E FOLHAS SENESCENTES).**

- **ÁCIDOS ORGÂNICOS:**

- **MALATO - NAS PLANTAS QUE FAZEM O CAM (Dessacidificação escura).**
- **ÁCIDO GLICÓLICO - NA FOTORRESPIRAÇÃO.**

QUOCIENTE RESPIRATÓRIO (QR)

QR = moles de CO_2 / moles de O_2

- **Glicose (açúcar):**
- **$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O$** **Q.R. = 6 CO_2 / 6 O_2 = 1**
- **Ácido málico (ácido orgânico):**
- **$C_4H_6O_5 + 3\ O_2 \rightarrow 4\ CO_2 + 3\ H_2O$** **Q.R. = 4 CO_2 / 3 O_2 = 1,33**
- **Ácido palmítico (ácido graxo): parcial**
- **$C_{16}H_{32}O_2 + 11\ O_2 \rightarrow C_{12}H_{22}O_{11} + 4\ CO_2 + 5\ H_2O$**
- **Q.R. = 4 CO_2 / 11 O_2 = 0,36**
- **Ácido palmítico (ácido graxo): total**
- **$C_{16}H_{32}O_2 + 23\ O_2 \rightarrow 16\ CO_2 + 16\ H_2O$** **Q.R. = 16 CO_2 / 23 O_2 = 0,69**

DEGRADAÇÃO DA SACAROSE

❖ **SÍNTASE DA SACAROSE – CITOSOL**

- **SACAROSE + UDP ⇔ FRUTOSE + UDP-GLICOSE**
- **UDP-GLICOSE + PPi ⇔ GLICOSE-1-P + UTP**
- (**enzima UDP-GLICOSE PIROFOSFORILASE**)
- **Principal enzima em órgãos que armazenam amido (sementes em desenvolvimento e tubérculos) e em tecidos com rápido crescimento, proporcionando monossacarídios para a síntese de polímeros.**

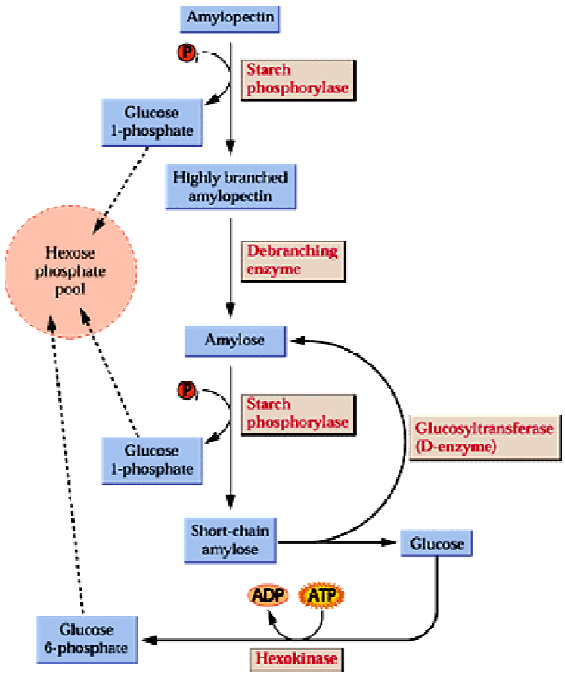
DEGRADAÇÃO DA SACAROSE

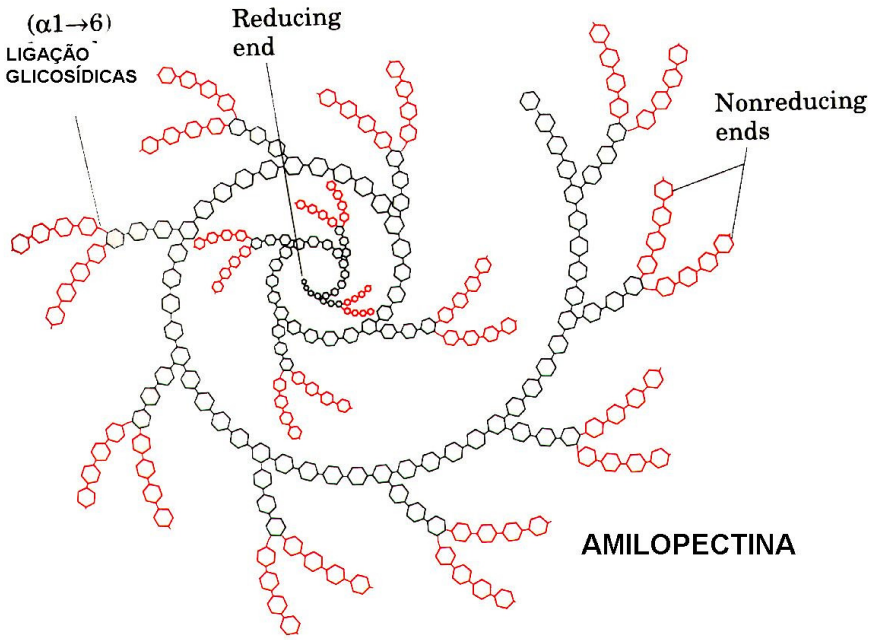
❖ **INVERTASE - ALCALINA (CITOSOL) E ÁCIDA (PAREDE CELULAR E VACÚOLO – pH 5,0)**

- **SACAROSE + H_2O ⇔ FRUTOSE + GLICOSE**

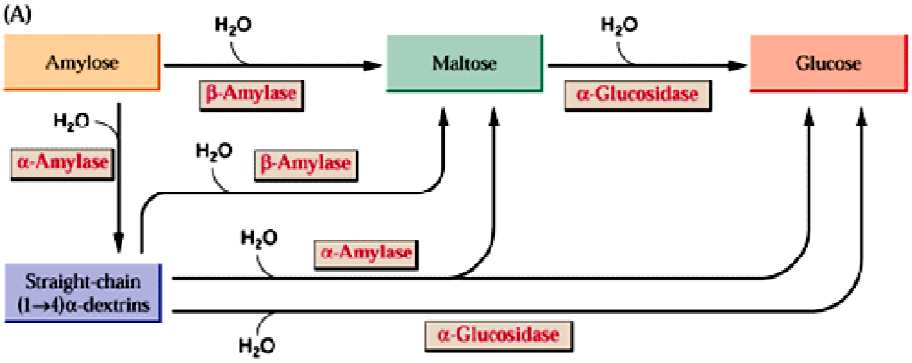
- **Invertase ácida é ativa no descarregamento apoplástico, enquanto a invertase alcalina é mais ativa em tecidos maduros.**
- **Em geral, a invertase predomina em tecidos onde os carboidratos são catabolizados principalmente pela respiração.**

DEGRADAÇÃO FOSFOROLÍTICA DO AMIDO (fosforilase do amido)

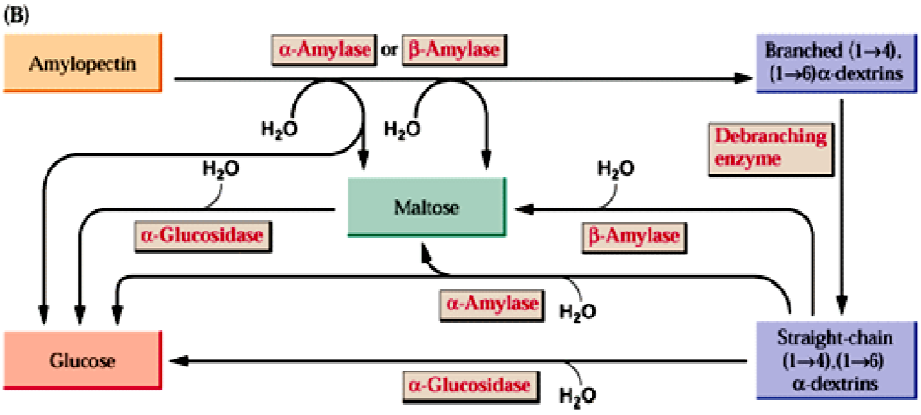




DEGRADAÇÃO HIDROLÍTICA DO AMIDO



DEGRADAÇÃO HIDROLÍTICA DO AMIDO



Degradação de frutana (Inulina)

- **As frutanas são armazenadas nos vacúolos**

Gli-Fru-$(Fru)_n$ + n H_2O $\xrightarrow{\text{Frutofuranosidase}}$ n Frutose + Sacarose

Sacarose + H_2O $\xrightarrow{\text{Invertase ácida}}$ Glicose + Frutose

Glicose e Frutose são utilizadas pela via Glicolítica.

Encontrados em:

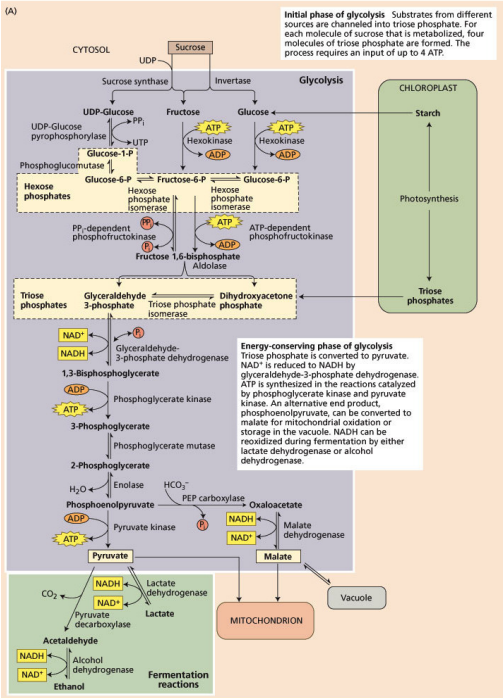
- **Folhas e caules de trigo e cevada;**
- **Tubérculos de alcachofra e dália;**
- **Bulbos de cebola;**
- **Sementes de cereais.**

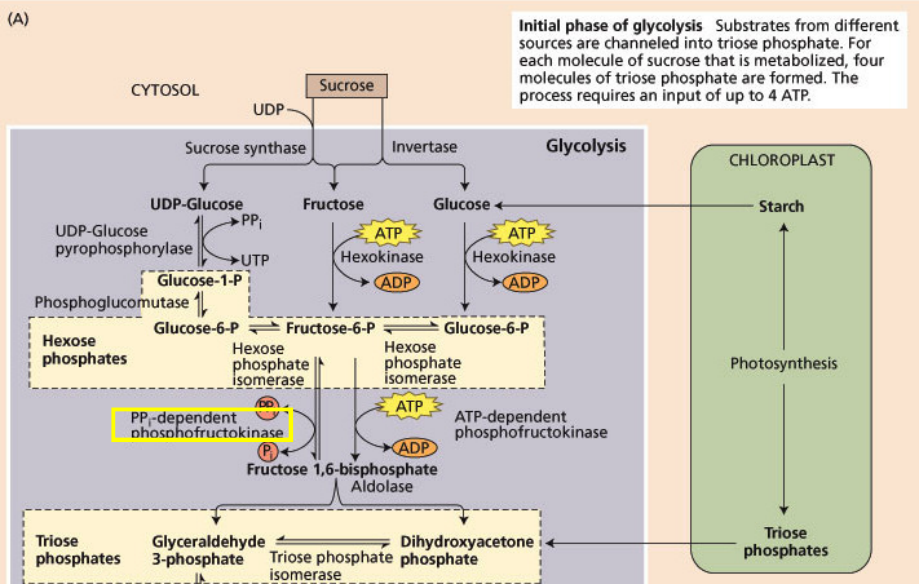
A glicólise em plantas tem:

- **Características reguladoras próprias;**
- **Uma rota parcial paralela nos plastídios que produz metabólitos para reações biossintéticas que lá ocorrem, mas que também pode suprir substratos para a glicólise no citoplasma;**
- **Rotas enzimáticas alternativas para várias etapas citosólicas.**

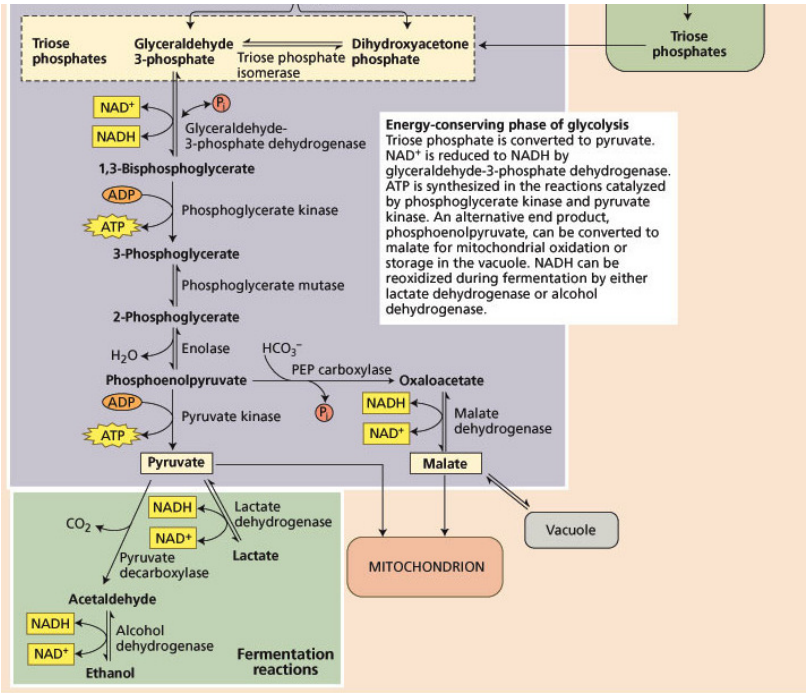
P. ex: a frutose -1,6 – bifosfatase (gliconeogênese, que não é comum em plantas, mas opera em sementes de oleaginosas).

A glicólise funciona como um funil, com uma fase inicial de coleta de carbono de diferentes fontes celulares, dependendo das condições fisiológicas.

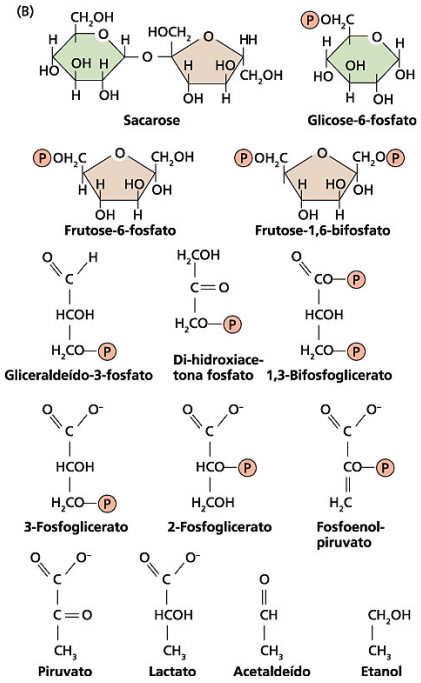




Redundância metabólica é uma característica comum no metabolismo vegetal.



ESTRUTURAS DOS INTERMEDIÁRIOS DA VIA GLICOLÍTICA



FUNÇÕES DA GLICÓLISE

1. **Converter sacarose em 4 moléculas de piruvato, oxidando a sacarose;**

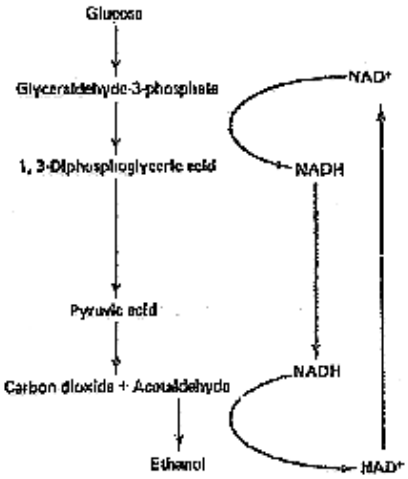
2. **Produzir ATP;**

3. **Produzir compostos que são precursores para a biossíntese de outros :**

- **Hexose-fosfato → Componentes da parede celular;**
- **Triose-fosfato → Ácidos graxos, gorduras, óleos;**
- **Triose-fosfato → Serina, cisteína → proteína;**
- **PEP + CO_2 → AOA → ASP → Arginina, outros aminoácidos, além de pirimidinas e alcaloides;**
- **Piruvato → Alanina, etanol e lactato;**

4. **Produzir piruvato → Mitocôndria → Através do Ciclo de Krebs e C.T.E. produz ATP e outros compostos intermediários importantes para a biossíntese de outros compostos.**

Balanço de coenzimas na glicólise - fermentação



Rota abreviada da fermentação alcoólica. Uma vez que o dinucleotídio nicotinamida adenina (NADH) é oxidado e reduzido repetidamente, apenas uma pequena quantidade dele é necessária para a conversão de quantidades ilimitadas de glicose à CO_2 e etanol.

Caminho oxidativo da pentose fosfato (COPF)

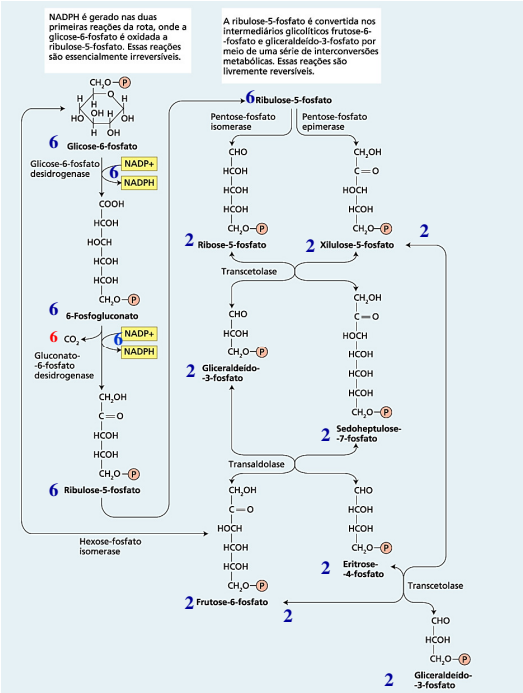
- **A glicólise não é a única via de oxidação da glicose.**

- **Durante as décadas de 1930 – 1950, vários bioquímicos (Horecker & Racker, Dichens, Lipman e Warburg) demonstraram a existência de uma outra via de oxidação da glicose em levedura e em tecidos animais.**

- **Após 1950, os fisiologistas Gibbs e Axelrod & Beevers demonstraram que as plantas superiores também possuíam esta via oxidativa, conhecida como caminho oxidativo da pentose fosfato, caminho da hexose monofosfato ou caminho do ácido fosfoglucônico.**

- **Quando se compara a importância relativa da glicólise e do COPF, verifica-se que o COPF pode ser responsável por 5 a 20% da oxidação da glicose.**

- **A COPF, em plantas, ocorre tanto no citosol como nos plastídios. Geralmente, a rota nos plastídios predomina em relação à citosólica (Dennis et al., 1997).**



Funções da rota oxidativa da pentose fosfato

1. **Suprimento de NADPH no citosol:** **NADPH dirige as etapas redutoras associadas com reações biossintéticas e defensivas que ocorrem no citosol e é um substrato para as reações que removem espécies reativas de oxigênio (ERO);**

2. **Suprimento de NADPH nos plastídios:** **Em plastídios não-verdes, como os amiloplastos, e em cloroplastos que funcionam no escuro, a rota das pentoses fosfato é a principal fornecedora de NADPH usado para reações biossintéticas como biossíntese de lipídios e assimilação de nitrogênio;**

3. **Suprimento de substratos biossintéticos:**

- **Produção de eritrose-4-P → usada na produção de aminoácidos aromáticos e compostos fenólicos (antocianinas, lignina, flavonoides, fitoalexinas) e auxinas.**

- **Produção de ribose-5-P → ribose → RNA**
  ↓
  desoxirribose → → DNA

Ciclo do ácido tricarboxílico

- **Em 1937, o inglês Hans A. Krebs (Prêmio Nobel em 1953) propôs um ciclo de reações para explicar como o piruvato é degradado no músculo do peito de pombo.**

- **Ele denominou este caminho metabólico de ciclo do ácido cítrico ou ciclo do ácido tricarboxílico. Denominado também de ciclo de Krebs.**

- **No início da década de 1950 foi demonstrado que o ciclo de Krebs ocorria também em mitocôndrias vegetais.**

ESTRUTURA DA MITOCÔNDRIA

Lipídios de membrana são fosfolipídios (80%), dos quais são fosfatidilcolina ou fosfatidiletanolamina.

V_{exc} = 10.000 Da

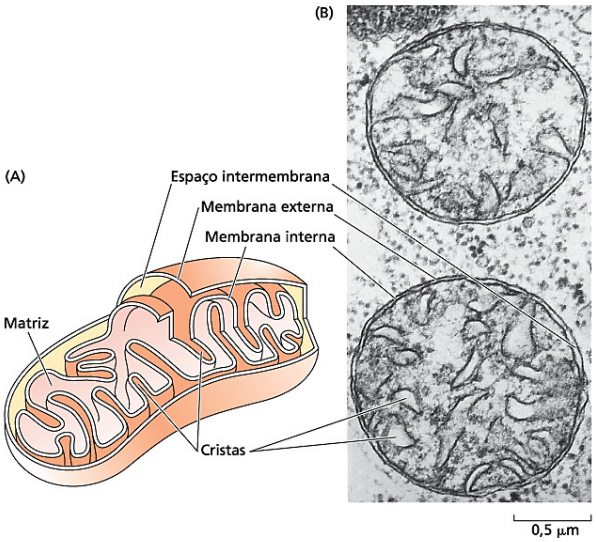


FIGURA 11.5 Estrutura das mitocôndrias vegetais. (A) Representação tridimensional de uma mitocôndria, mostrando as invaginações da membrana interna, denominadas cristas, bem como as localizações da matriz e do espaço intermembranas (ver também Figura 11.9). (B) Micrografia ao microscópio eletrônico de mitocôndrias em uma célula de mesofilo da fava (*Vicia faba*). Normalmente, as mitocôndrias individuais têm comprimento de 1 a 3 μm em células vegetais e são muito menores que o núcleo e os plastídeos (B, de Gunning & Steer, 1996).

Reações e enzimas do ciclo do ácido cítrico de plantas

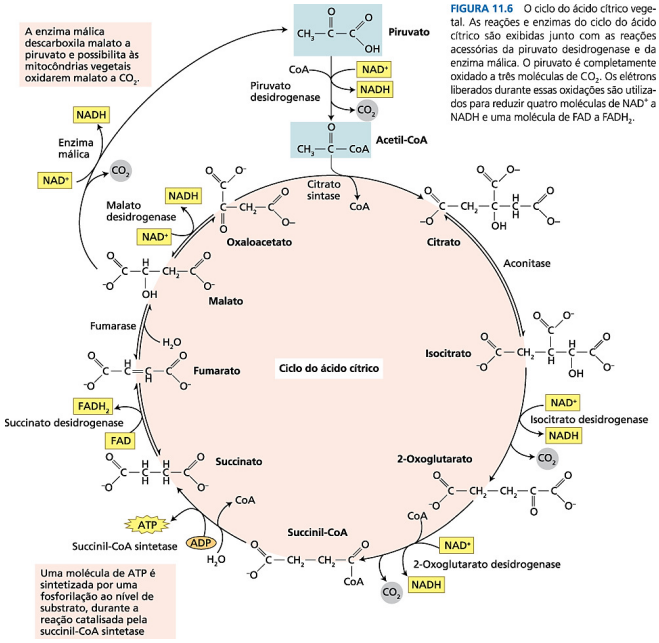


FIGURA 11.6 O ciclo do ácido cítrico vegetal. As reações e enzimas do ciclo do ácido cítrico são exibidas junto com as reações acessórias da piruvato desidrogenase e da enzima málica. O piruvato é completamente oxidado a três moléculas de CO_2. Os elétrons liberados durante essas oxidações são utilizados para reduzir quatro moléculas de NAD^+ a NADH e uma molécula de FAD a $FADH_2$.

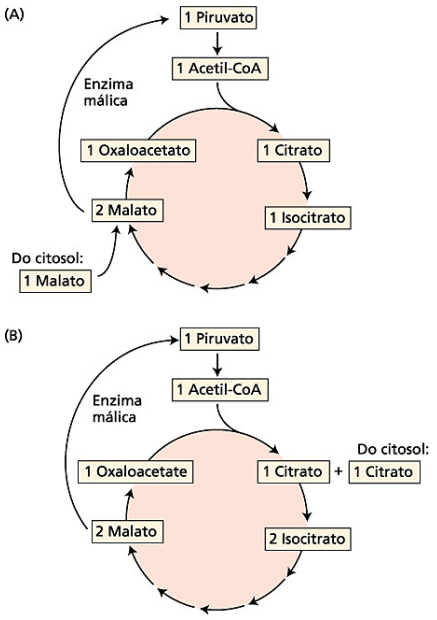
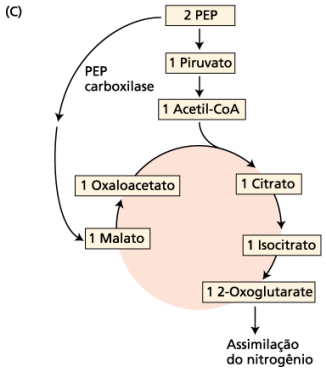


FIGURA 11.7 A enzima málica e a PEP carboxilase conferem às plantas flexibilidade metabólica para o metabolismo do PEP e do piruvato. A enzima málica converte malato em piruvato e, portanto, torna possível às mitocôndrias vegetais oxidar tanto malato (A) quanto citrato (B) a CO_2 sem envolver o piruvato derivado da glicólise. Com a ação adicional da PEP carboxilase à rota glicolítica padrão, o PEP pode ser convertido em 2-oxoglutarato, que é utilizado na assimilação do nitrogênio (C).

REAÇÕES ANAPLERÓTICAS OU DE SUPLEMENTAÇÃO



Na glicólise e no ciclo de Krebs, vimos que a oxidação dos substratos era feita por NAD^+ ou FAD.

Falamos que a quantidade desses cofatores na célula era limitada e que as reações da glicólise e do ciclo de Krebs cessariam se não houvesse um mecanismo de reoxidação de NADH e $FADH_2$.

Pode-se também afirmar que em todos os organismos aeróbicos o oxigênio molecular (O_2) é o agente oxidante.

Energia padrão = $- nF\Delta E_0'$

n– número de elétrons envolvidos; F-constante de Faraday (23 kcal mol^{-1})

Onde o E_0' :

para NADH/NAD$^+$ = - 320 mV; para $FADH_2$/FAD = - 45 mV; e

para H_2O/O_2 = + 810 mV.

$\Delta E'_0$ = E'_0 (ag. oxidante) - E'_0 (ag. redutor)

$$NADH + H^+ + \tfrac{1}{2} O_2 \rightarrow NAD^+ + H_2O$$

$\Delta G'$ = - 220 kJ mol^{-1} ou - 52,5 kcal mol^{-1}

$$FADH_2 + \tfrac{1}{2} O_2 \rightarrow FAD + H_2O$$

$\Delta G'$ = - 169 kJ mol^{-1} ou - 40,4 kcal mol^{-1}

Cadeia transportadora de elétrons e fosforilação oxidativa

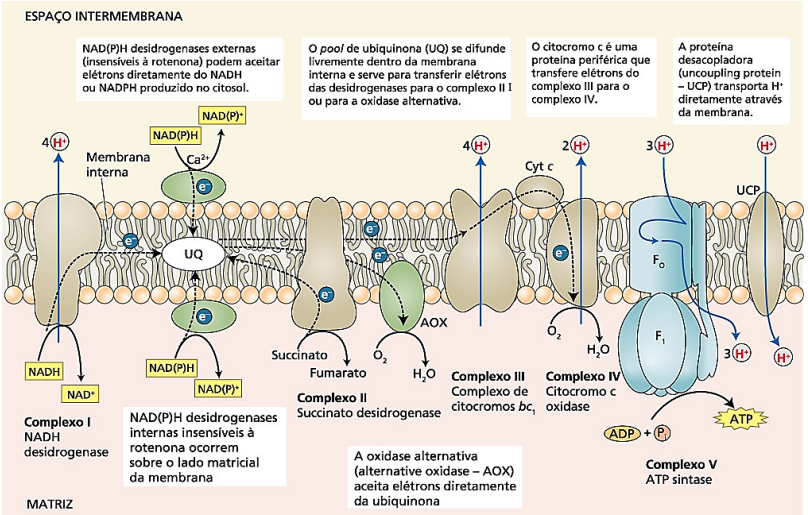


FIGURA 11.8 Organização da cadeia de transporte de elétrons e síntese de ATP na membrana interna de mitocôndria vegetal. As mitocôndrias de aproximadamente todos os eucariotos contêm os quatro complexos proteicos padrão: I, II, III e IV. As estruturas da maioria destes complexos foi determinada, mas eles são mostrados aqui como formas simplificadas. A cadeia de transporte de elétrons da mitocôndria vegetal contém enzimas adicionais (marcadas em verde) que não bombeiam prótons. Adicionalmente, proteínas desacopladoras desviam diretamente da ATP sintase, ao permitir o influxo passivo de prótons. Essa multiplicidade de desvios em plantas, enquanto animais possuem apenas a proteína desacopladora, fornece uma flexibilidade metabólica maior ao acoplamento energético em plantas (ver **Tópico 11.3 na internet**).

Inibidores da C.T.E.

- **Complexo I**: Rotenona, piericidina;
- **Complexo II**: Malonato;
- **Complexo III**: Antimicina;
- **Complexo IV**: Cianeto, azida e CO;
- **Complexo V**: Dinitrofenol, NH_4^+, detergentes;
- **Oxidase alternativa**: Ácido salicilhidroxâmico (SHAM).

Exemplo da utilidade funcional da oxidase alternativa durante o desenvolvimento floral de *Sauromatum guttatum* (lírio vodum) da família *Araceae*.

RS alta → alta temp. do espádice (aumento de até 25ºC) → volatilização de aminas, indóis e terpenos (exalam odor de carne podre) → que atrai insetos → ajuda na polinização.

O ácido salicílico tem sido identificado como o sinal químico que inicia este evento termogênico.

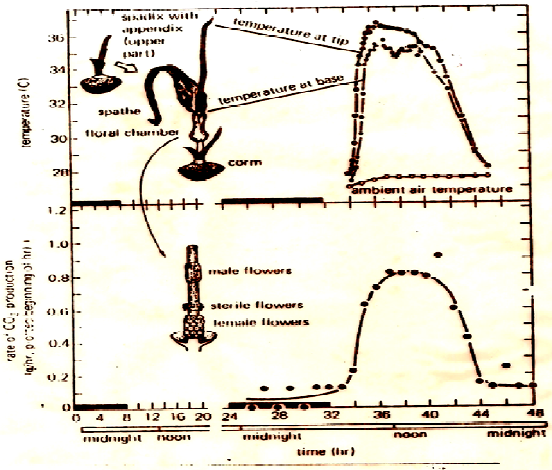


Figure 12-9 Respiration and temperature of a spadix of *Sauromatum guttatum* as a function of time. *Sauromatum* is a Pakistani and Indian genus in the Araceae family. Growth from the corm to a structure about 50 cm tall may occur in about 9 days (drawings at upper left), with a maximum growth rate of 7 to 10 cm/day. If this occurs in constant light, the spathe remains wrapped around the spadix; but after the "normal" time for flowering has passed, a single period of darkness, if it is long enough (bar on the abscissa—two 8-hour dark periods were given in this experiment), will initiate opening of the spathe and a burst in CO_2 production (note extremely large quantities) with a concurrent rise in temperature. The heat apparently serves to volatilize various compounds (especially amines and ammonia), which give an odor of rotting meat. Carrion flies and beetles are attracted and serve in pollination. They enter the floral chamber (lower drawing, somewhat schematic). (Original data. Experiment performed for use in this text by B. J. D. Meeuse, R. C. Buggein, and J. R. Klima of the University of Washington, Seattle.)

Além desta, qual outro papel é desempenhado pela rota alternativa?

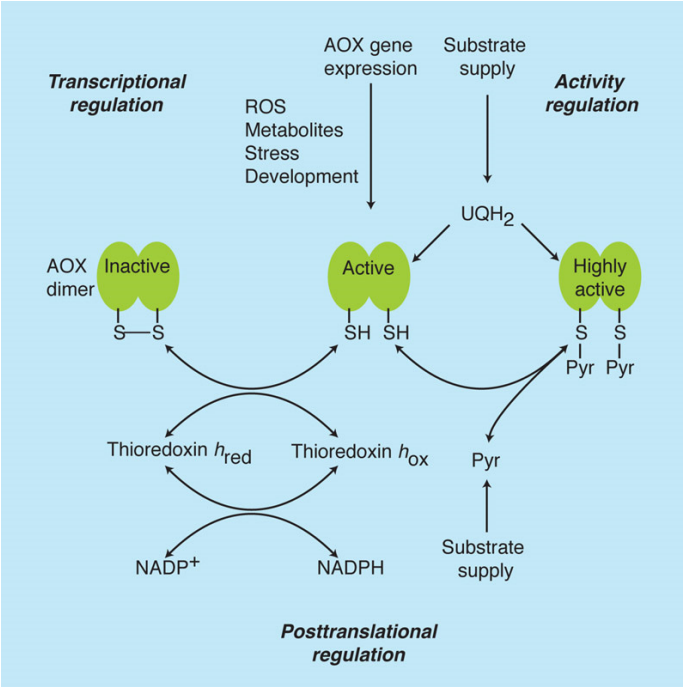
Foi sugerido que a rota alternativa pode atuar como uma via de "escoamento energético", possibilitando à mitocôndria ajustar suas taxas relativas de produção de ATP e síntese de esqueletos de carbono para uso em reações biossintéticas.

Uma outra possível função da rota alternativa está na resposta das plantas a uma variedade de estresses (deficiência de fosfato, frio, seca, estresse osmótico) muitos dos quais podem inibir a respiração mitocondrial.

Em resposta ao estresse, a CTE produz quantidades elevadas de EROs, que atuam como um sinal para a ativação da expressão da oxidase alternativa.

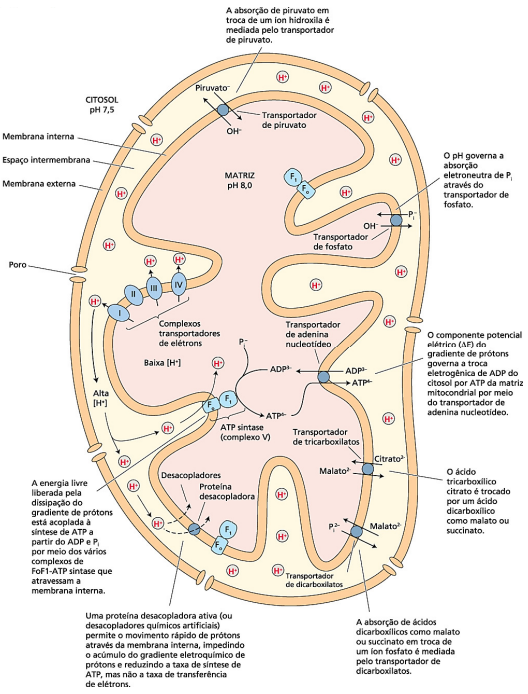
Então, através da drenagem de elétrons da CTE, a rota alternativa impediria uma super-redução do pool de ubiquinona, evitando a geração de espécies reativas de oxigênio (ânions superóxidos e radicais hidroxilas). Assim, a rota alternativa poderia diminuir os efeitos prejudiciais do estresse na respiração.

The structure and regulatory features of AOX in plant mitochondria. Synthesis of AOX is regulated transcriptionally by several cellular conditions, including elevated levels of ROS, organic acids and sugars, in response to stress and during development. Additionally, AOX is modified posttranscriptionally by a mitochondrial thioredoxin system which mediates a conversion between a relatively inactive form with a disulfide bridge between the monomers and a more active form with free thiol groups. Finally a high substrate supply will increase the activity directly by a posttranslational binding of pyruvate (Pyr) to the reduced enzyme and by increases in the concentration of the substrate ubiquinol (UQH_2) inside the inner membrane.



Os transportadores trocam substratos e produtos.

O gradiente eletroquímico de prótons (Δp) desempenha um papel importante no movimento de ácidos orgânicos do ciclo de Krebs e de substratos e produtos da síntese de ATP para dentro e para fora das mitocôndrias.



4.1.6. Respiração e a produção de moléculas usadas na biossíntese

4.1.7. Balanço de energia

4.2. Controle do metabolismo respiratório

5. Respiração em plantas e tecidos intactos

6. Fatores que afetam a respiração

6.1. Disponibilidade de substrato

6.2. Temperatura

6.3. Luz

6.4. Oxigênio

6.5. Injúria

6.6. Tipo e idade da planta

7. Metabolismo dos lipídios

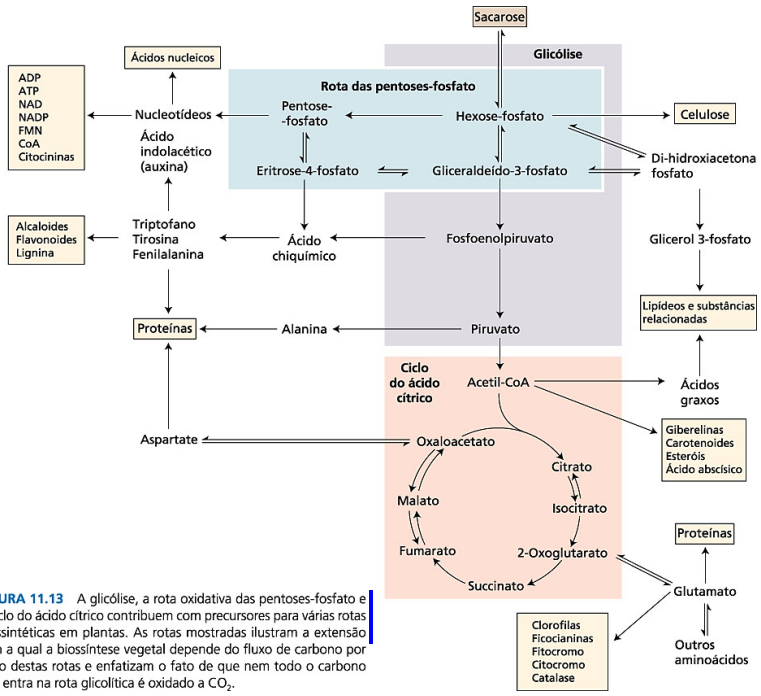


FIGURA 11.13 A glicólise, a rota oxidativa das pentoses-fosfato e o ciclo do ácido cítrico contribuem com precursores para várias rotas biossintéticas em plantas. As rotas mostradas ilustram a extensão com a qual a biossíntese vegetal depende do fluxo de carbono por meio destas rotas e enfatizam o fato de que nem todo o carbono que entra na rota glicolítica é oxidado a CO_2.

A respiração aeróbica gera cerca de 60 moléculas de ATP por molécula de sacarose.

TABLE 11.1
Theoretical and experimental ADP:O ratios in isolated plant mitochondria

Substrate	ADP:0 ratio	
	Theoretical[a]	Experimental
Malate	2.5	2.4–2.7
Succinate	1.5	1.6–1.8
NADH (external)	1.5	1.6–1.8
Ascorbate	1.0[b]	0.8–0.9

TABLE 11.2
The maximum yield of cytosolic ATP from the complete oxidation of sucrose to CO_2 via aerobic glycolysis and the citric acid cycle

Part reaction	ATP per sucrose[a]
Glycolysis	
4 substrate-level phosphorylations	4
4 NADH	4 × 1.5 = 6
Citric acid cycle	
4 substrate-level phosphorylations	4
4 $FADH_2$	4 × 1.5 = 6
16 NADH	16 × 2.5 = 40
Total	60

Utilizando 50 kJ mol^{-1} (12 kcal mol^{-1}) para a energia livre da formação de ATP *in vivo*:

60 x 50 kJ mol^{-1} = 3.010 kJ mol^{-1} (720 kcal mol^{-1}) (Representa 52% da energia livre para a oxidação completa da sacarose, -5.760 kJ mol^{-1})

As plantas têm mecanismos que reduzem a produção de ATP:

- **A oxidase alternativa;**

- **A proteína desacopladora – Induzida pelo estresse e, da mesma forma que a oxidase alternativa, pode funcionar para impedir uma super-redução da CTE. Permanece incerto por que mitocôndrias vegetais requerem os dois mecanismos;**

- **A desidrogenase do NADH interna, insensível à rotenona –Funciona como uma rota de desvio que não bombeia prótons, quando o complexo I está sobrecarregado. Porém, a importância fisiológica dessa enzima ainda não está esclarecida.**

CONTROLE DO METABOLISMO RESPIRATÓRIO

❖ REGULAÇÃO DA GLICÓLISE

➢ **REGULAÇÃO PRIMÁRIA:**

PEP → quinase pirúvica → PIRUVATO

✓ **Inibida por malato, citrato, 2-oxoglutarato e glutamato (retroalimentação)**

➢ **REGULAÇÃO SECUNDÁRIA:**

FRUTOSE-6-P → fosfofrutoquinase → FRUTOSE-1,6-BiP

- **INIBIDA POR PEP E ATIVADA POR Pi;**
- **R = PEP/Pi ALTA INIBE E BAIXA ATIVA.**

❖ REGULAÇÃO DO CICLO DO ÁCIDO CÍTRICO

- **ADP e Pi do CITOSOL ATIVAM;**

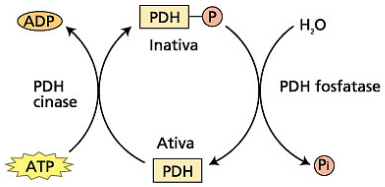
✓ **DESIDROGENASE PIRÚVICA:**

- **FORMA FOSFORILADA É INATIVA;**
- **FORMA DESFOSFORILADA É ATIVA.**

✓ **DESIDROGENASE PIRÚVICA E SINTASE DO CITRATO:**

- **SÃO INIBIDAS POR NADH e ATP.**

REGULAÇÃO DA ATIVIDADE DA DESIDROGENASE DO PIRUVATO (PDH)



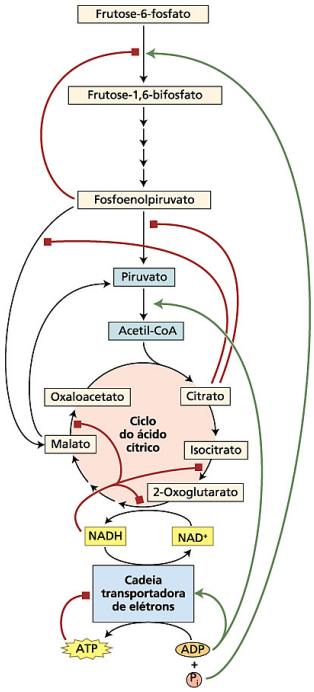
Piruvato + CoA + NAD^+ ⟶ Acetil-Co_2 + Co_2 + NADH

Efeito sobre a atividade da PDH	Mecanismo
Ativador	
Piruvato	Inibe a cinase
ADP	Inibe a cinase
Mg^{2+} (ou Mn^{2+})	Estimula a fosfatase
Inativador	
NADH	Inibe a PDH Estimula a cinase
Acetil CoA	Inibe a PDH Estimula a cinase
NH_4^+	Inibe a PDH Estimula a cinase

FIGURA 11.11 Regulação metabólica da atividade da piruvato desidrogenase (PDH), diretamente ou por fosforilação reversível. Os metabólitos do início (a montante) e do final (a jusante) da rota regulam a atividade da PDH por ações diretas sobre a própria enzima e/ou pela regulação de sua cinase ou fosfatase.

As taxas respiratórias das plantas são controladas "de baixo para cima", pelo nível celular de ADP.

Esse controle "de baixo para cima" permite que as rotas respiratórias do carbono se ajustem à demanda por unidades estruturais biossintéticas, aumentando assim a flexibilidade respiratória.



Controle da rota oxidativa da pentose fosfato.

Esta rota é controlada pela reação inicial, catalisada pela desidrogenase da glicose-6-fosfato, a qual é:

- **inibida pela alta razão entre o NADPH/NADP$^+$ e;**
- **ativada pela baixa razão entre o NADPH/NADP$^+$.**

Respiração em plantas e em tecidos intactos

- **A respiração em plantas na base de massa fresca é bem menor que a respiração em animais, isto se deve a presença de parede celular e vacúolos (não tem mitocôndria).**

  Porém, mitocôndrias vegetais isoladas tem taxa respiratória mais elevada do que mitocôndrias animais na base proteica.

- **As plantas respiram em média metade da produção fotossintética diária:**

- **Plantas herbáceas jovens respiram de 30 a 60% dos produtos da fotossíntese diária. Diminuindo em plantas adultas;**

- **Plantas arbóreas jovens respiram 1/3 da fotossíntese diária, já as adultas respiram 2/3 da FS diária, devido ao aumento dos tecidos que não fotossintetizam;**

- **Em árvores de regiões tropicais, 70 a 80% da FS diária pode ser usada pela respiração, devido a alta taxa de RS no período noturno associada à alta temperatura da região.**

Fatores que afetam a respiração

❖ **Disponibilidade de substratos:**

- **Tecido com [açúcar]$_{baixa}$ → baixa atividade respiratória**
- **Tecido com [açúcar]$_{alta}$ → alta atividade respiratória**

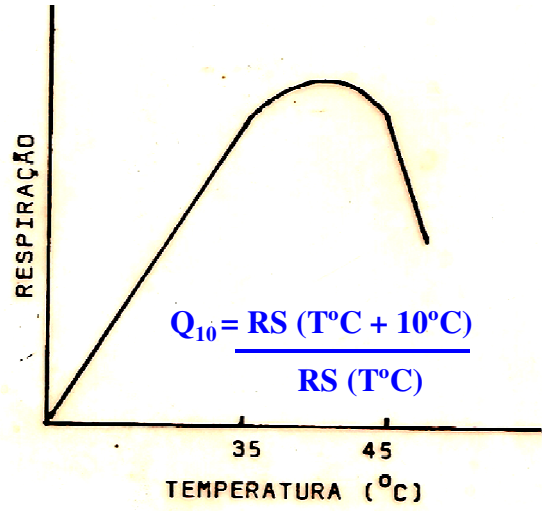
Tecido com [açúcar]$_{baixa}$ → adição de açúcar → RS aumenta

Exemplos:

1. **folhas ao amanhecer (RS << RS) folhas no início da noite**
   [açúcar]$_{baixa}$ [açúcar]$_{alta}$

2. **folhas iluminadas (RS >> RS) folhas sombreadas**
   FS$_{alta}$ → [açúcar]$_{alta}$ FS$_{baixa}$ → [açúcar]$_{baixa}$

❖ **Temperatura**



$$Q_{10} = \frac{RS\ (T^oC + 10^oC)}{RS\ (T^oC)}$$

Temperaturas baixas são usadas para retardar a RS pós-colheita durante o armazenamento de frutas e verduras.
P. ex: Tubérculos de batata são mantidos entre 7-9 °C, isto impede a quebra do amido e, ao mesmo tempo, minimiza a respiração e o brotamento.

❖ LUZ

➢ **Efeito direto: Luz → FS → $[substrato]_{alta}$ → RS_{alta}**

➢ **Efeito indireto: Fotorrespiração**

Obs: A taxa de FS é de 6 a 20 vezes maior que a RS_{mit} no período luminoso. Já a FRS é cerca de 20 a 40% da taxa da FS. Portanto, a RS_{mit} é baixa na presença da luz.

1. **A desidrogenase do piruvato tem 75% menos atividade na luz que no escuro;**
2. **A RS_{mit} decresce na presença da luz, mas o valor desse decréscimo é incerto;**
3. **A mitocôndria é quem supre o citosol de ATP e de esqueletos de carbono (α-oxoglutarato).**

❖ OXIGÊNIO

A magnitude do efeito do suprimento de O_2 varia de acordo com a espécie da planta e com os diferentes órgãos de uma mesma planta.

➢ **Variação de O_2 na atmosfera não afeta a RS foliar: a afinidade da oxidase do citocromo é muito grande (K_m = 1 µM de O_2).**

➢ **Na $[O_2]_{ar}$ de 21%, a $[O_2]$ em solução aquosa é de 250 µM; Abaixo de 5% a taxa de RS decresce, limitada pela difusão de O_2 na água.**

- **A existência de espaços intercelulares possibilita a difusão de O_2 por quase toda a planta;**

- **Caules "ocos" (gramíneas e ciperáceas) facilitam o transporte de O_2 para as raízes de plantas que habitam solos encharcados;**

- **Encharcamento prolongado prejudica as plantas (hipoxia).**

Em geral, hipoxia causa (encharcamento prolongado):

- **Produção de lactato e etanol (tóxicos);**

- **Retardo no transporte de citocininas (através do xilema);**

- **Prejuízo na absorção de íons minerais (N);**

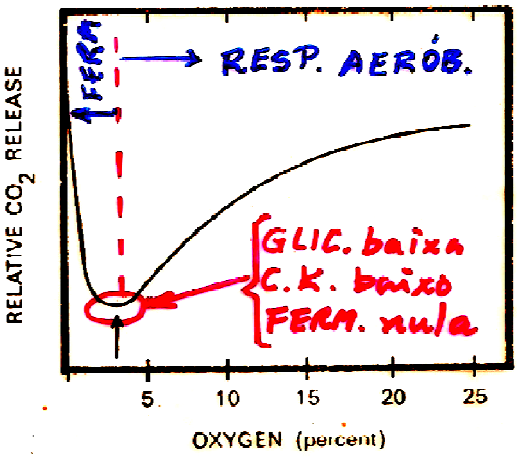
- **Murchamento foliar → FS↓ [açúcares]↓**

Baixa concentração de O_2 → diminui a permeabilidade da raiz para a água → menor absorção de água → menor transporte de água para a parte aérea → murcha foliar.

• **Diminuição na atividade do sistema de transporte de elétrons → diminuindo síntese de ATP;**

• **Indução de aerênquima p. ex.: [O_2] baixa → Arroz germina com crescimento do coleóptilo sem crescimento da raiz → [etileno] aumenta → causa destruição de células corticais da raiz → forma o aerênquima radicular.**

Como a atividade respiratória responde às variações de concentração de O_2?



Efeito Pasteur ([O_2] = 2 - 3%)→ Ocorre aumento no consumo de glicose na passagem de condições de aerobiose para anaerobiose.

Consumo de sacarose em condições aeróbicas e anaeróbicas

1 sacarose (12 C)	12 CO_2	60 ATP	Aerobiose
1 sacarose (12C)	4 CO_2 + 4 etanol (8 C)	4 ATP	Fermentação alcoólica
15 sacarose (180 C)	60 CO_2 + 60 etanol (120 C)	60 ATP	Fermentação alcoólica

Respiração em frutos

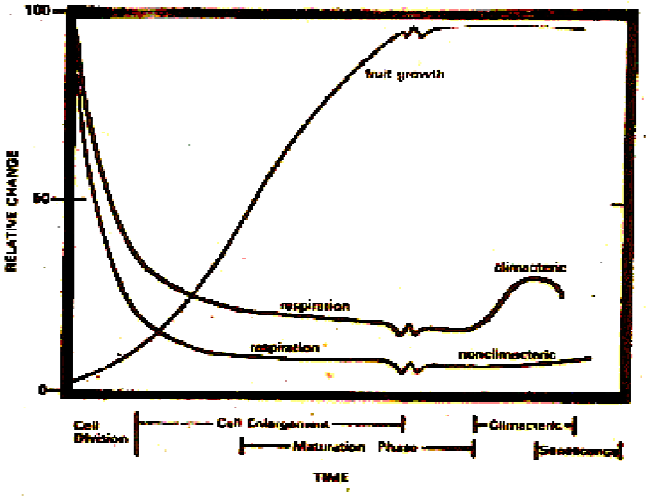


Figure 15-13

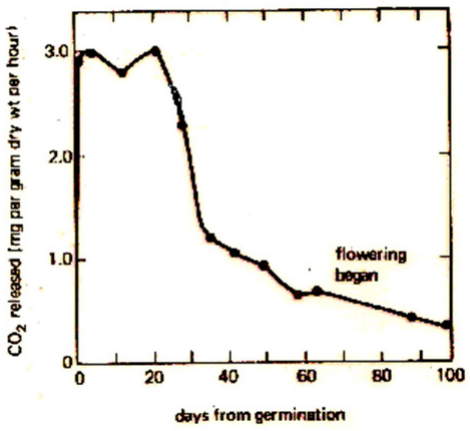
Stages in development and maturation of fruits that undergo the climacteric respiration increase and of those that do not. Discontinuities in the lines indicate that the time scale was changed to show differences in developmental rates of different fruits. The growth pattern may be single or double sigmoid (see Chapter 19). (From J. Biale, 1964, "Growth, maturation and senescence in fruits," Science 146:880. Used by permission. Copyright 1964 by the American Association for the Advancement of Science.)

❖ Injúria

Ferimentos estimulam a absorção de O_2 devido ao aumento da respiração mitocondrial (consumo de O_2) e não mitocondrial (devido ao aumento nas atividades das enzimas lipoxigenases, oxidase do polifenol, peroxidase e oxidase da flavina).

Plantas infectadas por agentes patogênicos respiram mais intensamente na área infectada e nas suas vizinhanças. Explicação: não existe nenhuma convincente.

Respiração em função do tipo e da idade da planta



Respiração em uma planta de girassol desde a germinação até a maturidade. A taxa de respiração cai gradualmente após o 22º dia, embora, a taxa de respiração para alguns órgãos individuais, tais como as inflorescências, aumentem posteriormente.

METABOLISMO DE LIPÍDIOS

- **Nas plantas as reservas de lipídios (armazenamento de carbono) estão sob a forma de triacilgliceróis (gorduras e óleos), altamente hidrofóbicos, localizados em oleossomos (corpos lipídicos ou esferossomos).**

- **Os órgãos que geralmente acumulam as reservas de triacilgliceróis são as sementes, tanto de espécies agronomicamente importantes (como soja, pepino e amendoim nos cotilédones e milho, algodão e mamona no endosperma) como de espécies selvagens que têm sementes pequenas e alguns frutos, como abacate e azeitona.**

- **As características estruturais de triacilgliceróis, de glicerolipídios polares (principais lipídios de membranas) e de ácidos graxos presentes em plantas superiores são as seguintes:**

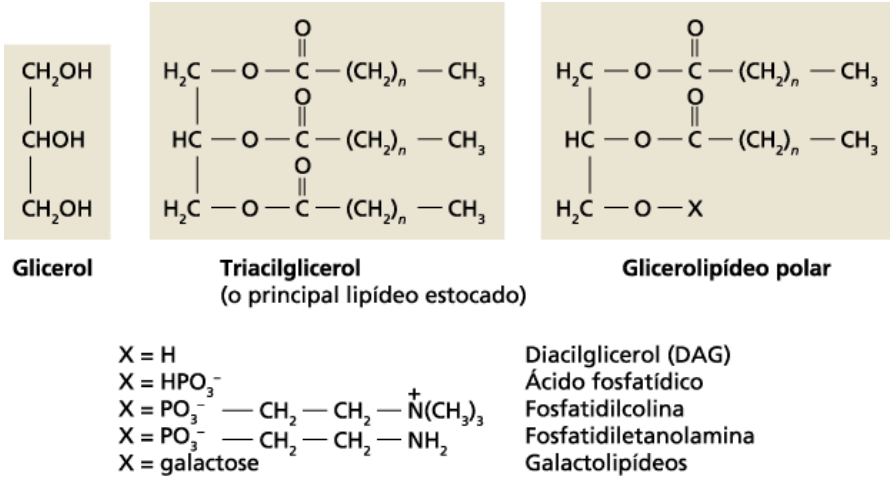


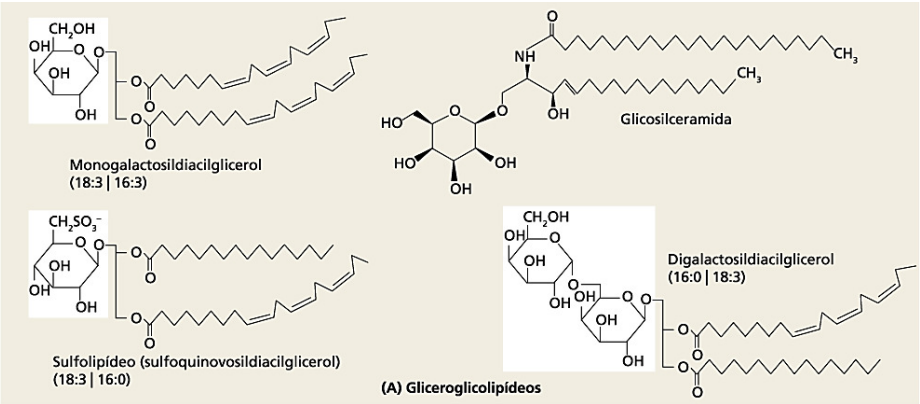
FIGURA 11.14 Características estruturais de triacilgliceróis e glicerolipídios polares em plantas superiores. Os comprimentos das cadeias de carbono dos ácidos graxos, as quais sempre tem um número par de carbonos, variam de 12 a 20, mas são tipicamente de 16 ou 18. Assim, o valor de *n* é normalmente 14 ou 16.

TABLE 11.3
Common fatty acids in higher plant tissues

Name[a]	Structure
Saturated fatty acids	
Lauric acid (12:0)	$CH_3(CH_2)_{10}CO_2H$
Myristic acid (14:0)	$CH_3(CH_2)_{12}CO_2H$
Palmitic acid (16:0)	$CH_3(CH_2)_{14}CO_2H$
Stearic acid (18:0)	$CH_3(CH_2)_{16}CO_2H$
Unsaturated fatty acids	
Oleic acid (18:1)	$CH_3(CH_2)_7CH{=}CH(CH_2)_7CO_2H$
Linoleic acid (18:2)	$CH_3(CH_2)_4CH{=}CH{-}CH_2{-}CH{=}CH(CH_2)_7CO_2H$
Linolenic acid (18:3)	$CH_3CH_2CH{=}CH{-}CH_2{-}CH{=}CH{-}CH_2{-}CH{=}CH{-}(CH_2)_7CO_2H$

[a]Each fatty acid has a numerical abbreviation. The number before the colon represents the total number of carbons; the number after the colon is the number of double bonds.

Existem duas categorias de glicerolipídios polares:



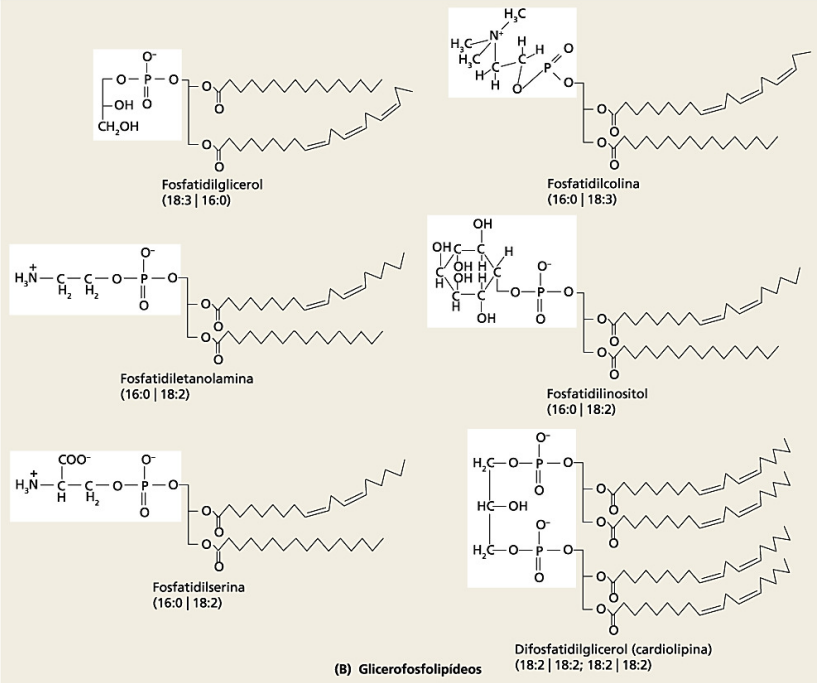


TABLE 11.4
Glycerolipid components of cellular membranes

Lipid	Lipid composition (percentage of total)		
	Chloroplast	Endoplasmic reticulum	Mitochondrion
Phosphatidylcholine	4	47	43
Phosphatidylethanolamine	—	34	35
Phosphatidylinositol	1	17	6
Phosphatidylglycerol	7	2	3
Diphosphatidylglycerol	—	—	13
Monogalactosyldiacylglycerol	55	—	—
Digalactosyldiacylglycerol	24	—	—
Sulfolipid	8	—	—

As membranas vegetais possuem lipídios estruturais adicionais, esfingolipídios e esteróis. Outros lipídios desempenham papéis específicos na fotossíntese e em outros processos, dentre os quais estão as clorofilas, plastoquinona, carotenoides e tocoferóis, que juntos contabilizam 1/3 dos lipídios das folhas das plantas.

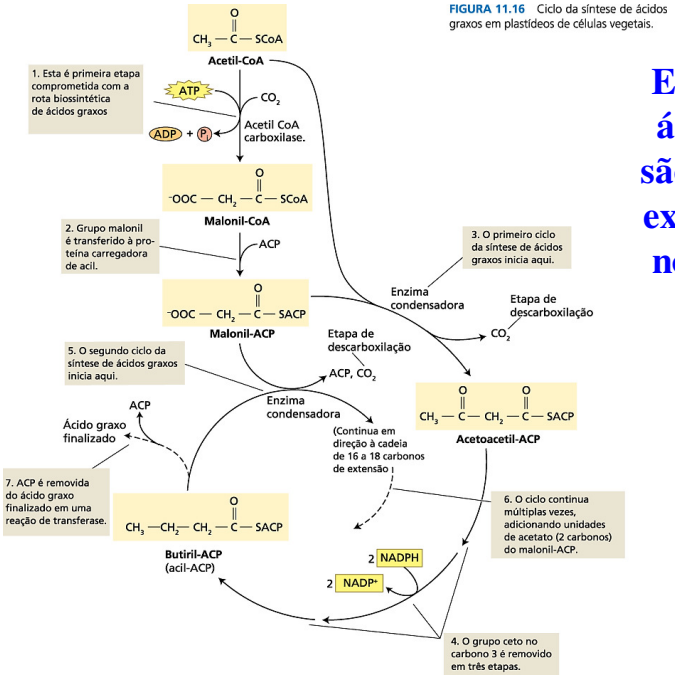


FIGURA 11.16 Ciclo da síntese de ácidos graxos em plastídeos de células vegetais.

Em plantas os ácidos graxos são sintetizados exclusivamente nos plastídios.

Os glicerolipídios são sintetizados nos plastídios e no retículo endoplasmático

A localização das enzimas de síntese de glicerolipídios mostra uma interação complexa e altamente regulada entre o cloroplasto, onde os ácidos graxos são sintetizados, e outros sistemas de membranas da célula.

Em termos simples, a bioquímica envolve duas rotas, conhecidas como *rota procariótica* (ou de cloroplasto) e *rota eucariótica* (ou de retículo endoplasmático).

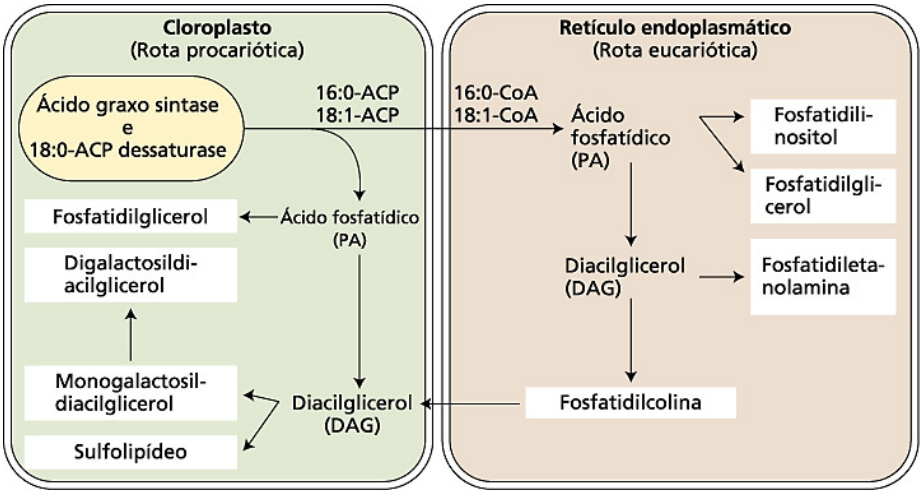
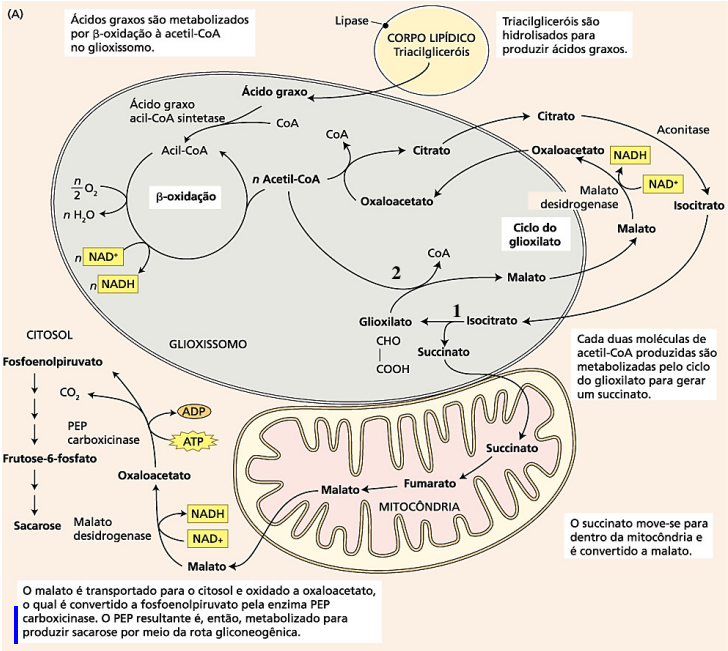


FIGURA 11.17 **As duas rotas de síntese de glicerolipídios no cloroplasto e retículo endoplasmático de células foliares de *Arabidopsis*. O glicerolipídio perde a saturação no cloroplasto e as enzimas no retículo endoplasmático convertem os ácidos graxos 16:0 e 18:1 nos ácidos graxos mais insaturados.**

1. **A *rota procariótica* utiliza os produtos 16:0 e 18:1-ACP da síntese de ácidos graxos no cloroplasto para sintetizar ácido fosfatídico e seus derivados. Alternativamente, os ácidos graxos podem ser exportados ao citoplasma como ésteres de CoA;**

2. **A *rota eucariótica* utiliza um conjunto separado de aciltransferases no retículo endoplasmático para incorporar os ácidos graxos em ácido fosfatídico e seus derivados.**

Lipídios de reserva são convertidos a carboidratos em sementes em germinação.



1- liase do isocitrato;
2 – sintase do malato.

Glicerol (Citosol)

↓ ATP → Quinase do Glicerol → ADP

Glicerol-3-fosfato

↓ NAD^+ → Desidrogenase do glicerol-3-P → $NADH + H^+$

Dihidroxiacetona-fosfato

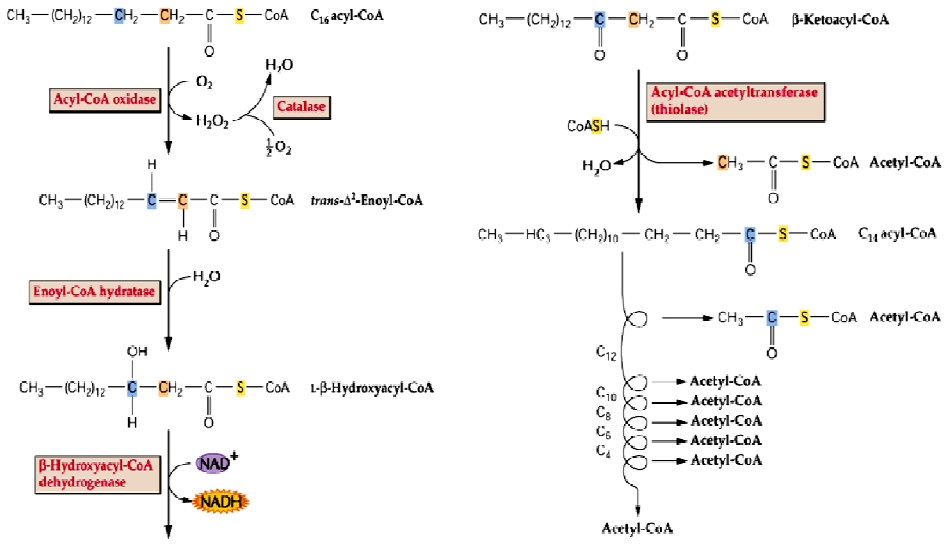
↓

↓ **Glicólise reversa (Gliconeogênese)**

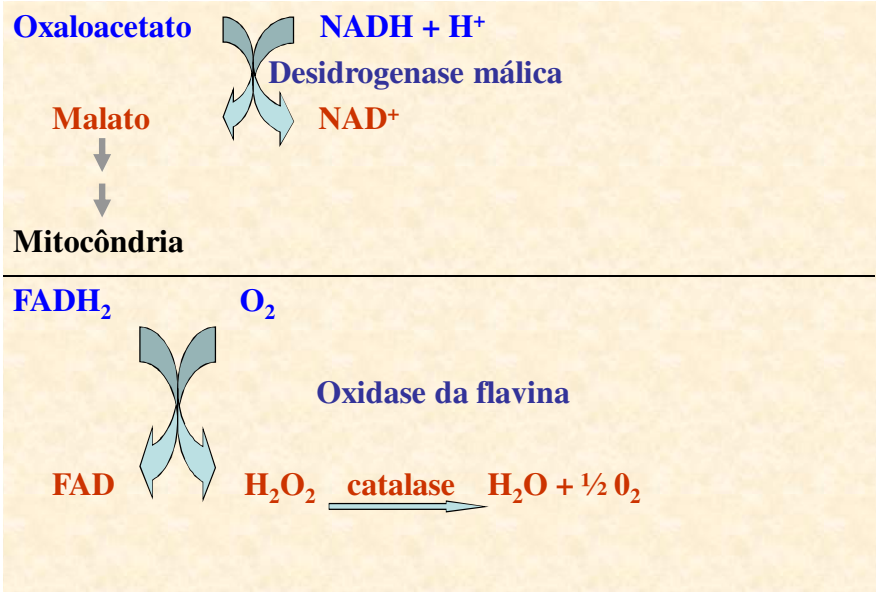
↓

SACAROSE

A β-oxidação de ácidos graxos em plantas que ocorre nos glioxissomos.



Destino dos NADH e $FADH_2$ produzidos nos Glioxissomos



COMPLEXO DA DESIDROGENASE DO PIRUVATO

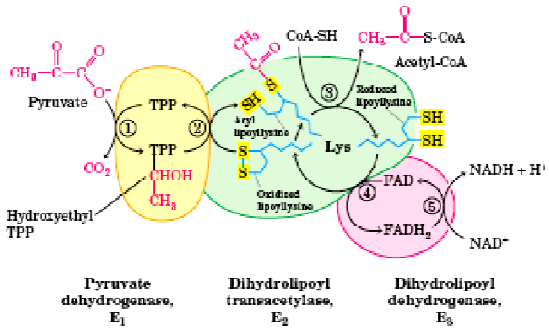
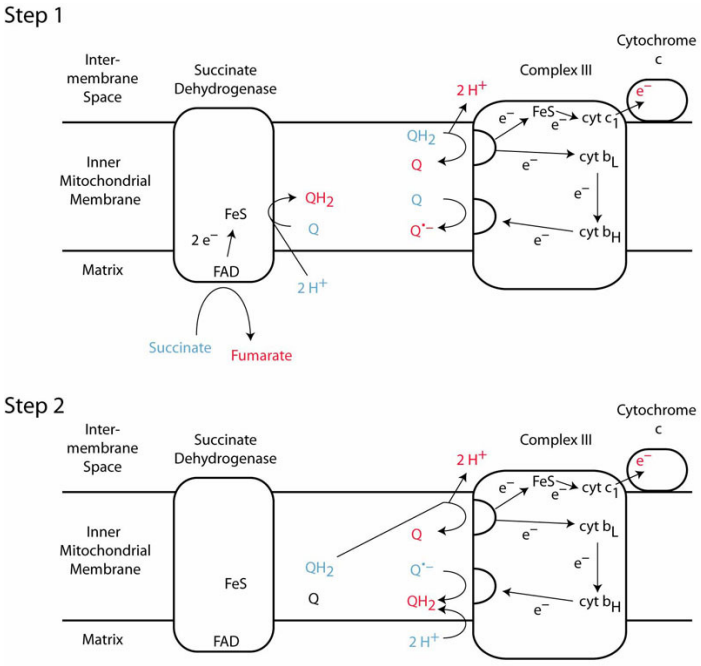


FIGURE 16–6 Oxidative decarboxylation of pyruvate to acetyl-CoA by the PDH complex. The fate of pyruvate is traced in red. In step ① pyruvate reacts with the bound thiamine pyrophosphate (TPP) of pyruvate dehydrogenase (E_1), undergoing decarboxylation to the hydroxyethyl derivative (see Fig. 14–13). Pyruvate dehydrogenase also carries out step ②, the transfer of two electrons and the acetyl group from TPP to the oxidized form of the lipoyllysyl group of the core enzyme, dihydrolipoyl transacetylase (E_2), to form the acetyl thioester of the reduced lipoyl group. Step ③ is a transesterification in which the —SH group of CoA replaces the —SH group of E_2 to yield acetyl-CoA and the fully reduced (dithiol) form of the lipoyl group. In step ④ dihydrolipoyl dehydrogenase (E_3) promotes transfer of two hydrogen atoms from the reduced lipoyl groups of E_2 to the FAD prosthetic group of E_3, restoring the oxidized form of the lipoyllysyl group of E_2. In step ⑤ the reduced FADH$_2$ of E_3 transfers a hydride ion to NAD^+, forming NADH. The enzyme complex is now ready for another catalytic cycle. (Subunit colors correspond to those in Fig. 16–5b.)

Ciclo Q