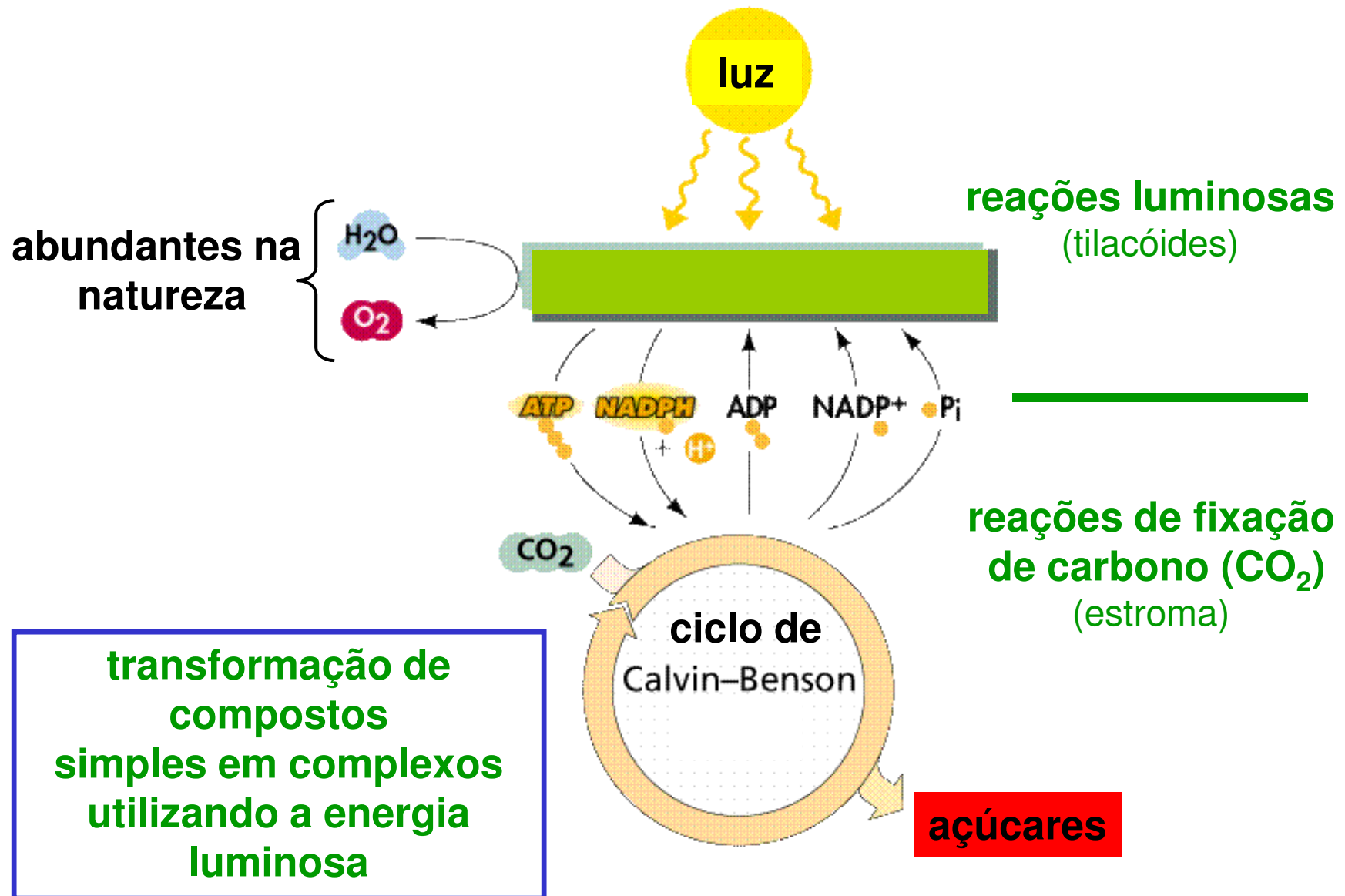
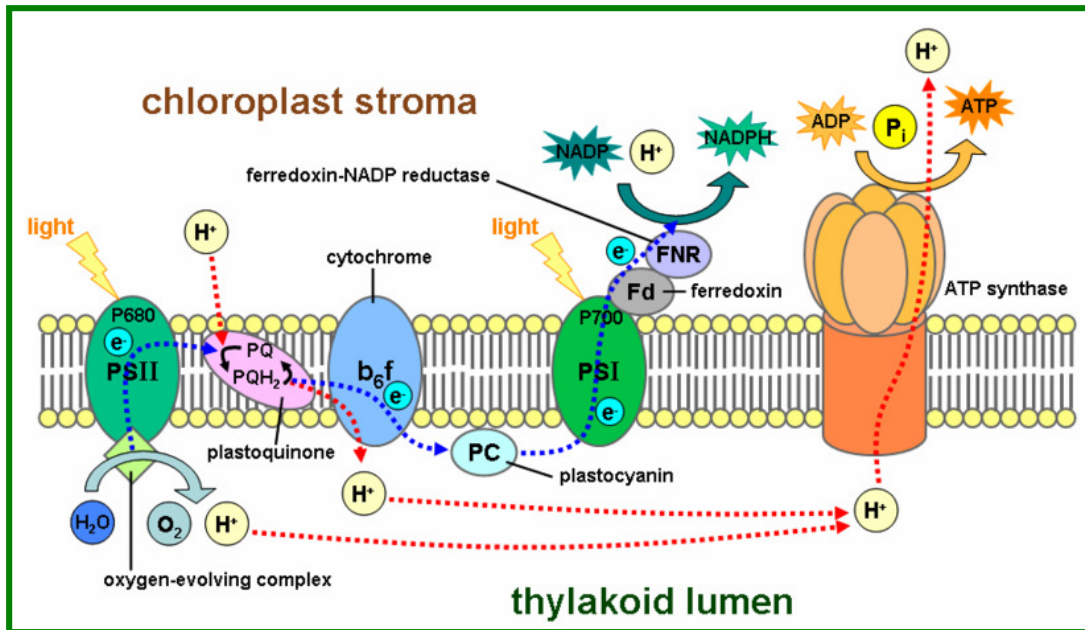


# Recordando: As Reações da Fotossíntese





## Recordando: Fluxo de Elétrons Acíclico e Foto-fosforilação

produtos das reações luminosas:  
**NADPH e ATP**

estroma

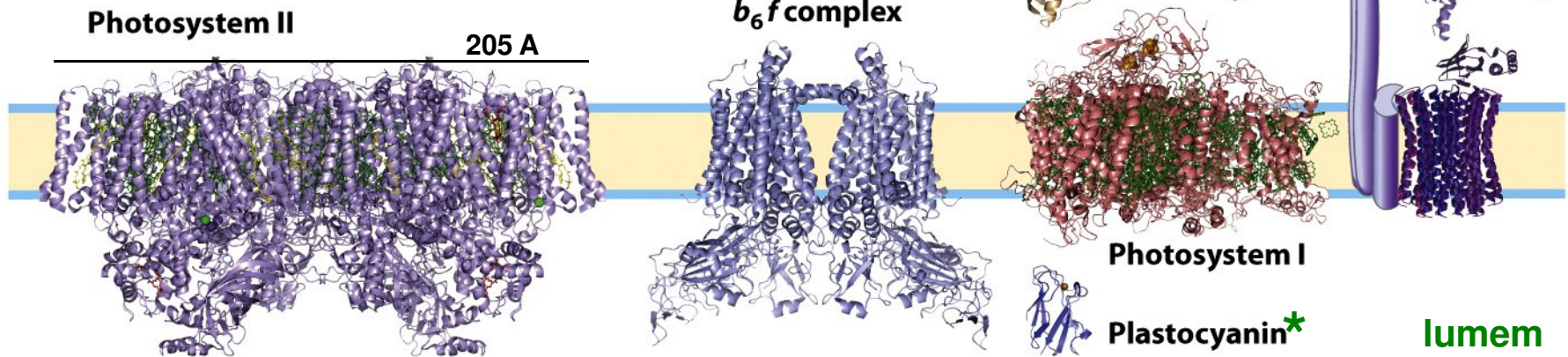


Figure 19-60a

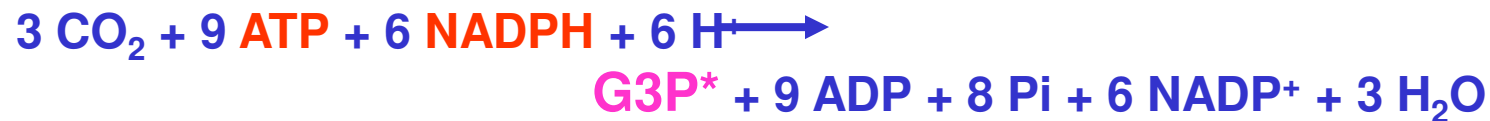
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition

© 2008 W. H. Freeman and Company

# Reações de Fixação de Carbono

ou: ciclo de Calvin-Benson  
ou: ciclo de redução da pentose fosfato

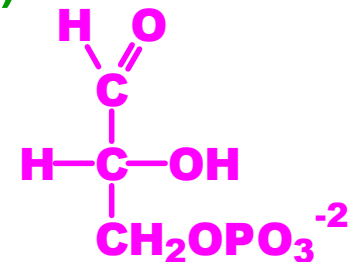
O **ATP** e o **NADPH** produzidos pelas processos dependentes de luz são usados para fixar e reduzir o  $\text{CO}_2$ , sintetizando açúcares simples. Estas reações ocorrem no estroma.



Reações divididas em três estágios:

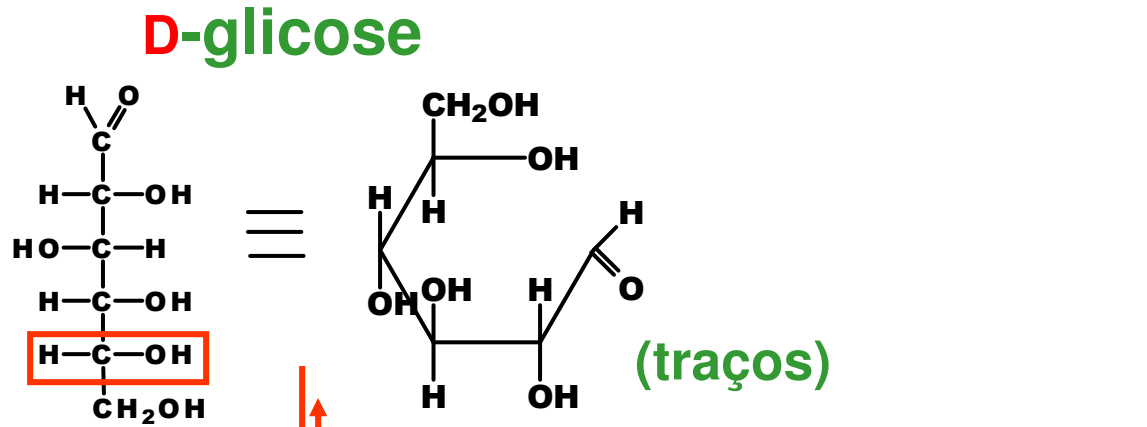
- ligação covalente de  $\text{CO}_2$  à ribulose-1,5-bifosfato
- redução do produto formado (de ácido para aldeído)
- regeneração da molécula de ribulose-1,5-bifosfato

fórmula geral dos açúcares:  $(\text{CH}_2\text{O})_n$

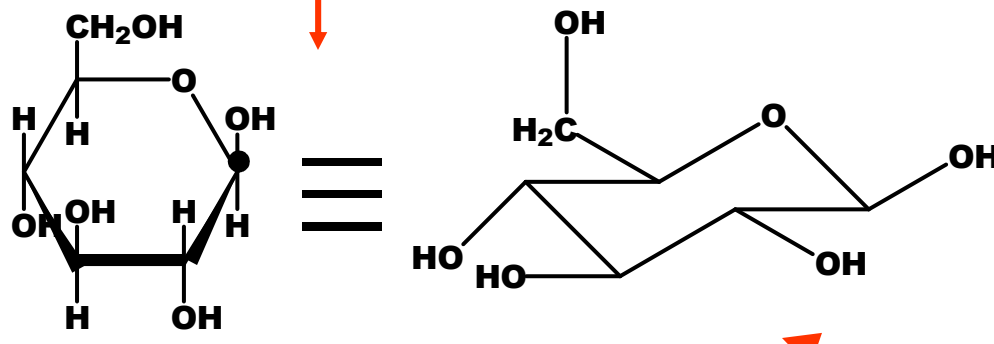


\*G3P gliceraldeído-3-fosfato (3C)

# Carboidratos (CH<sub>2</sub>O)<sub>n</sub>



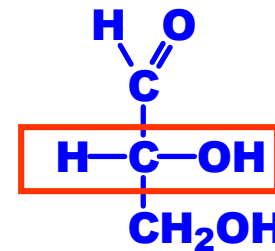
sacarose  
(glicose + frutose)  
amido  
celulose



**β-D-glicose (75%)**

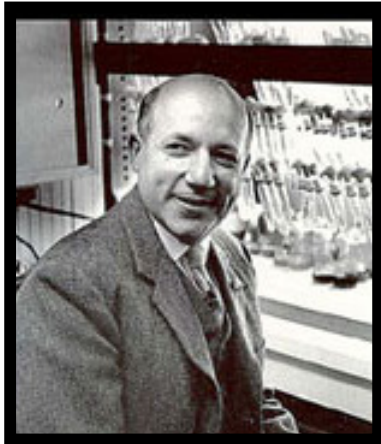
+

**α-D-glicose (25%)**

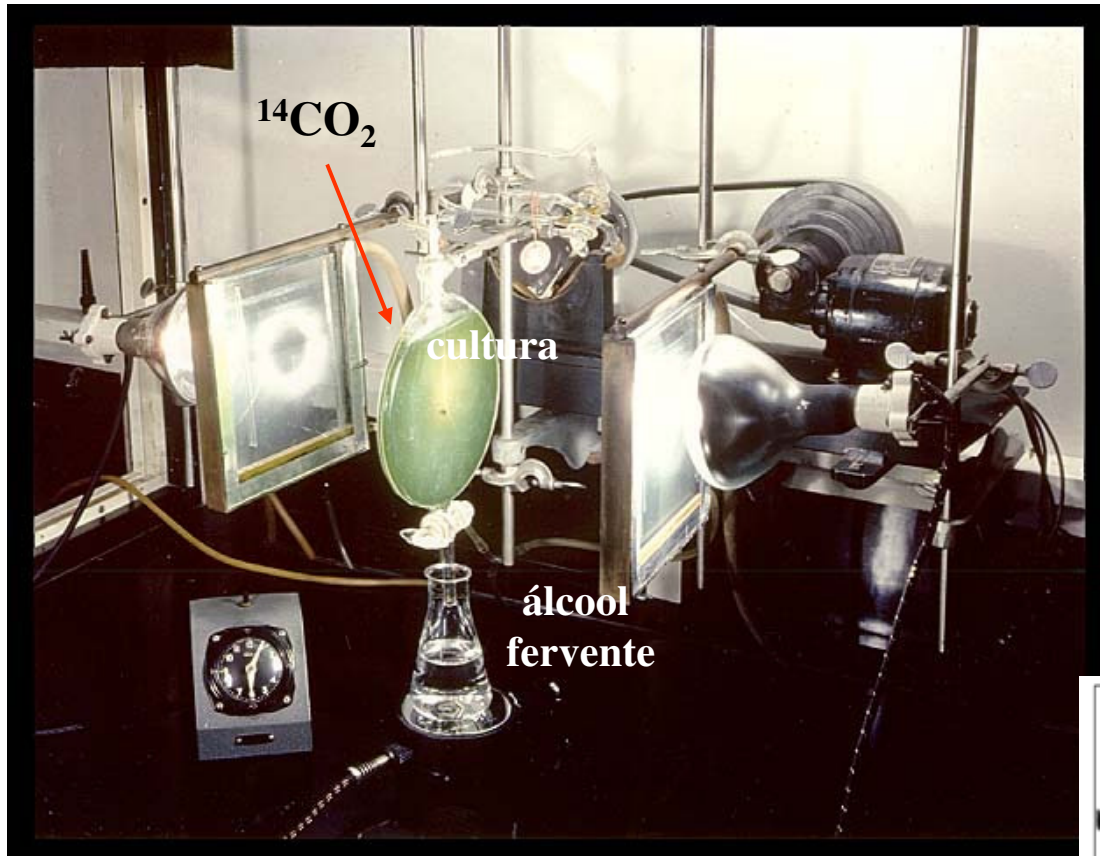


**D-gliceraldeído**

# Reações de Fixação de Carbono

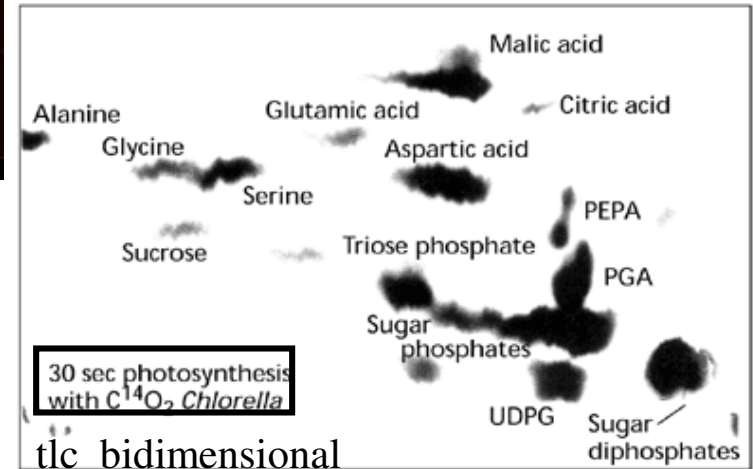


Melvin Calvin



Autorradiograma após a exposição de *Chlorella* a  $^{14}\text{CO}_2$  por 30 s

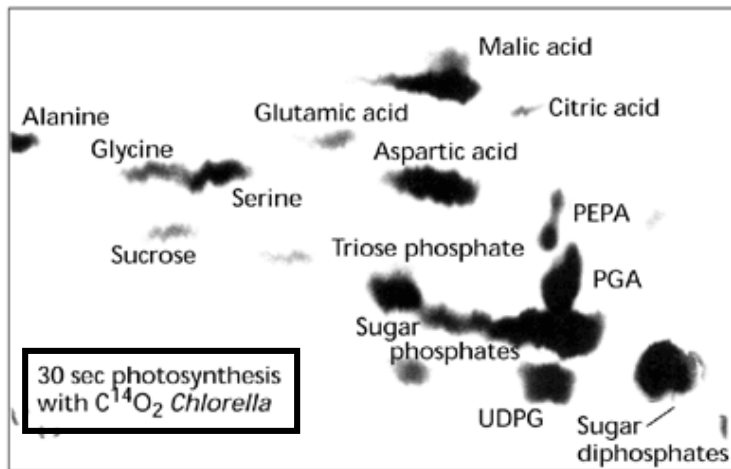
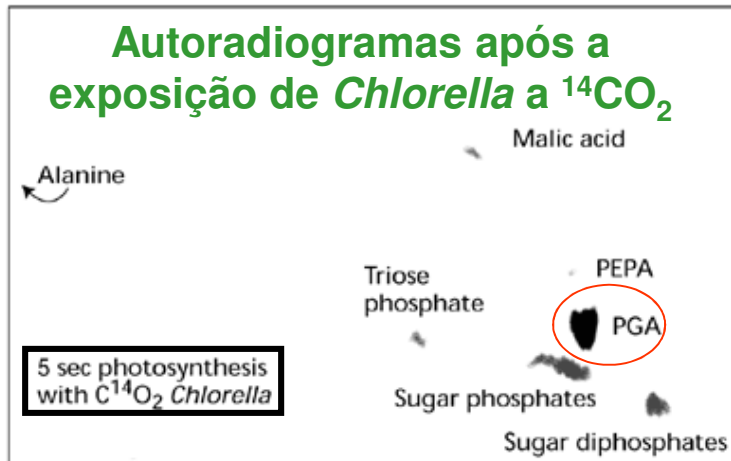
*Chlorella* em cultivo contínuo via elucidada no fim da década de 40



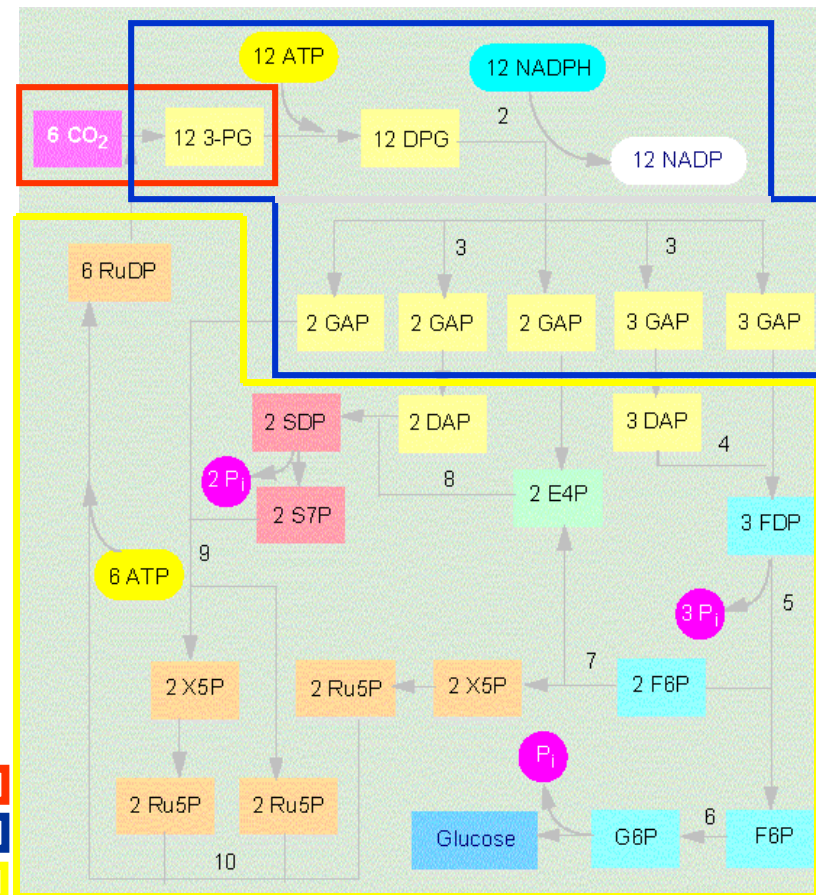


# Reações de Fixação de Carbono

- Elucidadas por Melvin Calvin e colaboradores entre 1946 e 1953.
- Todos os organismos eucarióticos fotossintetizantes reduzem o  $\text{CO}_2$  pelo mesmo mecanismo.



fixação de C   
 redução do produto formado   
 regeneração de ribulose-1,5-bifosfato

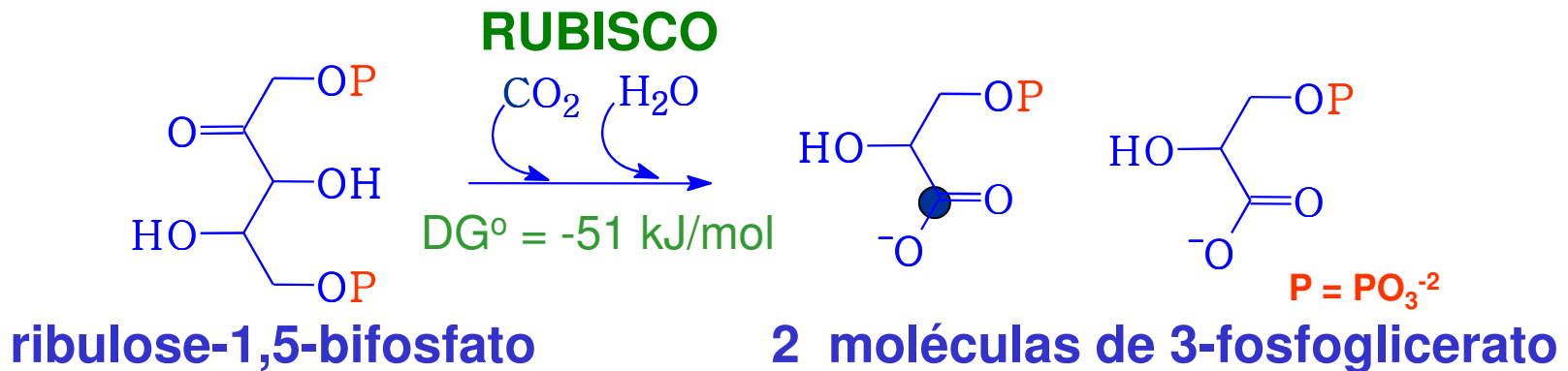


# Reações de Fixação de Carbono

## 1º estágio: ligação covalente do CO<sub>2</sub>

Reação de carboxilação catalisada pela enzima  
Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (RUBISCO):

Reação de carboxilação:

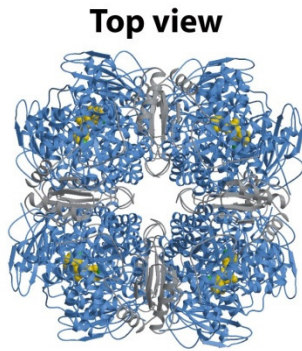


**RUBISCO é uma enzima abundante e pode representar até 50 % do total de enzimas solúveis de uma folha. Quase toda a vida na terra depende da fixação de C por esta enzima.**

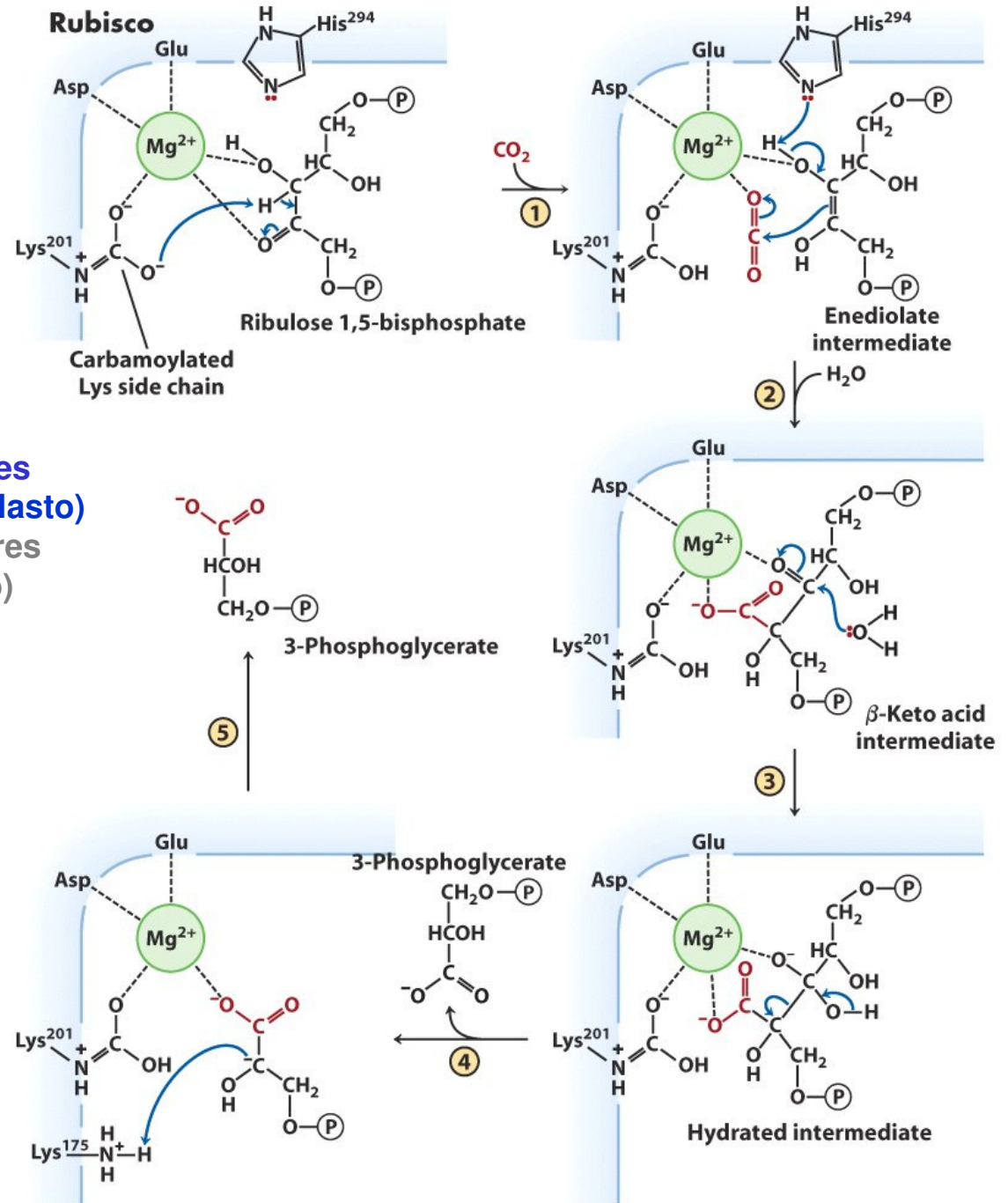
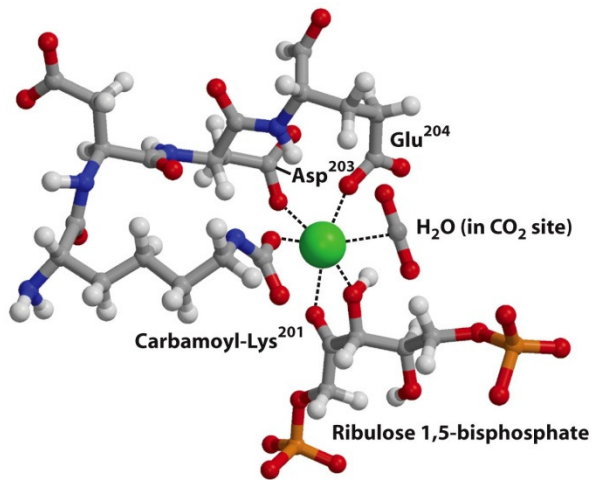
- 3 moléculas de CO<sub>2</sub> fixadas por segundo
- velocidade extremamente baixa
- alta concentração de enzima no cloroplasto

# Rubisco

forma II – algumas bactérias  
fotossintetisantes  
forma I – plantas, algas e  
cianobactérias



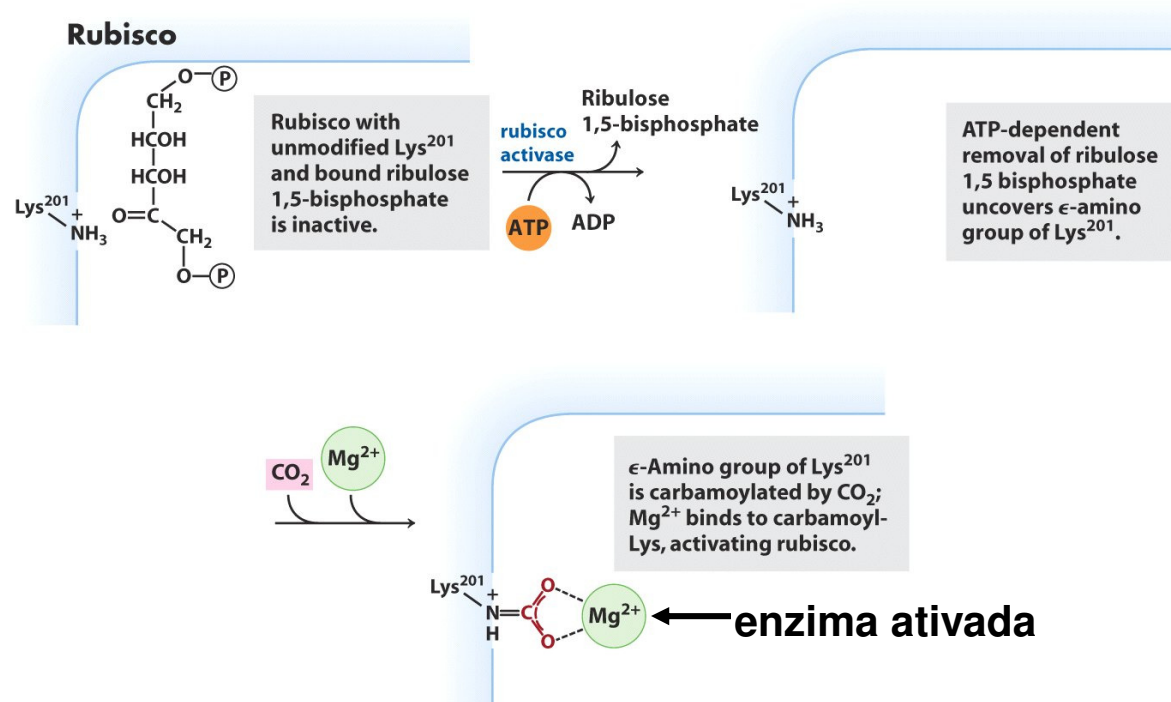
**Forma I:**  
sítios ativos  
8 subunidades maiores  
(codificada no cloroplasto)  
8 subunidades menores  
(codificada no núcleo)





# RUBISCO

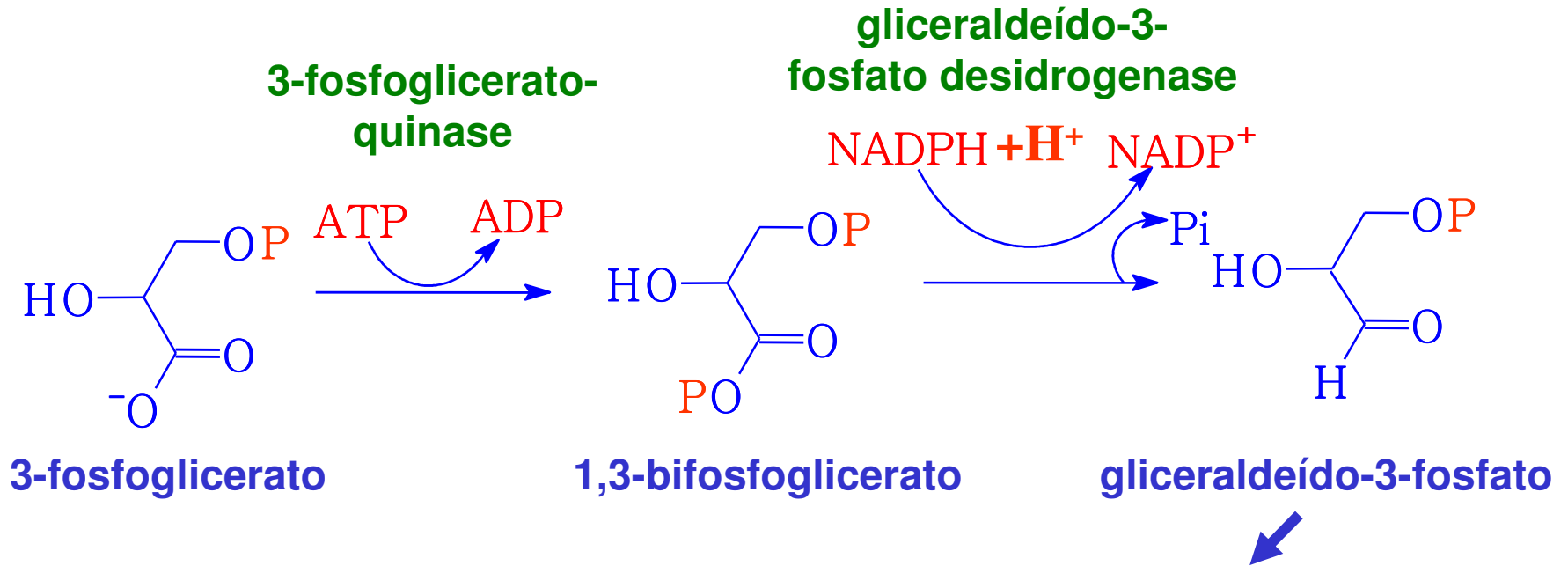
## regulação da atividade



- inativa quando descarbamilada
- ribulose-1,5-bifosfato inibe a carbamilação
- Rubisco activase promove a carbamilação induzindo a liberação de ribulose-1,5 – bifosfato
- 2-carboxiarabinitol-1-fosfato (produzido à noite) inibe RUBISCO – potente inibidor da Rubisco carbamilada

# Reações de Fixação de Carbono

2º estágio: redução de 3-fosfoglicerato à gliceraldeído-3-fosfato



O ATP e o NADPH têm origem na fase luminosa da fotossíntese

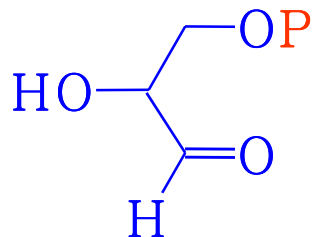
regeneração de ribulose-1,5-bifosfato e síntese de outros açúcares no cloroplasto ou citosol

# Reações de Fixação de Carbono

## 3º estágio: regeneração de ribulose-1,5-bisfosfato

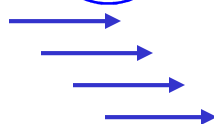


5 moléculas de 3 C = 15 C

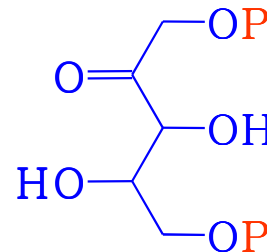


3 x gliceraldeído-3-fosfato

3 ATP → 3 ADP

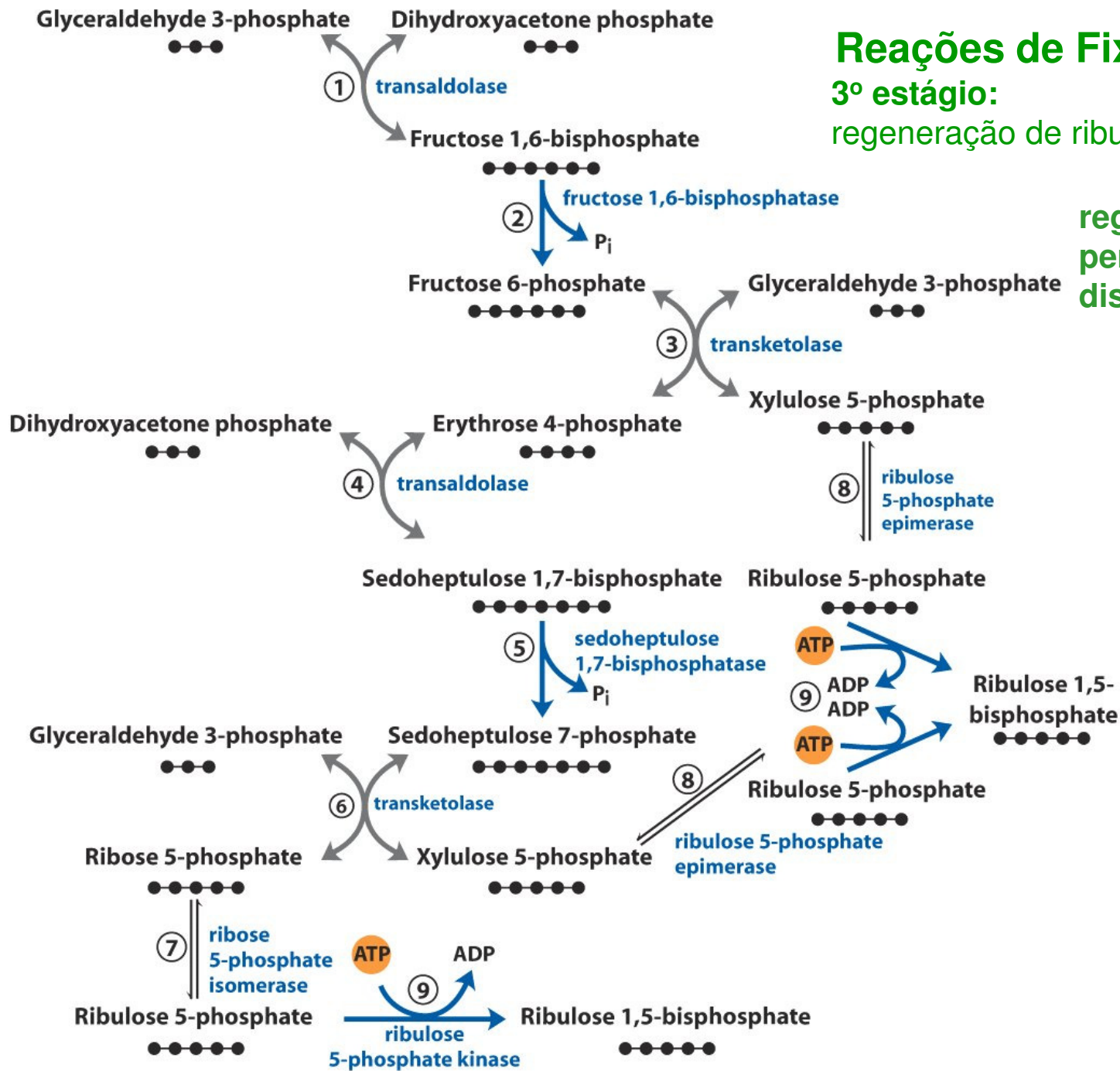


3 moléculas de 5 C = 15 C



5 x ribulose-1,5-bifosfato

5 das 6 moléculas de gliceraldeído-3-fosfato formadas são usadas para regeneração de 3 moléculas de ribulose-1,5-bifosfato



## Reações de Fixação de Carbono

3º estágio:

regeneração de ribulose-1,5-bifosfato

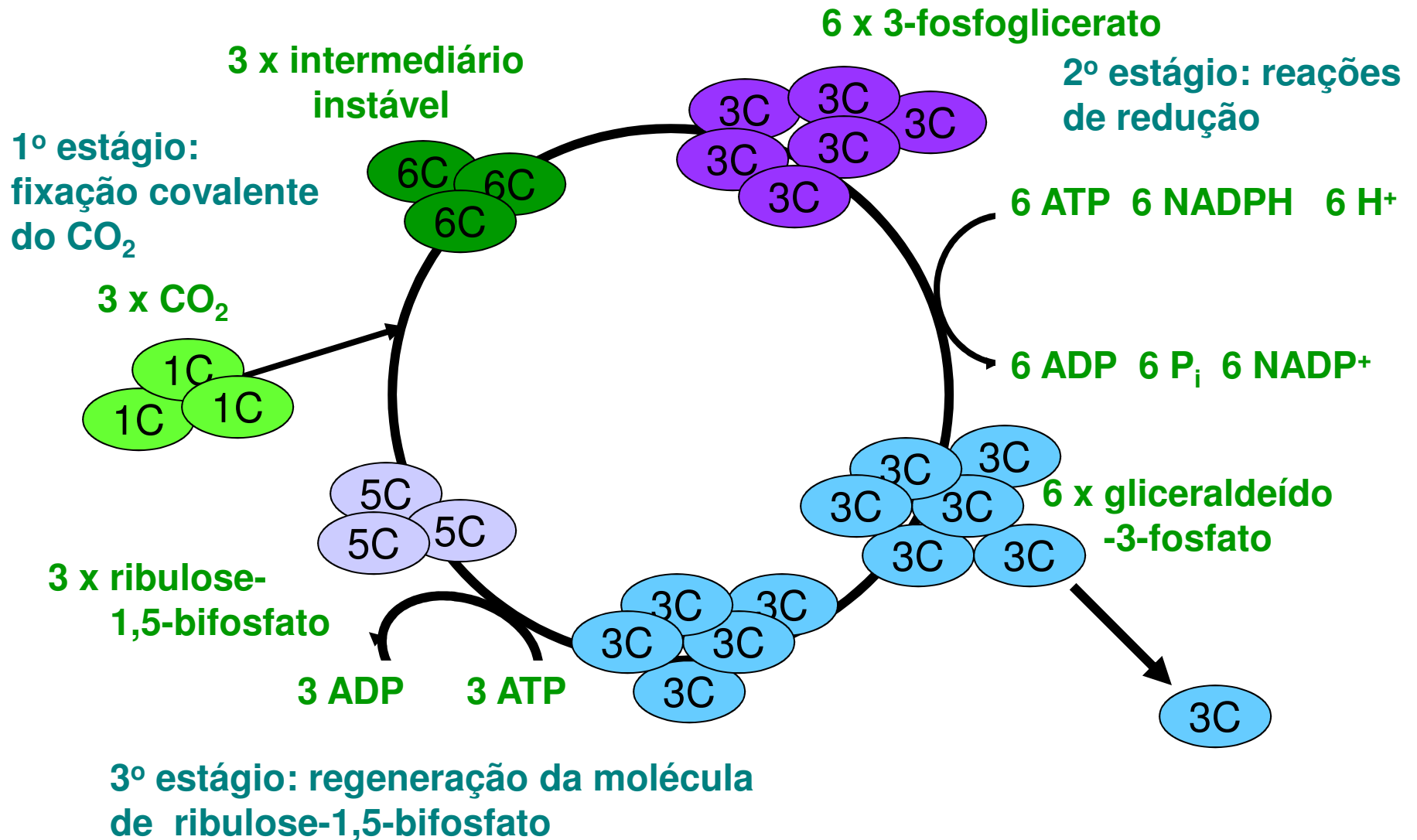
regeneração de

pendente de

disponibilidade de ATP

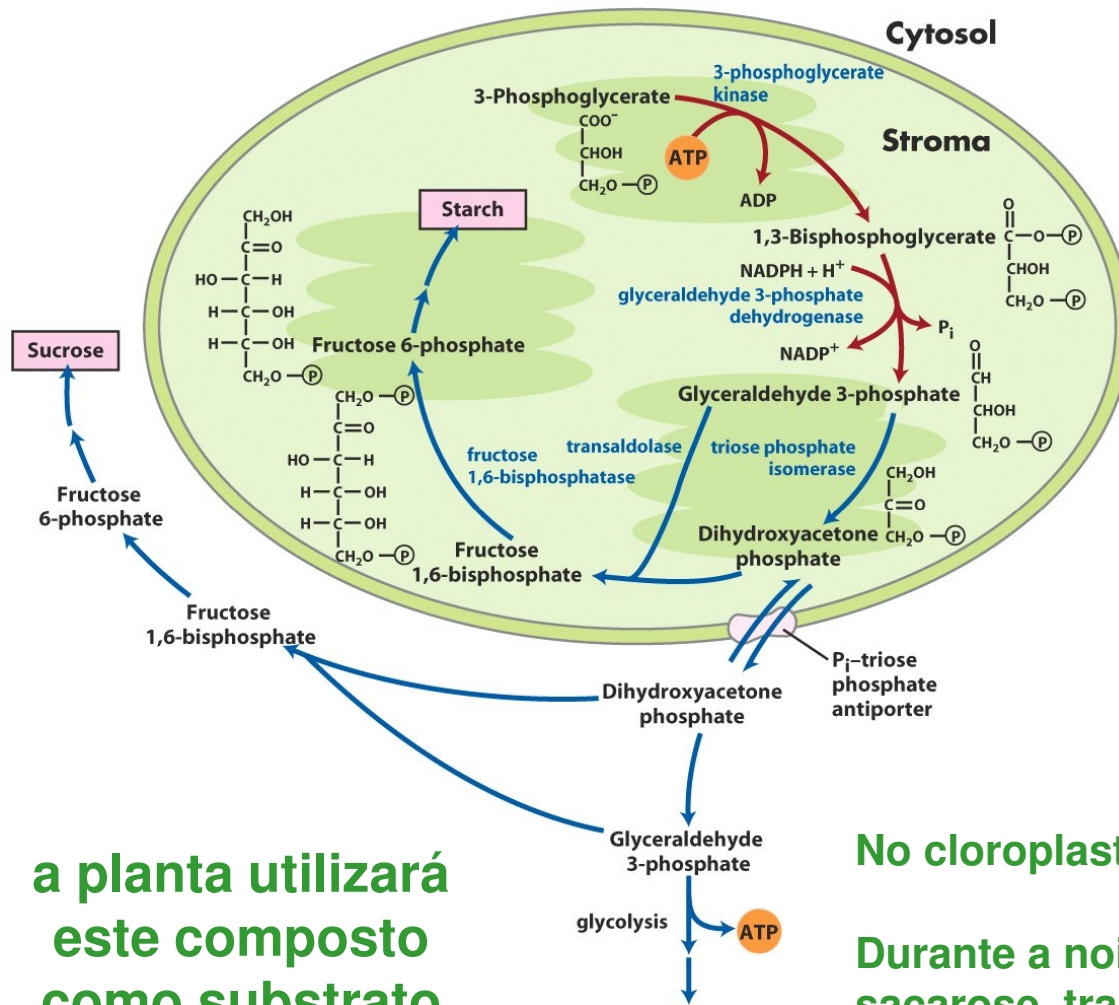


# Resumo do Ciclo de Calvin e Benson

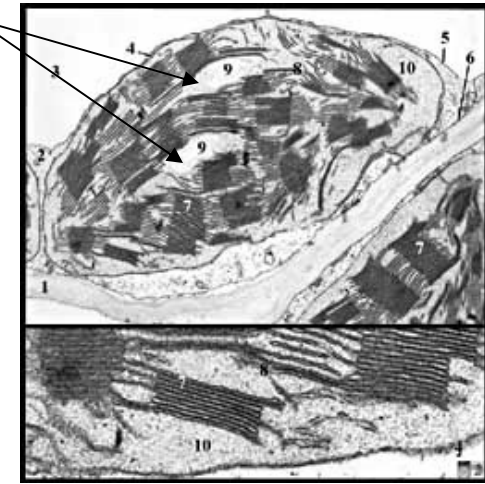


A ativação das enzimas do ciclo é dependente de luz.

# Destinos do giceraldeído-3-fosfato



grãos de amido



www.vcbio.science.ru.nl

a planta utilizará este composto como substrato inicial para todo o seu metabolismo

No cloroplasto: síntese de amido

Durante a noite o amido é transformado em sacarose, transportado pelo floema e utilizado para suprir as necessidades energéticas da planta.

No citosol: sacarose

Lehninger 5a. edição

# Regulação do Ciclo de Calvin

1. expressão gênica – concentração de enzimas
2. modificações pós-transcrição

A reações do ciclo de Calvin-Benson eram chamadas de reações da fase escura. Hoje sabe-se que estas são também reguladas pela luz.

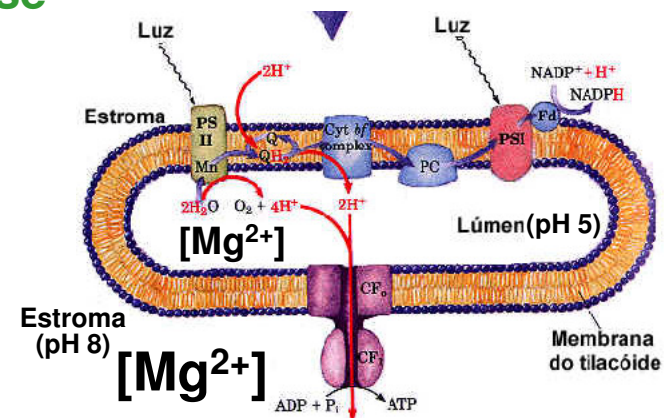
Enzimas cuja atividade é modulada pela luz:

- RUBISCO
- Frutose-1,6-bifosfato fosfatase
- Sedoheptulose-1,7-bifosfato fosfatase
- Ribulose-5-fosfato quinase
- NADP-gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase

mais ativas:

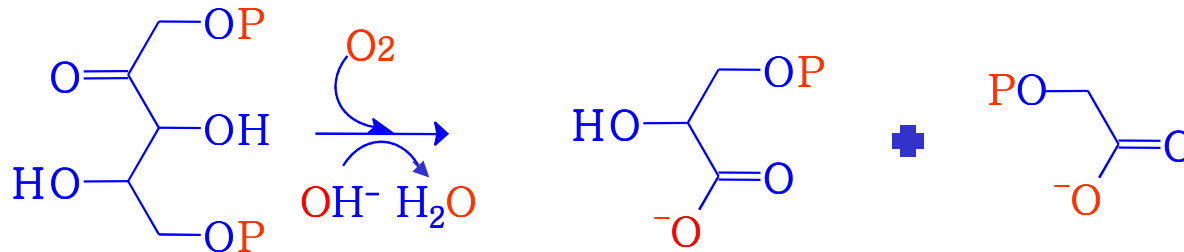
- pH 8
- co-fator  $Mg^{2+}$

A absorção de luz pelos fotossistemas leva a um aumento do pH e da concentração de  $Mg^{2+}$  no estroma.



# Fotorespiração - RUBISCO – atividade de oxigenase (independe da origem da enzima)

## RUBISCO



ribulose-1,5-bifosfato

3-fosfoglicerato

2-fosfoglicolato

Concentração na atmosfera:

CO<sub>2</sub> = 0,04 %

O<sub>2</sub> = 20 %

Solubilidade em água a 25 °C:

CO<sub>2</sub>: 1,5 g/kg

O<sub>2</sub> : 0,04 g/kg

Constantes de Michaelis:

K<sub>M</sub> CO<sub>2</sub> = 20 mM

K<sub>M</sub> O<sub>2</sub> = 200 mM

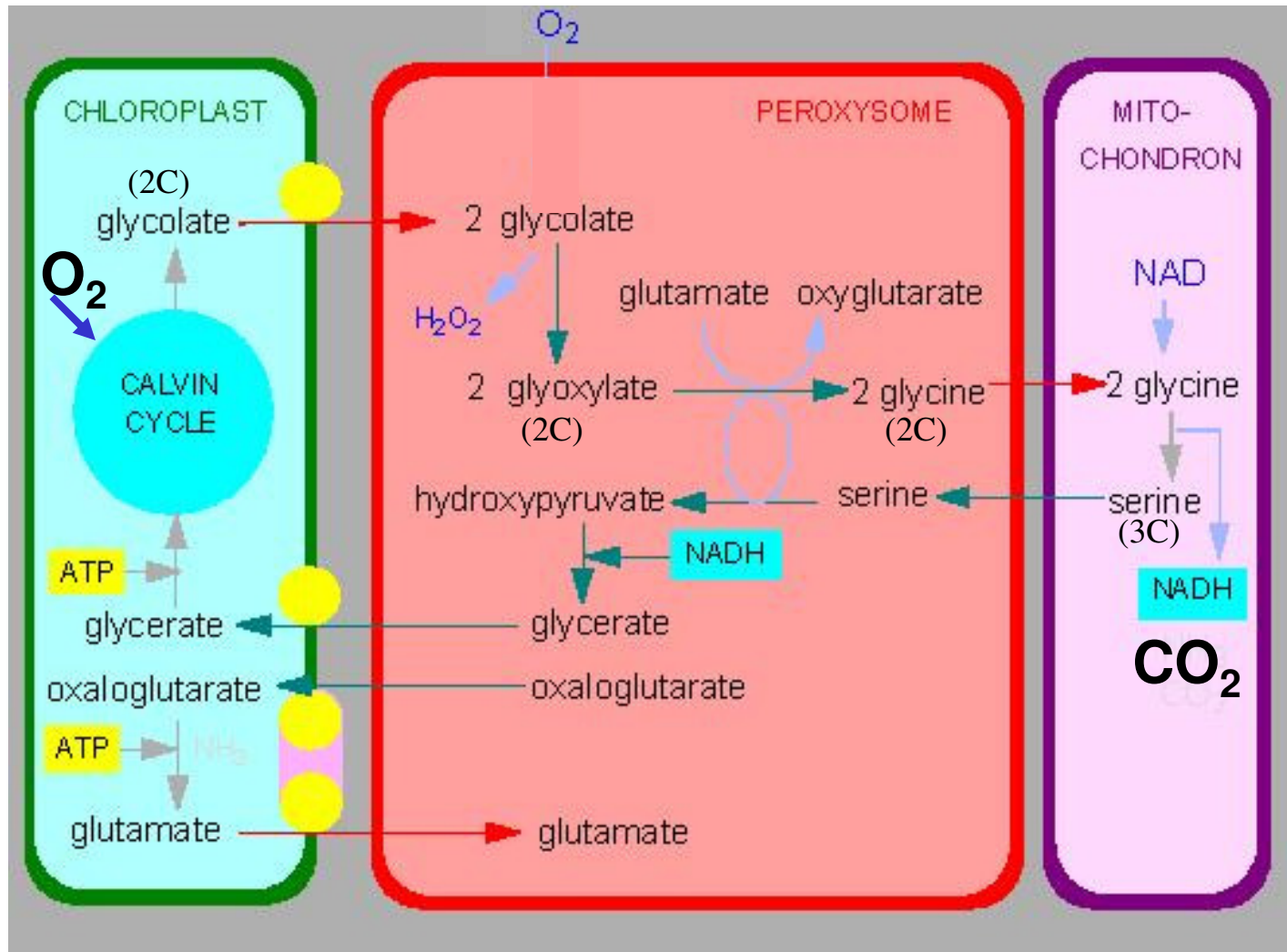
Durante a fotorespiração não há fixação de CO<sub>2</sub> e portanto há redução na eficiência da fotossíntese.

Para regenerar parte dos C do 2-fosfoglicolato é necessário gastar E.

Na atmosfera, a 25 °C, a fixação de CO<sub>2</sub> é 3 vezes mais rápida que a reação com O<sub>2</sub>.



# Fotorespiração - RUBISCO – atividade de oxigenase



● Proteínas de transporte

## RESUMINDO:

2 2-fosfoglicolato  
(2 x 2 C)



3-fosfoglicerato  
(3 C)  
+  
 $CO_2$   
(1 C)

Ao contrário da respiração, a fotorespiração não produz ATP

# Fotorespiração - RUBISCO – atividade de oxigenase

Fatores que favorecem a fotorespiração (aumento da concentração de  $O_2$ ):

- Alta densidade de organismos fotossintetizantes
- Baixo fluxo de ar
- Excesso de calor
- Falta de água

Suposta função:

- Recupera 75% do C perdido com a atividade oxigenase da RUBISCO
- Dissipa excesso de ATP e poder redutor, prevenindo danos ao aparato fotossintético em condições de alta luminosidade e baixa concentração de  $CO_2$  (experimentos com mutantes de *Arabidopsis*).

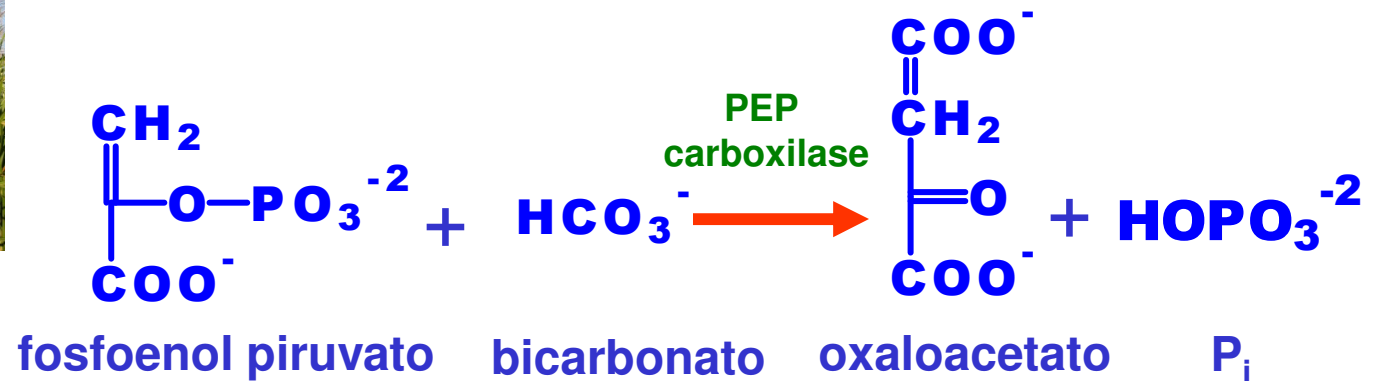
# Mecanismos de Concentração de CO<sub>2</sub>

## I: via C<sub>4</sub>



Em algumas plantas pode ocorrer que primeiro composto marcado após a exposição de cana de açúcar a <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> é o oxaloacetato (com 4 C).

A enzima fosfoenol piruvato carboxilase (PEP carboxilase) catalisa a reação:

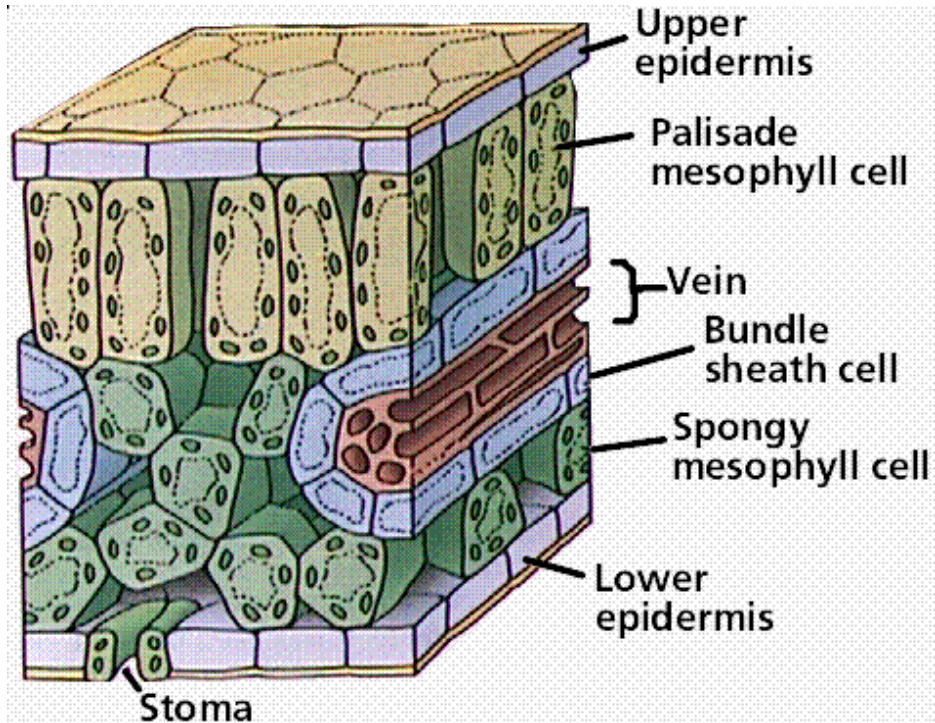


PEP carboxilase é encontrada no citosol das células do mesófilo e tem alta afinidade por CO<sub>2</sub>.

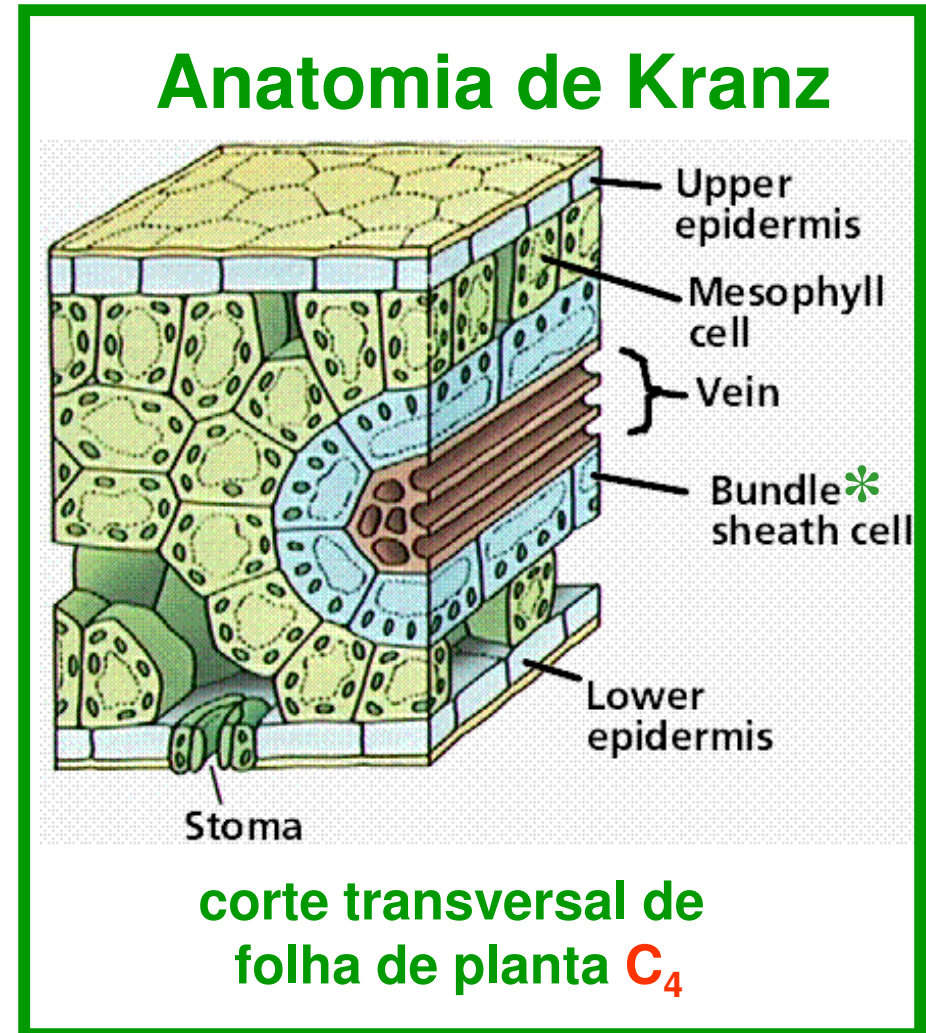


# Mecanismos de Concentração de CO<sub>2</sub>

## I: via C<sub>4</sub>



corte transversal de  
folha de planta C<sub>3</sub>

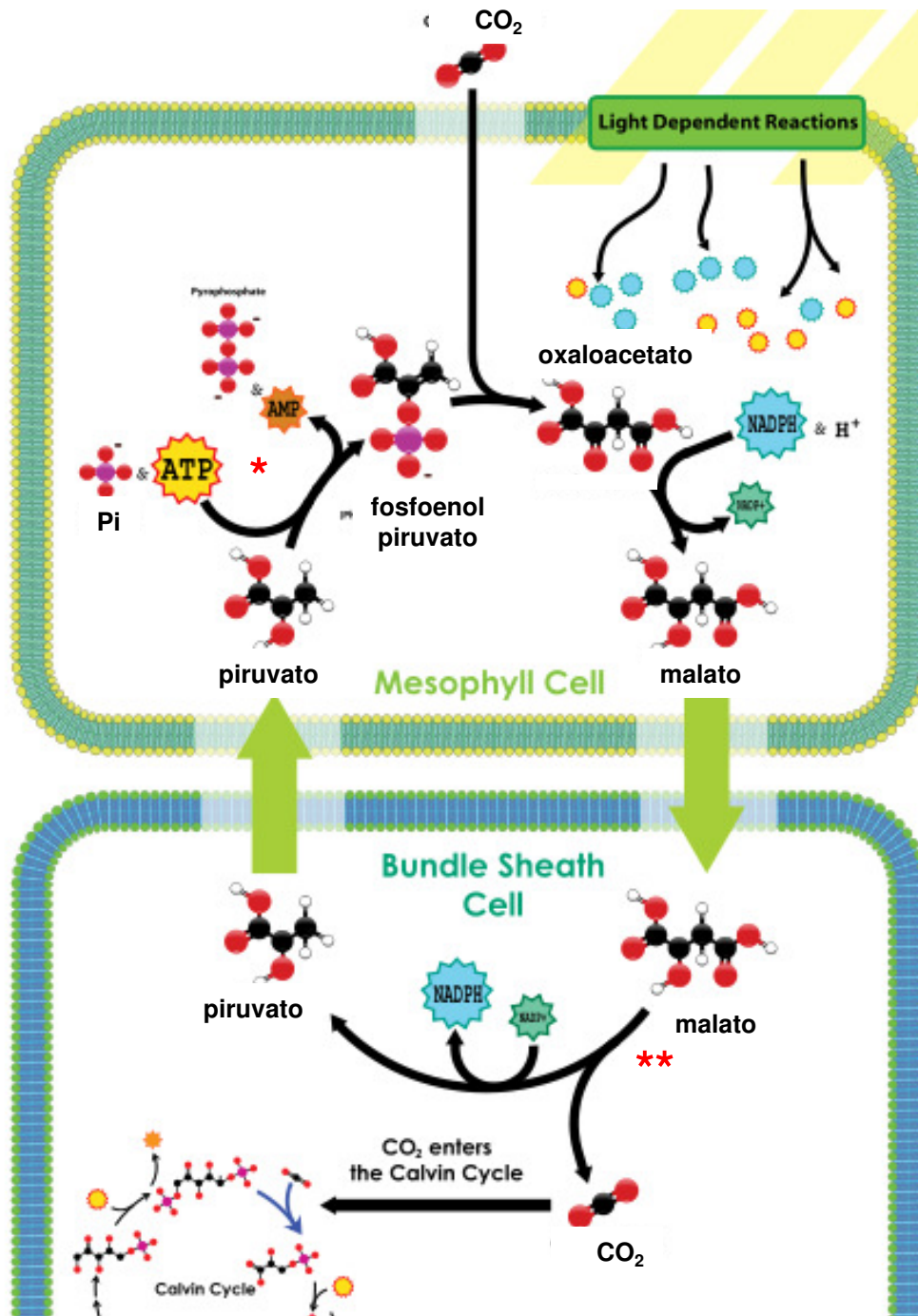


corte transversal de  
folha de planta C<sub>4</sub>

Nas plantas C<sub>4</sub> as enzimas do ciclo de Calvin-Benson ocorrem somente nas células da bainha do feixe\*.



## Mecanismos de Concentração de CO<sub>2</sub> I: via C<sub>4</sub> (separação em duas células)



Reação de PEP com CO<sub>2</sub>  
catalisada pela fosfoenolpiruvato  
carboxilase  
(PEP carboxilase\*) nas células do  
mesófilo.

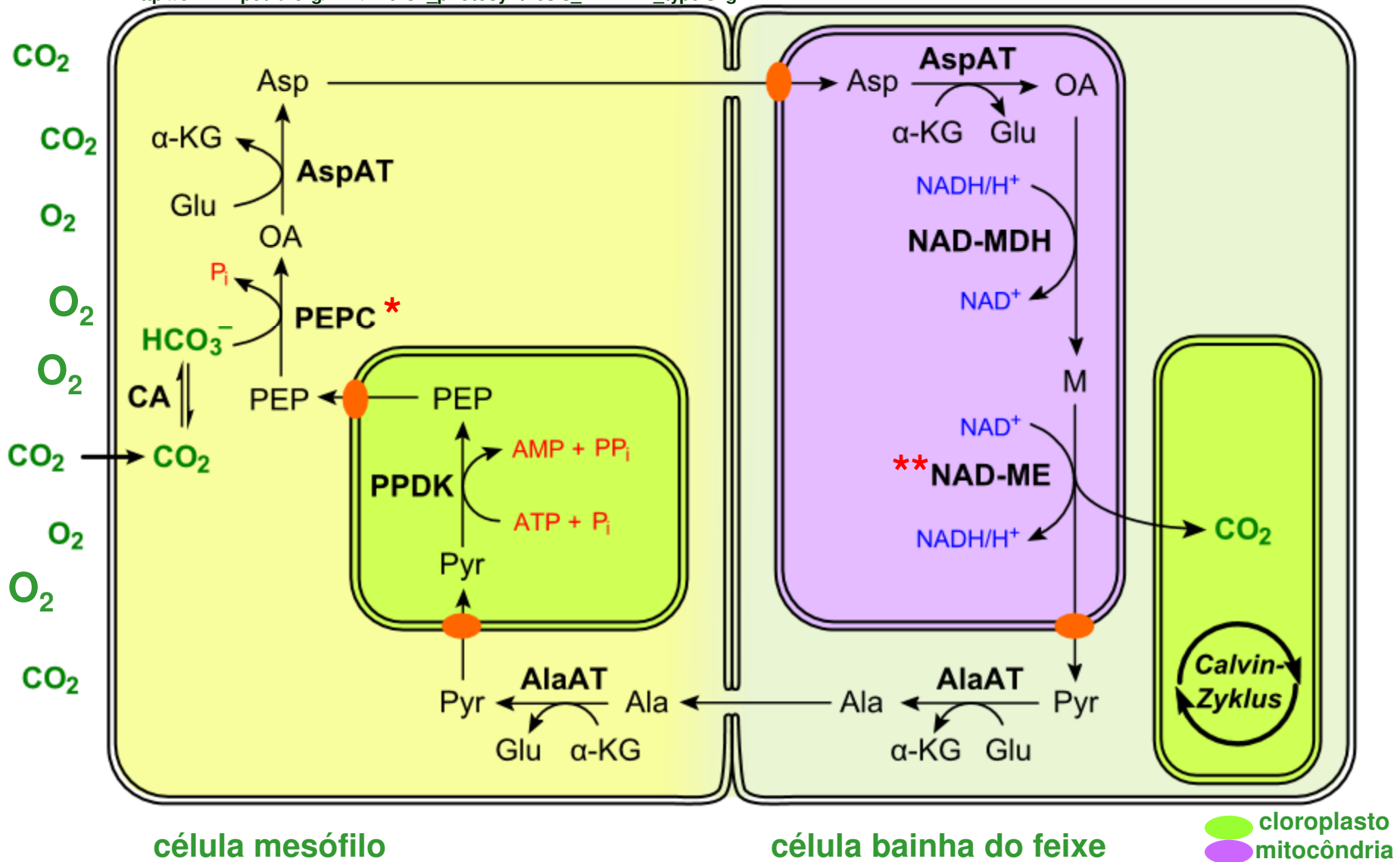
descarboxilação do malato  
liberando CO<sub>2</sub> para o ciclo de  
Calvin nas células da bainha  
do feixe pela enzima málica\*\*

elucidado por Marshall Hatch e Rodger  
Slack durante os anos 60 por  
experimentos de adição de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>

# Mecanismos de Concentração de CO<sub>2</sub> I: via C<sub>4</sub> (detalhando)

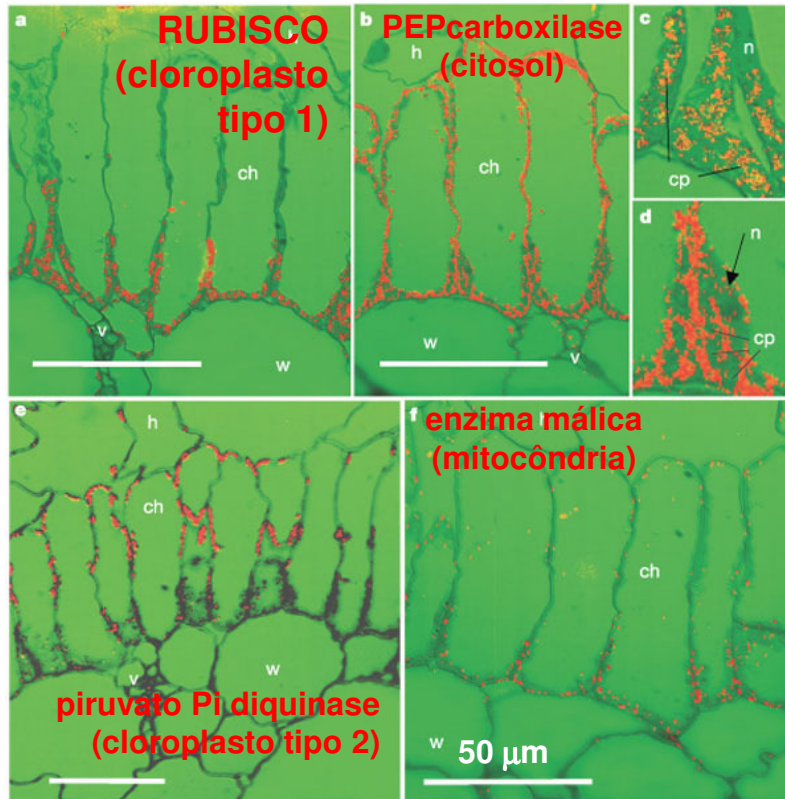
pep – fosfoenolpiruvato    Pyr – piruvato  
 Asp – aspartato            Ala – alanina  
 AO – oxaloacetato        Glu - glutamato  
 M – malato

[http://en.wikipedia.org/wiki/File:C4\\_photosynthesis\\_NAD-ME\\_type.svg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:C4_photosynthesis_NAD-ME_type.svg)



# Mecanismos de Concentração de CO<sub>2</sub> I: via C<sub>4</sub> em plantas sem anatomia de Kranz

## Imunolocalização\*

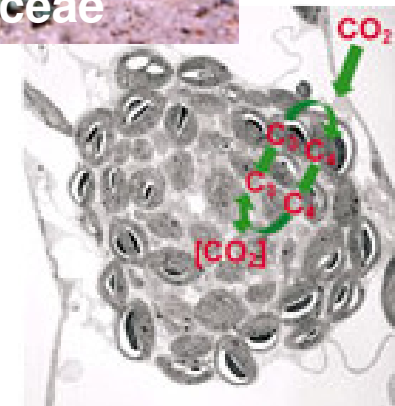


Cortes transversais no clorênquima de *Borszczowia aralocaspica*, *Chenopodiaceae*.

\*Voznesenskaya *et al.* 2001, *Nature*, vol 414, pg 543



separação espacial:  
compartimentalização  
intracelular –  
CO<sub>2</sub> liberado em reação  
na mitocôndria é captado  
pelo cloroplasto tipo 1



Microtúbulos são essenciais  
para a compartimentalização  
desigual dos dois tipos de  
cloroplastos nas células.

Existem variações de metabolismo  $C_4$  conhecidas:

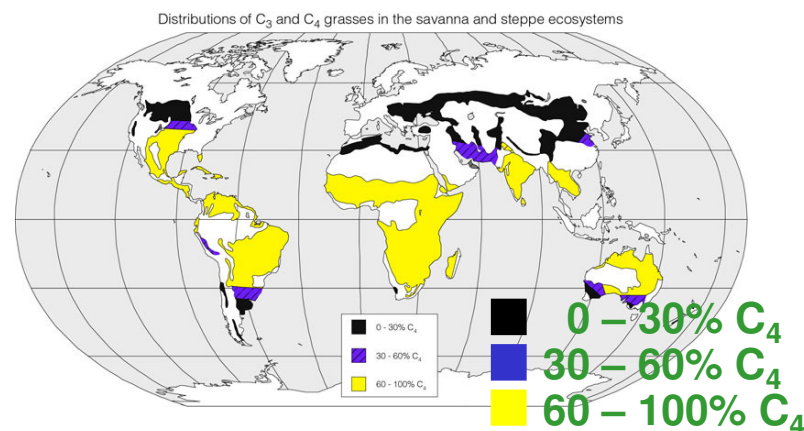
Diferem quanto:

- ao composto de 4 C que difunde para as células da bainha do feixe (malato ou aspartato)
- ao composto de 3 C que retorna às células do mesófilo (piruvato ou alanina).

A abundância de plantas  $C_4$  é maior em climas quentes (crescem a intensidades altas de luz e altas temperaturas)

Características de plantas  $C_4$ :

- Baixa taxa de fotorespiração
- Apresentam alta taxa de fotossíntese
- Baixa taxa de perda de água
- Apresentam alta taxa de crescimento
- Estrutura da folha característica (nem sempre)



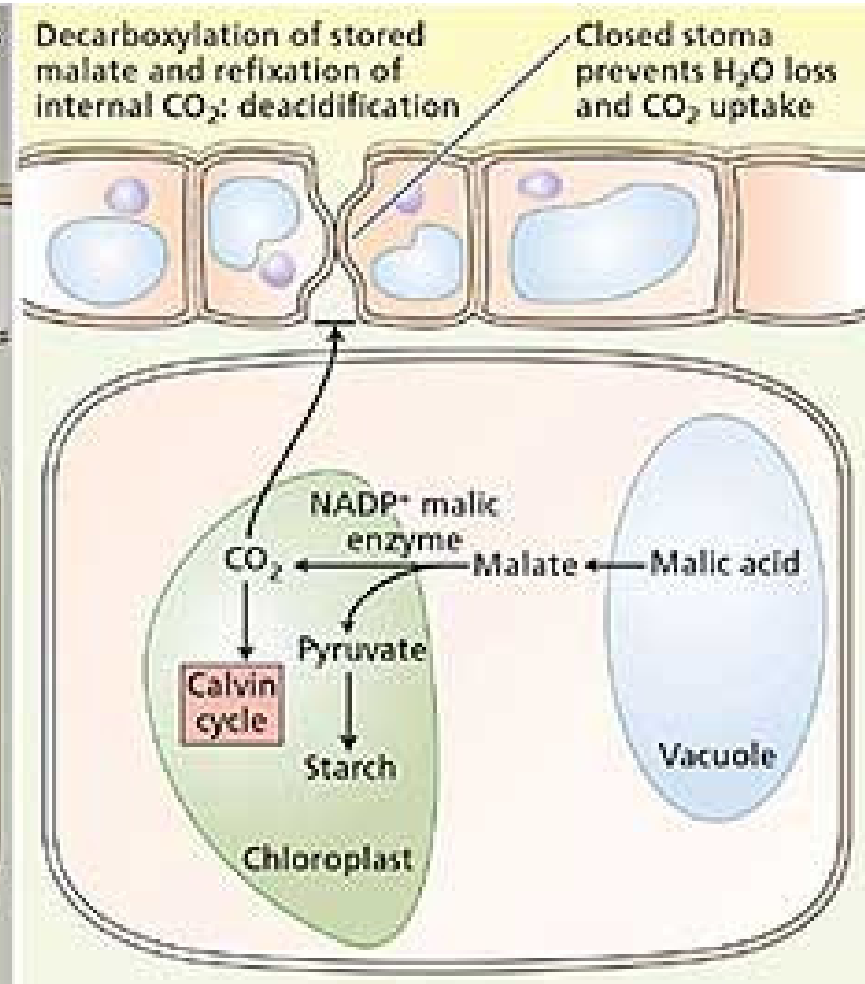
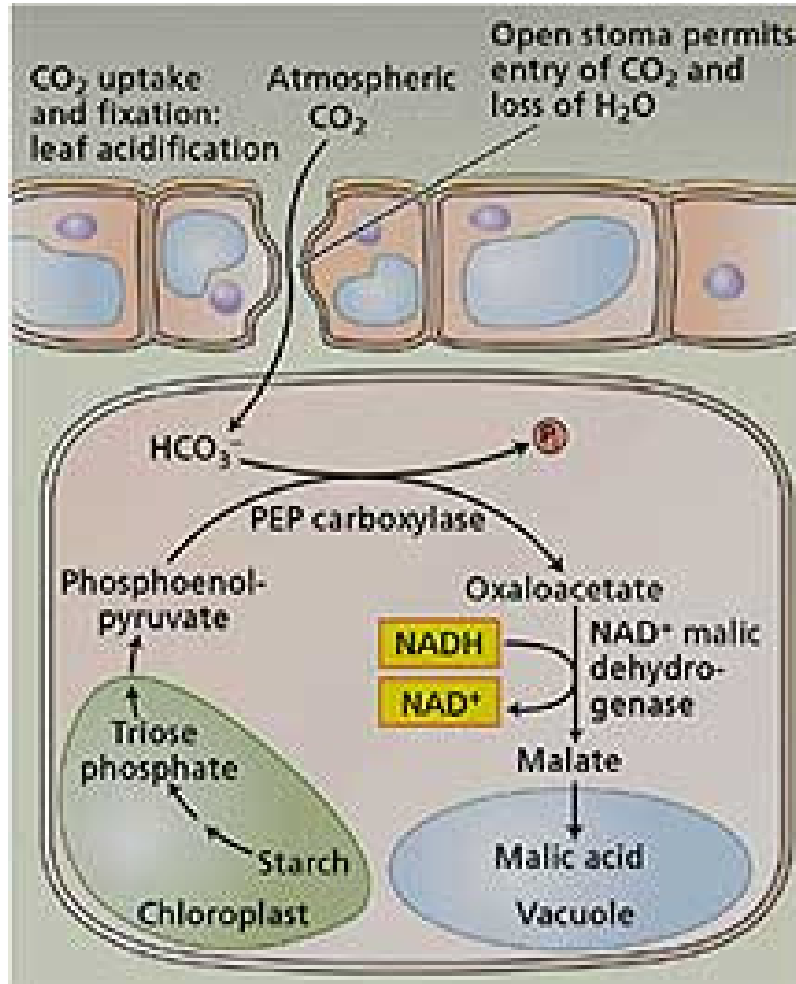
Apesar do custo energético mais alto, plantas  $C_4$  são capazes de crescer mais rapidamente do que as  $C_3$  a temperaturas acima de 28-30 °C.

# Mecanismos de Concentração de CO<sub>2</sub> II: via CAM – separação temporal



noite

dia



CAM - Metabolismo Ácido das Crassuláceas



# Evolução convergente de plantas com CAM



*Gymnocalycium asterias*, uma *Cactaceae* da América Central.



*Euphorbia gymnocalycoides*, uma *Euphorbiaceae* descoberta em 1982 na Etiópia.

## Características das plantas CAM:

- cutícula grossa
- baixa razão superfície/volume
- grandes vacúolos
- pequena abertura dos estômatos

Comparação de perda de água por g de CO<sub>2</sub> fixado:

metabolismo	perda H <sub>2</sub> O (g)
CAM	50-100
C <sub>4</sub>	250-300
C <sub>3</sub>	400-500

## **Sites interessantes:**

<http://fig.cox.miami.edu/~cmallery/150/phts/phts.htm>

<http://4e.plantphys.net/article.php?ch=9&id=388>