

essa via C_4 , juntamente com o ciclo de Calvin, são chamadas de plantas C_4 (quatro carbonos), diferentemente das plantas C_3 , que usam apenas o ciclo de Calvin. A via C_4 é também referida como a via Hatch-Slack, em homenagem a M. D. Hatch e C. R. Slack, dois fisiologistas vegetais australianos que descobriram funções importantes ao elucidarem essa via.

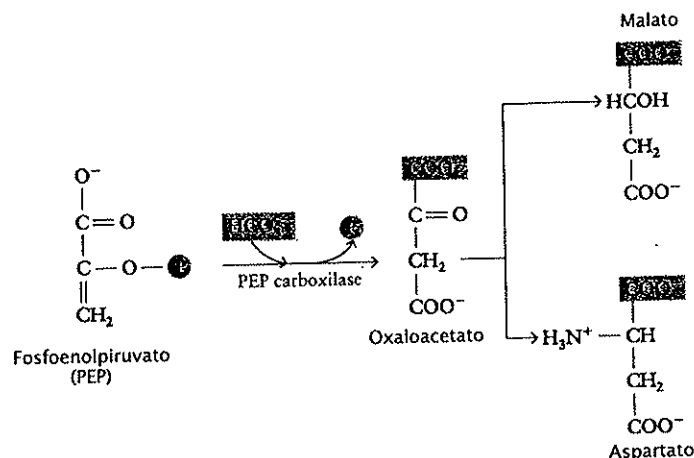
O oxaloacetato é formado quando o CO_2 é fixado ao fosfoenolpiruvato (PEP) na reação catalisada pela enzima PEP carboxilase, que é encontrada no citossol das células do mesofilo de plantas C_4 (Figura 7.21). O oxaloacetato é então reduzido a malato ou convertido, com a adição de um grupo amino, ao aminoácido aspartato no cloroplasto das mesmas células. Esses passos, usando o CO_2 dos espaços de ar adjacentes, ocorrem nas células do mesofilo. O próximo passo é uma surpresa: o malato (ou o aspartato, dependendo da espécie) move-se das células do mesofilo para as células da bainha do feixe, as quais circundam os tecidos vasculares da folha, local onde ele é descarboxilado para produzir CO_2 e piruvato. O CO_2 então entra no ciclo de Calvin reagindo com a RuBP para formar PGA. Enquanto isso, o piruvato retorna para as células do mesofilo, onde reage com ATP para regenerar o PEP (Figura 7.22). Por isso, a anatomia das folhas de plantas C_4 estabelece uma *separação espacial* entre a via C_4 e o ciclo de Calvin, pois ocorrem em dois tipos diferentes de células.

As duas principais enzimas de carboxilação da fotossíntese usam diferentes formas da molécula de CO_2 como substrato. A Rubisco usa o CO_2 , enquanto a PEP carboxilase usa a forma hidratada do dióxido de carbono, o íon bicarbonato (HCO_3^-), como seu substrato. A PEP carboxilase tem uma alta afinidade pelo bicarbonato e não é afetada pela presença ou concentração de O_2 , ao contrário da Rubisco. Dessa forma, ela opera muito eficientemente, mesmo quando a concentração de seu substrato é muito baixa.

Tipicamente, as folhas de plantas C_4 são caracterizadas por um arranjo ordenado das células do mesofilo ao redor das células grandes da bainha do feixe, de maneira que juntas formam duas camadas concêntricas ao redor do feixe vascular (Figura 7.23). Esse arranjo semelhante a uma coroa foi denominado de anatomia Kranz (*Kranz* é uma palavra alemã para "coroa" ou "grinalda"). Em algumas plantas C_4 , os cloroplastos das células do mesofilo possuem os *grana* bem desenvolvidos, enquanto os cloroplastos das células da bainha do feixe possuem *grana* pouco desenvolvidos ou até mesmo ausentes (Figura 7.24). Também, quando a fotossíntese está ocorrendo, os cloroplastos da bainha do feixe vascular normalmente formam grãos de amido maiores e mais numerosos do que os cloroplastos do mesofilo.

A Fotossíntese É Geralmente Mais Eficiente nas Plantas C_4 do que nas Plantas C_3 A fixação do CO_2 nas plantas C_4 tem um maior custo energético que nas plantas C_3 . Para cada molécula de CO_2 fixada na via C_4 , uma molécula de PEP deve ser regenerada ao custo de dois grupos fosfato do ATP (Figura 7.22). Portanto, as plantas C_4 necessitam de cinco moléculas de ATP para fixar uma molécula de CO_2 , enquanto as plantas C_3 precisam de apenas três. Pode-se perguntar por que as plantas C_4 desenvolveram um método energeticamente caro de fornecer CO_2 para o ciclo de Calvin.

A alta concentração de CO_2 e a baixa concentração de O_2 limitam a fotorrespiração. Conseqüentemente, as plantas C_4 têm uma nítida vantagem sobre as plantas C_3 porque o CO_2 fixado pela via C_4 é essencialmente "bombeado" das células do mesofilo para as células da bainha do feixe, assim mantendo uma alta razão $CO_2:O_2$ no sítio ativo da Rubisco. Esta alta razão $CO_2:O_2$ favorece a carboxilação da RuBP. Além disso, uma vez que tanto o ciclo de Calvin quanto a fotorrespiração estão localizados numa parte interna da



7.21 Fixação do carbono pela via C_4 O dióxido de carbono é "fixado" ao fosfoenolpiruvato (PEP) pela enzima PEP carboxilase. A PEP carboxilase usa a forma hidratada do CO_2 , que é o HCO_3^- (íon bicarbonato). Dependendo da espécie, o oxaloacetato resultante ou é reduzido a malato ou transaminado a aspartato pela adição de um grupo amino ($-NH_2$). O malato ou o aspartato move-se para as células da bainha do feixe, onde o CO_2 é liberado para o uso no ciclo de Calvin. Note que o PEP contém uma ligação fosfoanídrica. Como o ATP, o PEP é um composto de alta energia.

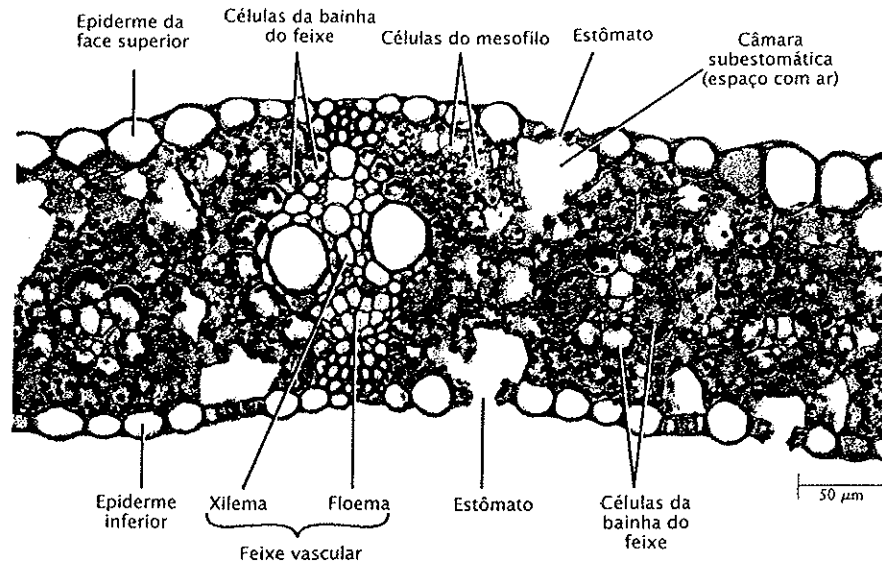


7.22 Fixação de carbono em uma planta C_4 . A via para a fixação de carbono na folha de milho (*Zea mays*) é mostrada aqui. O dióxido de carbono é fixado primeiramente nas células do mesófilo como oxaloacetato, o qual é prontamente convertido em malato. O malato é então transportado para as células da bainha do feixe vascular, local em que o CO_2 é liberado para entrar no ciclo de Calvin, produzindo açúcares e amido, ao final. O piruvato retorna para as células do mesófilo para a regeneração do fosfoenolpiruvato (PEP). Dessa forma, há uma separação espacial entre a via C_4 , que ocorre nas células do mesófilo, e o ciclo de Calvin, que ocorre nas células da bainha do feixe vascular.

folha, a bainha do feixe, o CO_2 liberado para a parte externa pode ser refixado na camada do mesófilo pela via C_4 que lá opera. O CO_2 liberado pela fotorrespiração pode assim ser impedido de escapar da folha. Também, em comparação às plantas C_3 , as plantas C_4 utilizam o CO_2 mais eficientemente, e isso é em parte devido ao fato de a atividade da PEP carboxilase não ser inibida pelo O_2 . Como resultado, a taxa de fotossíntese líquida (isto é, a taxa fotossintética total menos a perda devida à fotorrespiração), por exemplo, de gramíneas C_4 pode ser duas a três vezes maior que a taxa de gramíneas C_3 , sob as mesmas condições ambientais. Em resumo, o ganho em eficiência a partir da eliminação da

fotorrespiração em plantas C_4 mais do que compensa o custo energético da via C_4 . O milho (*Zea mays*), a cana-de-açúcar (*Saccharum officinale*) e o sorgo (*Sorghum vulgare*) são exemplos de gramíneas C_4 . O trigo (*Triticum aestivum*), o centeio (*Secale cereale*), a aveia (*Avena sativa*) e o arroz (*Oryza sativa*) são exemplos de gramíneas C_3 .

As plantas C_4 evoluíram primeiramente nos trópicos e são especialmente bem adaptadas a altas intensidades luminosas, a altas temperaturas e à seca. A faixa ótima de temperatura para a fotossíntese de plantas C_4 é muito maior que para a fotossíntese das plantas C_3 , e as plantas C_4 florescem ainda em temperaturas que seriam letais para



7.23 Feixes vasculares em uma planta C_4 É mostrado aqui um corte transversal da folha de milho (*Zea mays*). Como é típico das plantas C_4 , os feixes vasculares (constituídos por xilema e floema) são circundados pela bainha do feixe, que apresenta células grandes contendo cloroplastos. As células da bainha do feixe, local em que o ciclo de Calvin ocorre, são, por sua vez, circundadas por uma camada de células do mesofilo, onde a via C_4 ocorre. No corte mostrado há quatro feixes vasculares — um grande e três pequenos. A absorção de açúcar a partir do mesofilo ocorre principalmente nos feixes pequenos; os feixes grandes estão envolvidos principalmente com a exportação de açúcar da folha para as outras partes da planta.

muitas espécies de plantas C_3 . Devido ao uso mais eficiente do dióxido de carbono pelas plantas C_4 , estas podem manter a mesma taxa fotossintética que as plantas C_3 mesmo com uma menor abertura estomática e, assim, com menor perda de água. A predominância de plantas C_4 em

climas mais quentes e secos pode ser uma expressão dessas vantagens da fotossíntese C_4 em altas temperaturas. Além disso, as plantas C_4 têm de três a seis vezes menos Rubisco que as plantas C_3 , e o conteúdo total de nitrogênio nas plantas C_4 é menor que nas plantas C_3 ; portanto,



7.24 Comparação das células do mesofilo e da bainha do feixe Elétron-micrografia de transmissão mostrando parte do cloroplasto de uma célula do mesofilo (acima) e parte de outro cloroplasto de uma célula da bainha do feixe (abaixo), em folha de milho (*Zea mays*). Compare os grana bem desenvolvidos no cloroplasto da célula do mesofilo com os grana pouco desenvolvidos no cloroplasto da bainha do feixe. Notar os plasmodesmos entre as paredes dessas duas células. Nessa planta C_4 , os compostos produzidos pela fotossíntese movem-se de uma célula para outra através dos plasmodesmos.

as plantas C_4 são capazes de usar o nitrogênio de forma mais eficiente do que as plantas C_3 .

Um exemplo familiar da capacidade competitiva das plantas C_4 é visto em gramados no verão. Na maioria das partes dos Estados Unidos, os gramados são constituídos principalmente de gramíneas C_3 , tais como o capim-do-prado (*Poa pratensis*) e a agróstis (*Agrostis tenuis*). À medida que os dias de verão tornam-se mais quentes e secos, essas gramíneas de folhas finas e verde-escuras são freqüentemente superadas pelo crescimento rápido de gramíneas invasoras (como a *Digitaria sanguinalis*), as quais descaracterizam os gramados à medida que suas folhas mais largas e de cor verde-amarelada lentamente vão tomando espaço. Não se deve ficar surpreso, ao saber que as gramíneas invasoras são plantas C_4 .

Todas as plantas conhecidas que utilizam a fotossíntese C_4 são angiospermas (plantas com flor), incluindo pelo menos 19 famílias, das quais 3 são monocotiledôneas e 16 são eudicotiledôneas. Entretanto, não foi encontrada nenhuma família contendo exclusivamente espécies C_4 . Essa via surgiu, sem dúvida, de forma independente muitas vezes ao longo da evolução.

Em vários gêneros têm-se descoberto espécies com características fotossintéticas intermediárias entre as espécies C_3 e C_4 . Essas plantas chamadas de intermediárias C_3 - C_4 , caracterizadas por anatomia foliar como do tipo Kranz, supressão parcial da fotorrespiração e reduzida sensibilidade ao O_2 , são consideradas por alguns botânicos como evidência da evolução da via C_4 a partir de ancestrais C_3 .

Plantas com Metabolismo Ácido das Crassuláceas Podem Fixar CO_2 no Escuro

Outra estratégia para a fixação do CO_2 evoluiu de forma independente em muitas plantas suculentas, tais como cactáceas e crassuláceas (*Bryophyllum*, *Kalanchoë* e *Sedum*). É chamada de metabolismo ácido das crassuláceas (CAM, do inglês *crassulacean acid metabolism*), e seu nome vem do fato de que foi primeiramente encontrada em representantes da família Crassulaceae. As plantas que tiram vantagem desse tipo de fotossíntese são chamadas de plantas CAM. Assim como as plantas C_4 , as plantas CAM utilizam tanto a via C_4 quanto o ciclo de Calvin. Nas plantas CAM, entretanto, há uma *separação temporal* — uma separação no tempo — em vez de uma separação espacial entre as duas vias (Figura 7.25).

As plantas consideradas como tendo fotossíntese CAM em suas células fotossintéticas possuem a habilidade de fixar CO_2 no escuro, por meio da atividade da PEP carboxilase no citossol. O produto inicial da carboxilação é o oxaloacetato, que é imediatamente reduzido a malato. O malato formado é estocado como ácido málico no vacúolo, podendo ser detectado pelo sabor azedo que este dá às células que o contêm. Durante o período de luz que se segue, o ácido málico é retomado do vacúolo, descarboxilado, e o CO_2 é transferido para a RuBP do ciclo de Calvin dentro da mesma célula (Figura 7.26). Assim, a pré-condição estrutural de todas as plantas CAM é a presença de células que te-

nham vacúolos grandes, para que o ácido málico possa ser temporariamente estocado em solução aquosa, e cloroplastos, para que o CO_2 obtido a partir do ácido málico possa ser transformado em carboidratos.

As plantas CAM são bastante dependentes para a sua fotossíntese do acúmulo de CO_2 durante a noite, porque seus estômatos estão fechados durante o dia para diminuir as perdas de água. Isso é obviamente vantajoso em condições de alta intensidade luminosa e de estresse hídrico, condições nas quais a maioria das plantas CAM vive. Se toda a absorção de CO_2 da atmosfera em uma planta CAM ocorre à noite, a eficiência do uso da água (representada pela relação entre a fotossíntese líquida e a transpiração) pode ser muitas vezes maior do que em uma planta C_3 ou C_4 . Caracteristicamente, uma planta CAM perde 50 a 100 gramas de água para cada grama de CO_2 absorvido, comparado com 250 a 300 gramas em plantas C_4 e 400 a 500 gramas em plantas C_3 . Durante períodos prolongados de seca, algumas plantas CAM podem manter seus estômatos fechados durante a noite ou durante o dia, mantendo baixas taxas metabólicas através da refixação do CO_2 produzido pela respiração.

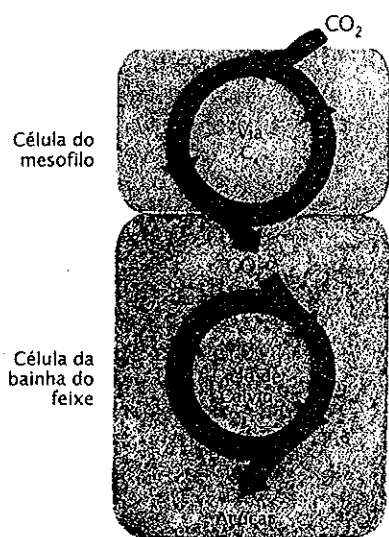
Entre as plantas vasculares, a via CAM possui maior distribuição do que a via C_4 . Isso tem sido observado em pelo menos 23 famílias de angiospermas, principalmente eudicotiledôneas, incluindo espécies de plantas bem conhecidas, como a planta-maternidade (*Kalanchoë daigremontiana*), *Sansevieria*, *Hoya*, todas monocotiledôneas. Nem todas as plantas CAM são muito suculentas; dois exemplos de plantas menos suculentas são o abacaxi e o “musgo” espanhol, ambos membros da família Bromeliaceae (monocotiledônea). Algumas plantas não-floríferas também foram reportadas como exibindo atividade CAM, incluindo a bizarra gimnosperma *Welwitschia mirabilis* (ver Figura 18.38), algumas licófitas aquáticas, como *Isoetes* (ver Figura 17.20), e também alguns representantes de samambaias. *Welwitschia*, entretanto, fixa o CO_2 predominantemente pela via C_3 .

Cada Mecanismo de Fixação de Carbono Tem Sua Vantagem e Desvantagem na Natureza

O tipo de mecanismo fotossintético usado pelas plantas é importante, mas não é o único fator que determina onde as plantas vivem. Todos os três mecanismos — C_3 , C_4 e CAM — têm vantagens e desvantagens, e uma planta pode competir com sucesso apenas quando os benefícios do seu tipo de fotossíntese superam outros fatores. Por exemplo, embora as plantas C_4 geralmente tolerem temperaturas mais altas e ambientes mais secos do que as espécies C_3 , as plantas C_4 podem não competir com sucesso em temperaturas inferiores a 25°C. Isso é, em parte, porque elas são mais sensíveis ao frio que as espécies C_3 . Além disso, como já discutido, as plantas CAM conservam a água fechando seus estômatos durante o dia, uma prática que reduz severamente sua capacidade para absorver e fixar o CO_2 . Por isso, as plantas CAM crescem lentamente e competem fracamente com as espécies C_3 e C_4 sob outras condições que não a de aridez extrema. Assim, cada tipo de fotossíntese da planta tem limitações impostas por seu próprio mecanismo fotossintético.

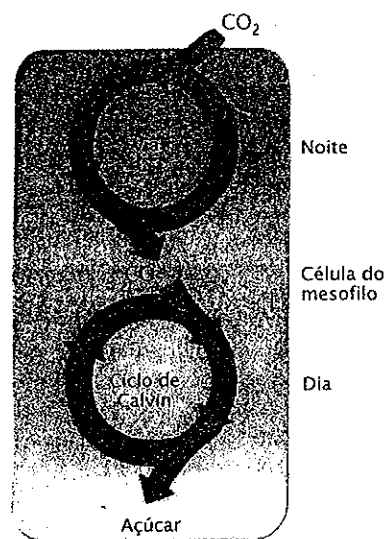
Cana-de-açúcar (planta C_4)

Abacaxi (planta CAM)

(a) Fotossíntese C_4

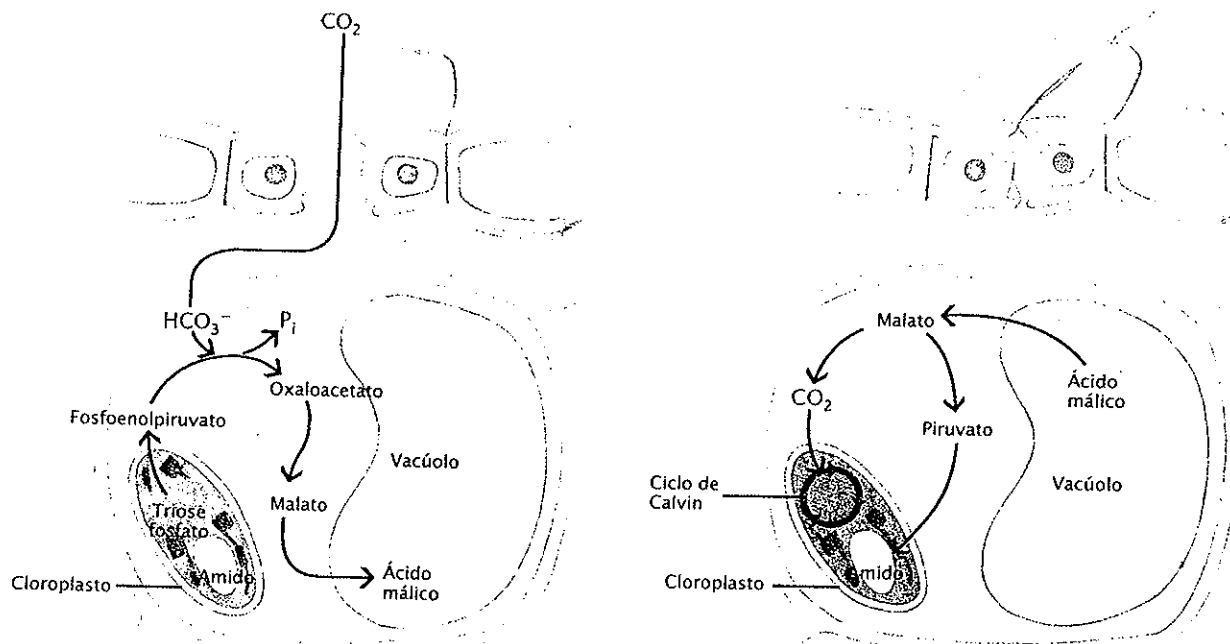
Etapa 1:
Fixação inicial do CO_2
para formar ácidos
de 4 carbonos

Etapa 2:
Liberação do CO_2
para o ciclo de
Calvin



(b) Fotossíntese CAM

7.25 Comparação entre a fotossíntese de plantas C_4 e CAM As plantas C_4 e CAM utilizam ambas as vias C_4 e C_3 (ciclo de Calvin), com o CO_2 inicialmente sendo incorporado num ácido de quatro carbonos na via C_4 . Posteriormente, o CO_2 é transferido para a via C_3 ou ciclo de Calvin. (a) Em plantas C_4 , as duas vias ocorrem em diferentes células; por isso, elas são ditas espacialmente separadas (ver Figura 7.22). Os estômatos das plantas C_4 estão abertos durante o dia e fechados à noite. (b) Em plantas CAM, ao contrário, as duas vias são temporalmente separadas, funcionando em diferentes horários (ver Figura 7.26). A via C_4 , ou seja, a fixação inicial do CO_2 , ocorre à noite, e a via C_3 funciona durante o dia. Os estômatos das plantas CAM estão fechados durante o dia e abertos à noite.



(a) Noite: estômatos abertos

(b) Dia: estômatos fechados

7.26 O metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) Como o metabolismo CAM envolve a formação de ácido málico à noite e seu desaparecimento durante o dia, as plantas CAM são conhecidas como plantas que têm sabor azedo à noite e doce durante o dia. (a) O CO_2 é primeiro fixado à noite, quando os estômatos estão abertos. À noite, o amido do cloroplasto é quebrado até fosfoenolpiruvato (PEP). O CO_2 hidratado forma o HCO_3^- (ion bicarbonato), que reage com PEP para formar o oxaloacetato e este então é reduzido a malato. A maior parte do malato é bombeada para o vacúolo e estocada lá como ácido málico. (b) Durante o dia, o ácido málico é recuperado do vacúolo e descarboxilado, produzindo CO_2 e piruvato. O CO_2 entra no ciclo de Calvin e é fixado pela Rubisco. Grande parte do piruvato pode ser convertida em açúcares e amido pela reversão da glicólise. O fechamento estomático durante o dia previne a perda de água e do CO_2 liberado pela descarboxilação do malato.

O Ciclo do Carbono, o Efeito Estufa e o Aquecimento Global

Na fotossíntese, os organismos vivos incorporam o dióxido de carbono da atmosfera na forma de compostos orgânicos (que contêm carbono). Na respiração, esses compostos são quebrados em dióxido de carbono e água. Esses processos, vistos em escala global, resultam no **ciclo do carbono**. Os principais organismos fotossintetizantes nesse ciclo do carbono são as plantas, o fitoplâncton, as algas marinhas e as cianobactérias. Eles sintetizam carboidratos a partir do dióxido de carbono e da água e liberam oxigênio para a atmosfera. Cerca de 100 bilhões de toneladas de carbono por ano são ligadas em compostos de carbono pela fotossíntese.

Alguns desses carboidratos são usados pelos próprios organismos fotossintetizantes. As plantas liberam dióxido de carbono de suas raízes e folhas para a atmosfera, e o fitoplâncton, as algas marinhas e as cianobactérias liberam o dióxido de carbono para a água, onde mantém um equilíbrio com o dióxido de carbono do ar. Cerca de 38.000 bilhões de toneladas de carbono estão "estocadas" como dióxido de carbono dissolvido nos oceanos, e em torno de 778 bilhões de toneladas na atmosfera. Parte dos carboidratos é usada pelos animais que se alimentam de plantas, algas, ou uns aos outros, liberando o dióxido de carbono. Uma enorme quantidade

de de carbono orgânico está contida em corpos de plantas mortas e outros organismos, assim como nas folhas e conchas descartadas, fezes e outros dejetos. Todos esses materiais são depositados no solo ou levados para o solo oceânico, onde em muitos casos são consumidos por decompositores — pequenos invertebrados, bactérias e fungos. O dióxido de carbono é também liberado por esses processos para a atmosfera e os oceanos. Uma vasta quantidade de carbono — estimada em 18.000.000 de bilhões de toneladas — está fixada na forma de rocha calcária (carbonato de cálcio). Depósitos dessa rocha calcária representam as conchas das primeiras criaturas marinhas.

(continua)

O Ciclo do Carbono, o Efeito Estufa e o Aquecimento Global (continuação)

O carbono reentra no ciclo se e quando os depósitos calcários são expostos à atmosfera (por soerguimento geológico) e os processos de degradação se iniciam. Outro grande estoque de carbono está abaixo da superfície da terra na forma de carvão e óleo, depositado há cerca de 300 milhões de anos.

Ao longo dos anos e ocorrendo por todo o planeta Terra, os processos naturais de fotossíntese e respiração são essencialmente equilibrados entre eles. No decorrer de longos períodos no tempo geológico, a concentração de dióxido de carbono na atmosfera tem variado, mas nos últimos 10.000 anos — pelo menos até a Revolução Industrial — tem se mantido relativamente constante. Em volume, o dióxido de carbono representa uma pequena proporção da atmosfera, apenas cerca de 0,036%. Entretanto, isto é significativo porque o dióxido de carbono juntamente com o vapor de água, metano e outros gases absorvem a radiação infravermelha. Enquanto permitem que a luz solar passe para a superfície da Terra, esses gases impedem que o calor (radiação infravermelha) seja irradiado de volta para o espaço. Assim, a atmosfera se aquece. Parte do calor da atmosfera é transferido para os oceanos, aumentando a sua temperatura. À medida que a atmosfera e os oceanos se aquecem, a temperatura global da Terra aumenta. Como o dióxido de carbono e outros gases capturam a radiação solar de forma semelhante ao vidro de uma estufa, o aquecimento global produzido desta maneira é chamado de **efeito estufa**. Desde 1850, a concentração de dióxido de carbono na atmosfera tem aumentado de 270 partes por milhão (ppm) para as atuais 360 ppm, devido principalmente ao nosso uso de combustíveis fósseis, tais como carvão, petróleo e gás natural, pela poluição do solo e pela destruição e queimada de florestas, particularmente nos trópicos. Durante pelo menos as duas últimas décadas do século 20, o conteúdo de dióxido de carbono da atmosfera tem aumentado em uma taxa de cerca de 0,4% ao ano.

Embora 95% do dióxido de carbono dos combustíveis fósseis seja liberado no Hemisfério Norte, há apenas uma diferença de 3 ppm nos níveis de dióxido de carbono atmosférico entre os hemisférios Norte e Sul. Usando modelos de circulação atmosférica junto com estimativas de absorção de dióxido de carbono pelos oceanos, os pesquisadores foram capazes de verificar essa pequena diferença na concentração de dióxido de carbono atmosférico entre os dois hemisférios. Existe uma forte evidência de que o carbono desaparecido seja encontrado nas florestas coníferas do norte ou boreal da América do Norte e Eurásia, apontando para estas florestas como o principal fator no equilíbrio global do carbono. (Interessantemente, nas florestas de abeto negro, a camada de musgo assimila e armazena tanto carbono quanto os ramos das árvores.) Enquanto o aumento da preocupação sobre a devastação das árvores nas florestas temperadas tem diminuído essa prática, pouco tem sido feito para deter a ameaça às florestas boreais.

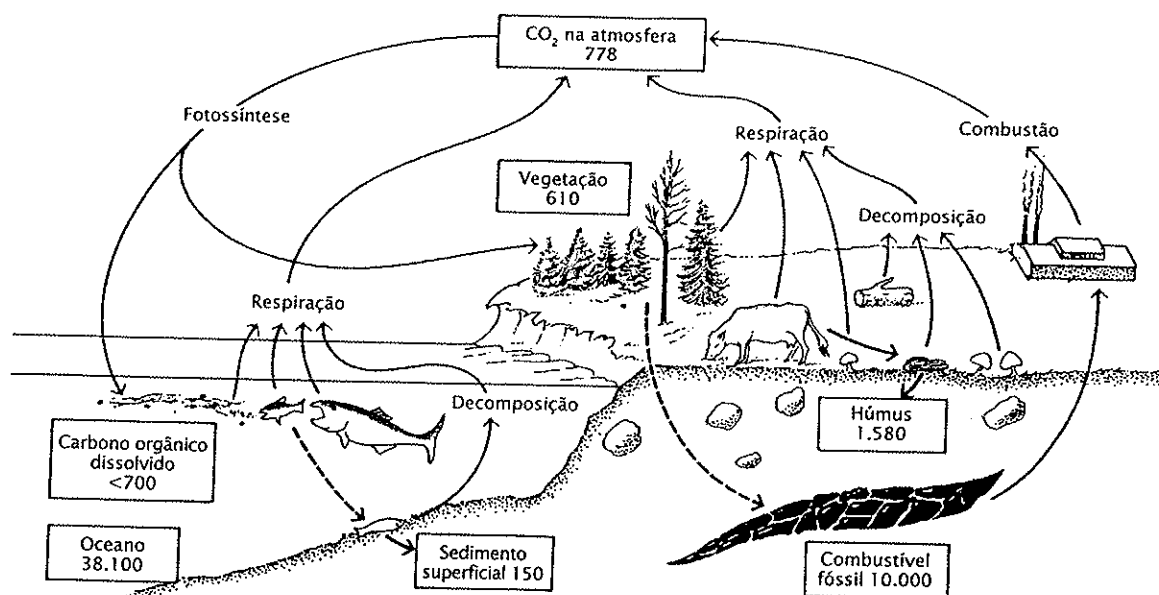
No início dos anos 1980, um grande estudo realizado pela Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos previu que o aumento na "manta" de dióxido de carbono aumentaria significativamente a temperatura média sobre a Terra, começando na virada do século. Estudos subsequentes, que observaram que as temperaturas na década de 1980 e início da década de 1990 foram as mais altas já registradas desde que foi iniciado o acompanhamento da temperatura global, convenceram não apenas a maioria dos membros da comunidade científica, mas também líderes políticos de todo o mundo de que o aumento é real e já começou. Se a tendência de aquecimento continuar, em meados do século 21 a temperatura média da Terra pode aumentar de 1,5 para 4,5°C.

As consequências deste aumento de temperatura global não são conhecidas ao certo. Em algumas partes do mundo, as estações do ano podem ser encurtadas, as chuvas aumentadas e, juntamente com o aumento nos níveis de dióxido de carbono disponível para as plantas, a produtividade agrícola pode aumentar. Entretanto, em outras partes

do mundo pode haver redução na precipitação, diminuindo a produtividade agrícola, e em áreas já áridas pode ocorrer uma aceleração, ampliando os grandes desertos do mundo. Nem todas as espécies de plantas respondem da mesma forma aos altos níveis de dióxido de carbono. Espera-se que as plantas C_3 respondam de forma mais intensa aos maiores níveis de dióxido de carbono, aumentando a fotossíntese e o crescimento, enquanto a fotorrespiração é efetivamente minimizada. A resposta das plantas C_4 não deve ser tão significativa, uma vez que elas perderiam sua vantagem competitiva sobre as plantas C_3 . Aumentos no nível dos oceanos, resultante do derretimento do gelo polar, trariam uma ameaça potencial não apenas aos seres humanos habitantes das regiões costeiras, mas também para vários organismos marinhos que vivem ou se reproduzem nas águas rasas do limite continental.

Embora nos pareça que o aquecimento global seja a consequência inevitável das atividades humanas passadas e presentes, esforços nacionais e internacionais estão sendo feitos para desenvolver estratégias para a agricultura, para o uso de energia e para a industrialização, que deverão diminuir — e talvez ao final reverter — o processo. Na Reunião das Nações Unidas em 1992, no Rio de Janeiro, por exemplo, os líderes dos países do mundo industrializado assinaram a Convenção de Mudança Climática, com o objetivo de estabilizar as emissões de dióxido de carbono até o ano 2000. Posteriormente, na Conferência Climática de Kyoto, que foi realizada em Kyoto, no Japão, em dezembro de 1997, um Protocolo foi adotado para reduzir as emissões de gases do efeito estufa. O Protocolo requereu que 39 nações industriais, responsáveis atualmente por três quartos da liberação do CO_2 dos combustíveis fósseis, reduzam, até 2012, esses níveis aos percentuais de 1990. Se totalmente implementado, o Protocolo de Kyoto tem o potencial "para redirecionar a Terra de um caminho de superaquecimento climático para um mundo mais seguro". Infelizmente, mesmo se implementado o Protocolo, apenas retardaremos um pouco o aumento do CO_2 na atmosfera e, no máximo, se atrasará o aquecimento global por cerca de 10 anos. Permanece a questão se acorremos em tempo.

(continua)

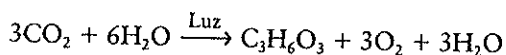


O ciclo do carbono As setas indicam o movimento dos átomos de carbono. Todos os números são estimativas da quantidade de carbono, expressas em bilhões de toneladas, estocada em vários reservatórios, referente ao ano 2000. A quantidade de carbono liberada pela respiração e pela combustão começou a exceder a quantidade de carbono fixada pela fotossíntese. A quantidade de carbono presente na atmosfera está atualmente aumentando em 3 bilhões de toneladas a cada ano.

RESUMO

Na Fotossíntese, a Energia Luminosa É Convertida em Energia Química e o Carbono É "Fixado" em Compostos Orgânicos

A equação balanceada e completa para a fotossíntese pode ser escrita como segue:



A primeira etapa da fotossíntese é a absorção de energia luminosa pelas moléculas de pigmentos. As clorofilas e os carotenóides são os pigmentos envolvidos na fotossíntese de eucariotos; estes pigmentos estão arranjados nos tilacóides dos cloroplastos como unidades fotossintéticas chamadas fotossistemas. A luz absorvida pelas moléculas de pigmento impulsiona seus elétrons para um nível maior de energia. Devido à forma com que as moléculas de pigmento estão arranjadas nos fotossistemas, elas são capazes de transferir esta energia para moléculas especiais de clorofila nos centros de reação. A maioria dos organismos fotossintetizantes contém dois fotossistemas — fotossistema I e fotossistema II. Aqueles que contêm apenas o fotossistema I podem realizar fotossíntese, mas não podem usar a água como doadora de elétron.

As diversas reações que ocorrem durante a fotossíntese são divididas em dois principais processos: as reações de trans-

dução de energia ou reações luminosas e as reações de fixação do carbono.

Nas Reações Luminosas, os Elétrons Fluem da Água para o Fotossistema II, Descem por Meio de uma Cadeia Transportadora de Elétrons para o Fotossistema I e por Último para o NADP⁺

No modelo atualmente aceito para as reações luminosas, a energia luminosa entra no fotossistema II, onde é aprisionada por moléculas de pigmento e passada para as moléculas de clorofila P₆₈₀ do centro de reação. Os elétrons energizados são transferidos da clorofila P₆₈₀ para um receptor de elétrons. À medida que os elétrons são removidos de P₆₈₀, eles são substituídos por elétrons de energia mais baixa provenientes das moléculas de água, e o oxigênio é produzido (fotólise). Pares de elétrons então passam para o fotossistema I ao longo de uma cadeia transportadora de elétrons. Essa passagem gera um gradiente de prótons que impulsiona a síntese de ATP a partir do ADP e fosfato (fotofosforilação). Enquanto isso, a energia absorvida no fotossistema I é passada para as moléculas de clorofila P₇₀₀ do centro de reação do fotossistema I. Os elétrons energizados são aceitos por último por uma molécula da coenzima NADP⁺, e os elétrons removidos da clorofila P₇₀₀ são substituídos pelos elétrons vindos do fotossistema II. A energia gerada a partir das reações dependentes de luz é estocada em moléculas de NADPH e no ATP, formado

pela fotofosforilação. A fotofosforilação também ocorre no fluxo cíclico de elétrons, um processo que não necessita do fotossistema II. O único produto do fluxo cíclico de elétrons é o ATP. Este ATP extra é requerido pelo ciclo de Calvin, que usa o ATP e o NADPH na proporção de 3:2.

Na Cadeia Transportadora de Elétrons, o Fluxo de Elétrons É Acoplado a uma Bomba de Prótons e a Síntese de ATP Ocorre Via um Mecanismo Quimiosmótico

Como na fosforilação oxidativa da mitocôndria, a fotofosforilação nos cloroplastos é um processo quimiosmótico. À medida que os elétrons fluem na cadeia transportadora de elétrons do fotossistema II para o fotossistema I, os prótons são bombeados do estroma para dentro do lúmen do tilacóide, criando um gradiente de energia potencial. Os prótons fluindo a favor deste gradiente do lúmen dos tilacóides de volta para o estroma passam através da ATP sintase, gerando ATP.

No Ciclo de Calvin, o CO₂ É Fixado por Meio de uma Via de Três Carbonos

Nas reações de fixação do carbono, que ocorrem no estroma do cloroplasto, o NADPH e o ATP produzidos nas reações luminosas são utilizados para reduzir o dióxido de carbono a carbono orgânico. O ciclo de Calvin é responsável pela fixação inicial de CO₂ e pela posterior redução do novo carbono fixado. No ciclo de Calvin, uma molécula de CO₂ combina-se com um composto inicial, um açúcar de cinco carbonos chamado ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP), para formar duas moléculas do composto de três carbonos 3-fosfoglicerato (PGA). O PGA é então reduzido a uma molécula de três carbonos, o gliceraldeído 3-fosfato (PGAL), com os elétrons fornecidos pelo NADPH e a energia fornecida pela hidrólise do ATP. A cada volta do ciclo, um átomo de carbono entra no ciclo. Três voltas do ciclo produzem uma molécula de gliceraldeído 3-fosfato. Em cada volta do ciclo, a RuBP é regenerada. A maioria do carbono fixado é convertida em sacarose ou amido.

A Via de Fixação do Carbono em Plantas C₄ É uma Solução para o Problema da Fotorrespiração

Chamam-se plantas C₃ aquelas nas quais o ciclo de Calvin é a única via de fixação de carbono e o primeiro produto detectável da fixação de CO₂ é o composto de três carbonos PGA. Nas então chamadas plantas C₄, o CO₂ é inicialmente fixado ao fosfoenolpiruvato (PEP) presente nas células do mesófilo, para produzir oxaloacetato, um composto de quatro carbonos. O oxaloacetato é rapidamente convertido em malato (ou aspartato, dependendo da espécie), que se move das células do mesófilo para as células da bainha do feixe. Lá o malato é descarboxilado e o CO₂ entra no ciclo de Calvin reagindo com a RuBP para formar PGA. Assim, a via C₄ ocorre nas células do mesófilo, mas o ciclo de Calvin ocorre nas células da bainha do feixe.

As plantas C₄ utilizam mais eficientemente o CO₂ que as plantas C₃, em parte porque a PEP carboxilase não é inibida

pelo O₂. Assim, as plantas C₄ podem manter a mesma taxa fotossintética que as plantas C₃, mas com uma abertura estomática menor e, dessa forma, com menor perda de água. Além disso, as plantas C₄ são mais competitivas que as plantas C₃ em altas temperaturas.

As Plantas CAM Podem Fixar CO₂ no Escuro

O metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) ocorre em muitas plantas suculentas. Em plantas CAM, a fixação do CO₂ ao fosfoenolpiruvato (PEP) para formar oxaloacetato ocorre durante a noite, quando os estômatos estão abertos. O oxaloacetato é rapidamente convertido em malato, que é estocado ao longo da noite no vacúolo na forma de ácido málico. Durante o dia, quando os estômatos estão fechados, o ácido málico é recuperado do vacúolo e o CO₂ fixado é transferido para a RuBP do ciclo de Calvin. A via C₄ e o ciclo de Calvin ocorrem dentro das mesmas células nas plantas CAM; por isso, essas duas vias, que são espacialmente separadas nas plantas C₄, são temporalmente separadas nas plantas CAM.

QUESTÕES

1. Explique como a reação de Hill e o uso do ¹⁸O₂ forneceram evidências para a proposta de van Niel de que a água e não o dióxido de carbono é a fonte do oxigênio liberado na fotossíntese.
2. Qual a relação entre o espectro de absorção de um pigmento e o espectro de ação de um processo que depende deste mesmo pigmento?
3. À medida que os elétrons excitados retornam para o nível basal, a energia liberada tem três possíveis rotas. Quais são essas rotas e quais são os dois eventos liberadores de energia envolvidos na fotossíntese?
4. O que é fotofosforilação e qual é a relação entre este processo e a membrana do tilacóide?
5. Distinguir entre fluxo de elétrons cíclico e fluxo de elétrons não-cíclico e fotofosforilação. Quais são os produtos produzidos por cada um deles? Por que a fotofosforilação cíclica é essencial para o ciclo de Calvin?
6. O dióxido de carbono corresponde a apenas 0,036% do ar nas condições atmosféricas atuais, mas é o suficiente para que toda a fotossíntese ocorra. Entretanto, outras condições podem aparecer sob as quais a concentração de CO₂ torna-se inadequada para a fotossíntese. Quais são algumas destas condições?
7. Por meio de um diagrama legendado, explique o termo anatomia Kranz.
8. De que maneiras as plantas C₄ têm vantagens sobre as plantas C₃?
9. Enquanto a via C₄ e o ciclo de Calvin (via C₃) são *espacialmente separados* nas plantas C₄, nas plantas CAM essas vias são *temporalmente separadas*. Explique.
10. Diz-se que as plantas CAM têm sabor adocicado durante o dia e azedo durante a noite. Explique o porquê.
11. Como a Rubisco está envolvida na fotossíntese e na fotorrespiração, e por que a fotorrespiração pode ser prejudicial para uma planta?