

Anatomia Foliar e os Processos Energéticos da Planta

Prof^a. Aline Saavedra

Descrição

As características anatômicas foliares, sua relação com o ambiente em que a planta vive e os processos energéticos na planta.

Propósito

A compreensão das características anatômicas das folhas e sua relação com o ambiente em que a planta vive e com os processos energéticos é importante para que o profissional possa associar as melhores condições de desenvolvimento das plantas.

Objetivos

Módulo 1

Anatomia das folhas de plantas C3, C4 e CAM

Descrever a anatomia das folhas de plantas C3, C4 e CAM.

Módulo 2

Movimentos das folhas e o controle hormonal

Reconhecer os movimentos das folhas e controle hormonal sobre seu desenvolvimento.

Módulo 3

Fotossíntese e a translocação de seus produtos

Descrever a fotossíntese e a translocação de seus produtos.

Módulo 4

Respiração nas plantas

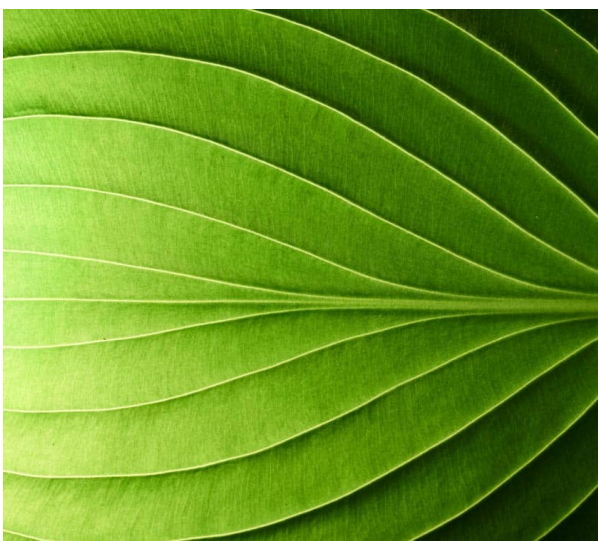
Reconhecer o processo de respiração nas plantas.

Introdução

As folhas são órgãos reconhecidamente plásticos, isto é, têm sua anatomia moldada pelas condições do ambiente, especialmente pela luminosidade e pela disponibilidade de água. Em função disso, é importante conhecermos como é a estrutura anatômica geral foliar e como identificar as alterações que ocorrem conforme o ambiente.

Como órgãos geradores de energia química pelas plantas, as folhas possuem processos fisiológicos na fotossíntese que também estão relacionados às condições do ambiente, resultando em uma relação entre a anatomia e a fisiologia.

O estudo da forma e da função nas plantas deve ser um só para conseguirmos compreender claramente ambas, sua interação e seu papel no desenvolvimento vegetal.



1 - Anatomia das folhas de plantas C3, C4 e CAM

Ao final deste módulo você será capaz de descrever a anatomia das folhas de plantas C3, C4 e CAM.

O que são plantas C3, C4 e CAM?

Essa distinção entre as plantas, e consequentemente entre as folhas, está relacionada com o processo da fotossíntese, refletida também na anatomia foliar. Esses processos metabólicos fotossintéticos de plantas C3, C4 e CAM serão vistos mais adiante, mas veremos agora, resumidamente, as características dessas plantas:



Plantas com metabolismo C3

Vivem em condições de boa disponibilidade hídrica, seus estômatos ficam abertos durante o dia para captação de CO₂. **Exemplo: Abóbora.**



Plantas C4

São plantas de ambientes quentes e secos. As folhas das plantas C4 ficam pouco tempo com os estômatos abertos durante o dia em relação às plantas C3. **Exemplos: milho, cana-de-açúcar, capim-limão.**

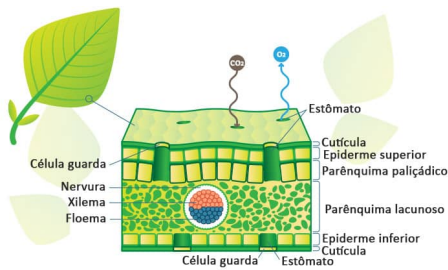


Plantas CAM

Vivem em ambientes áridos, com disponibilidade sazonal de água; mantêm os estômatos fechados durante o dia e abertos durante a noite para captação de CO₂. **Exemplos: abacaxi, agave, cactos e orquídeas.**

Características da anatomia foliar

A folha é um órgão que tem o crescimento limitado, logo, com crescimento primário. De forma geral, é revestida por uma **epiderme**, com o corpo preenchido pelo **mesofilo**, onde encontramos o tecido fundamental fotossintetizante. Mergulhados no mesofilo, estão os **tecidos vasculares**, organizados em **feixes vasculares**.



Esquema representativo de anatomia foliar em corte transversal.

Falaremos agora de cada um desses tecidos e das classificações possíveis.

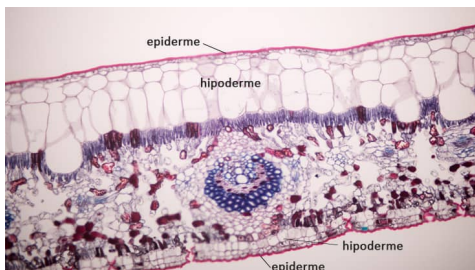
Epiderme

A epiderme foliar é um tecido de revestimento que participa de importantes funções na planta: transpiração, trocas gasosas, proteção mecânica e contra dessecação.

Sua estrutura e a forma das células podem variar muito, de acordo com as necessidades de cada espécie. Geralmente ela é constituída por uma camada de células justapostas e transparentes que permitem a passagem da luz até o mesófilo.

Atenção

É comum, em plantas de ambiente árido, a presença de uma **hipoderme**, originada do meristema fundamental, para melhor proteção contra a perda de água. Quando isso ocorre, dizemos que a epiderme é **múltipla**.



Epiderme múltipla em ambas as faces da folha.

Na epiderme foliar, também encontramos **estômatos** e **tricomas**. Em função da presença desses apêndices, a folha possui uma classificação. Vamos conhecer a seguir.

Classificação quanto à presença de tricomas

Os tricomas podem estar distribuídos de diferentes maneiras na superfície foliar, por isso a classificação leva em consideração a quantidade de tricomas:

Folhas pubérulas

Cobertas por número reduzido de tricomas, sem perda natural.

Folhas pubescentes

Cobertas por número reduzido de tricomas, por perda natural (observação pelas cicatrizes).

Folhas pilosas ou velutíneas

Cobertas com abundância de tricomas.

Folhas glabras

Folhas sem tricomas.

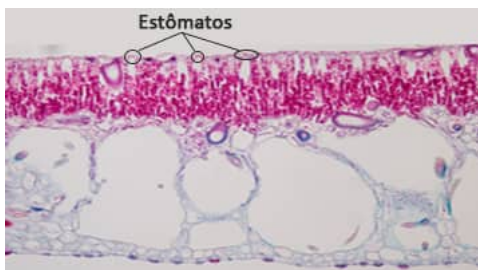
Vejamos a seguir um exemplo de folha pilosa:



Cannabis indica.

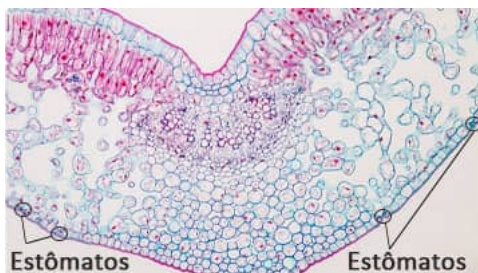
Classificação quanto à presença e posição dos estômatos

O limbo foliar tem duas faces: a **superior**, também chamada de **ventral** ou **adaxial**, e a **inferior**, denominada também **dorsal** ou **abaxial**. Dito isso, podemos classificá-las da seguinte forma:



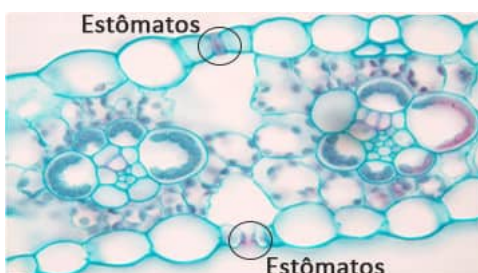
Folhas epiestomáticas

Possuem estômatos apenas na face adaxial, característico de plantas hidrófitas, nas folhas flutuantes.



Folhas hipoestomáticas

Os estômatos estão presentes apenas na face abaxial, característico de plantas xerófitas.



Folhas anfiestomáticas

Os estômatos se distribuem em ambas as faces, típico de plantas mesófitas.

Curiosidade

As folhas flutuantes da *Victoria amazonica* são desprovidas de estômatos, mas as sépalas das flores possuem estômatos na face abaxial. Para a ausência de estômatos, não há uma classificação.

A epiderme foliar ainda pode apresentar:

Cutícula

Protege contra perda de água e sua espessura varia de acordo com o ambiente.

Cera

Protege contra perda de água; pode estar associada à cutícula, com espessura variável, de acordo com o ambiente.

Células buliformes

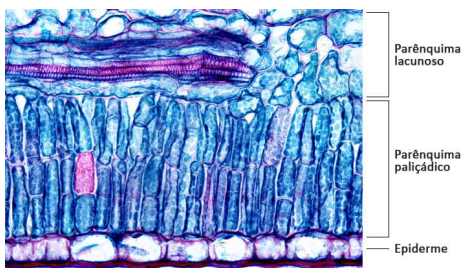
Encontradas na epiderme das folhas de gramíneas, com tamanho maior e formato diferente das células epidérmicas ordinárias, com formato de bolha. Atuam em condições de estresse hídrico, promovendo o enrolamento ou a dobradura das folhas.

Mesofilo

Chamamos de mesofilo todo o tecido fundamental que está no interior da folha, normalmente formado por parênquima, colênquima e esclerênquima. É nele que se encontram as células responsáveis pela fotossíntese, uma vez que o tecido parenquimático tem cloroplastos em abundância.

Vamos conhecer as funções desses tecidos:

- **Parênquima clorofiliano** – é o tecido fotossintetizante, que ocupa quase completamente o mesofilo. É bastante variável, de acordo com as espécies. Pode ser uniforme, com todas as células iguais, ou, mais comumente, pode ser formado por dois tipos de parênquima:



Corte transversal de folha de *Jasminum* sp.

Parênquima paliçádico

Formado por células alongadas, com pouco ou nenhum espaço intercelular, abundante em cloroplastos, principal responsável pela fotossíntese.

Parênquima lacunoso ou esponjoso

Constituído por células de formato irregular, com espaços intercelulares variáveis conforme o ambiente, com menos cloroplastos do que o paliçádico, principal responsável pelas trocas gasosas.

O parênquima clorofiliano pode, ainda, ser formado por **células plicadas**, como nas folhas **aciculares** de *Pinus* sp. São células com dobras nas paredes celulares, que ficam arranjadas com poucos espaços intercelulares.

aciculares

Em forma de agulha.



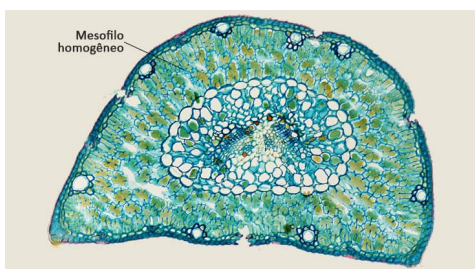
Parênquima clorofiliano plicado em mesofilo homogêneo de folha de *Pinus* sp.

- **Colênquima** – dá sustentação com flexibilidade à região da nervura mediana e ao pecíolo de muitas espécies.
- **Esclerênquima** – pode estar presente como uma bainha em volta dos feixes vasculares, dando sustentação a folhas de plantas xerófitas quando murcham. Também pode estar presente como células isoladas no mesofilo, particularmente em folhas flutuantes de plantas hidrófitas.

Classificação das folhas quanto às características do mesofilo

O mesofilo é classificado de acordo com o tipo de tecido fotossintetizante:

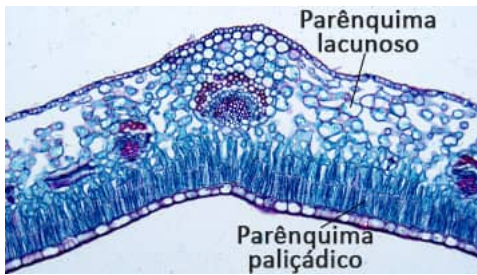
- **Mesofilo homogêneo ou indiferenciado** – é composto por um só tipo celular, que pode ser somente paliçádico, lacunoso ou de células plicadas, por exemplo.



Mesofilo homogêneo de folha de *Pinus* sp.

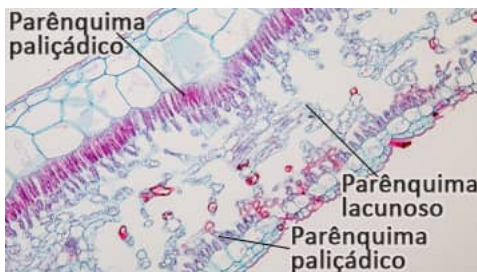
- **Mesofilo heterogêneo** – parcialmente formado de parênquima paliçádico e parcialmente lacunoso. As proporções de cada um podem variar conforme o ambiente.

Quando o mesofilo é heterogêneo, o parênquima paliçádico é o principal responsável pela fotossíntese. A localização do parênquima paliçádico e do lacunoso permite uma subclassificação do mesofilo:



Mesofilo dorsiventral, bifacial ou assimétrico

As camadas de parênquima paliçádico estão voltadas para a face superior e as de lacunoso para a face inferior (comum em plantas mesófitas e hidrófitas).



Mesofilo isobilateral, isolateral ou simétrico

Quando há camadas de parênquima paliçádico abaixo das epidermes superior e inferior e as camadas de parênquima lacunoso no centro (comum em plantas xerófitas).

Curiosidade

A composição de um mesofilo pode variar de acordo com o ambiente de origem da planta. Por exemplo, em plantas hidrófitas, o mesofilo é composto por parênquima lacunoso muito desenvolvido, frequentemente em maior proporção que o parênquima paliçádico, que pode inclusive estar ausente. Nas plantas mesófitas, o parênquima paliçádico localiza-se na porção superior das folhas, enquanto o parênquima lacunoso é localizado na porção inferior. E, por fim, normalmente para plantas xerófitas, o parênquima paliçádico tanto ocorre na porção superior quanto na porção inferior das folhas, mas em menor proporção do que o lacunoso.

Sistema vascular

O sistema vascular está mergulhado no mesofilo em feixes vasculares. Nos exemplos a seguir vamos entender a diferença dos feixes nas folhas de Eudicotiledôneas e Monocotiledôneas.



Eudicotiledôneas

As folhas de Eudicotiledôneas possuem um feixe principal de maior tamanho (geralmente central), correspondente à nervura principal, e várias nervuras progressivamente menores.



Monocotiledôneas

As folhas de Monocotiledôneas possuem um sistema de nervação paralelo, com feixes aproximadamente do mesmo tamanho.

Tipos de feixes vasculares que ocorrem nas folhas

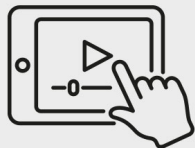
Nas folhas, a disposição mais comum do feixe vascular é com o xilema voltado para a face adaxial e o floema para a face abaxial, configurando um **feixe colateral**. Entretanto, também podem ocorrer **feixes bicolaterais** ou **concêntricos**.



Anatomia foliar de plantas xerófitas, mesófitas e hidrófitas

A especialista Aline Medeiros Saavedra de Paula apresenta, a seguir, as principais características observadas na epiderme, no mesófilo e nos feixes vasculares em função das características do ambiente. Vamos lá!

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Relação entre anatomia foliar e o metabolismo fotossintético

É importante lembrar um conceito fundamental para entendermos um pouco mais sobre as diferentes estruturas foliares de acordo com as variações climáticas ambientais. Já mencionamos esses nomes ao longo do módulo, mas devemos ter mais atenção a eles agora.

Plantas xerófitas

São aquelas adaptadas a ambientes secos, com pouca disponibilidade de água ou mesmo a altas taxas de salinidade, que tornam a disponibilidade de água também um problema.

Plantas mesófitas

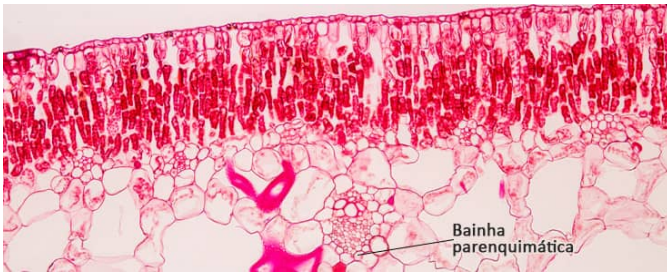
A maioria das que conhecemos, são plantas adaptadas a ambientes com boa disponibilidade de água, que não estão sujeitas à seca, normalmente.

Plantas hidrófitas

São plantas que necessitam de altíssima disponibilidade de água. E muitas vezes crescem parcial ou totalmente em ambientes inundados ou aquáticos.

As Monocotiledôneas e Eudicotiledôneas podem apresentar três tipos de metabolismo fotossintético, denominados C3, C4 e CAM ou MAC (este último significa **M**etabolismo **Á**cido das **C**rassuláceas, entretanto, usaremos a sigla CAM, universalmente conhecida).

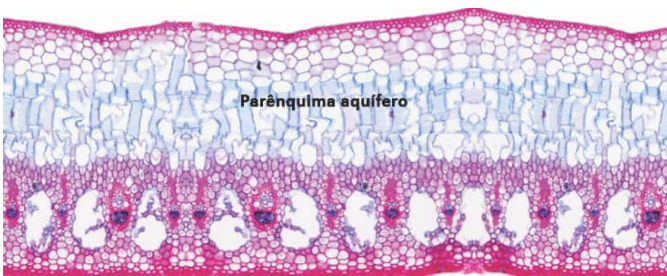
Esses metabolismos estão relacionados com características anatômicas que nos permitem identificá-los.



Folha de planta com metabolismo C3, com bainha parenquimática.

Folhas de planta C3

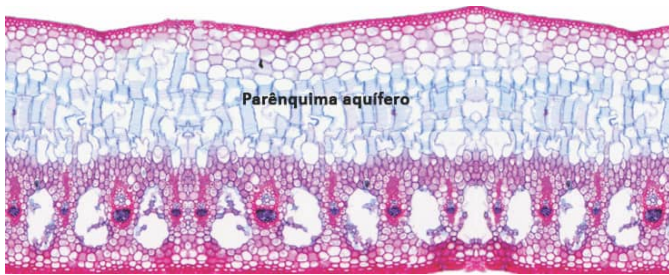
O mesófilo geralmente é dorsiventral ou isobilateral e os feixes vasculares são envoltos por bainha parenquimática de células não clorofiladas justapostas, separando os tecidos vasculares do ar contido nos espaços intercelulares. Geralmente, as células da bainha são menores do que as do mesófilo.



Folha de planta com metabolismo C4, com bainha Kranz.

Folhas de plantas C4

O mesófilo de plantas com este metabolismo geralmente é homogêneo, e sua principal característica diagnóstica é uma bainha parenquimática dos feixes vasculares com células clorofiladas, denominada estrutura Kranz ou bainha Kranz, que participa da fotossíntese. Nas gramíneas, observa-se externamente à estrutura Kranz uma camada de células clorofiladas do mesófilo dispostas radialmente ao feixe. Os feixes vasculares paralelos estão a curta distância um do outro.



Folha de planta CAM com parênquima aquífero.

Folhas de plantas CAM

O mesofilo das plantas com metabolismo fotossintético CAM geralmente é formado total ou parcialmente por parênquima aquífero. Em torno dos feixes vasculares observa-se a presença de uma bainha parenquimática de células justapostas não clorofiladas.

Adaptações da anatomia foliar associadas ao ambiente



O sol, além de disponibilizar a energia luminosa, indispensável para a garantia da fotossíntese, também traz consequências como as altas temperaturas. Além disso, a disponibilidade de água é outro fator que afeta o metabolismo e a anatomia das folhas. Por isso, podemos classificar as folhas, de forma geral, quanto à intensidade luminosa e quanto à disponibilidade hídrica.

Folhas de sol e de sombra

As folhas de sol são aquelas que se desenvolvem a pleno sol, e as de sombra aquelas que se desenvolvem sob baixa luminosidade.

Tais diferenças são estudadas na mesma espécie, usando-se plantas cultivadas sob essas diferentes condições, ou com folhas de uma mesma copa de árvore, com diferenças na exposição à luminosidade.

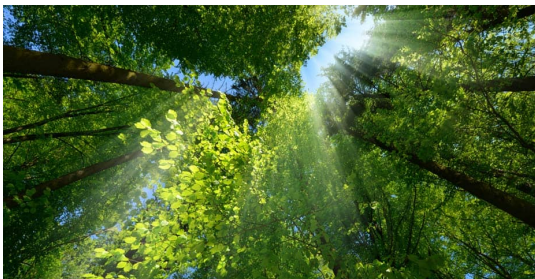


Foto: Shutterstock.com



Foto: Shutterstock.com

Folhas de sol. Folhas de sombra.

Esses estudos têm o objetivo de contribuir para o conhecimento sobre as respostas fisiológicas e ecofisiológicas relacionadas à luz.

Para os estudos de plantas de sol e de sombra, deve-se considerar a mesma disponibilidade hídrica e a mesma espécie.

A seguir vamos entender as diferenças entre plantas de sol e de sombra.

Características da folha	Folhas de sol	Folhas de sombra
Área do limbo	menor	maior
Espessura	maior	menor
Parênquima paliçádico	Mais camadas	Menos camadas
Parênquima lacunoso	Mais camadas	Menos camadas
Células epidérmicas	Parede mais espessa	Parede mais delgada
Presença de cutícula	Mais espessa na face superior	Mais delgada em ambas as faces

Tabela: Diferenças entre plantas de sol e de sombra.
Elaborado por: Regina Moura.

Anatomia foliar de acordo com a disponibilidade hídrica do ambiente

A disponibilidade de água no ambiente é um potente fator para determinar variações significativas na anatomia foliar das Angiospermas. Com base na necessidade de água por cada planta, observam-se adaptações anatômicas, especialmente foliares.

Características	Xerófitas	Mesófitas	Hidrófitas
Epiderme	Paredes celulares externas espessas; cutícula espessa; comum a presença de cera. Estômatos em ambas as faces, geralmente em criptas e protegidos por tricomas. Comum epiderme pluriestratificada e presença de hipoderme (neste caso as folhas são hipoestomáticas).	Paredes celulares sem espessamento; cutícula delgada presente; hipoestomáticas; presença de tricomas variável; geralmente epiderme uniestratificada.	Paredes celulares finas, com fina camada de cutícula; presença de hidropódios com função de absorção e secreção de sais; estômatos ausentes nas folhas submersas e presentes na face superior das flutuantes; epiderme uniestratificada.
Mesofilo	Dorsiventral, com maior quantidade de paliçádico e poucos espaços intercelulares no lacunoso; isobilateral	Dorsiventral com proporções semelhantes de paliçádico e lacunoso.	Reduzido, dorsiventral com menor proporção de paliçádico e grandes espaços intercelulares no lacunoso;

Características	Xerófitas	Mesófitas	Hidrófitas
	também é comum; quando homogêneo, apenas paliçádico ou plicado; comum a presença de parênquima aquífero.		pode ser homogêneo, podendo ocorrer parênquima braciforme; presença de astroesclereídeos é comum.
Sistema vascular	Bem desenvolvido, com feixes vasculares podendo apresentar bainha esclerenquimática estendida até a epiderme.	Feixes vasculares com bainha parenquimática.	Pouco desenvolvido, com xilema reduzido.

Tabela: Diferenças anatômicas entre folhas xerófitas, mesófitas e hidrófitas.
Elaborada por: Regina Moura.

Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

As células que compõem os tecidos vegetais têm diferentes características e composições. Assinale o tipo de célula que tem a impregnação por cutina em sua composição:

- A Mesófilo
- B Epiderme
- C Parênquima
- D Esclerênquima
- E Colênquima

Parabéns! A alternativa B está correta.

A substância lipídica, que é a cutina, confere impermeabilidade para o tecido de revestimento das folhas, a epiderme, e com isso protege a planta de desidratação.

Questão 2

De acordo com os conhecimentos obtidos a respeito da estrutura foliar de plantas que fazem metabolismo C4, podemos afirmar que

- A essas plantas têm como característica anatômica foliar a presença de bainha parenquimática não clorofilada, com células menores do que as do mesófilo.
- B essas plantas têm como característica anatômica foliar a presença de bainha parenquimática não clorofilada, com células maiores do que as do mesófilo.
- C essas plantas têm como característica anatômica foliar a presença de bainha parenquimática clorofilada, denominada bainha Kranz.
- D essas plantas têm como característica anatômica foliar a presença de bainha esclerenquimática não clorofilada, com células maiores do que as do mesófilo.

- E essas plantas têm como característica anatômica foliar a presença de bainha esclerenquimática clorofilada, com células maiores do que as do mesófilo.

Parabéns! A alternativa C está correta.

As plantas que desempenham metabolismo C4 possuem como principal característica anatômica a presença da bainha Kranz, que é uma bainha parenquimática clorofilada, que participa da fotossíntese.



2 - Movimentos das folhas e o controle hormonal

Ao final deste módulo você será capaz de reconhecer os movimentos das folhas e controle hormonal sobre seu desenvolvimento.

Movimento das folhas

Quando falamos em movimento, acredito que poucas pessoas pensem em planta, não é mesmo?

Entretanto, o movimento das plantas fascina diversos pesquisadores pelo mundo. E recentemente estão sendo estudados alguns mecanismos importantes de ação do mundo vegetal que ainda não eram bem entendidos.

As plantas fazem diversos tipos de movimentos para interagir de forma ativa no ambiente em que vivem. Esses movimentos são classificados em:

Movimentos direcionais

É chamado de tropismo.

Movimentos não direcionais

É chamado de nastismo.

Veremos a seguir os tipos de movimentos em mais detalhes.

Movimentos násticos das folhas

As plantas carnívoras fecham as suas folhas modificadas ao ter um estímulo mecânico nos seus tricomas. Elas utilizam os seus receptores de estímulo para fazer um movimento de repetição, de abrir e fechar suas folhas. E caso o pequeno animal esteja de fato preso, ela secreta enzimas digestivas, também por tricomas, que começam a digerir o alimento.



Plantas carnívoras

Perceba que o movimento não teve direcionamento específico. A folha não muda de lugar para ir atrás do alimento, ela apenas se fecha, e por isso é considerado um movimento nástico. Movimento sem direção ao toque. Da mesma forma, as dormideiras, plantas herbáceas que fecham as folhas ao toque, também não seguem em direção ao toque.



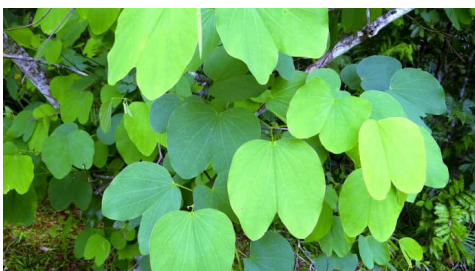
Existem algumas classificações diferentes dentro dos movimentos násticos, o citado nos exemplos da planta carnívora e da dormideira é o **tigmonastismo**, tanto as plantas carnívoras quanto as dormideiras (*Mimosa pudica*) são exemplos de **tigmonastismos**.

Falaremos agora de um movimento que para muitos poderá parecer confuso, o **nictinastismo**. Esse movimento acontece com estímulos luminosos, principalmente do sol. As folhas são estimuladas pela energia luminosa a ficarem abertas ou fechadas.

Mas se o estímulo é a luz, ele tem direção, certo?

Na verdade, não, pois o movimento que acontece no nictinastismo ocorre sem direção, ou seja, as folhas não se voltam para a luz. O que acontece é um movimento sem direcionamento na base da folha de abertura ou fechamento.

Normalmente esse é um estímulo temporal, ou seja, está mais relacionado com o período em que a planta irá abrir suas folhas. Como exemplo, nós temos as folhas da pata de vaca (*Bauhinia forficata*), que se fecham quando anoitece e se abrem quando amanhece, mas não se movem em direção à luz.



Bauhinia forficata.

Já no **quimionastismo**, o movimento ocorre a partir de um sinal químico. Como exemplo, teremos de novo as plantas carnívoras, pois algumas espécies fecham as suas folhas ao notar a presença de substâncias químicas específicas provenientes do corpo de alguns insetos e não só o toque

do animal.

O **hidronastismo** é o enrolamento ou movimento das folhas envolvendo as células buliformes, em resposta ao estresse hídrico.

Atenção

Nas folhas, a abertura e fechamento dos estômatos também são considerados movimentos násticos.

Mas como todos esses movimentos são mediados?

A resposta está na rede de sinalização desempenhada pelos hormônios vegetais. As plantas contam com uma grande variedade de respostas metabólicas, fisiológicas e de desenvolvimento para adaptar seu crescimento e suas ações às variações ambientais. Para reagir a tais variações, as plantas desenvolveram mecanismos complexos de sensoriamento e sinalização que lhes permitem monitorar o ambiente e responder a ele quando necessário.

Os hormônios vegetais foram identificados e ligados a várias propriedades-chave dos mecanismos de movimentação vegetal, como o caso da captura e digestão de presas pelas plantas carnívoras. Os sinais hormonais, da classe dos jasmonatos, regulam os mecanismos de defesa e as respostas a estresses abióticos e bióticos. O ácido jasmônico está diretamente envolvido na secreção de enzimas digestivas.

Curiosidade

Estudos demonstraram que a aplicação de uma solução desse jasmonato em apenas uma folha do gênero *Dionaea* desencadeou a secreção de enzimas digestivas ao longo de uma armadilha (nome dado as folhas modificadas que têm mecanismo de fechamento) de Vênus (nome popular do gênero) sem qualquer estimulação mecânica nas folhas, indicando que essa classe hormonal tem natureza sistêmica.

Tropismo em folhas

Nas folhas, o movimento deste tipo conhecido é o **fototropismo**, que é o movimento das folhas em busca da luz. Ele é observado nas copas de árvores, quando a região sombreada das folhas se move em busca da luz, formando um padrão conhecido como mosaico das folhas.

Outro fenômeno relacionado ao fototropismo foliar é o **rastreamento solar**, quando as folhas se mantêm perpendiculares aos raios do sol durante todo o dia.

Hormônios produzidos nas folhas

Os hormônios vegetais são substâncias orgânicas produzidas no organismo das plantas que, em pequenas quantidades, podem modificar, regular, promover ou inibir processos fisiológicos, como crescimento, desenvolvimento de estruturas, movimentação e diferenciações. Eles agem na maior parte das vezes como sinalizadores dentro do organismo vegetal.

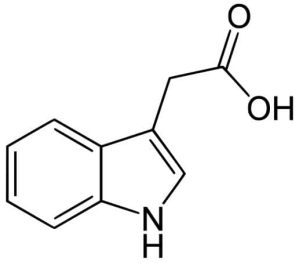
Existem cinco principais classes de hormônios vegetais: auxinas, citocininas, etileno, giberelina e ácido abscísico.

Na membrana plasmática das células vegetais, estão situadas as proteínas receptoras, que ao reconhecer o hormônio secretado pela planta, desencadeia uma resposta secundária de produção de mensageiros no citosol, que possibilitam a ativação dos processos celulares.

As folhas são uns dos principais sítios de produção de hormônios vegetais, entretanto, com o passar do tempo, esse órgão irá modificar aos poucos a sua produção hormonal, acompanhada de modificações de função e maturação do organismo.

Folhas jovens

A principal produção hormonal em folhas jovens são os hormônios da classe das auxinas e das giberelinas. Podemos citar o **ácido 3-indolacético (AIA)** como uma das auxinas encontradas em folhas jovens, tendo esses órgãos como sítio primário de produção, e são sintetizados a partir do triptofano.



Ácido 3-indolacético (AIA).

Esse hormônio é responsável por desencadear respostas de desenvolvimento de primórdios foliares, alongamento e divisão celular, que são respostas muito interessantes para tecidos jovens em processo de crescimento e aumento de tamanho.



Primórdios foliares rebrotando de uma árvore.

Além disso, essa auxina está envolvida em diferenciação de células do tecido vascular, como o xilema e o floema. Como antagonista fisiológico, o AIA inibe a senescência (envelhecimento) e abscisão foliar (queda foliar), que não são mecanismos interessantes em tecidos muito novos.

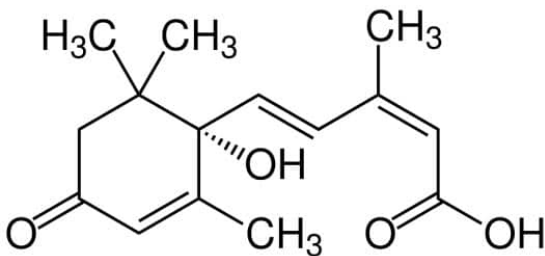
Sabe-se que as **giberelinas** são hormônios muito importantes, principalmente para as sementes. Em plantas jovens e adultas, a sua principal função é o crescimento de caules, frutos e indução de flores masculinas em plantas do tipo dioicas.

Curiosidade

Alguns estudos apontam as folhas jovens como local de produção de giberelinas, mas isso ainda não está bem esclarecido. O que já se sabe é que esse hormônio está envolvido com o transporte de solutos e, assim como as auxinas, participa dos processos de mediação do desenvolvimento de primórdios foliares.

Folhas adultas

Para as folhas maduras, a produção hormonal é principalmente focada nas classes de **ácido abscísico**, etileno e, por fim, um hormônio não muito conhecido chamado jasmonato.



Ácido abscísico.

O ácido abscísico (ABA) é um hormônio de composição única, produzido em folhas maduras. Nas folhas, ele tem como principal papel o fechamento dos estômatos e a abscisão e senescência foliar. A produção desse hormônio está relacionada também com os períodos de estresse pelos quais a planta passa, aumentando proporcionalmente nesses períodos.

O etileno é um hormônio gasoso que está intimamente relacionado com a abscisão foliar; ele é o hormônio que indica a hora correta para realizar a separação da folha do corpo da planta.

Por fim, os jasmonatos, que são hormônios menos conhecidos e que participam da expressão de diversos genes importantes na planta, principalmente de defesa do vegetal e de indução de substâncias bioativas do metabolismo secundário.

Saiba mais

Outro hormônio que não é produzido nas folhas, mas age nesse órgão é a **citocinina**. Promove a expansão foliar, abertura dos estômatos, além de agir no retardo da senescência.

A propósito, você sabe do que se trata a senescência foliar? Vamos conhecer a seguir.

Senescência

As folhas são os principais órgãos de fixação de CO₂ nas plantas, certo?

O potencial fotossintético de uma folha aumenta proporcionalmente com sua maturidade, e ao atingir o seu potencial máximo, o processo de senescência é desencadeado, indicando que a folha está se tornando senil.



Frequentemente as folhas começam a perder sua cor característica durante o seu amadurecimento.

A senescência da folha constitui o estágio final do seu desenvolvimento, o estágio em que se pode definir uma folha como madura. Sendo ele fundamental para a planta, uma vez que, durante esse processo, ocorre a realocação de nutrientes das folhas para a produção de sementes, que só é alcançada mediante esse processo.

A senescência da folha envolve uma ação coordenada nos níveis celular, do tecido, do órgão e do organismo, sob o controle de um programa genético altamente regulado.

Abscisão foliar

A abscisão foliar, por sua vez, é o processo que ocorre na planta para que suas folhas caiam sem que haja exposição tecidual, uma vez que o tecido do pecíolo é conectado ao do caule, e caso ele fosse descartado abruptamente, teríamos a exposição da planta ao ataque de possíveis patógenos e parasitas.



Por essa razão, para a folha cair, existem diversos processos, por exemplo a formação de um tecido cicatricial no local de abscisão. Após essa cicatriz ser formada, ocorre o aparecimento de uma zona de abscisão que possibilita a separação dos tecidos da base do pecíolo e do caule.

Curiosidade

Em plantas lenhosas, dois tipos de tecidos são formados para que haja a separação da base do pecíolo do caule da planta. São eles a camada de abscisão e a camada de proteção. Como essas plantas possuem crescimento secundário, uma camada de súber é formada entre essas duas zonas, com função de deixar a região ainda mais protegida do ataque de patógenos.

Você pode estar se perguntando agora: **“Mas se há a produção de outro tecido celular na base do pecíolo, como ele se destaca do restante da planta?”**

A camada de separação é constituída por parede celular relativamente fraca e bem simples. Isso facilita que a planta envie enzimas para que esse tecido seja destruído e, então, a folha acabe caindo.

Atenção

É importante frisar que alguns nutrientes, íons, aminoácidos e até mesmo sacarose acabam retornando para a planta logo antes das enzimas digerirem o tecido de separação e, com isso, não são perdidas moléculas importantes para o vegetal, reaproveitadas para outros processos dentro do organismo.

Mas quem “avisa” que está na hora do processo enzimático e que a resposta de abscisão da folha deve acontecer?

Bem, alguns estudos apontam que a auxina AIA e o hormônio gasoso etileno tenham papel indispensável no alerta à planta para que o processo aconteça. Apesar do AIA retardar o processo de abscisão nas folhas, ele será também o promotor nos estágios finais da abscisão.

Como?

Pode parecer esquisito, mas a aceleração da abscisão no final do processo parece estar associada à indução na biossíntese do etileno, induzido exatamente pelas baixíssimas concentrações de AIA nas folhas maduras. Lembrando que o etileno é o agente ativo que promove a queda de folhas.



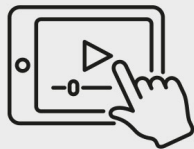
Microscopia demonstrando a zona de abscisão entre caule e base do pecíolo.



Árvores caducifólias

Acompanhe agora os exemplos de espécies e como a regulação hormonal está ligada a esse processo. Vamos lá!

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Regulação estomática

A abertura e o fechamento dos estômatos podem ser regulados também por meio de hormônios. Ao sofrer o estresse hídrico, a tendência seria que os estômatos continuassem fechados, evitando a perda de água por transpiração.

Atenção

Entretanto, é de extrema importância que a planta, mesmo durante esse tipo de estresse, deixe seus estômatos abertos de forma temporária e controlada, para que possam “capturar” CO_2 e dispensar o O_2 proveniente da fotossíntese, evitando assim que a planta interrompa a fotossíntese e que faça a fotorrespiração em seu lugar.

Essa abertura estomática durante os períodos de estresse ocorre de forma extremamente restrita e controlada, para que não ocorra nenhum prejuízo permanente para o organismo.

A classe de hormônio vegetal diretamente relacionada a abertura e fechamento dos estômatos é o **ácido abiscísico (ABA)**. Esse hormônio é sintetizado em diversos locais da planta. Entretanto podemos destacar a sua produção pelas células companheiras do floema e pelas células guardas dos estômatos, dois tipos celulares muito presentes em folhas.

Ao ser produzido, o ABA se liga a receptores de membrana e ocasiona a abertura de canais de trocas iônicas entre o meio extracelular e intracelular. Entenda como funciona esse processo:

A saída de K^+ por exemplo, cria um gradiente osmótico que resulta na saída de água dos vacúolos das células guarda, esse processo ocasiona o fechamento do ostíolo (poro da estrutura estomática) e a interrupção do espaço em que pode ocorrer a troca gasosa.

Ao se separar do receptor, o gradiente osmótico se inverte, gerando a entrada de íons K^+ para o interior da célula e a turgência das células guardas, que culmina na abertura da estrutura.

Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

A abscisão foliar é um processo complexo que ocorre naturalmente nas folhas, as quais são órgãos de duração limitada. A abscisão foliar tem a participação de dois hormônios que levam à preparação dos tecidos de cicatrização e à queda da folha. São eles:

- A Auxina e Citocinina.
- B Giberelina e Ácido abscísico.
- C Ácido abscísico e etileno.
- D Auxina e Giberelina.
- E Etileno e Giberelina.

Parabéns! A alternativa C está correta.

A ação do etileno e do ácido abscísico na senescência foliar promove a degradação da clorofila, perda de RNA e proteínas, migração de nutrientes, seguida de abscisão. A abscisão ocorre ao final da senescência ou pode ser um evento independente da senescência, causado pelo estresse hídrico, injúria, baixa luminosidade, exposição ao etileno e outros tipos de estresse.

Questão 2

Muitas leguminosas possuem folhas que permanecem fechadas durante a noite e se abrem durante o dia. Este é um tipo de movimento classificado como

- A fototropismo.
- B nictinastismo.
- C

hidrotropismo.

D quimionastismo.

E tigmonastismo.

Parabéns! A alternativa B está correta.

O nastismo é o movimento que ocorre em plantas como resposta a estímulos diversos, sem ser em direção ao estímulo ou contra ele. O vetor de sua direção não depende da direção do estímulo, ou seja, é um estímulo repetitivo, que acontece sempre da mesma forma. Um dos movimentos násticos mais conhecidos são os movimentos de fechamento foliar (nictinastismo), que estão relacionados aos ritmos de luz.



3 - Fotossíntese e a translocação de seus produtos

Ao final deste módulo você será capaz de descrever a fotossíntese e a translocação de seus produtos.

Fotossíntese

As plantas são seres autótrofos, isso quer dizer que elas sintetizam o seu próprio alimento ou, pelo menos, as moléculas orgânicas de que necessitam em maior quantidade. Para desempenhar essa função, as plantas realizam a **fotossíntese**.



Na verdade, a vida na Terra em geral, não apenas das plantas, depende totalmente da atividade fotossintética atual e/ou passada. Pense em qualquer coisa que está ao seu redor e verá que, em algum momento, para que você usufrua desse objeto, alimento ou serviço, por exemplo, algum

organismo fotossintético realizou fotossíntese.

Resumindo

A fotossíntese é o processo no qual um ser vivo absorve a energia luminosa e a utiliza para produzir energia química, na forma de açúcar.

As folhas são órgãos especializados que permitem às plantas absorver a luz necessária para a fotossíntese. A luz é capturada pelos numerosos cloroplastos localizados no mesofilo desses órgãos, que estão próximos do ar e dos tecidos vasculares, que podem fornecer a água necessária para o processo, e depois exportar os produtos da fotossíntese para os órgãos de armazenamento, ou onde esteja necessitando de energia para o seu desenvolvimento e crescimento.

Atenção

Na maioria das plantas, a absorção do CO_2 ocorre através dos estômatos. Uma vez dentro da folha, o CO_2 difuso nos espaços intercelulares é deslocado para os locais específicos onde devem ocorrer as transformações.

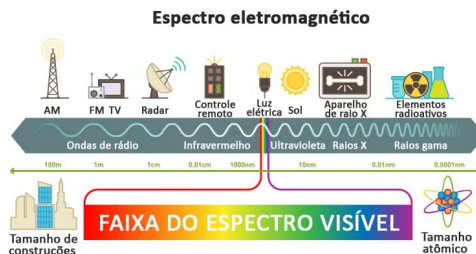
Vamos conhecer esse processo de forma detalhada e por etapas, começando pelas características da luz que é absorvida.

Radiação eletromagnética

O sol irradia energia luminosa em nosso planeta. Sua luz é composta por fótons que são representados e transmitidos por uma gama de espectros eletromagnéticos que estão entre 400 e 700nm (nanômetros).

Os espectros eletromagnéticos podem ser emitidos por diversos dispositivos, como rádios, satélites, equipamentos de raio X, entre outros. Os que nossos olhos conseguem enxergar e aqueles que nossos olhos não conseguem ver, como as ondas de rádio ou os raios X.

Essas energias são dadas por ondas eletromagnéticas, e o comprimento de onda (λ) dessa energia é dado por diferentes valores que os fazem ter maior ou menor radiação, além de serem percebidos de maneiras diferentes, como as diversas cores que enxergamos.



Espectro eletromagnético.

Efeitos das radiações sobre os seres vivos:

(λ) muito curtos (UV)

(UV) são prejudiciais aos seres vivos; provocam ionização.

(λ) longos (infravermelho)

Alteram a energia cinética; elevam a temperatura.

(λ) faixa do visível

Excitam elétrons, promovendo reações químicas.

Alguns organismos, como plantas, algas e até cianobactérias, têm a capacidade de absorver comprimentos de ondas específicos, e transformá-los em matéria orgânica carregada de energia! Que é exatamente o que conhecemos como fotossíntese. E esse processo só é possível por causa de

uma organela chamada cloroplasto e seus pigmentos.

Curiosidade

As cores que enxergamos ou percebemos são dadas pelo reflexo dos pigmentos que não são absorvidos. Ou seja, no caso das folhas, a absorção do cloroplasto é ótima para comprimentos de onda das cores vermelho e azul, enquanto elas refletem a cor verde e amarelo, e por isso a maioria das espécies vegetais são percebidas na cor verde.

Cloroplastos

Sabemos que os cloroplastos são organelas presentes em grande parte dos seres fotossintetizantes e possuem pigmentos capazes de absorver as radiações eletromagnéticas emitidas pela luz e de convertê-las em energia química.



Exemplo de frutos com pigmentação vermelha derivada de carotenos.

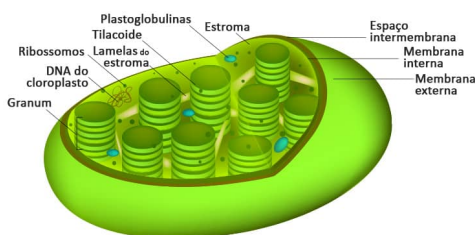
Normalmente, ouvimos dizer que os cloroplastos são ricos em pigmentos chamados clorofila, mas saiba que existem outros pigmentos, como os carotenos, que também participam do processo fotossintético e dão a frutos, flores e raízes, por exemplo, as colorações que vão do vermelho ao amarelo.

Atenção

Os diferentes tipos de pigmentos encontrados nos cloroplastos são importantíssimos para abranger uma gama maior de diferentes comprimentos de ondas do espectro luminoso. Com isso, otimizam a absorção de energia, aumentando a produtividade da fotossíntese, uma vez que cada pigmento é especializado em absorver uma faixa de comprimento de onda distinto.

Vamos relembrar a estrutura de um cloroplasto.

Esta organela tem origem endossimbiótica e é muito semelhante à nossa mitocôndria por alguns motivos, que são: ter DNA próprio circular e membrana dupla. Observe a figura a seguir e então falaremos a respeito das estruturas de um cloroplasto:



Estrutura de um cloroplasto.

De todas as estruturas presentes e apresentadas na figura, você precisa saber que:

1. Das duas membranas que recobrem a organela, a mais externa é altamente permeável, e a mais interna utiliza as proteínas de membrana para o transporte de moléculas.
2. Os tilacoides são discos achatados com espaço interno onde reações da fotossíntese vão ocorrer; os tilacoides encontram-se empilhados.
3. O conjunto de tilacoides empilhados é denominado granum.
4. O estroma é o espaço interno do cloroplasto, onde as pilhas de tilacoides estão mergulhadas.

Atenção

Não esqueça dessas estruturas, pois são muito importantes e participam no processo de fotossíntese!

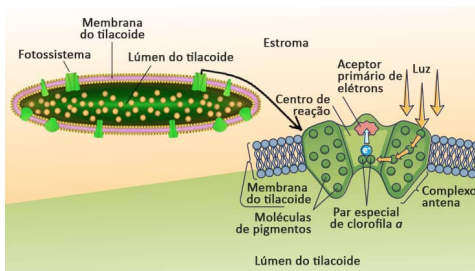
E a clorofila? Onde ela fica nesta organização?

Se imaginarmos o interior de um cloroplasto, banhado pelo estroma, um meio gelatinoso e transparente, veremos as pilhas de tilacoides, ou **grana**. Ao penetrarmos nos tilacoides, veremos estruturas verdinhas com forma de notas musicais, assim “J”, cravadas nas membranas, com a parte mais dilatada fixada na membrana e a parte mais fina voltada para fora. Elas se agrupam, formando fotossistemas de captação de energia luminosa. Ali acontecem algumas etapas da fotossíntese.

Vamos observar como é a estrutura do tilacoide e dos fotossistemas onde estão as clorofilas.

irana

Plural de granum.



Estrutura do tilacoide e detalhe de um fotossistema.

Vamos conhecer essas reações mais de perto.

Reações fotoquímicas e bioquímicas da fotossíntese

Agora que você já conhece o cloroplasto, poderá entender melhor as reações da fotossíntese. Isso porque é importante que você se localize dentro da reação e saiba onde ela ocorre.

Devemos saber também que a fotossíntese é dividida em duas etapas distintas, a fase clara ou fotoquímica e a fase escura ou fase bioquímica. Vamos conhecer mais sobre elas depois.

Curiosidade

Muitas pessoas confundem as fases da fotossíntese como algo temporal, ou seja, acham que a fase clara acontece de dia e a fase escura acontece à noite. Porém, ambas as fases acontecem durante o dia e simultaneamente! Claro, as moléculas necessárias para suprir os processos da fase escura são fornecidas pela fase clara.

O oxigênio do ar que respiramos é oriundo da quebra da água (H_2O) e não do CO_2 que foi consumido pela planta!

Reações fotoquímicas – Fase clara

Nesta fase, os principais acontecimentos são: quebra da molécula da água, liberação de O_2 , e a fotofosforilação cíclica e acíclica. Como produtos desta fase, haverá a formação de moléculas de ATP e NADPH, que são componentes para realização da fase escura.

As reações fotoquímicas estão baseadas em dois princípios:

Princípio de Gotthaus-Draper

A atividade fotoquímica da luz só ocorre se houver a sua absorção.

Lei da equivalência fotoquímica de Einstein-Stark

Um fóton absorvido só pode excitar um elétron.

Pigmentos envolvidos na absorção da energia luminosa

Dentre os pigmentos envolvidos na absorção da energia luminosa estão:

Clorofilas

a – eucariontes fotossintetizantes.

b – plantas, algas verdes e euglenófitas.

c e d – algas pardas e vermelhas, respectivamente.

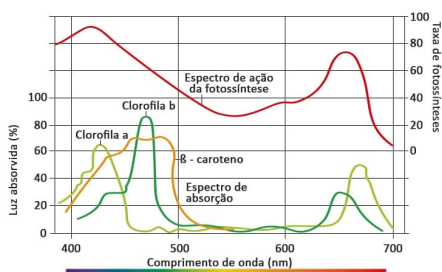
Função: absorver a energia luminosa na forma de fótons.

Carotenoides

β - caroteno

Funções: captação de luz (como pigmentos acessórios) que aumenta o espectro de absorção e a fotoproteção que absorve o excesso de energia, protegendo os fotossistemas.

Vejamos a seguir a representação do espectro de absorção de luz pelos pigmentos e espectro de ação da fotossíntese.



Quando a energia luminosa é absorvida, excita a clorofila a um estado de maior energia, que é instável; mas rapidamente ela retorna ao seu estado-base, por um dos seguintes processos:

Fluorescência

A molécula de clorofila reemite um fóton de luz.

Emissão de calor

Converte a energia na forma de calor, sem nenhuma emissão de fótons.

Transferência de energia

A molécula excitada transfere a energia para outra molécula por ressonância induzida.

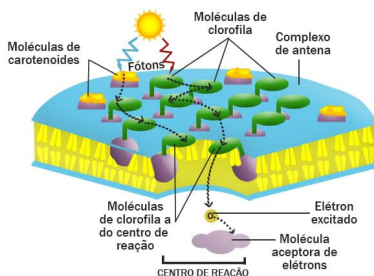
Reação fotoquímica

A energia do estado excitado impulsiona uma transferência de elétrons.

A reação fotoquímica corresponde a 95%, e a fluorescência a 5% para a maioria das moléculas de clorofila excitadas nas células fotossintetizantes.

A maioria dos pigmentos serve como uma antena; ao conjunto de antenas denominamos complexo antena ou complexo de captação de luz, que coleta a luz e transfere a energia, por **ressonância induzida**, para o centro de reação (CR), onde a reação fotoquímica ocorre. O complexo antena mais o centro de reação constituem um complexo denominado **fotossistema**.

Assim, a fotossíntese inicia com a captação de energia pelos fotossistemas, e daí vai sendo transferida e processada até formar as moléculas de energia química: **ATP** e **NADPH**.



Esquema do complexo antena e a trajetória da energia até o centro de reação.

Desde a captura dos fótons, até a formação das moléculas de ATP e NADPH, toda a sequência ordenada de eventos ocorre nas membranas tilacoide. Dessa sequência, participam complexos transmembrana fixos e carregadores móveis responsáveis pelo transporte de prótons e elétrons na cadeia transportadora de elétrons. A formação do NADPH e do ATP **ocorrem no estroma**.

As etapas das reações dependentes de luz ou fotoquímicas têm a participação de quatro complexos proteicos transmembrana, fixos na membrana tilacoide, que se localizam em regiões distintas do tilacoide: **fotossistema II (PS II)**, **citocromo b6f**, **fotossistema I (PS I)** e **ATP sintase**.

O fluxo dos elétrons entre os complexos proteicos fixos e dos prótons é feito através de carregadores móveis; são eles:

Plastoquinona

Move-se no interior da membrana.

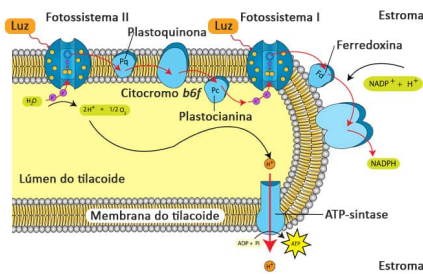
Plastocianina

Move-se no lúmen do tilacoide.

Ferredoxina

Move-se no estroma.

Vejamos a seguir o esquema representativo da fase clara da fotossíntese.



Esquema do complexo antena e a trajetória da energia até o centro de reação.

A partir da captura dos elétrons pela molécula receptora plastoquinona, começa o fluxo de elétrons envolvendo os carregadores. O início do fluxo acontece com os elétrons vindos da água e do centro de reação do fotossistema II e termina com a formação de NADPH ($\text{NADP}^+ \rightarrow \text{NADPH}$). Simultaneamente, O_2 é liberado para a atmosfera e é formada uma corrente de prótons impulsionada pelo gradiente eletroquímico de prótons, com síntese de ATP.

Este transporte de elétrons e prótons é acíclico e a formação do ATP é denominada **fotofosforilação acíclica**. O ATP e o NADPH produzidos nas reações fotoquímicas vão participar da produção de moléculas de açúcar na etapa seguinte, chamada de ciclo de Calvin.

Saiba mais

O transporte de elétrons também pode ocorrer de forma cíclica, com a participação apenas do fotossistema I e do citocromo *b6f*. É denominada **fotofosforilação cíclica** e só gera ATP.

Quando e como ocorre a fotofosforilação cíclica?

Pode ocorrer paralelamente à fotofosforilação acíclica e na bainha kranz de algumas plantas com metabolismo C4 de fixação do carbono.

Características da fotofosforilação acíclica:

1. A água não participa para doação de elétrons.
2. Não há liberação de O_2 .
3. O fotossistema II não participa.
4. Ocorre simultaneamente à fosforilação acíclica.
5. Tem a participação do fotossistema I e do citocromo *b6f*.
6. Estão envolvidos três carregadores: ferredoxina, plastohidroquinona e plastocianina.
7. Forma apenas ATP.

Agora, preste atenção na diferença entre a fotofosforilação **acíclica** e **cíclica**.

Acíclica

É quando o elétron excitado não retorna para o fotossistema II, seguindo para o fotossistema I e, portanto, não retornando para o “ciclo”.



Cíclica

É definida quando o elétron excitado utilizado na formação de ATP volta para a mesma clorofila que o liberou, dentro do fotossistema I.

Atenção!

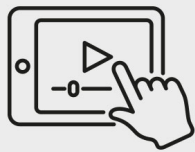
A fotofosforilação cíclica ocorre quando é preciso haver maior produção de ATP, necessária ao ciclo de Calvin ou fase escura da fotossíntese. Ainda é um processo em fase de estudos e elucidação do mecanismo molecular e das proteínas envolvidas.



O porquê de chamarmos a fotofosforilação de cíclica ou acíclica

Está na hora de falarmos sobre a diferença entre a fotofosforilação acíclica e a fotofosforilação cíclica, onde elas ocorrem e suas funções. Vamos lá!

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Reparo e regulação da maquinaria fotossintética:

1. Os fotossistemas absorvem muita energia luminosa.
2. O excesso de energia pode levar à formação de espécies tóxicas: superóxidos, oxigênio singlete e peróxido.
3. O excesso de energia deve ser dissipado para evitar danos.
4. A regulação e o reparo são feitos por mecanismos complexos:
 - Regulação do fluxo de energia no sistema de antenas, com liberação de calor;
 - Mecanismos adicionais para dissipar os compostos formados;
 - Mecanismos adicionais de reparação do sistema.

Reações bioquímicas – Fase escura

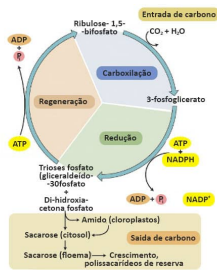
São chamadas também de reações de carboxilação ou de fixação do carbono. A fase escura é composta pelo ciclo de Calvin-Benson. Essa fase é realizada no estroma, ou seja, na camada fluida que circunda os tilacoides, com utilização de ATP e NADPH produzidos durante a fase clara.

Na etapa bioquímica da fotossíntese são formadas, ao final do processo, as moléculas de carboidrato, que podem ocorrer pelos diferentes metabolismos: C3, C4 e CAM.

As reações bioquímicas são chamadas de fase escura porque não necessitam diretamente de energia luminosa para ocorrer, apesar de acontecerem de forma concomitante à fase clara, e precisam das moléculas de energia para realizar as suas reações.

Ciclo de Calvin-Benson ou Metabolismo C3

Os produtos obtidos do ciclo de reações bioquímicas são carboidratos, especialmente amido e sacarose, a partir da redução do CO_2 . No mundo, cerca de 200 bilhões de toneladas de CO_2 são convertidas para a biomassa a cada ano. 85% das Angiospermas, a maioria das Gimnospermas e Pteridófitas e todas as Briófitas e algas realizam o ciclo de Calvin-Benson (Metabolismo C3).

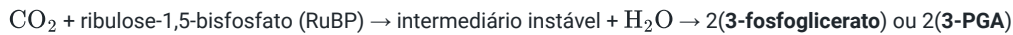


Ciclo de Calvin-Benson.

O ciclo de Calvin-Benson consiste em três fases: **Carboxilação (fixação de carbono)**, **Redução (produção de compostos orgânicos)** e **Regeneração**. Vamos conhecê-las a seguir.

Fase 1: Carboxilação

Ocorre a ligação do carbono atmosférico, proveniente do CO_2 , a um esqueleto de carbono sob ação da enzima **ribulose 1,5-bisfosfato**, conhecida como **rubisco** ou **RuBP**. A rubisco é uma molécula de 5 carbonos que, ao se juntar ao carbono atmosférico, dá início ao ciclo, formando uma molécula instável que logo se converte em duas moléculas de um composto intermediário estável de três carbonos, denominado **3-fosfoglicerato** ou **ácido 3-fosfoglicérico 3-PGA**. Podemos resumir essa fase pela seguinte equação:



Tome nota:

1. O intermediário instável é o 2-carboxi-3-cetoarabinitol-1,5-bisfosfato.
2. O 3-PGA é o primeiro intermediário estável do ciclo de Calvin-Benson.
3. A reação da fase 1 é catalisada pela enzima **ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase**, conhecida como **rubisco**.
4. A enzima mais abundante no mundo é a rubisco, indispensável na fotossíntese.

Fase 2: Redução

Ocorre a formação de um carboidrato de 3 carbonos (triose-fosfato), chamado **gliceraldeído 3-fosfato** ou **G3P**, com gasto de ATP e NADPH provenientes da fase fotoquímica (clara) da fotossíntese. A fase de redução pode ser resumida com a seguinte equação:



Tome nota:

1. Utilização do ATP e do NADPH formados durante a fase fotoquímica.
2. Redução do 3-fosfoglicerato para produzir o primeiro açúcar, o gliceraldeído 3-fosfato (triose-fosfato).
3. Nesta fase, há ação das enzimas fosfoglicerato quinase e gliceraldeído-3-fosfato quinase.
4. Parte do gliceraldeído-3-fosfato formado é utilizado na regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) e outra parte é utilizada para síntese de amido, sacarose e demais constituintes celulares do vegetal.

Fase 3: Regeneração

Nesta fase, as moléculas de gliceraldeído-3-fosfato (G3P) regeneram o aceptor inicial de CO_2 (ribulose-1,5- bisfosfato), com gasto de ATP proveniente da etapa fotoquímica da fotossíntese. Este estágio envolve várias interconversões por meio da ação de isomerases, epimerases, transcetolases, fosfatase e uma quinase.

Tome nota: Nas duas fases em que há gasto de ATP e NADPH, eles são sempre provenientes da etapa fotoquímica da fotossíntese. Logo, podemos perceber a relação que há entre as duas etapas.

Comentário

Vimos que, parte do gliceraldeído-3-fosfato formado na fase 2 vai formar sacarose e amido. Entretanto, as vias e os locais de formação desses dois carboidratos são diferentes.

Síntese de sacarose e de amido

A síntese de sacarose ocorre no citosol e se dá pela formação de UDP-glucose, enquanto a síntese de amido ocorre no cloroplasto e se dá pela formação de ADP-glucose. 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, essas vias biossintéticas possuem isoenzimas que são únicas para cloroplasto e citosol.

A sacarose é a principal forma de carboidrato translocado através do floema, enquanto o amido é um carboidrato insolúvel de reserva nos cloroplastos das folhas. Assim, para que o amido seja estocado em órgãos como as raízes e caules subterrâneos, ele precisa ser convertido em sacarose, para chegar até os órgãos de reserva pelo floema.

O que determina o destino do gliceraldeído-3-fosfato produzido na fotossíntese? Produz amido ou sacarose?

1. Baixa concentração de ortofosfato no citosol leva à baixa exportação de triose-fosfato para o citosol; consequentemente, aumenta a síntese de amido no cloroplasto.
2. Alta concentração de ortofosfato no citosol leva à alta exportação de triose-fosfato para o citosol; consequentemente, aumenta a síntese de sacarose no citosol.
3. Durante o dia, a sacarose flui do citosol das células do mesofilo para os [tecidos-dreno](#), através do floema, enquanto o amido se acumula na forma de grânulos insolúveis nos cloroplastos foliares.
4. À noite, o amido dos cloroplastos é degradado para fornecer esqueletos de carbono para a síntese de sacarose no citosol, para manter a nutrição de todos os tecidos que não produzem o próprio alimento.

Durante o dia, a sacarose flui do citosol das células do mesofilo para os tecidos-dreno, através do floema, enquanto o amido se acumula na forma de grânulos insolúveis nos cloroplastos foliares.

Tecidos-dreno

Tecidos de armazenamento ou em crescimento.

Fotorrespiração ou ciclo fotossintético oxidativo C2

A fotorrespiração é um processo dispendioso de energia que ocorre durante estresses hídricos, no qual a enzima rubisco, durante o ciclo de Calvin-Benson, captura o O_2 , que se encontra em grande disponibilidade dentro dos cloroplastos por conta da fotólise da água e da impossibilidade de abertura dos estômatos.

Com isso, o O_2 é ligado à molécula de rubisco, em uma reação denominada de oxigenação.

Atenção

Na fotorrespiração, são perdidas moléculas de carbono, que já estão escassas, não há formação de glicose e algumas moléculas de ribulose são perdidas ao final do “ciclo”. Ou seja, a fotorrespiração é um mau negócio para as plantas, principalmente quando o ambiente já não é tão favorável assim para o crescimento de um organismo vegetal.



Exemplo de uma planta C3, o algodão.

Em plantas C3 (a maioria das Angiospermas), não há mecanismos que evitem a fotorrespiração, porque essas plantas normalmente não sofrem com estiagem e impossibilidade de abrir os seus estômatos.

Entretanto, outras espécies vegetais, para compensar essa dupla capacidade da rubisco, desenvolveram outras estratégias metabólicas ao longo do processo evolutivo para evitar a interferência do O₂ na ação da rubisco, são eles os ciclos metabólicos das plantas C4 e das plantas CAM.

Podemos resumir a fotorrespiração assim:

Resumindo

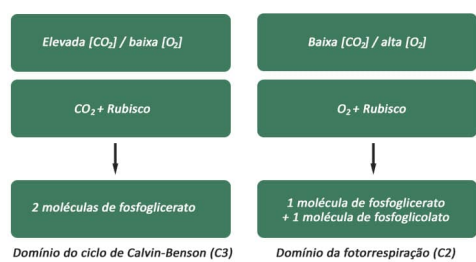
Fotorrespiração:

- A rubisco possui afinidade por CO₂ e O₂.
- Altas concentrações de CO₂ e baixas de O₂ no estroma levam à carboxilação.
- Altas concentrações de O₂ e baixas de CO₂ no estroma levam à oxigenação.
- A oxigenação resulta em perda de produtividade em [biomassa](#) pela fotossíntese.

Biomassa

Tecidos produzidos que constituem o corpo da planta.

Comparando os Ciclos C3 e C2, percebemos que o C2 resulta em menos biomassa do que o C3. Vejamos na imagem:



Comparação na produção de 3-PGA entre os ciclos C3 e C2.

Três organelas celulares estão envolvidas no ciclo C2: **cloroplasto, peroxissomo e mitocôndria**, em que átomos de nitrogênio, oxigênio e carbono circulam na fotorrespiração.

Comentário

- A conversão de glicolato a glicerato ocorre no peroxissomo e garante que de cada quatro carbonos, três retornem ao ciclo de Calvin.
- Apenas uma molécula de CO₂ é perdida na mitocôndria ou reaproveitada no ciclo C3, caso o CO₂ chegue ao cloroplasto.

- Por consumir ATP e NADPH, a fotorrespiração representa um dreno de energia.
- Apesar de tudo isso, a fotorrespiração significa uma proteção à planta quando as reações bioquímicas da fotossíntese se tornam lentas em comparação às reações fotoquímicas.

Mecanismos de acúmulo de CO_2 que evitam a fotorrespiração

Ao longo do processo evolutivo, as plantas desenvolveram mecanismos metabólicos fotossintéticos que evitam a fotorrespiração. Tais mecanismos são anteriores ao surgimento do ciclo de Calvin-Benson. São eles: fixação fotossintética do carbono via C4 (Metabolismo C4) e metabolismo ácido das crassuláceas (Metabolismo CAM).

Vamos conhecer mais a seguir.

Metabolismo C4



Plantação de milho.

As plantas com metabolismo C4, ou simplesmente plantas C4, são representadas por algumas Eudicotiledôneas e Monocotiledôneas, prevalecendo as gramíneas tropicais, muito importantes para a agricultura brasileira, como milho e cana-de-açúcar. São espécies que estão presentes e adaptadas a viverem no calor dos trópicos.

As gramíneas de climas frios possuem metabolismo C3!

As plantas C4 desenvolveram mecanismos metabólicos que evitam que o O_2 liberado durante a quebra da água seja capturado pela rubisco para o início do ciclo de Calvin-Benson.

Atenção!

Esse O_2 deveria ser liberado na atmosfera e, com a concentração de O_2 equilibrada dentro da célula, a fotorrespiração não aconteceria com tanta frequência.

Quando os estômatos permanecem fechados, a troca gasosa não acontece e, com isso, a concentração de O_2 , oriunda da fotólise da água, fica alta, enquanto os níveis de CO_2 ficam baixos. Nesse sentido, as plantas C4 possuem adaptações para minimizar a fotorrespiração, principalmente na **separação espacial da atuação da rubisco**, ou seja, uma separação física na fase bioquímica.

E como funciona na fase clara e escura? Vejamos a diferença:

Fase clara ou fotoquímica

Ocorre nas membranas dos tilacoides dos cloroplastos nas células do mesófilo das folhas.



Fase escura, ou bioquímica

A fase escura, ou bioquímica, vai ser separada em [dois compartimentos do mesófilo](#): células do mesófilo e bainha kranz.

Dois compartimentos do mesófilo

Texto do modal.

Inicialmente, a fase bioquímica de plantas C₄, ocorre nas células do parênquima clorofiliano, sob ação da enzima [fosfoenolpiruvato carboxilase \(PEPCase\)](#) e não pela rubisco. Ali serão formados ácidos de quatro carbonos: malato ou aspartato. Depois, o malato e o aspartato formados migram para a bainha Kranz, onde serão convertidos a CO₂ e, sob ação da rubisco, forma-se 3-PGA e ocorre o ciclo de Calvin-Benson.

Vamos resumir o metabolismo C₄:

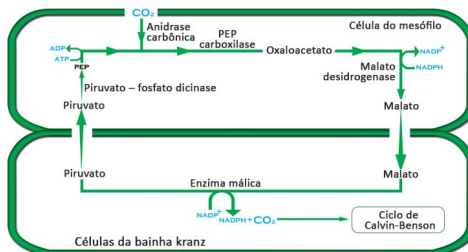
Fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPCase)

Diferentemente da rubisco, não apresenta afinidade em se ligar ao oxigênio.

Resumindo

1. Nas células do parênquima fotossintetizante está a enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPCase), enquanto a rubisco está confinada nas células da bainha Kranz.
2. A primeira molécula estável formada nas células do parênquima clorofiliano é um ácido de 4 carbonos: malato ou aspartato, sob ação da PEPCase.
3. Malato e aspartato migram para as células da bainha Kranz, onde liberam CO₂ para formação de 3 fosfoglicerato no ciclo de Calvin.
4. As plantas C₄ permanecem pouco tempo com os estômatos abertos durante o dia, em relação às plantas com ciclo C₃, porque o ciclo C₄ predomina em plantas de ambientes quentes e secos.

Vejamos o esquema representativo das reações bioquímicas, com separação física, em plantas com metabolismo C₄.



Esquema representativo das reações bioquímicas de plantas C₄.

Curiosidade

Porque você acha que um tipo de metabolismo é chamado de C₃ e o outro de C₄? Qual das diferenças metabólicas entre esses dois ciclos dá esse nome para eles?

A diferença está na quantidade de Carbonos (C) necessários para a formação da primeira molécula da fase bioquímica. Enquanto no metabolismo C₃ a primeira molécula estável é o 3-PGA (com 3 carbonos), no metabolismo C₄, a primeira molécula estável formada é o malato ou o aspartato, moléculas com 4 carbonos.

Metabolismo Ácido das Crassuláceas (MAC) ou Crassulacean Acid Metabolism (CAM)

Este metabolismo foi descrito, inicialmente, para plantas da família Crassulaceae e por isso levou a sigla MAC ou CAM. Posteriormente, ele também foi descrito para a família Cactaceae. Espécies de suculentas são representantes de Crassulaceae e os cactos das Cactaceae.



Exemplo de uma espécie (*Aeonium urbicum*) de suculenta representante da família das Crassulaceae.

Se eu perguntasse para você um exemplo de planta de clima muito seco e com muita escassez hídrica, eu tenho certeza de que você pensaria em um cacto. **Isso porque essa planta tem diversas adaptações anatômicas para sobreviver a um ambiente tão peculiar quanto os desertos, certo?**

Se eu perguntasse para você um exemplo de planta de clima muito seco e com muita escassez hídrica, eu tenho certeza de que você pensaria em um cacto. Isso porque essa planta tem diversas adaptações anatômicas para sobreviver a um ambiente tão peculiar quanto os desertos, certo?

Como as folhas modificadas em espinhos, por exemplo, para evitar a transpiração. Há ainda adaptações fisiológicas para que essas plantas consigam sobreviver em ambientes extremamente secos e realizar a fotossíntese. Para que ela capture o CO_2 atmosférico e absorva água, é preciso que os estômatos fiquem abertos. Entretanto, no deserto, por exemplo, onde muitas espécies de cactos habitam, as temperaturas durante o dia podem chegar a mais de 50°C , e caso o estômato esteja aberto, a água irá evaporar severamente.

Atenção!

Sem água, não ocorre a fotossíntese.

Que hora do dia esses organismos poderiam abrir seus estômatos sem consequências ruins por causa da alta temperatura?

Durante a noite as plantas CAM abrem os estômatos

Quando as temperaturas estão mais amenas. Assim, ocorre uma separação temporal e espacial das fases da fotossíntese. À noite plantas CAM abrem seus estômatos, permitindo a difusão do gás carbônico para o interior das folhas. Esse CO_2 é fixado em malato pela PEP carboxilase no citosol, assim como ocorre nas plantas C4. O malato migra do citosol para o vacúolo das células do mesófilo e fica armazenado até o amanhecer.

Durante o dia as plantas CAM não abrem os estômatos

As plantas CAM não abrem seus estômatos, mas realizam a etapa bioquímica da fotossíntese no estroma dos cloroplastos, utilizando suas reservas de malato. Isso porque o malato é quebrado para liberar moléculas de carbono, que vão entrar no ciclo de Calvin-Benson. Essa liberação controlada mantém uma alta concentração de carbono ao redor da rubisco para que a enzima não se ligue ao oxigênio liberado pela fotólise da água.

Vamos resumir o metabolismo CAM:

Resumindo

1. As plantas CAM mantêm os estômatos fechados durante o dia e abertos durante a noite para captação de CO_2 .
2. A PEPCase do citosol fixa o CO_2 atmosférico e respiratório em oxalacetato, que é convertido em malato pela enzima NADP-malato desidrogenase no citosol.
3. O malato migra do citosol para o vacúolo das células do mesófilo, onde é armazenado o resto da noite. 4. De dia, o malato sai dos vacúolos para descarboxilação e liberação do CO_2 para os cloroplastos para fixação pela rubisco no ciclo de Calvin.

4. O metabolismo CAM predomina em plantas de ambientes secos, com disponibilidade sazonal de água. Exemplos de plantas CAM: abacaxi, agave, cactos e orquídeas.

Translocação dos produtos da fotossíntese

Vimos que a sacarose e o amido são os principais produtos da fotossíntese e que a sacarose é produzida no citosol para translocação. O amido é sintetizado no cloroplasto durante o dia e fica estocado até a noite, quando é degradado e convertido em sacarose e maltose. Logo, à noite é mantido o fluxo de sacarose através do corpo da planta.

Sabemos que as folhas são os locais onde ocorre a fotossíntese, logo, são a **fonte** dos produtos da fotossíntese, que precisam ser translocados para os tecidos do corpo da planta. O tecido responsável pela translocação é o **floema**.

Para onde são translocados os produtos da fotossíntese? Para os locais denominados drenos, que podem ser:



Local de armazenamento

Raízes, caules, sementes e frutos.



Locais em desenvolvimento

Ramos vegetativos e reprodutivos, raízes e gemas.

Conceitos importantes em translocação:

Carregamento

Entrada ativa de produtos da fotossíntese nos elementos crivados. As vias de carregamento podem ser:

- Apoplástica: carrega sacarose nos elementos crivados. Ocorre em famílias botânicas de Angiospermas que vivem nas regiões temperadas e boreais.
- Simplástica: carrega rafinose e estaquiose nos elementos crivados. Ocorre nas famílias botânicas de Angiospermas que vivem nos trópicos e subtropicais. **A via simplástica é plesiomórfica!**

Percurso do carregamento: das células do mesofilo para células companheiras/células albuminosas e daí para os elementos crivados.

Descarregamento

Saída dos produtos da fotossíntese dos elementos crivados para os tecidos da região de dreno. As vias de descarregamento podem ser:

- Simplástica: nas regiões de dreno que estão em crescimento vegetativo, como folhas e raízes novas.
- Apoplástica: em todos os demais tecidos-dreno que não estejam em desenvolvimento.

Percurso do descarregamento: saem dos elementos crivados para as células companheiras/células albuminosas e daí para as células dos tecidos.

Padrão de translocação fonte e dreno:



Fonte

Local de onde partem os carboidratos, que podem ser:

1. Fonte produtora – regiões fotossintetizantes: folhas e caules jovens;
2. Fonte armazenadora – regiões de reserva (raízes, caules, cotilédones).



Dreno

Local que recebe os carboidratos, que podem ser:

1. Local de armazenamento – raízes, caules e frutos;
2. Locais em desenvolvimento – ramos vegetativos e reprodutivos, raízes, gemas.

As rotas fonte-dreno ocorrem segundo a proximidade entre fonte e dreno e o desenvolvimento e as conexões vasculares.

Modificações nas rotas podem ocorrer quando há ferimentos e podas. Por exemplo:



Mangueira.

Em uma mangueira com frutos em desenvolvimento, se for feito um anel em torno de um dos galhos com frutos, removendo o floema (anel de Malpighi), todo o açúcar que sair das folhas daquele galho irá para os frutos dele, e não para distribuição pelos outros ramos da mangueira. Os seus frutos serão, portanto, mais doces.

Materiais translocados no floema

A seguir veja os materiais translocados no floema:

1. Água – substância mais abundante (solvente dos solutos transportados).
2. Sacarose – açúcar mais comum transportado pelo floema.
3. Aminoácidos – especialmente glutamato e aspartato.
4. Alguns íons inorgânicos – K^+ , Mg^{2+} , PO_4^{3-} e Cl^- .
5. As substâncias transportadas em maior quantidade no floema são os açúcares não redutores do grupo da rafinose (sacarose, rafinose, estaquiose e verbascose). Desse grupo, a sacarose é o açúcar transportado em maior quantidade, embora outros açúcares também estejam presentes. Rafinose e estaquiose, por exemplo, são comumente transportados no floema. O manitol também é encontrado com frequência no floema.
6. Os açúcares redutores, como a glicose, a frutose e a manose, quase nunca são encontrados no floema.
7. Hormônios – auxinas, citocininas, giberelinas e ácido abscísico.

Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

Reescreva o parágrafo a seguir substituindo os números pelos termos corretos, de acordo com os conhecimentos adquiridos a respeito da fotossíntese:

A organela (I), onde ocorre o processo da (II), contém um pigmento (III) capaz de captar a energia luminosa, que é posteriormente transformada em energia química.

As indicações I, II e III referem-se, respectivamente a:

- A (I) Mitocôndria, (II) respiração, (III) citocromo.
- B (I) Cloroplasto, (II) fotossíntese, (III) citocromo.
- C (I) Cloroplasto, (II) respiração, (III) clorofila.
- D (I) Mitocôndria, (II) fotossíntese, (III) citocromo.
- E (I) Cloroplasto, (II) fotossíntese, (III) clorofila.

Parabéns! A alternativa E está correta.

Os Cloroplastos, local onde ocorre a fotossíntese, são as organelas responsáveis por captar energia dos fótons de luz, mais especificamente na membrana dos tilacoides, onde estão localizados os principais pigmentos vegetais que são chamados de clorofilas.

Questão 2

O processo de fotossíntese pode ser dividido em duas etapas. A primeira é denominada fase clara ou fotoquímica, em que ocorre a síntese de ATP e a redução do NADP^+ em NADPH. A segunda fase chamamos de fase escura ou bioquímica, que é a fase da fixação de carbono para formação dos carboidratos.

Para que a etapa produtora de ATP e NADPH ocorra, são essenciais

- A água e oxigênio.
- B glicose e oxigênio.
- C radiação luminosa e água.
- D glicose e radiação luminosa.
- E oxigênio e dióxido de carbono.

Parabéns! A alternativa C está correta.

Na fase fotoquímica, como o próprio nome já indica, ocorre a fotólise da água, ou seja, são quebradas as ligações da molécula de água, liberando o O_2 para a atmosfera, e utilizando os prótons de hidrogênio para a redução de NADP^+ . Durante esse processo, é gerado um gradiente eletroquímico de prótons H^+ que promove a síntese de ATP, molécula energética indispensável para a segunda fase da fotossíntese. Por isso, é necessário água e luz solar.



4 - Respiração nas plantas

Ao final deste módulo você será capaz de reconhecer o processo de respiração nas plantas.

Respiração nas plantas

A respiração é uma etapa primordial para que haja vida no planeta. Veja a seguir como a respiração acontece no reino das plantas.



Planta respira?

Todos os organismos respiram, porque todos necessitam de energia para diferentes processos no organismo. Logo, respiração é o processo metabólico celular para obtenção de moléculas energéticas a partir de um substrato.

Em que momento a planta respira?

As plantas respiram 24 horas por dia.

Quais os reagentes e produtos da respiração?

Para que a respiração ocorra, é necessário ter um substrato: a glicose e o oxigênio. Ao final, os produtos são: gás carbônico, água e ATP.

Assim como nos animais, a respiração celular acontece dentro das mitocôndrias e no citoplasma de células espalhadas por todos os órgãos vegetais. Entretanto, os principais órgãos que participam da respiração celular são as folhas e as raízes.

Atenção

Você provavelmente já ouviu dizer que, para que a planta se desenvolva bem, o solo deve ter nutrientes e ser aerado, certo? Pois é, isso está correto e tem relação direta com a respiração celular, pois as raízes das plantas também são responsáveis por absorver oxigênio, que participa da respiração.

Antes de conhecer os processos da respiração celular, vamos rever alguns conceitos.

ATP

Essa molécula é formada pela adenina (base nitrogenada como aquela do nosso DNA), uma ribose (carboidrato que também compõe o RNA) e três moléculas de fosfato (PO_4).

NAD

Dinucleotídeo de nicotinamida e adenina: é uma coenzima que tem a função importantíssima de ser o carreador de elétrons. Quando está reduzido, ele se apresenta como NADH^+ .

Atenção

Cada vez que uma molécula de fosfato é separada do composto do ATP, ou seja, cada vez que uma ligação do fosfato é quebrada, é disponibilizada energia para a célula. Na quebra, o ATP é convertido em ADP, que posteriormente poderá voltar a ser ATP se receber outra molécula de fosfato.

Em resumo: $\text{ATP} \rightleftharpoons \text{ADP} + \text{PO}_4$

Saiba mais

Você sabia que as moléculas de NAD e de FAD são oriundas de vitaminas do complexo B? A Riboflavina, famosa vitamina B2 é precursora para as coenzimas Flavina Mononucleotídeo (FMN) e Flavina Adenina Dinucleotídeo (FAD), por exemplo.

A respiração celular

Ela pode ser dividida em 3 etapas: **glicólise, ciclo de Krebs ou ciclo do ácido cítrico, cadeia transportadora de elétrons ou fosforilação oxidativa.**

No final de todos esses processos, teremos a seguinte equação:



Vamos então explorar cada uma das etapas separadamente.

Glicólise: uma etapa anaeróbica

Ocorre no citosol celular e começa com a quebra da glicose em duas moléculas de três carbonos: o gliceraldeído 3-fosfato. Essas duas moléculas de gliceraldeído 3-fosfato vão passar por uma série de reações envolvendo algumas enzimas até serem formadas duas moléculas de piruvato, no final da glicólise. A equação geral da glicólise é



Para que sejam sintetizadas moléculas de ATP, ocorre o processo de desidrogenação, com a retirada dos prótons de hidrogênio da glicose, com processos oxidativos da molécula, fornecendo energia ao longo da cadeia, gerando NADH e ATP novamente.

Rendimento energético líquido da glicólise: 2 ATP + 2NADH por molécula de glicose.



Esquema representativo da glicólise.

Ciclo de Krebs ou Ciclo do ácido cítrico

Ocorre dentro da mitocôndria, mais especificamente na matriz mitocondrial.

Ao final da glicólise, cada piruvato migra para dentro da mitocôndria, onde é oxidado e descarboxilado, formando um grupo acetil (2 carbonos), liberando uma molécula de CO₂ e um NADH. O grupo acetil se liga à Coenzima A, formando Acetil Coenzima A (Acetil-CoA), molécula que entrará no ciclo de Krebs.

Dentro da mitocôndria, o ácido oxalacético se liga ao grupamento acetil, liberando a coenzima A, originando o ácido cítrico (C₆H₈O₇), primeiro subproduto do ciclo de Krebs. Daí em diante, algumas reações ocorrem em presença de enzimas, finalizando com a regeneração do oxalacetato.

O oxigênio não está diretamente envolvido no ciclo de Krebs; os elétrons e prótons removidos na oxidação do carbono são captados pelo NAD⁺ e [FAD](#)

AD

Coenzima transportadora de elétrons, cujo nome é Flavina Adenina Dinucleotídeo.



Ou

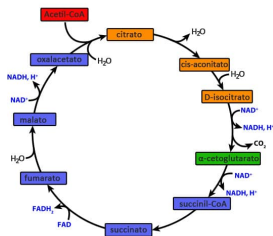


Atenção

Nesta fase do ciclo, teremos mais um transportador de elétrons, que é o FAD (Flavina Adenina Dinucleotídeo), tendo ele a mesma função do NAD.

Vamos prestar atenção a um detalhe: quando começamos a ver a respiração celular, nós tínhamos uma molécula de glicose, certo?

Dela são formados dois ácidos pirúvicos, mas apenas um é utilizado no ciclo de Krebs. Isso quer dizer que, a cada molécula de glicose quebrada, serão feitos dois ciclos de Krebs!



Etapas do ciclo de Krebs ou ciclo do ácido cítrico.

Mas tudo isso para formar apenas 2 ATPs? Na verdade, essa etapa da respiração é mais voltada para a produção de transportadores de elétrons reduzidos. Veja na equação 8NADH+2FADH que serão muito importantes na última fase da respiração celular, a cadeia de transporte de elétrons, que é a fase mais energética!

Rendimento energético líquido do ciclo de Krebs:



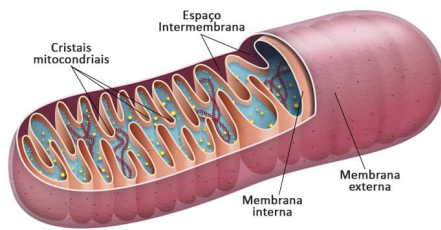
Atenção

O ciclo de Krebs é um ciclo verdadeiro, porque a molécula que inicia o ciclo é regenerada ao final para reiniciar o ciclo.

Cadeia transportadora de elétrons ou fosforilação oxidativa

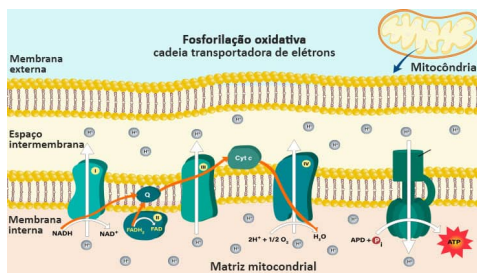
Essa fase também é denominada de cadeia respiratória. E é nela que utilizamos todo aquele potencial de energia, ou seja, todos os transportadores de elétrons reduzidos para sintetizar o ATP. Essa fase ocorre na crista mitocondrial da membrana interna da mitocôndria.

Observe a imagem a seguir:



Esquema representativo da estrutura interna e externa de uma mitocôndria.

Podemos notar que, entre a membrana interna, as cristas e a membrana externa, existe um espaço intermembrana para onde os íons H^+ serão bombeados pelos complexos proteicos existentes nessa cadeia transportadora de elétrons. Vamos visualizar esse complexo de perto, na região intermembrana, na figura a seguir:



Complexo de proteínas da crista mitocondrial.

A cadeia transportadora de elétrons é o processo em que os elétrons em alto nível de energia vão passando gradualmente até o nível energético mais baixo do oxigênio na membrana mitocondrial, ao mesmo tempo em que se forma um gradiente de prótons entre a matriz e o espaço intermembrana.

Fazem parte dessa cadeia transportadores de elétrons que vão retraindo os elétrons em níveis cada vez mais baixos de energia: **citocromo, proteínas ferro-enxofre e coenzima Q (CoQ) ou ubiquinona**.

Ao final, cada par de elétrons é passado do NADH para o oxigênio e prótons são bombeados através da membrana para formar **3 moléculas de ATP**. Cada par de elétrons transferido pelo FADH₂ promove o bombeamento de prótons para formação de **2 moléculas de ATP**.

Atenção

Importante destacar que, fora da mitocôndria, cada molécula de NADH produzida origina **2 moléculas de ATP**. Logo, cada NADH gerado na glicólise vai produzir duas moléculas de ATP.

Curiosidade

Você sabe qual é o papel do oxigênio na respiração aeróbica? Ele entra no processo para que o meio mitocondrial não fique demasiadamente ácido. Meios ácidos desnaturam proteínas, membranas e não deixam as enzimas desempenharem a sua função. O oxigênio é o aceptor final dos elétrons e dos íons H^+ .

Agora que você já conhece todas as etapas da respiração celular, calcule, ao final da oxidação completa de uma molécula de glicose, quantas moléculas de ATP são formadas.

Resposta

Glicólise (citossol): $2ATP + 2NADH$ (1 par de e^- do NADH = 2 ATP) = **6 ATP**

Conversão piruvato – Acetil-CoA (matriz mitocondrial): $2 NADH$ (2x3) = **6 ATP**

Ciclo de Krebs (matriz mitocondrial): $2ATP + 6NADH + 2FADH_2 = (2 + 18 + 4) = 24ATP$

Total = 36ATP

Via alternativa em plantas



Agricultor aplicando produtos inseticidas em uma plantação.

A cadeia respiratória, no geral, pode ser interrompida por alguns compostos químicos como o gás dióxido de carbono, cianeto e a rotenona (substância química muito utilizada como inseticida) por exemplo. Para os animais, essa interrupção é extremamente prejudicial e leva o organismo a morte em alguns minutos. Entretanto, para as plantas, esse não é exatamente um problema.

Na verdade, algumas espécies têm nesse recurso uma vantagem evolutiva. Vamos ver o porquê?

As cristas mitocondriais vegetais apresentam uma enzima a mais dentro da cadeia respiratória, que é denominada desidrogenase alternativa. Essa enzima permite que o transporte de elétrons ocorra de forma simplificada, ou seja, sem que os elétrons precisem mudar de níveis dentro da cadeia diversas vezes. Como o nome da enzima já indica, ela faz a desidrogenação, ou seja, ela reduz o oxigênio e, como produto dessa rota alternativa, temos a liberação de calor e não a produção de ATP.

Algumas espécies vegetais de Angiospermas utilizam essa liberação de calor como estratégia para volatilizar compostos químicos em suas flores e atrair seus polinizadores. Um exemplo de espécie que utiliza desse tipo de recurso é a *Sauromatum guttatum*, popularmente conhecida como lírio-vudu.



Espécie *Sauromatum guttatum*.

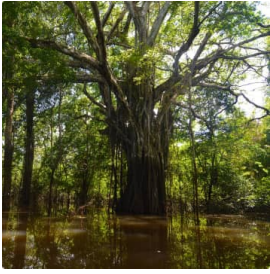
Curiosidade

Os agentes químicos citados (rotenona e cianeto) também interrompem a cadeia respiratória em animais. Eles agem bloqueando a função do O_2 como receptor final na cadeia e, com isso, acontece a asfixia química. Essa asfixia química dá o título de inseticida para a substância rotenona, muito utilizada nas lavouras. Também foi uma estratégia de extermínio durante a Segunda Guerra mundial, quando utilizavam o gás cianeto para extermínios em massa.

Fermentação

A fermentação é um processo energético de forma anaeróbica que acontece na ausência de oxigênio. Apesar de as plantas serem tipos aeróbicos e necessitarem de oxigênio para sobreviverem, em alguns casos raros, o processo de fermentação é observado. **Por exemplo, em plantas que ficam alagadas por algum tempo, a fermentação pode ser observada nas raízes.**

Na fermentação, o etanol é um dos produtos, o outro é o ácido lático. Ambos são indesejáveis no interior das células vegetais, pelo mesmo motivo que não é saudável que seja interrompido o fornecimento de oxigênio.



O meio acaba ficando extremamente ácido e isso pode levar à morte celular e, dependendo da dimensão, à morte da planta como um todo. Apesar de ambos serem produtos tóxicos para a planta, o etanol normalmente é o produto mais tolerado.

Atenção

Além da intolerância a ambientes intracelulares com pH muito baixo, o rendimento metabólico, medido em ATPs, é extremamente inferior na fermentação. Enquanto para a respiração temos um saldo final de 36 moléculas de ATP, no final da fermentação teremos 2 moléculas.

Para sobreviverem à produção temporária de substâncias como o etanol e o lactato, as plantas desenvolveram uma estratégia fisiológica nos tecidos privados de receber oxigênio. Neles, durante a última etapa da glicólise, o piruvato é reduzido por uma enzima que o transforma em lactato (fermentação láctica) ou em um acetaldeído, liberando CO_2 ao final da reação e posteriormente o acetaldeído é convertido em etanol, culminando em uma fermentação alcoólica.

Já como mecanismos adaptativos morfológicos das plantas para lidar com ambientes alagadiços e facilitar a eliminação de produtos tóxicos, temos como exemplos: os [pneumatóforos](#), os aerênquimas nas raízes e [lenticelas](#).

Observe nas imagens a seguir os pneumatóforos em raízes de mangue e as lenticelas grandes em raízes de pessegueiro que passaram por asfixia.

Pneumatóforos

Adaptações de raízes que ficam para fora da linha d'água, com aberturas, por onde o ar entra.

Lenticelas

Aberturas das cascas de caules e raízes.



Lenticelas grandes (seta).

A relação fotossíntese X respiração no desenvolvimento vegetal

Qual é o saldo final em relação ao desenvolvimento da planta?

A glicose e diversas moléculas de carbono são gastas no metabolismo respiratório para produção de energia. Apesar disso, a planta necessita de carbono para realizar outras funções como o seu próprio desenvolvimento corporal, por exemplo. Lembre-se de que a parede celular é constituída principalmente de celulose, um polissacarídeo.

Para um melhor entendimento do impacto da respiração sobre o uso de carbono nas plantas, alguns pesquisadores propõem a divisão de dois termos, são eles:

Respiração de crescimento

É o carbono que é processado e que será a matéria-prima para a composição corpórea da planta. Ele também poderá ser fonte de moléculas energéticas como ATP e NADH, além de participar da composição dos compostos presentes nos ciclos metabólicos.



Respiração de manutenção

É o carbono reposto nos tecidos vegetais já estabelecidos; normalmente temos uma taxa maior de respiração de manutenção em plantas mais maduras.

Com essa divisão, fica mais fácil distinguir os gastos com o crescimento e os gastos com a manutenção das atividades e das estruturas celulares.

Precisamos falar agora de um termo muito utilizado durante as discussões de fotossíntese e respiração: **ponto de compensação fótica (PCF)**. Ele diz respeito ao momento em que o produto da fotossíntese (glicose) é consumido pela respiração e o produto da respiração (CO_2) é consumido pela fotossíntese na mesma proporção. É como se a planta ficasse com um saldo de 0 (zero) produtos no final de seu metabolismo.

Para que uma planta se desenvolva, ela necessita que a taxa de fotossíntese realizada supere a taxa de respiração. Analise o gráfico a seguir:

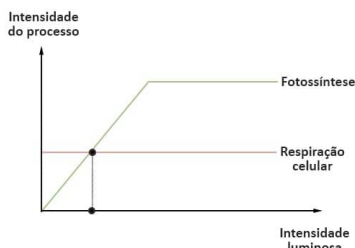


Gráfico representativo do ponto de compensação fótica de organismos fotossintetizantes em geral.

Sabemos que as plantas respiram 24 horas por dia, e sempre de uma maneira praticamente uniforme. Sabemos também que a respiração não depende da luminosidade. Já a fotossíntese está diretamente relacionada com a disponibilidade de luz do ambiente e a abertura dos estômatos, salvo algumas exceções metabólicas, como as que estudamos anteriormente.

Além disso, há plantas de sombra (ombrófilas), que atingem seu ponto de compensação fótica com menor intensidade luminosa; e plantas de sol (heliófilas), que atingem seu ponto de compensação fótica com muito mais intensidade luminosa. Logo, o ponto de compensação fótica é mais alto para as plantas de sol, e mais baixo para as plantas de sombra.

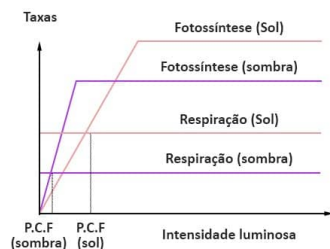


Gráfico relacionando os pontos de compensação fóticos (PCF) de uma planta de sombra e uma planta de sol.

Você acha que existe diferença entre a taxa fotossintética quando comparamos plantas jovens e plantas maduras?

Sim! As plantas jovens costumam ter a taxa fotossintética muito maior que a das plantas maduras, uma vez que plantas jovens precisam investir em crescimento e, por isso, necessitam sintetizar mais matéria-prima para os principais tecidos vegetais (carboidratos).

Curiosidade

Muitas vezes propagamos a ideia de que a Amazônia, e as florestas em geral, são o pulmão do mundo. Entretanto, essa é uma ideia ultrapassada e, na verdade, errada. Nas maiores florestas mundiais, normalmente tropicais, o saldo de trocas globais é baixo, uma vez que quase tudo que é produzido por aquele bioma é consumido ali mesmo, e vice-versa. Se algum ecossistema é responsável por um saldo de troca gasosa global muito positivo, são os oceanos. Neles, as algas e cianobactérias são responsáveis por consumir muito mais CO_2 e consequentemente liberar o O_2 , do que a equação inversa.



Poluição, efeito estufa e o metabolismo vegetal

Acompanhe agora assuntos pertinentes à poluição e ao efeito estufa, relacionando esses tópicos com o metabolismo vegetal de produção e consumo tanto de CO_2 quanto O_2 .

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

Leia as afirmações a seguir e assinale a opção que dispõe da numeração das sentenças verdadeiras a respeito dos processos do metabolismo energético celular:

- I. Fermentação, respiração aeróbica e respiração anaeróbica são processos de degradação das moléculas orgânicas em compostos mais simples, liberando energia.
- II. Todos os processos de obtenção de energia ocorrem na presença do oxigênio.
- III. A energia liberada nos processos do metabolismo energético é armazenada nas moléculas de ATP
- IV. No processo de fermentação, não existe uma cadeia de aceptores de hidrogênio que está presente na respiração aeróbica e anaeróbica.
- V. Na respiração aeróbica, o últimoceptor de hidrogênio é o oxigênio, enquanto na respiração anaeróbica é outra substância inorgânica.
- VI. Na fermentação, a energia liberada nas reações de degradação é armazenada em 38 ATPs, enquanto na respiração aeróbica e anaeróbica é armazenada em 2 ATPs.

Estão corretas:

- A I , III , V.
- B I , III , V , VI.
- C I , IV , V , VI.
- D I , II , IV , V.
- E I , II , III, IV.

Parabéns! A alternativa A está correta.

Todas as afirmações estão corretas, com exceção dos números II e IV, uma vez que na fermentação não é utilizado oxigênio no processo de obtenção de energia. Além disso, a fermentação libera 2 ATPs de energia, enquanto na respiração aeróbica e anaeróbica são 36 ATPs.

Questão 2

Sobre a respiração celular, é correto afirmar que

- A na fase da glicólise, uma série de reações químicas quebram uma molécula de glicose até que resulte em duas moléculas de ácido pirúvico ou piruvato.
- B a etapa de glicólise é aeróbica e ocorre no citosol, na ausência de oxigênio, produzindo etanol.
- C o ciclo do ácido cítrico (ciclo de Krebs) produz maior quantidade de ATP do que todas as outras etapas da respiração celular.
- D é na membrana interna da mitocôndria que o ciclo de Krebs ocorre e tem como produto a liberação de CO_2 .
- E na matriz mitocondrial ocorre a fosforilação oxidativa, utilizando o O_2 para a produção de H_2O e CO_2 .

Parabéns! A alternativa A está correta.

A quebra da glicose tem como produto final o ácido pirúvico que em meios aquosos é convertido para piruvato. Essa é uma etapa anaeróbica porque não precisa de oxigênio para ocorrer. Logo, ela é uma etapa anaeróbica de um processo aeróbico, e não produz etanol, pois o processo que produz etanol é a fermentação.

O ciclo do ácido cítrico também é conhecido como ciclo de Krebs, ocorre na matriz mitocondrial, e é uma das etapas da respiração. Entretanto, a etapa que produz maior quantidade de ATP é a de cadeia respiratória. Já a fosforilação oxidativa, que também é conhecida pelo nome de cadeia respiratória, ocorre na membrana interna da mitocôndria.

Considerações finais

Neste conteúdo, você pôde conhecer diversas classificações, adaptações evolutivas e processos fisiológicos importantíssimos para a sobrevivência das plantas realizados principalmente pelos órgãos foliares.

Primeiro, conhecemos as características anatômicas das folhas e sua plasticidade conforme as características do ambiente. Depois vimos um pouco mais sobre as diferenças metabólicas e anatômicas que existem entre plantas classificadas como C3, C4 e CAM, que, em resumo, são plantas que dispõem de diferentes adaptações fisiológicas e até mesmo anatômicas para sobreviverem a climas com diferentes taxas de disponibilidade hídrica e temperatura.

Conhecemos os hormônios sintetizados nas folhas e os diferentes processos que eles desencadeiam e organizam dentro do metabolismo vegetal, sendo utilizados como sinalizadores para diversos processos, desde desenvolvimento de um primórdio foliar até a sua abscisão.

Também nos aprofundamos na fotossíntese, que é o principal processo de obtenção de energia para praticamente todos os organismos vivos, sejam eles produtores, consumidores primários ou secundários. Se estamos vivos, é porque algum vegetal ou alguma alga sintetizou moléculas orgânicas a partir de energia luminosa, e de quebra ainda nos disponibilizou a molécula que tem função de ser nossa receptora final na cadeia de elétrons. Que, a propósito, é do que se trata nosso último módulo, de respiração celular.

Sabemos que os assuntos, principalmente os que envolvem diversas reações bioquímicas, são complicados e extensos e, por isso, disponibilizamos mais vídeos para que você possa entender cada parte do material. Tenha calma e acredite no seu potencial!

Bons estudos!



Para encerrar, ouça um pouco sobre as consequências do desmatamento na Amazônia brasileira para o desequilíbrio ambiental. Vamos lá!

Para ouvir o *áudio*, acesse a versão online deste conteúdo.



Referências

JIANG, C. *et al.* **Systemic regulation of leaf anatomical structure, photosynthetic performance, and high-light tolerance in sorghum.** *Plant physiology*, v. 155, n. 3, p. 1416-1424, 2011.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**, 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2019, 430 p.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology.** Springer Science & Business Media, 2008.

MORAES, A.; PALHANO, A. L. **Fisiologia da produção de plantas forrageiras.** *In*: WACHOWICZ, C. M.; CARVALHO, R. I. N. (Org.). *Fisiologia Vegetal - Produção e Pós-Colheita*. 1. ed. Curitiba: Champagnat, v.1, p.249-272, 2002.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal.** *In*: *Biologia vegetal*, 2007, p. 830.

TAIZ, L. *et al.* **Fisiologia e desenvolvimento vegetal.** 6. ed. Porto Alegre e São Paulo: Artmed, 2017, 858 p.

VOZNESENSKAYA, E. V. *et al.* **Kranz anatomy is not essential for terrestrial C4 plant photosynthesis.** *Nature*, v. 414, n. 6.863, p. 543-546, 2001.

Explore +

- Após a leitura da teoria da fotossíntese, assista ao vídeo *Photosynthesis: Light Reaction, Calvin Cycle, and Electron Transport*, disponível no YouTube. Assim você poderá ter uma visão mais ampla dos processos que acontecem concomitantes e de forma dinâmica.
- Assista à animação *Fotossíntese - dublado (pt-br)*, que mostra a sequência de eventos das etapas da fotossíntese, disponível no YouTube.
- Outro vídeo interessante para você ver de outro ponto de vista o assunto respiração: *Cellular Respiration (UPDATED)*, disponível no YouTube.