

FOTOSSÍNTESE

Prof. Dr. Ricardo Alfredo Kluge – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz - rakluge@esalq.usp.br

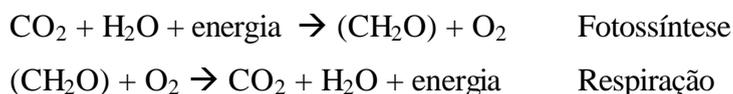
1. ASPECTOS FISIOLÓGICOS E ECOLÓGICOS DA FOTOSSÍNTESE

INTRODUÇÃO

Para a manutenção da vida, um constante fornecimento de energia é requerida. Uma diferença fundamental entre plantas e animais é a forma como é obtida a energia para a manutenção da vida. Os animais obtêm, nos alimentos, os compostos orgânicos, enquanto que a energia química é obtida através da respiração. Plantas verdes absorvem energia em forma de luz a partir do sol, convertendo-a em energia química no processo chamado **Fotossíntese**.

Assim dizemos que as plantas, de maneira geral, são autotróficas, ou seja se auto-alimentam, enquanto que os animais são heterotróficos.

A Fotossíntese está muito ligada a Respiração, ou seja pode-se dizer que a fotossíntese e a respiração são espelho uma da outra, e, de maneira geral, há um balanço entre estes dois processos na biosfera (= soma de organismos na Terra).



Tanto a fotossíntese quanto a respiração geram energia química utilizável (na forma de **ATP**), cuja síntese é mediada por um gradiente de hidrogênio transmembrana.

A respiração aeróbica envolve a oxidação de moléculas orgânicas em CO_2 com redução do O_2 em H_2O e dissipação de energia em forma de calor.

A fotossíntese envolve dois processos ligados:

- a oxidação de H_2O em O_2 mediada pela luz e produção de ATP – fase **Foto**
- a redução do CO_2 em moléculas orgânicas, onde o ATP é utilizado – fase **Síntese**

Oxidação e redução: Oxidação é a remoção ou perda de elétrons ou átomos de hidrogênio (próton + elétron) ou adição de oxigênio. Redução é a adição ou ganho de elétrons ou átomos de hidrogênio ou remoção de oxigênio. O agente redutor ao doar elétron se oxida, enquanto que o agente oxidante ao receber elétron se reduz.

SE A FOTOSÍNTESE PRODUZ ATP, POR QUÊ AS PLANTAS PRECISAM RESPIRAR?

A razão é que o ATP proveniente da fotossíntese é produzido apenas em células verdes (fotossintetizantes) e apenas na presença da luz. Durante as horas de escuridão e em células não fotossintetizantes (como células de raiz), a energia é suprida pela respiração, usando como substrato os compostos de carbono produzidos pelas células verdes na parte síntese da fotossíntese.

Outra razão porque as plantas respiram é que durante o processo respiratório (principalmente na glicólise e ciclo de Krebs) são produzidos muitos precursores essenciais para a biossíntese de outros compostos importantes, como aminoácidos e hormônios vegetais.

O balanço entre fotossíntese e respiração geralmente não deve ocorrer em plantas em crescimento, devendo haver mais fotossíntese que respiração (R). Do contrário, não seria possível o crescimento. Assim, o ganho de ATP gerado pela fotossíntese deve ser maior que a perda de ATP.

O total de energia ou CO₂ fixado é chamado de **fotossíntese bruta** (FB). Em folhas de alfafa (*Medicago sativa*) a proporção entre FB e R é, em média, de 7:1 durante o dia, podendo alcançar até 9:1 ao meio-dia. Durante todo o ciclo da planta a proporção média é de 2,5:1.

A diferença entre FB e R chamamos de **fotossíntese líquida** (FL).

Então: $FL = FB - R$

Lembre-se que:

Fotossíntese = $CO_2 + H_2O + \text{energia} \rightarrow (CH_2O) + O_2$

e

Respiração = $(CH_2O) + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + \text{energia}$

Para medir ambos processos, podemos monitorar a absorção ou a liberação de um dos gases envolvidos (O₂ ou CO₂), através da técnica de trocas gasosas. Entretanto, devemos ter um cuidado, pois a fotossíntese deve ser medida apenas na presença de luz e, devido ao fato de que a FB normalmente excede R, deve-se medir a absorção de CO₂ ou a liberação de O₂.

Exemplo: Suponhamos que a produção de O₂ por um tecido verde na luz foi de 10 cm³ g⁻¹ min⁻¹. O que representa este valor? Significa que a diferença entre a fotossíntese bruta, expressa como o total de O₂ produzido, e a respiração do produto, expresso como o total de O₂ consumido foi de 10 cm³ g⁻¹ min⁻¹. Em outras palavras, este valor representa a fotossíntese líquida (FL). A absorção de CO₂ ou liberação de O₂ na presença de luz é, de fato, a definição operacional da FL.

Suponhamos agora que a absorção de O₂ no escuro (quando não ocorre fotossíntese) é de 2 cm³ g⁻¹ min⁻¹. Qual será a FB?

Se $FL = FB - R$, então $FB = FL + R$, portanto $FB = 10 + 2 = 12 \text{ cm}^3 \text{ g}^{-1} \text{ min}^{-1}$

A FB é aparente (não real), pois a taxa de respiração no escuro não é idêntica à verificada na luz, existindo o processo chamado de **Fotorrespiração**, que opera na presença de luz e promove uma considerável liberação (perda) de CO₂ e consumo de O₂. A fotorrespiração ocorre apenas em tecidos verdes, em condições de altos níveis de luminosidade e temperatura. Este processo pode reduzir em até 50 a 60% a FL.

Se a FL cai a zero (em situações em que a taxa respiratória é alta ou a FB é muito baixa), temos que $FB = R$ e este ponto é chamado de **ponto de compensação de luz**, que significa que a fotossíntese compensa a respiração.

A FOTOSSÍNTESE É LIMITADA PELAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS

Para obtermos uma maior produção de alimentos, devemos aumentar a FL, através do aumento da FB e/ou redução da R.

A FL é limitada principalmente pelas condições ambientais, mas pode em alguns casos ser limitada por condições no interior da célula, como por exemplo baixo nível de certas enzimas.

Os fatores ambientais limitantes à fotossíntese são nível de CO₂, nível de luminosidade e temperatura, conforme pode ser verificado na Figura 1.

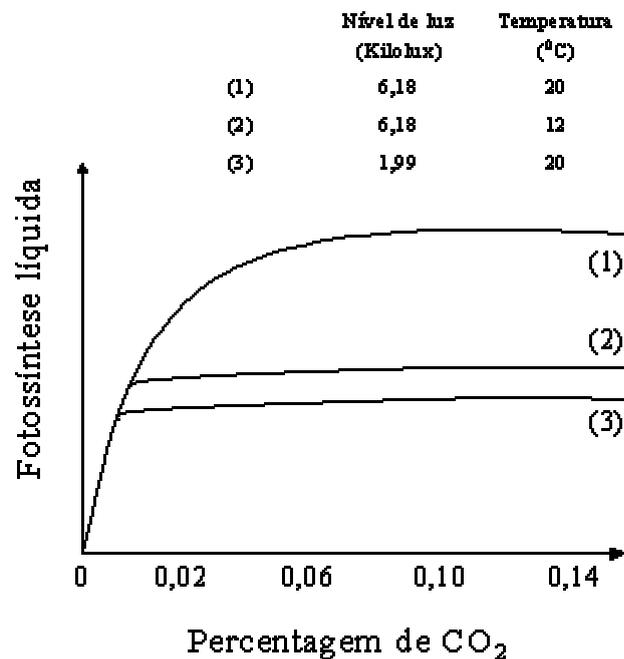


Figura 1. Relação entre a taxa de fotossíntese e a concentração de CO₂ em *Hormidium* estabelecido em diferentes níveis de luz e temperaturas.

Assim, para uma mesma temperatura, a taxa fotossintética (bruta ou líquida) é maior à medida que aumenta a intensidade luminosa. Para uma mesma intensidade luminosa, a taxa fotossintética é maior à medida que aumenta a temperatura.

Quando satura de CO_2 (quando a curva dobra) dizemos que atingiu o ponto de saturação de CO_2 .

O nível ou fluxo de luz é denominado de irradiância, quando utilizamos unidade de energia (Anexo 1). O fluxo de fóton fotossintético (FFF) é a medida do número de luz quanta.

Um importante fator que limita indiretamente a fotossíntese, através do efeito no suprimento de CO_2 é a **água**. O CO_2 entra e a água, na forma de vapor, é perdida pelas folhas através dos poros dos estômatos na epiderme. Os estômatos podem fechar se o suprimento de água é pobre, podendo causar uma parada no fornecimento de CO_2 para a fotossíntese.

Em certas plantas, o oxigênio pode causar redução na fotossíntese líquida (Figura 2).

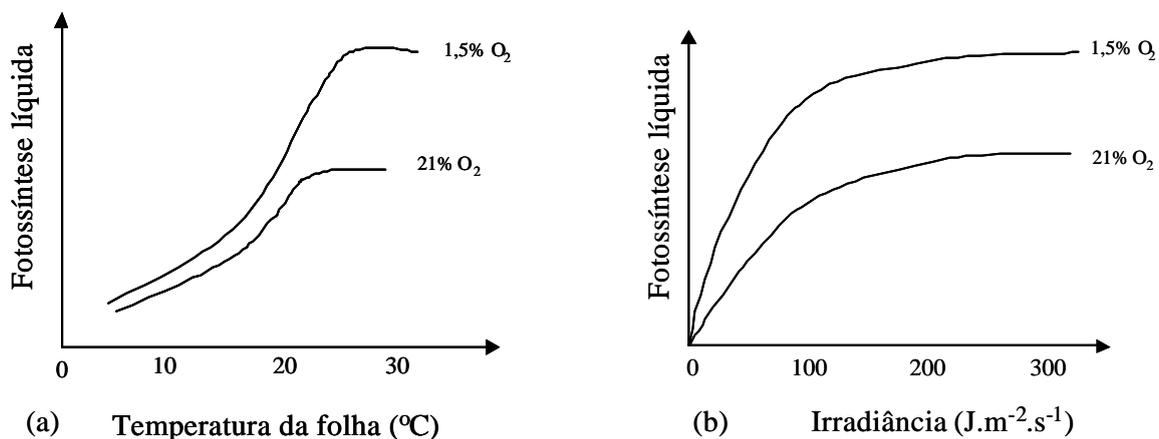


Figura 2. Fotossíntese líquida em uma folha de *Atriplex patula* medida em uma concentração normal de CO_2 (0,03%), mas em duas concentrações de O_2 . (a) variação na temperatura, medida da saturação de luz. (b) variação da irradiância, medida a 27°C .

A concentração de CO_2 na atmosfera é aproximadamente 0,035%, mas as condições de luz e temperatura são bastante variáveis em habitats onde a fotossíntese ocorre. A temperatura da folha varia desde valores abaixo de 0°C , no Ártico, até 50°C nos desertos mais quentes. A irradiância varia de 3 a $500 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, de locais altamente sombreados até habitats tropicais abertos. Como é possível esta flexibilidade? Vamos examinar dois habitats, um sombreado e um aberto.

A - Habitat sombreado

Algumas plantas, como *Oxalis acetosella*, quase sempre crescem na sombra, na parte inferior da floresta, onde a luz é limitante para a fotossíntese. Estas plantas de sombra diferem das plantas de sol, como *Bellis perennis*, em dois aspectos (Figura 3).

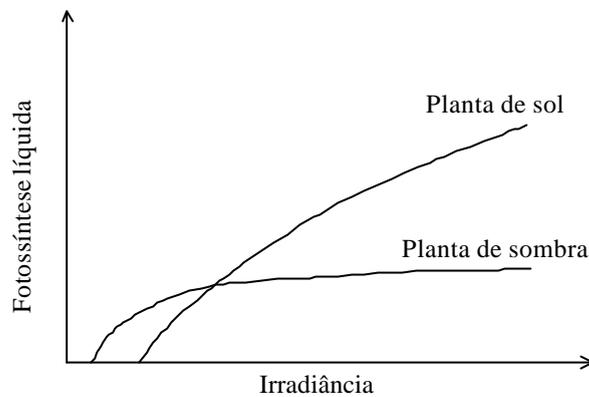


Figura 3. Resposta fotossintética típica de plantas de sol e de sombra em função da irradiância.

- (a) Em baixa irradiância, a planta de sombra tem maior FL que a planta de sol e o ponto onde $FL = 0$ é menor ($FL = 0$ é o balanço entre FB e R). Esta é a principal razão porque as plantas sombreadas podem sobreviver e crescer sob estas condições.
- (b) Em alta irradiância, plantas de sombra tem menor taxa de FL do que plantas de sol.

O nível de luz onde $FB = R$ é chamado de **ponto de compensação de luz** e seu baixo valor em plantas de sombra resulta de duas características. Primeiro, e o que parece ser a principal razão, é fato de que as plantas de sombra apresentarem **baixíssima taxa respiratória**. Elas possuem menos células por folha e menor concentração de proteínas do que plantas de sol, tornando-as com um custo baixo para o funcionamento.

Segundo, em baixas irradiâncias, as plantas de sombra absorvem a luz disponível com maior eficiência, tanto que com poucas células nas folhas, poucos fótons são desperdiçados e a FB é maximizada.

Por outro lado, plantas de sombra apresentam performance ineficiente em altos níveis de irradiância comparado com plantas de sol. Elas tornam-se rapidamente saturadas de luz (atingem rapidamente o ponto de saturação de luz) e após este ponto a fotossíntese é inibida. Este fenômeno é chamado de **foto-inibição** e ocorre em todas as plantas que estão crescendo em locais com pouca luz e são subitamente expostas à altos níveis de luz. Isso ocorre porque há um dano no aparelho fotossintético, o qual em tempo pode ser reparado. Plantas de sombra são não apenas

particularmente sensíveis à fotoinibição mas também menos capazes de reparar os danos no aparelho fotossintético. Assim, longas exposições de plantas de sombra à luz causam danos irreversíveis devido à **foto-oxidação** dos pigmentos do cloroplasto. Os pigmentos são destruídos por este processo, as folhas esbranqueçam e acabam morrendo.

Espécies de sombra obrigatórias, as quais nunca são encontradas em locais ensolarados, não conseguem adaptar-se às altas irradiâncias. Entretanto, muitas plantas que crescem bem em locais abertos podem adaptar-se à sombra, como por exemplo *Atriplex patula* (uma planta de sol). Esta planta cultivada sob baixos níveis de luz comportam-se subsequentemente como plantas de sombra, havendo baixa taxa de FL quando exposta à altas irradiâncias, mas apresenta taxas de FL relativamente alta se colocada em baixas irradiâncias. Tais adaptações ambientais são denominadas aclimação (ou **aclimatação**). Folhas de uma mesma árvore podem apresentar aclimatação em diferentes níveis de luz, com as folhas internas e mais inferiores sendo folhas de sombra e as mais externas folhas de sol.

Essas diferenças estão refletidas em suas anatomias, conforme verificado na Figura 4. As folhas de sol apresentam uma camada mais grossa de mesófilo paliçádico dos que as folhas de sombra. Essa é uma parte da explicação para as maiores taxas de FL para as folhas de sol em altas irradiâncias. Estas folhas interceptam e absorvem uma alta proporção de luz incidente. Entretanto, folhas mais grossas apresentam um custo mais alto para a manutenção e sua alta taxa respiratória é uma desvantagem sob baixas irradiâncias.

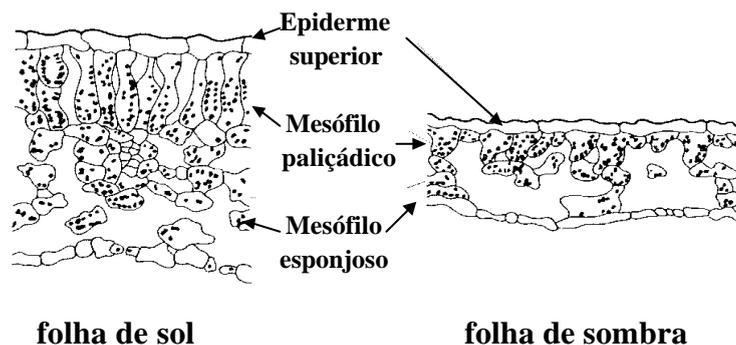


Figura 4 Secção transversal de folhas de *Impatiens parviflora*, sendo uma folha de sol e uma folha de sombra.

B - Habitat abertos (regiões temperadas e tropicais)

Plantas de sol de habitats abertos utilizam altos níveis de luz muito melhor do que plantas sombreadas (Figura 5), mas algumas são mais eficientes que outras.

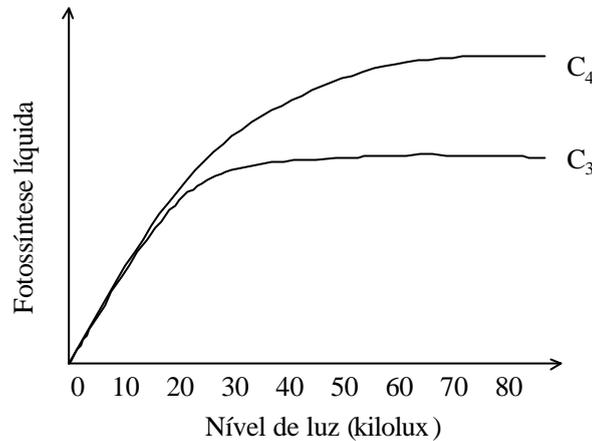


Figura 5. Efeito do aumento no nível de luminosidade sobre a fotossíntese líquida de plantas C_3 e C_4 .

Em latitudes temperadas, as folhas da maioria das plantas mostram saturação de luz ao redor de 25% do total de luz solar, mas em terras baixas tropicais (“lowlands”), onde a irradiância pode ser quase o dobro do que em zonas temperadas, as folhas de muitas espécies herbáceas e arbustivas não mostram saturação de luz, mesmo em luz solar plena. Estas espécies tropicais apresentam taxa de FL bastante elevada em altas irradiâncias e incluem o milho e a cana de açúcar. Elas pertencem a um grupo chamada de plantas C_4 , em contraste com a maioria das outras espécies, que pertencem ao grupo das plantas C_3 .

Esta denominação C_3 ou C_4 refere-se ao número de átomos de carbono presentes no primeiro produto da fixação do CO_2 . A resposta de plantas C_3 e C_4 ao incremento da luz pode ser verificada na Figura 5. Por essa figura pode-se observar que em plantas C_3 algum fator, que não a luz, limita a FL em altos níveis de luz. De fato, elas são limitadas pelo CO_2 , ou seja, há uma abundância de luz mas a taxa de suprimento de CO_2 ao cloroplasto é muito lenta. As plantas C_4 superam esta limitação de CO_2 : elas usam o CO_2 disponível mais eficientemente e, conseqüentemente, têm maiores taxas de produção líquida em altos níveis de luz do que plantas C_3 , embora a performance das plantas C_4 não seja tão boa quanto em locais com baixa luminosidade.

Parte da explicação para esta diferença pode ser verificada ao comparar-se a resposta de duas espécies de *Atriplex* (uma C_3 e outra C_4) em diferentes níveis de temperatura e O_2 (Figura 6).

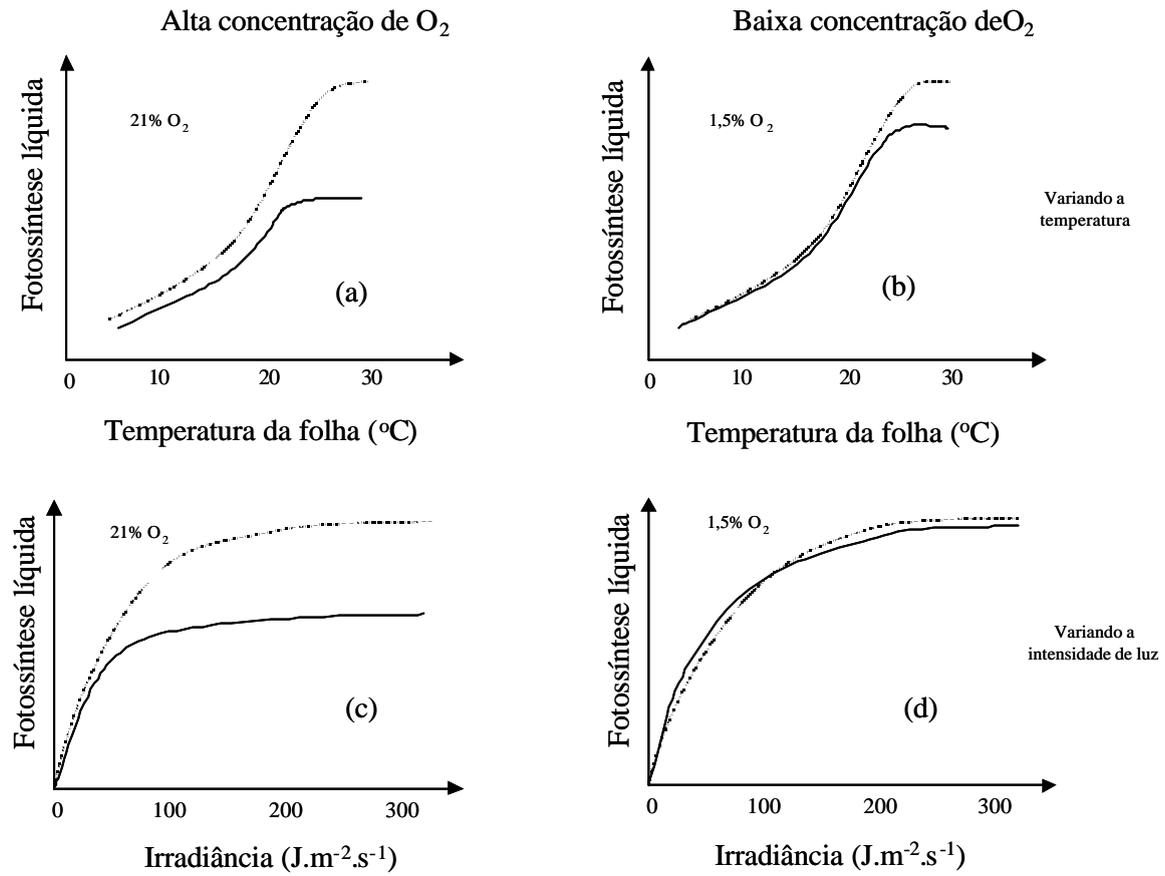


Figura 6. Taxas de fotossíntese líquida de duas espécies de *Atriplex* a 0,03% de CO₂ e duas concentrações de O₂. *Atriplex rosea* (-----) é uma espécie C₄ e *Atriplex patula* (————) é uma espécie C₃. (a) e (b) Alta irradiância e variação na temperatura da folha. (c) e (d) Temperatura da folha de 27°C e variação na irradiância.

Comparando a Figura 6 com a Figura 2 poderíamos perguntar qual a explicação para a espécie C₄ ter maior FL em alta irradiância. Isso ocorre devido ao fato de que a fotorrespiração é um processo quase ausente nestas plantas, ou seja, a FL não é inibida pela alta concentração de O₂ em altas temperaturas e irradiancias. Assim, as plantas C₄ apresentam melhor performance em altas temperaturas e altas irradiancias devido à menor perda de carbono pela fotorrespiração.

Em altas irradiancias e concentração normal de CO₂ e O₂, *A. rosea* (C₄) mostra um incremento na taxa de FL até 30°C, enquanto que *A. patula* (C₃) alcança uma menor taxa máxima de FL por volta de 25°C. Esta diferença desaparece quando o nível de O₂ é reduzido. Nesta situação a espécie C₃ torna-se muito parecida com a C₄.

As plantas C_4 apresentam um baixo **ponto de compensação de CO_2** , o qual é definido como a concentração de CO_2 na qual há um balanço entre a FB e a respiração (Figura 7), ou seja não há fotossíntese líquida.

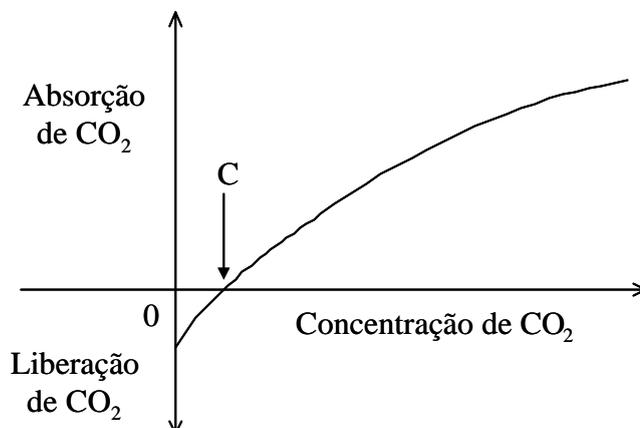


Figura 7. O ponto de compensação de CO_2 (C).

Na Tabela 2 estão relacionados algumas espécies e seus respectivos pontos de compensação de CO_2 .

Tabela 2. Ponto de compensação de CO_2 para algumas plantas.

Espécie	Tipo de planta	Ponto de compensação de CO_2 (ppm)
Cana de açúcar	C_4	$\cong 0$
Milho	C_4	$1,3 \pm 1,2$
<i>Chlorella</i> (alga verde)	C_3	< 3
Girassol	C_3	53
Cevada	C_3	55-65
<i>Acer platanoides</i> (árvore de clima temperado)	C_3	55

Se colocarmos uma planta C_4 em uma câmara transparente, a FL irá permanecer positiva até todo o CO_2 da câmara ter sido usado.

A respiração no escuro é similar em ambos os tipos de planta.

Tem sido sugerido que as plantas C_4 utilizam cada pequena quantidade de CO_2 , incluindo aquele liberado na respiração no escuro. O mecanismo para isso é explicado mais adiante.

Na Tabela 2 nota-se que *Chlorella* (assim como outras algas unicelulares, cianobactérias e muitas plantas aquáticas) tem um baixo ponto de compensação, embora sejam classificadas bioquimicamente como plantas C₃. Por que isso ocorre? A razão para isso é que essas plantas, bem como as plantas C₄, são capazes de concentrar o CO₂ no sítio de fixação de carbono, nesse caso absorvendo carbono inorgânico da água como íon bicarbonato (HCO₃⁻) e liberando CO₂ dentro da célula. Essa reação é catalisada pela enzima *anidrase carbônica*:



Isso pode elevar os níveis intracelulares de CO₂ por mais de 1000 vezes do que a quantidade normal.

Plantas C₄ apresentam uma estratégia que envolve a concentração de CO₂, o qual tem o efeito de anulação da fotorrespiração. Assim, o CO₂ é usado mais eficientemente e não torna-se limitante em alta irradiância e temperatura. A taxa de FL e crescimento em plantas C₄ são usualmente bem maiores do que em plantas C₃, em condições de alta temperatura e luminosidade, onde plantas C₄ tendem a crescer naturalmente.

Por que nem todas as plantas que crescem em locais abertos são C₄? Por duas razões:

- a) em regiões de clima temperado, o clima não é quente e ensolarado sempre. A máxima irradiância é menor do que nos trópicos e existem dias frios nublados. Nestas condições, as plantas C₃ apresentam performance igual ou superior às plantas C₄.
- b) Poucas árvores são C₄ – mesmo nos trópicos – provavelmente devido a que a fotossíntese para a árvore, como um todo, é limitada pela luz e não pelo CO₂. Apenas as folhas externas são expostas ao sol e muitas camadas de folhas internas encontram-se sombreadas. Assim, a estratégia das plantas C₄ não confere vantagem nesta situação.

Em termos de suas capacidades fotossintéticas, portanto, plantas herbáceas ou arbustivas C₃ ou C₄ são adaptadas a diferentes ambientes: em clima frio e/ou com baixa luminosidade para plantas C₃, e quente e com alta luminosidade para C₄.

Adaptação térmica

Além do efeito na fotorrespiração e FL, a temperatura afeta a FB através de dois mecanismos distintos. Primeiro, a temperatura influencia a taxa de reações químicas e, se a temperatura é o fator limitante, há uma temperatura ótima na qual a taxa de FB é máxima. Segundo, temperaturas extremamente altas ou baixas podem danificar ao aparelho fotossintético (devido a danos nas membranas ou proteínas ligadas à membrana). As plantas apresentam uma temperatura limite, abaixo ou acima da qual danos irreversíveis podem ocorrer. Tipicamente, há uma correlação entre a

ótima e a temperatura limite com o regime térmico onde elas crescem naturalmente. Isso pode ser verificado na Figura 8. As temperaturas ótimas e limite são menores para plantas que crescem em climas frios.

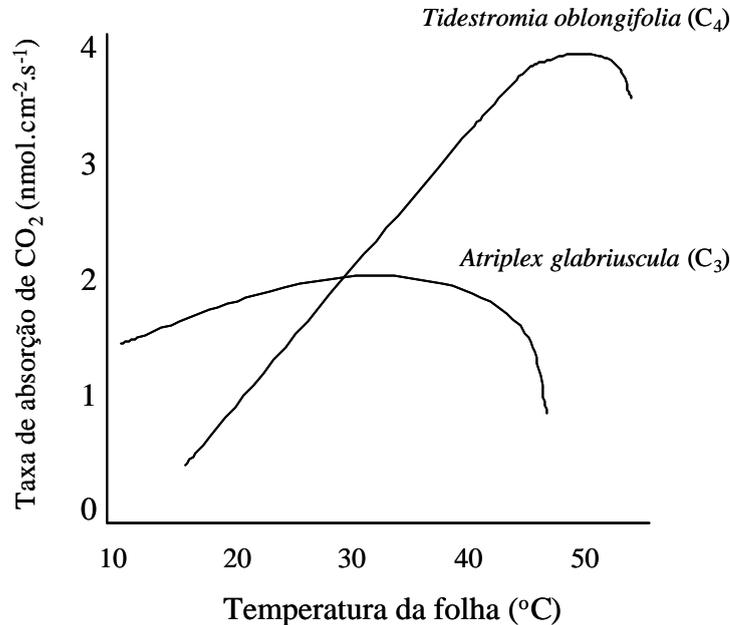


Figura 8. Fotossíntese líquida de *Tidestromia oblongifolia* no vale da morte, Califórnia (clima quente) e *Atriplex grabriuscula*, no litoral (clima frio).

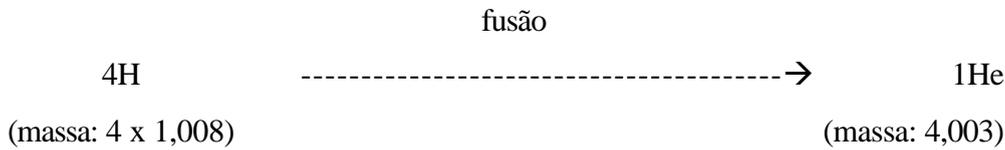
2. RADIAÇÃO SOLAR

RADIAÇÕES

Apenas 5% da energia solar que alcança a Terra pode ser convertida em carboidratos através da fotossíntese foliar. Isso é devido ao fato de que a maioria da fração da luz incidente ser de onda muito curta ou muito longa para ser absorvida pelos pigmentos fotossintéticos. Além disso, a energia luminosa absorvida é perdida na forma de calor; usada em processos bioquímicos para promover a fixação do CO₂ ou ainda ser usada no metabolismo geral da folha. Das radiações que chegam à Terra, 44% se situam na região das radiações visíveis que são utilizadas na fotossíntese. A radiação solar atinge seu máximo no verão (dezembro-janeiro) e seu mínimo no inverno (junho-julho). Durante o dia, a intensidade máxima de radiação solar ocorre na proximidade do meio-dia.

O ESPECTRO ELETROMAGNÉTICO

O sol funciona como uma imensa fornalha, na qual íons de hidrogênio se fundem produzindo hélio e liberando uma quantidade fantástica de energia na forma de radiação eletromagnética.



A perda de 0,029 unidades de massa é liberada como um espectro contínuo de energia constituído de diferentes radiações, conforme o espectro eletromagnético mostrado na Figura 9.

A luz é separada em diferentes cores (= comprimento de onda) de luz pela sua passagem através de um prisma. Comprimento de onda é a distância de um pico a outro pico (ou onda a onda). A energia é inversamente proporcional ao comprimento de onda: longos comprimentos de onda têm menos energia do que comprimentos de onda curtos.

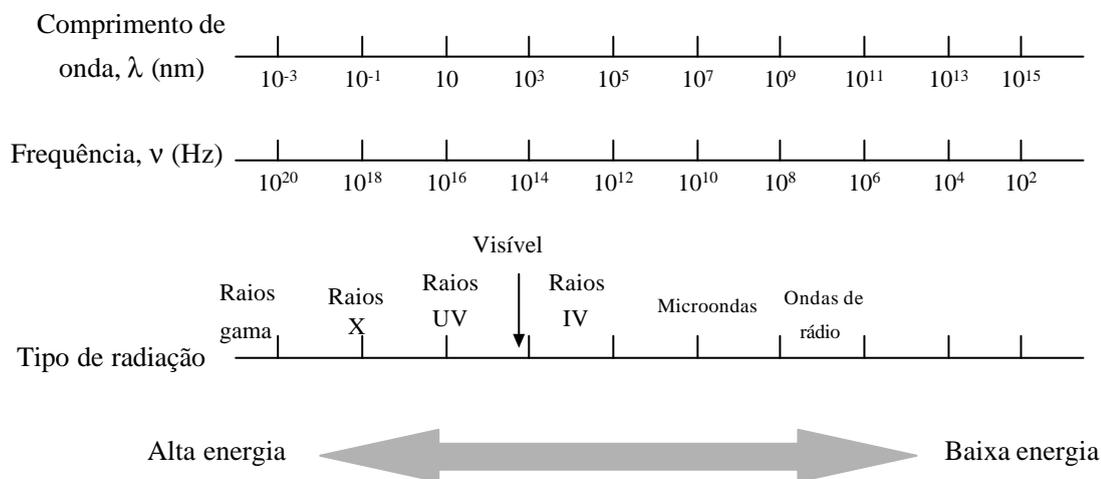


Figura 9. O espectro eletromagnético. Comprimento de onda e frequência são inversamente proporcionais. Nossos olhos são sensíveis apenas a uma pequena faixa de comprimento de onda da radiação (a região visível), a qual se estende de cerca de 400 nm (violeta) até cerca de 740nm (vermelha). Luz com comprimento de onda curto (alta frequência) apresenta alta energia enquanto luz com comprimento de onda longo (baixa frequência) apresenta baixa energia.

Apenas uma região limitada deste espectro, compreendida aproximadamente entre 400 e 700nm é aproveitada pelos seres vivos: é a **luz visível ou faixa fotobiológica**. Comprimentos de onda menores que 400nm (UV) , devido ao elevado teor energético, podem provocar alterações moleculares profundas, com consequências graves para os organismos. Contrariamente, as radiações acima de 740nm não possuem a energia necessária para induzir alterações nas biomoléculas. As moléculas que ao longo do processo evolutivo desenvolveram a capacidade de absorver comprimento de onda na região da luz visível são chamadas de pigmentos.

A presença de diferentes tipos de pigmentos nas células fotossintetizantes permite que eles aproveitem a energia luminosa ao longo, praticamente, de toda a região da luz visível (do azul ao vermelho). Além disso, as clorofilas são capazes de absorver eficientemente dois comprimentos de onda distintos: um mais energético – a luz azul – e outro menos energético – a luz vermelha.

Os pigmentos envolvidos na fotossíntese são as **clorofilas a e b**, os **carotenóides** e as **ficobilinas**. A clorofila *b*, os carotenóides e as ficobilinas constituem os chamados pigmentos acessórios. Conforme se verá mais adiante, a energia absorvida pelos pigmentos é transferida para os sítios bem definidos, localizados sobre as membranas tilacóide, os chamados centros de reação. Há dois centros de reação, um absorvendo em 680nm, e outro em 700nm, os quais interagem entre si através de transportadores de elétrons. É a partir da molécula de clorofila que absorve em 680nm, que os elétrons oriundos da água são transferidos para a cadeia transportadora de elétrons da fotossíntese.

3. A PARTE FOTOQUÍMICA DA FOTOSSÍNTESE: REAÇÃO DE LUZ (FASE CLARA)

INTRODUÇÃO

A vida na Terra depende da energia proveniente do sol. A fotossíntese é o único processo de importância biológica que pode captar esta energia.

O mais ativo tecido fotossintético em plantas superiores é o mesófilo das folhas. Células mesofílicas possuem pigmentos especializados para a captação da luz, as **clorofilas**. Na fotossíntese, a planta usa a energia do sol para oxidar a água e, assim, produzir oxigênio, e para reduzir o CO₂, produzindo compostos orgânicos, principalmente açúcares. A série completa de reações que culmina na redução do CO₂ inclui as reações nas tilacóides e as reações de fixação de carbonos. As reações nas tilacóides produzem compostos ricos em energia (ATP e NADPH), os quais são usados para a síntese de açúcares nas reações de fixação de carbono. Esses processos de síntese ocorrem no estroma do cloroplasto, a região aquosa que circunda as tilacóides.

No cloroplasto, a energia da luz é captada por duas diferentes unidades funcionais chamadas fotossistemas. A energia luminosa absorvida é usada para fornecer força à transferência de elétrons ao longo de uma série de compostos que atuam como doadores e aceptores de elétrons. A maioria dos elétrons reduzem NADP^+ em NADPH . A energia da luz também é usada para gerar uma força motiva de prótons a longo da membrana tilacóide, força essa usada para a síntese de ATP.

NOS CLOROPLASTOS É ONDE OCORRE A REAÇÃO DE MAIS FUNDAMENTAL PARA A VIDA DAS PLANTAS E, INDIRETAMENTE, PARA A VIDA DOS ANIMAIS: A FOTOSÍNTESE

O cloroplasto é composto por um sistemas de membranas bem organizado denominados de **tilacóides** (Figura 10). As clorofilas estão contidas dentro deste sistema de membranas, o que fornece a coloração verde ao cloroplasto. As tilacóides são os sítios das reações de luz da fotossíntese.

As tilacóides quando estão associadas entre si formam pilhas na forma de moeda conhecidas como **grana lamellae** (ou simplesmente grana), sendo que um pilha apenas é denominada **granum**. Quando a tilacóide não está associado em pilhas temos o **estroma lamela**. Todo este conjunto de membranas encontra-se mergulhado em um fluido gelatinoso que preenche o cloroplasto, chamado de **estroma**, onde há enzimas, DNA, pequenos ribossomos e amido. As moléculas de clorofila se localizam nos tilacóides, reunidas em grupo, formando estruturas chamadas de “**complexos de antena**” ou “**antena**”.

O cloroplasto é envolvido por duas membranas separadas, compostas de duas camadas de lipídios, sendo conhecidas como **envelope**.

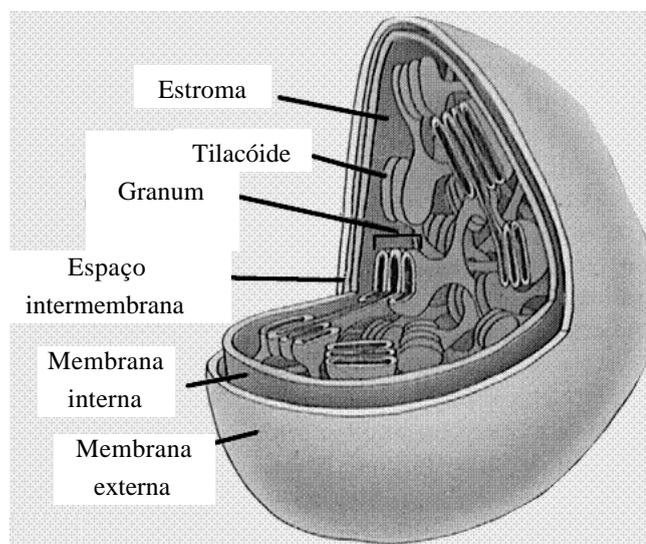


Figura 10. O cloroplasto e suas estruturas.

Resumidamente dois estágios sequenciais ocorrem nos cloroplastos:

a) **Primeiro**, a luz com certos comprimentos de onda são capturadas e convertidas em energia química por uma série de passos chamados de **reações de luz** ou reações luminosas ou ainda **fase clara**. Essas reações são processadas nas membranas internas do cloroplasto (tilacóides).

b) **Segundo**, o CO_2 é fixado e reduzido à compostos orgânicos, particularmente açúcares, por uma série de passos chamados de **reações no escuro** ou **fixação de CO_2** ou ainda **fase escura**. Esse processo ocorre na matriz fluída do cloroplasto (estroma).

Na Figura 11 estão sumarizadas as reações de luz em plantas verdes. Note, a partir desta figura que a energia química é capturada em duas formas: como ATP e como “força reduzida” – NADPH. Essa energia é então usada para fazer a fixação do CO_2 .

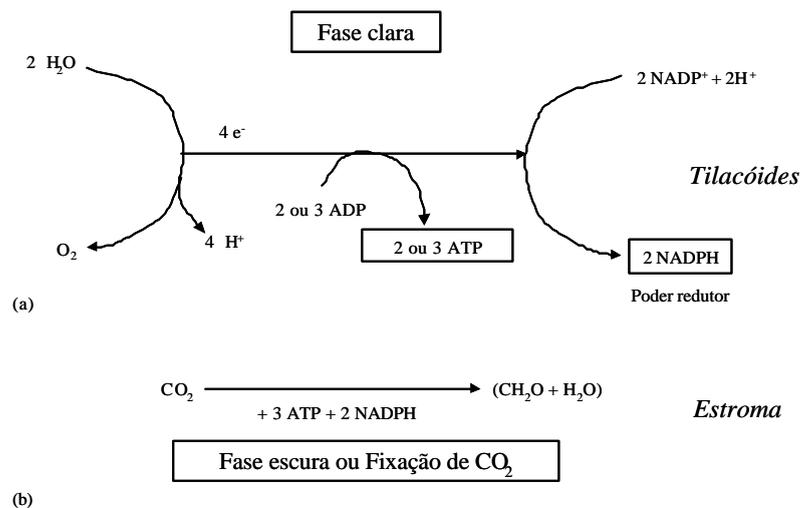


Figura 11. Resumo da fotossíntese. (a) fase clara (reações de luz); (b) fase escura ou fixação de CO_2 .

A PRINCIPAL FUNÇÃO DA FASE FOTOQUÍMICA É CONVERTER

A ENERGIA LUMINOSA EM ENERGIA QUÍMICA

A fase fotoquímica da fotossíntese tem como função converter a energia luminosa em energia química, ou seja converter a luz em ATP. Mas como isso é feito?. A Figura 12 mostra uma simplificação diagramática dos estágios envolvidos neste processo.

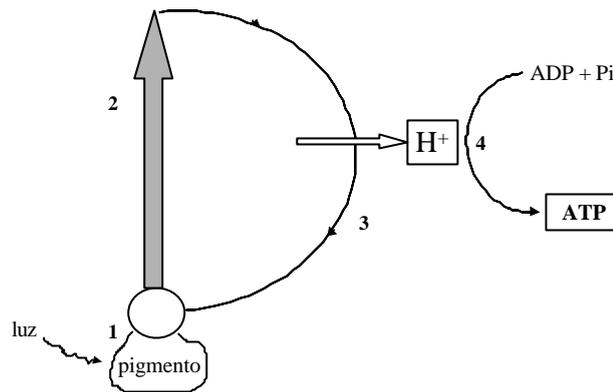


Figura 12. Diagrama simplificado do transporte de elétrons na fotossíntese. 1 = captação da luz; 2 = reação fotoquímica; 3 = transporte de elétrons; 4 = síntese de ATP. .

A CAPTAÇÃO DA LUZ É REALIZADA PELOS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS ORGANIZADOS EM ANTENAS

As plantas são verdes pois os pigmentos fotossintéticos que coletam a luz usada na fotossíntese absorvem todos os comprimentos de onda visíveis de luz, exceto aqueles na parte verde do espectrum. O pigmento mais importante em plantas superiores é a clorofila *a*, existindo ainda pigmentos acessórios como clorofila *b* e carotenóides amarelos e laranjas. Todos estes pigmentos estão associados com proteínas e encontram-se embutidos nas membranas internas do cloroplasto (nas tilacóides).

A luz chega em pequenos pacotes de energia (fótons), com a quantidade de energia por fóton sendo relacionada com o comprimento de onda. Uma molécula de pigmento pode absorver apenas um fóton e, em teoria, cada fóton absorvido poderia iniciar uma reação fotoquímica.

O sistema de coleta de fótons, denominado de **antena** (Figura 13), canaliza a energia absorvida pelas 50 a 1000 moléculas de clorofila (+ os pigmentos acessórios) para um local denominado de **centro de reação**, onde a reação fotoquímica se processa continuamente. Para entender como esse canal de energia funciona, precisamos verificar o que acontece quando um fóton é absorvido.

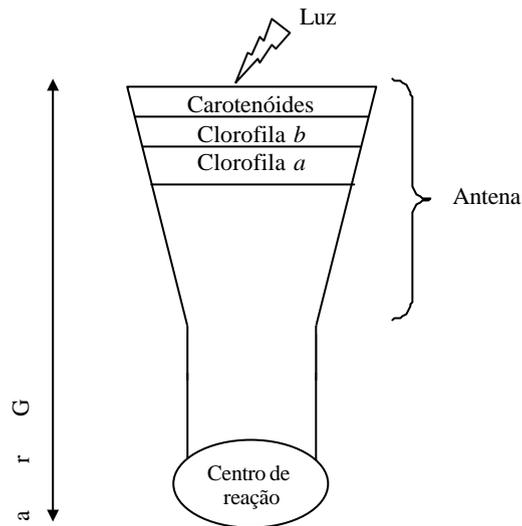


Figura 13. O sistema de coleta de fótons, mostrando a antena e o centro de reação.

Inicialmente, os elétrons em átomos ou moléculas estão energeticamente em um nível “normal” de energia denominado de estado básico ou **estado fundamental** (“ground state”). A absorção de um fóton por uma molécula de clorofila excita um elétron, levando ele de um estado de baixa energia (não excitado) para um estado excitado (Figura 14).

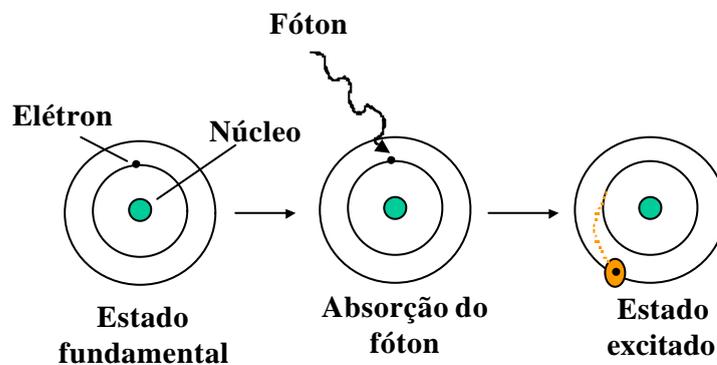


Figura 14. Absorção de um fóton e excitação de um elétron em um pigmento fotossintético.

O elétron excitado primeiramente relaxa ao menor nível do estado excitado, emitindo radiação infravermelha, isto é calor (Figura 15). Após ele retorna ao estado fundamental, podendo neste retorno acontecer três processos: a) **perda de calor**; b) emissão de um fóton (**fluorescência**) ou c) transferência de energia a uma molécula adjacente, onde outro elétron é excitado (Figura 16). Este processo é conhecido como transferência por **ressonância**, conforme Figura 17. Esse é o mecanismo pelo qual a energia coletada por dezenas ou centenas de moléculas de pigmento são canalizadas ao centro de reação.



Figura 15. Absorção de um fóton e excitação de um elétron, com liberação de calor.

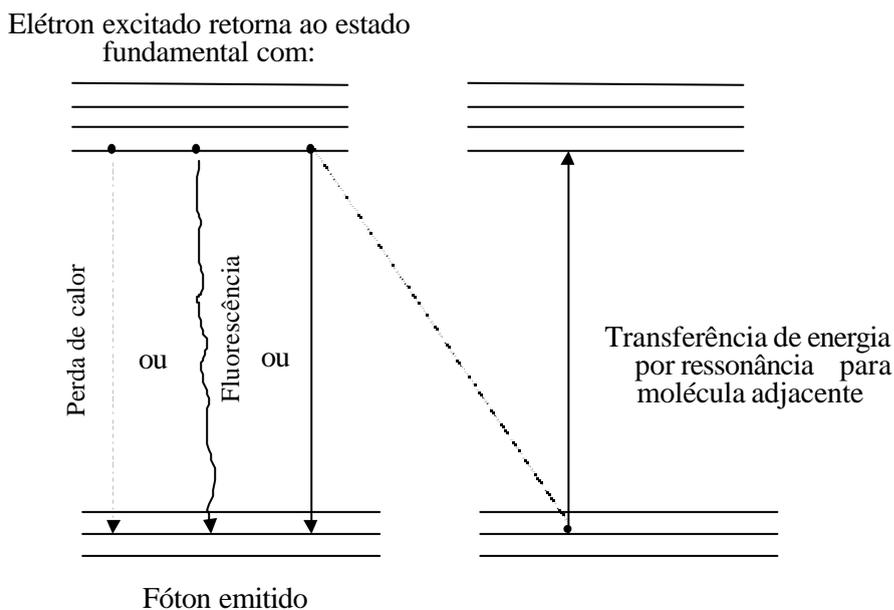


Figura 16. Retorno do elétron excitado ao estado fundamental e os três processos que podem ocorrer neste retorno.

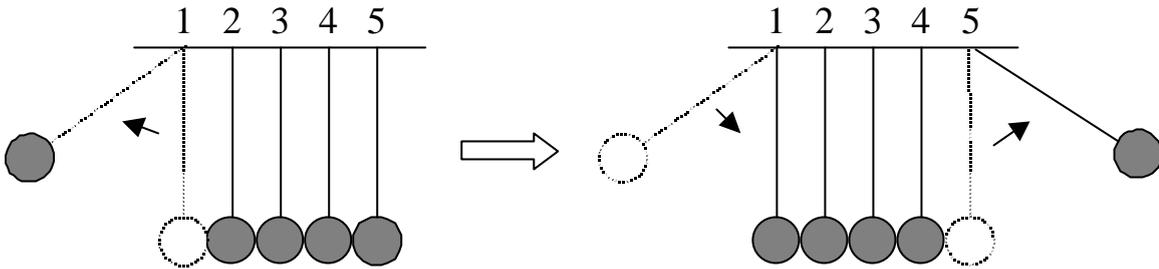
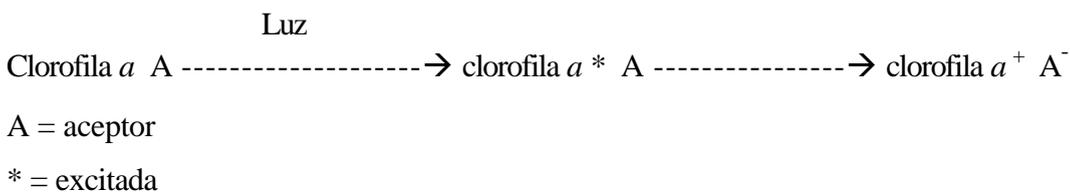


Figura 17. A transferência por ressonância pode ser demonstrada através de um pêndulo.

A REAÇÃO FOTOQUÍMICA OCORRE NOS CENTROS DE REAÇÃO

Os sítios ou “drenos” para onde a energia é canalizada são chamados de centros de reação, que é onde a verdadeira reação fotoquímica ocorre, isto é, um elétron excitado é transferido de uma molécula do pigmento a uma adjacente (molécula receptora não pigmento), resultando em uma separação de cargas elétricas. Isso é possível, já que o elétron excitado está menos fortemente ligado à clorofila do que estaria num estado menos energético (estado fundamental).

A reação fotoquímica pode ser representada pelo esquema abaixo:



Esse esquema é a essência da fase fotoquímica. O que acontece no estágio seguinte (estágio 3) é a transferência de elétrons com alta energia de A^- para uma série de outras moléculas transportadoras e a doação de um elétron à clorofila⁺.

O TRANSPORTE DE ELÉTRONS E A SÍNTESE DE ATP

Os princípios do transporte de elétrons na fotossíntese são os mesmos da respiração. Os elétrons são transferidos de substratos de baixa afinidade com elétrons (p.ex. NADH, o qual

prontamente doa elétrons) para substratos com alta afinidade à elétrons (ex.: O_2 , o qual prontamente recebe elétrons). Pode-se dizer também que elétrons com alta energia são transferidos na direção “morro abaixo”, perdendo energia ao longo do caminho.

Na fotossíntese, elétrons com alta energia são ejetados pelo centro de reação após a absorção da luz, e na Figura 12 podemos observar um tipo de transporte de elétrons que pode ocorrer, via uma série de carregadores e retornando a clorofila⁺ oxidada. Esse transporte é conhecido como **transporte cíclico de elétrons**. Esse transporte ocorre em bactérias fotossintéticas, onde é gerada uma força motiva de prótons transmembrana (FMP), a qual por sua vez pode estar acoplada à síntese de ATP (o processo de fotofosforilação cíclica). A enzima-chave neste processo é a ATP sintetase, a qual catalisa a síntese de ATP.

O ATP é o único “produto” do transporte cíclico de elétrons, mas a fixação de CO_2 requer tanto ATP quanto um potente agente redutor, cuja síntese requer elétrons com alto nível de energia. Apenas um transporte não cíclico de elétrons pode fornecer o poder redutor.

Em bactérias primitivas, o doador de elétrons tais como o sulfito estão disponíveis apenas em alguns habitats (ex.: em anaerobiose) e isso restringe os locais onde as bactérias podem crescer. Plantas verdes, cianobactérias ou algas tem uma solução para isso, o qual é ilustrado na Figura 18. Elas utilizam a **água** como doador de elétrons para os sistema não cíclico de transporte de elétrons.

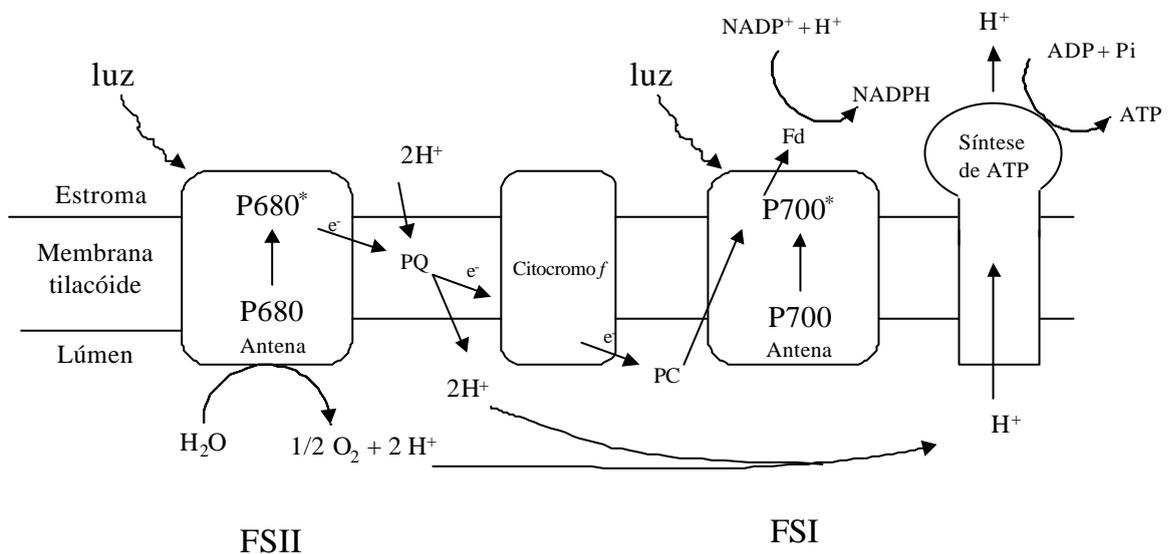


Figura 18. Diagrama simplificado do transporte de elétrons acíclico (não cíclico) no cloroplasto de plantas verdes. Há dois centros de reação: FSI e FSII. Os elétrons são extraídos da água pelo FSII, transferidos para o FSI através de uma cadeia de transferência de elétrons e finalmente para o $NADP^+$.

Entretanto, a água não é prontamente doadora de elétrons. Ela é difícil para oxidar e comparada com os elétrons do sulfito, o qual tem um potencial elétrico de cerca de zero volts (quanto mais negativo, maior energia), os elétrons da água tem aproximadamente + 0,8 volts, ou seja, tem menor energia. Para oxidar a água e, ao mesmo tempo gerar o poder redutor, as plantas utilizam duas reações de luz, cada uma com seu centro de reação e antena, denominados de Fotossistemas I e II (FSI e FSII)*. Desta maneira, elétrons com baixa energia podem agora serem transferidos da água para o NADP^+ usando o FSI e FSII, e energia suficiente torna-se disponível para gerar a FMP para a síntese de ATP. Além disso, quando a molécula de água é quebrada (oxidada), o oxigênio é liberado, reação esta a partir da qual deriva todo o O_2 presente na atmosfera. Essas reações de luz das plantas são, assim, extremamente importantes para a manutenção da vida no planeta.

* **Fotossistemas:** referem-se ao arranjo das moléculas de clorofila e outros pigmentos embutidos nas tilacóides. A maioria dos procariontes tem apenas um fotossistema, o FSII. Eucariontes tem FSI e FSII. O FSI usa a clorofila a na forma referida como P700. O FSII usa a forma da clorofila a conhecida como P680.

Pela Figura 18 temos que, iniciando com o FSII, a absorção da luz por um complexo antena-pigmento excita P680 (P680 é uma forma especial de clorofila que absorve a luz num comprimento de onda de 680nm) e leva à reação fotoquímica (ejeção do elétron de alta energia). O P680, agora oxidado, é um potente agente oxidante, apresentando grande habilidade em extrair elétrons da água. Os elétrons são transferidos da água para oxidar P680 através de um complexo protéico-manganes localizados próximo ao espaço tilacóide (também conhecido como espaço intra-tilacóide ou **lúmen**). Para cada molécula de água quebrada, dois íons H^+ são liberados neste espaço (contribuindo para ao gradiente de prótons) e dois elétrons são liberados.

Os elétrons do ativado P680 são transferidos através de outros carregadores para a **plastoquinona** (PQ). PQ é um carregador de H e, tendo recebido dois elétrons, pega dois prótons do estroma (2H^+) transformando-se em PQH_2 . Logo após, PQH_2 doa dois elétrons ao complexo citocromo e lança os 2H^+ no lúmen

Os elétrons do citocromo, **citocromo f**, são então transferidos para **plastocianina** (PC), uma proteína que contém cobre, a qual pode mover-se a curta distância ao longo da superfície da membrana do FSI.

O doador primário de elétron no PSI, o P700, aceita os elétrons da PC quando ele estiver energizado pela luz absorvida pela antena associada. P700 transfere elétrons para **Ferredoxina** (Fd,

um proteína que contém ferro) localizada no lado estroma. A fd, por sua vez, reduz NADP^+ via uma enzima redutase (NADP redutase), produzindo o NADPH.

Esse caminho não cíclico dos elétrons produz NADPH e promove uma transferência de prótons para dentro do lúmen, o qual torna-se acidificado (pH 5) em relação ao estroma (pH 8).

O ESQUEMA Z

Outro caminho de representação do transporte de elétrons é em relação à afinidade dos elétrons dos carregadores com a energia dos elétrons. Pela Figura 19 observa-se que os elétrons são “empurrados para cima” por duas reações fotoquímicas e “movidos para baixo” entre os elétrons carregadores. Devido a esta forma de caminhar é conhecido como **esquema Z**. Este esquema torna mais fácil compreender como duas foto-reações acopladas podem tornar possível a redução do NADP^+ pela água: FSII promove a oxidação da água e FSI reduz o NADP^+ .

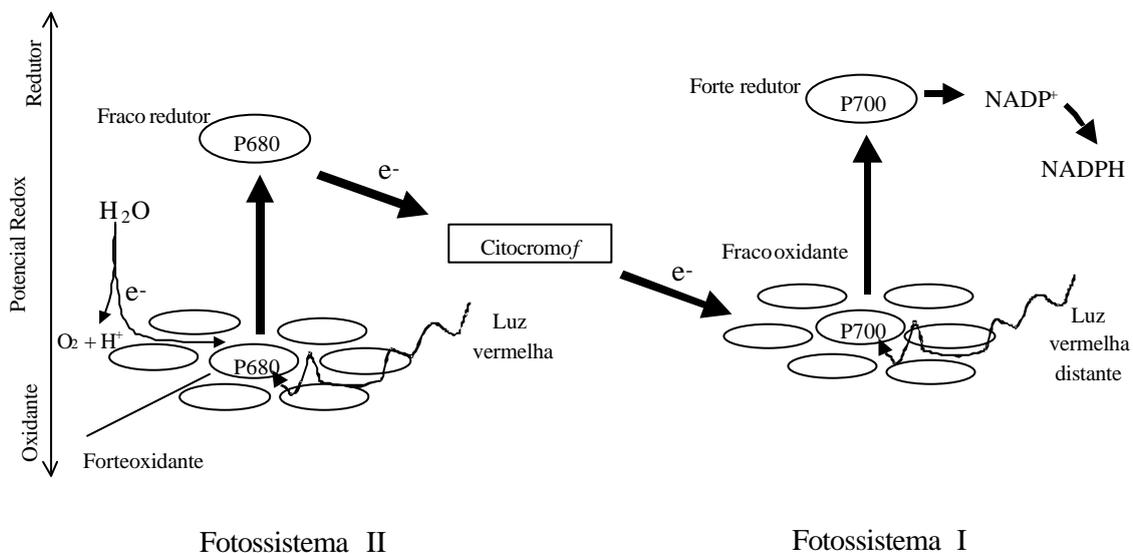


Figura 19. O esquema Z simplificado da fotossíntese. A luz vermelha absorvida pelo FSII produz um forte agente oxidante e um fraco agente redutor. Luz vermelha distante (comprimento de onda maior que 680nm) absorvida pelo FSI produz um fraco oxidante e um forte redutor. O forte oxidante gerado no FSII oxida a água, enquanto o forte redutor produzido pelo FSI reduz NADP^+ . FSII produz elétrons que reduzem o complexo citocromo *f*, enquanto FSI produz um oxidante que oxida o complexo citocromo *f*. P680 e P700 referem-se ao comprimento de onda de máxima absorção das clorofilas dos centros de reação no FSII e FSI, respectivamente.

Dois grupos de herbicidas atuam por interferir esse caminho. Um grupo, derivado da uréia e triazina, tal como o simazine, bloqueia a transferência de elétrons para PQ. Outro grupo, que engloba diquat e paraquat, interceptam elétrons que estão se deslocando para ferredoxina e transferem eles para o O₂, formando radicais livres tóxicos que danificam as membranas.

O EXCESSO DE LUZ PODE INIBIR A FOTOSSÍNTESE

O excesso de luz pode inibir a fotossíntese através de dois processos: Foto-inibição (reversível) e Foto-oxidação (irreversível).

A foto-inibição envolve danos aos centros de reação, especialmente FSII, quando eles são sobre-excitados. O que acontece no FSII é que perda da proteína envolvida na transferência de elétrons entre P680 e PQ. Esta proteína pode ser recuperada posteriormente.

Foto-oxidação é um processo irreversível e envolve diretamente os pigmentos receptores de luz. Quando estes absorvem muita luz, ficam muito tempo excitados e interagem com o CO₂ produzindo radicais livres, como superóxido (O₂⁻), o qual pode destruir os pigmentos. Há algumas defesas bioquímicas, como a enzima superóxido dismutase (SOD) que destrói os radicais livres, mas essas defesas são insuficientes se a exposição à alta luminosidade é prolongada.

Há também alterações fisiológicas as quais reduzem os riscos de danos em alta luminosidade. Os cloroplastos podem mover-se de um lado ao outro da célula (ciclose); a orientação da folha pode alterar ao ponto delas ficarem alinhadas paralelamente à incidência dos raios solares e, assim, absorver menos luz.

Plantas que crescem em ambientes com muita luz têm frequentemente características estruturais e químicas que reduzem a quantidade de luz que alcança o cloroplasto. As folhas podem ter superfície brilhante ou reflectivas ou apresentarem cutícula mais espessa. As células da epiderme podem conter antocianina, que absorve comprimentos de onda curtos (menos danosos).

No geral, as reações de luz são componentes eficientes do maquinário bioquímico. Nestas reações, até 20% da luz absorvida pode ser convertida em ATP.

4. A FIXAÇÃO DO CARBONO

(FASE ESCURA)

INTRODUÇÃO

Conforme visto até agora, a fotossíntese pode ser descrita como um processo da qual a energia luminosa absorvida pela clorofila origina o transporte de elétrons (conversão da energia

luminosa em energia elétrica), o qual por sua vez gera energia química, esta acumulada nas moléculas de ATP e NADPH – poder assimilatório ou poder redutor. Este é por sua vez utilizado nas etapas seguintes da fotossíntese, representada pela assimilação do carbono (“reações do escuro” ou “fase escura”), ligando o CO_2 em um aceptor, reduzindo-o assim a CH_2O (carboidrato). Na figura 20 é mostrada a “conexão” entre a fase luminosa e a fase escura da fotossíntese.

No transporte acíclico, os elétrons da água “empurrados morro acima” até o NADP^+ , por meio do esforço combinado dos fótons absorvidos por cada um dos fotossistemas (PSI e PSII), constituem-se na maior parte do esquema Z. Ao contrário do sistema acíclico, no transporte cíclico os elétrons energizados do PSI simplesmente retornam a este, não havendo portanto consumo de água nem formação de NADPH. De qualquer forma, tanto o transporte cíclico quanto o acíclico de elétrons geram entre ambas as superfícies da membrana tilacóide em gradiente de prótons que é descarregado por meio da atividade de uma ATP sintase, levando a formação de ATP a partir de ADP e fósforo inorgânico (P_i).

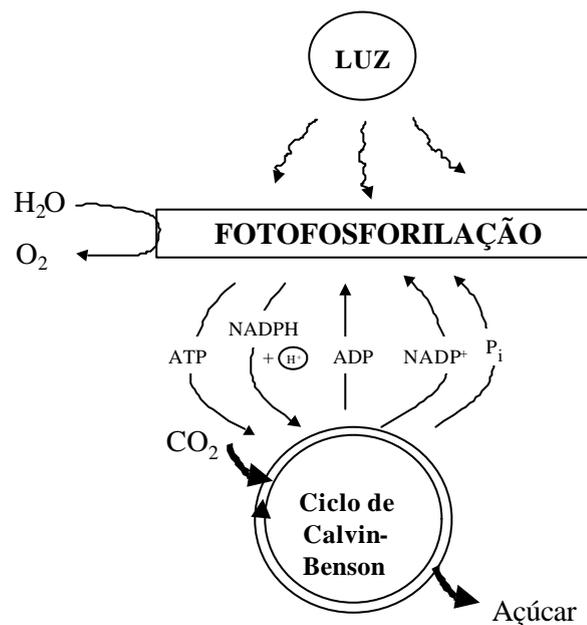


Figura 20. Conexão simplificada entre a fase clara e escura da fotossíntese.

EXISTEM TRÊS FORMAS DE FIXAÇÃO DE CARBONO PELAS PLANTAS

Há três tipos de assimilação fotossintética de CO_2 pelas plantas clorofiladas, segundo as quais estas são classificadas em plantas C_3 , C_4 e CAM.

NA FOTOSÍNTESE C₃ O PRIMEIRO PRODUTO ESTÁVEL É UMA MOLÉCULA COM 3 CARBONOS

A denominação C₃ advém do fato da maioria das plantas verdes formarem como primeiro produto estável da cadeia bioquímica da fotossíntese o ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA), uma molécula com 3 carbonos. De forma bastante simplificada, a fotossíntese C₃ envolve a adição de uma molécula de CO₂ – reação de carboxilação – em uma molécula aceptora constituída de 5 carbonos e dois átomos de fósforo, a **ribulose 1,5 bisfosfato (RUBP)**. A **Rubisco** (ou seja, a **ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase-oxigenase**) é a enzima responsável pela carboxilação no ciclo C₃, também conhecido como ciclo de Calvin-Benson (Figura 21). A RUBP sofre uma série de mudanças envolvendo gasto de NADPH e ATP – reações de redução – originando no final do processo a triose fosfato. Ao mesmo, através de reações de regeneração, novas moléculas de RUBP são formadas, garantindo a continuidade da fixação do carbono. Um resumo da fotossíntese C₃ pode ser observado na Figura 21.

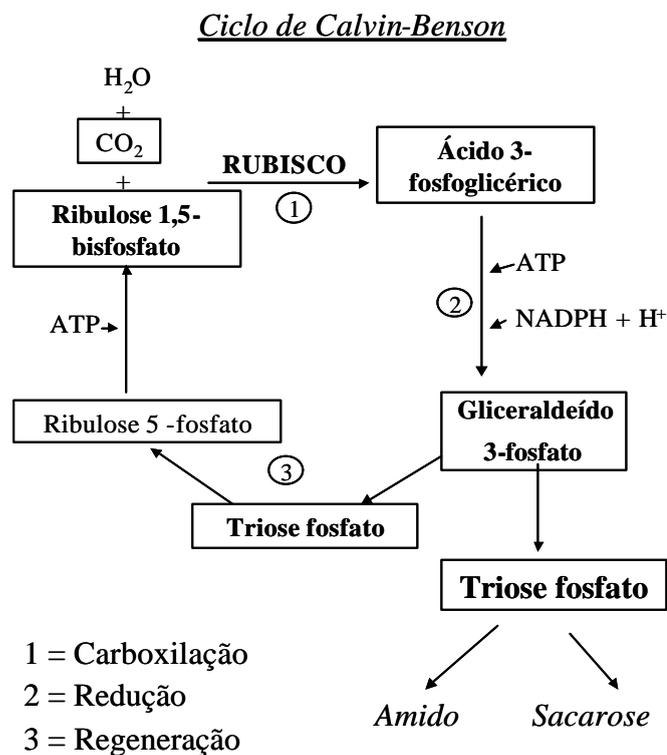


Figura 21. Esquema simplificado da fotossíntese C₃.

Na carboxilação da fotossíntese C₃, o CO₂ é introduzido na molécula de RUBP (5 carbonos) através da RUBP carboxilase (Rubisco), originando uma hexose (6 carbonos) instável que é rapidamente hidrolisada, formando 2 moléculas com 3 carbonos cada, o 3-PGA (Figura 22).

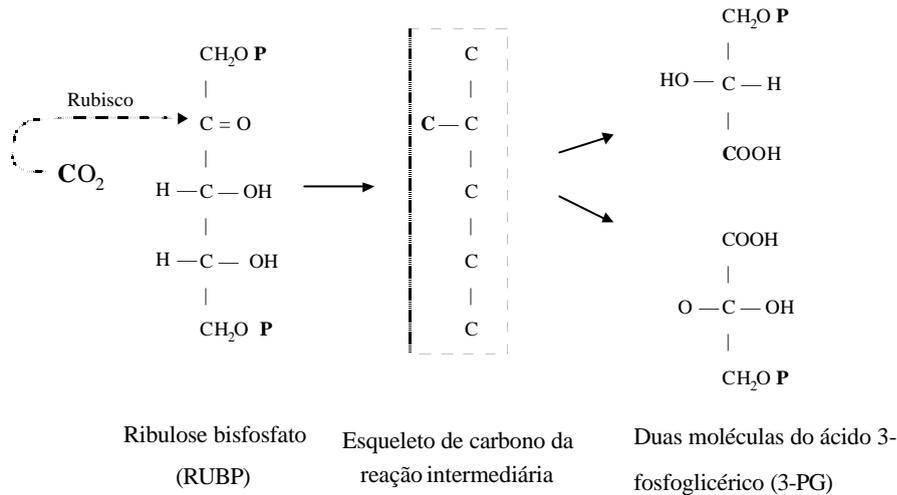


Figura 22. Reação de carboxilação do ciclo C_3 .

NA FOTOSÍNTESE C_4 O PRIMEIRO PRODUTO ESTÁVEL É UMA MOLÉCULA COM 4 CARBONOS

As plantas C_4 são assim chamadas por formarem como primeiro produto da fotossíntese o ácido oxalacético (4C), o qual é rapidamente reduzido à ácido málico e ácido aspártico, ambos com 4C, porém mais estáveis. Estruturalmente, outra diferença entre as plantas C_3 e C_4 é a presença nestas últimas de uma camada proeminente de células clorofiladas envolvendo os feixes condutores da folha (“anatomia Kranz” ou “síndrome de Kranz”).

Nestas plantas, além da presença da Rubisco, confinada às células da bainha Kranz, é encontrada nas células do mesófilo foliar a fosfoenolpirúvico carboxilase (PEPcase), uma enzima com uma afinidade muito maior pelo CO_2 do que a primeira. A compartimentação espacial das duas enzimas faz com que o CO_2 fixado pela PEPcase se transloque, via malato e aspartato, até a bainha dos feixes vasculares, onde ocorre a descarboxilação com a entrada do carbono no ciclo de Calvin-Benson (Figura 23).

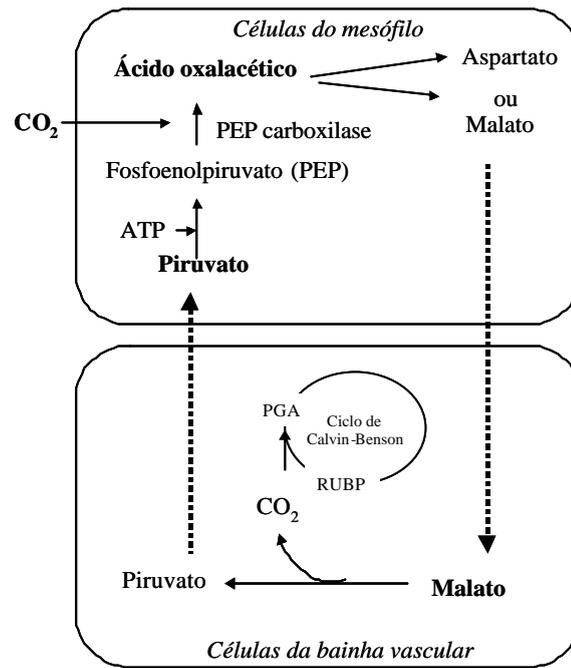


Figura 23. Via simplificada do modelo C_4 da fotossíntese.

PLANTAS DO TIPO CAM FECHAM OS ESTÔMATOS DURANTE O DIA

Plantas suculentas de deserto ou habitats sujeitos a secas periódicas apresentam fotossíntese diferenciada das plantas C_3 e C_4 . Elas apresentam o metabolismo ácido crassuláceo, por isso são conhecidas como plantas MAC ou CAM. São caracterizadas por fecharem os estômatos durante o dia, assimilando o CO_2 durante a noite (PEPcase; malato/4C). A descarboxilação do malato acumulado no vacúolo durante a noite permite que o CO_2 liberado durante o dia seja incorporado ao ciclo de Calvin-Benson (Rubisco), conforme Figura 24.

Embora bioquimicamente estes processo de fixação de CO_2 seja igual ao realizado pelas plantas C_4 , uma das diferenças mais acentuadas entre ambos é a ocorrência da compartimentação temporal nas plantas CAM.

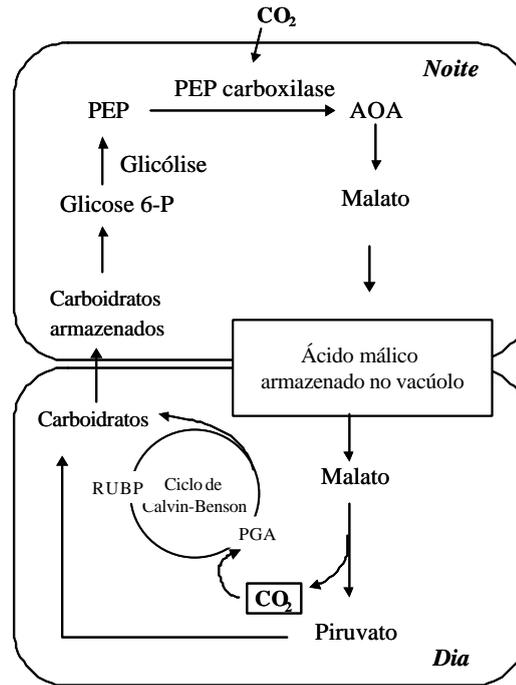


Figura 24. Via simplificada do modelo CAM da fotossíntese.

COMPARAÇÃO ENTRE PLANTAS C_3 , C_4 E CAM

Na Tabela 3 estão relacionados alguns aspectos fisiológicos e estruturais comparativos entre plantas C_3 , C_4 e CAM.

Tabela 3 Comparação entre plantas C₃, C₄ e CAM

	C₃ (soja)	C₄ (milho, cana)	CAM (abacaxi)
Anatomia	Células esponjosas e paliçádicas	Mesófilo e células da bainha do feixe vascular	Células com grande vacúolos
Taxa de crescimento (g.dm ⁻² .dia ⁻¹)	1	4	0,02
Estômatos	Abertos durante o dia e fechados à noite	Abertos durante o dia e fechados à noite	Fechados durante o dia e abertos à noite
Eficiência do uso da água (g CO ₂ .kg ⁻¹ H ₂ O)	1-3	2-5	10-40
Taxa fotossintética ótima (mg CO ₂ .dm ⁻² h ⁻¹)	30	60	3
Temperatura ótima	20-30°C	30-45°C	30-45°C
Ponto de compensação de CO ₂ *	50 ppm	5 ppm	2 ppm (no escuro)
Fotorrespiração	Alta	Baixa	Baixa
Enzima-chave da carboxilação	Rubisco (apenas)	PEPcase, Rubisco	PEPcase, Rubisco

* Concentração de CO₂ onde não há fotossíntese líquida.

A FOTORRESPIRAÇÃO É A PERDA DE CO₂ NA PRESENÇA DE LUZ

A fotorrespiração corresponde a perda de CO₂ que ocorre na presença de luz. É uma perda de CO₂ adicional à respiração mitocondrial. O esquema simplificado da fotorrespiração encontra-se na Figura 25.

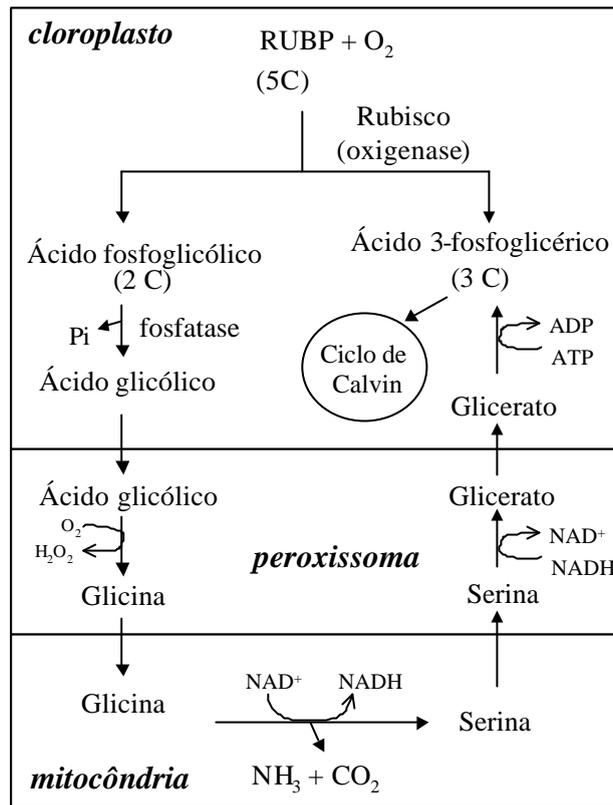


Figura 25. Esquema simplificado da fotorrespiração.

Alguns autores apontam que a fotorrespiração ocorre porque a Rubisco do Ciclo de Calvin-Benson atua também como oxigenase, além da função carboxilase (Rubisco = ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase-oxigenase). O CO_2 e o O_2 competem pelo sítio ativo, mas quando o O_2 se combina com RUBP, um ácido de 2 carbonos (fosfoglicolato ou ácido fosfoglicólico) é formado, e ele não é usado no Ciclo de Calvin-Benson. O fosfoglicolato é rapidamente convertido em glicolato, que é o substrato para a fotorrespiração.

A fotorrespiração envolve três organelas: peroxissoma, mitocôndria e cloroplasto. Um fornecimento de energia é requerido (ATP e ferredoxina reduzida). O O_2 é consumido e uma parte do glicolato é perdido como CO_2 e outra parte retorna ao ciclo de Calvin-Benson como 3-PGA.

A função carboxilase da Rubisco é favorecida por teores elevado de CO_2 e temperaturas e intensidades luminosas moderadas, resultando em 2 moléculas de 3-PGA. A função oxigenase é favorecida por temperaturas e intensidades luminosas elevadas, dando como resultado 1 moléculas de 3-PGA e 1 molécula de ácido fosfoglicólico. Assim, altas taxas de fotorrespiração ocorrem em altas temperaturas e irradiâncias devido: a) o substrato específico da Rubisco prefere o O_2 com o aumento da temperatura e b) a concentração de CO_2 na folha torna-se limitante e baixo sob altas irradiâncias porque a fotossíntese é acelerada.

Plantas C_4 minimizam a função oxigenase da Rubisco e a fotorrespiração, pois concentram o CO_2 no sítio do ciclo de Calvin-Benson. Plantas C_3 apresentam maior fotorrespiração que plantas C_4 , considerando que plantas C_3 apresentam menor afinidade com a Rubisco do que as plantas C_4 com a PEP-case. Assim, a carboxilação nas plantas C_3 é feita apenas pela Rubisco, enquanto que nas plantas C_4 , além da Rubisco, existe a PEP-case como enzimas responsáveis pela carboxilação.

Evidências experimentais recentes tem demonstrado que a fotorrespiração também poderia servir como um caminho de defesa do aparelho fotossintético, principalmente em plantas expostas às altas intensidades luminosas e baixas concentrações internas de CO_2 (p.ex. quando os estômatos se fecham em condições de estresse hídrico). Na etapa bioquímica da fotossíntese (ciclo de Calvin-Benson) são consumidos 2 NADPH e 3 ATP, ao passo que, na fotorrespiração, são consumidos 4 NADPH e 7 ATP, para cada molécula de CO_2 fixada ou liberada, respectivamente. Dessa forma, a fotorrespiração teria como função dissipar o excesso de ATP e $NADPH+H^+$ produzidos na etapa luminosa da fotossíntese, protegendo a planta da 'foto-inibição' e permitindo uma rápida recuperação após o período de estresse.

ANEXOS

Anexo 1

Luz e unidades de medida

A luz é a radiação eletromagnética com comprimento de onda entre 200 até 40.000nm. O comprimento de onda de luz visível (aquele percebido pelo olho humano e que chamamos de luz) está na faixa de 400 a 740nm, sendo que os de onda curta são descritos como ultravioletas e os de onda longa como infravermelhos.

Na zona do visível, os diferentes comprimentos de onda são percebidos pelo olho humano na forma de diferentes cores.

A luz absorvida pelas plantas e usada na fotossíntese está na faixa entre 400 e 700 nm, sendo chamada de **radiação fotossinteticamente ativa (RFA)**.

A dupla natureza da radiação eletromagnética (onda e partícula) significa que ela pode ser divididas em “pacotes” de energia. Estes pacotes são chamados de **quanta** (o singular é quantum) ou **fótons**. Assim, a radiação luminosa é transportada através de pacotes de energia, que é o quanta ou fótons.

A quantidade de energia associada com o fóton varia e depende do comprimento de onda. A energia de um fóton (quantum) é diretamente proporcional à frequência de onda (**ν**) e inversamente proporcional ao comprimento de onda (**λ**). Assim, a energia de um quantum é maior em comprimento de onda mais curto.

$$E = h\nu$$

$$E_{\text{fóton}} = hc/\lambda \text{ ou } h\nu/\lambda$$

h = constante de Planck, que associa a energia com o tempo ($6,62 \times 10^{-34} \text{ J s}^{-1} \text{ fóton}^{-1}$)

c ou ν = velocidade da luz ($3 \times 10^8 \text{ m s}^{-1}$)

λ = comprimento de onda

Unidade = KJ/mol de quanta

A **Intensidade luminosa**, ou seja a quantidade de luz que alcança um superfície por unidade de tempo, pode ser medida de três formas: através de unidades radiométricas, FFF e unidades fotométricas.

Unidades radiométricas: energia radiante que alcança uma unidade de área por unidade de tempo. O termo correto neste caso é irradiância.

$$\text{A unidade é } \text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ ou Watts m}^{-2} \qquad 1 \text{ W} = 1 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

Fluxo de fóton fotossintético (FFF): número de quanta (fótons) que alcança uma superfície em uma unidade de tempo. O número é expresso como moles de quanta (ou fótons) ou einstens (unidade já descartada).

$$\text{A unidade é moles de quanta } \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

Unidade fotométrica: está relacionado com o brilho (claridade) de luz percebido pelo olho humano. Difícil de converter em unidade radiométrica. Reflete a intensidade luminosa ou a iluminância.

A unidade é lux. Um lux pode ser definido em termos de fluxo luminoso (medido em lumens) por unidade de área. $1 \text{ lux} = 1 \text{ lumen m}^{-2}$.

Tabela 1. Medidas da luz solar em diferentes unidades

Condição	Unidade fotométrica Kilolux	Unidade radiométrica $\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	FFF (400-700 nm) $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Pleno sol (meio-dia, claro, sem nuvens)	100-130	750-1000 (radiação total) 400-500 (400-700 nm)	1840-2400
Nublado (ao meio dia)	14-16	55-65 (400-700nm)	250-300
Muito sombreado (floresta)	0,8	3 (400-700nm)	15

Kilo = 10^3

Anexo 2

Estruturas comuns entre células de plantas e animais

Tanto células de plantas quanto de animais contém um núcleo, mitocôndria, lisossomos, aparelho de Golgi, ribossomos e retículo endoplasmático. Entretanto, diferentemente da célula animal, a célula vegetal também contém plastídeos, particularmente cloroplasto, e a célula é rodeada por uma parede celular rígida.

Em plantas, a membrana celular é chamada de plasmalema e a célula menos a sua parede celular é denominada de protoplasto.

Plantas são autotróficas, ou seja, capturam a energia da luz e sintetizam materiais orgânicos a partir do CO_2 e H_2O . Em todas as plantas estas atividades estão concentradas no cloroplasto, os quais são mais abundantes nas folhas. Alguns dos produtos da fotossíntese são usados na síntese de polissacarídeos, os quais formam a parede celular (ex.: celulose).

Estrutura básica da folha

Apresenta-se em três camadas: epiderme, mesófilo e feixes vasculares.

Mesófilo: consiste de dois tipos de parênquima especializado, denominados de células paliçádicas e mesófilo esponjoso.

Parênquima: células pouco especializadas (de preenchimento).