

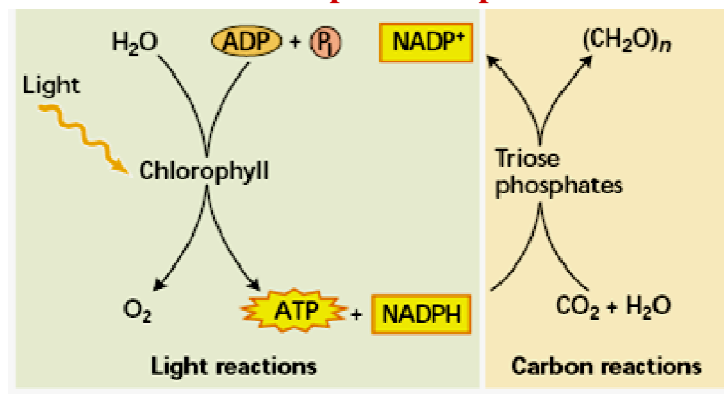
UNIDADE V - FOTOSSÍNTESE

1. Introdução
2. Histórico
3. Reações fotoquímicas
 - 3.1. Estrutura do cloroplasto
 - 3.2. Absorção de luz pelos pigmentos fotossintéticos
 - 3.3. Os complexos de absorção de luz e os fotossistemas
 - 3.4. Mecanismos de fluxo de prótons e de elétrons não cíclico e cíclico
 - 3.5. Mecanismo de oxidação da água (fotólise)
 - 3.6. Síntese de ATP (fotofosforilação não cíclica e cíclica)

O termo fotossíntese significa, literalmente, **síntese mediada pela luz**.

Este termo tem uma conotação mais abrangente, sendo o processo no qual os vegetais captam a energia solar e a convertem em energia química estável.

No caso das plantas superiores:



EVOLUÇÃO HISTÓRICA DOS CONHECIMENTOS
SOBRE A FOTOSSÍNTESE

- ✕ **GRÉCIA ANTIGA** – acreditava-se que as plantas obtinham do solo e da água todas as substâncias necessárias ao seu crescimento;
- ✕ **1727 (STEPHAN HALES)** – sugeriu que parte da nutrição das plantas dependia da atmosfera, tendo a luz papel importante;
- ✕ **1771 (JOSEPH PRIESTLEY)** – realizou experimento com planta, rato e vela acesa. Concluiu que a vela produzia “flogisto” e que a planta era capaz de “desflogistar” o ar;
- **1779 (JAN INGEN-HOUSZ)** – concluiu que a “purificação” do ar feita pelas plantas dependia da luz e só ocorria nas partes verdes da planta;
- **1779/80 (ANTOINE LAVOISIER)** – esclareceu o fenômeno da combustão e, portanto, a consequente queda da teoria do flogisto;
- **1782 (JAN INGEN-HOUSZ & JEAN SENEBIER)** – concluíram que o CO₂ era a fonte de carbono para a formação da matéria orgânica vegetal;

• **1804 (NICHOLAS de SAUSSURE)** – deu início aos experimentos quantitativos, concluindo que:

➤ H₂O também era reagente da fotossíntese;

➤ E que na presença da luz as plantas absorviam CO₂ e liberavam O₂ e no escuro acontecia o inverso;

• **1842 (JULIUS ROBERT MAYER) e 1864 (JULIUS von SACHS)** – permitiram entender a fotossíntese não só como um processo de trocas gasosas mas também como um processo em que há síntese de matéria orgânica e transformação de energia luminosa em energia química;

INÍCIO DO SÉCULO XX



• **1905 (BLACKMAN)** – Estudando os efeitos da temperatura, da [CO₂] e da intensidade luminosa sobre a fotossíntese, concluiu que ela consistia de duas reações:

Reações da luz – **rápidas e independentes da temperatura**
(Reações fotoquímicas);

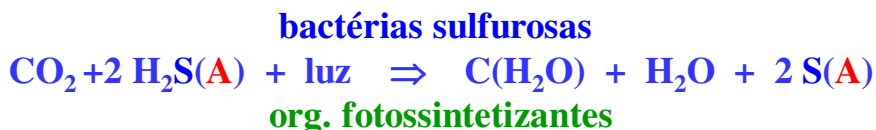
Reações do escuro – **lentas e dependentes da temperatura**
(Reações bioquímicas).

• **Década de 1920 (C. B. van NIEL)** – fotossíntese em bactérias:

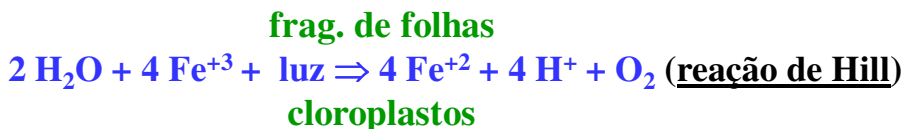
➤ H_2S substitui H_2O na fotossíntese das bactérias sulfúreas;

➤ H_2O ou H_2S são os “doadores de elétrons” na fotossíntese, sendo o CO_2 o “receptor desses elétrons”;

➤ concluiu que a luz produz, a partir da água, o agente redutor (H) e o agente oxidante (O): fotólise da água.

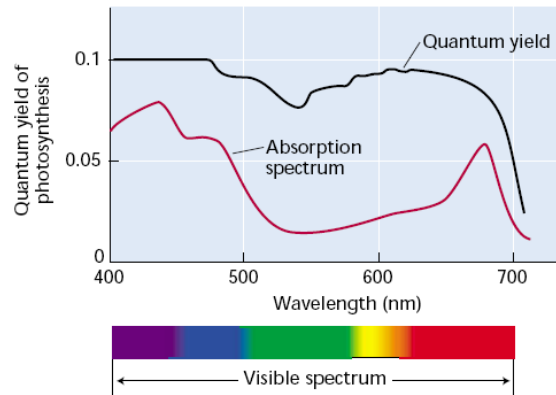


• **1937 (ROBERT HILL)** – demonstrou que preparações contendo fragmentos de folhas ou cloroplastos isolados podiam provocar liberação de O_2 quando iluminados na presença de H_2O e de um receptor artificial de elétrons (p. ex: oxalato férrico, cianeto férrico ou ferricianeto de potássio).



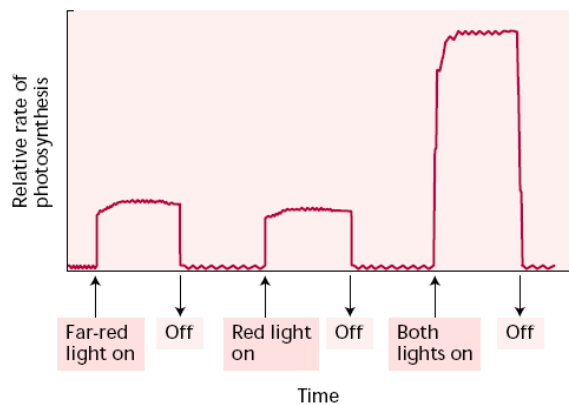
• **Início da década de 1940 (ROBERT EMERSON)** – propôs a existência de duas reações luminosas (existência de 2 fotossistemas) baseado nos experimentos da extinção do vermelho e da intensificação da fotossíntese.

Extinção da fotossíntese no vermelho (Emerson, 1940)



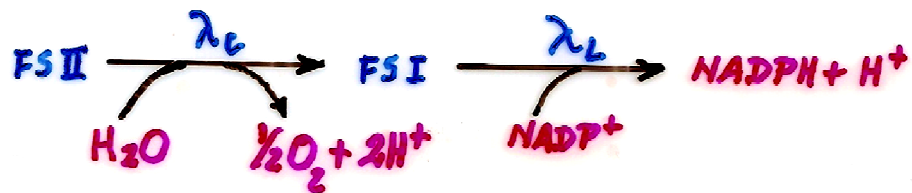
O efeito de queda no vermelho. A produtividade quântica da fotossíntese (curva negra) cai drasticamente na luz vermelho-distante com comprimentos de onda superiores a 680 nm, indicando que a luz vermelho-distante sozinha é ineficiente para induzir a fotossíntese. A pequena queda nas proximidades dos 500 nm reflete a eficiência um pouco menor da fotossíntese utilizando a luz absorvida pelos pigmentos acessórios, carotenoides.

Efeito da intensificação da fotossíntese (Emerson, 1940)



Efeito de intensificação. A taxa de fotossíntese, quando luzes no vermelho e vermelho-distante são aplicadas em conjunto, é maior que a soma das taxas quando cada comprimento de onda é aplicado individualmente. Este efeito forneceu evidência essencial de que a fotossíntese é realizada por dois sistemas fotoquímicos trabalhando sequencialmente em conjunto, com pequena diferença em seus comprimentos de onda ótimos.

O efeito de intensificação da fotossíntese forneceu evidências de que a fotossíntese é realizada por dois sistemas fotoquímicos trabalhando sequencialmente em conjunto.



- Década de 1950:
- **MARY ALLEN** – demonstrou o que HILL postulou em 1937, ou seja: **cloroplastos eram capazes de fixar CO₂ e liberar O₂ na presença de luz e de H₂O;**
- **DANIEL ARNON** – demonstrou que as reações da luz (fotoquímicas) ocorriam no sistema de membranas dos cloroplastos e consistiam de:
 - ✓liberação de O₂;
 - ✓produção de ATP e NADPH.

• **ANDREW BENSON & MELVIN CALVIN (Prêmio Nobel de Química em 1961)** – esclareceram as reações do escuro (bioquímicas), determinando:

- ✓ o receptor de CO_2 ;
- ✓ o 1º composto formado na fotossíntese;
- ✓ como ocorria a regeneração do receptor;
- ✓ como ocorria a síntese de carboidratos, aminoácidos, lipídios.

• Década de 1960:

KORTSHAK (Hawaii) / HATCH & SLACK (Austrália)
– trabalhando com cana-de-açúcar, elucidaram o ciclo dos ácidos dicarboxílicos (plantas C_4).

O estudo da fotossíntese ao longo de 240 anos, que acabamos de descrever, é um exemplo de como evolui o conhecimento científico. Onde, homens de diferentes nacionalidades e com formação a mais diversificada, conseguiram construir uma doutrina coerente, em que foram sendo agrupados diversos conhecimentos como se fossem peças de um quebra cabeça.

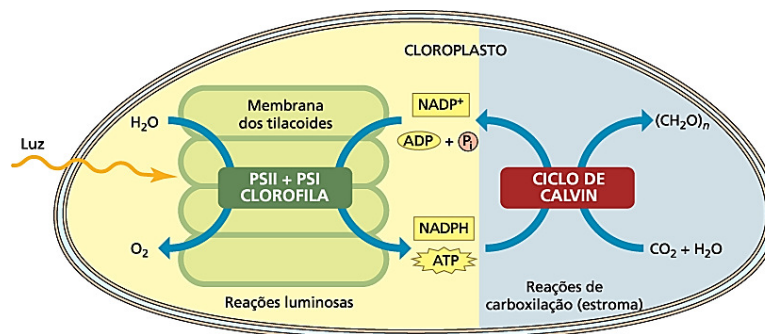


FIGURA 8.1 Reações luminosas e de carboxilação da fotossíntese em cloroplastos de plantas terrestres. Nas membranas dos tilacoides, a excitação da clorofila no sistema de transporte de elétrons [fotossistema II (PSII) + fotossistema I (PSI)] pela luz induz a formação

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 CO_2 atmosférico a carboidratos (trioses fosfato).

O aparelho fotossintético: Organela

Sabe-se, desde o século XVIII, que a fotossíntese ocorre nos tecidos verdes do vegetal, especialmente nas folhas. Em organelas denominadas cloroplastos.

Estrutura e sistema de membranas do cloroplasto

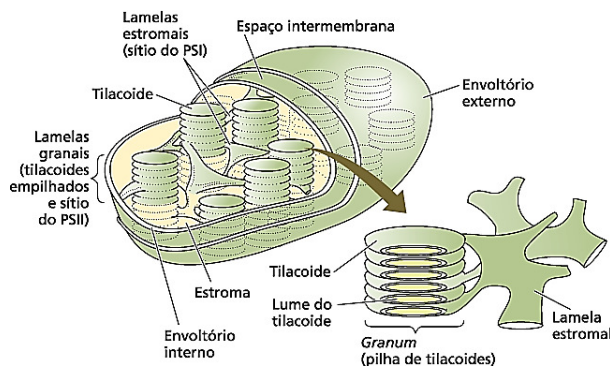


FIGURA 7.16 Representação esquemática da organização geral das membranas no cloroplasto. O cloroplasto das plantas superiores está circundado por uma membrana externa e outra interna (envoltório). A região do cloroplasto que está dentro da membrana interna e circunda os tilacoides é conhecida como estroma. Ela contém as enzimas que catalisam a fixação do carbono e outras rotas biossintéticas. As membranas dos tilacoides são altamente dobradas e parecem, em muitas imagens, empilhadas como moedas (grana), embora, na realidade, formem um ou alguns grandes sistemas de membranas interconectadas, com um interior e exterior bem definidos em relação ao estroma (segundo Becker, 1986).

Diâmetro: 3 a 10 μm Espessura: 1 a 3 μm

10 a 100 cloroplastos / célula do mesofilo

Contem grânulos de amido, gotículas de lipídio, DNA, RNA e ribossomos.

O aparelho fotossintético: Pigmentos

Nos processos fotobiológicos há sempre um pigmento envolvido na absorção de luz (**fotorreceptor**), o qual deve estar acoplado à reação fotoquímica.

Acontece que nos tecidos verdes existem vários pigmentos (clorofilas, carotenoides, antocianinas, etc.) que absorvem energia radiante na faixa fotofisiológica.

Como, então, pode-se determinar quais os pigmentos envolvidos na fotossíntese?

Fazendo a comparação do espectro de absorção do pigmento com o espectro de ação da fotorresposta

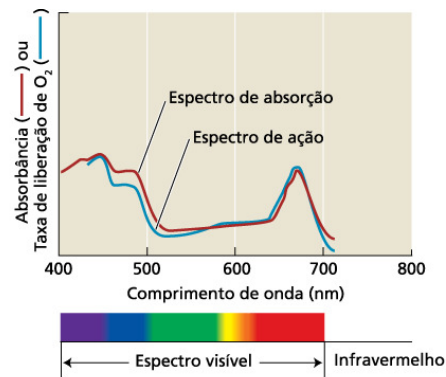


FIGURA 7.8 Espectro de ação comparado com um espectro de absorção. O espectro de absorção é medido conforme mostra a Figura 7.4. Um espectro de ação é medido plotando-se uma resposta à luz, tal como a liberação de oxigênio, em função do comprimento de onda. Se o pigmento usado para obter o espectro de absorção é o mesmo que causa a resposta, os espectros de absorção e de ação vão coincidir. No exemplo mostrado aqui, o espectro de ação para a liberação de oxigênio coincide bastante com o espectro de absorção de cloroplastos intactos, indicando que a absorção de luz pelas clorofilas regula a liberação de oxigênio. Algumas discrepâncias são encontradas na região de absorção pelos carotenoides, de 450 a 550 nm, indicando que a transferência de energia dos carotenoides para as clorofilas não é tão efetiva quanto à transferência de energia entre as clorofilas.

Utilizando esta metodologia foi observado que o espectro de ação da fotossíntese coincide com os espectros de absorção dos carotenoides (5) e das clorofilas a e b (2 e 3).

Fato que levou à conclusão que estes são os pigmentos responsáveis pela absorção de luz na fotossíntese.

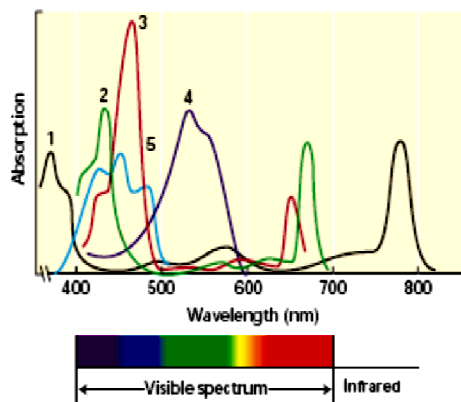


FIGURE 7.7 Absorption spectra of some photosynthetic pigments. Curve 1, bacteriochlorophyll a; curve 2, chlorophyll a; curve 3, chlorophyll b; curve 4, phycoerythrin; curve 5, β -carotene. The absorption spectra shown are for pure pigments dissolved in nonpolar solvents, except for curve 4, which represents an aqueous buffer of phycoerythrin, a protein from cyanobacteria that contains a phycoerythrin chromophore covalently attached to the peptide chain. In many cases the spectra of photosynthetic pigments in vivo are substantially affected by the environment of the pigments in the photosynthetic membrane. (After Avers 1985.)

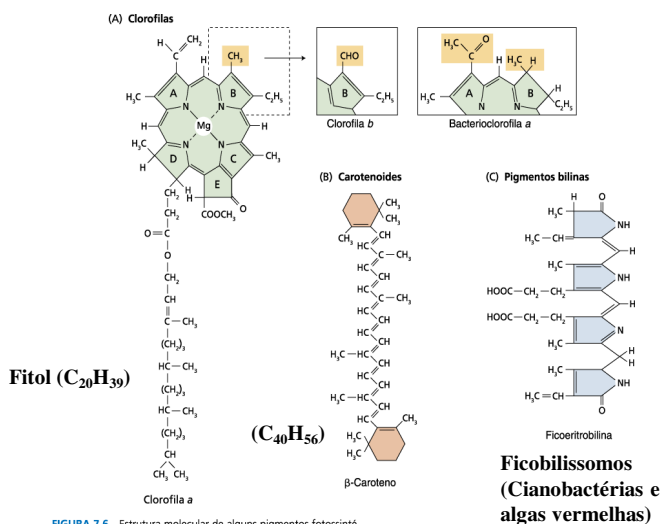


FIGURA 7.6 Estrutura molecular de alguns pigmentos fotossintéticos. (A) As clorofilas possuem uma estrutura de anel do tipo porfirina com um átomo de magnésio (Mg) coordenado no centro e uma longa cauda de hidrocarbonetos hidrofóbicos que as ancora nas membranas fotossintéticas. O anel do tipo porfirina é o sítio dos rearranjos eletrônicos que ocorrem quando a clorofila é excitada e dos elétrons não pareados quando está oxidada ou reduzida. As diversas clorofilas diferem principalmente nos substituintes ao redor dos anéis e nos padrões de ligações duplas. (B) Os carotenoides são polímeros lineares que servem tanto como pigmentos das antenas e agentes protetores. (C) Os pigmentos bilinas são tetrapiróis de cadeia aberta encontrados nas antenas e conhecidos como ficobilissomos, que ocorrem nas cianobactérias e nas algas vermelhas.

FUSÃO NUCLEAR QUE OCORRE NO SOL

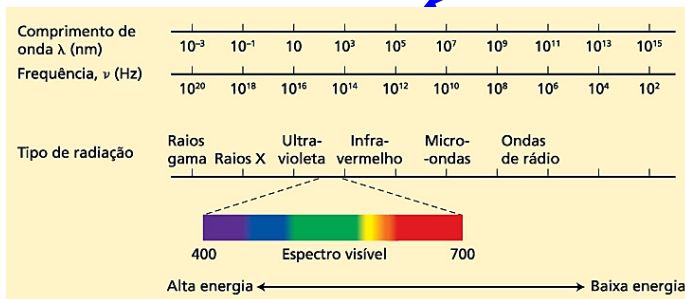
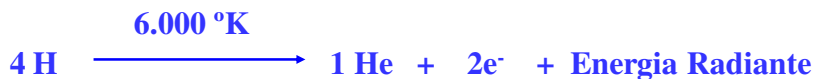
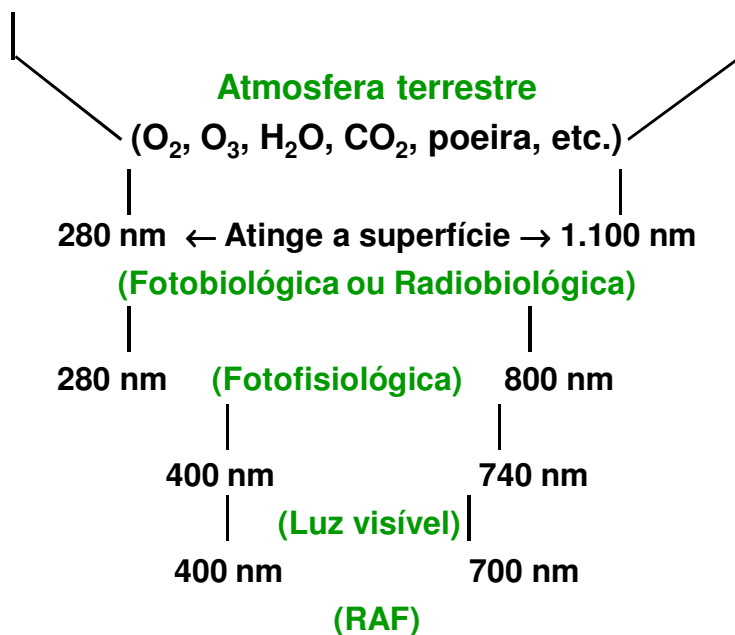


FIGURA 7.2 Espectro eletromagnético. O comprimento de onda (λ) e a frequência (ν) são inversamente relacionados. O olho humano é sensível a apenas uma estreita faixa de comprimentos de onda da radiação, a região visível, que se estende de aproximadamente 400 nm (violeta) até aproximadamente 700 nm (vermelho). A luz de comprimentos de onda curtos (alta frequência) possui alto conteúdo de energia; a luz de comprimentos de onda longos (baixa frequência) possui baixo conteúdo de energia.

FOTOBIOLOGIA E FOTOFISIOLOGIA



O estudo da energia radiante revela que a luz possui natureza **ondulatório-corpúscular**, propagando-se por meio de ondas eletromagnéticas transversais. Que pode ser visualizada como uma onda de partículas denominada de fótons.

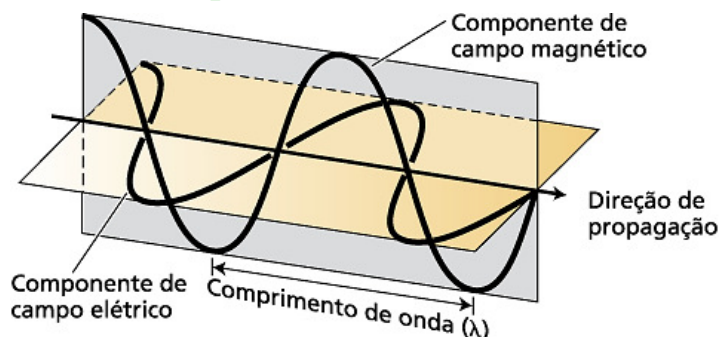


FIGURA 7.1 Luz é uma onda eletromagnética transversa que consiste em campos oscilantes, elétrico e magnético, perpendiculares um ao outro e à direção de propagação da luz. A luz move-se a uma velocidade de $3 \times 10^8 \text{ m s}^{-1}$. O comprimento de onda (λ) é a distância entre sucessivos picos de onda.

Energia de um fóton

- $E \propto \nu$ (energia é diretamente proporcional à frequência);
- $E = h \nu$ (onde: h é a constante de Planck, $6,62 \times 10^{-34} \text{ J s}^{-1}$ e ν é a frequência da luz). $E = \text{joule ou caloria}$
- Como: $c = \lambda \nu \therefore \nu = c \lambda^{-1}$ ($c = 3 \times 10^8 \text{ m s}^{-1}$)
- Temos, então: $E = h c \lambda^{-1}$
- para 1 mol de fótons (1 einstein): $E = N h c \lambda^{-1}$
- onde N é o nº de Avogadro que é $6,02 \times 10^{23} \text{ fótons mol}^{-1}$

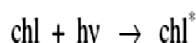
Tabela 1 – Principais radiações de interesse biológico (Hopkins, 2000)

Cor	Faixa de Comprimento de Onda (nm)	Energia Média (kJ mol ⁻¹ fótons)
Ultravioleta	100 – 400	
UV – C	100 – 280	471
UV – B	280 – 320	399
UV – A	320 – 400	332
Visível	400 – 740	
Violeta	400 – 425	290
Azul	425 – 490	274
Verde	490 – 550	230
Amarelo	550 – 585	212
Laranja	585 – 640	196
Vermelho	640 – 700	181
Vermelho distante	700 – 740	166
Infra-Vermelho	> 740	85

1 caloria = 4,1868 joule

Quando as moléculas absorvem ou emitem luz, elas alteram seu estado eletrônico.

A absorção da luz é representada pela equação abaixo, na qual a clorofila no seu estado de menor energia (estado fundamental) absorve um fóton de luz e passa para um estado de maior energia (estado excitado):



A absorção da luz azul excita a clorofila para um estado de maior energia do que o vermelho excitaria, isto porque o azul tem menor comprimento de onda e, consequentemente, maior energia do que o vermelho

Absorção e emissão de luz pela clorofila

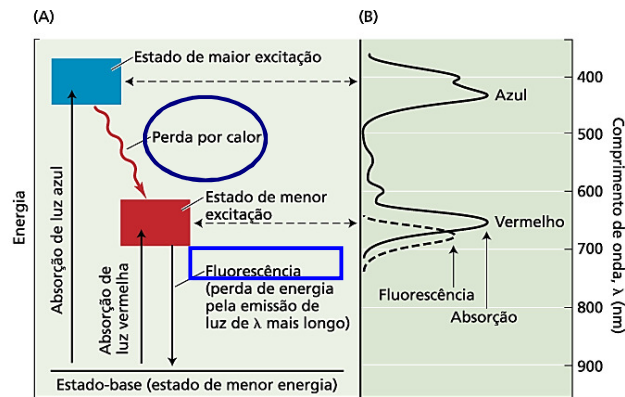


FIGURA 7.5 Absorção e emissão de luz pela clorofila. (A) Diagrama mostrando o nível energético. A absorção ou emissão de luz é indicada pelas linhas verticais que conectam o estado-base com os estados excitados dos elétrons. As bandas de absorção da clorofila no azul e no vermelho (que absorvem fótons azuis e vermelhos, respectivamente) correspondem às setas verticais para cima, significando que a energia absorvida da luz provoca uma alteração na molécula do estado-base para um estado excitado. A seta que

aponta para baixo indica fluorescência, em que a molécula vai do estado de menor excitação para o estado-base, reemitindo energia na forma de fótons. (B) Espectros de absorção e fluorescência. A banda de absorção nos comprimentos de onda longos (vermelho) da clorofila corresponde à luz que possui a energia necessária para causar a transição do estado-base para o primeiro estado de excitação. A banda de absorção nos comprimentos de onda curtos (azul) corresponde à transição para o estado de maior excitação.

Tempo no estado excitado de vida curta: 10^{-9} segundos;

Tempo de vibração: 10^{-12} a 10^{-13} segundos.

RESSONÂNCIA INDUZIDA E TRANSFERÊNCIA DE ELÉTRONS

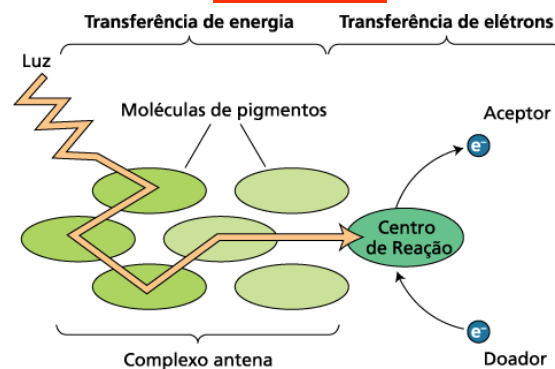


Figura 7.10 Conceito básico da transferência de energia durante a fotossíntese. Muitos pigmentos juntos servem como uma antena, coletando a luz e transferindo sua energia para o centro de reação, onde as reações químicas armazenam parte dessa energia por transferência de elétrons de um pigmento de clorofila para uma molécula aceptora de elétrons. Um doador de elétrons reduz, então, a clorofila novamente. **A transferência de energia na antena é um fenômeno puramente físico e não envolve qualquer alteração química.**

RENDIMENTO QUÂNTICO (Φ)

$$\Phi = \frac{\text{TRABALHO FOTOQUÍMICO}}{\text{QUANTA DE LUZ ABSORVIDA (MOL DE FÓTONS)}}$$

- **Obs 1:** o trabalho fotoquímico pode ser medido em moles de O_2 liberados, também em moles de CO_2 assimilado ou carboidrato formado;
- **Obs 2:** medições do rendimento quântico indicam que na maioria das moléculas de clorofila excitada predominam as reações fotoquímicas (95%) contra 5% de fluorescência. Indicando uma alta eficiência fotoquímica;

RENDIMENTO QUÂNTICO (Φ)

$$\Phi = \frac{\text{TRABALHO FOTOQUÍMICO}}{\text{QUANTA DE LUZ ABSORVIDA (MOL DE FÓTONS)}}$$

- **Obs 3:** enquanto que o rendimento quântico para os produtos da fotossíntese é muito baixo. Plantas terrestres conseguem um rendimento quântico em torno de 0,1 mol de O_2 / mol de fótons absorvidos.

Requerimento quântico é o inverso do rendimento quântico, ou seja, quanta de luz absorvidos / trabalho fotoquímico.

Canalização da excitação do sistema de antena em direção ao centro de reação (200 a 300 clorofilas).

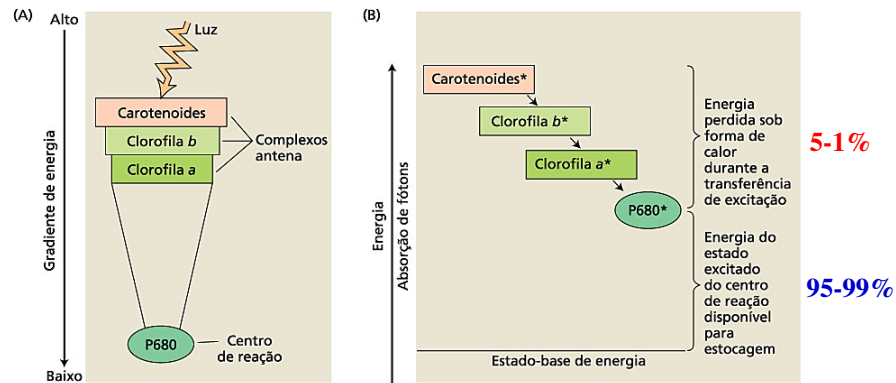
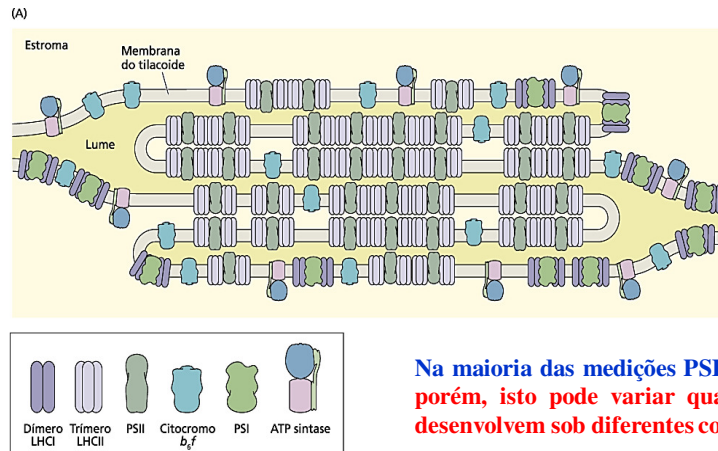


FIGURA 7.19 Canalização da excitação do sistema de antena em direção ao centro de reação. (A) A energia do estado excitado dos pigmentos aumenta com a distância do centro de reação, isto é, os pigmentos mais próximos do centro de reação possuem menor energia que os pigmentos mais distantes. Esse gradiente de energia faz a transferência de excitação em direção ao centro de reação ser ener-

geticamente favorável e a transferência de excitação de volta para as porções periféricas da antena, energeticamente desfavorável. (B) Por esse processo, parte da energia é perdida sob forma de calor para o ambiente, mas, sob condições ótimas, a quase totalidade das excitações absorvidas pelos complexos antena pode ser transferida para o centro de reação. Os asteriscos indicam estados de excitação.



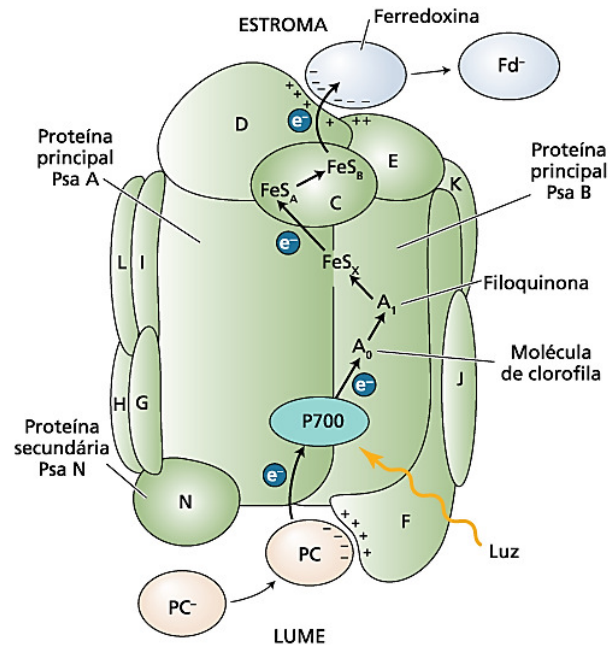
Na maioria das medições PSII : PSI $\therefore$ 1,5 : 1,0, porém, isto pode variar quando as plantas se desenvolvem sob diferentes condições de luz.

Figura 7.18 (A) Organização dos quatro principais complexos proteicos da membrana do tilacoide. O fotossistema II está localizado predominantemente na região empilhada das membranas dos tilacoides; o fotossistema I e a sintase do ATP encontram-se na região não-empilhada projetando-se para o estroma. Os complexos citocromo b₆f estão distribuídos regularmente nas duas áreas. Esta separação lateral dos dois fotossistemas exige que os elétrons e prótons produzidos pelo fotossistema II sejam transportados por uma distância considerável, antes que possam sofrer a ação do fotossistema I e da sintase do ATP.

Estrutura do PSI

Proteínas A e B
(66 e 70 kDa);

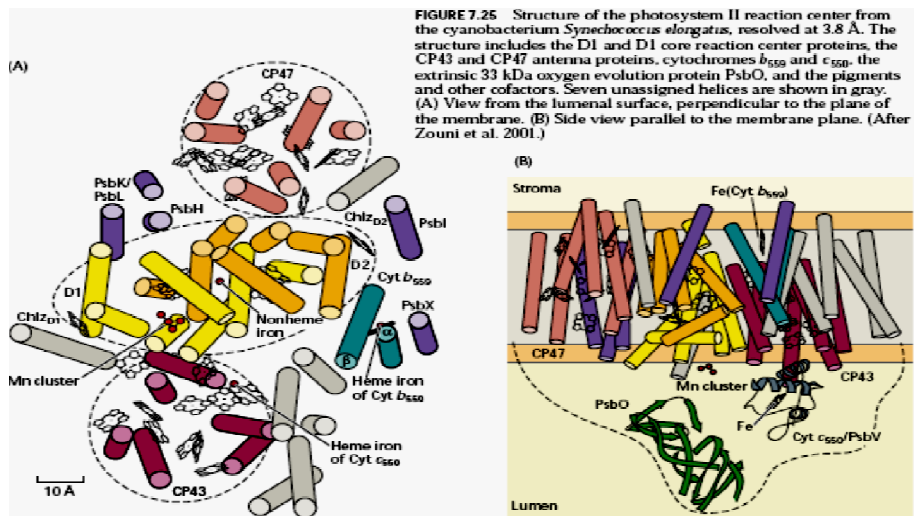
Proteínas C a N
(12 proteínas).



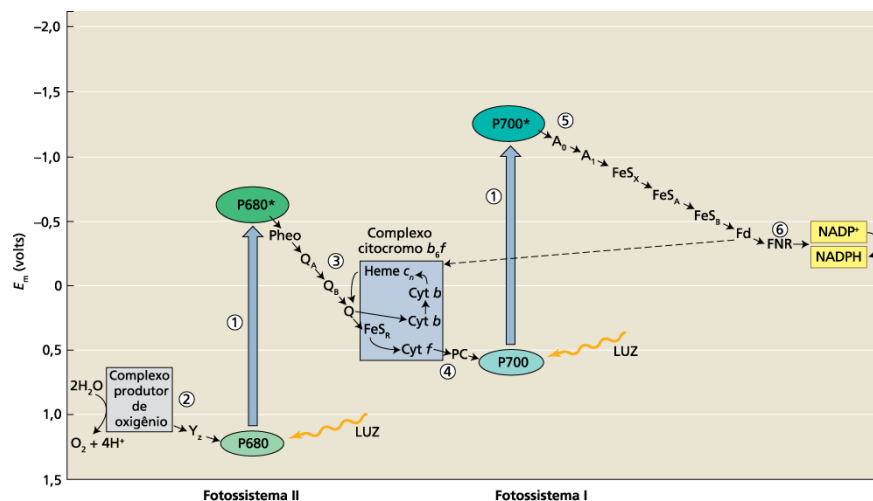
Componentes da estrutura do:

- **PSII:**
 - Proteínas D_1 (32 kDa) e D_2 (34 kDa);
 - Complexos proteína-clorofila CP43 e CP47;
 - Complexo protéico de evolução de O_2 (OEC): 3 proteínas com 16, 23 e 33 kDa, agrupamento de Mn^{2+} , Ca^{2+} e Cl^- .
- **CMCH** (complexo de moléculas coletoras do PSII): **Trímero.**
- **CMCI** (complexo de moléculas coletoras do PSI): **Dímero**
- **O sistema de antena de plantas superiores tem de 200 a 300 clorofilas por centro de reação.**

Estrutura do centro de reação do fotossistema II (PSII) da cianobactéria *Synechococcus elongatus*.



Esquema Z para o fluxo de elétrons não cíclico e cíclico em organismos fotossintetizantes produtores de O_2 .



Yz é um resíduo de tirosina na proteína D₁ e A₀ é uma clorofila e A₁ é filoquinona.

Mecanismo de transferência de elétrons e de prótons na membrana dos tilacóides

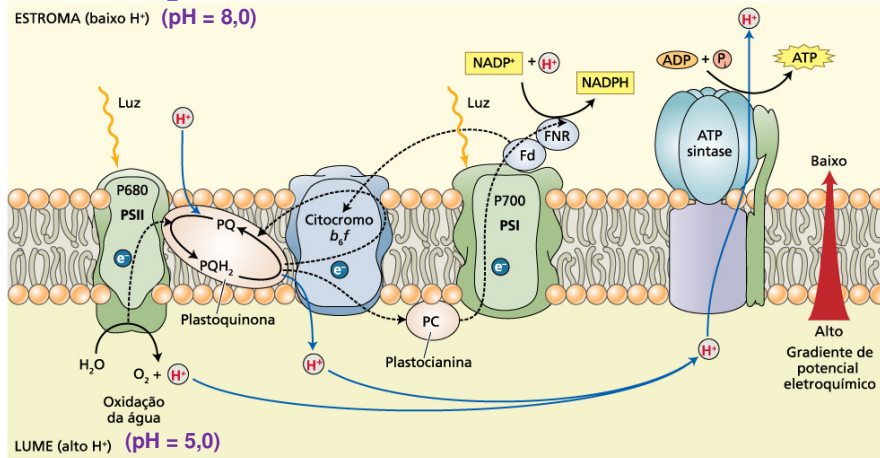
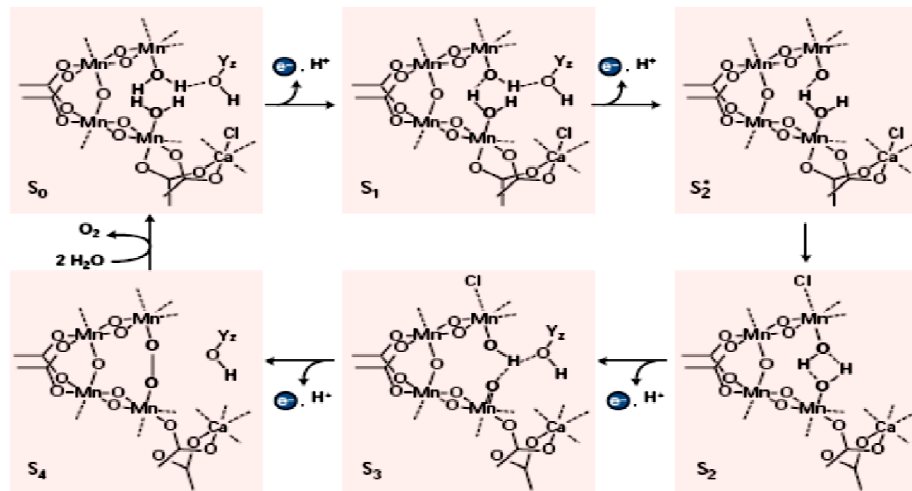


FIGURA 7.22 A transferência de elétrons e prótons na membrana do tilacoide é feita vetorialmente por quatro complexos proteicos (ver Figura 7.18B para as estruturas). A água é oxidada e os prótons são liberados no lúmen pelo PSII. O PSI reduz o $NADP^+$ a NADPH no estroma, por meio da ferredoxina (Fd) e da flavoproteína ferredoxina-NADP redutase (FNR). Os prótons são também transportados para o lúmen pelo complexo citocromo b_6/f e contribuem para o gra-

diente eletroquímico. Esses prótons necessitam, então, difundir-se até a enzima ATP sintase, onde sua difusão, por meio do gradiente de potencial eletroquímico, será utilizada para sintetizar ATP no estroma. A plastoquinona reduzida (PQH₂) e a plastocianina transferem elétrons para o citocromo b_6/f e para o PSI, respectivamente. As linhas tracejadas representam a transferência de elétrons; as linhas contínuas representam o movimento de prótons.

Modelo do ciclo do estado S da evolução de O_2 no PSII

FIGURE 7.26 Model of the S state cycle of oxygen evolution in PSII. Successive stages in the oxidation of water via the Mn oxygen-evolving complex are shown. Y_z is a tyrosine radical that is an intermediate electron carrier between P680 and the Mn cluster. (After Tommos and Babcock 1998.)



Estruturas e reações das plastoquinonas que operam no PSII

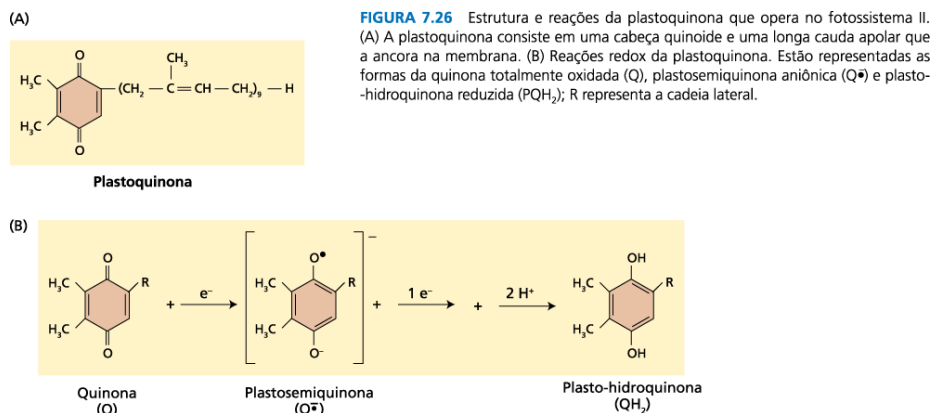
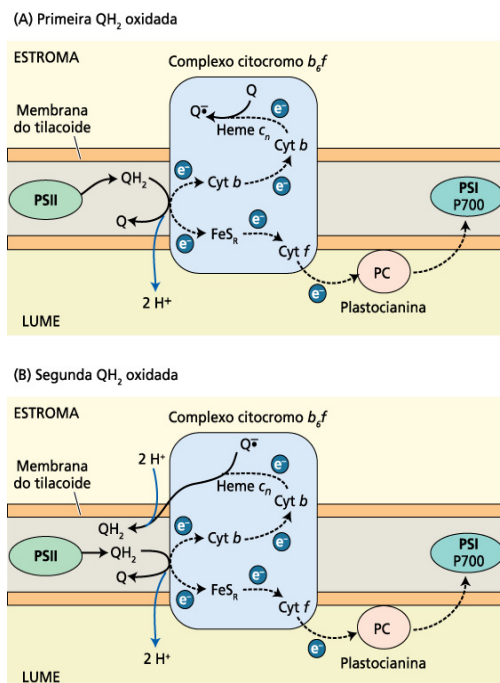
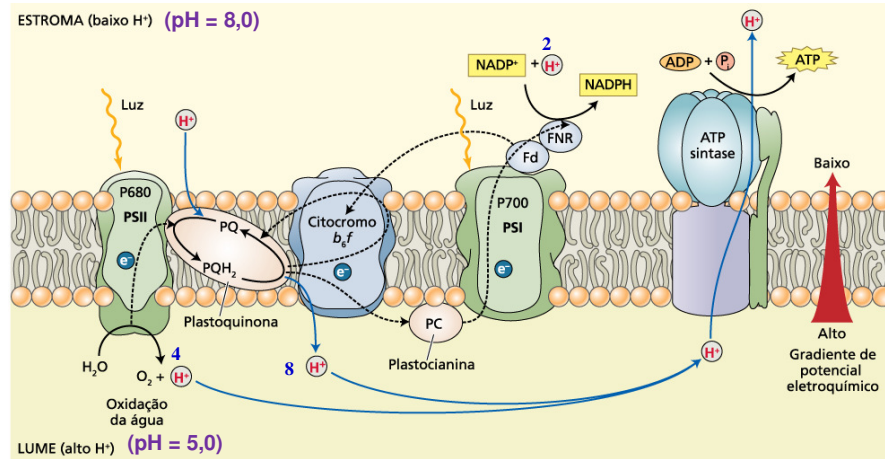


FIGURA 7.26 Estrutura e reações da plastoquinona que opera no fotossistema II. (A) A plastoquinona consiste em uma cabeça quinóide e uma longa cauda apolar que a ancora na membrana. (B) Reações redox da plastoquinona. Estão representadas as formas da quinona totalmente oxidada (Q), plastosemiquinona aniônica ($Q^{\bullet-}$) e plasto-hidroquinona reduzida (PQH_2); R representa a cadeia lateral.

Mecanismo de transferência de elétrons e de prótons no complexo do citocromo b_6f .

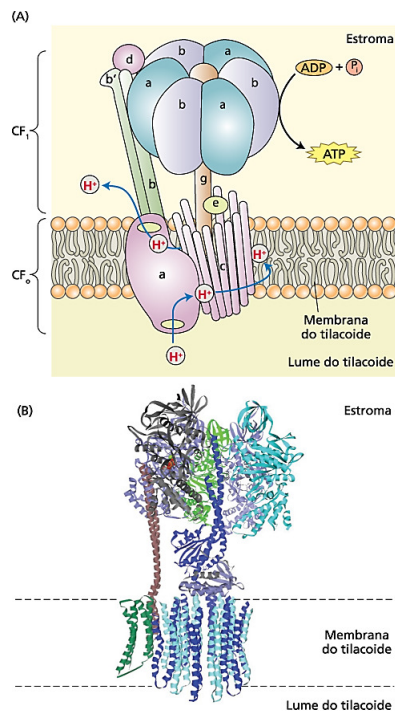


Transporte de prótons e a síntese de ATP (Fotofosforilação não cíclica e cíclica)



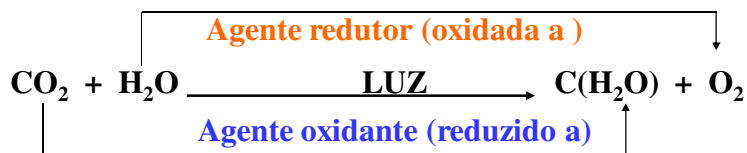
A estequiometria de H^+ transportados para ATP sintetizado foi recentemente calculada como sendo de $14 H^+/3 ATP$ ($4,67 H^+/ATP$).

$$\Delta p = \Delta E - 59 \Delta pH \quad \Delta pH = (pH_d - pH_r)$$



ESTRUTURA DA SINTASE DO ATP

FIGURA 7.32 Composição das subunidades (A) e estrutura cristalina compilada (B) da ATP sintase F_1F_0 cloroplástica. Esta enzima consiste de um grande complexo com múltiplas subunidades, CF_1 , ligado no lado estromal da membrana a uma porção integral de membrana conhecida como CF_0 . A CF_1 consiste de cinco diferentes polipeptídeos, com uma estequiometria de $\alpha_3, \beta_3, \gamma, \delta, \epsilon$. A CF_0 contém provavelmente quatro diferentes polipeptídeos, com uma estequiometria de a, b, b', c_{14} . Prótons provenientes do lume são transportados pelo polipeptídeo giratório c e ejetados no lado do estroma (segundo W. Frasch, resultados não-publicados).



Considerando os potenciais de oxido-redução dos componentes:

Reação 1: $\text{H}_2\text{O/O}_2$ $E'_0 = +0,81$ volt

Reação 2: $\text{CO}_2/\text{C(H}_2\text{O)}$ $E'_0 = -0,40$ volt

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

$$\Delta E'_0 = -0,40 - (+0,81) = -1,21 \text{ volt}$$

Então, a energia livre do processo é:

$$\Delta G' = -nF\Delta E'_0 = -4 \times 23 \text{ kcal mol}^{-1} \times (-1,21 \text{ volt})$$

$$\Delta G' = 112 \text{ kcal mol}^{-1} \text{ (Para a glicose: } 112 \times 6 = 672 \text{ kcal mol}^{-1}\text{)}$$

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

Para a liberação de 1 O_2 são necessários 8 fótons.

A energia da luz vermelha sendo de 40 kcal mol^{-1} , têm-se:

$$8 \times 40 \text{ kcal mol}^{-1} = 320 \text{ kcal mol}^{-1}$$

Logo a eficiência das reações fotoquímicas é de:

$$\frac{320 \text{ kcal mol}^{-1}}{112 \text{ kcal mol}^{-1}} = 100 \%$$

$$\frac{320 \text{ kcal mol}^{-1}}{112 \text{ kcal mol}^{-1}} = X$$

$$X = 35\%$$

UNIDADE V - FOTOSSÍNTESE

4. Fixação do carbono

4.1. Ciclo de redução do carbono (plantas C_3) (Ciclo de Calvin)

4.1.1. Síntese de sacarose e de amido

4.1.2. Regulação do ciclo de Calvin

4.2. Fotorrespiração

4.3. Mecanismos de concentração de CO_2

4.3.1. O ciclo C_4 (separação espacial)

4.3.2. Plantas CAM (separação temporal)

4.4. Fisiologia comparada das plantas C_3 , C_4 e CAM

Estimativas recentes indicam que cerca de 200 bilhões de toneladas de CO_2 são assimiladas por ano através do ciclo da redução do carbono ou ciclo de Calvin.

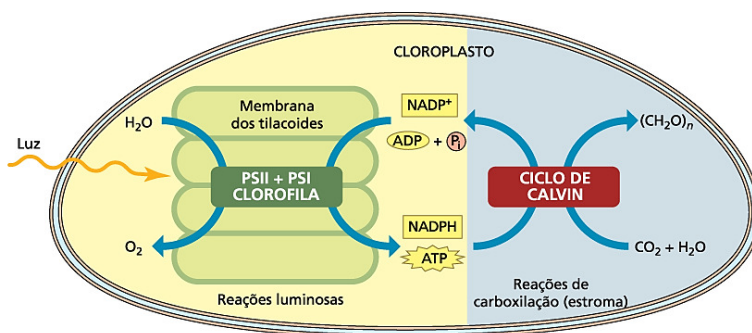


FIGURA 8.1 Reações luminosas e de carboxilação da fotossíntese em cloroplastos de plantas terrestres. Nas membranas dos tilacoides, a excitação da clorofila no sistema de transporte de elétrons [fotossistema II (PSII) + fotossistema I (PSI)] pela luz induz a formação

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 CO_2 atmosférico a carboidratos (trioses fosfato).

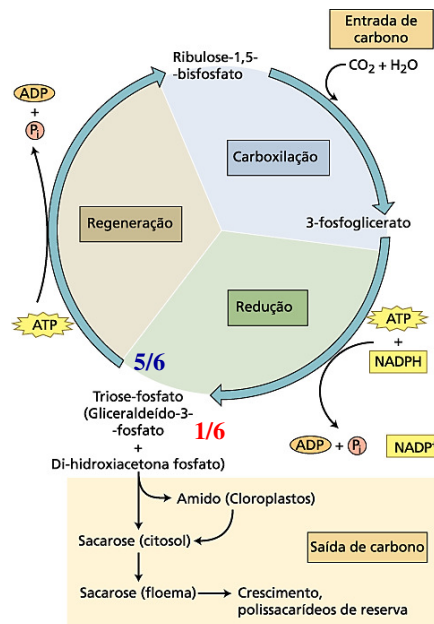
Equação geral da fotossíntese



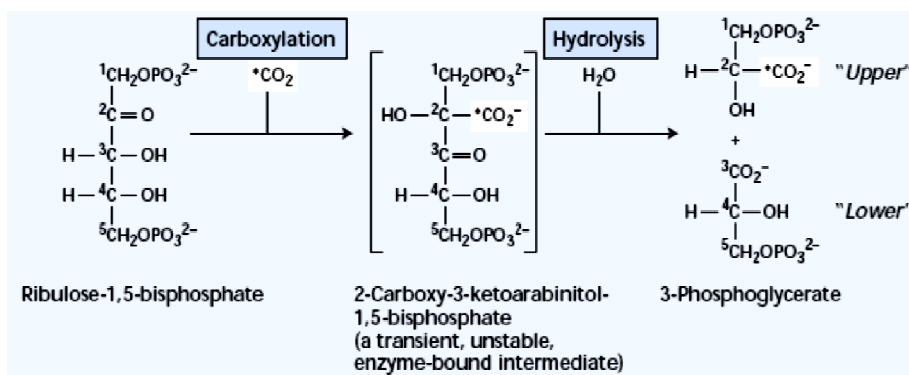
O ciclo de Calvin opera em três estágios:

1. **Carboxilação**, em que o CO_2 é covalentemente ligado a um esqueleto de carbono;
2. **Redução**, onde são formados os carboidratos ao custo de ATP formado fotoquimicamente e de NADPH;
3. **Regeneração**, onde se dá a reconstituição da ribulose-1,5-bifosfato, aceptora do CO_2 .

Em situação de equilíbrio, o carbono que entra no ciclo como CO_2 , iguala-se ao carbono que deixa o ciclo como triose fosfato.



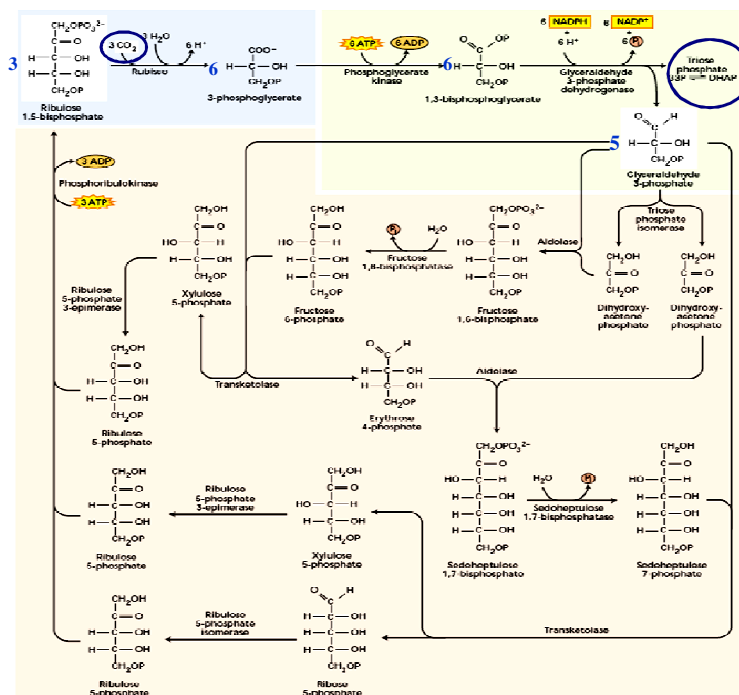
A carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato pela Rubisco



A Rubisco (L_8S_8) tem uma massa molecular de 560 kDa, com:

- 8 subunidades grandes (55 kDa) – DNA cloroplasto;
- 8 subunidades pequenas (14 kDa) – DNA nuclear (induzida pela luz);

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



Ciclo de redução
do carbono
ou

ciclo de redução
das
pentoses-
fosfato

ou
ciclo de
Calvin

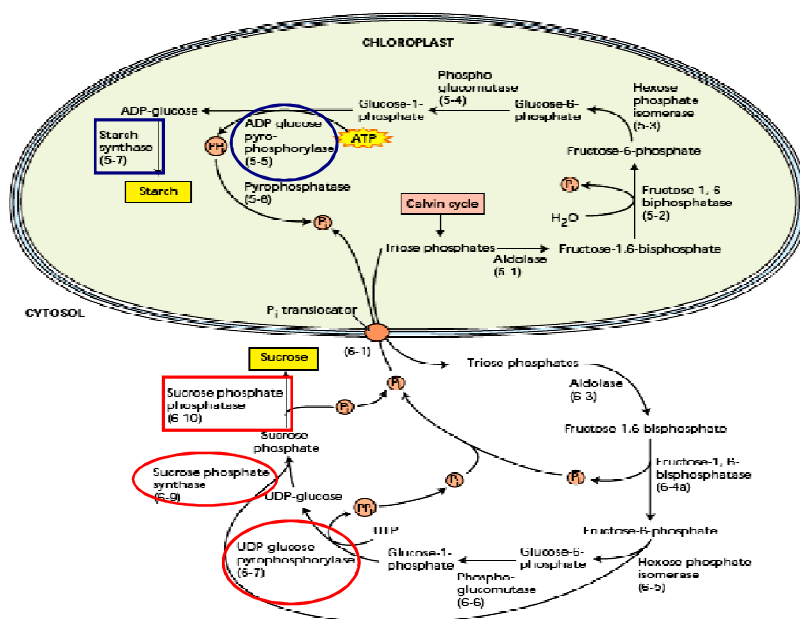


FIGURE 8.14 The syntheses of starch and sucrose are competing processes that occur in the chloroplast and the cytosol, respectively. When the cytosolic P_i concentration is high, chloroplast triose phosphate is exported to the cytosol via the

P_i in exchange for P_o , and sucrose is synthesized. When the cytosolic P_i concentration is low, triose phosphate is retained within the chloroplast, and starch is synthesized. The numbers facing the arrows are keyed to Tables 8.5 and 8.6.

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. Quinase da ribulose-5-fosfato.

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

Regulação da RUBISCO pela luz

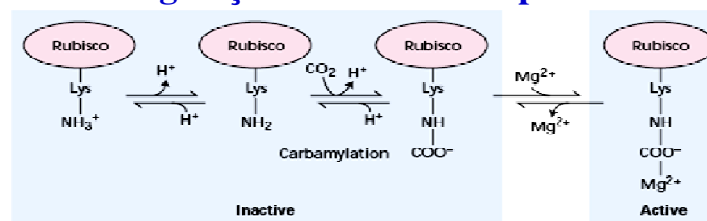


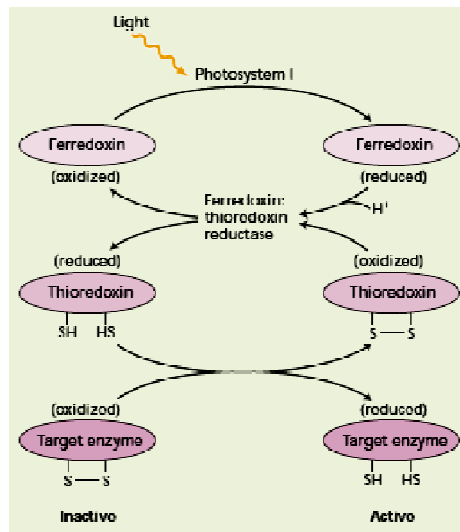
Figura 8.6 – Uma maneira pela qual a rubisco é ativada envolve a formação de um complexo carbamato- Mg^{2+} no grupo ϵ -amino de uma lisina do sítio ativo da enzima. Dois prótons são liberados. A ativação é acentuada pelo aumento na concentração de Mg^{2+} e pH mais elevado que resulta da iluminação. O CO_2 participante da reação carbamato- Mg^{2+} não é o mesmo CO_2 envolvido na carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato.

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

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

NOITE → O carboxiarabinitol-1-P liga-se à Rubisco, inativando-a.

obs: Na luz a ativase da Rubisco retira este açúcar, reativando a Rubisco.



O sistema ferredoxina-tiorredoxina reduz enzimas específicas na luz.

FIGURE 8.5 The ferredoxin-thioredoxin system reduces specific enzymes in the light. Upon reduction, biosynthetic enzymes are converted from an inactive to an active state. The activation process starts in the light by a reduction of ferredoxin by photosystem I (see Chapter 7). The reduced ferredoxin plus two protons are used to reduce a catalytically active disulfide ($-S-S-$) group of the iron-sulfur enzyme ferredoxin-thioredoxin reductase, which in turn reduces the highly specific disulfide ($-S-S-$) bond of the small regulatory protein thioredoxin (see Web Topic 8.4 for details). The reduced form ($-SH-HS-$) of thioredoxin then reduces the critical disulfide bond (converts $-S-S-$ to $-SH-HS-$) of a target enzyme and thereby leads to activation of that enzyme. The light signal is thus converted to a sulfhydryl, or $-SH$, signal via ferredoxin and the enzyme ferredoxin-thioredoxin reductase.

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.

Ciclo oxidativo fotossintético C_2 (Fotorrespiração)

O metabolismo fotossintético do carbono nas folhas intactas reflete o balanço entre dois ciclos mutuamente opostos e interligados (ciclo de Calvin e fotorrespiração).

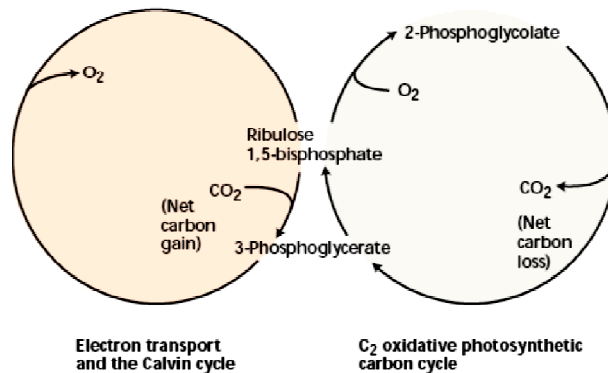
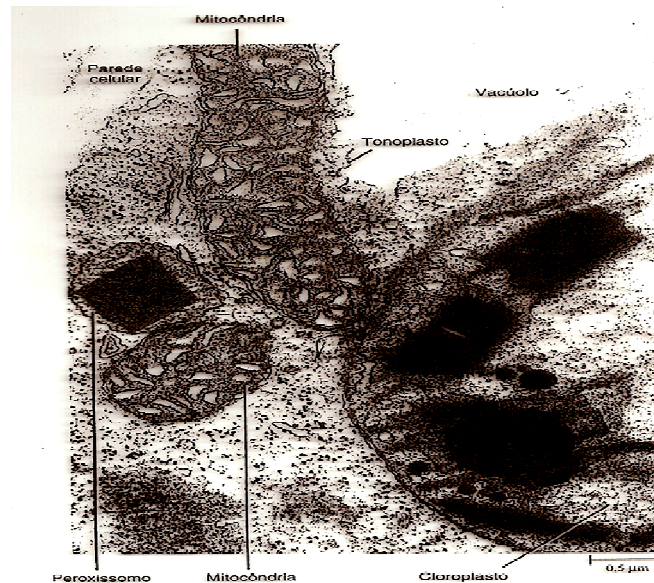


Figura 8.8 – O fluxo de carbono na folha é determinado pelo balanço entre dois ciclos mutuamente opostos. Enquanto o ciclo de Calvin é capaz de operar independentemente na presença de substratos adequados gerados pelo transporte fotossintético de elétrons, o ciclo oxidativo fotossintético C_2 do carbono requer uma operação continuada do ciclo de Calvin para regenerar a ribulose-1,5-bisfosfato.



3.17
Organelas em uma célula da folha de tabaco (*Nicotiana tabacum*). Um peroxissomo com uma grande inclusão cristalina e uma única membrana envoltória pode ser comparado com as duas mitocôndrias e o cloroplasto, os quais são envolvidos por duas membranas. Devido ao plano da seção, a natureza dupla do envoltório do cloroplasto é visível apenas na porção inferior da micrografia. O tonoplasto, membrana única, separa o vácuolo do resto do citoplasma.

FOTORRESPIRAÇÃO

Em temperaturas altas das regiões tropicais as perdas de carbono pela fotorrespiração podem ser mais elevadas do que os 25% em condições ambientais mais amenas (25 °C).

As perdas de carbono pela fotorrespiração dependem das concentrações de CO₂ e O₂, das propriedades cinéticas da rubisco e da temperatura.

O aumento de temperatura diminui a solubilidade dos gases, afetando mais a solubilidade do CO₂ do que a do O₂. Desta forma, tem-se:

↑ Temperatura ⇒ ↓ [CO₂/O₂]

↑ Temperatura ⇒ ↑ Atividade oxigenásica da Rubisco

↑ Temperatura ⇒ ↑ Fotorrespiração

Obs 1: A fotorrespiração reduz a assimilação líquida de CO₂, ou seja, reduz a fotossíntese líquida. Esta redução pode superar os 40%.

$$\text{FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA} = \text{FOTOSSÍNTESE TOTAL} - (\text{RS}_{\text{mit}} + \text{Fotorrespiração})$$

Obs 2: Quanto maior for a fotorrespiração, menor será a fotossíntese líquida.

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

- Taxa fotossintética mais alta;
- Baixa perda de CO₂ na presença da luz;
- Anatomia foliar característica (presença de bainha vascular); →
- Baixo consumo de H₂O por unidade de matéria seca produzida.

Estas características estão relacionadas com o processo de fixação de CO₂ através do ciclo dos ácidos dicarboxílicos das plantas C₄ (1% de todas as espécies conhecidas possuem o metabolismo C₄). →

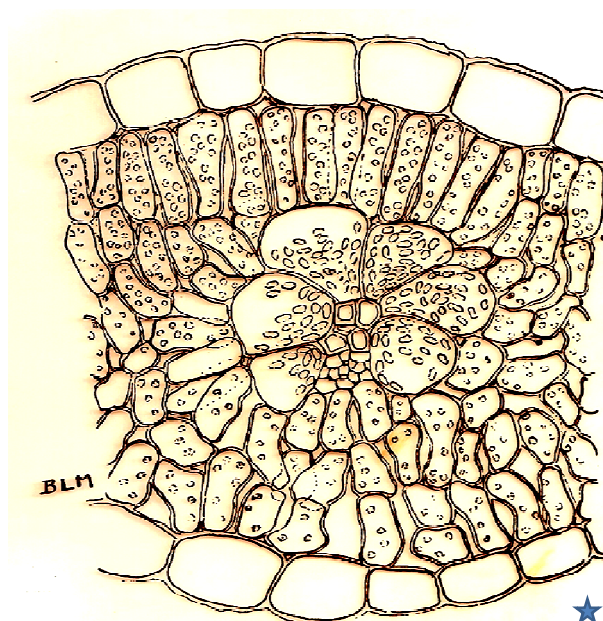


Figura 18. Corte transversal de uma folha que apresenta a síndrome Kranz. Original gentilmente cedido pelo Profa. Dra. Berta Lange de Morretes.

As espécies C_4 estão agrupadas taxonomicamente dentro de várias famílias e gêneros (Downton, 1975).

Dicotiledôneas

Família	Gênero	Nome vulgar
Aizoaceae	<i>Mollugo</i>	-----
Amaranthaceae	<i>Alternanthera</i>	Carrapichinho
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i>	Caruru
Amaranthaceae	<i>Gomphrena</i>	Perpétua
Boraginaceae	<i>Heliotropium</i>	Heliotrópio
Compositae	<i>Pectis</i>	-----
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	Amendoim-bravo; Erva-de-santa-Luzia
Nyctaginaceae	<i>Boerhaavia</i>	Erva-tostão

Monocotiledôneas

Família	Gênero	Nome vulgar
Cyperaceae	<i>Cyperus</i>	Tiririca
Gramineae	<i>Andropogum</i>	Capim-rabo-de-burro
Gramineae	<i>Aristida</i>	Capim-barba-de-bode
Gramineae	<i>Brachiaria</i>	Capim-fino
Gramineae	<i>Cenchrus</i>	Capim-carrapicho
Gramineae	<i>Digitaria</i>	Capim-colchão
Gramineae	<i>Echinochloa</i>	Capim-da-colônia
Gramineae	<i>Eleusine</i>	Capim-pé-de-galinha
Gramineae	<i>Panicum</i>	Capim-colonião
Gramineae	<i>Paspalum</i>	Gramma-batatais
Gramineae	<i>Pennisetum</i>	Capim-napier
Gramineae	<i>Saccharum officinarum</i>	Cana-de-açúcar
Gramineae	<i>Zea mays</i>	Milho
Gramineae	<i>Sorghum vulgare</i>	Sorgo



24
via de fixação do carbono em milho (*Zea mays*), uma planta C_4 . O dióxido de carbono é fixado primeiramente nas células do mesofilo como oxaloacetato, qual é rapidamente convertido em malato. O malato é então transportado para células da bainha do feixe, onde o CO_2 é liberado para entrar no ciclo de Calvin, finalmente produzindo açúcares e amido. O piruvato retorna às células do mesofilo para regeneração de fosfoenolpiruvato (PEP). Portanto, há uma separação espacial entre a via C_4 , que ocorre nas células do mesofilo, e o ciclo de Calvin, que se localiza nas células da bainha do feixe.

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 (PEP carboxilase e diquinase 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 (Separação espacial)

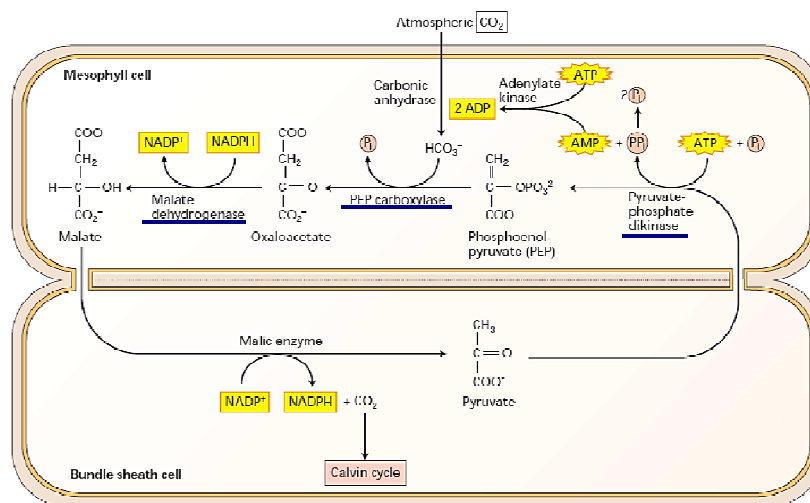
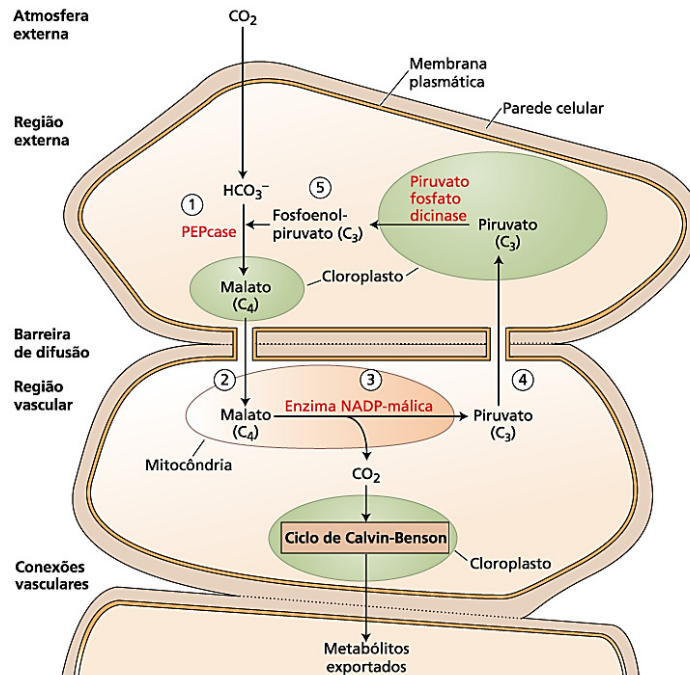


FIGURE 8-11 The C₄ photosynthetic pathway. The hydrolysis of two ATP drives the cycle in the direction of the arrows, thus pumping CO₂ from the atmosphere to the Calvin cycle of the chloroplasts from bundle sheath cells.

Obs: As enzimas citosólicas são ativadas pela luz

O ciclo C_4 consiste de cinco etapas sucessivas:



O ciclo C_4 consiste de cinco etapas sucessivas:

1. Ocorre a fixação de CO_2 (como HCO_3^-) pela enzima PEP carboxilase no citosol das células do mesófilo, formando oxaloacetato que é convertido para malato ou aspartato, dependendo da espécie;
2. Os ácidos C_4 são transportados das células do mesófilo para as células da bainha do feixe vascular, via plasmodesmas;
3. Estes ácidos C_4 são descarboxilados nas células da bainha vascular, liberando CO_2 e produzindo piruvato ou alanina. O CO_2 é fixado pela Rubisco (ciclo de Calvin) na bainha vascular;

4. Finalmente, ocorre o transporte de piruvato ou alanina (ácidos C_3) para o mesofilo;
5. No mesofilo ocorre a regeneração do PEP com gasto de duas moléculas de ATP. Esta reação é catalisada pela enzima diquinase do piruvato fosfato.

MECANISMO C_4 DE CONCENTRAÇÃO DE CO_2

Vantagens:

A PEP carboxilase utiliza como substrato o HCO_3^- que não compete com o O_2 , ou seja a fotorrespiração é suprimida no mesofilo;

A PEP carboxilase tem alta afinidade pelo HCO_3^- ($K_M = 5 \mu M$), o que a permite atuar em baixas concentrações do substrato. A rubisco tem K_M de $20 \mu M$;

A alta afinidade da PEP carboxilase pelo HCO_3^- permite que as plantas C_4 , que habitam regiões quentes e secas, possam reduzir a abertura dos estômatos e a consequente economia de água sem afetar a fotossíntese;

Como a rubisco se encontra somente nas células da bainha vascular com $[CO_2]$ de $60 \mu M$, as plantas C_4 gastam menos N do que as plantas C_3 .

Desvantagem:

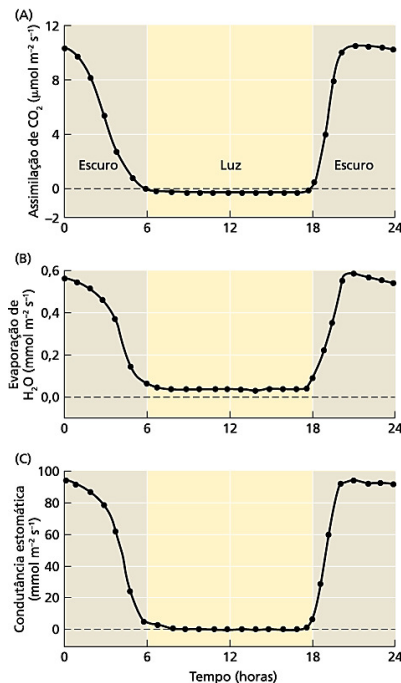
O mecanismo de regeneração do PEP consome 2 ATP. Desta forma as plantas C_4 gastam 5 ATP, enquanto que as plantas C_3 gastam somente 3 ATP por cada CO_2 fixado; ★

Obs: Apesar deste maior consumo de ATP, o mecanismo C_4 é mais eficiente, pois anula a fotorrespiração. Logo, as plantas C_4 têm fotossíntese líquida maior do que as plantas C_3 em condições de clima tropical.

Características das plantas que realizam o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM)

- Variação cíclica de pH (durante o dia aumenta e à noite diminui), devido ao acúmulo de ácidos orgânicos (principalmente malato) durante à noite;
- São, em geral, suculentas (Crassuláceas, Cactáceas, Bromeliáceas, Orquidáceas, Liliáceas e Euforbiáceas);
- Os estômatos abrem-se durante a noite e fecham-se durante quase todo o dia;

- São de regiões áridas e semiáridas;
- O CO_2 é fixado pela PEP carboxilase no período noturno;
- As células do mesofilo, em geral lacunoso, são presentes e ricas em cloroplastos;
- As folhas, quando possuem bainha vascular, tem células idênticas às do mesofilo;
- Possuem também o ciclo de Calvin.



Assimilação de CO_2 , evaporação de H_2O e condutância estomática de uma planta CAM, cacto *Opuntia ficusindica*, durante um período de 24 horas. A planta foi mantida em uma câmara de medição de trocas gasosas no laboratório. O período escuro está indicado por áreas sombreadas. Ao contrário das plantas com metabolismo C_3 ou C_4 , as plantas CAM abrem seus estômatos e fixam CO_2 à noite (Gibson & Nobel, 1986).

Metabolismo CAM (separação temporal)

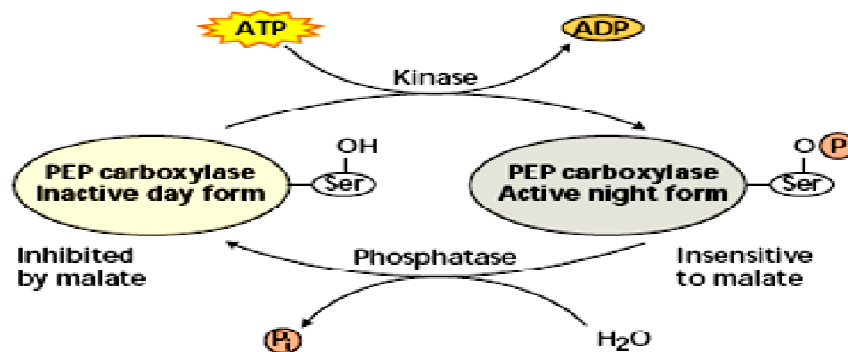
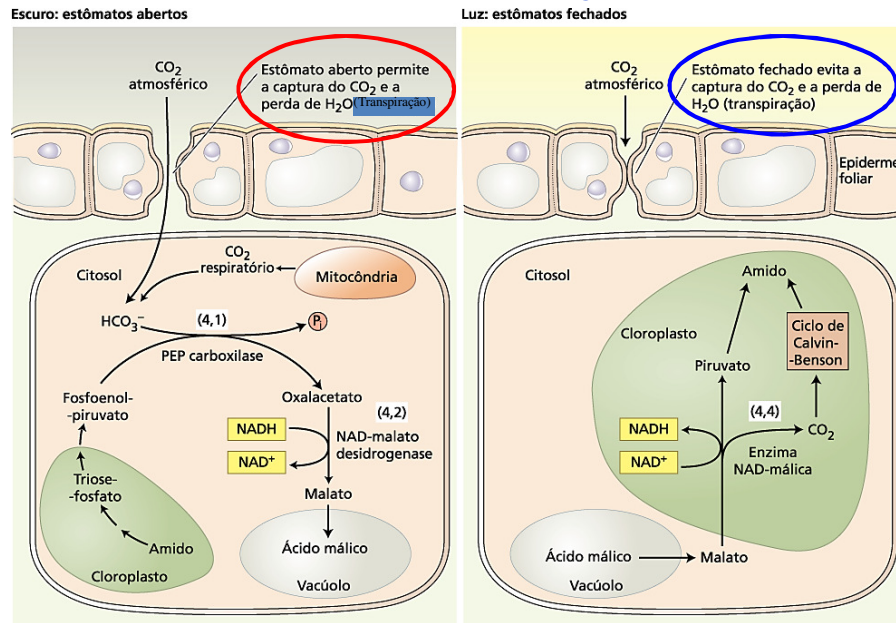


Figura 8.13 – Regulação diária da carboxilase do fosfoenolpiruvato (PEP) de planta CAM. A fosforilação de um resíduo de serina (Ser-OP) produz uma forma da enzima que é ativa durante a noite e relativamente insensível ao malato. Durante o dia, a desfosforilação da serina (Ser-OH) produz uma forma que é inibida pelo malato.

Tabela 2 – Parâmetros fisiológicos de plantas C₃, C₄ e CAM

Parâmetro	C ₃	C ₄	CAM
Fotorrespiração	Presente, > de 25 % da fotossíntese bruta	Presente, não detectável	Detectável no final da tarde
Primeiro Produto Estável	Ácido 3-fosfoglicérico (3C)	Ácido oxaloacético (4C)	Ácido oxaloacético (4C)
Ponto de Compensação de CO ₂	Alto, 20 a 100 $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$	Baixo, 0 a 5 $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$	–
Enzima Primária de carboxilação	Rubisco (Km ~20 $\mu\text{M de CO}_2$)	Carboxilase do PEP (Km ~5 $\mu\text{M de HCO}_3^-$)	Carboxilase do PEP
Relação CO ₂ /ATP/NADPH	1: 3: 2	1: 5: 2	1: 6,5: 2
Temperatura Ótima	20 a 25 °C	30 a 45 °C	35 °C
Taxa de Fotossíntese Líquida sob Saturação de luz	10 a 20 ($\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) exemplo: soja	20 a 40 ($\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) exemplo: milho	0,6 a 2,4 ($\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) <i>Agave americana</i>
Razão de transpiração	450 a 1000 $\text{gH}_2\text{O/gMS}$	250 a 350 $\text{gH}_2\text{O/gMS}$	18 a 125 $\text{gH}_2\text{O/gMS}$
Conteúdo de N na folha/máxima fotossíntese	6,5 a 7,5 (% na matéria seca)	3,0 a 4,5 (% na matéria seca)	–
Saturação na Luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	400 – 500	Não saturável	–

UNIDADE V - FOTOSSÍNTESE

5. Aspectos fisiológicos e ecológicos – Fatores que afetam a fotossíntese

5.1. Luz

5.1.1. Anatomia foliar e fotossíntese

5.1.2. Adaptações das folhas para diferentes condições ambientais

5.1.3. Efeito da luz sobre a fotossíntese de folhas intactas

5.1.4. Regulação e reparo do aparelho fotossintético

5.2. Concentração de CO₂

5.3. Temperatura

5.4. Idade da folha e translocação de carboidratos

Fatores que afetam a fotossíntese

Água, nutrientes minerais, luz, CO_2 , temperatura, além da idade e do genótipo da planta são fatores que tem influência sobre a fotossíntese.

Destes, tudo indica que a água é o fator que mais limita a fotossíntese em ecossistemas naturais e agrícolas.

Os desertos são bastantes improdutivos, enquanto os estuários, florestas tropicais e cultivos irrigados tem alta produtividade.

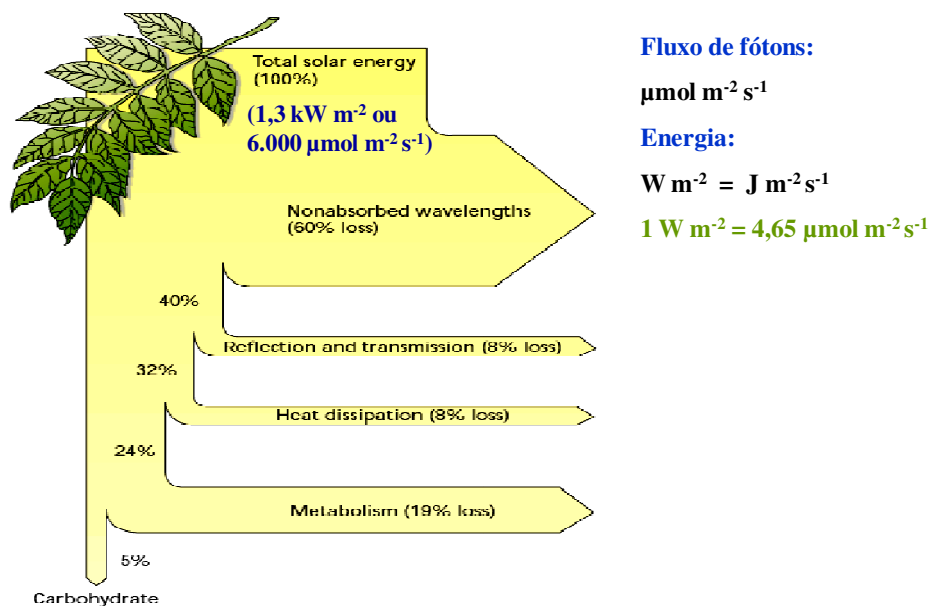
Quando o Ψ_w do solo se torna muito negativo, a expansão celular é retardada e a redução do crescimento foliar é o primeiro sintoma aparente.

A continuidade do estresse hídrico provoca o fechamento estomático e a absorção de CO_2 é reduzida.

Desta forma, a redução no suprimento de água limita a fotossíntese porque reduz tanto a área foliar como a absorção de CO_2 .

LUZ

a) Anatomia foliar e fotossíntese



Conversão de energia solar em carboidratos, realizada por uma folha. Da energia total incidente, apenas 5% são convertidos em carboidratos (Taiz & Zeiger, 2009).

A morfologia, a anatomia e as propriedades óticas das folhas são feitas para interceptar e canalizar com eficiência a luz para os cloroplastos, ou seja, o local onde ocorre a fotossíntese.

A anatomia da folha de uma dicotiledônea, enfatizando suas propriedades óticas, é descrita ao lado:

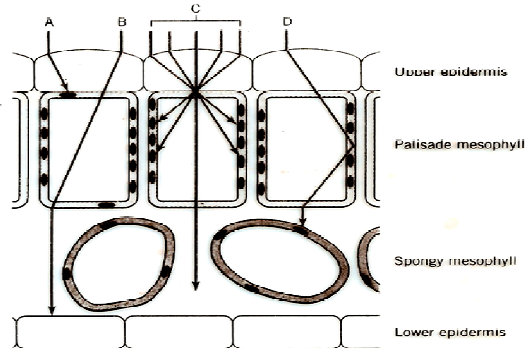


FIGURE 8.4 A simplified diagram illustrating how the optical properties of leaves help to redistribute incoming light and maximize interception by chlorophyll. (A) Photon strikes a chloroplast and is absorbed by chlorophyll. (B) The sieve effect—a photon passes through the first layer of mesophyll cells without being absorbed. It may be absorbed in the next layer of cells or pass through the leaf, to be absorbed by another leaf below. (C) The planoconvex nature of epidermal cells creates a lens effect, redirecting incoming light to chloroplasts along the lateral walls of the palisade cells. (D) The light-guide effect. Because the refractive index of cells is greater than that of air, light reflected at the cell-air interfaces may be channeled through the palisade layer(s) to the spongy mesophyll below.

IRRADIÂNCIA ESPECTRAL

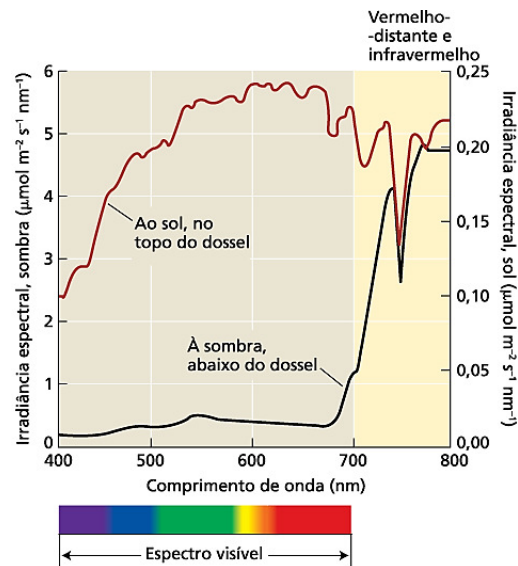


FIGURA 9.4 Distribuição espectral da luz solar, no topo de um dossel e sob ele. Para a luz solar infiltrada, a irradiância total foi de $1.900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; para a sombra, ela foi de $17,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A maior parte da radiação fotossinteticamente ativa foi absorvida pelas folhas do dossel (segundo Smith, 1994).

b) Adaptações de folhas para diferentes condições ambientais

• Adaptações morfológicas

- Folhas de pinheiro são mais circulares quando vistas em uma seção transversal. Sua capacidade de absorção de luz é reduzida, modificação que evita a dessecação quando estas plantas são expostas ao ar seco do inverno ($\downarrow R = \text{superfície/volume}$).
- Espécies de regiões semiáridas e áridas, têm folhas espessas, o que permite o acúmulo de água (plantas suculentas, como as Bromeliáceas, Orquidáceas, Liliáceas e Euforbiáceas).
- Em cacto, as folhas têm sido reduzidas a espinhos e o caule realiza dupla função: armazenagem de água e fotossíntese.

• Heliotropismo (ajustamento solar) – movimento de folhas induzido pela luz.

- **Dia-heliotrópicas:** folhas que maximizam a absorção de luz. Deste modo, elas otimizam a fotossíntese, durante o dia todo, mesmo em condições amenas.

Ex: Girassol, algodão, soja, feijão, alfafa, dentre muitas outras.

- **Para-heliotrópicas:** folhas que minimizam a absorção de luz.

Ex: *Pterodon pubescens* (Fabaceae, Cerrado Central), diminui a sua temperatura para evitar uma alta evaporação.

- **Plantas de sombra comparadas às plantas de sol.**
- ✓ **Taxas fotossintéticas muito baixas, quando expostas ao sol;**
 - ✓ **Sua resposta fotossintética satura em baixos níveis de irradiância;**
 - ✓ **Quando os níveis de irradiância são muito baixos elas fotossintetizam em maiores taxas do que as plantas de sol.**

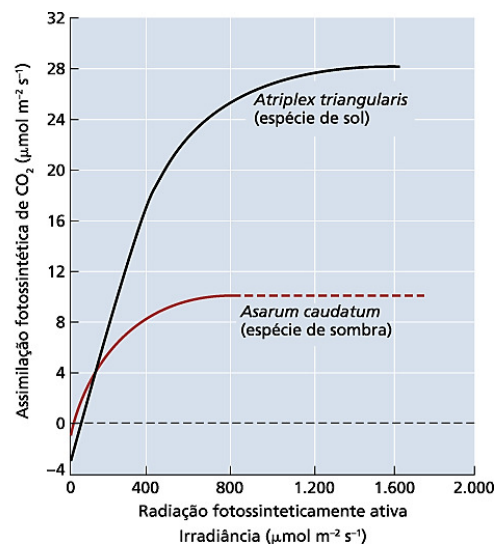
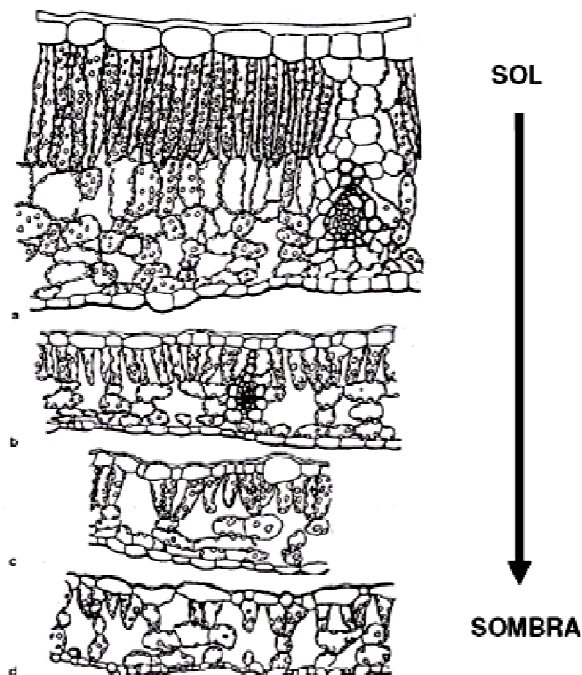


FIGURA 9.7 Curvas de resposta à luz da fixação fotossintética de carbono, em espécies de sol e de sombra. *Atriplex triangularis* é uma espécie de sol e *Asarum caudatum* (gengibre silvestre) é uma espécie de sombra. As plantas de sombra têm tipicamente pontos de compensação da luz baixos e taxas fotossintéticas máximas mais baixas, quando comparadas às plantas de sol. A linha vermelha tracejada foi extrapolada da parte medida da curva (segundo Harvey, 1979).

Folhas de sol versus folha de sombra.

- ✓ Folhas de sombra são maiores em área e menos espessas do que as folhas de sol;
- ✓ Folhas de sombra possuem mais clorofila do que as folhas de sol por unidade de massa;
- ✓ Folhas de sombra têm menos proteínas, incluindo a Rubisco, nos cloroplastos do que as folhas de sol;
- ✓ Folhas de sombra tem uma maior quantidade de complexos coletores de luz, o que permite absorver e utilizar praticamente toda a luz que atinge a folha.

Folhas de bordo
(família das
aceráceas)
expostas a
diferentes
intensidades de
luz (Salisbury &
Ross, 1991).



Características anatômicas contrastantes também podem ser encontradas em folhas da mesma planta (*Thermopsis montana*, leguminosa) expostas a regimes de luz diferentes.

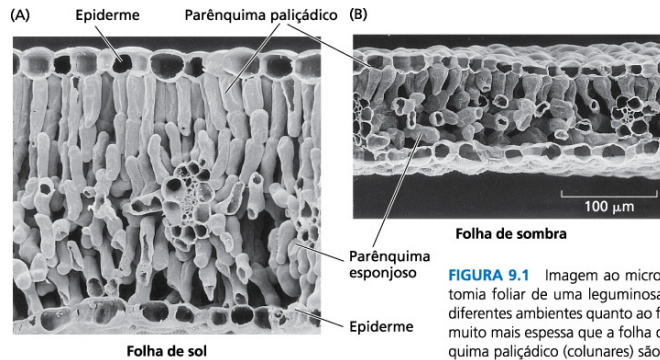
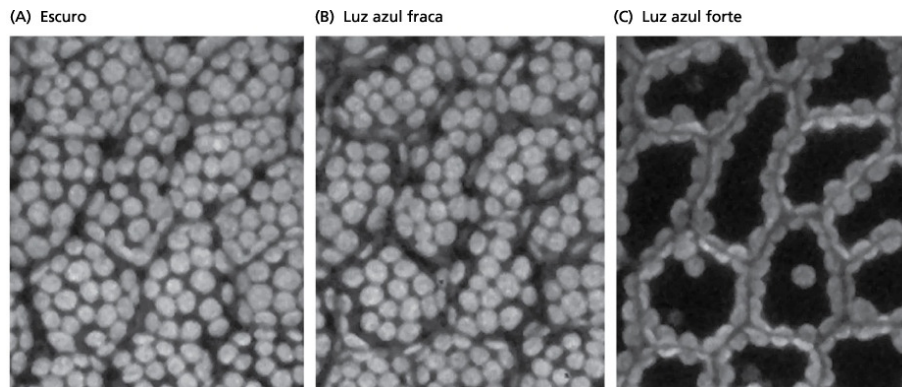


FIGURA 9.1 Imagem ao microscópio eletrônico de varredura da anatomia foliar de uma leguminosa (*Thermopsis montana*) crescendo sob diferentes ambientes quanto ao fator luz. Observe que a folha de sol (A) é muito mais espessa que a folha de sombra (B) e que as células do parênquima paliçádico (colunares) são muito mais longas nas folhas que crescem à luz solar. As camadas de células do parênquima esponjoso podem ser vistas abaixo do parênquima paliçádico (cortesia de T. Vogelmann).



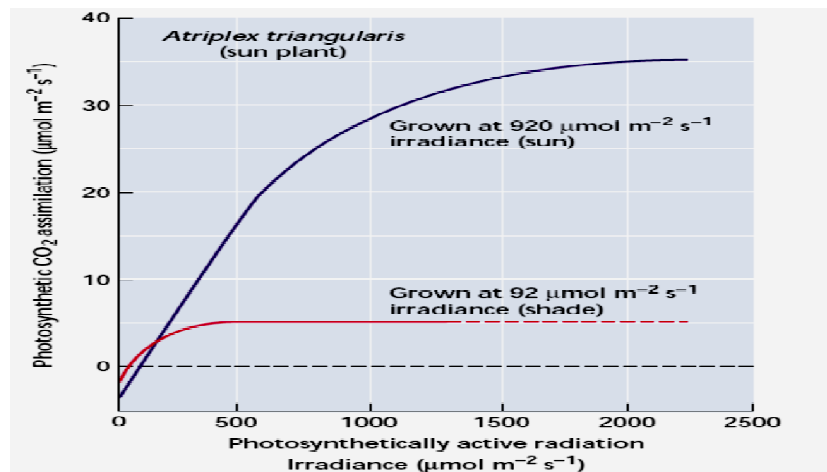
Distribuição de cloroplastos em células fotossintetizantes da lentilha-d'água (*Lemna*). Estas vistas frontais mostram as mesmas células sob três situações: (A) escuro, (B) luz azul fraca e (C) luz azul forte. Em A e B, os cloroplastos estão posicionados próximo à superfície superior das células, onde podem absorver quantidades máximas de luz. Quando as células foram irradiadas com luz azul forte (C), os cloroplastos moveram-se para as paredes laterais, reduzindo a exposição à luz, minimizando a sua absorção (Micrografias cedidas por M. Tlaka e M. D. Fricker).

c) Adaptações de plantas de sol à sombra.

- ✓ Diminuição do ponto de compensação à luz (pela redução da respiração);
- ✓ Redução da taxa fotossintética;
- ✓ Saturação da fotossíntese em baixa irradiância.

Obs 1: A adaptação inversa, ou seja, da sombra pra o sol, é menos comum.

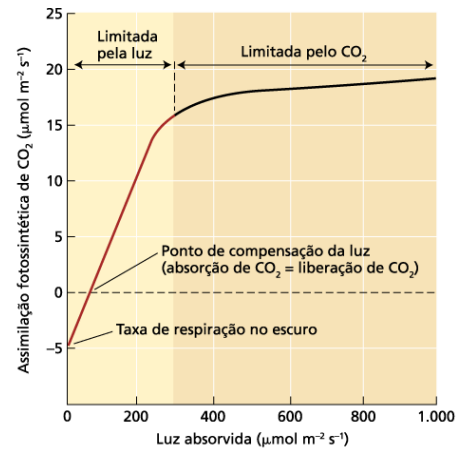
Obs 2: Algumas espécies parecem ser “plantas de sombra obrigatórias”, como *Alocasia*, e outras “plantas de sol obrigatórias”, como girassol (limite genético).



Respostas à luz da fotossíntese de uma planta de sol cultivada sob condições de sol e sombra. A curva superior refere-se a uma folha de *A. triangularis* submetida a uma irradiância 10 vezes maior que a da curva inferior. Na folha sob níveis de luz mais baixos, a fotossíntese satura a uma irradiância substancialmente mais baixa, indicando que as propriedades fotossintéticas de uma folha dependem das suas condições de crescimento. A linha tracejada foi extrapolada da parte medida da curva (Björkman, 1981).

Efeito da luz sobre a fotossíntese de uma folha intacta de uma planta C₃.

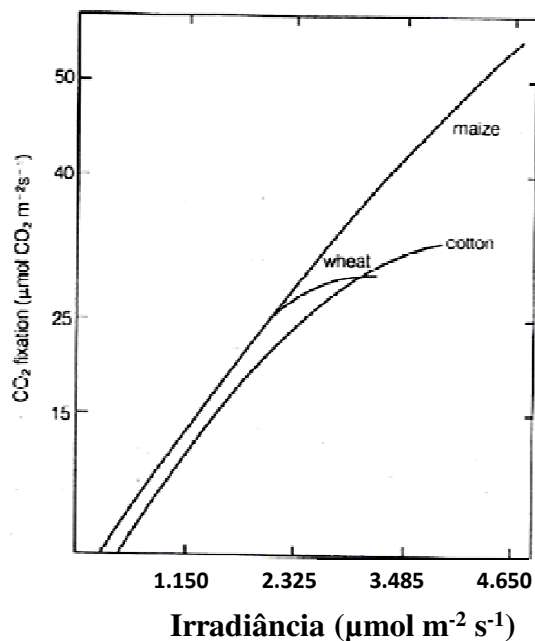
$$FS_{\text{líquida}} = FS_{\text{total}} - RS \quad (RS_{\text{escura}} + FRS)$$



Resposta fotossintética à luz, em uma planta C₃. No escuro, a respiração causa um efluxo líquido de CO₂ oriundo da planta. O ponto de compensação da luz é alcançado quando a assimilação fotossintética de CO₂ iguala-se a quantidade de CO₂ liberada pela respiração. Aumentando a luz acima do ponto de compensação, a fotossíntese eleva-se proporcionalmente, indicando que ela é limitada pela taxa de transporte de elétrons, a qual, por sua vez, é limitada pela quantidade de luz disponível. Essa porção da curva é referida como limitada pela luz. Outros aumentos na fotossíntese são posteriormente limitados pela capacidade de carboxilação da rubisco ou pelo metabolismo das trioses fosfato. Essa parte da curva é limitada pelo CO₂ (Taiz & Zeiger, 2009).

Efeito da intensidade de radiação sobre a taxa de fotossíntese líquida de plantas de milho (C₄) e de trigo e algodão (C₃) (Salisbury & Ross, 1991).

Não, porque enquanto as folhas superiores estão saturadas as inferiores e as internas ainda não atingiram a saturação (efeito de sombreamento).

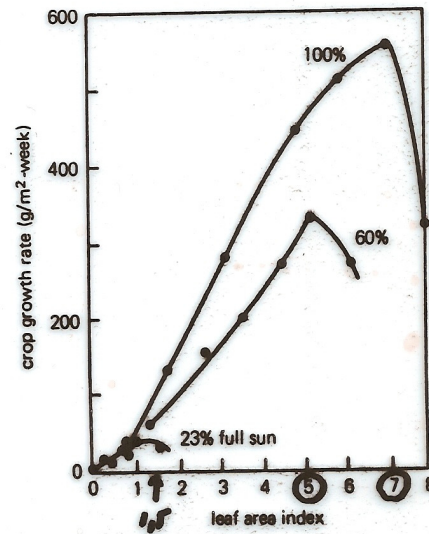


As plantas que tem um melhor arranjo foliar e distribuem a luz de maneira mais uniforme entre as diferentes folhas, poderão apresentar maior produtividade.

Vários pesquisadores tem procurado relacionar a arquitetura das plantas com a produtividade.

Uma das medidas mais utilizadas para isto é o índice de área foliar (IAF).

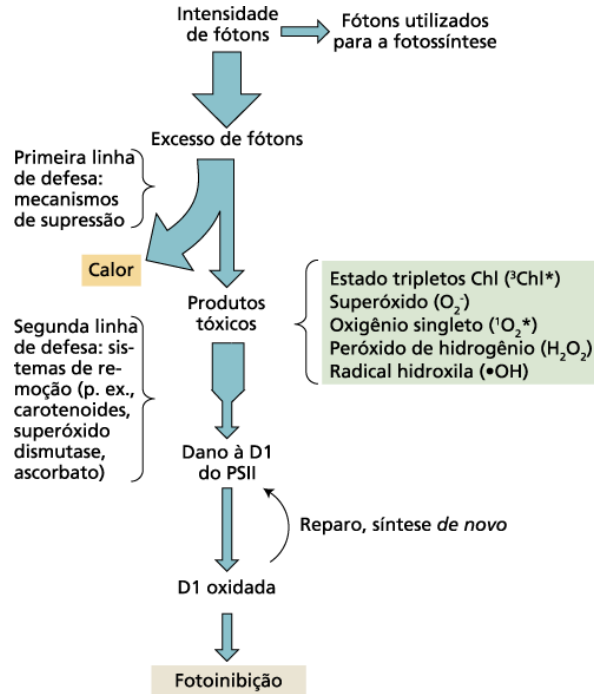
$$\text{IAF} = \frac{\text{Área foliar da cultura (planta)}}{\text{Área do terreno (projeção da copa)}}$$



Crescimento de uma comunidade de plantas de girassol (100 plantas/m²) em vários índices de área foliar e intensidades luminosas expressas como percentual da luz solar total. Sob luz solar total, o IAF ótimo é de 7; a 60% da luz total o IAF é de 5; e a 23% da luz total o IAF é somente de 1,5 (Leopold & Kriedemann, 1975).

d) Regulação e reparo do aparelho fotossintético por excesso de luz

Regulação e reparo do aparelho fotossintético por excesso de luz



REGULAÇÃO E REPARO DO APARELHO FOTOSSINTÉTICO POR EXCESSO DE LUZ

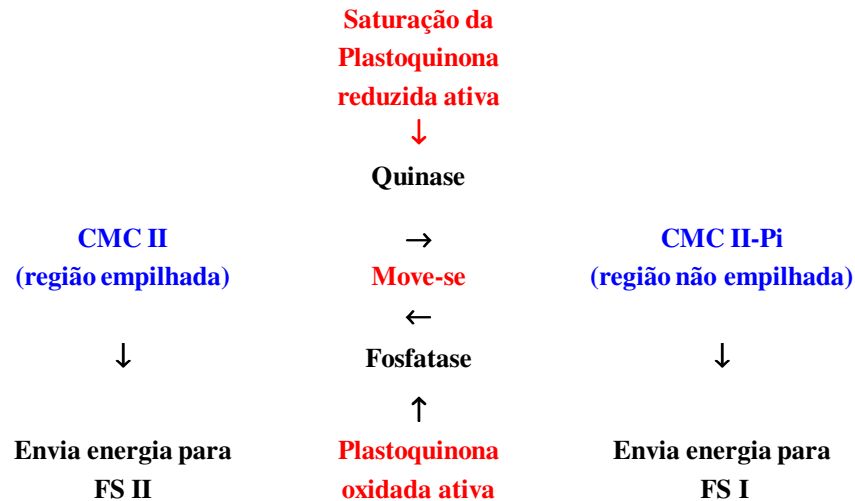
Produção de espécies tóxicas que provocam FOTO-OXIDAÇÃO ou FOTOINIBIÇÃO de componentes celulares.

- Mecanismos de supressão dos danos

➤ Liberação de calor [sistema violoxantina/zeaxantina, produção de isopreno, calor evaporativo (transpiração) e calor sensível (condução e convecção)];

➤ Complexo coletor de luz do PS II móvel;

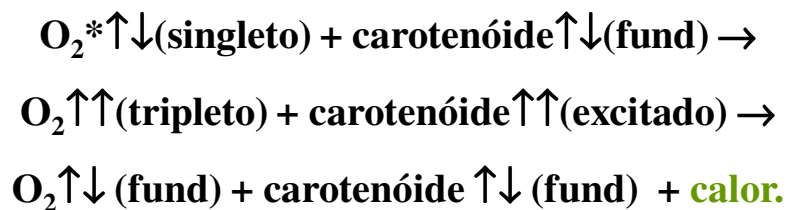
COMPLEXO COLETOR DE LUZ MÓVEL (CMC II)



- Mecanismos de eliminação de radicais livres

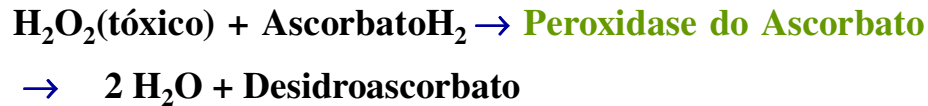
➤ **Radicais livres do PS II (oxigênio singleto, O_2^*).**

✓ **O papel dos carotenóides:**



➤ **Radicais livres do PS I (superóxido, O_2^-).**

✓ **Eliminação de superóxido (O_2^-):**



• **Sistema de reparo**

• **Fotoinibição por danos na proteína D_1 do PS II;**

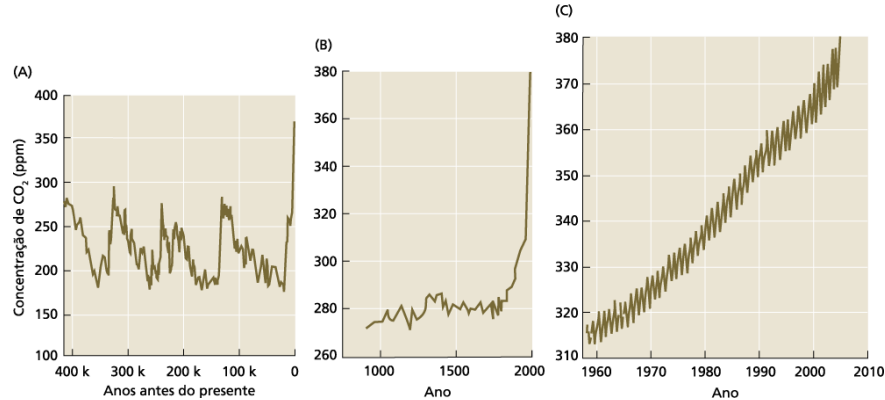
➤ **Sistema de reparo que envolve a remoção, degradação e síntese de novo da proteína D_1 .**



A concentração de CO_2 na atmosfera é um assunto bastante estudado por muitos pesquisadores devido, principalmente, a três fatores:

1. Sua concentração tem aumentado linearmente nos últimos 50 anos:

- 1.960 → 280 ppm;
- 2.002 → 370 ppm;
- 2.006 → 380 ppm;
- 2.100 → 600 a 750 ppm (projeção).



Concentração de CO_2 atmosférico, desde há 420.000 anos até o presente. (A) As concentrações de CO_2 atmosférico no passado, determinadas a partir de bolhas apreendidas no gelo glacial da Antártica, eram muito mais baixas que os níveis atuais. (B) Nos últimos 1.000 anos, a elevação na concentração de CO_2 coincide com a Revolução Industrial e com o aumento da queima de combustíveis fósseis. (C) As concentrações atuais de CO_2 atmosférico, medidas em Mauna Loa, Havaí, continuam a aumentar. A natureza ondulada do traço é causada pela alteração nas concentrações de CO_2 atmosférico, associada a mudanças sazonais no balanço relativo entre taxas de fotossíntese e respiração. A cada ano, a concentração mais elevada de CO_2 é observada em maio, exatamente antes da estação de crescimento no hemisfério norte, e a concentração mais baixa é observada em outubro (Barnola et al., 1994, Keeling e Whorf, 1994, Neftel et al., 1994 e Keeling et al., 1995).

Em 2.006 $\rightarrow$ 380 ppm = 380 $\mu\text{L/L}$ = 0,038%

Em 2.100 $\rightarrow$ 600 a 750 ppm (projeção)

2. O aumento da $[\text{CO}_2]$ contribui para o efeito estufa. Isto decorre da absorção da radiação infra-vermelha, refletida pela terra, pelos gases da atmosfera (em particular CO_2 e CH_4), produzindo o aquecimento do planeta;

3. O aumento da $[\text{CO}_2]$ na atmosfera pode aumentar a taxa fotossintética das plantas C_3 .

Obs: pressão parcial de CO₂ ao nível do mar é de 36 Pa (*).

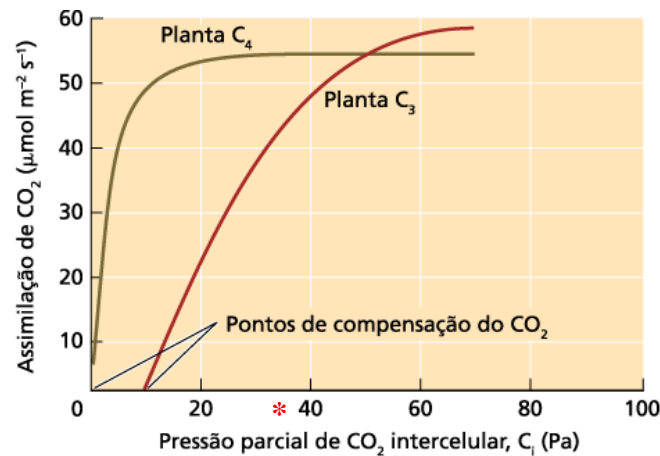


FIGURA 9.21 Mudanças na fotossíntese em função das concentrações intercelulares de CO₂, em *Tidestromia oblongifolia*, uma planta C₄, e *Larrea divaricata*, uma planta C₃. A taxa fotossintética está relacionada à pressão parcial intercelular de CO₂ calculada no interior da folha (ver Equação 5 no **Tópico 8.4 na internet**). A pressão parcial em que a assimilação de CO₂ é zero define o ponto de compensação desse gás (segundo Berry e Downton, 1982).

Sob condições ambientes (O₂ = 21 % e CO₂ = 0,038 %), e em regiões tropicais (alta temperatura), tem-se:

Plantas C₃:

$$\text{Fotossíntese}_{\text{líquida}} = \text{fotossíntese}_{\text{total}} - (\text{RS}_{\text{mit}} + \text{FRS})$$

Plantas C₄:

$$\text{Fotossíntese}_{\text{líquida}} = \text{fotossíntese}_{\text{total}} - \text{RS}_{\text{mit}}$$

Consequência: As plantas C₄ possuem menor ponto de compensação para o CO₂ e maiores taxas de fotossíntese líquida, nas condições citadas acima.

Obs: Em condições de clima temperado as plantas C₃ podem ser mais eficientes que as plantas C₄.

Temperatura

A temperatura afeta as reações enzimáticas envolvidas na fotossíntese.

O efeito da temperatura sobre a fotossíntese depende da espécie e das condições ambientais nas quais as plantas estão crescendo.

Plantas como milho e sorgo, as quais crescem bem em climas quentes, possuem temperaturas ótimas para a fotossíntese maiores do que culturas como trigo, ervilha, centeio e cevada cultivadas em clima temperado.

Estas diferenças se devem às diferentes taxas de fotorrespiração.

O rendimento
quântico da fixação
do carbono
fotossintético em
função da
temperatura foliar
de plantas C_3 e C_4 .

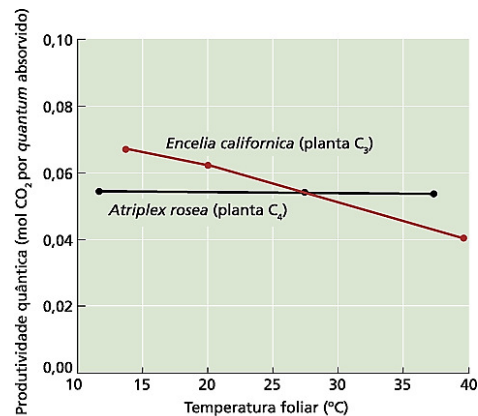


FIGURA 9.8 Produtividade quântica da fixação de carbono fotossintético em uma planta C_3 e em uma C_4 , em função da temperatura foliar. Na atmosfera atual, a fotorrespiração cresce com a temperatura em plantas C_3 , e o custo energético da fixação líquida de CO_2 acompanha esse crescimento. Esse custo energético mais alto é expresso em produtividades quânticas mais baixas sob temperaturas mais elevadas. Devido aos mecanismos concentradores de CO_2 de plantas C_4 , a fotorrespiração é baixa nessas plantas, e a produtividade quântica não exibe uma dependência da temperatura. Observe que, sob temperaturas mais baixas, a produtividade quântica de plantas C_3 é mais alta que a de plantas C_4 , indicando que a fotossíntese em plantas C_3 é mais eficiente sob temperaturas mais baixas (segundo Ehleringer e Björkman, 1977).

Idade da folha

Quando as folhas crescem, sua capacidade fotossintética aumenta até a maturidade (crescimento final). A partir daí, a taxa fotossintética começa a decrescer.

Folhas senescentes tornam-se amarelas e são incapazes de realizar fotossíntese (ocorre degradação de clorofila).

Translocação de carboidratos

Um controle interno da fotossíntese é a taxa pela qual os produtos da fotossíntese podem ser translocados da folha produtora (fonte) para o órgão de utilização ou armazenamento (dreno):

- Remoção de dreno (fruto) inibe a fotossíntese após poucos dias;
- Fotossíntese elevada aumenta a taxa de translocação através do floema.

Estes resultados mostram a existência de um controle entre a fotossíntese, a translocação de solutos através do floema e a utilização de fotoassimilados.