

**UNIDADE V**  
**FOTOSÍNTESE**

## FOTOSSÍNTESE

### 1. INTRODUÇÃO

O termo fotossíntese significa, literalmente, “síntese usando a luz”. Os organismos fotossintéticos captam e utilizam a energia solar para oxidar  $H_2O$ , liberando  $O_2$ , e para reduzir  $CO_2$ , produzindo compostos orgânicos, primariamente açúcares. Esta energia estocada nas moléculas orgânicas é utilizada nos processos celulares da planta e serve como fonte de energia para todas as formas de vida.

O mesofilo é o tecido mais ativo em termos de fotossíntese. As células desse tecido foliar contêm muitos cloroplastos, organelas circundadas por uma dupla membrana, os quais possui um pigmento verde especializado, a clorofila. Nos cloroplastos, a luz é absorvida pelas moléculas de clorofila e a energia é colhida por duas diferentes unidades funcionais, conhecidas como fotossistemas. A energia da luz absorvida é utilizada para impulsionar a transferência de elétrons através de uma série de compostos que agem como doadores e aceptores de elétrons.

A maioria dos elétrons é utilizada para reduzir  $NADP^+$  para  $NADPH$ . A energia da luz é utilizada, também, para gerar um gradiente de prótons entre o estroma e o lúmen dos tilacóides, o qual é usado para síntese da ATP. Os produtos destas reações (ATP e  $NADPH$ ) são usados para a síntese de açúcares nas reações de fixação e redução de  $CO_2$ .

### 2. EVOLUÇÃO HISTÓRICA DOS CONHECIMENTOS SOBRE FOTOSSÍNTESE (Prisco, 1989)

Na Grécia antiga acreditava-se que as plantas obtinham do solo e da água todos os elementos necessários ao seu crescimento. Foi somente no século XVIII, mais precisamente em 1727, que Stephan Hales sugeriu que parte da nutrição da planta dependia da atmosfera, tendo a luz papel importante neste processo. Nesta época, ainda não se conhecia a composição química do ar e nem se tinha idéia de como acontecia a respiração dos animais. Os alquimistas, tentando explicar o fenômeno da combustão, criaram a teoria de que quando, por exemplo, uma vela queimava havia a produção de uma “substância tóxica”, denominada flogisto (fluido produzido como resultado da combustão), que fazia com que o ar se tornasse impuro ou contaminado.

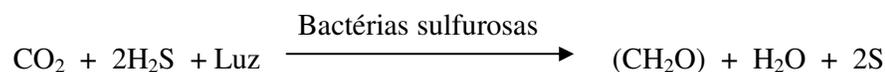
Em 1771, o inglês Joseph Priestley descobriu que se um rato era colocado sob uma campânula juntamente com uma vela acesa, depois de algum tempo o animal morria. Sua interpretação foi que o ar estava contaminado devido a combustão da vela, a qual produzia “flogisto”. Quando ele substituiu o rato por uma planta, ela se desenvolveu normalmente. Isto foi interpretado por ele como sendo devido à capacidade que têm as plantas de purificar o ar, ou seja, de “desflogistá-lo”. Ao tomar conhecimento das experiências de Priestley, o cientista holandês Jan Ingen-Housz deu continuidade ao trabalho e em 1779 concluiu que a “purificação do ar” feita pelas plantas dependia da luz e que isto só ocorria nas partes verdes da planta. As partes não verdes (raízes, por exemplo) comportavam-se de maneira idêntica aos animais. Nesta época, o químico francês Antoine Lavoisier esclareceu o fenômeno da combustão, demonstrando que neste processo o que ocorre é o consumo de oxigênio com conseqüente liberação de gás carbônico, colocando por terra a teoria do flogisto. De posse desta informação, Ingen-Housz e o suíço Jean Senebier (1782) concluíram que o  $CO_2$  existente no ar era a fonte de carbono para a formação da matéria orgânica vegetal. As

experiências até aqui relatadas eram qualitativas, mas o suíço Nicholas de Saussure (1804) deu um cunho mais quantitativo aos seus experimentos, podendo, assim, chegar a conclusão de que a água era também um reagente da fotossíntese. Além disto, ele demonstrou claramente que na presença de luz as plantas absorviam  $\text{CO}_2$  e liberavam  $\text{O}_2$  e que no escuro acontecia o inverso.

Durante o restante do século XIX as contribuições dos alemães Julius Robert Meyer (1842) e Julius von Sachs (1864) 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.

Em 1905, o fisiologista inglês F. F. Blackman, estudando os efeitos da temperatura, da concentração de  $\text{CO}_2$  e da intensidade luminosa sobre a fotossíntese, chegou à importante conclusão de que este processo consistia de dois tipos de reações: as que dependiam da luz e aquelas que ocorriam no escuro. As reações da luz eram rápidas e a temperatura não as afetava, já as reações do escuro eram lentas e dependiam da temperatura, ou seja, as reações da luz eram fotoquímicas e as do escuro eram bioquímicas.

Durante a década de 1920, o microbiologista holandês C. B. van Niel observou que existiam bactérias que eram capazes de fotossintetizar, mas que não liberavam  $\text{O}_2$  durante este processo. Ele observou também que estes microorganismos, ao invés de  $\text{H}_2\text{O}$  usavam  $\text{H}_2\text{S}$  como reagente da fotossíntese, ou seja nestes organismos a equação da fotossíntese era:



A comparação da equação acima com a da fotossíntese de plantas verdes o levou a concluir que  $\text{H}_2\text{O}$  e  $\text{H}_2\text{S}$  desempenham papel semelhante, isto é, são doadores de hidrogênio. Portanto, a equação geral da fotossíntese pode ser escrita como:



Além disso, ele postulou que o  $\text{O}_2$  liberado na fotossíntese provém da água e não do  $\text{CO}_2$ , como se imaginava na época. Foi também este cientista holandês que lançou a idéia de que a luz é que produz o agente redutor (H) e o agente oxidante (oxigênio) era produzido a partir da água, processo que ele denominou de fotólise da água.

O bioquímico inglês Robert Hill (1937) demonstrou que preparações contendo fragmentos de folhas ou cloroplastos isolados, na presença de água, luz e de um aceptor artificial de elétrons ou de hidrogênio (oxalato férrico, cianeto férrico ou ferricianeto de potássio) podiam provocar a liberação de oxigênio, ou seja:



Esta reação (liberação de  $\text{O}_2$  na presença de luz) ficou conhecida como reação de Hill. Infelizmente, ele não conseguiu demonstrar naquela época, que o  $\text{CO}_2$  funcionava como aceptor de elétrons ou de hidrogênio.

No início da década de 1940, o fisiologista americano Robert Emerson postulou que na fotossíntese deveriam existir, pelo menos, duas reações luminosas (dois sistemas de pigmentos). Sua conclusão baseou-se nos estudos por ele realizados sobre eficiência fotossintética em função do comprimento de onda da luz incidente. Os resultados de seus estudos, realizados com algas, podem ser assim resumidos:

- A luz mais eficiente para a fotossíntese era a que se encontrava nas faixas do vermelho e do azul;
- A atividade fotossintética caía drasticamente quando era aplicada luz de comprimento de onda maior que 680 nm. Isto ficou conhecido como QUEDA NO VERMELHO (Figura 1A);
- A soma da atividade fotossintética em luz de comprimento de onda de 650 nm e 700 nm, aplicados isoladamente, era inferior à obtida quando os dois comprimentos de onda eram aplicados simultaneamente. Isto ficou conhecido como EFEITO DE INTENSIFICAÇÃO DE EMERSON (Figura 1B). Este resultado constituiu-se na principal evidência de que a fotossíntese dependia de dois fotossistemas, que trabalhavam em série.

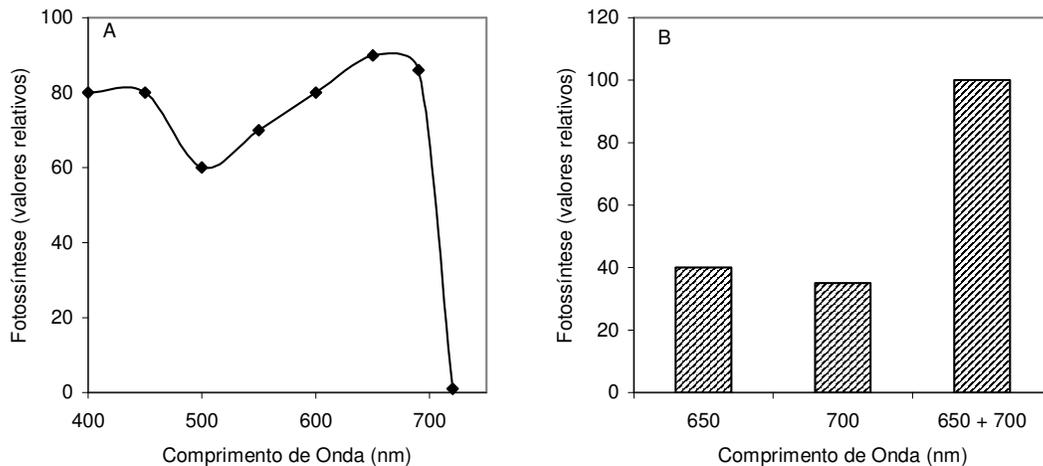


Figura 1 – A queda no vermelho (A) e o efeito de intensificação da fotossíntese (B), descoberto por Emerson em estudos com algas

Após a segunda guerra mundial, ocorreram inúmeras descobertas importantes para a elucidação do processo fotossintético. A primeira delas, ocorrida na década de 1950, foi a demonstração feita pela bioquímica americana Mary Allen, de que preparações de cloroplastos eram capazes de fixar  $\text{CO}_2$  na presença de luz e de água, ou seja, ela provou experimentalmente o que Hill havia postulado em 1937. Foi também na mesma época que outro americano, Daniel Arnon, demonstrou que o sistema de membranas de cloroplastos isolados era capaz de sintetizar ATP e NADPH, na presença de luz. Após esta série de descobertas pôde-se concluir que durante as reações da luz há liberação de  $\text{O}_2$ , produção de ATP (energia) e NADPH (poder redutor) e que estas reações ocorriam no sistema de membranas dos cloroplastos.

As reações do escuro foram também elucidadas durante a década de 1950. Isto deveu-se ao trabalho de mais de 10 anos, realizado por um grupo de cientistas da Universidade da Califórnia, em Berkeley, liderados por Melvin Calvin e Andrew Benson. Estes pesquisadores

demonstraram: qual era o composto aceptor de CO<sub>2</sub>, como o CO<sub>2</sub> era fixado, qual era o primeiro composto formado na fotossíntese, como o composto aceptor de CO<sub>2</sub> era regenerado e como os carboidratos, aminoácidos e outros compostos orgânicos eram sintetizados durante este processo fisiológico. Como reconhecimento pela elucidação do ciclo de redução do carbono na fotossíntese o professor M. Calvin recebeu o Prêmio Nobel da Química de 1961.

Na década de 1960, os americanos liderados por H. P. Kortschak da Estação Experimental de Cana-de-açúcar do Hawai e os australianos M. D. Hatch e C. R. Slack demonstraram que o ciclo elucidado por Calvin não era o único encontrado em plantas superiores. A este novo ciclo deu-se o nome de Ciclo dos Ácidos Dicarboxílicos e as plantas que o possuem foram denominados de plantas do tipo C<sub>4</sub> para distinguí-las das plantas tipo C<sub>3</sub>, as quais possuem somente o ciclo de Calvin.

O estudo da fotossíntese ao longo de quase 300 anos, que acabamos de descrever, é um exemplo de como evolui o conhecimento científico. Pesquisadores de diferentes nacionalidades e com formação a mais diversificada, conseguiram construir uma doutrina coerente, através do trabalho paciente e organizado, em que foram sendo agrupados diversos conhecimentos como se fossem peças de um quebra-cabeça.

Resumindo tudo o que foi visto até aqui podemos afirmar que a fotossíntese é o resultado de uma série de reações fotoquímicas e bioquímicas. A energia luminosa ao ser absorvida pela clorofila provoca uma reação fotoquímica que resulta na retirada de elétrons da água (causando liberação de O<sub>2</sub>) e conseqüentemente elevação dos mesmos (elétrons) para níveis energéticos mais elevados (através dos dois fotossistemas), que possibilitam a síntese de ATP (energia) e NADPH (poder redutor). A energia química e o poder redutor assim formado são utilizados para reduzir o CO<sub>2</sub> a compostos orgânicos, durante as reações bioquímicas da fotossíntese.

### 3. REAÇÕES FOTOQUÍMICAS

#### a) Estrutura dos Cloroplastos

O cloroplasto é o local onde ocorre a fotossíntese dos Eucariotos fotossintéticos (Figura 2). É um tipo de plastídio que, nas plantas, é encontrado principalmente nos caules e folhas. São organelas circundadas por uma dupla membrana e que possuem um sistema de membranas internas conhecido como tilacóide. Assim, os cloroplastos possuem três compartimentos distintos: o espaço intermembranar, o estroma (matriz) e o lúmen dos tilacóides.

Os tilacóides podem aparecer empilhados ou não. As regiões empilhadas são chamadas de lamelas do *grana*, enquanto as regiões não empilhadas são chamadas de lamelas do estroma. Nestes sistemas de membranas é que se encontram os pigmentos e é onde ocorrem as reações fotoquímicas. As reações bioquímicas associadas à fixação de CO<sub>2</sub>, ocorrem na região aquosa que circunda os tilacóides, conhecida como estroma.

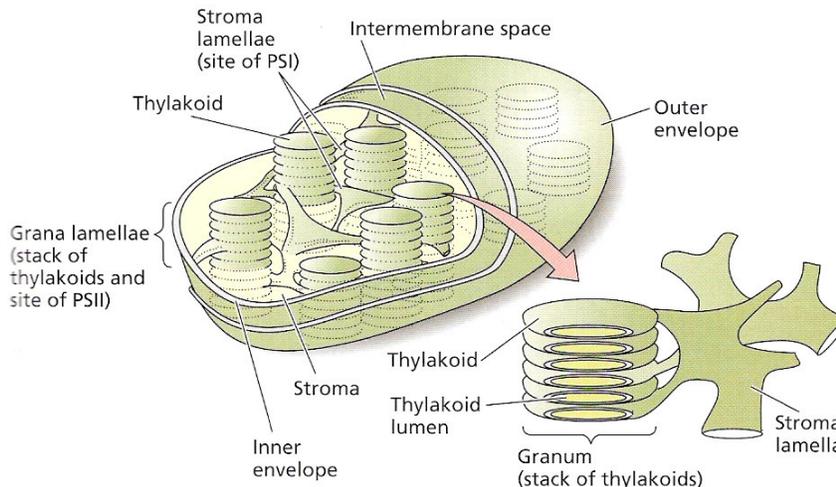


Figura 2 – Esquema mostrando a organização estrutural dos cloroplastos (Taiz & Zeiger, 1998)

Outra característica do cloroplasto é a existência de grânulos de amido, gotículas de lipídio, DNA, RNA e ribossomos, próprios da organela. Assim, algumas proteínas dos cloroplastos são produtos da transcrição e tradução que ocorrem no próprio cloroplasto, enquanto outras são codificadas pelo DNA nuclear, sintetizadas nos ribossomos citosólicos e transportadas para os cloroplastos.

### b) A Absorção de Luz pelos Pigmentos Fotossintéticos

A clorofila aparece verde para nossos olhos porque ela absorve luz nos comprimentos de onda referentes ao vermelho e ao azul, na região visível do espectro, e a luz nos comprimentos de onda correspondente ao verde é refletida. Esta relação entre a absorção da luz e o comprimento de onda, é mostrada em gráficos conhecidos como espectro de absorção. O espectro de absorção de luz de alguns pigmentos é mostrado na figura 3.

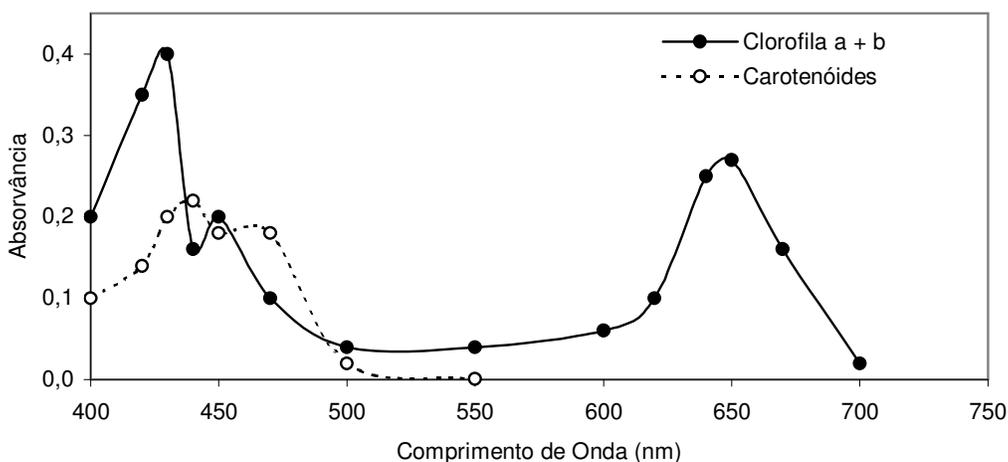


Figura 3 - Espectro de absorção das clorofilas (a + b) e dos carotenóides.

A luz proveniente do sol tem características tanto de onda como de partícula. A onda é caracterizada pelo seu comprimento e pela frequência, sendo que o comprimento de onda tem relação inversa com a energia (Tabela 1). Já a luz como partícula é conhecida como fóton. Cada fóton contém um montante de energia conhecido como quantum (plural quanta). A energia (E) de um fóton depende do comprimento de onda de acordo a Lei de Plank;

$$E = \frac{h \cdot c}{\lambda} \quad \text{ou} \quad E = h\nu$$

Em que: h = constante de Plank; c = velocidade da luz;  $\lambda$  = comprimento de onda.

Como a frequência é dada por:  $\nu = c/\lambda$  , Pode-se escrever também:

$$E = h\nu$$

É importante destacar que um fóton não pode ser subdividido nem um elétron pode ser parcialmente excitado. Em outras palavras, “um fóton pode excitar apenas um elétron” (Lei de Einstein- Stark). O nível que o elétron no estado vai atingir depende da energia do fóton, ou seja, depende do comprimento de onda.

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

Cor	Faixa de Comprimento de Onda (nm)	Energia Média (kJ mol <sup>-1</sup> 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

Assim, a luz do sol é um espectro de raios de diferentes comprimentos de onda ou de diferentes frequências. O espectro de absorção da clorofila indica e coincide aproximadamente com a região do espectro que é efetiva na fotossíntese. A efetividade de um processo com relação ao comprimento de onda produz um gráfico conhecido como **espectro de ação** (Figura 4).

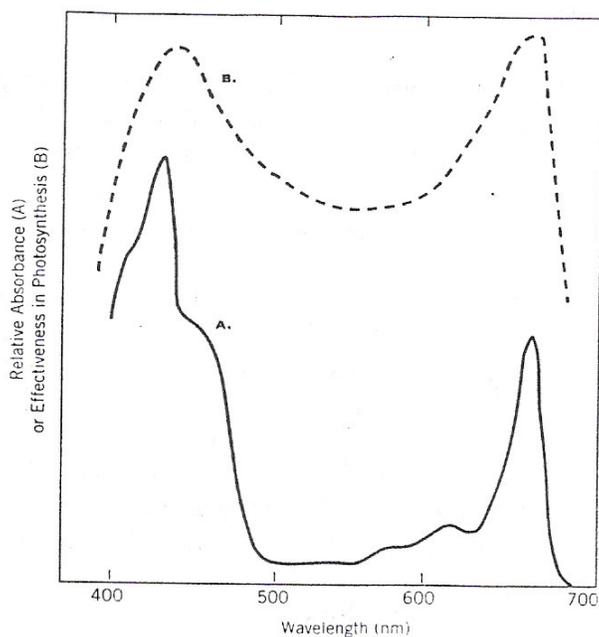


Figura 4 – Um típico espectro de ação da fotossíntese (B) comparado com o espectro de absorção de um extrato foliar (A) (Hopkins, 2000).

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, conseqüentemente, maior energia do que o vermelho (Figura 5).

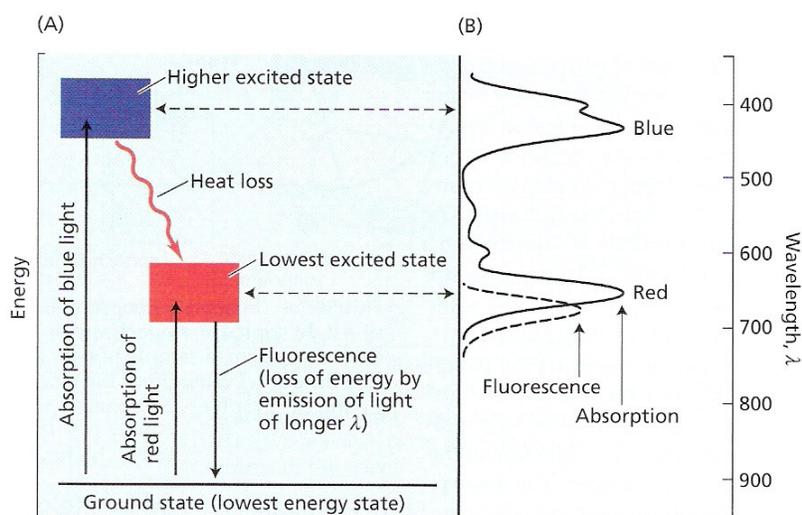


Figura 5 – A excitação da molécula de clorofila pela luz (Taiz & Zeiger, 1998)

A clorofila excitada é extremamente instável e ela pode retornar para o estado fundamental através dos seguintes processos:

- **Fluorescência** – Neste processo, a molécula de clorofila re-emite um fóton de luz e retorna para o seu estado fundamental. Neste caso, ocorre também perda de energia na forma de calor e o comprimento de onda fluorescente é sempre maior do que o da luz absorvida.
- **A molécula pode converter a energia na forma de calor, sem nenhuma emissão de fótons.**
- **Transferência de energia** – Neste caso, a molécula excitada transfere sua energia para outra molécula por ressonância induzida.

Ou pode ocorrer uma:

- **Reação Fotoquímica** – Neste processo a energia do estado excitado é usada para impulsionar uma transferência de elétrons.

O processo mais rápido será o mais provável para retirar a clorofila do estado excitado. Medições do **RENDIMENTO QUÂNTICO** ( $\Phi$ ) indicam que na maioria das moléculas de clorofila excitada predomina a reação fotoquímica (95%), contra 5% da fluorescência.

O rendimento quântico é dado pela seguinte fórmula:

$$\Phi = \text{Número de produto formado} / \text{Número de } \textit{quanta} \text{ absorvido}$$

OBS: O somatório dos rendimentos quânticos dos vários processos é sempre igual a unidade.

O inverso do rendimento quântico é chamado de **REQUERIMENTO QUÂNTICO**, ou seja, o número de quanta absorvidos dividido pelo número de produtos formados.

Embora a eficiência fotoquímica seja alta, o rendimento quântico para os produtos da fotossíntese é baixo, o que se deve às perdas de energia ao longo de todo o processo. Para o  $O_2$ , por exemplo, o rendimento quântico é aproximadamente igual a 0,1 ( $\Phi \approx 0,1$ ). Isto indica que cerca de 10 *quanta* são absorvidos para cada molécula de  $O_2$  liberada, ou seja, o requerimento quântico é igual a dez.

### c) Os Complexos de Absorção de Luz e os Fotossistemas

Todos os pigmentos ativos na fotossíntese são encontrados nos cloroplastos. Nas plantas superiores são encontrados as clorofilas (a e b), os carotenos e as xantofilas (Figura 6). As clorofilas a e b são os principais pigmentos relacionados com a fotossíntese. Todas as clorofilas possuem uma estrutura em anel, quimicamente relacionada ao grupo das porfirinas, contendo um  $Mg^{2+}$  no centro. Em adição, uma longa cauda hidrofóbica ancora a clorofila na porção hidrofóbica do seu ambiente. Já os carotenos e as xantofilas são tetraterpenos formados pela junção de unidades de isopreno.

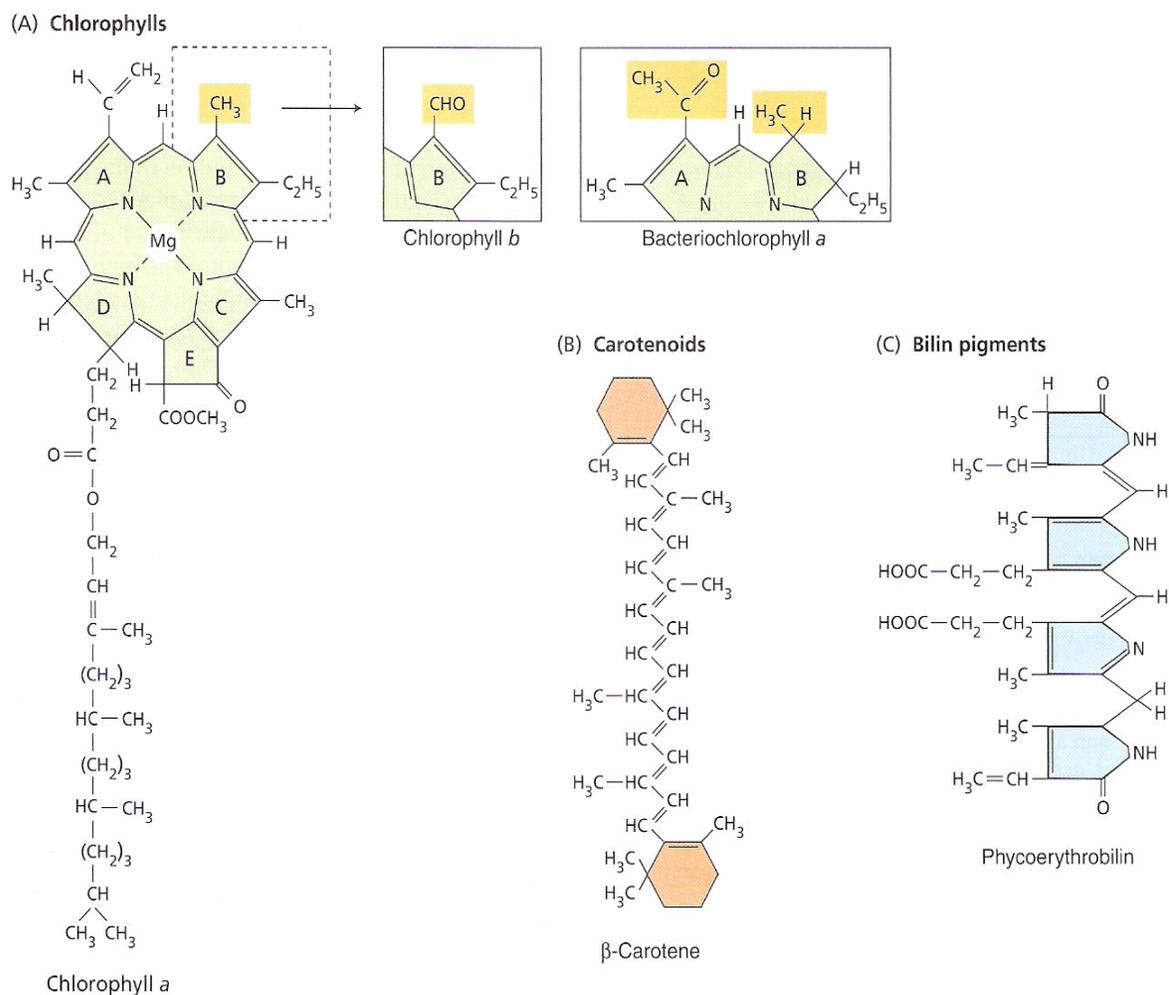


Figura 6 – Estrutura molecular de pigmentos fotossintéticos (Taiz & Zeiger, 1998)

A maioria dos pigmentos serve como uma antena, coletando a luz e transferindo a energia, por **ressonância induzida**, para o centro de reação, onde a reação fotoquímica ocorre (Figura 7). Isto é necessário porque uma molécula de clorofila absorve poucos fótons por segundo. O sistema de antena, portanto, é importante, pois torna o processo ativo a maior parte do tempo (dia).

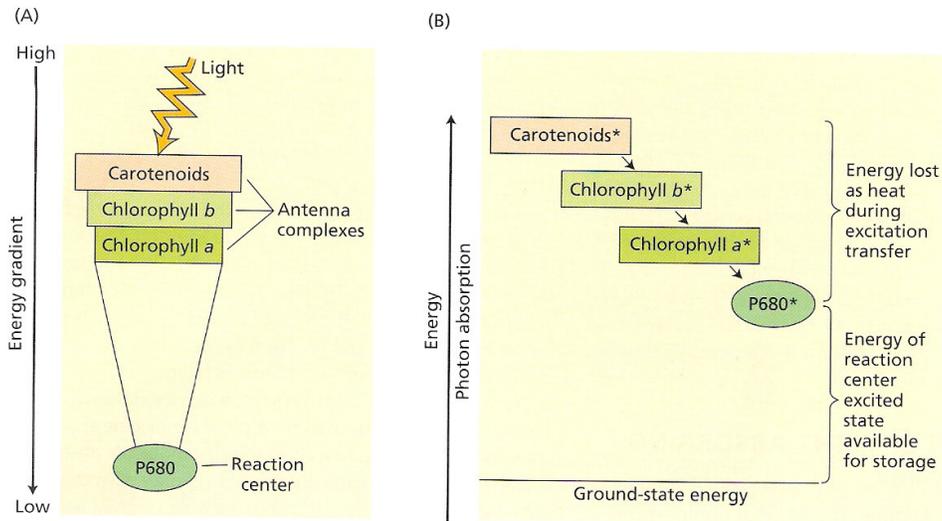


Figura 7 – O sistema em antena transferindo a excitação para o centro de reação (Taiz & Zeiger, 1998).

O mecanismo pelo qual a energia de excitação é passada da clorofila que absorve a luz para o centro de reação, é conhecido como transferência por ressonância induzida. Não se trata de uma re-emissão de fótons, mas de uma transferência de energia de excitação de molécula para molécula por um processo não radioativo. O resultado final é que 95 a 99% de fótons absorvidos pelos pigmentos antena são transferidos para os centros de reação, onde podem ser usados na reação fotoquímica.

A luz é absorvida nos centros de reação de duas unidades conhecidas como fotossistemas. O centro de reação de uma dessas unidades absorve preferencialmente a luz de comprimento de onda maior que 680 nm, precisamente em 700 nm, sendo denominada de fotossistema I ( $P_{700}$ ). A outra unidade absorve a luz preferencialmente em 680 nm, sendo chamada de fotossistema II ( $P_{680}$ ). Estes dois fotossistemas trabalham simultaneamente e em série, como foi demonstrado inicialmente por Emerson (Efeito de Intensificação de Emerson, ver figura 1).

Os pigmentos que absorvem a luz não estão distribuídos de forma desordenada nas membranas dos tilacóides. Na realidade, em cada fotossistema, existe pelo menos um complexo coletor de luz (antenas) formado por proteínas e pigmentos a elas associados (ver figura 8). O complexo coletor de luz do fotossistema II (LHC II) e o do fotossistema I (LHC I). O fotossistema II e o seu complexo coletor de luz estão localizados predominantemente nas lamelas dos *grana* (regiões empilhadas). Já o fotossistema I e o seu complexo coletor de luz e, também, o sistema de síntese de ATP, são encontrados quase que exclusivamente nas lamelas do estroma (regiões não empilhadas) e nas bordas externas das lamelas dos *grana*.

#### d) Mecanismos de Transporte de Prótons e de Elétrons

Todas as etapas que constituem as reações dependentes de luz são realizadas por quatro complexos protéicos (Figura 8): fotossistema II (PS II), complexo protéico do citocromo  $b_6f$ , fotossistema I (PS I) e ATP sintase. Estes complexos possuem proteínas transmembranares orientadas vetorialmente nas membranas dos tilacóides, de modo que a  $H_2O$  é oxidada a  $O_2$  no lúmen do tilacóide (o sistema de oxidação da água é formado por proteínas periféricas que parecem estar associadas ao PS II, no lado do lúmen do tilacóide),  $NADP^+$  é reduzido para NADPH no lado estromal e ATP é liberado no estroma pelo movimento de  $H^+$  do lúmen para o estroma.

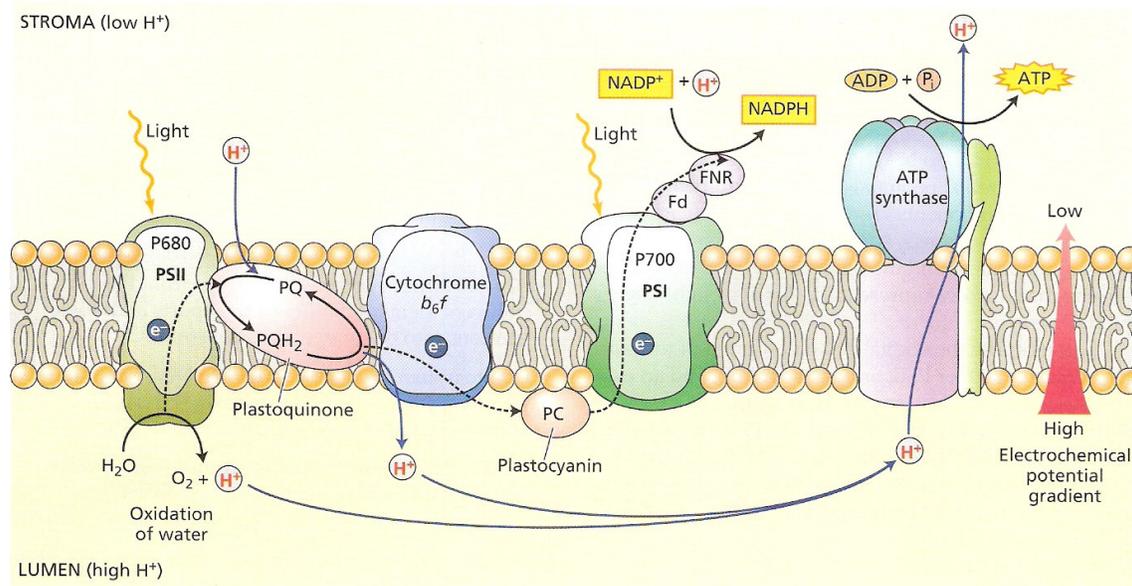


Figura 8 – O transporte vetorial de prótons e elétrons nas membranas dos tilacóides (Hopkins, 2000)

Nas reações fotoquímicas pode se distinguir dois tipos de fluxos de elétrons: fluxo não cíclico e fluxo cíclico (Figura 9).

O fluxo de elétrons não cíclico inicia-se no fotossistema II (PS II). O centro de reação do PS II consiste de duas proteínas de membrana conhecidas como  $D_1$  e  $D_2$ , as quais possuem massas moleculares de 32 e 34 kDa, respectivamente. Associado a estas proteínas tem a clorofila  $a_{680}$  ( $P_{680}$ ) e muitas clorofilas adicionais, carotenóides, feofitina e plastoquinonas.

A luz excita a molécula de clorofila ( $P_{680}$ ) no centro de reação, o que a torna um forte agente redutor (Figura 9). Este centro de reação pode, então, transferir um elétron para uma molécula aceptora. Estudos indicam que a feofitina (uma molécula de clorofila em que o  $Mg^{2+}$  é substituído por dois  $H^+$ ) é o primeiro acceptor de elétrons no PS II, seguido de duas quinonas. Um elétron é transferido de  $P_{680}$  para feofitina, desta para uma primeira quinona (Quinona A) e desta última para uma segunda quinona (Quinona B), onde permanece.

O  $P_{680}$  oxidado é paralelamente reduzido pelo doador de elétrons conhecido como Yz (um intermediário, identificado como um resíduo de tirosina na proteína  $D_1$ ), que transfere os elétrons da água para o  $P_{680}$ . O  $P_{680}$  recebe outro fóton de luz e, uma vez excitado, transfere um segundo elétron para feofitina. Esta transfere o segundo elétron para a Quinona A, que transfere para a Quinona B. Esta quinona recebe dois  $H^+$  do meio (no lado do estroma) ficando reduzida ( $QH_2$ ). Esta hidroquinona dissocia-se do complexo PS II, migra na porção hidrofóbica da membrana, onde ela transfere seus elétrons para o complexo citocromo  $b_6f$  e

libera os prótons no lúmem do tilacóide. Os elétrons do citocromo  $b_6f$  são então transferidos para uma proteína móvel contendo cobre, a plastocianina. Esta proteína movimenta-se até o  $P_{700}$ , provocando a redução do mesmo.

O fluxo de elétrons não cíclico continua no fotossistema I. O  $P_{700}$ , após ser reduzido pela plastocianina, fica apto ao processo de excitação pela luz. O centro de reação do PS I é formado por duas proteínas com massas moleculares de 66 a 70 kDa. Associadas a estas proteínas encontram-se além da clorofila  $a_{700}$  ( $P_{700}$ ), outras moléculas de clorofila e carreadores de elétrons, como as ferredoxinas. O  $P_{700}$  na forma excitada pela luz transfere elétrons, via carreadores específicos, para o  $NADP^+$ , reduzindo-o para NADPH.

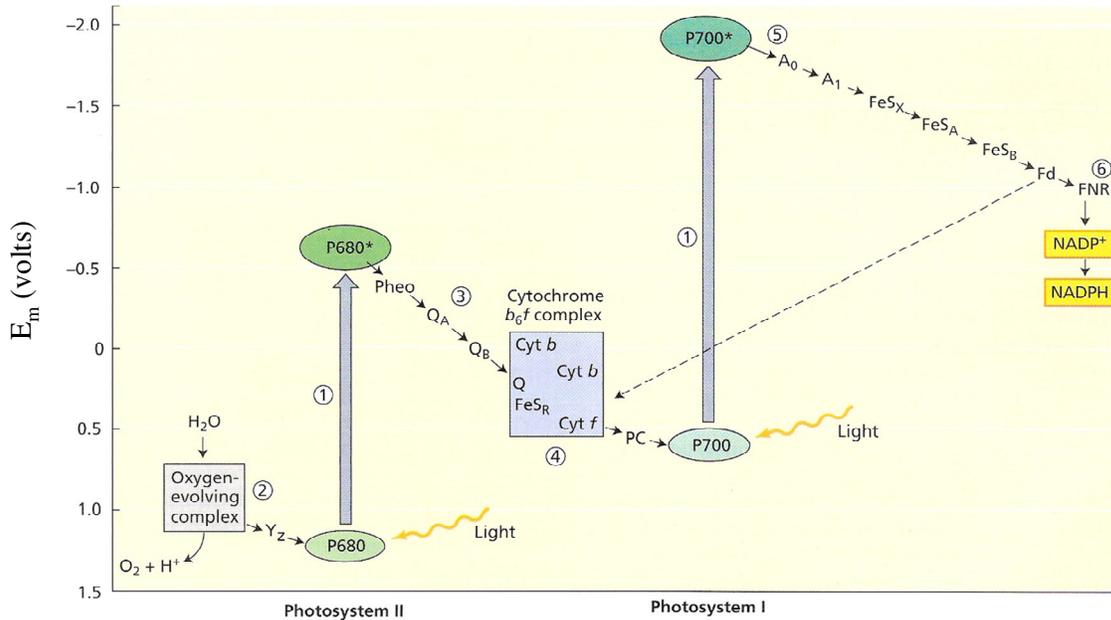
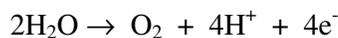


Figura 9 – O esquema Z da fotossíntese (Taiz & Zeiger, 1998)

Adicionalmente, pode ocorrer um fluxo cíclico de elétrons, neste caso, entre o PS I e o complexo citocromo  $b_6f$ . Os elétrons da ferredoxina, ao invés de serem utilizados para redução do  $NADP^+$ , são transferidos para o citocromo  $b_6$  (Figura 9). Para cada dois elétrons transferidos neste fluxo, uma quinona reduzida ( $QH_2$ ) é formada. Esta  $QH_2$  é posteriormente oxidada, transferido seus elétrons para o PS I, sendo os  $H^+$  liberados no lúmem do tilacóide. Como se vê, a função deste fluxo cíclico é aumentar o gradiente de  $H^+$  entre o lúmem do tilacóide e o estroma e, conseqüentemente, aumentar a produção de ATP.

### e) A Oxidação da Água

A água é oxidada pela seguinte equação química:



O sistema de formação de oxigênio ou de foto-oxidação da água inclui três proteínas periféricas com massas moleculares de 16, 23 e 33 kDa, que parecem estar associadas ao PS II, no lado do lúmem do tilacóide. Este sistema inclui ainda os íons  $Mn^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  e  $Cl^-$ , como cofatores.

O modelo de foto-oxidação da água consiste de uma série de cinco estados de oxidação do sistema, conhecidos como  $S_0$ ,  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$  e  $S_4$  (Figura 10). O aumento no grau de oxidação do sistema parece representar o aumento no grau de oxidação da enzima contendo 4 átomos de Mn. Estes átomos estão ligados a aminoácidos na proteína  $D_1$  (PS II) e a átomos de O, Cl e Ca.

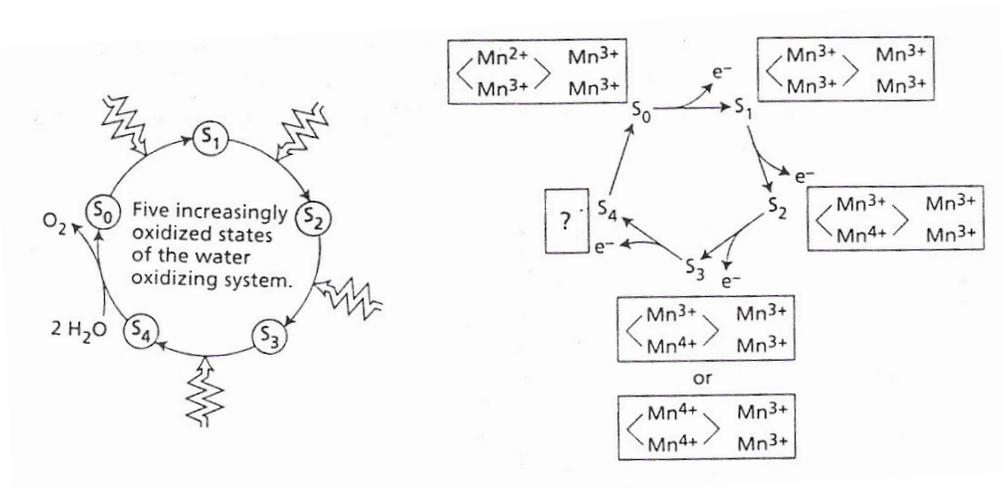


Figura 10 – O sistema de foto-oxidação da água (Taiz & Zeiger, 1998)

Cada excitação de  $P_{680}$  é seguida pela retirada de um elétron do cacho de Mn, o qual armazena a carga positiva residual. Quando quatro cargas positivas são acumuladas, o complexo oxida duas moléculas de água e libera uma molécula de  $O_2$ . Os prótons ( $H^+$ ) produzidos pela oxidação da água são liberados no lúmem, contribuindo para a produção de ATP, via gradiente de  $H^+$ . Estes resultados indicam que QUATRO FÓTONS DE LUZ são necessários para oxidar uma molécula de água (Lembre-se que cada fóton pode excitar apenas um elétron - Lei de Einstein- Stark)

Os elétrons da água são transferidos, via átomos de Mn, para um carreador identificado como Yz, o qual transfere os elétrons para o  $P_{680}$ . Este carreador Yz tem sido identificado como um resíduo de tirosina da proteína  $D_1$ , no PS II. Assim, a água é o doador inicial de elétrons para a fotossíntese e o Yz seria o intermediário para transferir os elétrons da molécula de  $H_2O$  para o  $P_{680}$ .

## f) A Síntese de ATP

Em adição à energia estocada na forma de poder redutor (NADPH), uma porção da energia dos fótons é capturada para formação de ATP. Esta fotofosforilação é explicada pelo **mecanismo quimiosmótico**. O princípio básico da quimiosmose é que “diferenças na concentração de íons (representadas aqui pela diferença na concentração de  $H^+$  ou de pH) e de potencial elétrico ( $\Delta E$ ) entre os dois lados das membranas biológicas são fontes de energia livre que podem ser utilizadas pela célula”.

$$\Delta p = \Delta E + 59 \Delta pH$$

$\Delta p$ : força motriz de prótons

Como vimos anteriormente, o fluxo de elétrons na fotossíntese gera, paralelamente, um gradiente de  $H^+$  (Figura 8 e Figura 11). Os prótons são transportados para o lúmen dos tilacóides, ocorrendo um aumento do pH no estroma e uma queda do pH no lúmen. Os  $H^+$  ao retornarem para o estroma, a favor do seu gradiente, liberam energia que é utilizada para a síntese de ATP.

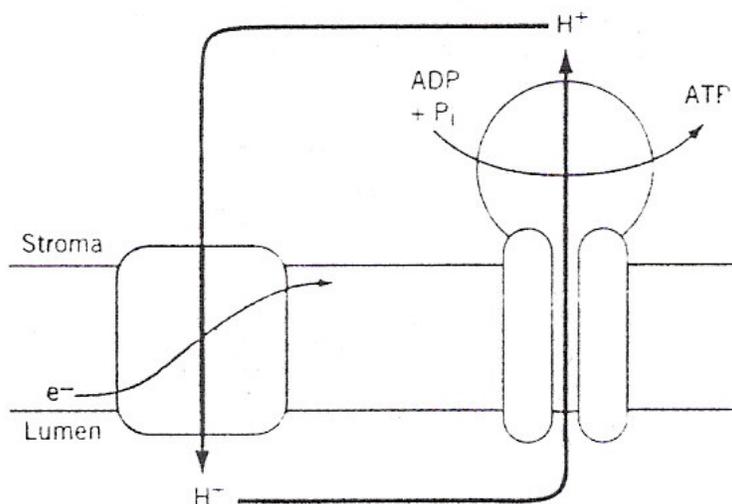


Figura 11 – O acoplamento do sistema de transporte de elétrons com a síntese de ATP estabelece uma transferência de prótons (Hopkins, 2000).

O processo de síntese de ATP é catalisado pelo complexo enzimático transmembranar, conhecido como  $CF_0$ - $CF_1$  ATP Sintase (Figura 11). A porção hidrofóbica do complexo,  $CF_0$ , parece formar o canal através da membrana, o qual favorece a passagem dos  $H^+$ . O sítio catalítico, por sua vez, se localiza na porção  $CF_1$ , que fica no lado estromal, onde ocorre a síntese de ATP a partir de ADP e Pi.

A estequiometria de  $H^+$  transportados por ATP sintetizado foi calculado recentemente como sendo:  $4 H^+ / 1 ATP$ .



DNA do cloroplasto. Esta enzima é a principal proteína encontrada em folhas verdes, correspondendo a até 40% da proteína total deste órgão.

A rubisco, como o próprio nome indica, tem atividade carboxilásica e oxigenásica, embora a afinidade pela carboxilação assegure a ocorrência da fotossíntese mesmo que a concentração de CO<sub>2</sub> seja muito menor que a de O<sub>2</sub>, como ocorre normalmente na natureza.

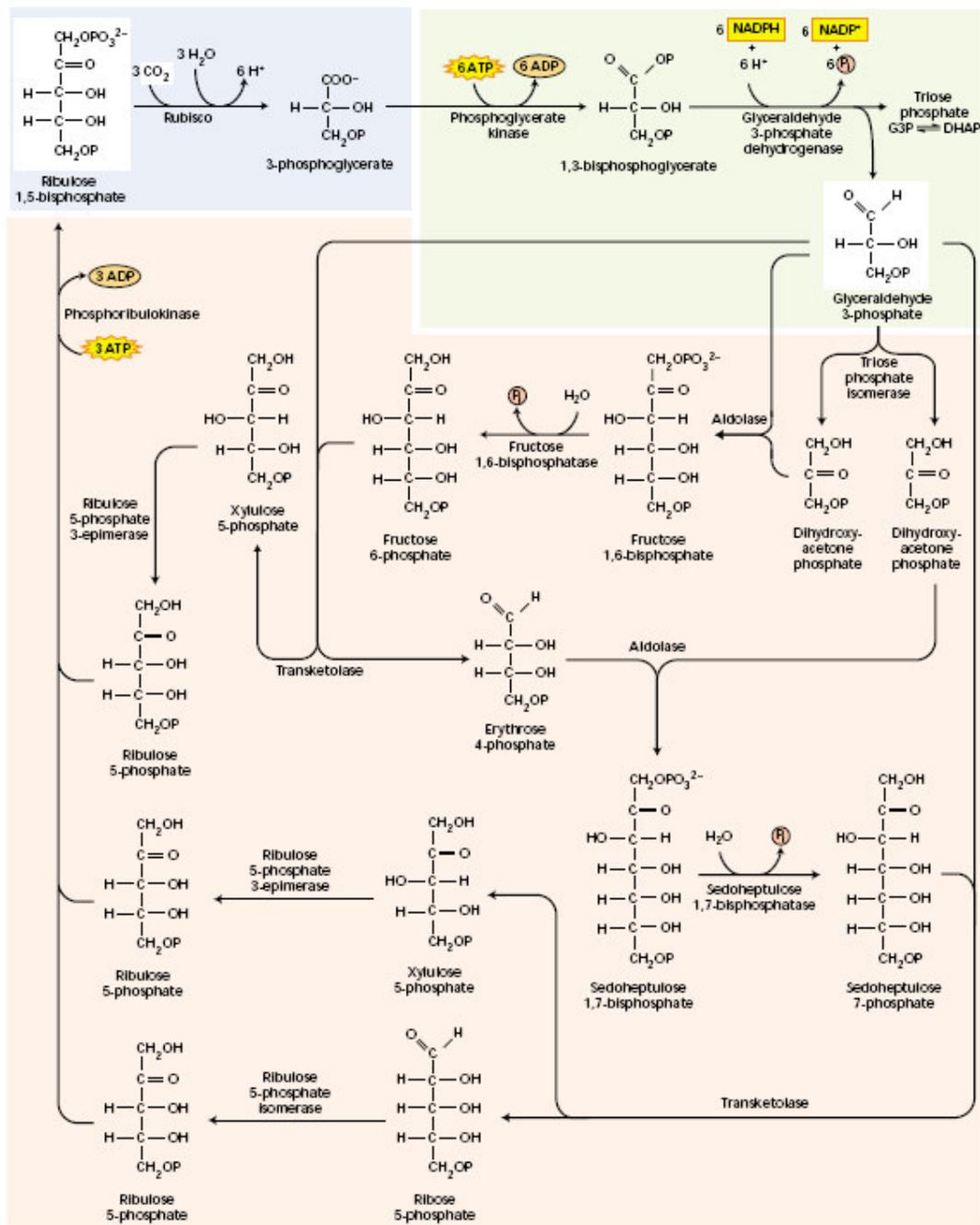
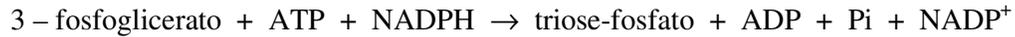


Figura 13 – Fases do ciclo de Calvin (Taiz & Zeiger, 1998)

- **Redução**

A fase de redução consiste na utilização do ATP e do NADPH formados durante a fase fotoquímica da fotossíntese para reduzir o ácido 3-fosfoglicérico para produzir o primeiro açúcar, o gliceraldeído 3-fosfato (triose-fosfato).



Parte do gliceraldeído-3-fosfato formado é utilizado na regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato e outra parte é utilizada para síntese de amido, sacarose e todos os demais constituintes do vegetal (paredes celulares, membranas, proteínas, organelas, etc.).

- **Regeneração**

Nesta fase, as trioses-fosfato (gliceraldeído 3-fosfato) regeneram o aceptor inicial de  $\text{CO}_2$  (ribulose-1,5-bisfosfato), com gasto de ATP. Este estágio envolve várias interconversões através da ação de isomerases, epimerases, transcetolases, fosfatase e uma quinase.

## **b) Síntese de Sacarose e Amido**

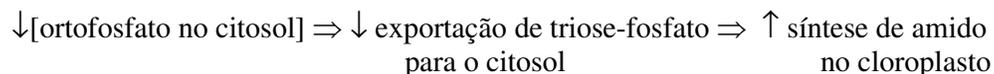
A sacarose é a principal forma de carboidrato que é translocada na planta, via floema. Já o amido é um carboidrato insolúvel, de reserva, presente em quase todas as plantas. O interessante é que tanto a sacarose como o amido são gerados a partir da triose-fosfato gerada no ciclo de Calvin (Figura 14)

A síntese de amido ocorre no cloroplasto e se dá pela formação de ADP-glucose. A partir da adição de ADP-glucose forma-se um polímero de glicose unido por ligação glicosídica  $\alpha$ -1,4. A síntese de sacarose, por sua vez, ocorre no citosol e se dá pela formação de UDP-glucose que se combina com frutose-6-fosfato e produz a sacarose-6-fosfato. Esta última é convertida para sacarose por ação de uma fosfatase.

As sínteses de amido e de sacarose apresentam praticamente os mesmos intermediários (frutose-1,6-bisfosfato, frutose-6-fosfato, glicose-1-fosfato, etc.). No entanto, estas vias biossintéticas possuem isoenzimas, que são únicas para cloroplasto e citosol.

O que determina o destino do gliceraldeído-3-fosfato produzido na fotossíntese? Produz amido ou sacarose? As concentrações relativas de ortofosfato e triose-fosfato (gliceraldeído-3-fosfato) são os principais fatores que controlam se o carbono fixado fotossinteticamente é alocado como amido nos cloroplastos ou como sacarose no citosol. Estes dois compartimentos se comunicam pelo translocador de fosfato/triose-fosfato. O ortofosfato em direção ao cloroplasto e triose-fosfato para o citosol.

Situação 1:



Situação 2:

$\uparrow$ [ortofosfato no citosol]  $\Rightarrow$   $\uparrow$  exportação de triose-fosfato  $\Rightarrow$   $\uparrow$  síntese de sacarose para o citosol

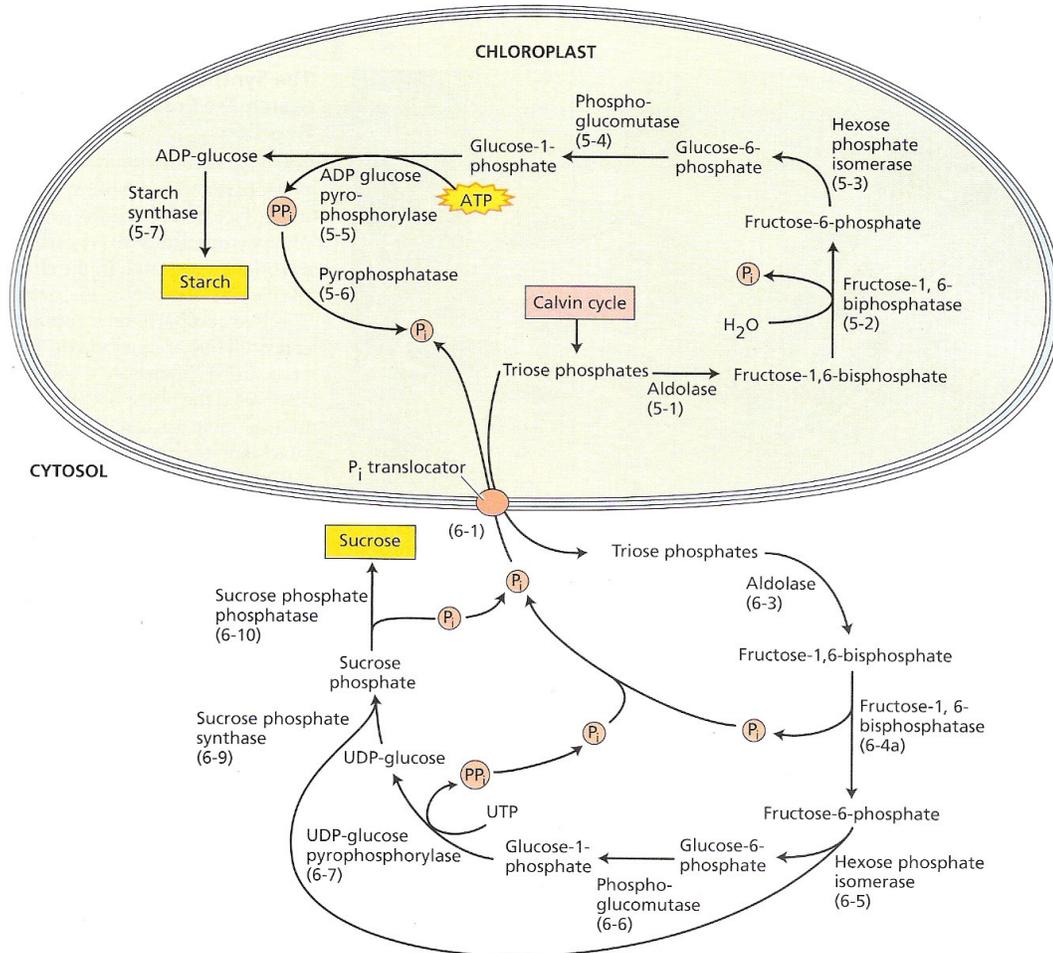


Figura 14 – Síntese de amido e de sacarose (Taiz & Zeiger, 1998)

### c) Regulação do Ciclo de Calvin

Cinco enzimas do ciclo de Calvin são reguladas pela luz: rubisco (fase de carboxilação); NADP: desidrogenase do gliceraldeído-3-fosfato (fase de redução); frutose-1,6-bisfosfatase, sedoheptulose-1,7-bisfosfatase e quinase ribulose-5-fosfato (fase de regeneração).

A enzima da fase de redução (desidrogenase do gliceraldeído-3-fosfato) e as três enzimas da fase de regeneração são controladas pelo sistema ferredoxina-tiorredoxina. Estas quatro enzimas possuem um ou mais grupos dissulfeto (S—S). No escuro estes resíduos estão na forma oxidada, deixando a enzima inativa ou subativa. Na luz, os elétrons da ferredoxina, via tiorredoxina, são utilizados para reduzir o grupo S—S para o estado sulfidril (SH). A mudança promove a ativação da enzima.

A rubisco, por sua vez, é regulada pela carbamilação (Figura 15). Quando os cloroplastos são submetidos à luz, ocorre um aumento no pH do estroma. Este aumento no pH do estroma provoca a desprotonação do grupamento amino ( $\epsilon\text{-NH}_3^+$ ) de um resíduo de lisina no sítio ativo da enzima. Este grupamento passa de  $\text{NH}_3^+$  para  $\text{NH}_2$ . Este resíduo desprotonado reage com uma molécula de  $\text{CO}_2$  (que não é a mesma molécula substrato) ficando a enzima com uma carga negativa ( $\text{NH-COO}^-$ ). A ativação final da enzima depende da atração eletrostática desta carga negativa com íons  $\text{Mg}^{2+}$ . A concentração deste íon no estroma também aumenta em folhas expostas à luz.

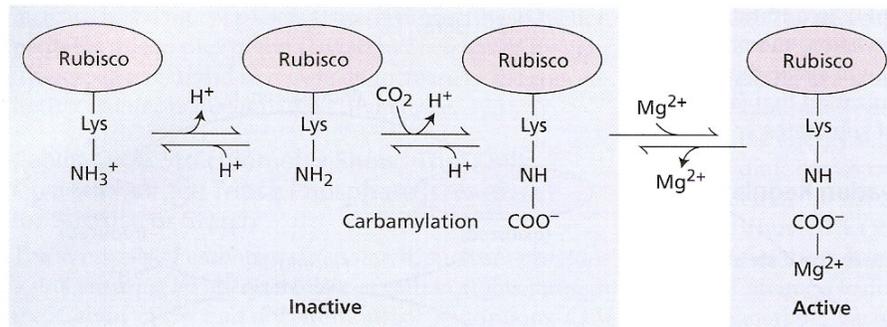


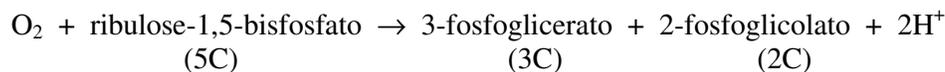
Figura 15 – Mecanismo de regulação da atividade da rubisco pela luz (Taiz & Zeiger, 1998)

#### d) O Ciclo Fotorrespiratório

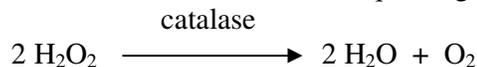
O ciclo fotorrespiratório está relacionado com a atividade de oxigenação da **rubisco** e resulta na perda de  $\text{CO}_2$  e na diminuição da eficiência fotossintética (Figura 16).

As moléculas de  $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$  competem na reação catalisada pela rubisco, visto que, carboxilação e oxigenação ocorrem **no** mesmo sítio ativo da enzima. Em teste em tubo de ensaio, com iguais concentrações de  $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$ , a rubisco de Angiospermas fixa  $\text{CO}_2$  80 vezes mais rápido do que fixa  $\text{O}_2$ . No entanto, em solução aquosa em equilíbrio com o ar, a 25 °C, a relação  $[\text{CO}_2]/[\text{O}_2] = 0,0416$ . Nesta situação, em que a concentração de  $\text{CO}_2$  é muito menor que a de  $\text{O}_2$ , a carboxilação supera a oxigenação em apenas três vezes.

Na reação de oxigenação o  $\text{O}_2$  reage com a ribulose-1,5- bisfosfato e produz um composto de três carbonos (3-fosfoglicerato) e outro de dois carbonos (2-fosfoglicolato).



O ciclo fotorrespiratório serve para recuperar os dois carbonos gerados pela atividade oxigenase, na forma de 2-Fosfoglicolato. Este ciclo envolve três compartimentos celulares: cloroplasto, peroxissomo e mitocôndria. O ciclo se inicia no cloroplasto com a formação do glicolato a partir do 2-fosfoglicolato. O glicolato migra para o peroxissomo onde é convertido para glicina (aminoácido) e peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ). Esta organela é rica em uma enzima conhecida como catalase, a qual degrada o  $\text{H}_2\text{O}_2$ , que é tóxico para a célula.



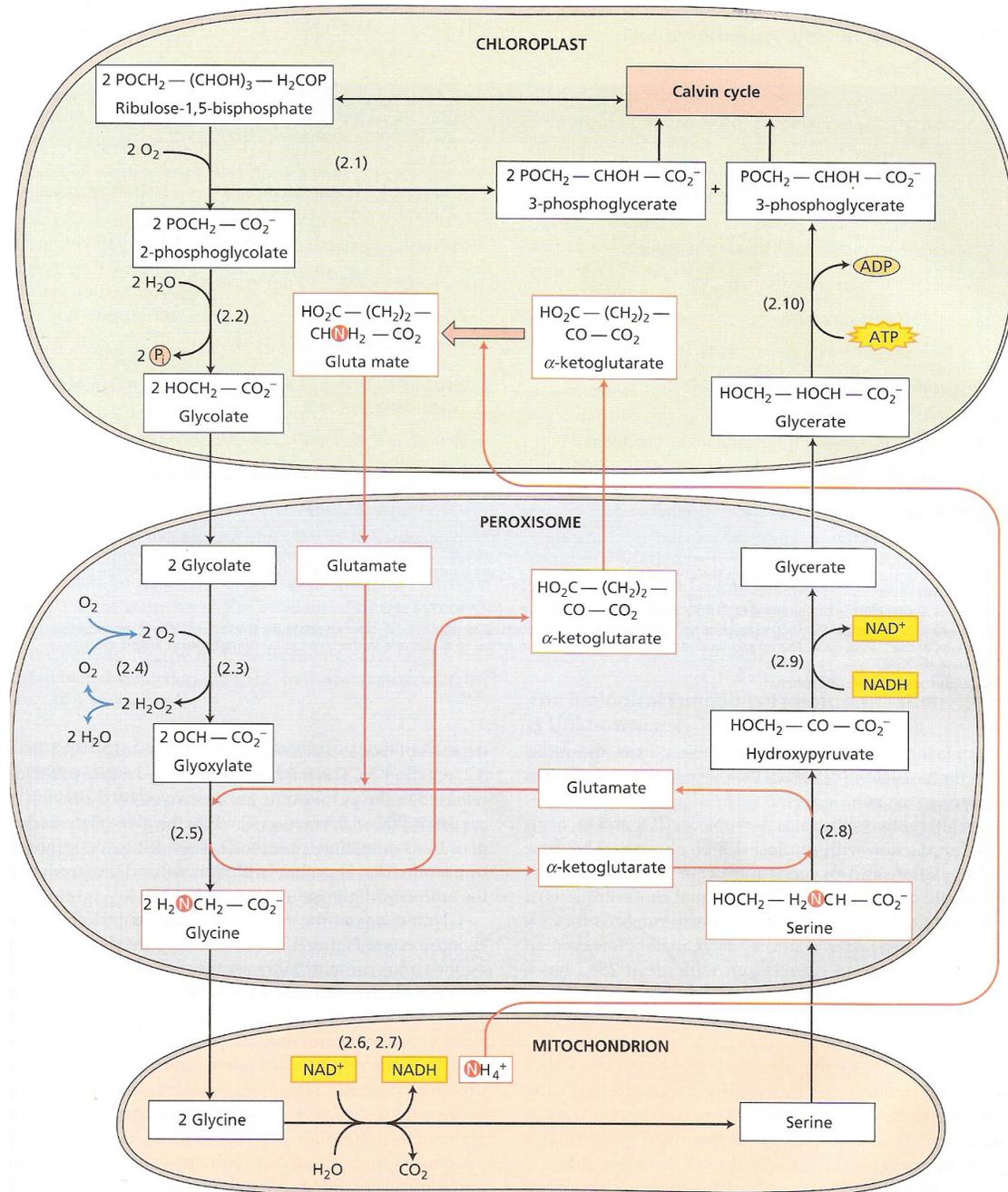


Figura 16 – O ciclo fotorrespiratório (Taiz & Zeiger, 1998)

A glicina migra do peroxissomo para a mitocôndria. Duas moléculas de glicina (2C) produzem uma molécula de serina (aminoácido com 3 carbonos). Nesta etapa ocorre liberação de NH<sub>3</sub> e de CO<sub>2</sub>.

OBS: Como se vê, ocorre consumo de O<sub>2</sub> (no cloroplasto) e liberação de CO<sub>2</sub> (na mitocôndria), por isso chama-se fotorrespiração.

A serina (3C) formada na mitocôndria migra para o peroxissomo onde é convertido para glicerato. O glicerato (3C) migra para o cloroplasto onde é convertido para 3-fosfoglicerato (3C), com gasto de ATP.

Assim, duas moléculas de fosfoglicolato ( $2 \times 2 = 4$  carbonos), geradas pela atividade oxigenásica da rubisco, produzem uma molécula de 3-fosfoglicerato (3C) e uma molécula de  $\text{CO}_2$ . Neste caso, 75% do carbono gerado pela oxigenase é recuperado e retorna para o ciclo de Calvin. No entanto, o grau de perdas de carbono pela fotorrespiração depende das concentrações de  $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$ , das propriedades cinéticas da rubisco e da temperatura, e tende a ser maior que 25% em condições normais do ambiente.

Em geral, nas temperaturas elevadas de regiões tropicais as perdas pela fotorrespiração podem ser bem maiores. O aumento na temperatura diminui a solubilidade dos gases, sendo que a temperatura afeta mais a solubilidade do  $\text{CO}_2$  do que a do  $\text{O}_2$ . Assim temos:

$\uparrow$  Temperatura  $\Rightarrow \downarrow [\text{CO}_2]/[\text{O}_2]$

$\uparrow$  Temperatura  $\Rightarrow \uparrow$  Atividade Oxigenásica da rubisco

$\uparrow$  Temperatura  $\Rightarrow \uparrow$  FOTORRESPIRAÇÃO

As perdas podem superar os 40%. Assim, a fotorrespiração reduz a assimilação líquida de  $\text{CO}_2$ , ou seja, reduz a fotossíntese líquida.

**Fotossíntese líquida** = fotossíntese total – (respiração + fotorrespiração)

Quanto maior for a fotorrespiração, menor será a fotossíntese líquida.

### Por que a existência da fotorrespiração???

- A química da reação de carboxilação poderia requerer um intermediário (substrato) com capacidade para reagir com  $\text{CO}_2$  ou  $\text{O}_2$ . Isto não teria sido problema no início da evolução do processo de fotossíntese, visto que naquele tempo a razão  $[\text{CO}_2]/[\text{O}_2]$  era muito maior do que a observada nos dias de hoje.
- A fotorrespiração poderia contribuir para a dissipação de ATP e poder redutor e evitar danos sobre o aparelho fotossintético (foto-oxidação e fotoinibição) sob condições de excesso de energia (por exemplo, alta intensidade de luz e baixa concentração interna de  $\text{CO}_2$ , como ocorre em plantas expostas a estresse hídrico – estômatos fechados).

### e) Mecanismos de Concentração de $\text{CO}_2$

Algumas plantas têm desenvolvido mecanismos de concentração de  $\text{CO}_2$ , os quais contribuem para reduzir a fotorrespiração (é o caso das plantas  $\text{C}_4$ ) ou para permitir a sobrevivência das plantas em condições áridas e semi-áridas (é o caso das plantas CAM). Estes mecanismos envolvem adaptações morfológicas e fisiológicas bastante interessantes.

## I – O Ciclo C<sub>4</sub> - SEPARAÇÃO ESPACIAL

As folhas de plantas conhecidas como C<sub>4</sub> possuem dois tipos distintos de células contendo cloroplastos: o mesófilo e a bainha do feixe vascular, as quais estão conectadas por extensa rede de plasmodesmas. As células da bainha do feixe apresentam uma anatomia diferenciada, em forma de coroa, conhecida como anatomia Kranz.

O ciclo C<sub>4</sub> consiste de quatro etapas (Figura 17):

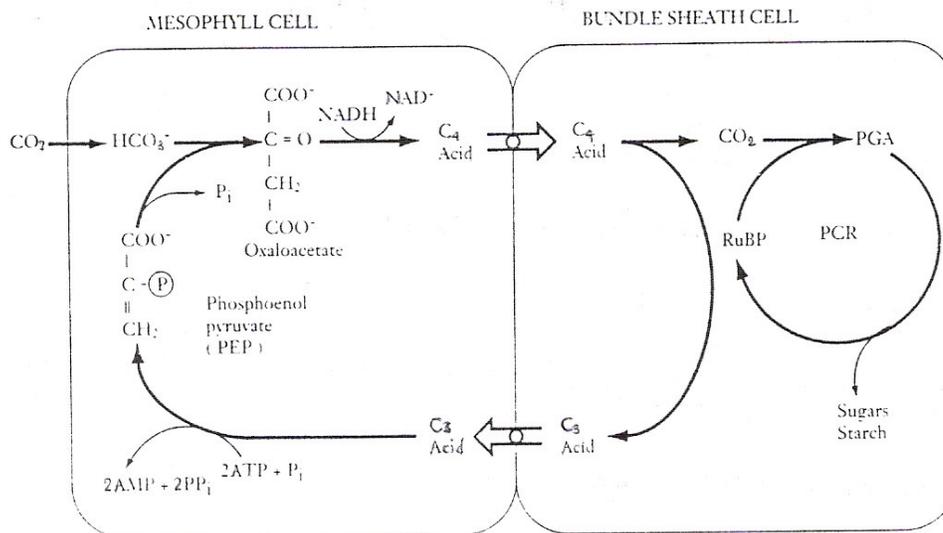


Figura 17 – Esquema geral do ciclo fotossintético de assimilação de carbono C<sub>4</sub> (Hopkins, 2000).

- Na primeira etapa ocorre a fixação de CO<sub>2</sub> (como HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) pela enzima carboxilase do fosfoenolpiruvato (PEP-carboxilase) no citosol das células do mesófilo, formando oxaloacetato. Este ácido orgânico é convertido para malato ou aspartato, dependendo da espécie, nos cloroplastos das células do mesófilo.

OBS: Estes ácidos de quatro carbonos são os primeiros intermediários estáveis da fotossíntese destas plantas, daí o nome C<sub>4</sub>. Nas plantas que possuem apenas o ciclo de Calvin, o primeiro intermediário estável é o 3-fosfoglicerato, de três carbonos, sendo estas plantas referidas como C<sub>3</sub>.

- Na segunda etapa, os ácidos de quatro carbonos são transportados das células do mesófilo para as células da bainha do feixe vascular, via plasmodesmas. Algumas plantas C<sub>4</sub> transportam malato enquanto outras transportam aspartato.
- Estes ácidos de quatro átomos de carbono são então descarboxilados nas células da bainha do feixe vascular, liberando CO<sub>2</sub> e produzindo piruvato ou alanina. O CO<sub>2</sub> é então fixado pela RuBisCO, que nestas plantas é encontrada somente nas células da bainha do feixe.

OBS: As demais reações do Ciclo de Calvin ocorrem normalmente nestas plantas, concluindo o processo de fixação de CO<sub>2</sub>.

- Finalmente, ocorre o transporte do composto de três carbonos, piruvato ou alanina, de volta para o mesófilo, onde ocorre a regeneração do fosfoenolpiruvato (PEP) com gasto de duas moléculas de ATP. Esta última reação é catalisada pela enzima diquinase do piruvato ortofosfato.

#### **Algumas vantagens do mecanismo C<sub>4</sub>:**

- A enzima fosfoenolpiruvato carboxilase utiliza como substrato o HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> que não compete com O<sub>2</sub>, ou seja, a fotorrespiração é suprimida no mesófilo;
- A enzima PEP carboxilase tem elevada afinidade pelo substrato (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 5μM), o que a permite atuar mesmo em muito baixas concentrações do substrato;
- A grande afinidade da enzima pelo substrato permite que as plantas C<sub>4</sub> fotossintetizem com pequena abertura estomática e, conseqüentemente, com baixa perda de água;
- Uma conseqüência do exposto acima é que as plantas C<sub>4</sub> habitam ambientes com altas temperaturas e climas semi-áridos (quentes e secos);
- A rubisco é encontrada apenas nas células da bainha vascular. Estas plantas, portanto, gastam menos nitrogênio do que as plantas C<sub>3</sub>.

#### **Existe alguma desvantagem?**

- Mecanismo de regeneração do PEP consome dois ATP. Assim, as C<sub>4</sub> gastam 5 ATP para cada CO<sub>2</sub> fixado; As plantas C<sub>3</sub> gastam apenas 3 ATP por CO<sub>2</sub> fixado;

Apesar deste maior consumo de ATP, o mecanismo C<sub>4</sub> é bastante eficiente para as condições de clima tropical, pois praticamente anula a **fotorrespiração**. Nestas condições as espécies C<sub>4</sub> apresentam taxas de fotossíntese líquida bem superiores às de espécies C<sub>3</sub>.

## **II – Plantas CAM - SEPARAÇÃO TEMPORAL**

Nestas plantas o CO<sub>2</sub>, na forma de HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, é capturado pela carboxilase do PEP no citosol, a qual combina o HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> com o fosfoenolpiruvato, produzindo oxaloacetato. O que diferencia estas plantas das demais é que este processo de fixação de CO<sub>2</sub> ocorre durante a noite (Figura 18). O oxaloacetato formado é então convertido para malato, o qual se acumula nos vacúolos. Este acúmulo de ácidos orgânicos durante a noite explica o nome CAM – metabolismo ácido das crassuláceas, comum nas cactáceas, bromeliáceas, orquídeas, euforbiáceas e crassuláceas.

Durante o dia, o malato estocado é transportado para os cloroplastos e descarboxilado, liberando CO<sub>2</sub> que é reduzido pelo ciclo de Calvin.

Estas plantas são típicas de ambientes áridos. Elas abrem os estômatos durante a noite e fecham durante o dia, prevenindo as perdas de água.

OBS: Algumas plantas podem alterar o metabolismo fotossintético, passando de CAM para C<sub>3</sub> e vice versa. O modo CAM predomina sob condições de aridez. Quando as plantas estão bem supridas com água elas podem passar para C<sub>3</sub> (CAM facultativas). Muitas plantas, no entanto, são CAM obrigatórias.

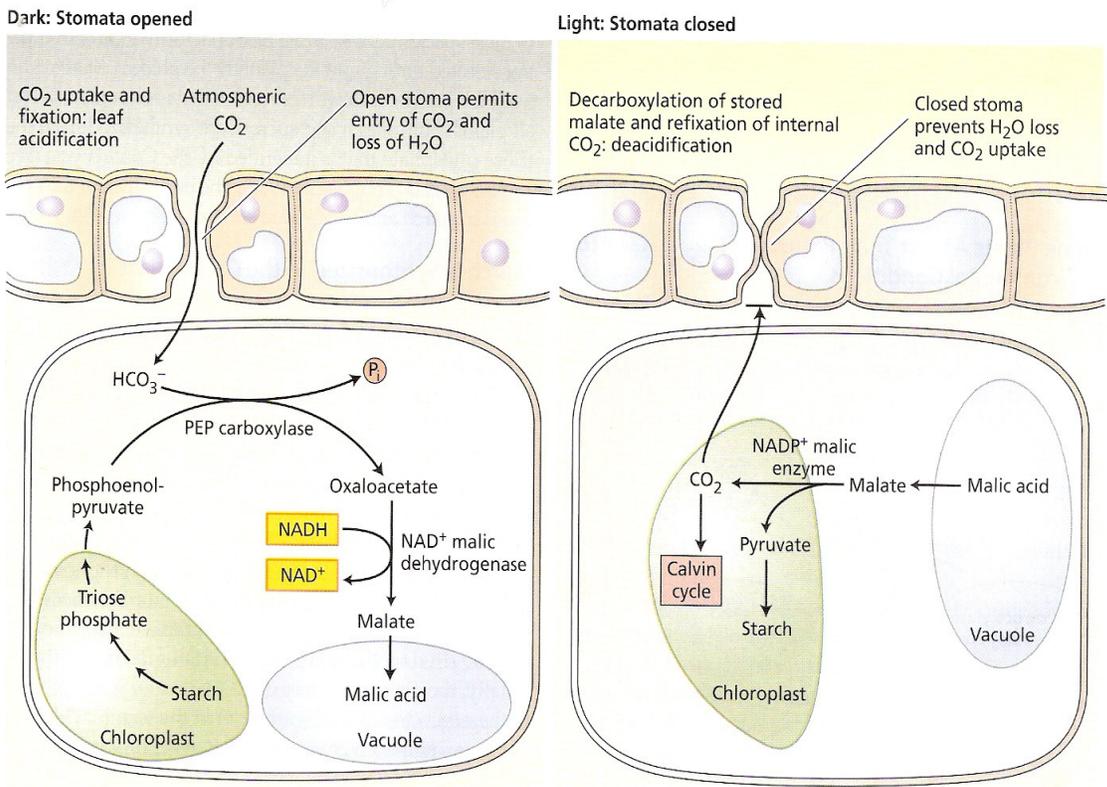
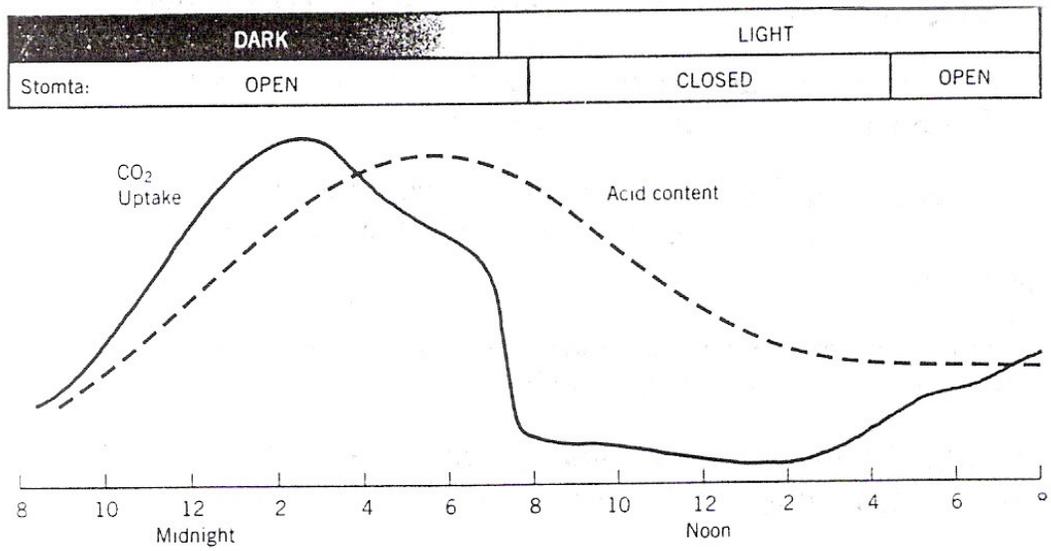


Figura 18 – Esquema do Metabolismo Ácido das Crassuláceas (Hopkins, 2000)

## f) Fisiologia Comparada de Plantas C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e CAM

A tabela 2 mostra as diferenças na fotossíntese das plantas C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e CAM. Nota-se que as adaptações nas C<sub>4</sub> permitem que elas fotossintetizem em altas taxas, mesmo em altas temperaturas (o mecanismo de concentração de CO<sub>2</sub> praticamente elimina a fotorrespiração). Estas plantas conseguem altas produtividades nas condições tropicais. As adaptações fisiológicas das plantas CAM permitem a sua sobrevivência em condições de climas áridos e semi-áridos. Estas plantas são pouco produtivas (baixas taxas fotossintéticas). Já as características das plantas C<sub>3</sub> permitem que elas sejam mais eficientes em condições de climas temperados (note que estas plantas consomem menos ATP por molécula de CO<sub>2</sub> fixado). A redução na produtividade das plantas C<sub>3</sub> deve-se ao aumento da fotorrespiração com o aumento da temperatura.

Tabela 2 – Parâmetros fisiológicos de plantas C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> e CAM

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

## 5. ASPECTOS FISIOLÓGICOS E ECOLÓGICOS – FATORES QUE AFETAM A FOTOSÍNTESE

Vários fatores influenciam a fotossíntese: H<sub>2</sub>O, nutrientes minerais, luz, CO<sub>2</sub> e temperatura, além da idade e do genótipo da planta. Então, qual o fator que mais limita a fotossíntese em ecossistemas naturais e agrícolas? Tudo indica que é a água. Os desertos são extremamente improdutivos, enquanto os estuários, florestas tropicais e cultivos irrigados apresentam elevadas produtividades. Quando o potencial hídrico do solo torna-se muito negativo, a expansão celular é retardada e a redução no crescimento da folha é o primeiro sintoma aparente. A continuidade do estresse provoca o fechamento estomático e, conseqüentemente, a absorção de CO<sub>2</sub> é restringida. Assim, a redução no suprimento de água limita a fotossíntese reduzindo a área foliar e a própria absorção de CO<sub>2</sub>.

As funções e a importância da água e dos nutrientes minerais para as plantas já foram estudadas nas unidades III (Relações Hídricas) e IV (Nutrição Mineral), respectivamente. Neste ponto, pretendemos discutir outros fatores que afetam a fotossíntese, principalmente, **luz, concentração de CO<sub>2</sub> e temperatura.**

### 5.1 LUZ

#### a) Anatomia Foliar e Fotossíntese

Aproximadamente 1,3 kW m<sup>-2</sup> da energia radiante solar atinge a terra, porém somente cerca de 5% desta energia é convertida em carboidratos pela fotossíntese (Figura 19). Uma das razões para esta percentagem tão baixa é que a maior fração da luz incidente é de comprimento de onda muito curto (por exemplo, ultravioleta) ou muito longo (infravermelho) e não são absorvidos pelos pigmentos fotossintéticos. Em adição, muito da energia absorvida é perdida como calor e um menor montante é perdido como fluorescência. A região do espectro compreendida entre 400 e 700 nm (região do visível) possui a radiação útil para a fotossíntese, sendo denominada de **radiação fotossinteticamente ativa (PAR)**. Cerca de 85 a 90% da PAR é absorvida pela folha, sendo o restante refletido na sua superfície ou transmitido através da folha. Como a clorofila, principal pigmento da fotossíntese, absorve muito fortemente a luz nas regiões do vermelho e do azul, as radiações refletidas e transmitidas são enriquecidas em verde, produzindo a coloração verde da vegetação.

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

A anatomia de uma folha de dicotiledônea mesófila é descrita a seguir: A folha é coberta com uma epiderme superior (adaxial) e uma inferior (abaxial). Os tecidos fotossintéticos são localizados entre as duas epidermes e, conseqüentemente, são chamados de mesofilo (meso = meio e filo = folha). A camada superior do mesofilo consiste de uma a três camadas de células, conhecidas como parênquima paliçádico (vem de paliçada). As células do parênquima paliçádico são alongadas e cilíndricas com o seu maior eixo ficando perpendicular à superfície da folha. Abaixo da camada paliçádica encontra-se o mesofilo esponjoso, assim denominado por causa dos grandes espaços entre as células. A forma destas células é, em geral, irregular, porém tende para a forma isodiamétrica. A estrutura de uma folha de monocotiledôneas é similar à de dicotiledôneas. Nas monocotiledôneas, no entanto, não se observa distinção entre parênquima paliçádico e esponjoso.

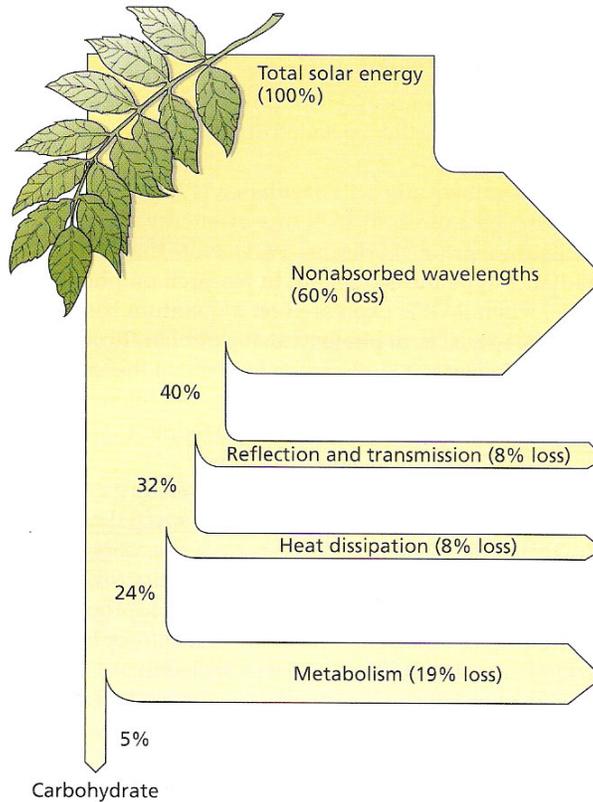


Figura 19 – Conversão de energia solar em energia química (carboidratos) pelas folhas (Taiz & Zeiger, 1998).

A anatomia da folha é altamente especializada para a absorção de luz. A camada mais externa, ou seja, a epiderme, é usualmente transparente à luz visível e as células individuais são frequentemente convexas (Figura 20). A estrutura convexa das células da epiderme permite que elas atuem como uma lente, redirecionando e focalizando a luz incidente para os cloroplastos que se encontram adjacentes às paredes laterais das células do parênquima paliçádico (Figura 20C). Isto é comum entre plantas herbáceas e especialmente em espécies tropicais que crescem dentro das florestas (sub-bosque), onde os níveis de luz são muito baixos.

As células do parênquima paliçádico geralmente possuem maior número de cloroplastos do que as células do parênquima esponjoso (Figura 20), o que é, sem dúvida, uma adaptação às maiores taxas de radiação fotossinteticamente ativa que atinge a superfície superior das folhas.

A despeito do grande número de cloroplastos nas camadas paliçádicas de folhas de dicotiledôneas, existe uma proporção significativa do volume celular que não contém cloroplastos. Visto que os pigmentos se concentram nos cloroplastos, um substancial montante de luz pode passar através da primeira camada de célula do parênquima paliçádico, sem ser absorvida (Figura 20B). Isto tem sido conhecido como efeito “peneira” (effect sieve). A existência de múltiplas camadas de células paliçádicas é uma maneira de aumentar a probabilidade de um fóton de luz, após atravessar uma primeira camada de células, ser interceptado pelas camadas inferiores. Na realidade, a primeira camada de células pode facilitar a passagem da luz, canalizando-a para o interior da folha. Isto permite a divisão de trabalho (fotossíntese) dentro da folha.

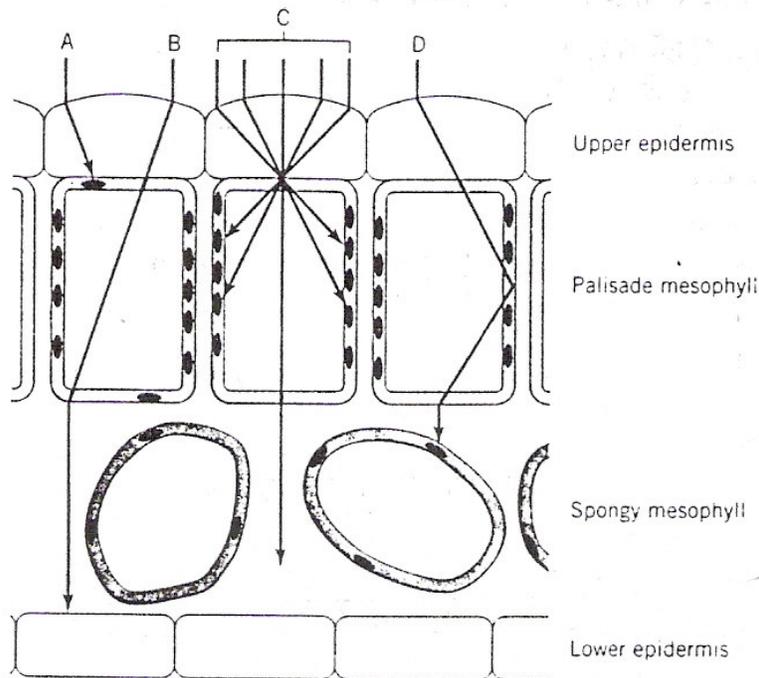


Figura 20 – Diagrama simplificada mostrando a redistribuição de luz na folha (Hopkins, 2000).

O impacto do efeito “peneira” sobre a eficiência de absorção de luz é, em parte, balanceado por fatores que mudam a direção da luz dentro da folha. Dentro da folha, no parênquima paliçádico e, particularmente no parênquima esponjoso, a luz pode ser refletida e refratada nas superfícies entre a água e o ar, fazendo com que a sua direção seja alterada de forma casualizada. Este fenômeno é conhecido como dispersão da luz (light scattering). Neste caso, a dispersão da luz pela reflexão e refração, aumenta o comprimento do caminho a ser percorrido pela luz através da folha, aumentando a possibilidade da mesma ser absorvida. De fato, os trajetos que os fótons de luz percorrem dentro da folha são, geralmente, quatro ou mais vezes maiores que a espessura da folha.

## b) Adaptações de Folhas para Diferentes Condições Ambientais

Nem todas as folhas são desenhadas como uma típica folha mesomórfica de dicotiledônea, como descrito acima. As folhas de muitas espécies apresentam modificações, associadas a adaptações às diferentes condições ambientais. Folhas de pinheiro, por exemplo, são mais circulares quando vistas em uma seção transversal. Sua capacidade para absorção de luz tem sido comprometida em favor de uma reduzida relação superfície/volume, uma modificação que evita a dessecação quando estas plantas são expostas ao ar seco do inverno.

Em outros casos, tais como as espécies de regiões semi-áridas e áridas, as folhas são muito mais espessas, que permite o acúmulo de água. Em casos extremos, tais como os cactos, as folhas têm sido reduzidas para espinhos e o caule exerce uma dupla função: estoque de água e fotossíntese.

As folhas absorvem o máximo de luz quando o limbo está perpendicular à luz incidente. Muitas espécies vegetais (alfafa, algodão, soja, feijão, espécies selvagens de Malvaceae,

*Lupinus succulentus*, dentre muitas outras) controlam a absorção de luz ajustando a orientação do seu limbo de tal forma que ele fique perpendicular aos raios solares (Solar Tracking, ajustamento solar). Assim, estas espécies conseguem manter a máxima taxa fotossintética permitida ao longo do dia, inclusive pela manhã e no final da tarde (Figura 21). Isto é importante, pois permite que a planta fotossintetize em taxas aceitáveis nas horas mais amenas do dia (no início e no final do período de luz), o que pode ser uma vantagem para plantas de regiões áridas ou semi-áridas. De modo contrário, algumas outras plantas movem suas folhas para evitar a exposição completa à luz do sol, minimizando, desta forma, a absorção de calor e a perda de água. Este movimento de folhas induzido pelo sol é conhecido como “**heliotropismo**”. As folhas que maximizam a absorção de luz são conhecidas como diaheliotrópicas e as que minimizam são paraheliotrópicas.

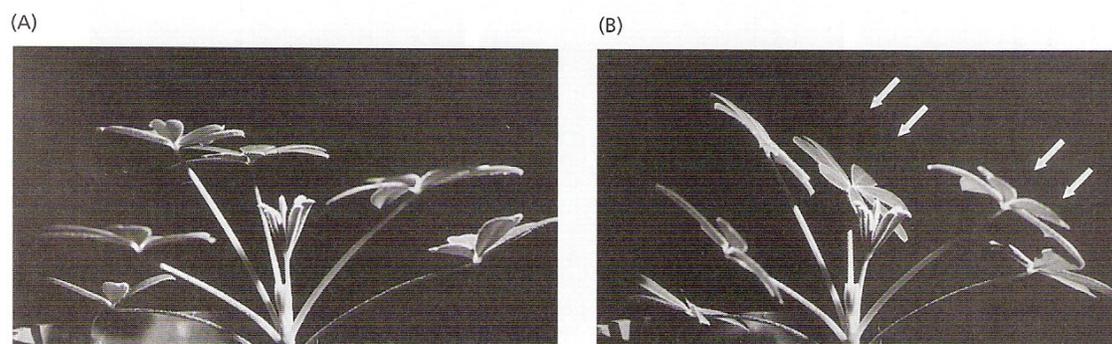


Figura 21 – Movimento de folhas de *Lupinus succulentus* em resposta à luz: A (orientação inicial); B (Orientação das folhas após 4 horas de exposição à luz direcionada (Taiz & Zeiger, 1998)).

Um caso especial de adaptação é visto quando comparamos “Plantas (ou folhas) de Sol” com “Plantas (ou folhas) de Sombra”. As plantas de sombra são aquelas que se desenvolvem em habitats sombreados, como no interior das florestas. Estes habitats sombreados recebem, em geral, menos de 1% da radiação fotossinteticamente ativa que é disponível nos habitats “abertos”. Comparando com as plantas de sol, as plantas de sombra apresentam as seguintes características:

- Muito baixas taxas fotossintéticas quando expostas à luz do sol
- Sua resposta fotossintética satura em baixos níveis de irradiância
- Quando os níveis de irradiância são muito baixos elas usualmente fotossintetizam em maiores taxas do que as plantas de sol, colocadas nas mesmas condições.

Em árvores, arbustos e também em plantas herbáceas, muitas folhas se desenvolvem na sombra de outras e atingem durante o seu desenvolvimento características semelhantes às folhas das verdadeiras plantas de sombra. Em dicotiledôneas, as folhas de sombra são tipicamente maiores em área, porém apresentam espessura inferior às das folhas de sol. As folhas de sol são mais espessas do que as de sombra por que elas formam células paliçádicas longas ou, então, mais de uma camada (Figura 22). Na base de peso, as folhas de sombra possuem mais clorofila do que as de sol e também produzem um maior número de complexos coletores de luz. Por outro lado, os cloroplasto de folhas de sombra possuem menor conteúdo

de proteínas no estroma, incluindo a rubisco, e também menor proporção de proteínas de transporte de elétrons. Isto indica, que as folhas de sombra investem mais energia na produção de pigmentos coletores de luz, os quais permitem a absorção e utilização de praticamente toda a luz que atinge a folha.

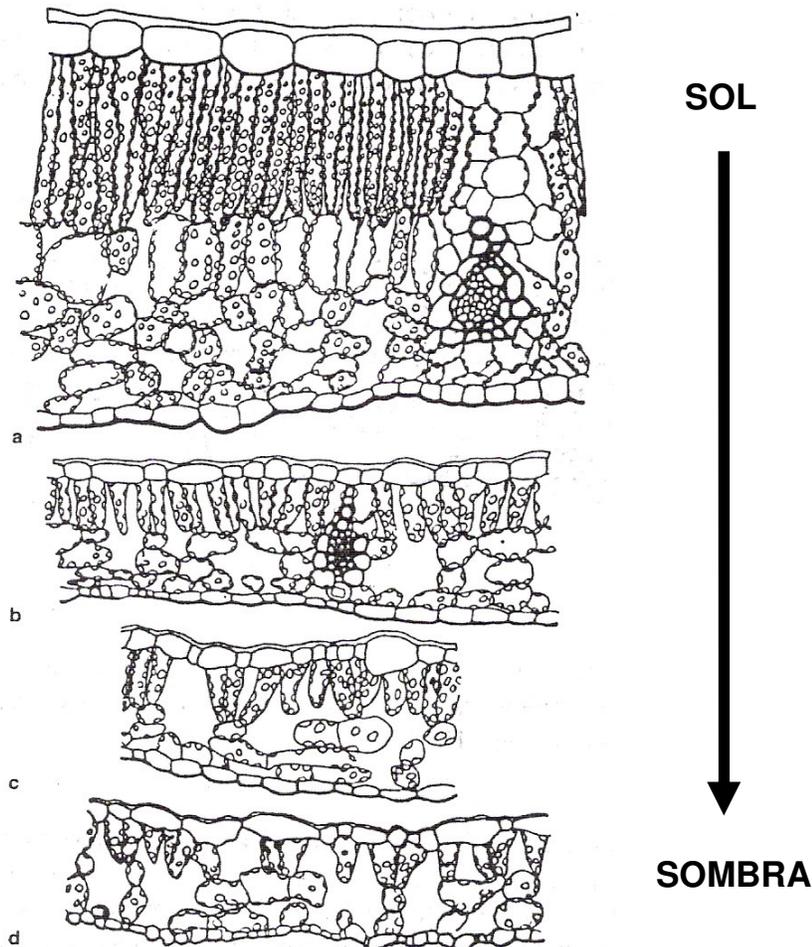


Figura 22 – Folhas de sugar maple expostas a diferentes intensidades de luz (Salisbury & Ross, 1991)

**Pode uma planta de sol (ou folha de sol) se adaptar à sombra ou uma planta de sombra (ou folha de sombra) se adaptar ao sol?**

Folhas maduras mostram muito pouca capacidade de adaptação à sombra ou ao sol, porém, plantas inteiras de algumas espécies se adaptam muito bem a ambas durante o desenvolvimento, principalmente à sombra. É claro, existem limites genéticos para esta adaptação. Algumas plantas parecem ser “plantas de sombra obrigatórias” (por exemplo, *Alocasia*) e outras “plantas de sol obrigatórias” (por exemplo, girassol). Porém, a grande

maioria é facultativa. Muitas espécies  $C_3$  e  $C_4$ , são plantas de sol facultativas e se adaptam até certo ponto à sombra, produzindo características morfológicas e fotossintéticas semelhantes às plantas de sombra. Elas diminuem seu ponto de compensação de  $CO_2$  (pela redução na respiração), reduzem a taxa fotossintética e apresentam saturação da fotossíntese em baixa irradiância. Estas plantas desenvolvem a habilidade para crescer na sombra, porém, seu crescimento é lento.

A adaptação reversa, ou seja, da sombra para o sol, é menos comum. As plantas de sombra (ou folhas de sombra) usualmente não podem ser expostas à radiação solar direta sem exibir inibição drástica da fotossíntese e morte de folhas maduras dentro de poucos dias. As folhas destas plantas não possuem a morfologia adequada e os mecanismos fisiológicos de proteção contra o excesso de luz, que estão presentes nas folhas que normalmente são expostas aos raios solares.

### c) Efeito da Luz sobre a Fotossíntese de Folhas Intactas

A medição da fixação de  $CO_2$  em folhas intactas mantidas em fluxo crescente de fótons (intensidade luminosa) permite construir curvas de resposta à luz (Figura 23), que fornecem informações úteis das propriedades fotossintéticas da folha. No escuro,  $CO_2$  é liberado pela planta devido à respiração e, por convenção, a assimilação de  $CO_2$  é negativa nesta parte da curva (Figura 23).

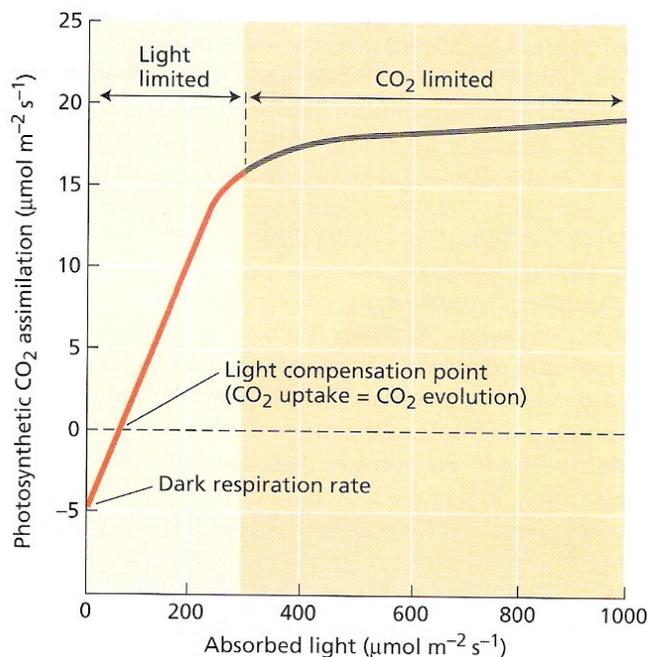


Figura 23 – Respostas fotossintéticas a intensidade luminosa de folhas de uma planta  $C_3$  (Taiz & Zeiger, 1998)

Quando o fluxo de fótons aumenta, a fixação de  $CO_2$  pela fotossíntese aumenta inicialmente até o ponto em que ela se iguala à liberação de  $CO_2$  mitocondrial (Figura 23). A intensidade luminosa na qual a fixação de  $CO_2$  é exatamente igual à liberação pela respiração, é conhecida como **ponto de compensação de luz**, o qual depende da espécie e das condições

de crescimento. Plantas de sombra, por exemplo, possuem ponto de compensação de luz bem menor do que as plantas de sol. Para entender isto veja a equação:

$$\text{Fotossíntese líquida} = \text{fotossíntese total} - \text{respiração mitocondrial}$$

No ponto de compensação luminoso a fotossíntese líquida é igual a zero. Nas plantas de sombra a respiração é muito baixa o que justifica o seu menor ponto de compensação luminoso (Figura 24). Isto é, com uma menor intensidade de luz (em relação a uma planta de sol) ela consegue realizar a fotossíntese e contrabalançar a liberação de  $\text{CO}_2$  pela respiração. Na realidade, elas conseguem ter uma fotossíntese líquida positiva (fotossíntese bruta maior que a respiração) em níveis muito baixos de luz e por isso é que elas conseguem se adaptar a tais ambientes sombreados.

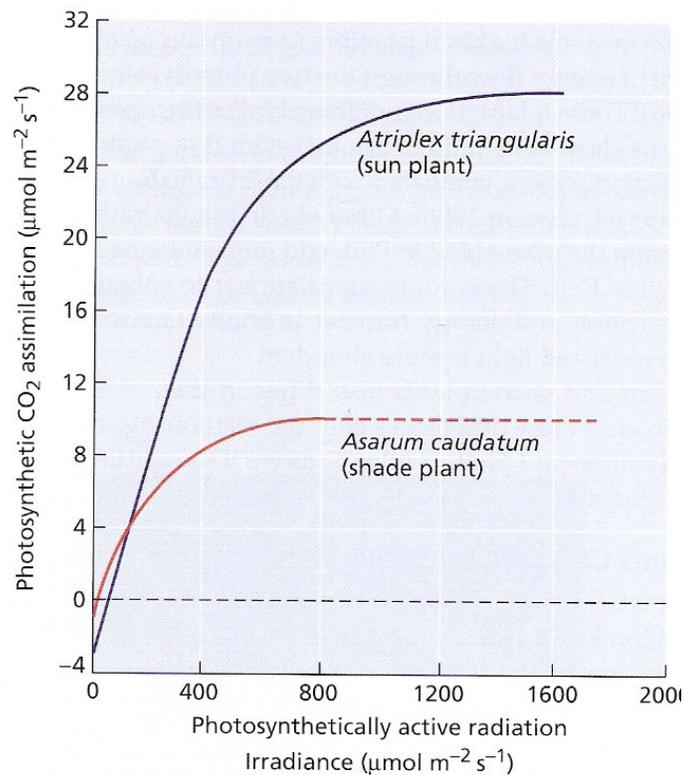


Figura 24 – Curva de resposta à luz para assimilação de  $\text{CO}_2$  de uma planta de sol e outra de sombra (Taiz & Zeiger, 1998)

Aumentando-se a intensidade luminosa acima do ponto de compensação resulta em um aumento na fotossíntese, produzindo um relacionamento linear entre o fluxo de fótons e a taxa fotossintética (Figuras 23 e 24). Observa-se na curva que em determinado ponto, o aumento da luz não provoca mais aumentos na taxa de fotossíntese. Neste caso, diz-se que ocorreu a saturação. As plantas de sombra mostram saturação em baixos níveis de luz, devido a fatores já comentados anteriormente (as folhas destas plantas não estão adaptadas à luz intensa). A maioria das plantas  $\text{C}_3$  mostra saturação entre 500 e 1.000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , valor que fica bem abaixo da completa luz do sol (2.000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Como mostrado na figura 23, a saturação nas folhas de plantas  $\text{C}_3$  é devido às limitações associadas à fixação de  $\text{CO}_2$  (em outras palavras, a fotossíntese é limitada pela capacidade de carboxilação da rubisco). Já as plantas

C<sub>4</sub> (milho, sorgo, cana-de-açúcar, etc.), adaptadas a ambientes de elevada intensidade luminosa, não apresentam a referida saturação (Figura 25). Algumas espécies C<sub>3</sub>, como amendoim e girassol não apresentam saturação até quase completa luz do sol.

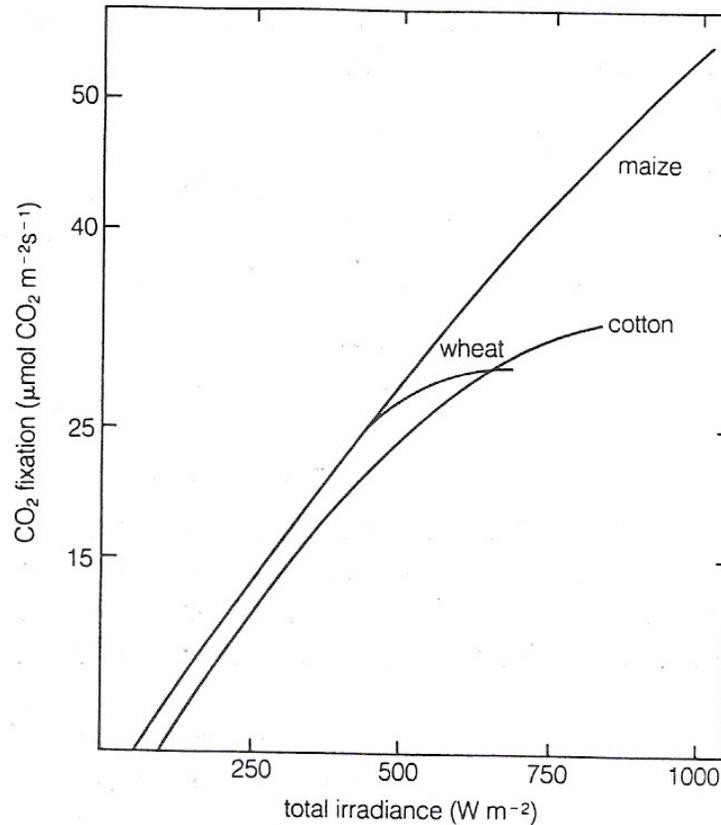


Figura 25 – Efeito da intensidade de radiação sobre a taxa de fotossíntese líquida de milho - C<sub>4</sub> e de trigo e algodão - C<sub>3</sub> (Salisbury & Ross, 1991).

É interessante destacar que as curvas mostradas acima se referem a estudos realizados com folhas isoladas. Quando nós avaliamos a planta como um todo, observamos que nem todas as folhas absorvem a mesma intensidade de luz, visto que muitas ficam sombreadas. Exposição da planta para altas irradiâncias pode provocar a saturação das folhas completamente expostas à luz, mas não das sombreadas. Assim, dificilmente se observa saturação ao nível de planta inteira. Como resultado, uma planta, uma cultura ou mesmo uma floresta provavelmente nunca recebe luz suficiente para maximizar a sua taxa fotossintética. Assim, as plantas que tem um melhor arranjo das folhas e distribuem a luz de maneira mais uniforme entre as diferentes folhas, poderá apresentar uma maior produtividade.

Muitos pesquisadores têm buscado relacionar a arquitetura das plantas com a produtividade. Uma das medidas mais utilizadas para isto é o índice de área foliar (IAF), o qual corresponde à relação entre a área foliar da planta (medida em apenas um dos lados das folhas) e a área ocupada pela projeção da copa.

**IAF = Área foliar da planta (ou da cultura)/Área do terreno delimitada pela projeção da copa (plantado)**

Em geral, a produtividade aumenta com o aumento do IAF, até certo ponto. Se o valor do índice aumenta demais significa que a área foliar é muito grande em relação a área ocupada pela planta (cultura), ou seja, muitas folhas estão sombreadas. O excesso de folhas sombreadas representa áreas de pouca produção ou de baixa taxa fotossintética. As áreas sombreadas funcionam como ramos “ladrões” (drenos).

**OBS 1:** O IAF ótimo para um dado conjunto de plantas depende do ângulo entre as folhas e o caule. Folhas na horizontal, como as de feijão, absorvem a luz mais eficientemente, porém, provoca maior sombreamento. De modo contrário, folhas eretas, como as de gramíneas (como o milho), absorvem menos luz, porém, produzem pouco sombreamento. As folhas eretas podem permitir melhor distribuição de luz na planta, aumentando a eficiência fotossintética.

**OBS 2:** Árvores de florestas possuem valor de IAF em torno de 12, sendo que muitas folhas sombreadas recebem menos de 1% da luz solar. Valores de IAF em ecossistemas agrícolas são menores, variando de 3 a 8, dependendo da espécie e da densidade de plantio.

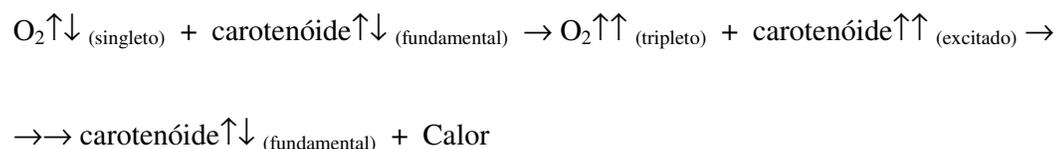
#### d) Regulação e Reparo do Aparelho Fotossintético – EXCESSO DE LUZ

O aparelho fotossintético é apropriado para absorver uma grande quantidade de energia luminosa e convertê-la em energia química. O excesso de energia, no entanto, pode acarretar a produção de espécies químicas tóxicas que provocam a foto-oxidação ou fotoinibição de componentes celulares (lipídios de membrana, proteínas, etc.). Em função disso, os organismos fotossintéticos evoluíram alguns mecanismos de regulação e de reparo, que descreveremos abaixo.

A proteção do aparelho fotossintético contra os danos provocados pela luz em excesso pode ocorrer em vários níveis. O primeiro mecanismo que pode ocorrer é a **supressão do dano**. Isto pode ocorrer pela liberação de energia na forma de calor. Alguns pigmentos, especialmente as xantofilas, associadas ao complexo de antena do fotossistema II, parecem estar envolvidas nesse processo. Alguns estudos têm demonstrado, também, a existência de um complexo coletor de luz móvel associado ao fotossistema II (LHC II móvel). Este complexo está envolvido na partição de energia entre os dois fotossistemas e, sob determinadas condições, contribui para prevenir danos no aparelho fotossintético. Assim, excesso de energia no fotossistema II acarreta a movimentação deste complexo coletor de luz para a região do fotossistema I, ajudando-o na absorção de luz e promovendo um maior equilíbrio entre os dois fotossistemas.

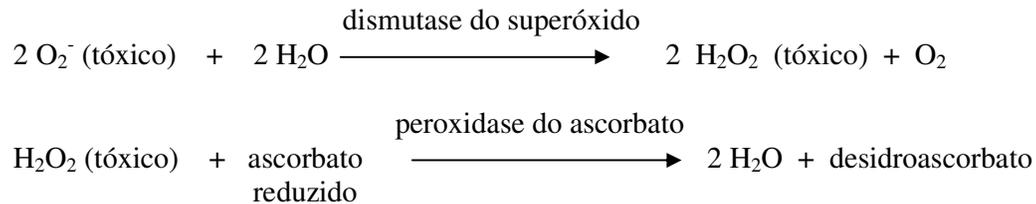
Caso os mecanismos de supressão do dano não forem suficientes, ocorre a produção de espécies tóxicas, tanto no fotossistema II (oxigênio singleto) como no fotossistema I (superóxido,  $O_2^-$ ), que podem acarretar a **foto-oxidação** dos componentes celulares. Neste nível, mecanismos que destroem estes radicais livres podem evitar danos ao aparelho fotossintético.

Os carotenóides, por exemplo, reage com o oxigênio singleto, convertendo-o para forma menos ativa:



Como se vê, os carotenóides convertem o oxigênio singleto em oxigênio tripleto (forma pouco ativa), e ficam no estado excitado. Os carotenóides retornam espontaneamente para o seu estado fundamental, liberando calor.

Já os superóxidos ( $O_2^-$ ) formados pelo forte poder redutor da ferredoxina, na região do fotossistema I, podem ser eliminados pela ação de enzimas, incluindo a Superóxido Dismutase e Ascorbato Peroxidase:



Caso esta segunda linha de defesa não seja suficiente, os produtos tóxicos, formados pelo excesso de energia, pode danificar certas moléculas alvo que são susceptíveis, especialmente a proteína  $D_1$  do fotossistema II. Este processo produz a conhecida **fotoinibição**. No entanto, as plantas possuem um **sistema de reparo** que envolve a remoção, a degradação e a “síntese de novo” da proteína  $D_1$ , que é novamente inserida no centro de reação do fotossistema II. As outras partes do centro de reação do fotossistema II parecem ser recicladas. Assim, a proteína  $D_1$  é o único componente que necessita ser sintetizado de novo.

## 5.2 CONCENTRAÇÃO DE $CO_2$

**OBS: Os mecanismos de abertura e fechamento estomático, que estão associados às trocas gasosas (entrada de  $CO_2$  e saída de vapor d’água) foram estudados na unidade III (Relações Hídricas)**

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

- A concentração de  $CO_2$  tem crescido linearmente nos últimos 40 anos;
- O aumento na concentração de  $CO_2$  pode contribuir para o efeito estufa. Isto decorre da absorção da radiação infravermelha refletida pela terra pelos gases da atmosfera (aí entra o  $CO_2$ ), produzindo o aquecimento do planeta.
- O aumento na concentração de  $CO_2$  na atmosfera pode aumentar a taxa fotossintética das plantas  $C_3$

A influência do  $CO_2$  sobre a fotossíntese têm implicações importantes sobre o crescimento e a produtividade. Em níveis muito baixos de concentração de  $CO_2$ , existe um balanço negativo entre o  $CO_2$  fixado e o respirado, isto é, a planta libera  $CO_2$  para a atmosfera. Aumentando-se a concentração de  $CO_2$  o ponto de **compensação de  $CO_2$**  é alcançado, ou seja, a fotossíntese bruta é igual à respiração. Neste ponto a fotossíntese líquida é igual a zero. As plantas  $C_4$  possuem ponto de compensação próximo de zero, refletindo a maior afinidade da enzima primária de assimilação de  $CO_2$  (PEP carboxilase) e à taxa de fotorrespiração que é praticamente nula (Figura 26). Procure entender:

Sob condições ambientes ( $O_2 = 21\%$  e  $CO_2 = 0,036\%$ ), e nas condições TROPICAIS (altas temperaturas), temos:

**Plantas  $C_3$**

Fotossíntese líquida = fotossíntese total – (respiração + fotorrespiração)

**Plantas  $C_4$**

Fotossíntese líquida = fotossíntese bruta – respiração

**Conseqüências:** As plantas  $C_4$  possuem menor ponto de compensação de  $CO_2$  e maiores taxas de fotossíntese líquida, nas condições citadas acima.

OBS: Em condições de **clima temperado** as plantas  $C_3$  podem ser mais eficientes (ver figura 27).

Outro ponto a ser considerado é a saturação da fotossíntese pelos níveis de  $CO_2$ . As plantas  $C_4$ , apresentam saturação em baixas concentrações de  $CO_2$ , o que se deve ao fato de que estas plantas já possuem um mecanismo eficiente de concentração deste gás nas células da bainha do feixe. Por outro lado, em plantas  $C_3$ , aumentando-se a concentração de  $CO_2$  acima do ponto de compensação estimula-se a fotossíntese, sem saturação, até valores relativamente altos deste gás na atmosfera. Estes resultados indicam que as plantas  $C_3$  podem ser beneficiadas pelo aumento na concentração de  $CO_2$  atmosférico, enquanto que a maioria das plantas  $C_4$  é saturada pelos níveis deste gás existente atualmente no nosso planeta.

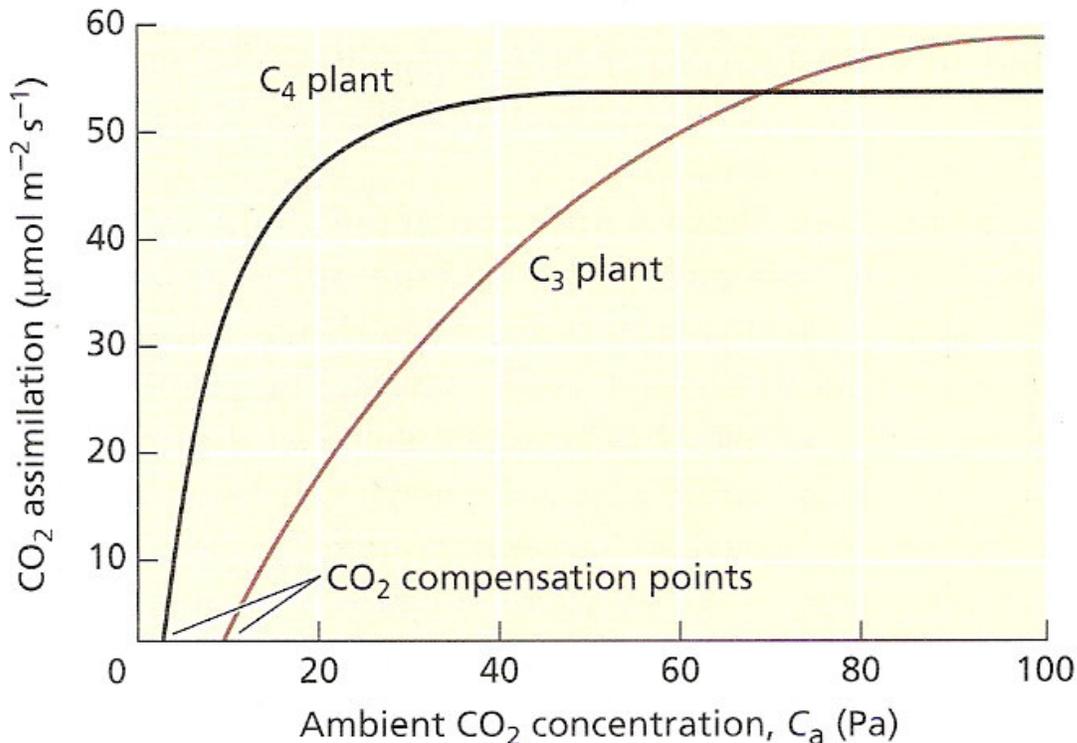


Figura 26 - Mudanças na fotossíntese em função da concentração de  $CO_2$  no ambiente (Taiz & Zeiger, 1998)

### 5.3 TEMPERATURA

A temperatura, como sabemos, afeta as reações enzimáticas de todos os processos, inclusive as da 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, usualmente possuem temperaturas ótimas para a fotossíntese maior do que culturas como trigo, ervilha, centeio e cevada, as quais são cultivadas em regiões frias.

Quando comparamos plantas  $C_3$  com plantas  $C_4$ , observamos que estas últimas possuem maiores temperaturas ótimas para a fotossíntese do que as primeiras. Estas diferenças se devem às diferentes taxas de fotorrespiração. Quando aumentamos a temperatura, a taxa de fotorrespiração cresce consideravelmente nas espécies  $C_3$ , reduzindo a fotossíntese líquida. As plantas  $C_4$ , graças ao mecanismo de concentração de  $CO_2$ , reduzem a taxa de fotorrespiração a níveis desprezíveis, mesmo em elevadas temperaturas. As temperaturas ótimas para plantas  $C_4$  variam de 30 a 45°C e para as  $C_3$ , de 20 a 25°C.

É interessante destacar que a vantagem das plantas  $C_4$  ocorre apenas nas condições de climas quentes, como é o caso do nosso clima tropical. Lembre-se que as plantas  $C_3$  consomem menos ATP para fixar uma molécula de  $CO_2$  (Tabela 2). Observe na figura 27 que as plantas  $C_3$  apresentam um maior rendimento quântico do que as  $C_4$ , quando as temperaturas ficam abaixo de 27°C. Isto significa que, sob condições de baixa temperatura as plantas  $C_3$  tem fotorrespiração baixa, podem ser mais produtivas.

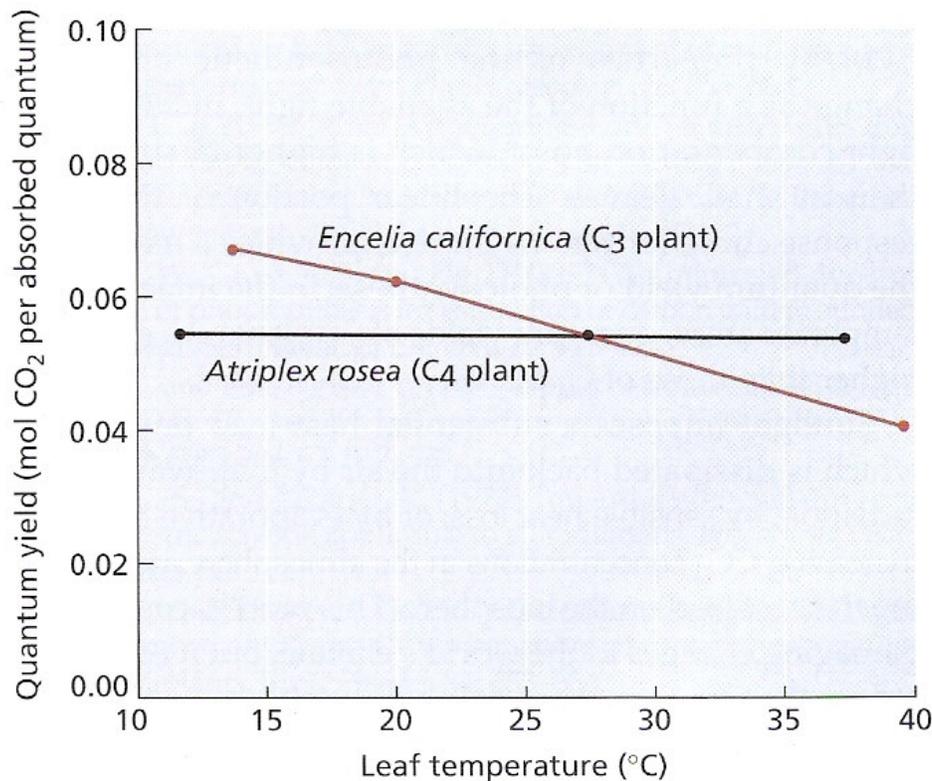


Figura 27 – O rendimento quântico para a assimilação fotossintética de carbono em uma planta  $C_3$  e uma  $C_4$ , em função da temperatura da folha (Taiz & Zeiger, 1998)

## 5.4 IDADE DA FOLHA E TRANSLOCAÇÃO DE CARBOIDRATOS

Quando as folhas crescem, sua capacidade para fotossintetizar aumenta até elas atingirem a sua maturidade, ou seja, seu crescimento final. A partir de então, a taxa de fotossíntese começa a decrescer. Folhas velhas e senescentes eventualmente tornam-se amarelas e são incapazes de realizar a fotossíntese, pois a clorofila é degradada e o cloroplasto perde sua função.

Um controle interno da fotossíntese é a taxa na qual os produtos da fotossíntese, como a sacarose, podem ser translocados da folha produtora (fonte) para o órgão de utilização ou armazenamento (dreno). Em geral, a remoção de tubérculos, sementes ou frutos em desenvolvimento (drenos), inibe a fotossíntese após uns poucos dias, especialmente nas folhas adjacentes que normalmente translocam substâncias para estes órgãos. Além disso, espécies que fotossintetizam em taxas mais elevadas também apresentam maiores taxas de translocação de assimilados via floema. Estes resultados mostram que existe um controle entre a produção (fotossíntese), a translocação via floema e a utilização dos fotoassimilados (respiração e, ou armazenamento).

### BIBLIOGRAFIA

- FERREIRA, L. G. R. **Fisiologia Vegetal: Relações Hídricas**. 1<sup>st</sup> ed. Fortaleza: Edições UFC, 1992, 138p.
- MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. 2<sup>nd</sup> ed. London: Academic Press, 1995, 889p.
- HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology**. 2<sup>nd</sup> ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000, 512p.
- PRISCO, J. T. **Fotossíntese e Fotorespiração**. Fortaleza, CE, 1989, 20p (mimeog.)
- SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. **Plant Physiology**. 4<sup>th</sup> ed. California: Wadsworth Publishing Company, Inc., 1991, 682p.
- TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3<sup>a</sup> edição. Editora Artmed, 2004, 719p.

## ESTUDO DIRIGIDO Nº 04

### ASSUNTO: FOTOSÍNTESE

- 1 – Sabe-se que a fotossíntese consta de duas fases. Diga quais são elas, onde ocorrem e o que produzem?
- 2 – Quais os pigmentos responsáveis pela absorção de luz na fotossíntese nas plantas superiores e quais as suas estruturas?
- 3 – Todas as etapas que constituem as reações dependentes de luz, são realizadas por quatro complexos protéicos: fotossistema II (PS II), citocromo  $b_6/f$ , fotossistema I (PS I) e a sintase do ATP. Além destes também se encontra o complexo de foto-oxidação da água. Em relação a essa fase da fotossíntese descreva:
  - a) O fluxo acíclico de elétrons;
  - b) O fluxo cíclico de elétrons;
  - c) O processo de foto-oxidação da água;
  - d) O processo de síntese de ATP (fotofosforilação);
  - e) Mostre a distribuição de  $H^+$ ,  $O_2$ , ATP e NADPH, ou seja, indique onde cada um desses produtos é liberado (no estroma ou no lúmen dos tilacóides). JUSTIFIQUE.
- 4 – Em relação ao ciclo de Calvin dizer: a) Qual o composto receptor de  $CO_2$ ? Qual o primeiro produto estável? Quais as três etapas básicas do ciclo?
- 5 – O que é fotorrespiração? Quais os seus efeitos sobre a fotossíntese líquida?
- 6 – Como ocorre a fixação de  $CO_2$  nas plantas “ $C_4$ ”?
- 7 – O que você entende por metabolismo ácido das crassuláceas (CAM)?
- 8 – Cite as características diferenciais entre plantas “ $C_3$ ”, “ $C_4$ ” e CAM.
- 9 – Defina ponto de compensação de luz e ponto de compensação de  $CO_2$ . Avalie as plantas “ $C_3$ ” e “ $C_4$ ”, em relação à utilização da luz e do  $CO_2$ .
- 10 – Cite as características diferenciais entre plantas adaptadas à sombra e plantas adaptadas ao sol.
- 11 – Descreva os mecanismos de regulação e de reparo dos danos provocados pelo excesso de luz sobre o aparelho fotossintético.
- 12 – Faça comentários sobre o aumento dos níveis de  $CO_2$  na atmosfera, “efeito estufa” e produtividade das plantas.