

UNIDADE VII – RESPIRAÇÃO

1. INTRODUÇÃO
2. OS SUBSTRATOS DA RESPIRAÇÃO
3. GLICÓLISE
4. CICLO DO ÁCIDO TRICARBOXÍLICO
(CICLO DE KREBS)

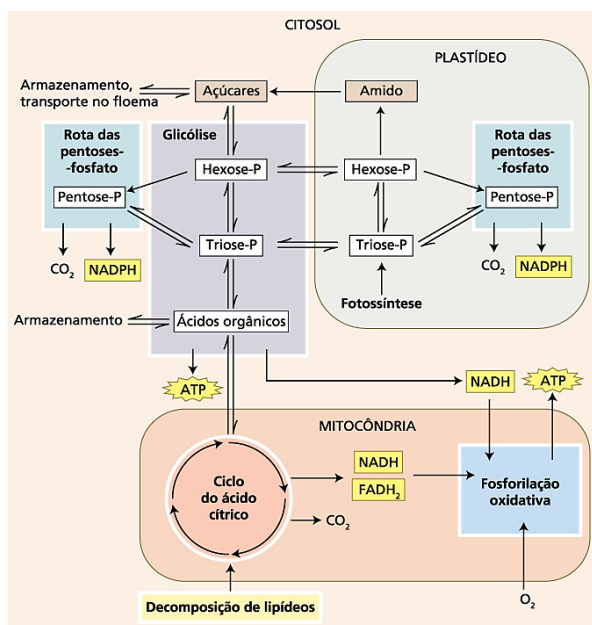
Visão geral da respiração vegetal

A fotossíntese fornece os carboidratos, dos quais as plantas dependem, enquanto que a respiração é o processo pelo qual a energia armazenada nos carboidratos é liberada de maneira controlada.

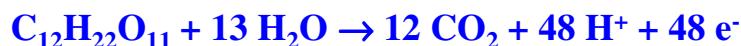
A respiração aeróbica (comum a todos os organismos eucarióticos) em plantas é semelhante àquela encontrada em animais. Embora, existam alguns aspectos específicos da respiração em plantas que diferem daqueles dos animais.

Visão geral da respiração vegetal

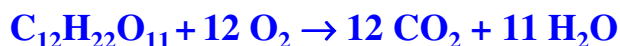
FIGURA 11.1 Visão geral da respiração. Os substratos para a respiração são gerados por outros processos celulares e entram nas rotas respiratórias. As rotas da glicólise e oxidativa das pentoses-fosfato no citosol e nos plastídeos convertem açúcares em ácidos orgânicos como o piruvato, via hexoses-fosfato 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.



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



Resultando na seguinte reação líquida:



$$\Delta G' = - 1.380 \text{ kcal/mol ou } - 5.760 \text{ kJ/mol}$$

$$(1 \text{ caloria} = 4,1865 \text{ joules})$$

SUBSTRATOS DA RESPIRAÇÃO EM PLANTAS

- CARBOIDRATOS:

- SACAROSE (principal em plantas);
- GLICOSE;
- FRUTOSE;
- AMIDO (via fosforolítica e via hidrolítica);
- FRUTANA (armazenada em vacúolos).

- LIPÍDIOS:

- TRIACILGLICEROL (sementes de oleaginosas).

- PROTEÍNAS:

- PROTEÍNAS (germinação de sementes e folhas senescentes).

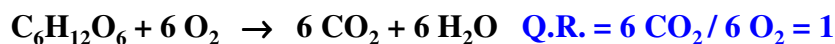
- ÁCIDOS ORGÂNICOS:

- MALATO - Nas plantas que fazem o CAM. (Dessacidificação escura).
- ÁCIDO GLICÓLICO - Na fotorrespiração.

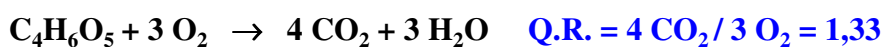
QUOCIENTE RESPIRATÓRIO (Q.R.)

Q.R. = moles de CO₂ liberados / moles de O₂ consumidos

- **Glicose (açúcar):**



- **Ácido málico (ácido orgânico):**



- **Ácido palmítico (ácido graxo):**



DEGRADAÇÃO DA SACAROSE

❖ SÍNTASE DA SACAROSE – CITOSOL



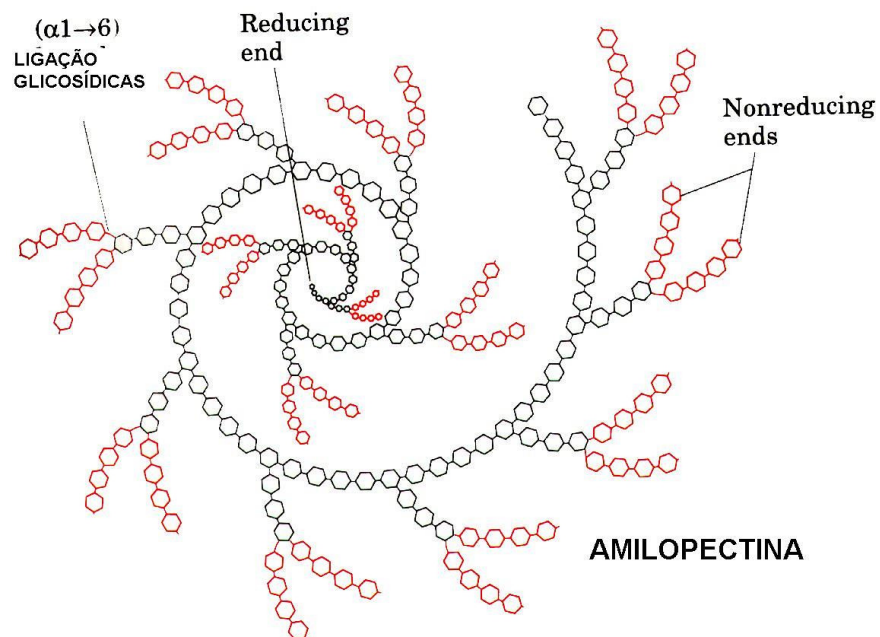
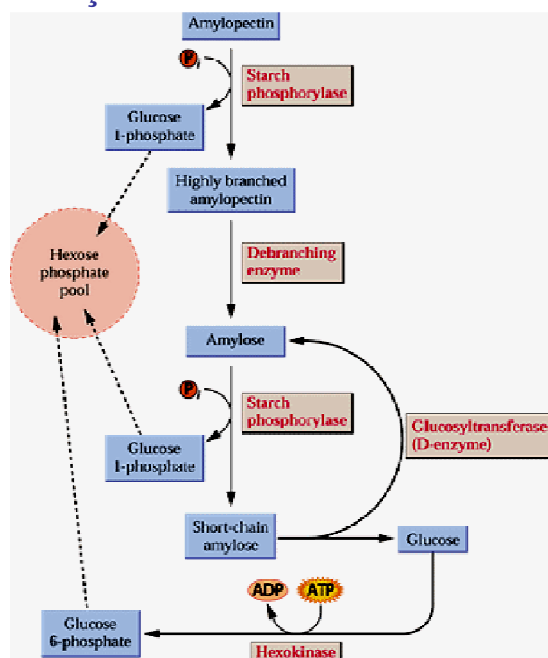
➤ Principal enzima em órgãos que armazenam amido (sementes em desenvolvimento e tubérculos) e em tecidos com rápido crescimento.

❖ INVERTASE - ALCALINA (CITOSOL – pH 7,0) E ÁCIDA (PAREDE CELULAR E VACÚOLO – pH 5,0)

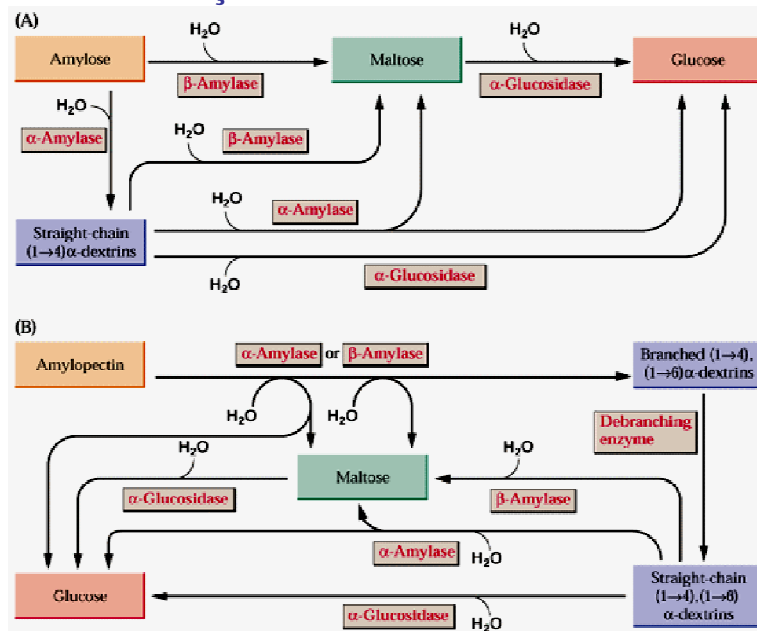


Invertase ácida é ativa no descarregamento apoplástico, enquanto que a invertase alcalina é mais ativa em tecidos maduros.

DEGRADAÇÃO FOSFOROLÍTICA DO AMIDO

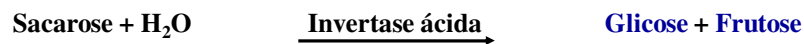
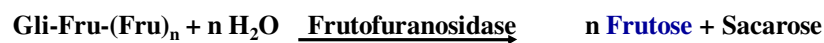


DEGRADAÇÃO HIDROLÍTICA DO AMIDO



Degradação de frutana (Inulina)

- As frutanas são armazenadas nos vacúolos



Glicose e Frutose são fosforiladas e utilizadas pela via Glicolítica.

Encontradas em:

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

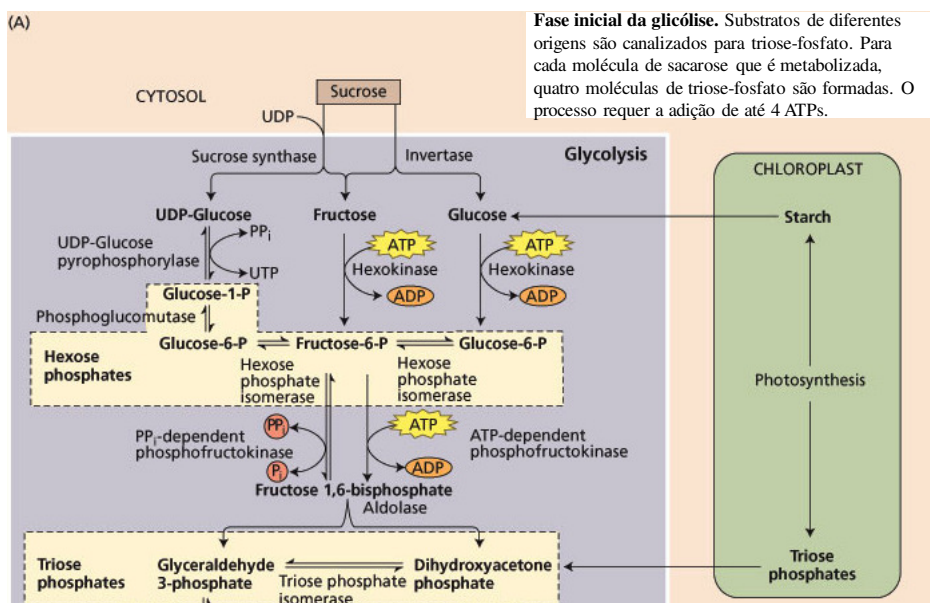
Via glicolítica

A glicólise ocorre em todos os organismos vivos e, em termos evolucionários, é o mais antigo dos três estágios da respiração.

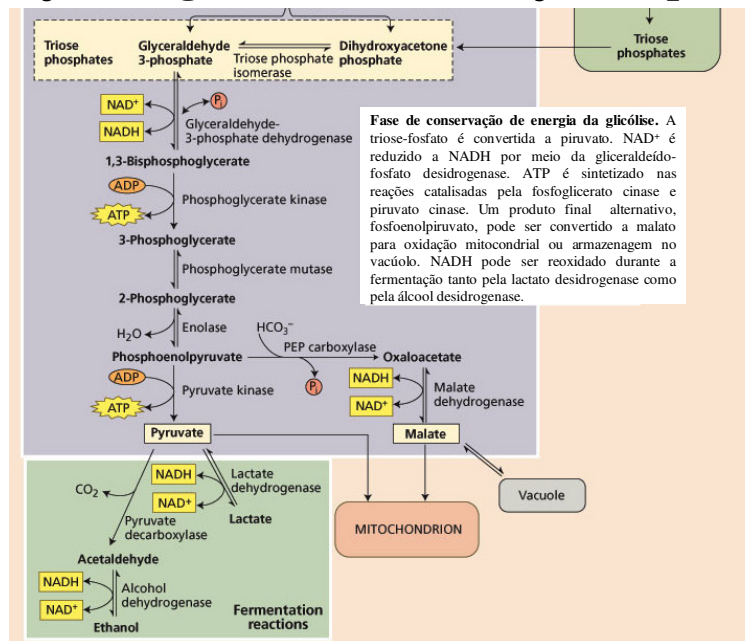
As enzimas que catalisam as reações da glicólise estão localizadas no citosol, em plantas ocorre também nos plastídios, e O_2 não é requerido para converter glicose a piruvato.

Isso sugere que a glicólise deve ter sido, provavelmente, o processo fornecedor de energia nas células primitivas, que realizavam a respiração anaeróbica, antes do aparecimento do O_2 na atmosfera e da fotossíntese.

Reações da glicólise e fermentação em plantas



Reações da glicólise e fermentação em plantas



Reações anapleróticas ou de suplementação

No final da glicólise, as plantas apresentam duas vias alternativas para o metabolismo do fosfoenolpiruvato (PEP):



1 – PEP carboxilase; 2 – desidrogenase do malato

(malato é transportado para a mitocôndria ou armazenado no vacúolo);



(a **fosfatase do PEP** se localiza no vacúolo e sua atividade aumenta em condições de deficiência de fósforo).

FUNÇÕES DA GLICÓLISE

1. Converter uma sacarose em 4 moléculas de piruvato;
2. Produzir ATP (fosforilação ao nível de substrato) e NADH;
3. Produzir compostos que são precursores para a biossíntese de componentes celulares:
 - Hexose-fosfato → Parede celular;
 - Triose-fosfato → Ácidos graxos, gorduras, óleos;
 - Triose-fosfato → Serina, cisteína → proteína;
 - PEP + CO₂ → AOA → ASP → Arginina e outros aminoácidos, além de pirimidinas e alcaloides;
 - Piruvato → Alanina, etanol e lactato;
4. Produzir piruvato (presença de O₂) → Mitocôndria → Através do ciclo de Krebs e CTE produz ATP e outros compostos intermediários importantes para a biossíntese de componentes celulares.

Fermentação em plantas

Embora as plantas superiores sejam organismos aeróbicos obrigatórios, seus tecidos ou órgãos podem estar sujeitos a condições anaeróbicas.

Situações típicas ocorrem:

1. Quando suas raízes estão em condições de solos alagados;
2. No início do processo de germinação de sementes grandes;
3. No rebrotamento de tubérculos;
4. Sob condições de estresses hídrico e salino.

Ciclo do ácido tricarboxílico

- Em 1937, o inglês Hans A. Krebs propôs um ciclo de reações para explicar como o piruvato é degradado em mitocôndrias de músculo de 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

As mitocôndrias são estruturas pleomórficas

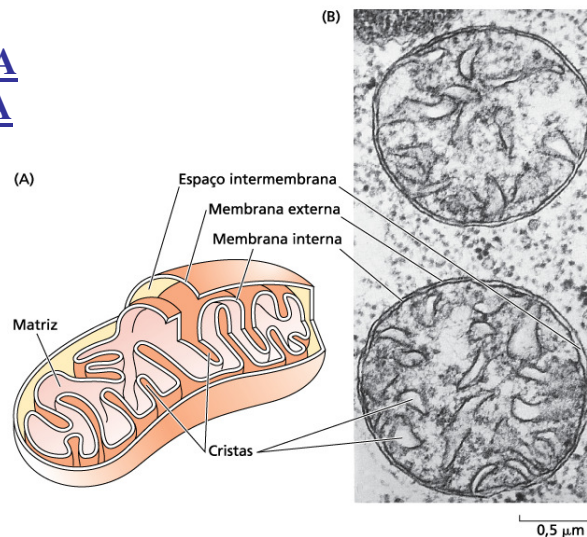
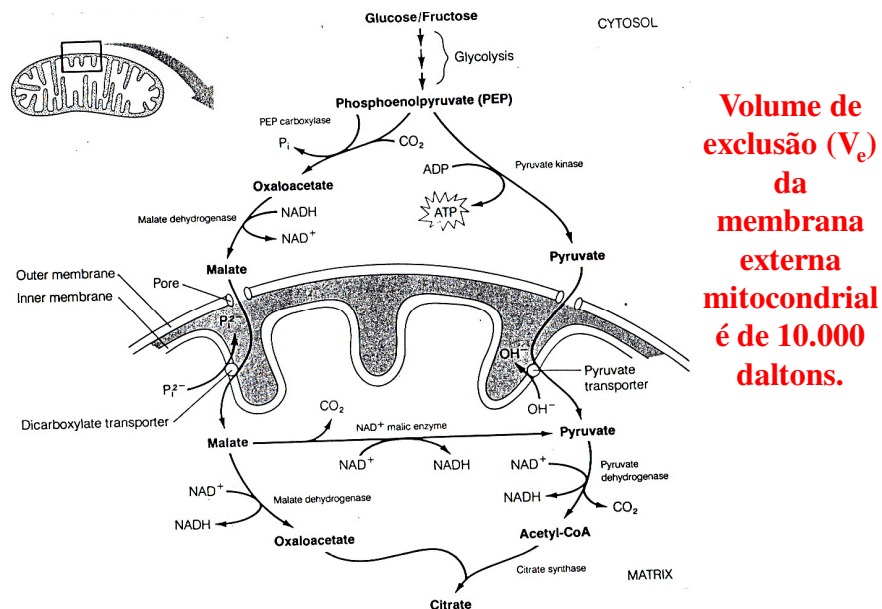
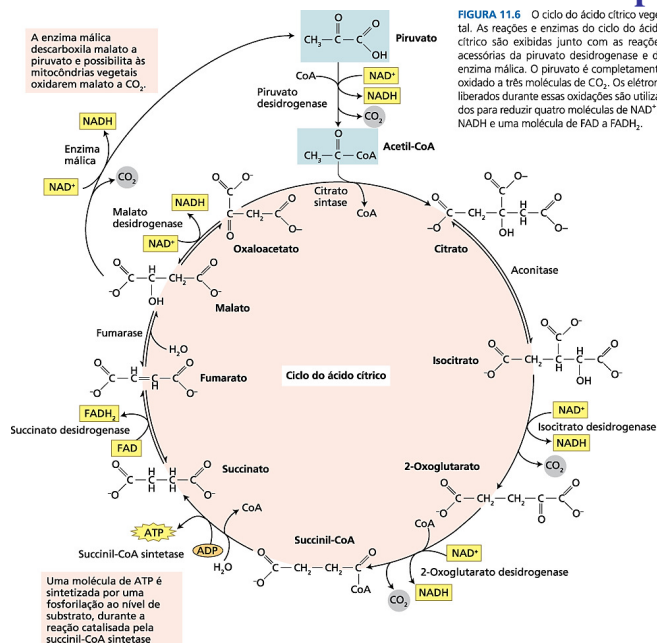


FIGURA 11.5 Estrutura das mitocôndrias vegetais. (A) Representação tridimensional de uma mitocôndria, mostrando as invaginações da membrana interna, denominadas cristas, bem como as localizações da matriz e do espaço intermembranas (ver também Figura 11.9). (B) Micrografia ao microscópio eletrônico de 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).

Entrada de piruvato e de malato na mitocôndria



Reações e enzimas do ciclo do ácido cítrico de plantas



Principais funções do ciclo de Krebs

1. Produção de doadores de elétrons (NADH e FADH₂) que serão oxidados na CTE com a **produção de ATP**;
2. **Síntese direta de 1 ATP por volta do ciclo (fosforilação ao nível do substrato)**;
3. Formação de esqueletos de carbono que podem ser utilizados na **síntese de aminoácidos e compostos mais complexos**.

UNIDADE VII – RESPIRAÇÃO

5. CADEIA TRANSPORTADORA DE ELÉTRONS (CTE)
6. SÍNTESE DE ATP ACOPLADA AO FLUXO DE ELÉTRONS
7. VIA DAS PENTOSE FOSFATO
8. A RESPIRAÇÃO E A FORMAÇÃO DE ESQUELETOS DE CARBONO
9. TAXA DE RESPIRAÇÃO NOS ÓRGÃOS VEGETAIS
 - 9.1. EM FUNÇÃO DA IDADE
 - 9.2. ECONOMIA NO USO DE CARBONO
10. FATORES QUE AFETAM A RESPIRAÇÃO
 - 10.1. DISPONIBILIDADE DE SUBSTRATO
 - 10.2. LUZ
 - 10.3. TEMPERATURA
 - 10.4. OXIGÊNIO

Na glicólise e no ciclo de Krebs, a oxidação dos substratos é feita por **NAD⁺ ou FAD**.

A quantidade desses cofatores na célula é limitada e as reações da glicólise e do ciclo de Krebs cessariam se não houvesse um mecanismo de **reoxidação de NADH e FADH₂**.

Pode-se afirmar que em todos os organismos aeróbicos o oxigênio molecular (O₂) é o agente oxidante.

Energia padrão = $-nF\Delta E'_0$, onde o E'_0 :

n– número de elétrons envolvidos; **F**-constante de Faraday (23 kcal x mol⁻¹)

para NADH/NAD⁺ = - 0,32 V

para FADH₂/FAD = + 0,03 V

para H₂O/O₂ = + 0,81 V

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

NADH + H⁺ + ½ O₂ → NAD⁺ + H₂O

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

FADH₂ + ½ O₂ → FAD + H₂O

$\Delta G' = - 152 \text{ kJ mol}^{-1}$ ou $- 36,3 \text{ kcal mol}^{-1}$

Cadeia transportadora de elétrons e fosforilação oxidativa

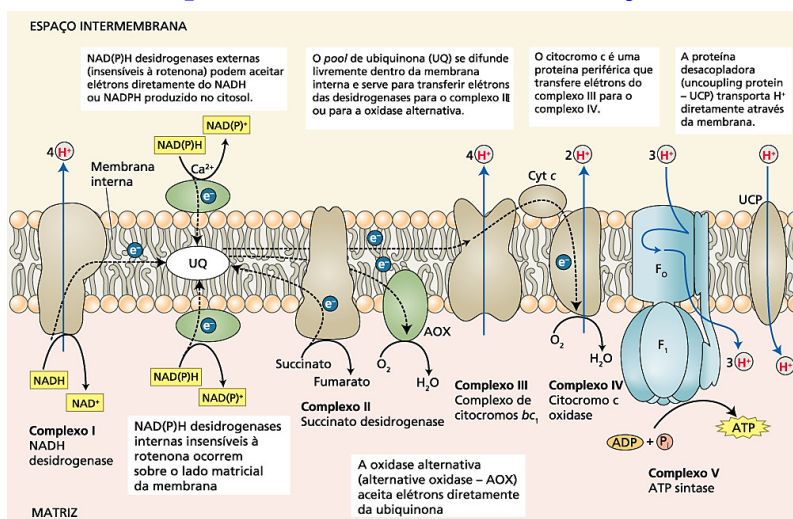


FIGURA 11.8 Organização da cadeia de transporte de elétrons e síntese de ATP na membrana interna de mitocôndria vegetal. As mitocôndrias de aproximadamente todos os eucariotos contêm os quatro complexos proteicos padrão: I, II, III e IV. As estruturas da maioria destes complexos foi determinada, mas eles são mostrados aqui como formas simplificadas. A cadeia de transporte de elétrons da mitocôndria vegetal contém enzimas adicionais (marcadas em

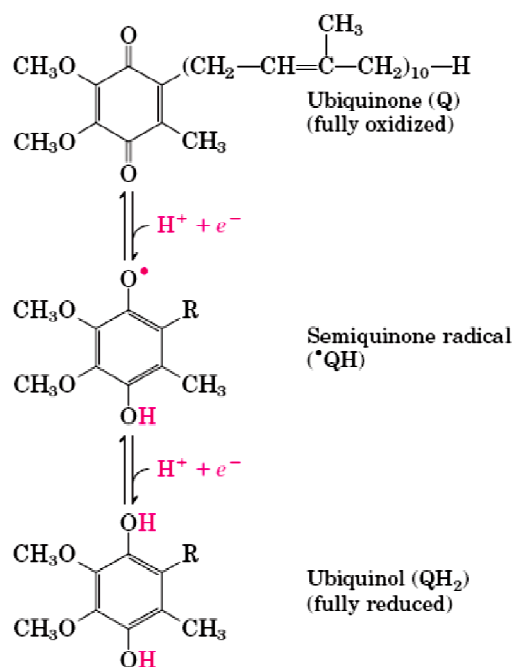
verde) que não bombeiam prótons. Adicionalmente, proteínas desacopladoras desviam diretamente da ATP sintase, ao permitir o influxo passivo de prótons. Essa multiplicidade de desvios em plantas, enquanto animais possuem apenas a proteína desacopladora, fornece uma flexibilidade metabólica maior ao acoplamento energético em plantas (ver [Tópico 11.3 na internet](#)).

Inibidores da CTE

- **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)

Principal função da CTE

O fluxo de elétrons para o O_2 com a formação de H_2O , proporciona a **formação de ATP**, que é denominada de **fosforilação oxidativa**. **Nesta operação, se dá a reoxidação de $NADH$ e $FADH_2$** .



Ubiquinona – Sua completa redução requer dois elétrons e dois prótons e ocorre em duas etapas.

Espádice de *Sauromatum guttatum* (lírio vodum) da família *Araceae*.

RS alta → alta temperatura do espádice (aumento de até 25°C) → volatilização de aminas, indol e terpenos (odor de carne podre) → atrai insetos → ajuda na polinização.

O ácido salicílico tem sido identificado como o sinal químico para iniciar este evento termogênico.

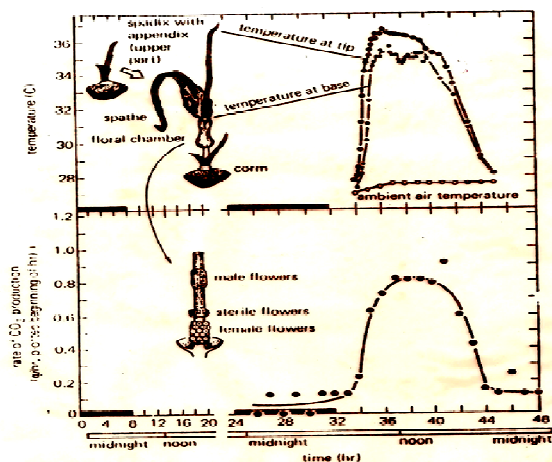
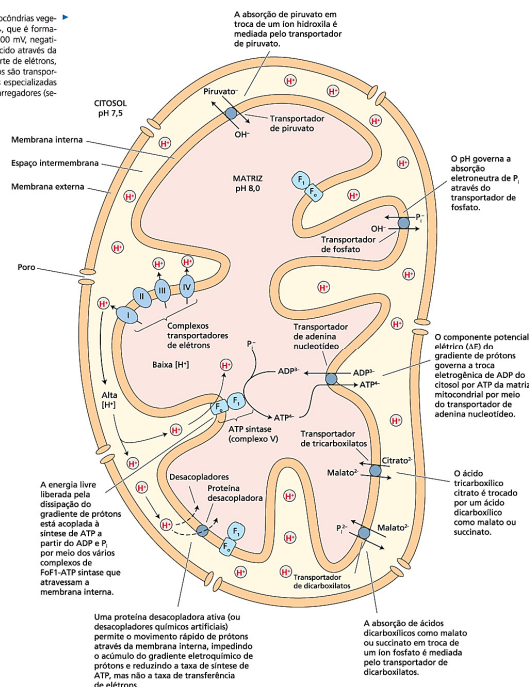


Figure 12-9 Respiration and temperature of a spathe of *Sauromatum guttatum* as a function of time. *Sauromatum* is a Pakistani and Indian genus in the Araceae family. Growth from the corm to a structure about 50 cm tall may occur in about 9 days (drawings at upper left), with a maximum growth rate of 7 to 10 cm/day. If this occurs in constant light, the spathe remains wrapped around the spathe; 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 indole and terpenes), 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. Meuser, R. C. Suggs, and J. R. Klima of the University of Washington, Seattle.)

FIGURA 11.9 Transporte transmembrana em mitocôndrias vegetais. Um gradiente eletroquímico de prótons, $\Delta\mu_{\text{H}^+}$, que é formado por um componente potencial elétrico ($\Delta\psi$, ~200 mV, negativo dentro) e um ΔpH (alcalino dentro), é estabelecido através da membrana mitocondrial interna durante o transporte de elétrons, conforme descrito no texto. Metabólitos específicos são transportados através da membrana interna por proteínas especializadas de membrana, denominadas transportadores ou carregadores (segundo Douce, 1985).



Os transportadores trocam substratos e produtos.

O gradiente eletroquímico de prótons 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.

Balanco energético da respiração

Razões ADP:O teóricas e experimentais em mitocôndrias vegetais isoladas.

Substrato	Razão ADP:O	
	Teórica	Experimental
Malato	2,5	2,4-2,7
Succinato	1,5	1,6-1,8
NADH (externo)	1,5	1,6-1,8



Produção máxima de ATP citosólico a partir da oxidação completa da sacarose a CO₂ por via da glicólise, ciclo do ácido cítrico e CTE.

Reação parcial	ATP por sacarose	
Glicólise		
4 fosforilações ao nível de substrato		4
4 NADH	4 x 1,5	6
Matriz mitocondrial		
4 NADH	4 x 2,5	10
Ciclo do ácido cítrico		
4 fosforilações ao nível do substrato		4
4 FADH ₂	4 x 1,5	6
12 NADH	12 x 2,5	30
Total		60

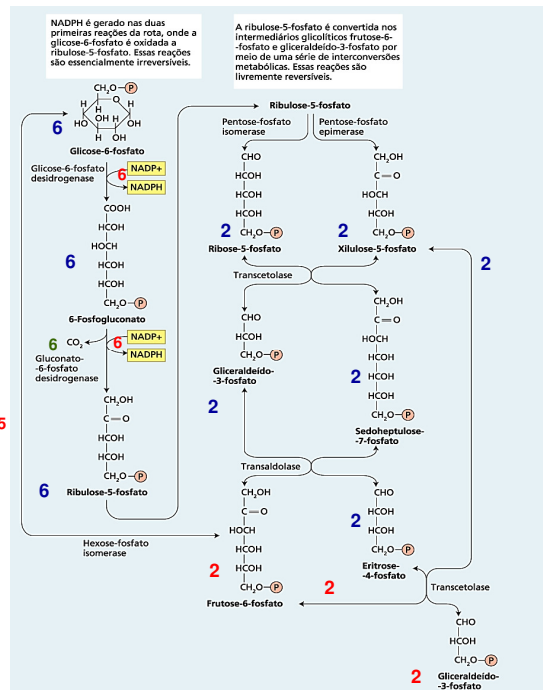
Utilizando 12 kcal mol⁻¹ (50 kJ mol⁻¹) para a energia livre da formação de ATP *in vivo*:

$$60 \times 12 \text{ kcal mol}^{-1} = 720 \text{ kcal mol}^{-1} \text{ ou } 3.000 \text{ kJ mol}^{-1}$$

[52% da energia livre para a oxidação completa da sacarose (- 1.380 kcal mol⁻¹ ou - 5.760 kJ mol⁻¹)]

Caminho oxidativo da pentose fosfato (COPF)

- 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, que é conhecida como **caminho oxidativo da pentose fosfato (COPF), caminho da hexose monofosfato ou caminho do ácido fosfogluônico.**
- Quando se compara a importância relativa da glicólise e do COPF, verifica-se que o COPF pode ser responsável por 5 – 20% da oxidação da glicose.
- **A COPF ocorre também nos cloroplastos no escuro.**



Funções da Via das Pentoses

1. Via alternativa de oxidação de glicose;

2. Produzir NADPH:

- **Produção ATP através da CTE;**
- **Biossíntese de ácidos graxos e isoprenoides;**
- **Redução da glicose a sorbitol;**
- **Outras reações biossintéticas.**

3. Produzir eritrose-4-fosfato:

- **Biossíntese de aminoácidos aromáticos e compostos fenólicos (antocianinas, lignina, flavonóides, fitoalexinas) e auxinas.**

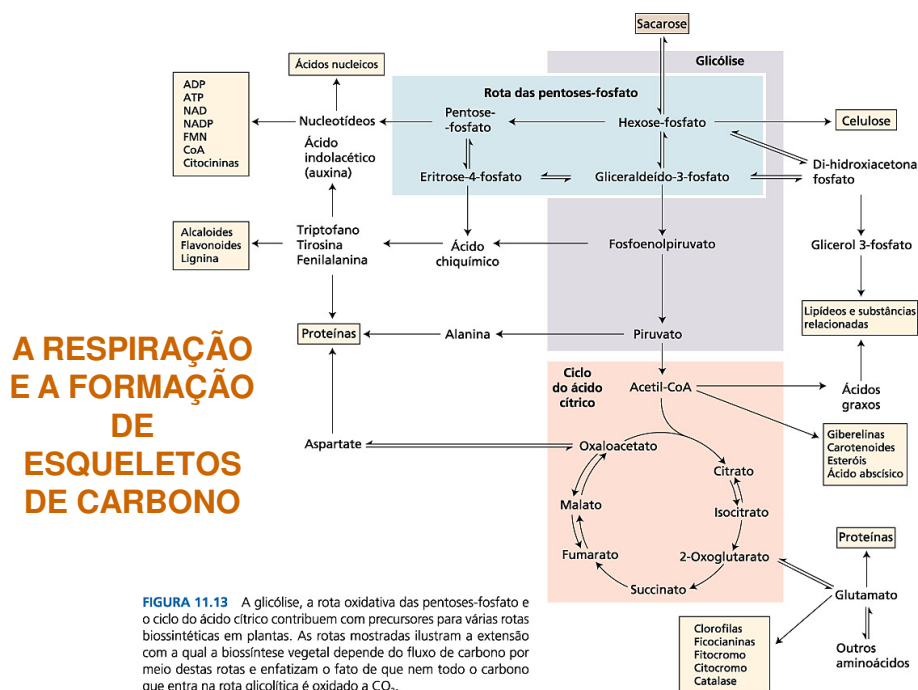
4. Produzir ribose-5-fosfato:

- **Produção de ribose → → RNA**

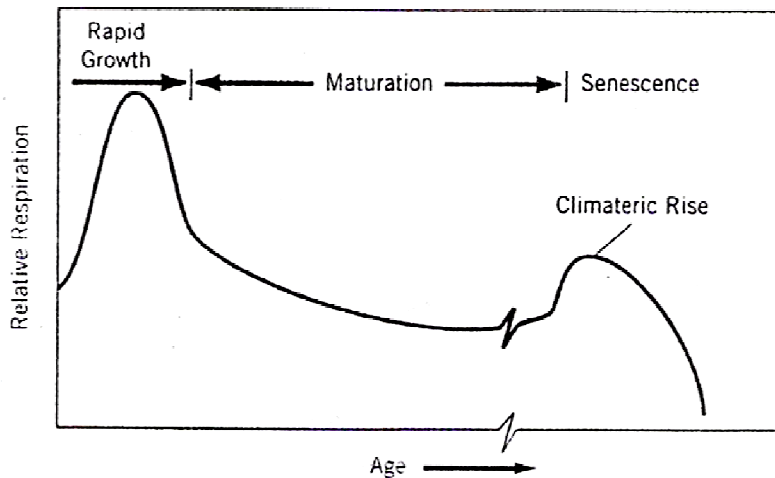


desoxirribose → → DNA

- **Produção de nucleotídeos: NADH, NADPH, FAD, FMN;**
- **Produção de ATP.**



Respiração em função da idade do órgão ou da planta



Taxas de respiração em função da idade. Esta curva aplica-se à maioria das plantas herbáceas, tecidos e órgãos (Hopkins, 2000).

Taxa de respiração e economia no uso de carbono

Um ponto importante a ser considerado é que, **na maioria das plantas**, uma proporção significativa do carbono fotoassimilado é alocado para a respiração:

- **Em espécies herbáceas**, de 30 a 60% do ganho diário de carbono na fotossíntese são consumidos na respiração e este valor decresce com a idade;
- Em espécies lenhosas jovens, **estas perdas são cerca de um terço do carbono assimilado**, podendo dobrar nas plantas adultas devido ao **aumento na proporção de tecidos não fotossintéticos** da planta;

- Em áreas tropicais, a respiração pode consumir de 70 a 80% dos fotoassimilados, em função da alta taxa de respiração noturna associada às elevadas temperaturas desta região.

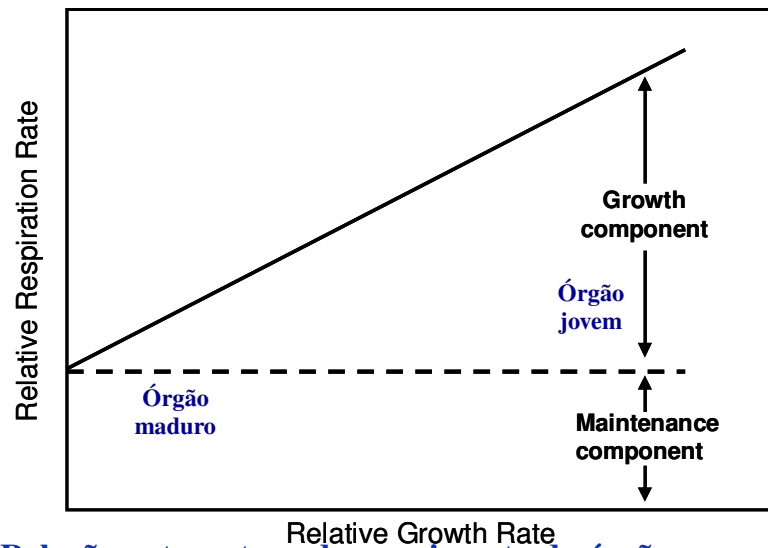
Para um melhor entendimento do impacto da respiração sobre a economia no uso de carbono nas plantas, foram propostos os termos **respiração de crescimento e respiração de manutenção** para se fazer a distinção entre os gastos com o crescimento e os gastos com a manutenção das atividades e das estruturas celulares.

RESPIRAÇÃO DE CRESCIMENTO

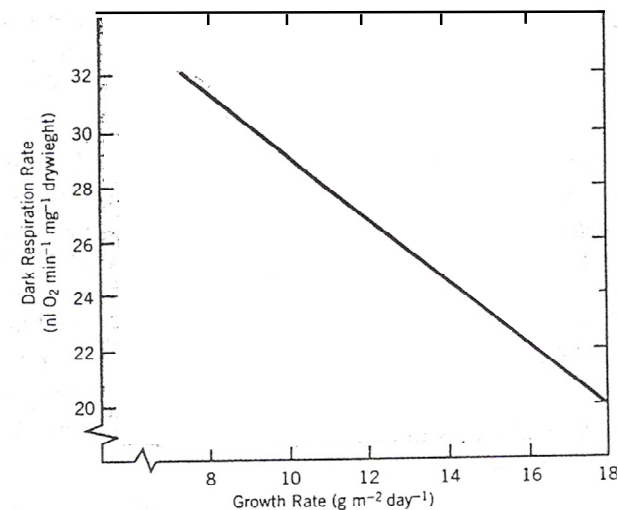
É aquela que inclui o carbono realmente incorporado (produção de esqueletos de carbono para a formação de parede celular, macromoléculas, etc.) mais o carbono respirado para produzir energia sob a forma de ATP e poder redutor (NADH, NADPH e $FADH_2$), necessários para as reações de biossíntese e para o crescimento.

RESPIRAÇÃO DE MANUTENÇÃO

É aquela que fornece somente energia (ATP) para os processos que não resultam em aumento de matéria seca (não induz crescimento), tais como: o transporte de moléculas orgânicas, manutenção das estruturas de membranas e troca de solutos.



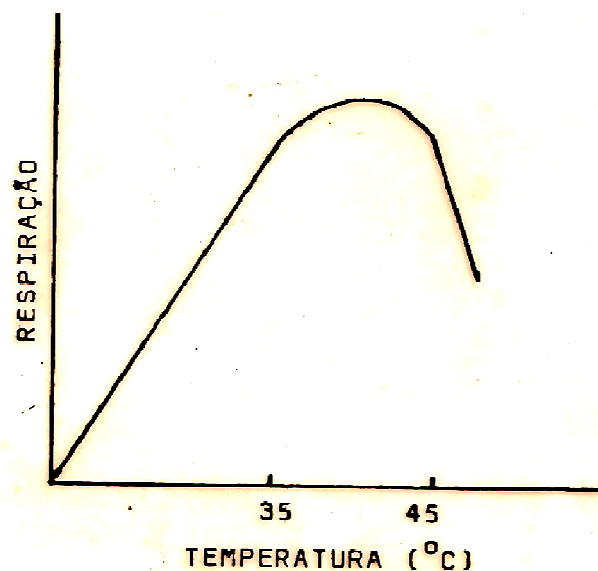
Relação entre a taxa de crescimento do órgão e a respiração de manutenção. A respiração de manutenção pode ser estimada pela extrapolação do zero da respiração de crescimento (Hopkins, 2000).



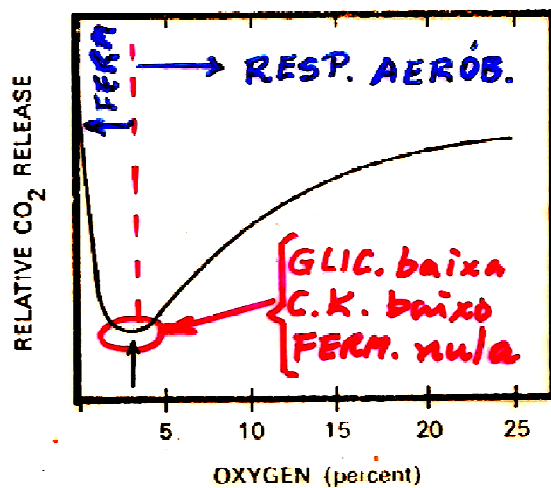
Correlação inversa entre a taxa de respiração de manutenção e a taxa de crescimento em genótipos de centeio (*Lolium pratense*) (Hopkins, 2000).

❖ Temperatura

$$Q_{10} = \frac{RS(T^{\circ}\text{C} + 10^{\circ}\text{C})}{RS(T^{\circ}\text{C})}$$



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



Efeito Pasteur → 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 CO₂	60 ATP	Aerobiose
1 sacarose (12C)	4 CO₂ + 4 etanol (8 C)	4 ATP	Fermentação alcoólica
15 sacarose (180 C)	60 CO₂ + 60 etanol (120 C)	60 ATP	Fermentação alcoólica