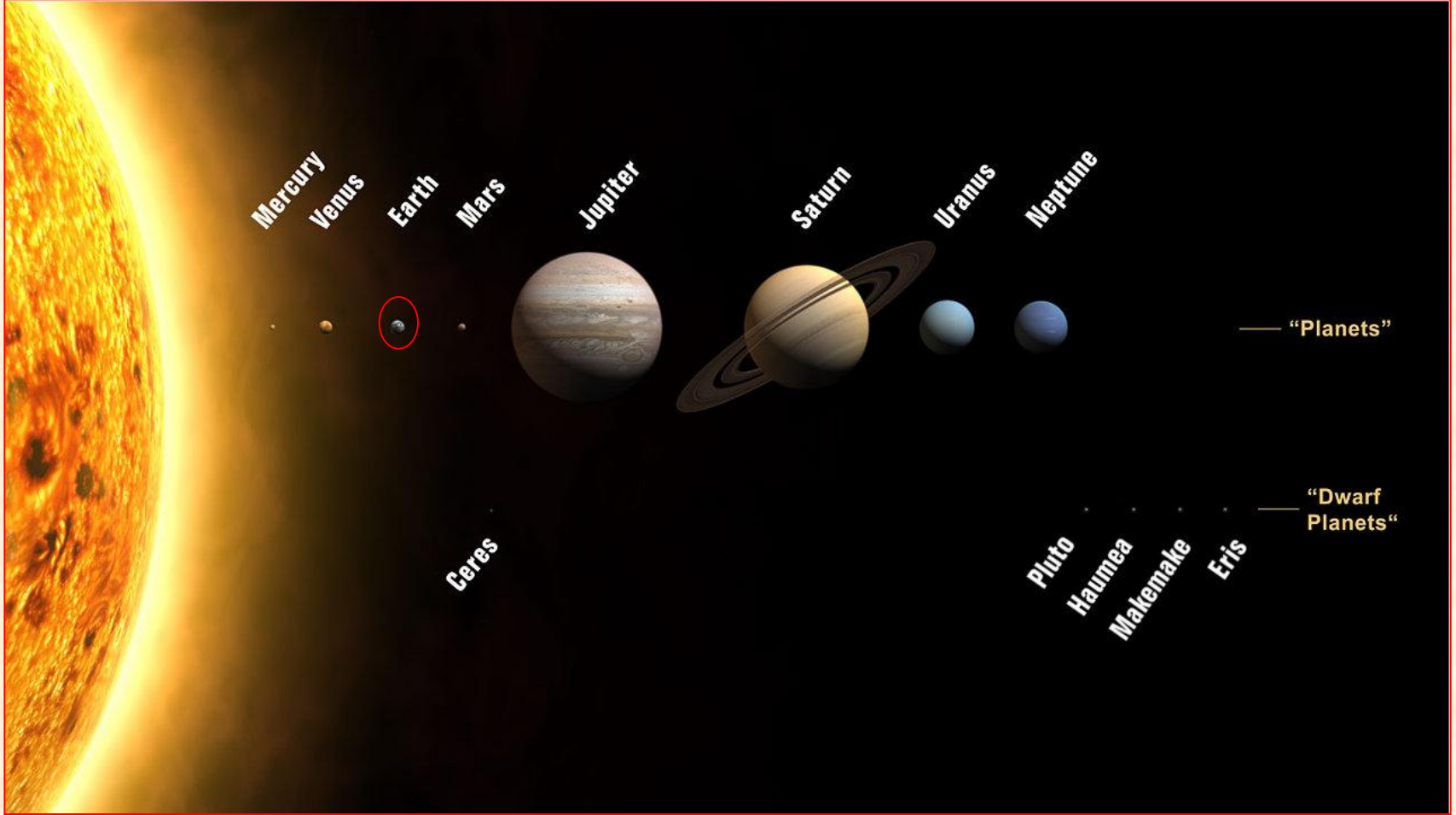


# 3.FOTOSSÍNTESE

## Fase Fotoquímica



Mercury

Venus

Earth

Mars

Jupiter

Saturn

Uranus

Neptune

Ceres

Pluto

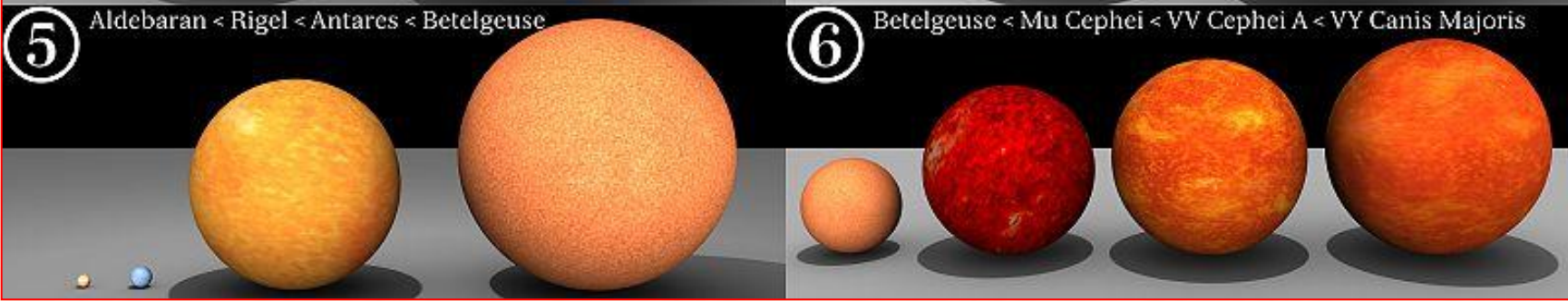
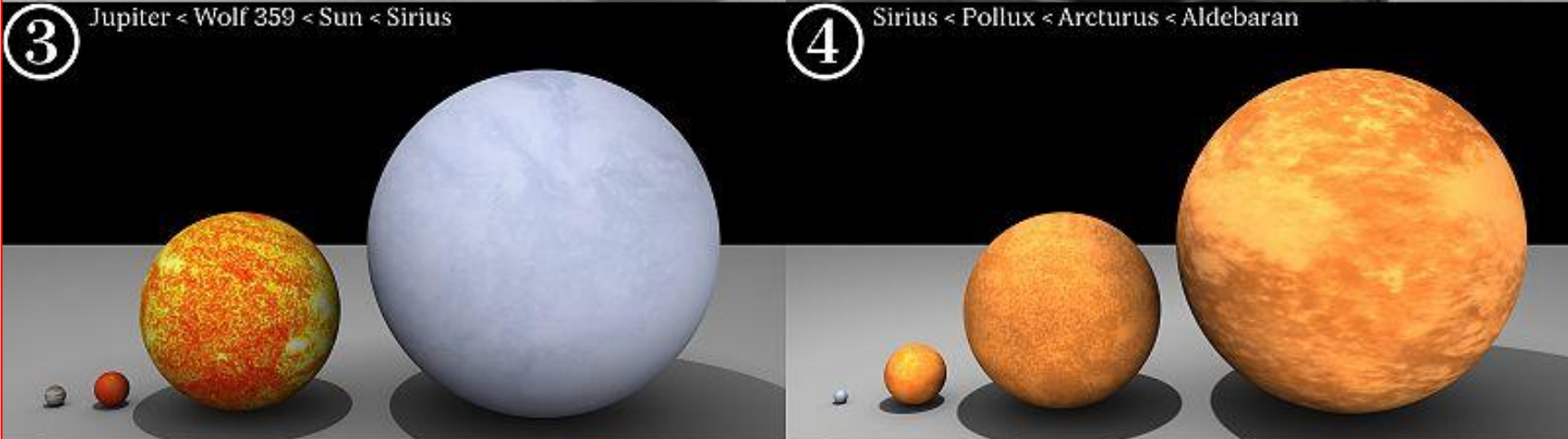
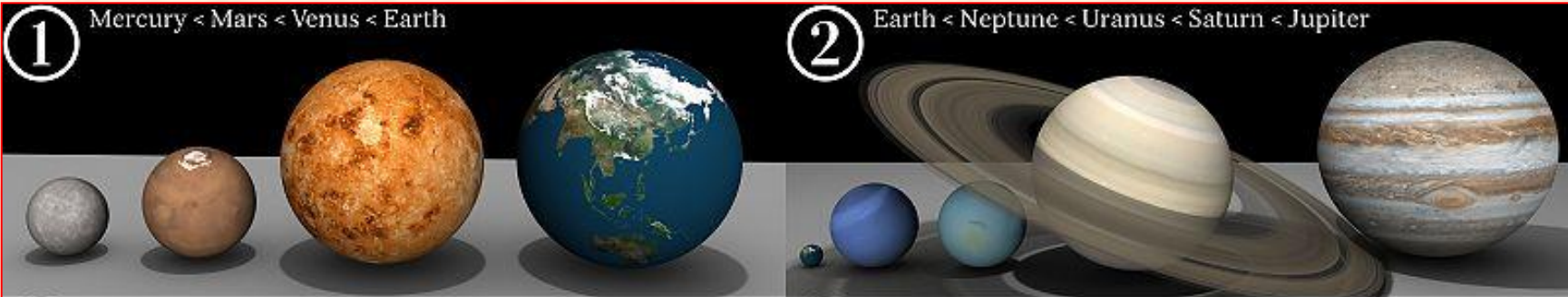
Haumea

Makemake

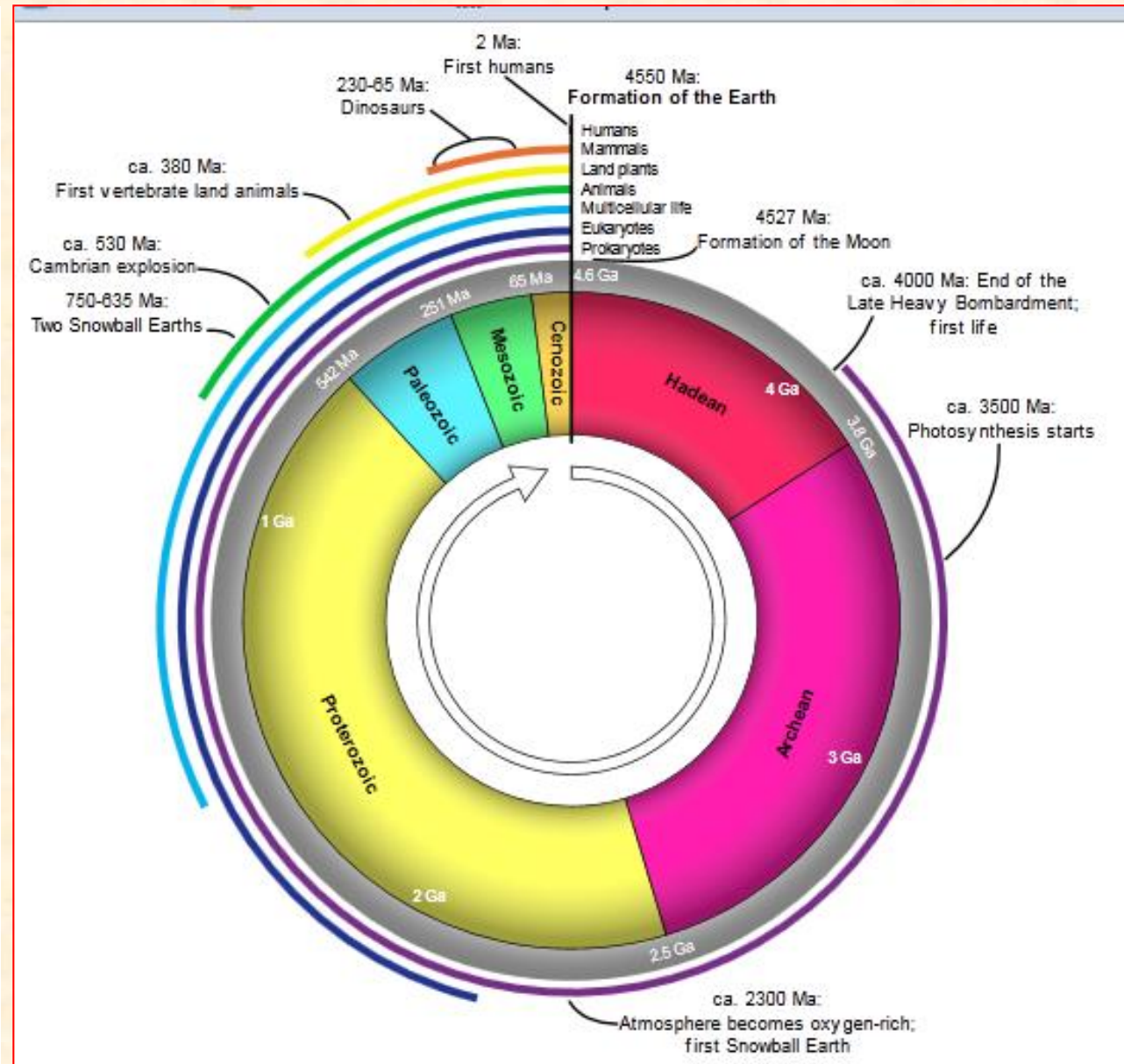
Eris

— "Planets"

— "Dwarf Planets"



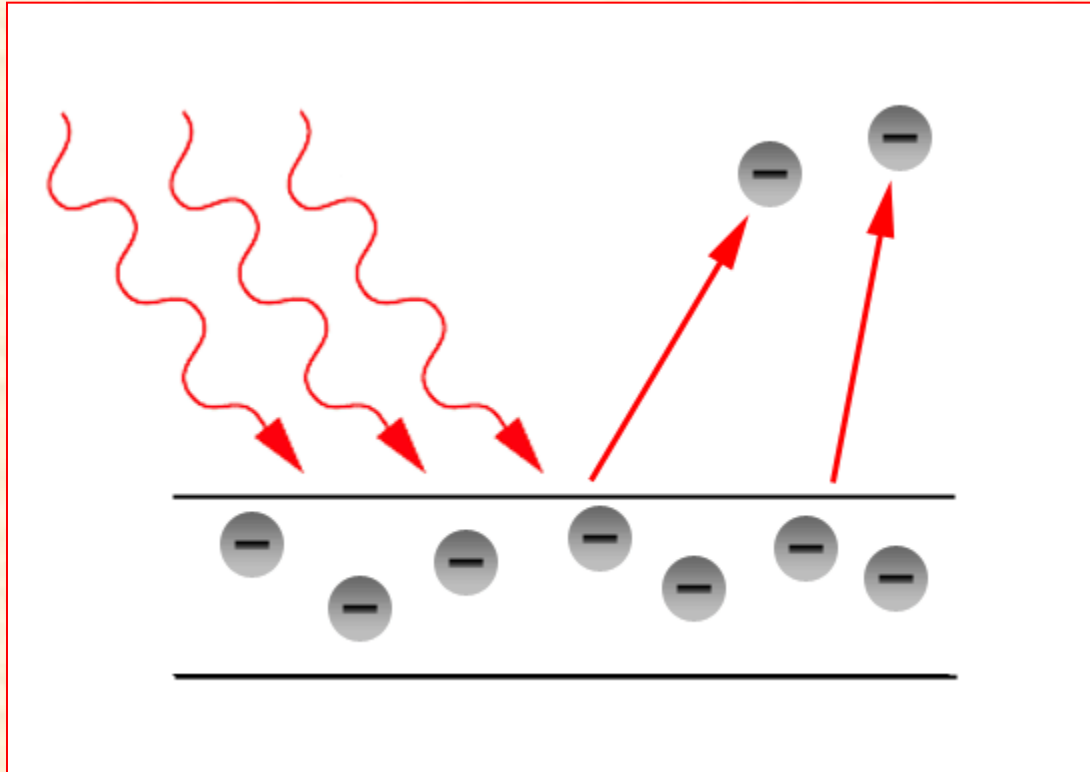
Esta representação relógio mostra algumas das principais unidades de tempo geológico e eventos definitivos da história da Terra. O eon hadeano (maior subdivisão de tempo na escala de tempo geológico) representa o tempo antes registro fóssil da vida na Terra. O seu limite superior é agora considerado como 4,0 Ga [1 Ga = mil milhões de anos] outras subdivisões refletem a evolução da vida: o *Arqueano* e *Proterozóico* são duas eras; o *Paleozóico*, *Mesozóico* e *Cenozóico* são eras do éon Fanerozóico. O período de dois milhões do **Quaternário** (o tempo de humanos reconhecíveis), é demasiado pequeno para ser visível na escala.



# Luz

- Newton: Feixes de partículas
  - Maxwell: ondas eletromagnéticas
  - Einstein: efeito fotoelétrico
- 
- Movimentos ondulatórios na forma de pacotes de energia (fótons)

# Efeito Fotoelétrico:



O efeito fotoelétrico é a emissão de elétrons por um material, geralmente metálico, quando exposto a uma radiação eletromagnética (como a luz) de frequência suficientemente alta (vai depender do material).

# Radiação Solar:

- Brilho da radiação superfície externa da terra (insolação) =  $1.360 \text{ watts m}^{-2}$ 
  - ✓  $27.000 \mu\text{moles de fluxo de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
- Superfície da terra (nível do mar) =  $400 \text{ watts m}^{-2}$ 
  - ✓  $1.800\text{-}2.000 \mu\text{moles de fluxo de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
  - ✓ 15 vezes mais energia na superfície externa
- Varia em função:
  - ✓ latitude, altitude e condições climáticas

# Radiação Solar:

- Maior parte da radiação solar é filtrada
  - **A radiação UV:**
    - *camada de ozônio ( $O_3$ ) e oxigênio ( $O_2$ )*
  - **Radiação infravermelha (calórica):**
    - *vapor de água ( $H_2O$ ) e dióxido de carbono ( $CO_2$ )*
- Radiação solar que entra na terra:
  - Apenas 45% na faixa espectral da *RFA*
  - 400 e 700 nm



## Por que o céu é azul e o pôr-do-sol é vermelho

Parte da energia radiante visível proveniente do sol é dispersada antes de atingir a superfície da Terra. As moléculas gasosas e pequenas partículas da atmosfera dispersam luz principalmente de comprimentos de onda curtos (chamada de dispersão de Rayleigh). Isso explica por que o céu é azul: os comprimentos de onda azuis são os visíveis mais curtos, comuns no espectro solar.

Quando vemos a luz azul dispersa da superfície da Terra, o céu nos parece azul.

No final do dia, o ângulo da luz solar incidente é muito mais acentuado\* em relação à superfície da Terra, e a luz azul é refratada (inclinada bem acima da superfície pela atmosfera). Com os comprimentos de onda azul removidos, o que resta são os comprimentos

de onda mais longos (cores avermelhadas), que produzem os vermelhos e laranjas do pôr-do-sol. Além disso, a dispersão da luz por partículas grandes é mais efetiva para comprimentos de onda maiores. É por isso que a poeira vulcânica, a poluição particulada e outras fontes de material suspenso na atmosfera podem resultar em um pôr-do-sol particularmente intenso.

**A dispersão ótica** é o fenômeno que causa a separação de uma onda em várias componentes espectrais com diferentes frequências.

**A refração** consiste na mudança na direção de uma onda ao atravessar a fronteira entre dois meios com diferentes índices de refração.

**Índice de Refração:** Índice de refração é uma relação entre a velocidade da luz no vácuo ( $c$ ) e a velocidade da luz em um determinado meio.

Vácuo: 1,0000

Ar: 1,0003 (aprox. 20°C)

Água: 1,3321 (pura, aprox. 20°C)

Gelo: 1,3100

Álcool: 1,3600

Glicerina: 1,47

Vidro: 1,5000 a 1,9000

Sal de cozinha: 1,54

Quartzo: 1,54

Bissulfeto de carbono: 1,63

Zircônio: 1,92

Diamante: 2,4200

Rutilo: 2,80

Acrílico: 1,49

<b>Ambiente ou fonte luminosa:</b>	<b>Fator de Conversão:</b> <i>watts m<sup>-2</sup> para <u>μmoles de fluxo de fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup></u></i> <b>(multiplicar por:)</b>	<b>Fator de Conversão:</b> <i>K Lux (400 700 nm) para <u>μmoles de fluxo de fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup></u></i> <b>(multiplicar por:)</b>
Luz solar (dia limpo)	4,6	18
Luz solar (dia nublado)	4,2	19
Lâmpada de metal halide (lâmpadas de projetores)	4,6	14
Lâmpada fluorescente branca	4,6	12
Lâmpada incandescente	5,0	20

## Lei de Planck:

$$( E = h \cdot \nu )$$

E = energia

h = Constante de Planck ( $h = 6,626069 \times 10^{-34} \text{ J} \cdot \text{s}$ )

$\nu$  = frequência

Como  $\nu = c/\lambda$ , então:

$$E = h \cdot c/\lambda$$

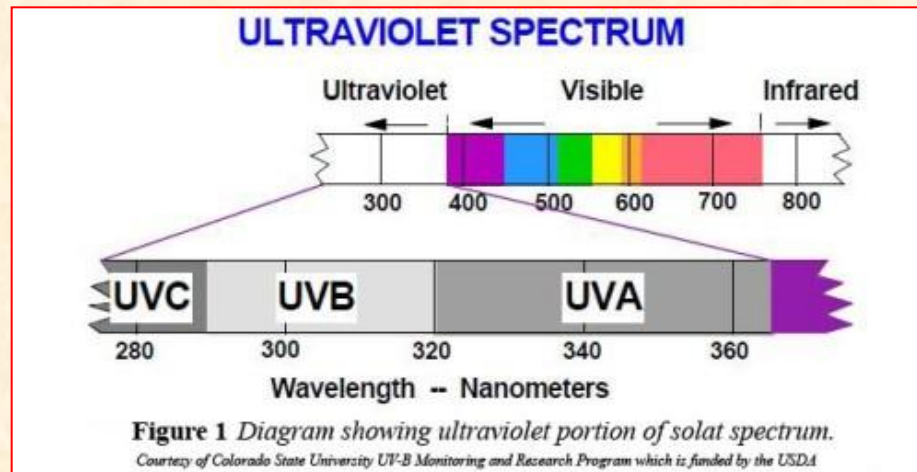
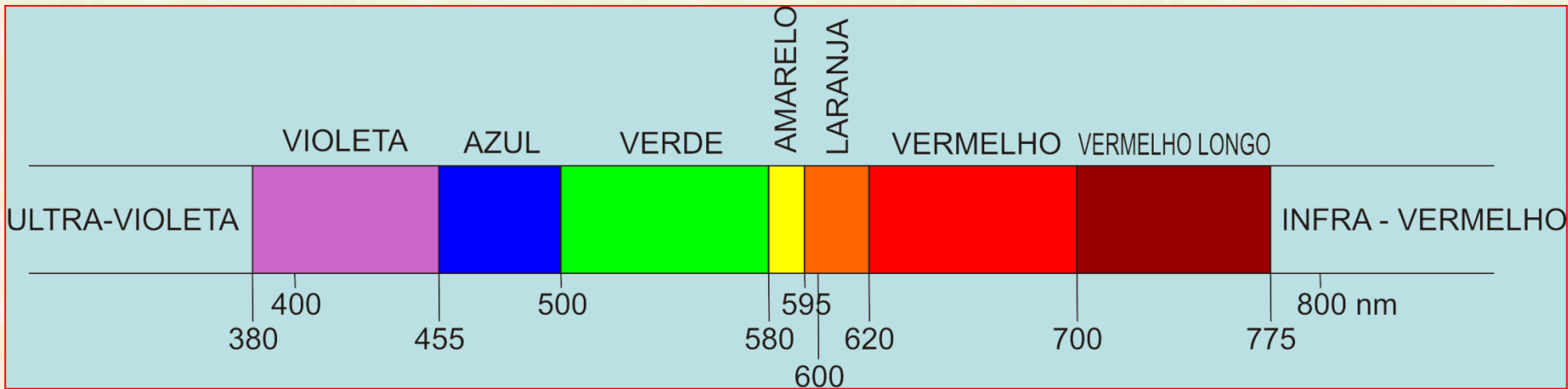
c = velocidade da luz ( $\sim 300.000 \text{ km/s}$  ou  $299.792.458 \text{ m/s}$ )

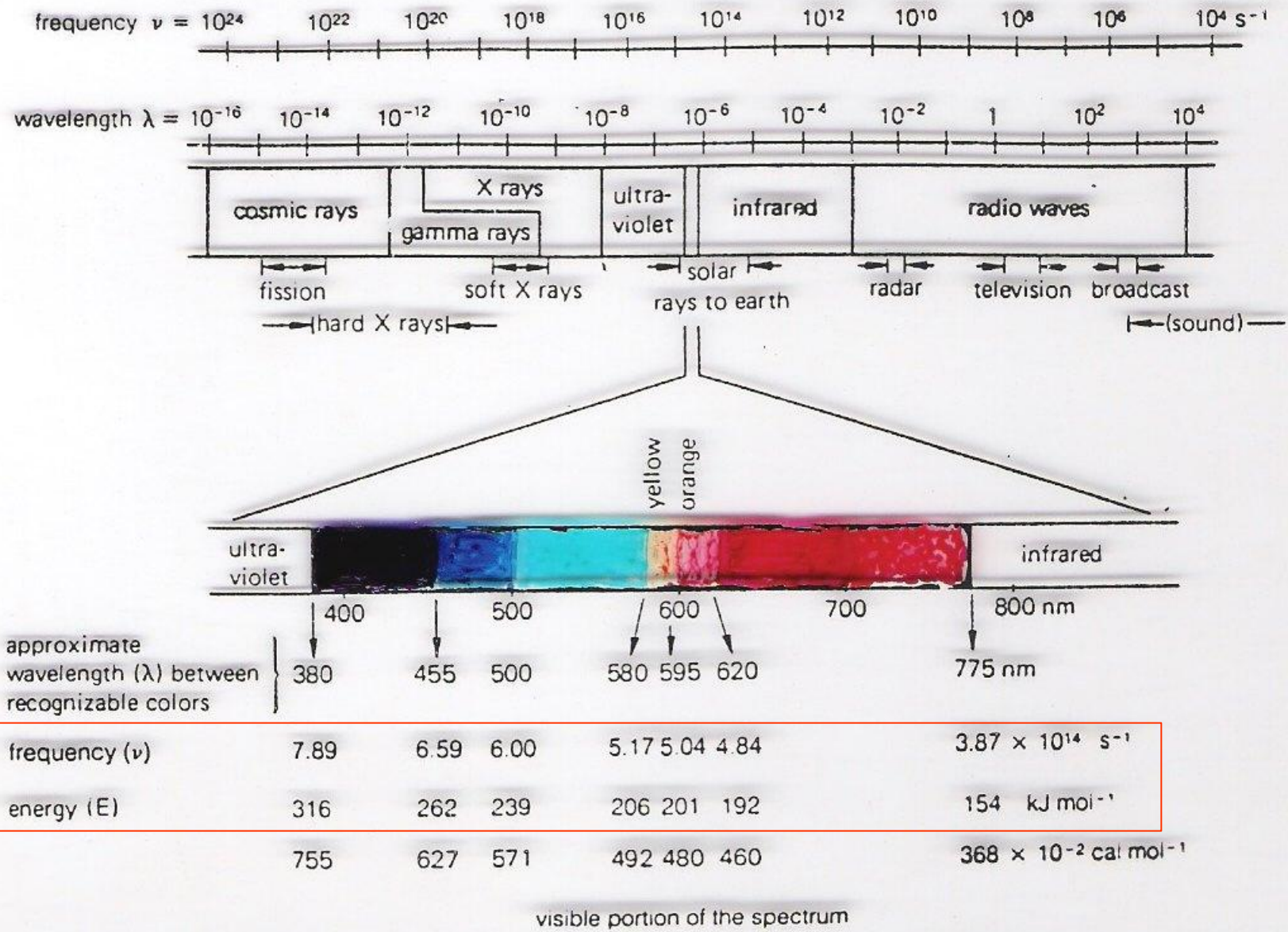
$\lambda$  = Comprimento de onda em nm ( $10^{-9} \text{ m}$ )

Energia de um fóton é inversamente proporcional ao comprimento de onda!

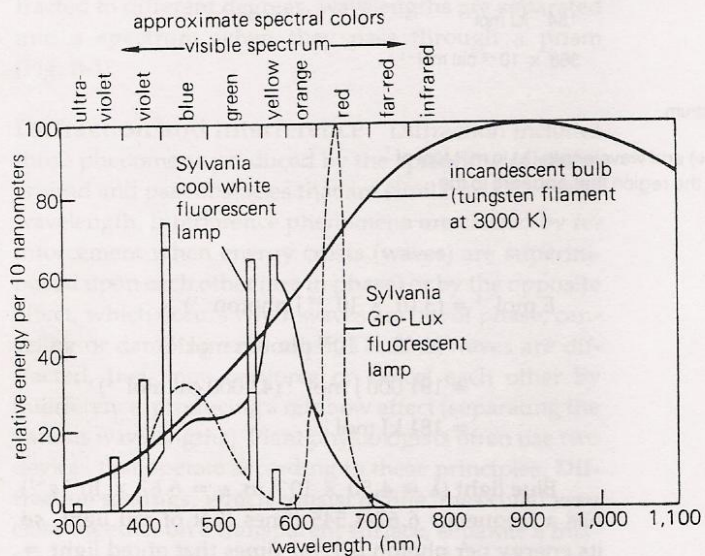
# Espectro da radiação luminosa

(UV próximo – Visível - Infra-vermelho)

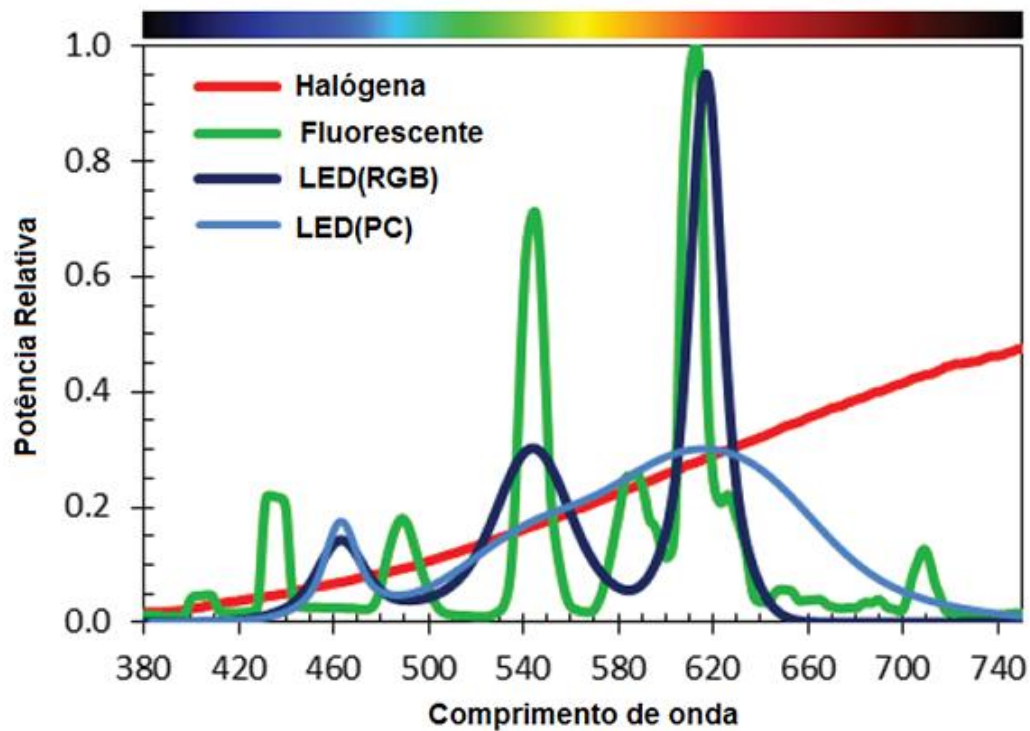




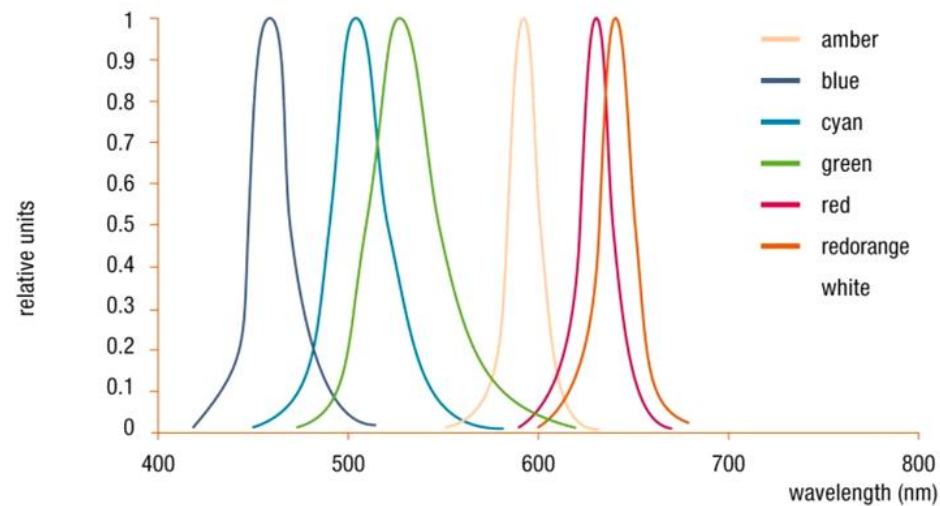
**Figure B-2** The electromagnetic spectrum, using both frequency ( $\nu$ ) and wavelength ( $\lambda$ ) in m. Most of the spectrum is shown, and the visible portion is expanded to depict the region that appears to the human eye to have various colors.



**Figure B-3** Emission spectra for several light sources. Note incandescent lamp peak at about  $1.0 \mu\text{m}$ , mercury emission lines in fluorescent lamp spectra, infrared peaks ( $0.85$  to  $1.05 \mu\text{m}$ ) from the xenon lamp, and solar peak in the middle portion of the visible spectrum (between the dashed vertical lines).



## RELATIVE SPECTRAL DISTRIBUTION

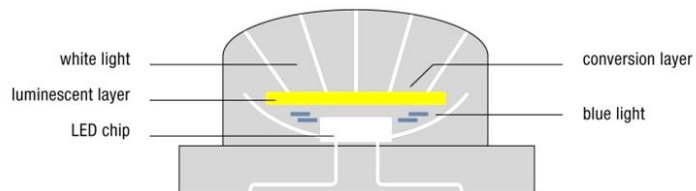


O material do semiconductor do LED determina o comprimento de onda dominante e, portanto, a cor da luz sendo emitida

### Fotoluminescência: Os LEDs azuis se tornam brancos

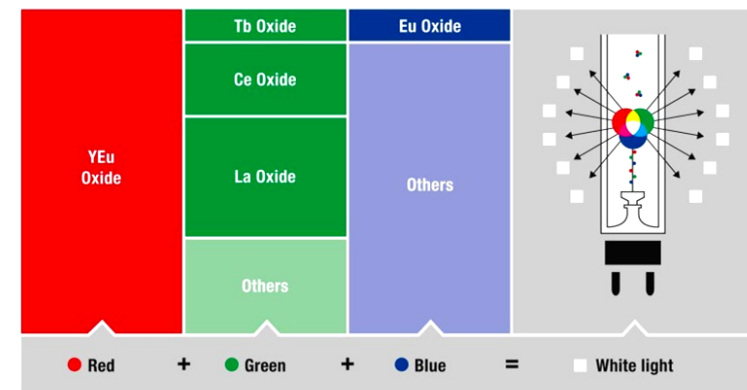
O procedimento mais comum é o princípio da fotoluminescência. Aqui, uma camada fina de fósforo é aplicada à parte superior do LED azul. A luz azul rica em energia das ondas curtas do LED estimula a camada de fósforo a acender e ela emite luz amarela de baixa energia. Parte da luz azul é então transformada em luz branca. O tom da cor da luz branca pode variar com a medida do corante do fósforo. Diferentes tons de branco como, por exemplo, o branco quente, branco neutro ou branco frio são assim produzidos

### WHITE LED LIGHT IS PRODUCED NORMALLY ACCORDING TO THE PRINCIPLE OF LUMINESCENCE CONVERSION:



A wafer-thin yellow phosphorus layer is deposited over a blue LED chip. It converts the blue light into white light.

### THE GENERATION OF WHITE LIGHT

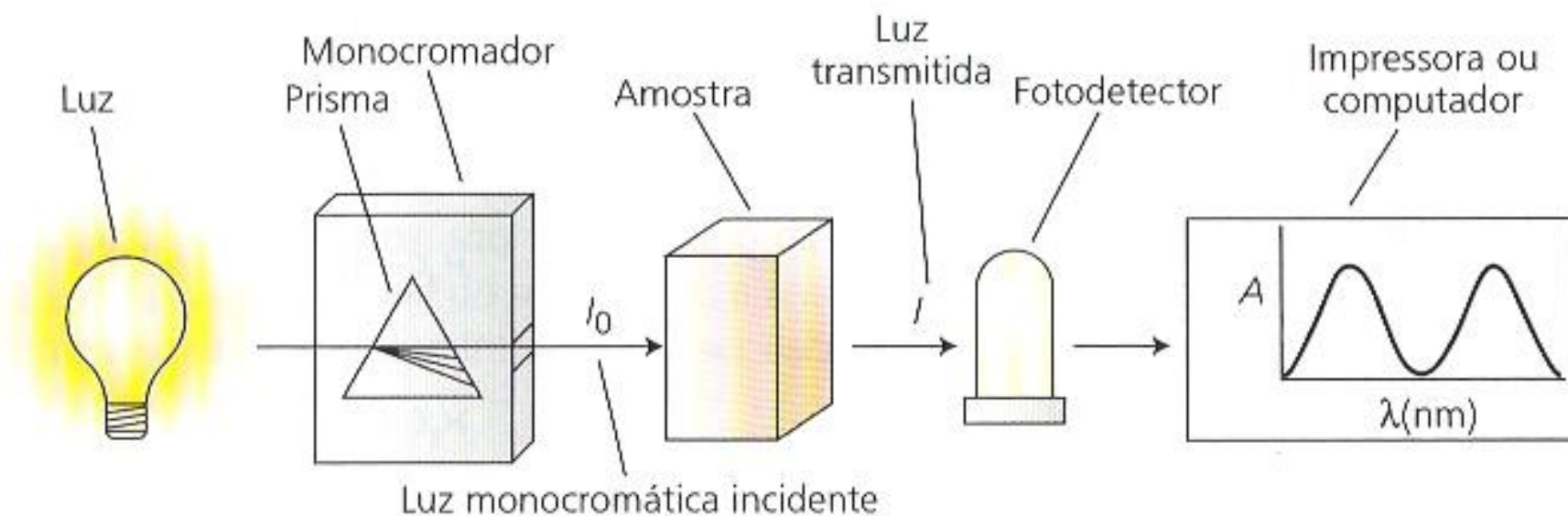


### A luz branca da mistura adicional de cores

O segundo método para produzir luz de LED branca é baseado no princípio da mistura adicional de cores. Nesse caso, a luz branca é produzida pela mistura das luzes vermelha, verde e azul (RGB) em diferentes comprimentos de cor. A vantagem desse método é como segue: A cor da luz pode ser alterada pelo controle especificado. A luz branca bem como as luzes coloridas podem assim ser produzidas conforme desejado. Esse processo é usado, por exemplo, nos aparelhos de TV de LED onde os LEDs são usados para produzir a iluminação das imagens e a iluminação de fundo.

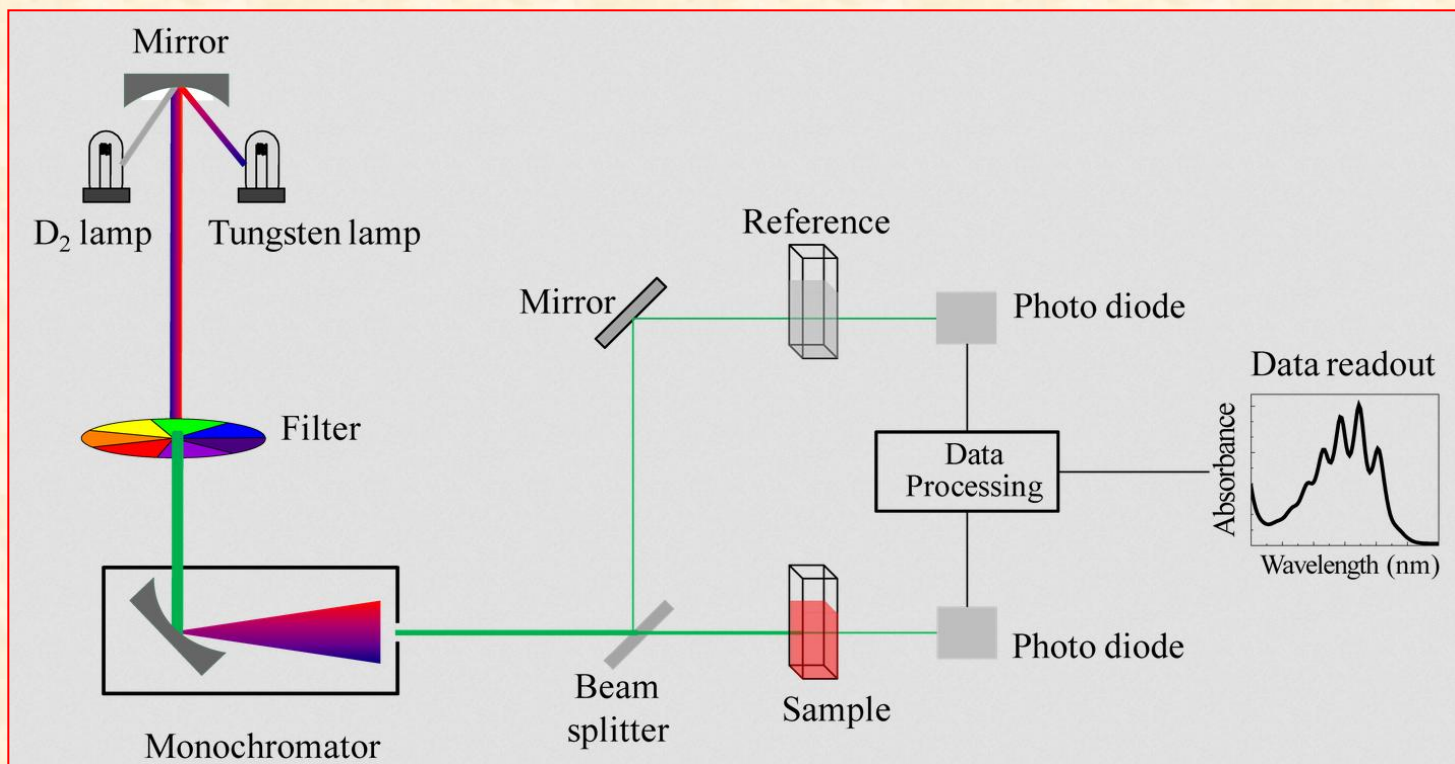


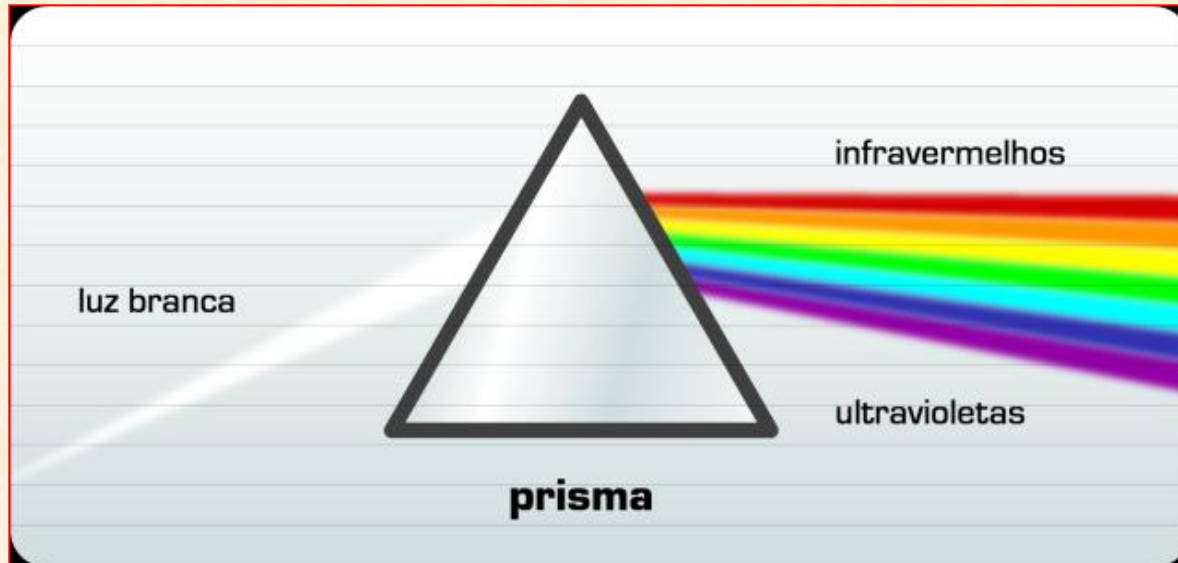
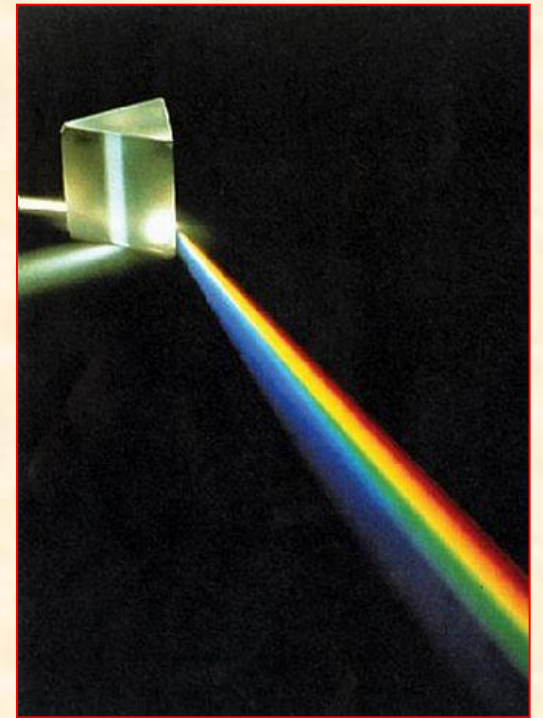
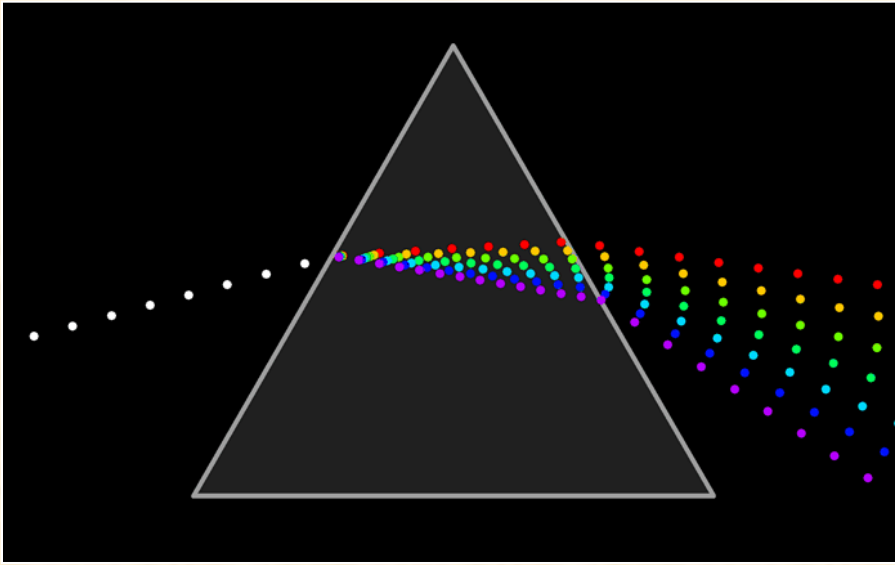




**FIGURA 7.4** Diagrama esquemático de um espectrofotômetro. O instrumento consiste de uma fonte luminosa, um monocromador que contém o seletor de comprimentos de onda tipo prisma, um receptáculo para amostras, um fotodetector e uma impressora ou computador. O comprimento da onda emitido pelo monocromador pode ser alterado por rotação do prisma; o gráfico de absorvância ( $A$ ) *versus* comprimento de onda ( $\lambda$ ) é denominado espectro.

**Espectrofotômetro de duplo feixe:** Nesse tipo de instrumento, a luz é dividida em dois feixes antes de atingir a amostra. Deve-se ter o cuidado para não confundir um feixe que já sai duplicado da fonte de radiação com um feixe que é duplicado somente após atravessar o monocromador. No caso do espectrofotômetro de duplo feixe, a fonte de luz emite somente um feixe, que chega ao prisma ou rede de difração, como no espectrofotômetro de feixe simples, e somente depois de passar pelo monocromador é que o feixe é dividido em dois. Um dos caminhos do feixe é utilizado para a referência e o outro para a amostra. Isto é bem vantajoso, pois a leitura de referência e a leitura da amostra podem ser feitas ao mesmo tempo, comparando a intensidade de luz entre os dois trajetos. Embora as medições de comparação de instrumentos de feixe duplo sejam mais fáceis e mais estáveis, os instrumentos de feixe único podem ter um alcance dinâmico maior e são opticamente mais simples e mais compactos





**Vermelho**

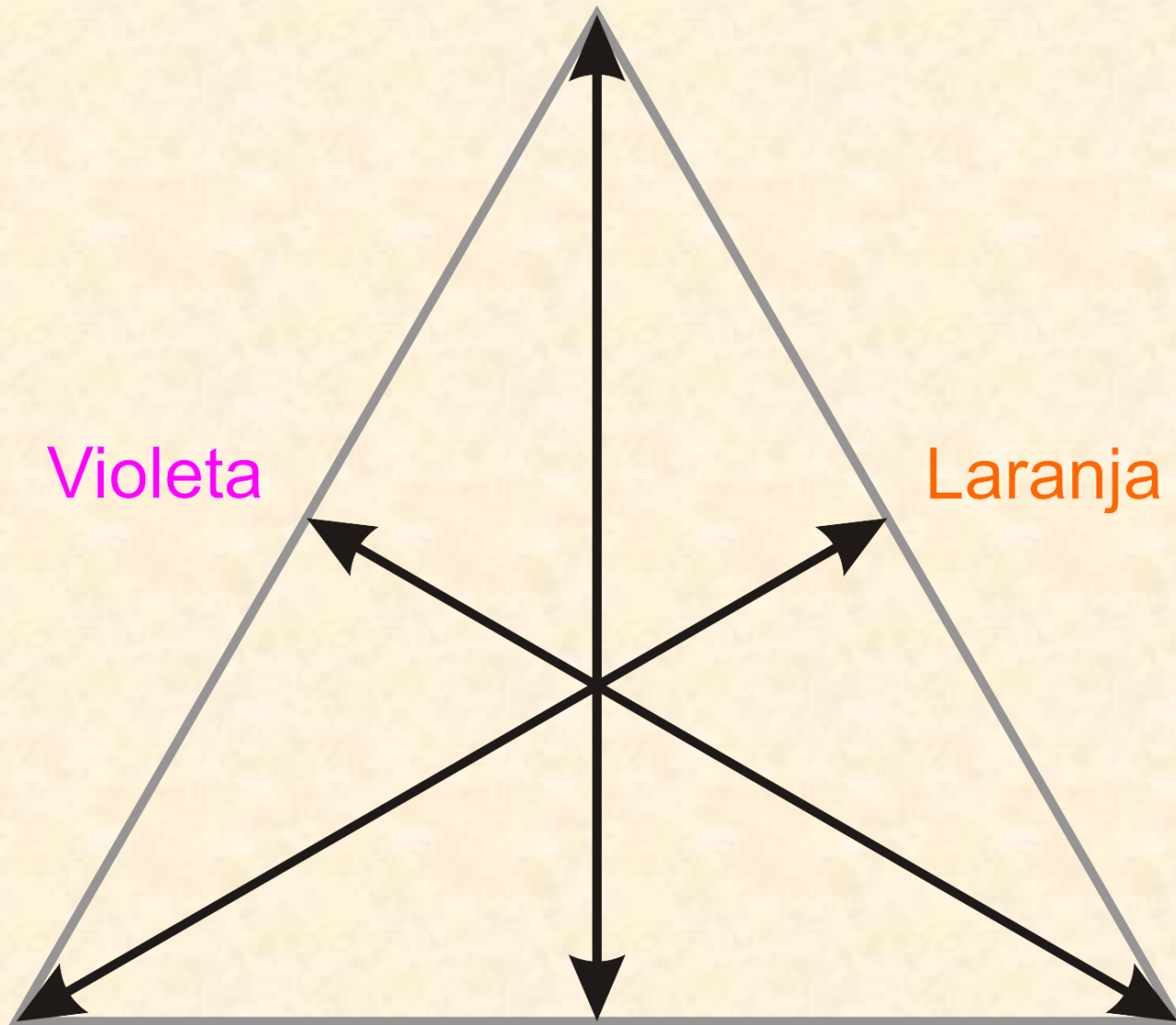
**Violeta**

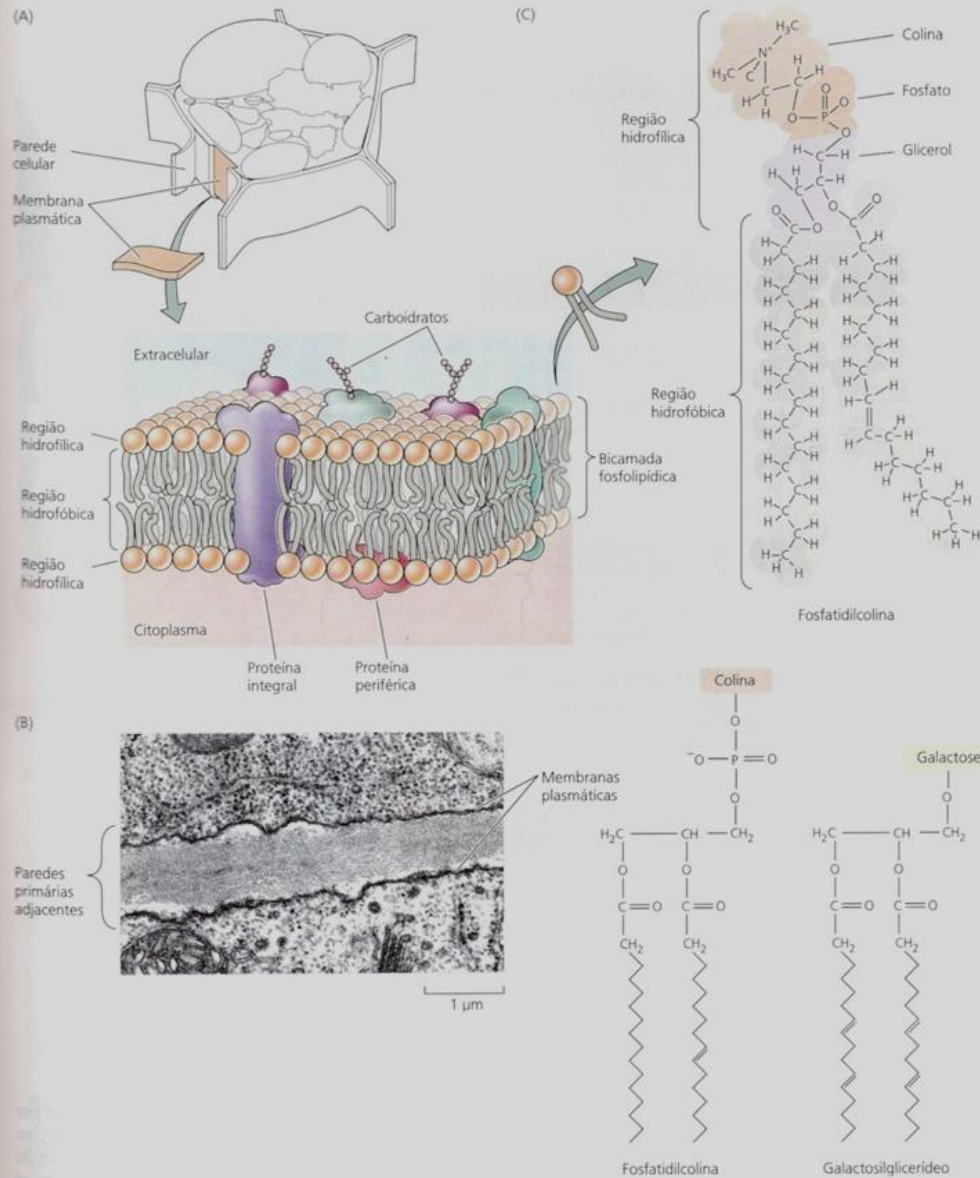
**Laranja**

**Azul**

**Verde**

**Amarelo**



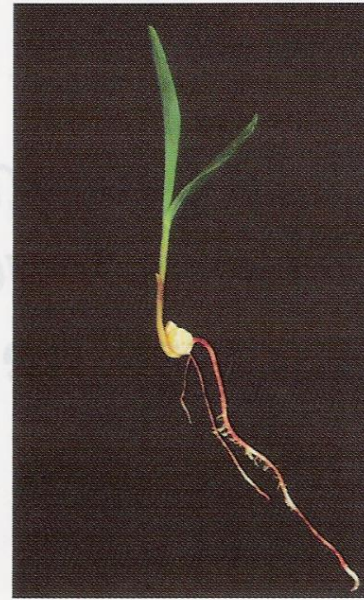


**FIGURA 1.5** (A) A membrana plasmática, o retículo endoplasmático e outras endomembranas das células vegetais consistem de proteínas embebidas em uma bicamada fosfolipídica. (B) Esta electromicrografia de transmissão mostra membranas plasmáticas em células da região meristemática do ápice da raiz de agrião (*Lepidium sativum*). A espessura da membrana plasmática, visualizada como duas linhas densas e um espaço intermediário, é de 8 nm. (C) Estruturas químicas e modelos de espaço preenchido de espaços de fosfolipídeos típicos: fosfatidilcolina e galactosilglicerídeo (B, Gunning e Steer, 1996).

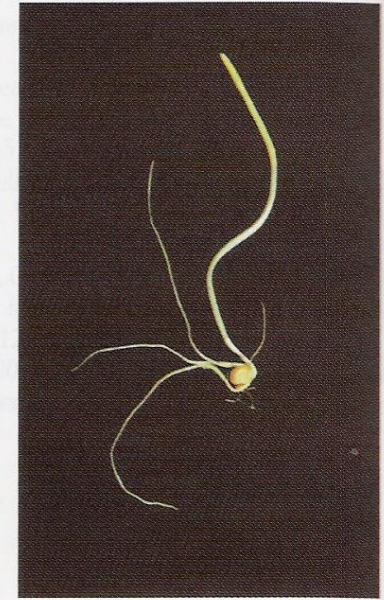
**FIGURA 17.1** Plântulas de milho (*Zea mays*) (A e B) e feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*) (C e D) cultivadas à luz (A e C) ou no escuro (B e D). Os sintomas de estiolamento no milho, um monocotiledônea, incluem a ausência de esverdeamento, redução no tamanho das folhas, falha no desenrolamento das folhas e alongamento do coleóptilo e mesocótilo. No feijoeiro — uma dicotiledônea —, os sintomas do estiolamento incluem ausência de esverdeamento, tamanho reduzido das folhas, alongamento do hipocótilo e manutenção do gancho plumular (fotos © M. B. Wilkins).

A fotossíntese não pode ser a força motora dessa transformação, pois as clorofilas não estão presentes durante esse período. O completo desestiolamento requer alguma fotossíntese, porém as mudanças rápidas iniciais são induzidas por uma resposta luminosa nitidamente diferente, chamada de **fotomorfogênese** (do latim, significando literalmente “início da forma à luz”).

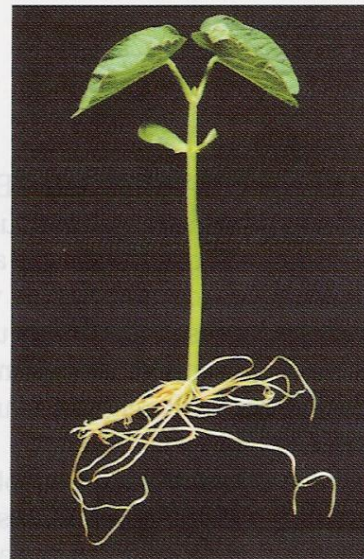
(A) Milho cultivado à luz



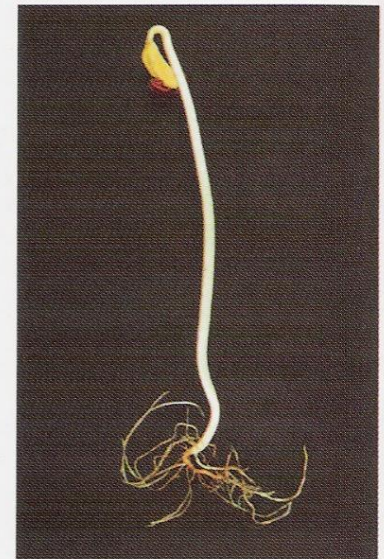
(B) Milho cultivado no escuro



(C) Feijoeiro cultivado à luz



(D) Feijoeiro cultivado no escuro



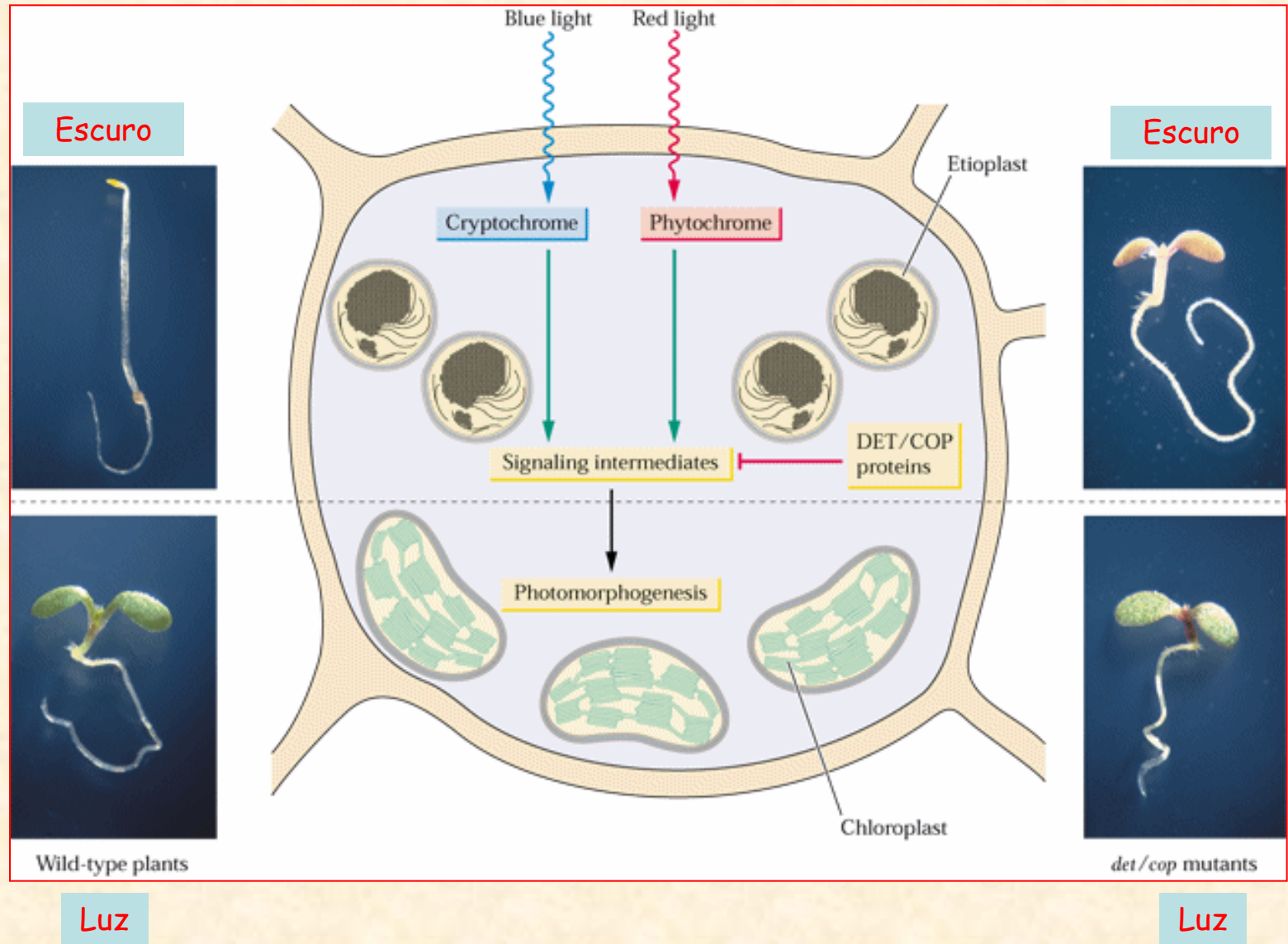
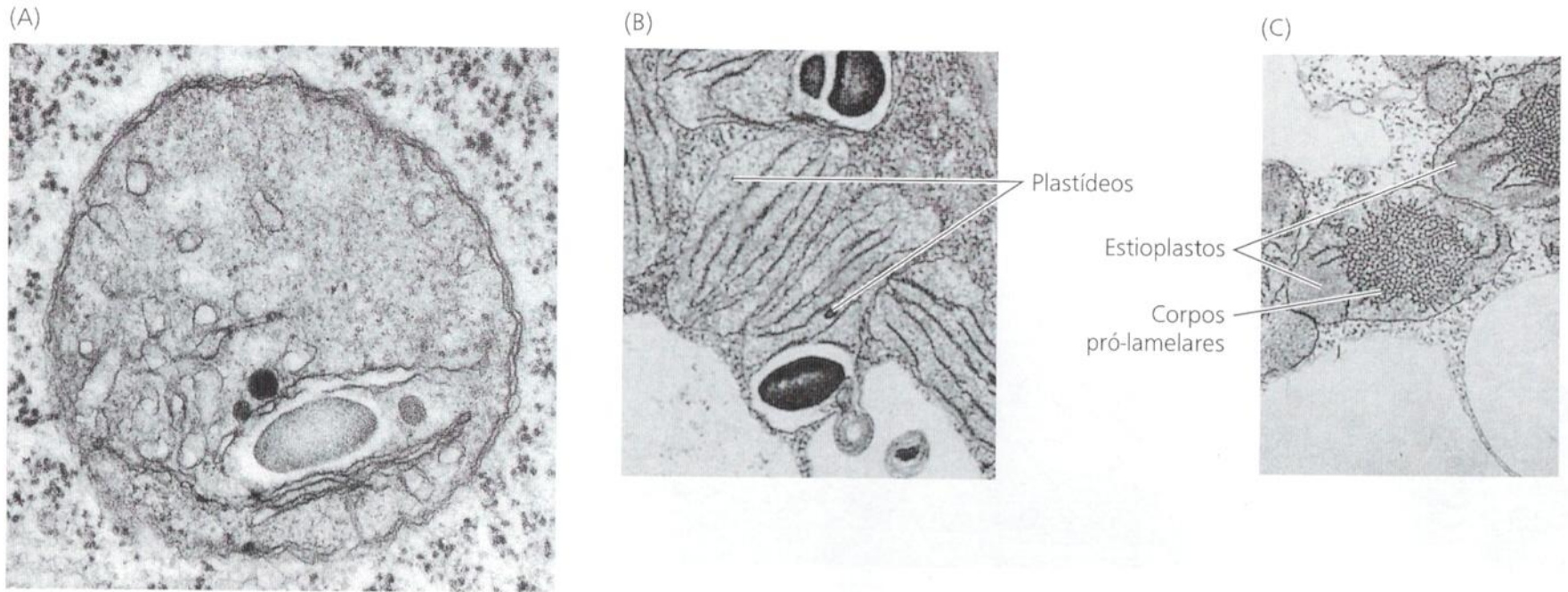
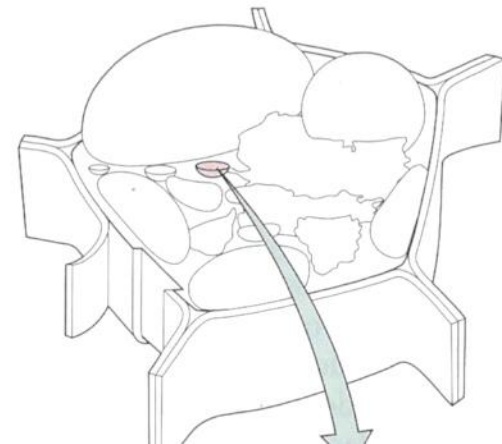


Figure 18.4

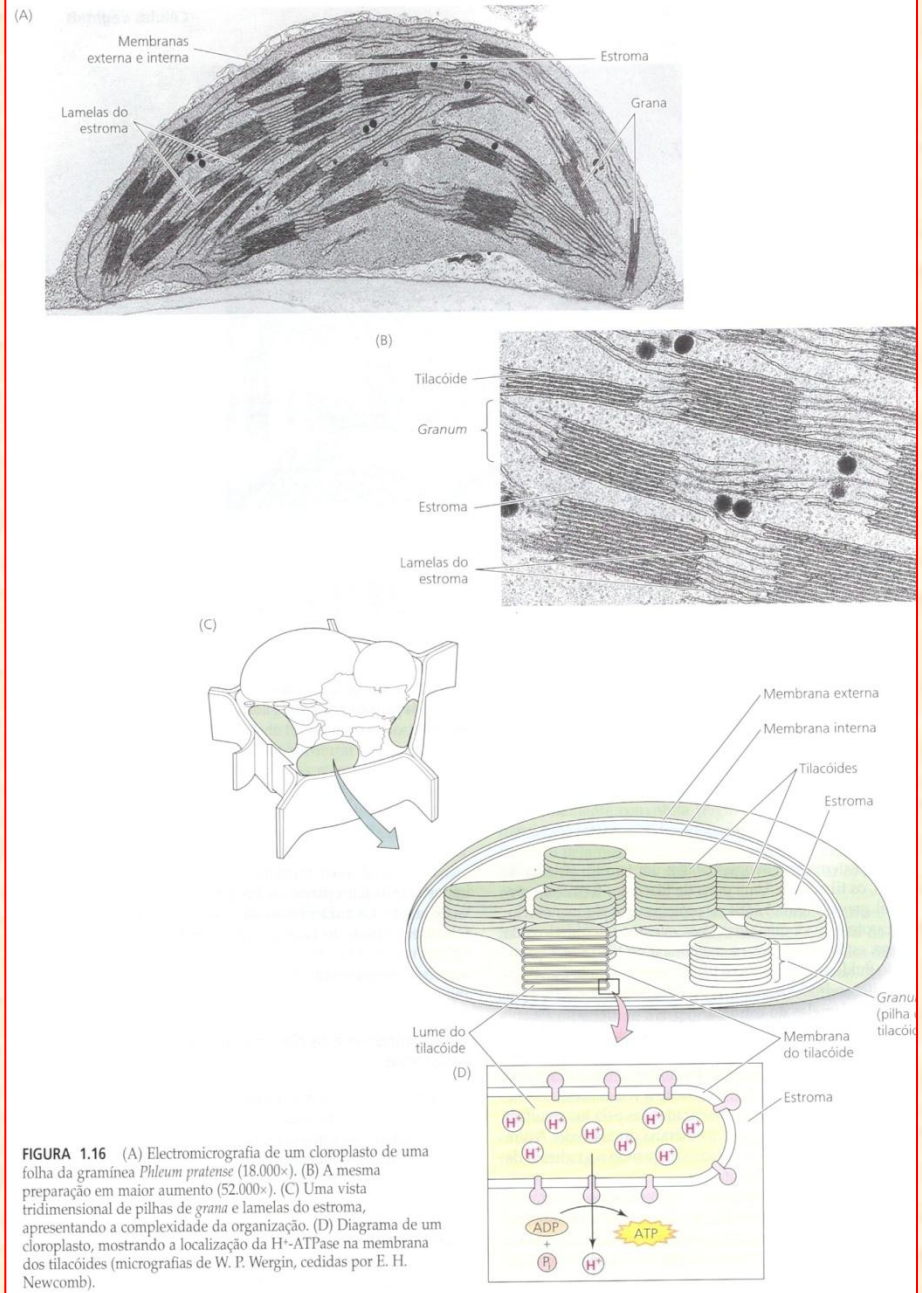
Blue light and red light often interact and overlap in their effects on plant development.



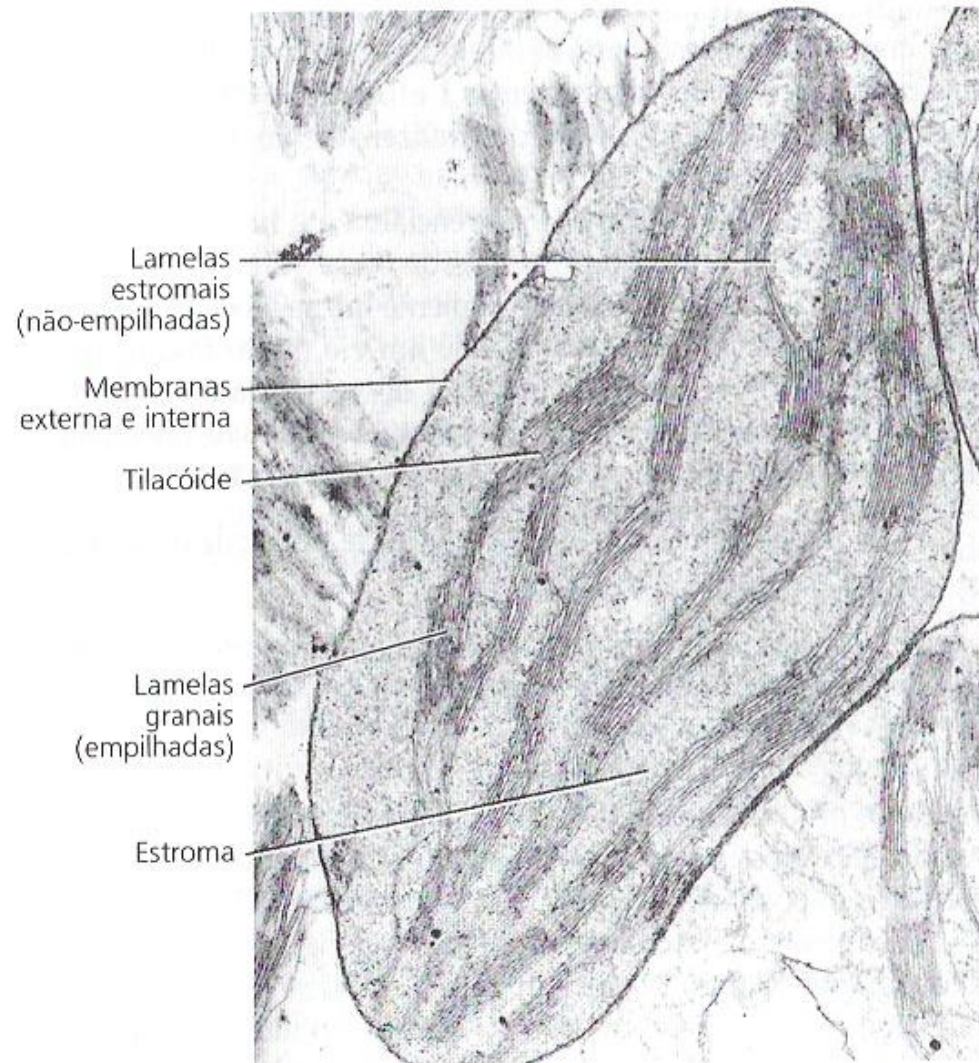
**FIGURA 1.18** Electromicrografias ilustrando vários estádios do desenvolvimento de plastídeos. (A) Vista, em grande aumento, de um proplastídeo do meristema apical da raiz de fava (*Vicia faba*). O sistema de membrana interna é rudimentar e os *grana* não estão presentes (47.000 $\times$ ). (B) Uma célula de mesófilo de uma folha jovem de aveia em um estágio inicial de diferenciação na luz. Os plastídeos estão se desenvolvendo em vários *grana*. (C) Célula de uma folha jovem de uma plântula de aveia crescida no escuro. Os plastídeos desenvolveram-se como amiloplastos, com túbulos de membranas semicristalinas entrelaçadas, chamados de corpos pró-lamelares. Quando expostos à luz, os estioplastos podem se converter em cloroplastos pela desorganização dos corpos pró-lamelares e formação de vários *grana* (7.200 $\times$ ) (Gunning e Steer, 1996).



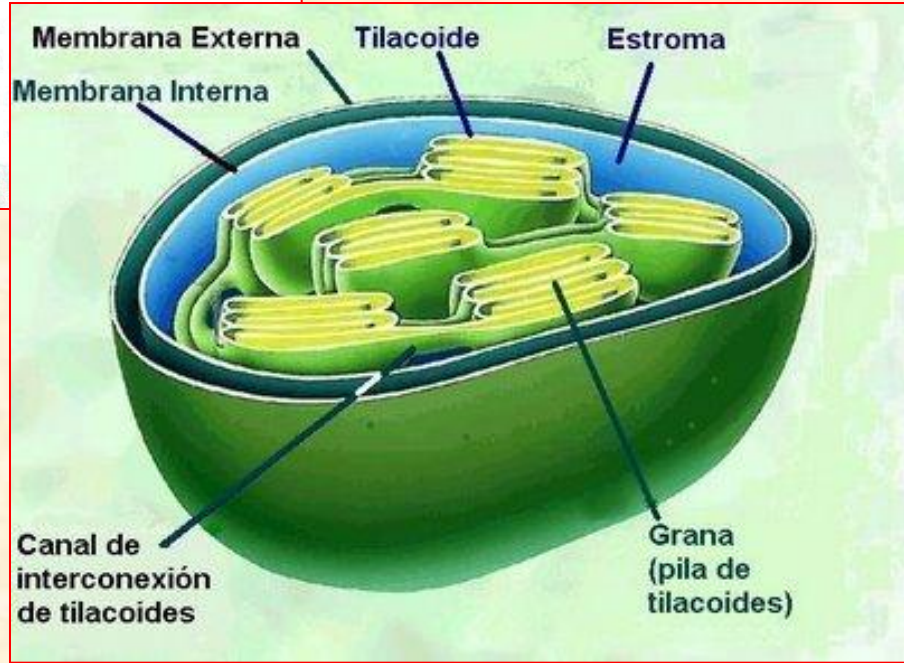
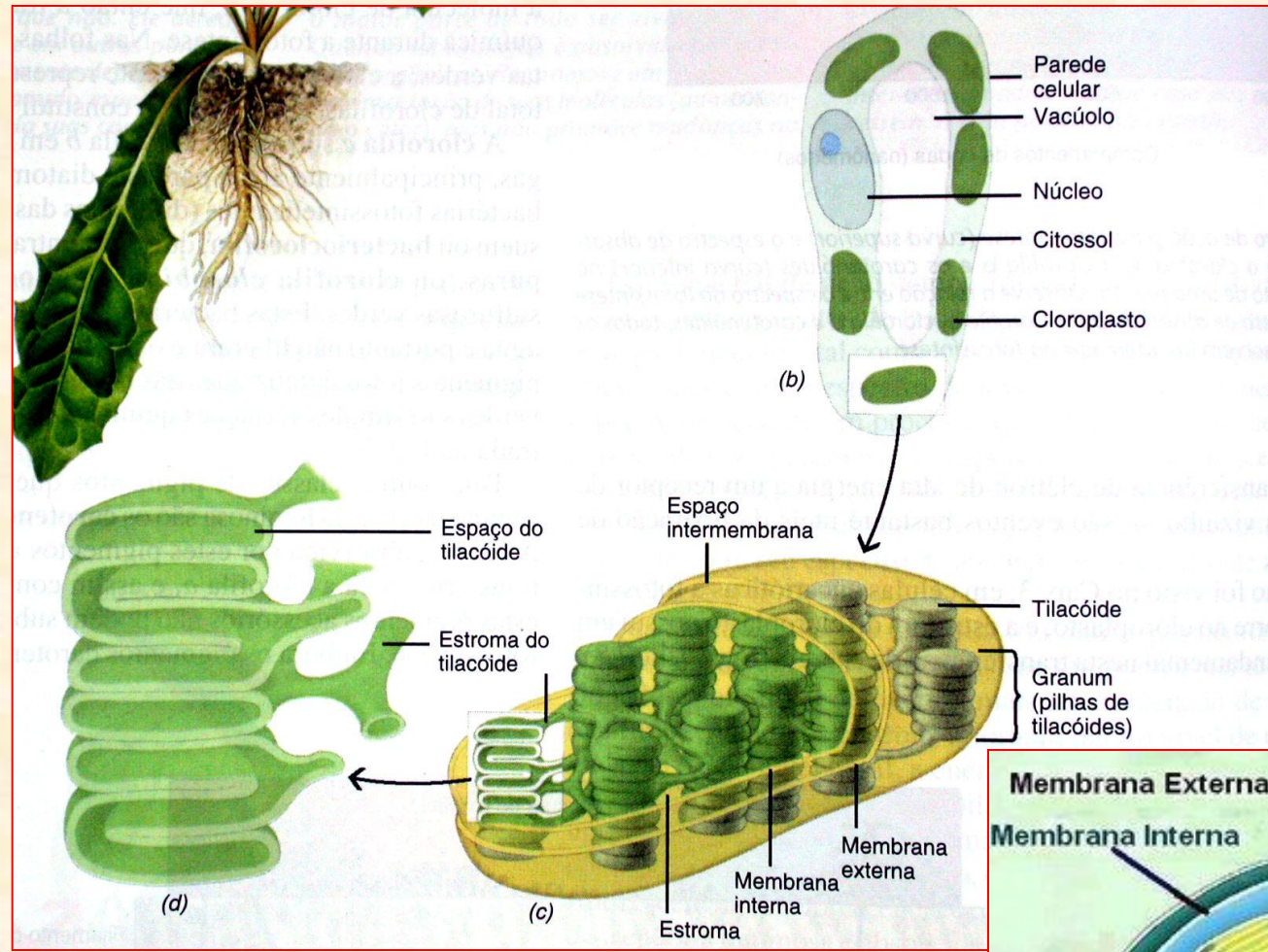


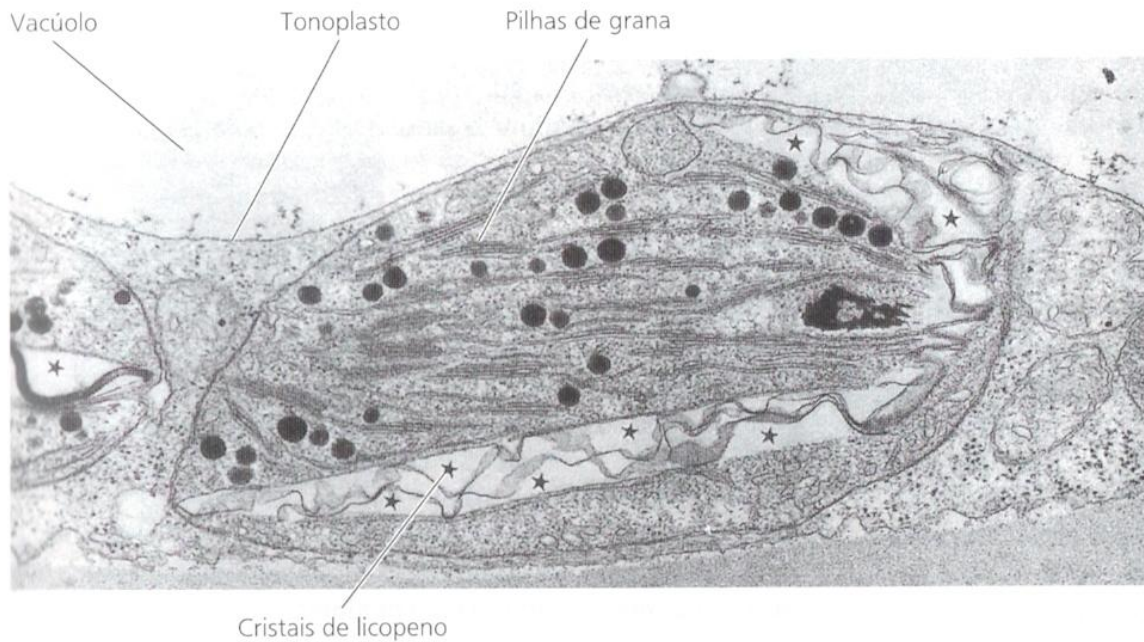


**FIGURA 1.16** (A) Electromicrografia de um cloroplasto de uma folha da gramínea *Phleum pratense* (18.000×). (B) A mesma preparação em maior aumento (52.000×). (C) Uma vista tridimensional de pilhas de *grana* e lamelas do estroma, apresentando a complexidade da organização. (D) Diagrama de um cloroplasto, mostrando a localização da  $H^+$ -ATPase na membrana dos tilacóides (micrografias de W. P. Wergin, cedidas por E. H. Newcomb).



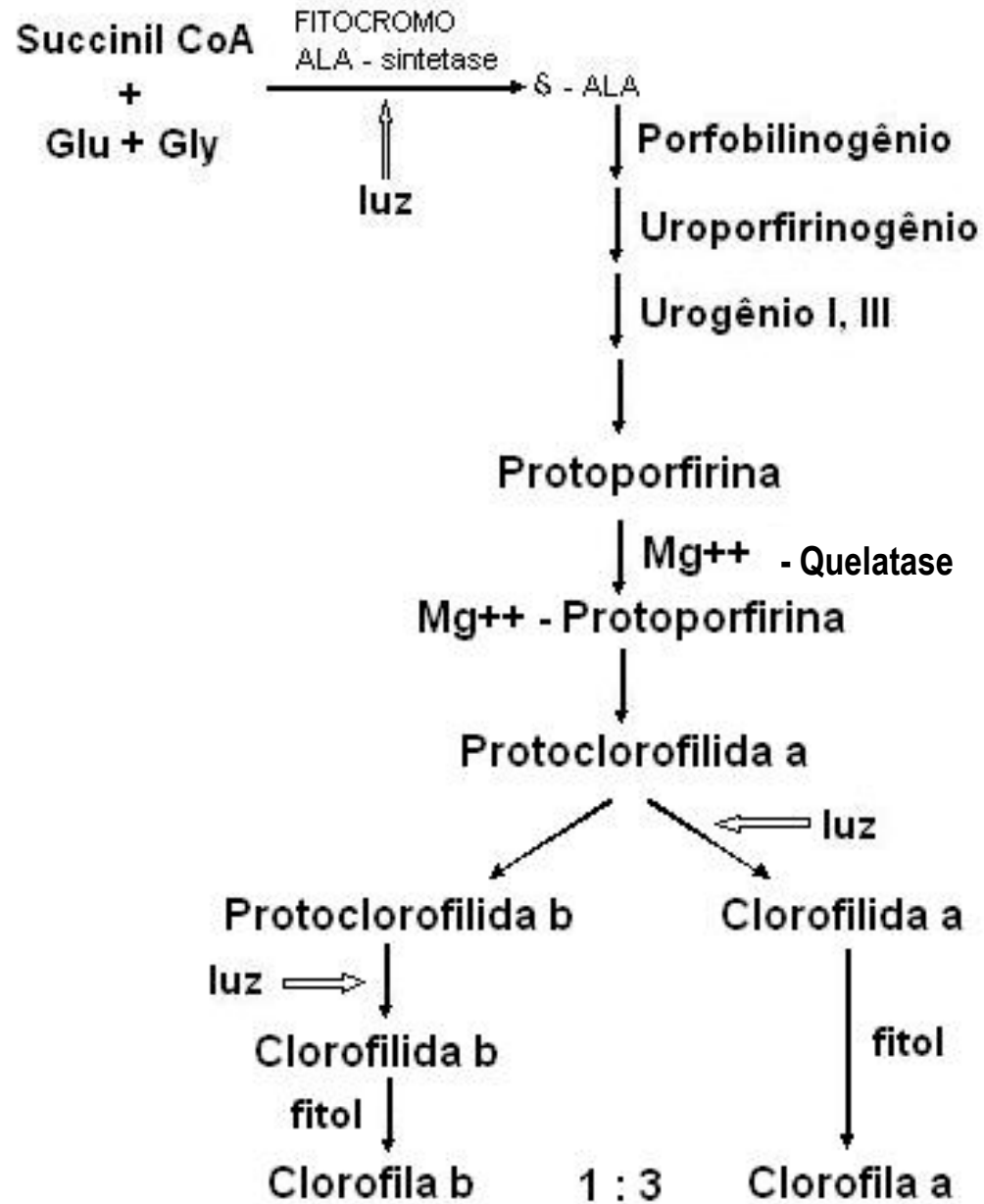
**FIGURA 7.15** Eletromicrografia de transmissão de um cloroplasto de ervilha (*Pisum sativum*), fixado em glutaraldeído e  $\text{OsO}_4$ , incluído em resina plástica e seccionado (secção fina) com um ultramicrotomo (14.500 x) (cedida por J. Swafford).



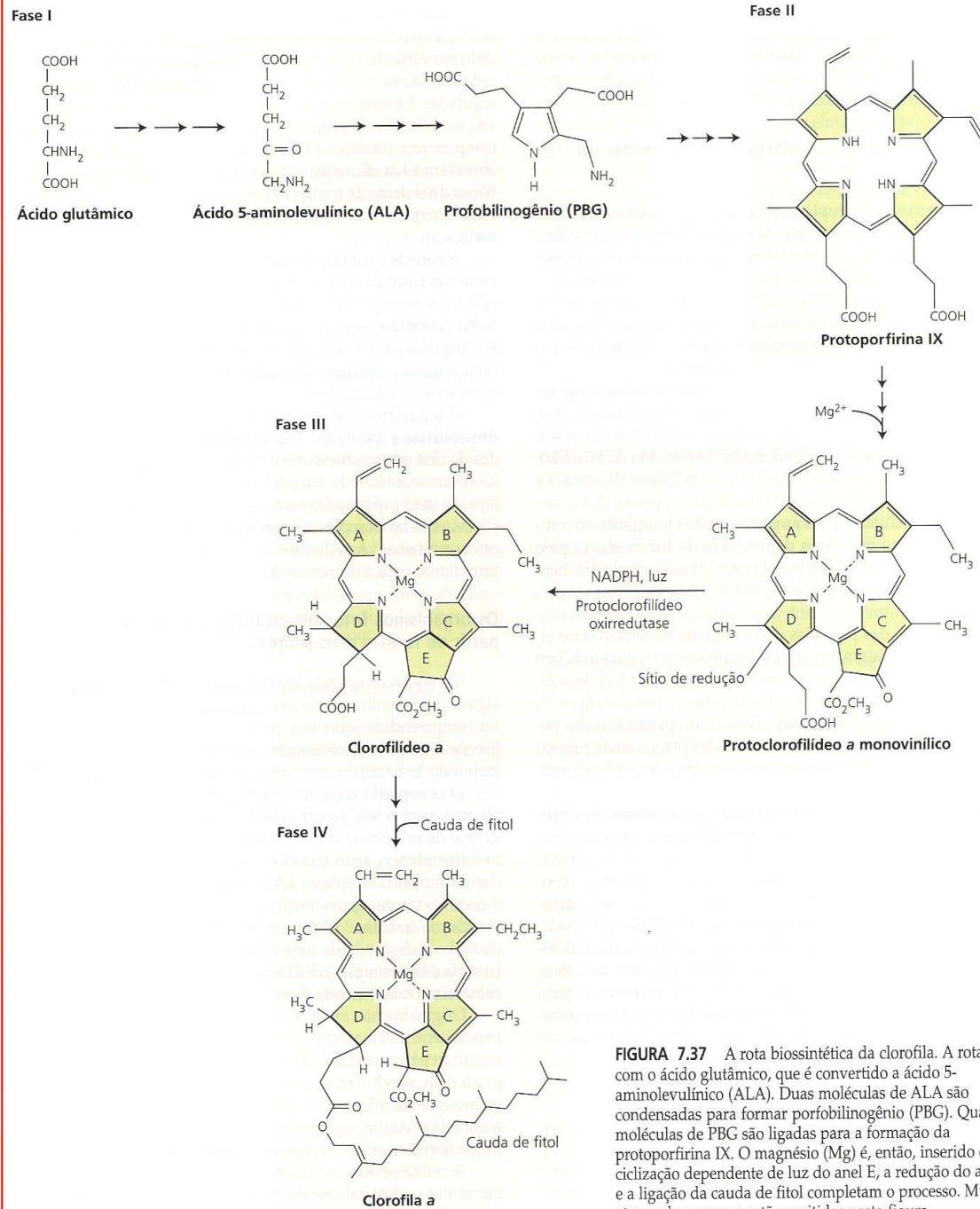


**FIGURA 1.17** Electromicrografia de um cromoplasto do fruto de um tomateiro (*Lycopersicum esculentum*) no estágio inicial de transição entre um cloroplasto e um cromoplasto. Pequenas pilhas de *grana* ainda podem ser observadas. Os cristais do carotenóide licopeno estão indicados por estrelas (27.000×) (Gunning e Steer, 1996).

# Biosíntese de clorofilas

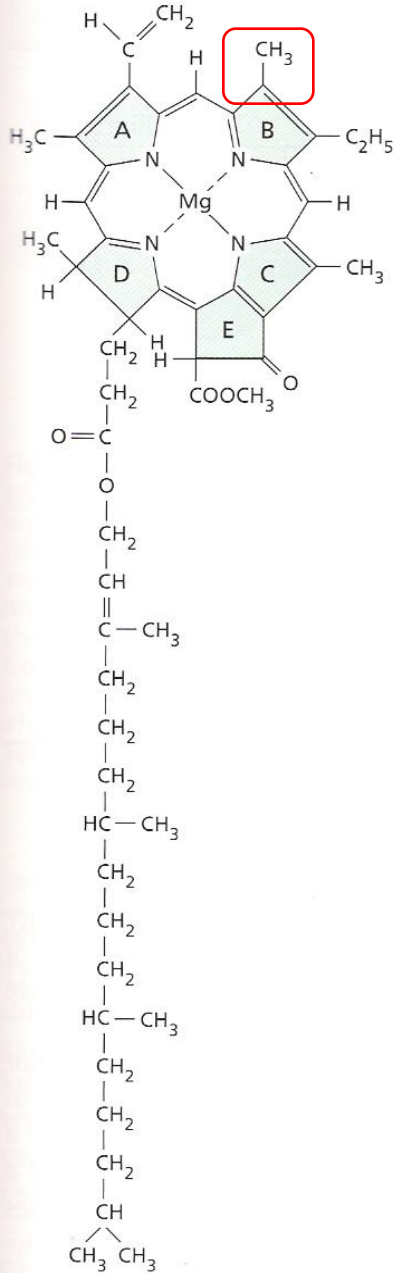


# Biossíntese de clorofilas

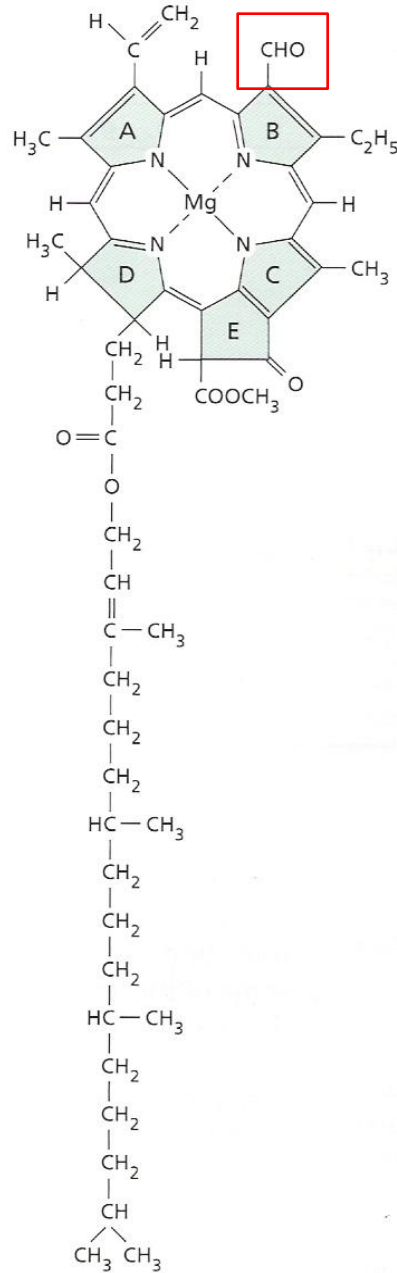


**FIGURA 7.37** A rota biossintética da clorofila. A rota inicia com o ácido glutâmico, que é convertido a ácido 5-aminolevulínico (ALA). Duas moléculas de ALA são condensadas para formar porfobilinogênio (PBG). Quatro moléculas de PBG são ligadas para a formação da protoporfirina IX. O magnésio (Mg) é, então, inserido e a ciclização dependente de luz do anel E, a redução do anel D e a ligação da cauda de fitol completam o processo. Muitas etapas do processo estão omitidas nesta figura.

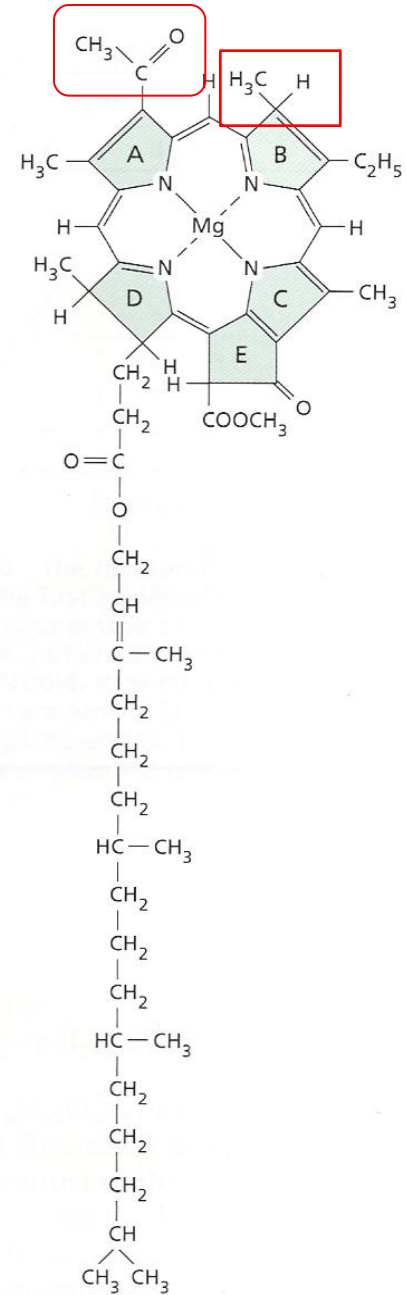
(A) Chlorophylls



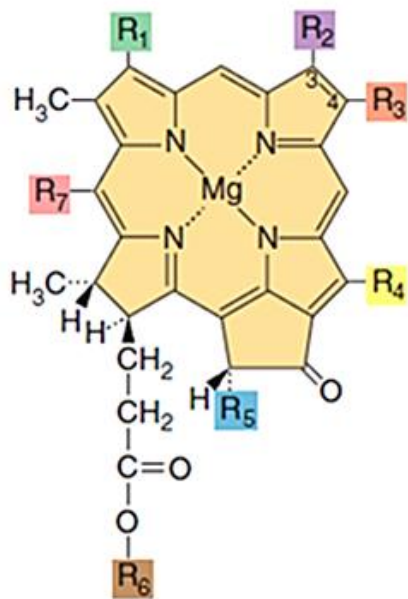
Chlorophyll a



Chlorophyll b



Bacteriochlorophyll a



Pigmento	R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>	R <sub>3</sub>	R <sub>4</sub>	R <sub>5</sub>	R <sub>6</sub>	R <sub>7</sub>	Máximos de absorção (nm)	
								<i>In vivo</i>	Extrato (metanol)
Bacterioclorofila <i>a</i> (bactérias púrpuras)	$\begin{array}{c} \text{R}_1 \\   \\ -\text{C}-\text{CH}_3 \\    \\ \text{O} \end{array}$	$-\text{CH}_3^b$	$-\text{CH}_2-\text{CH}_3$	$-\text{CH}_3$	$\begin{array}{c} -\text{C}-\text{O}-\text{CH}_3 \\    \\ \text{O} \end{array}$	P/Gg <sup>a</sup> -H		805 830-890	771
Bacterioclorofila <i>b</i> (bactérias púrpuras)	$\begin{array}{c} \text{R}_1 \\   \\ -\text{C}-\text{CH}_3 \\    \\ \text{O} \end{array}$	$-\text{CH}_3^c$	$\begin{array}{c} =\text{C}-\text{CH}_3 \\   \\ \text{H} \end{array}$	$-\text{CH}_3$	$\begin{array}{c} -\text{C}-\text{O}-\text{CH}_3 \\    \\ \text{O} \end{array}$	P	-H	835-850 1020-1040	794
Bacterioclorofila <i>c</i> (bactérias verdes sulfurosas)	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{C}-\text{CH}_3 \\   \\ \text{OH} \end{array}$	$-\text{CH}_3$	$-\text{C}_2\text{H}_5$ $-\text{C}_3\text{H}_7^d$ $-\text{C}_4\text{H}_9$	$-\text{C}_2\text{H}_5$ $-\text{CH}_3$	-H	F	$-\text{CH}_3$	745-755	660-669
Bacterioclorofila <i>c</i> <sub>1</sub> (bactérias verdes não sulfurosas)	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{C}-\text{CH}_3 \\   \\ \text{OH} \end{array}$	$-\text{CH}_3$	$-\text{C}_2\text{H}_5$	$-\text{CH}_3$	-H	S	$-\text{CH}_3$	740	667
Bacterioclorofila <i>d</i> (bactérias verdes sulfurosas)	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{C}-\text{CH}_3 \\   \\ \text{OH} \end{array}$	$-\text{CH}_3$	$-\text{C}_2\text{H}_5$ $-\text{C}_3\text{H}_7$ $-\text{C}_4\text{H}_9$	$-\text{C}_2\text{H}_5$ $-\text{CH}_3$	-H	F	-H	705-740	654
Bacterioclorofila <i>e</i> (bactérias verdes sulfurosas)	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{C}-\text{CH}_3 \\   \\ \text{OH} \end{array}$	$\begin{array}{c} -\text{C}-\text{H} \\    \\ \text{O} \end{array}$	$-\text{C}_2\text{H}_5$ $-\text{C}_3\text{H}_7$ $-\text{C}_4\text{H}_9$	$-\text{C}_2\text{H}_5$	-H	F	$-\text{CH}_3$	719-726	646
Bacterioclorofila <i>g</i> (heliobactérias)	$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ -\text{C}=\text{CH}_2 \end{array}$	$-\text{CH}_3^b$	$-\text{C}_2\text{H}_5$	$-\text{CH}_3$	$\begin{array}{c} -\text{C}-\text{O}-\text{CH}_3 \\    \\ \text{O} \end{array}$	F	-H	670, 788	765

■ Estruturas de todas as bacterioclorofilas conhecidas.



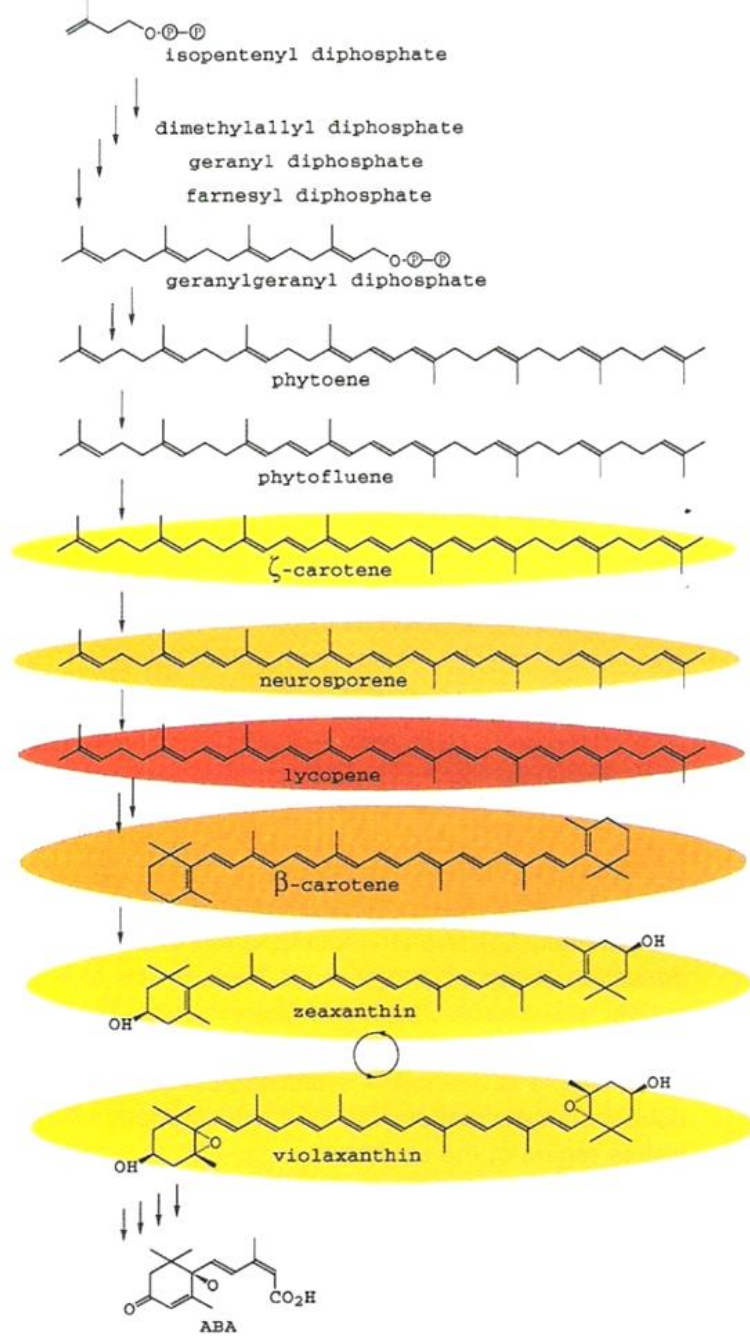
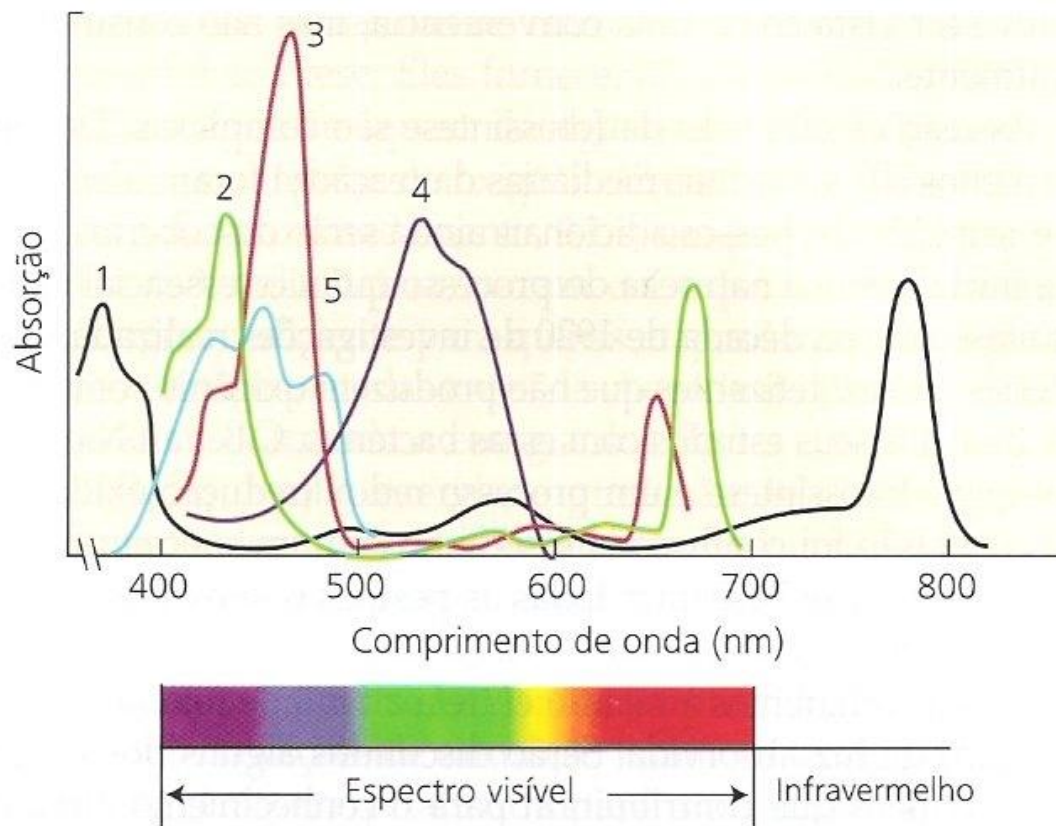
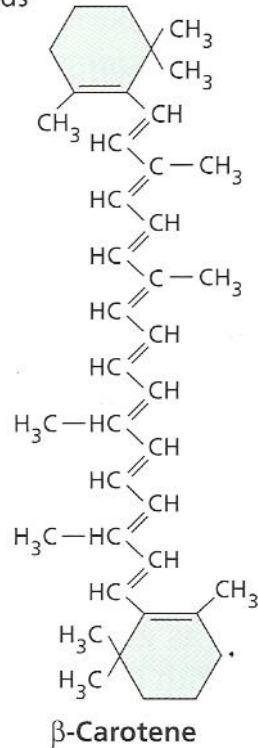


Figure 1. Carotenoid Biosynthesis in Plants.

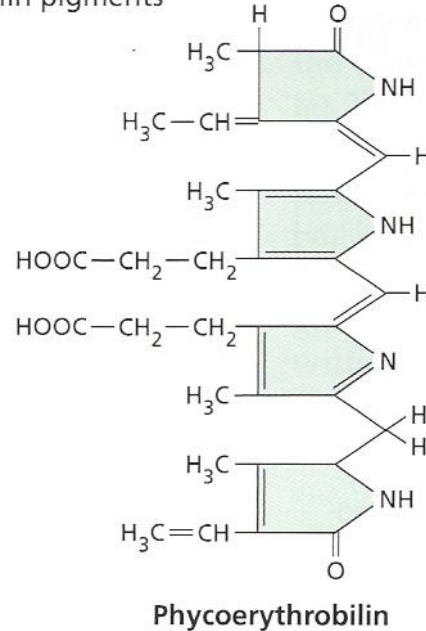


**FIGURA 7.7** Espectro de absorção de alguns pigmentos fotossintetizantes. Curva 1, bacterioclorofila *a*; curva 2, clorofila *a*; curva 3, clorofila *b*; curva 4, ficoeritrobilina; curva 5,  $\beta$ -caroteno. Os espectros de absorção mostrados são para pigmentos puros dissolvidos em solventes não-polares, exceto para a curva 4, que representa um tampão aquoso de ficoeritrina, uma proteína das cianobactérias que contém um cromóforo de ficoeritrobilina covalentemente ligado a uma cadeia peptídica. Em muitos casos, os espectros dos pigmentos fotossintéticos *in vivo* são substancialmente afetados pelo ambiente dos pigmentos na membrana fotossintetizante (Avers, 1985).

(B) Carotenoids

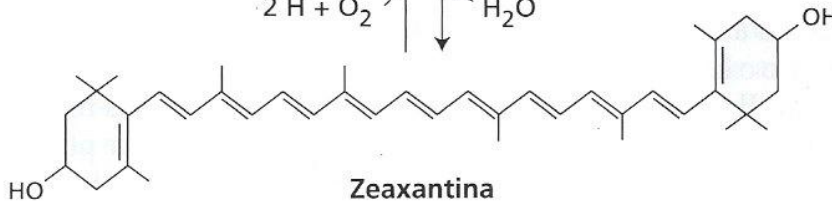
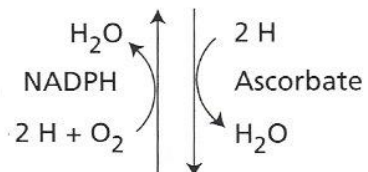
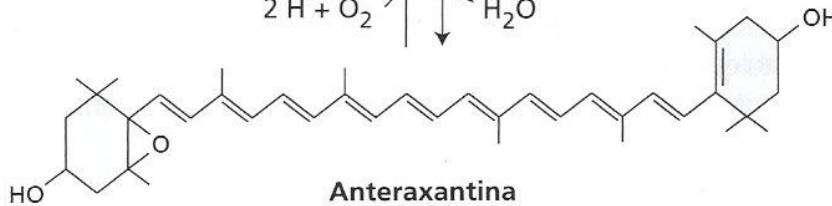
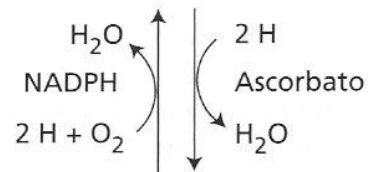
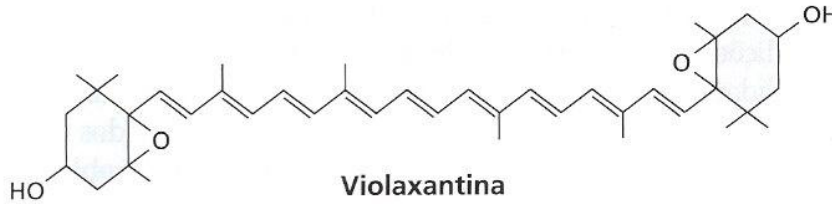


(C) Bilin pigments



**Figure 7.5** Molecular structure of some photosynthetic pigments. (A) The chlorophylls have a porphyrin-like ring structure with a magnesium atom (Mg) coordinated in the center and a long hydrophobic hydrocarbon tail that anchors them in the photosynthetic membrane. The porphyrin-like ring is the site of the electron rearrangements that occur when the chlorophyll is excited and of the unpaired electrons when it is either oxidized or reduced. Various chlorophylls differ chiefly in the substituents around the rings and the pattern of double bonds. (B) Carotenoids are linear polyenes that serve as both antenna pigments and photoprotective agents. (C) Bilin pigments are open-chain tetrapyrroles found in antenna structures known as phycobiosomes that occur in cyanobacteria and red algae.

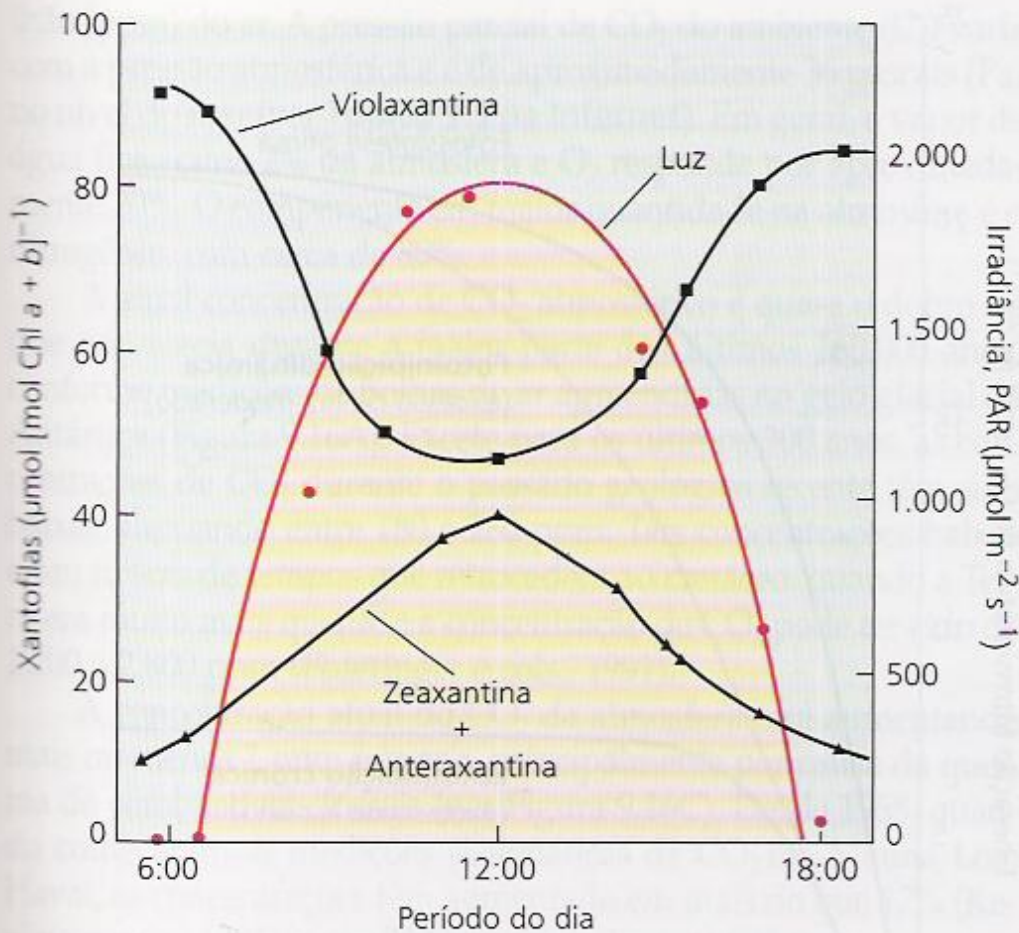
baixa  
luminosidade



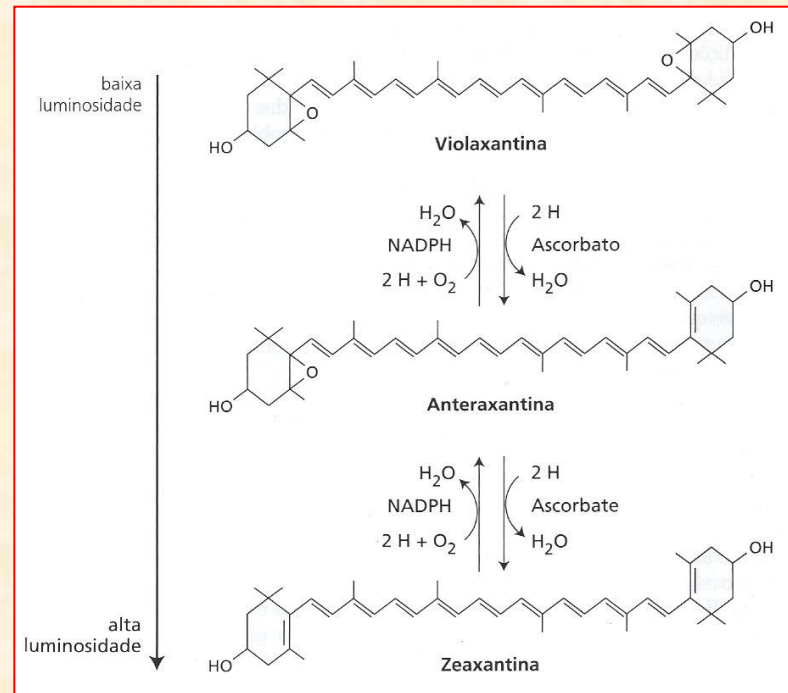
alta  
luminosidade

## Ciclo das Xantofilas

**FIGURA 7.36** Estrutura química da violaxantina, anteraxantina e zeaxantina. O estado altamente inibido do fotossistema II está associado à zeaxantina; o estado não-inibido, à violaxantina. Enzimas interconvertem esses dois carotenóides, tendo a anteraxantina como intermediário, em resposta a alterações nas condições ambientais, em especial às condições de intensidade luminosa. A formação da zeaxantina utiliza o ascorbato como cofator e a formação da violaxantina requer NADPH (segundo Pfundel e Bilger, 1994).

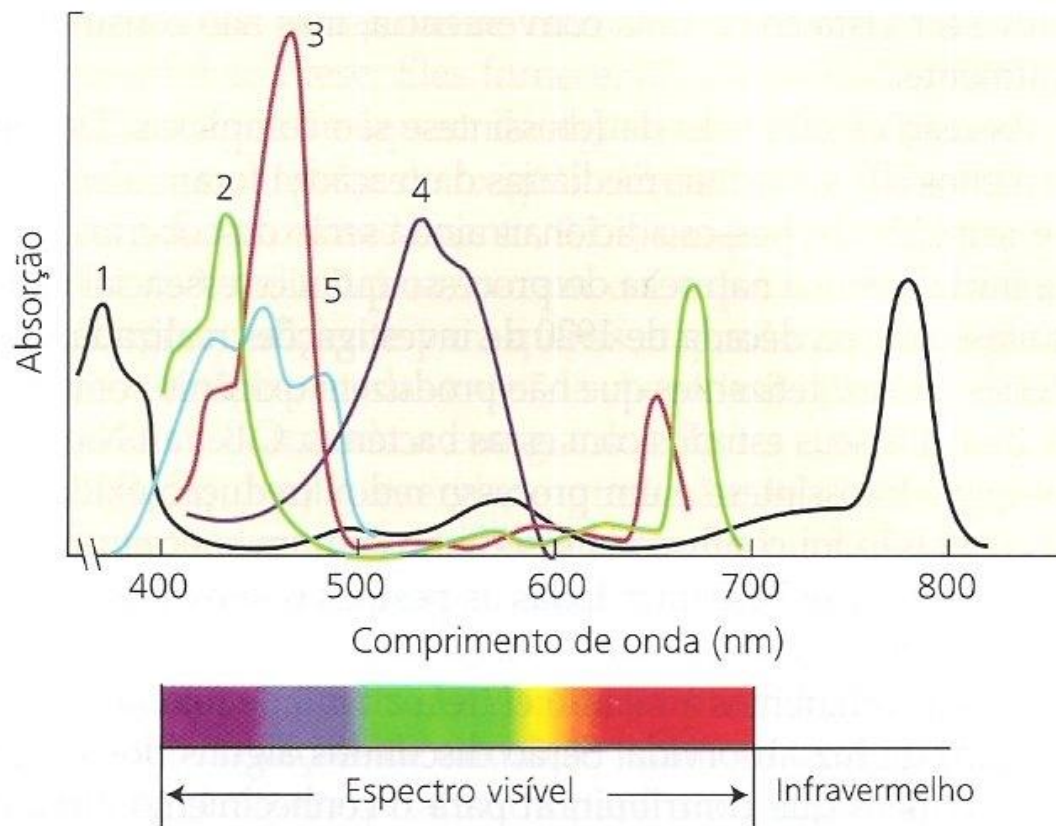


**FIGURA 9.13** Mudanças diárias no teor de xantofilas em função da irradiância, no girassol (*Helianthus annuus*). Com o aumento da quantidade de luz incidente sobre a folha, uma proporção maior de violaxantina é convertida em anteraxantina e zeaxantina, dissipando, assim, o excesso de energia de excitação e protegendo o aparato fotossintético (Demmig-Adams e Adams, 1996).

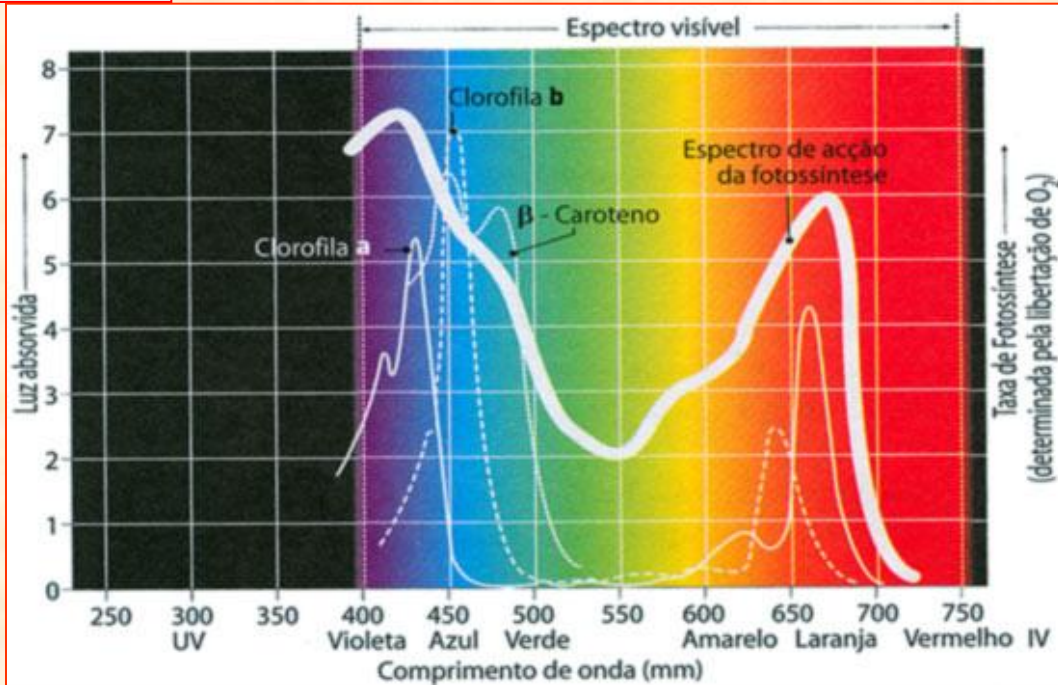
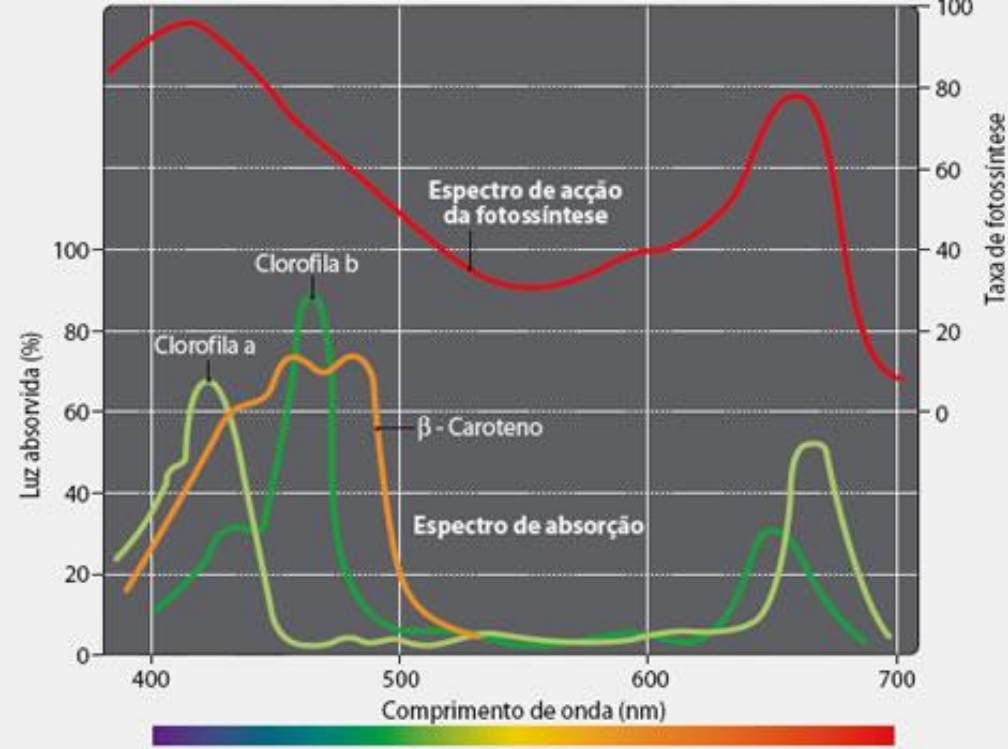


### PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

PIGMENTO	TIPO	COR	DISTRIBUIÇÃO
Clorofilas	a	Verde	Plantas, algas, cianobactérias
	b		Plantas, algas verdes
	c		Algas castanhas, diatomáceas
	d		Algas vermelhas
Carotenóides	carotenos	Laranja	Todos os fotossintéticos, excepto as cianobactérias
	xantofilas	Amarela	Algas castanhas, diatomáceas
Ficobilinas	ficoeritrina	Vermelha	Algas vermelhas, cianobactérias
	ficocianina	Azul	

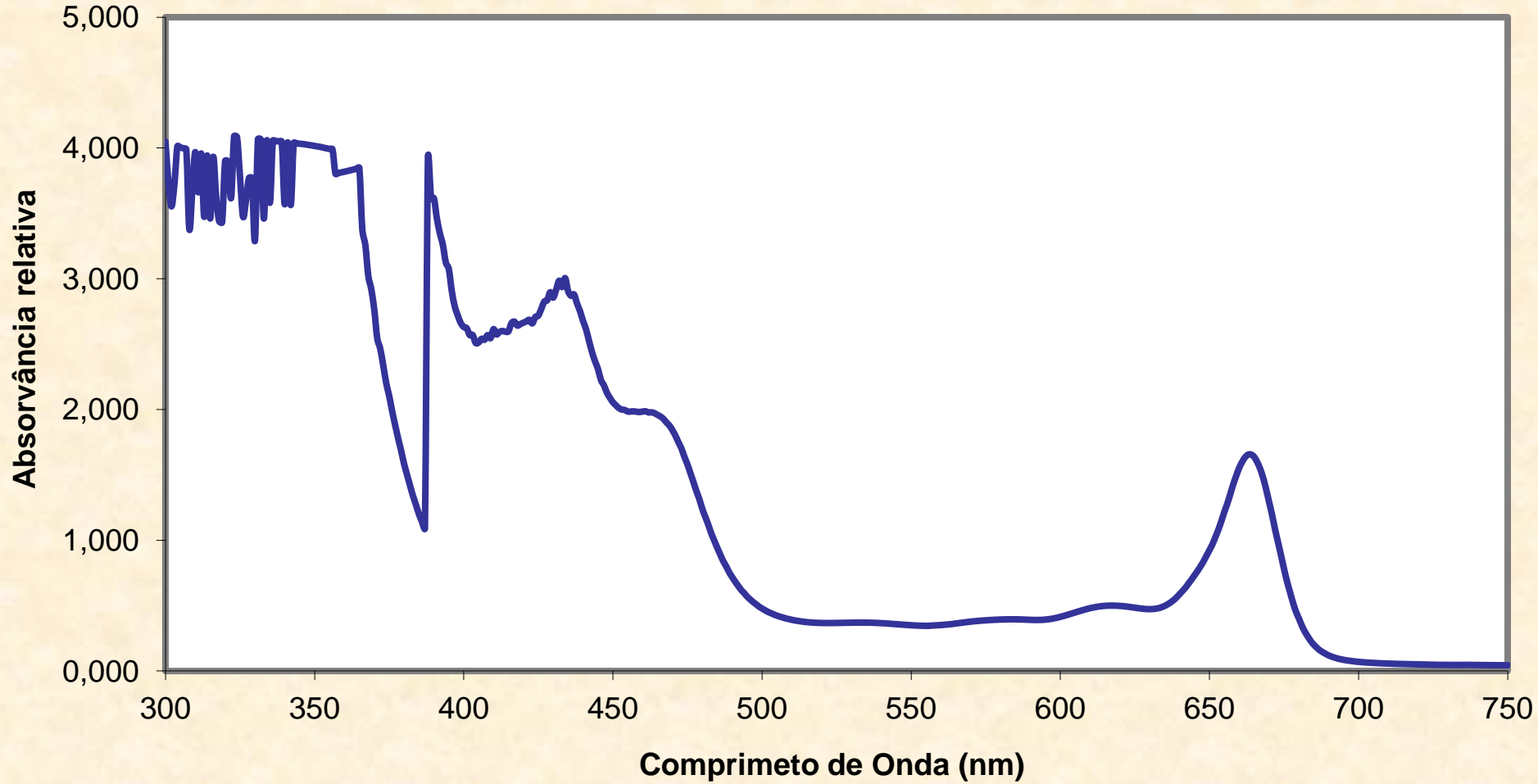


**FIGURA 7.7** Espectro de absorção de alguns pigmentos fotossintetizantes. Curva 1, bacterioclorofila *a*; curva 2, clorofila *a*; curva 3, clorofila *b*; curva 4, ficoeritrobilina; curva 5,  $\beta$ -caroteno. Os espectros de absorção mostrados são para pigmentos puros dissolvidos em solventes não-polares, exceto para a curva 4, que representa um tampão aquoso de ficoeritrina, uma proteína das cianobactérias que contém um cromóforo de ficoeritrobilina covalentemente ligado a uma cadeia peptídica. Em muitos casos, os espectros dos pigmentos fotossintéticos *in vivo* são substancialmente afetados pelo ambiente dos pigmentos na membrana fotossintetizante (Avers, 1985).

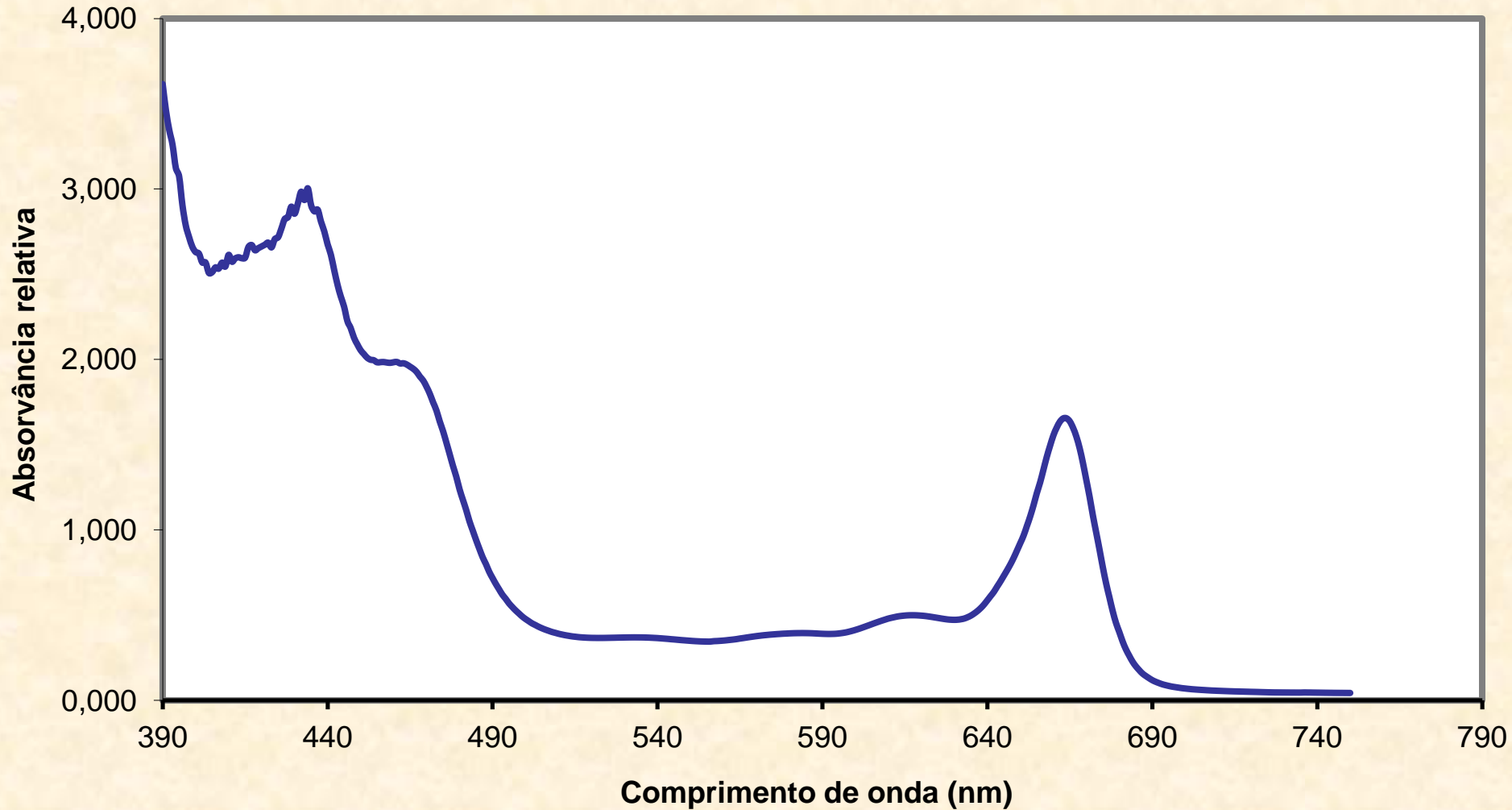




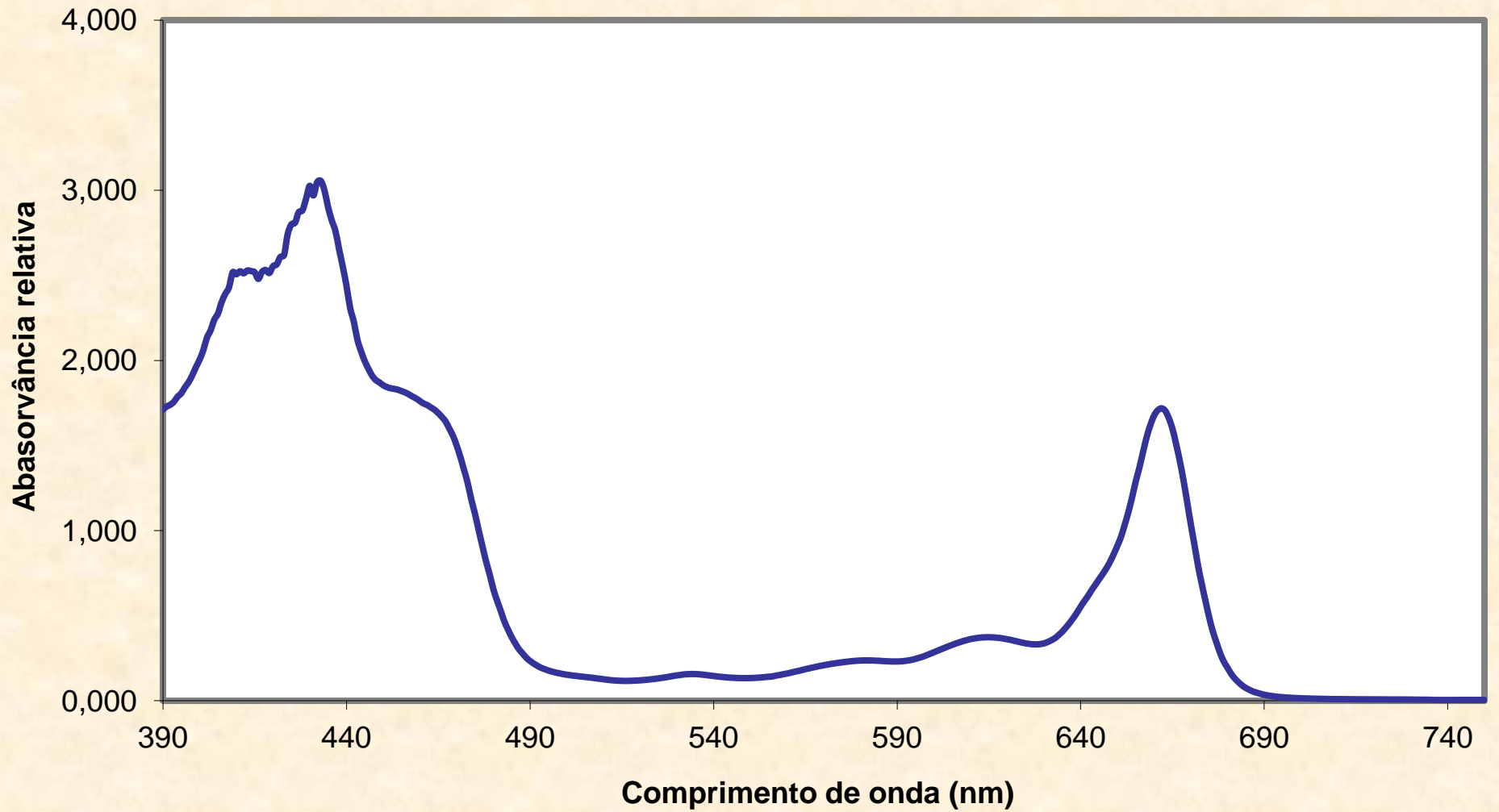
**Espectro de Absorção (UV e VIS)**  
**Pigmentos Totais - Extrato Cetônico (80%)**



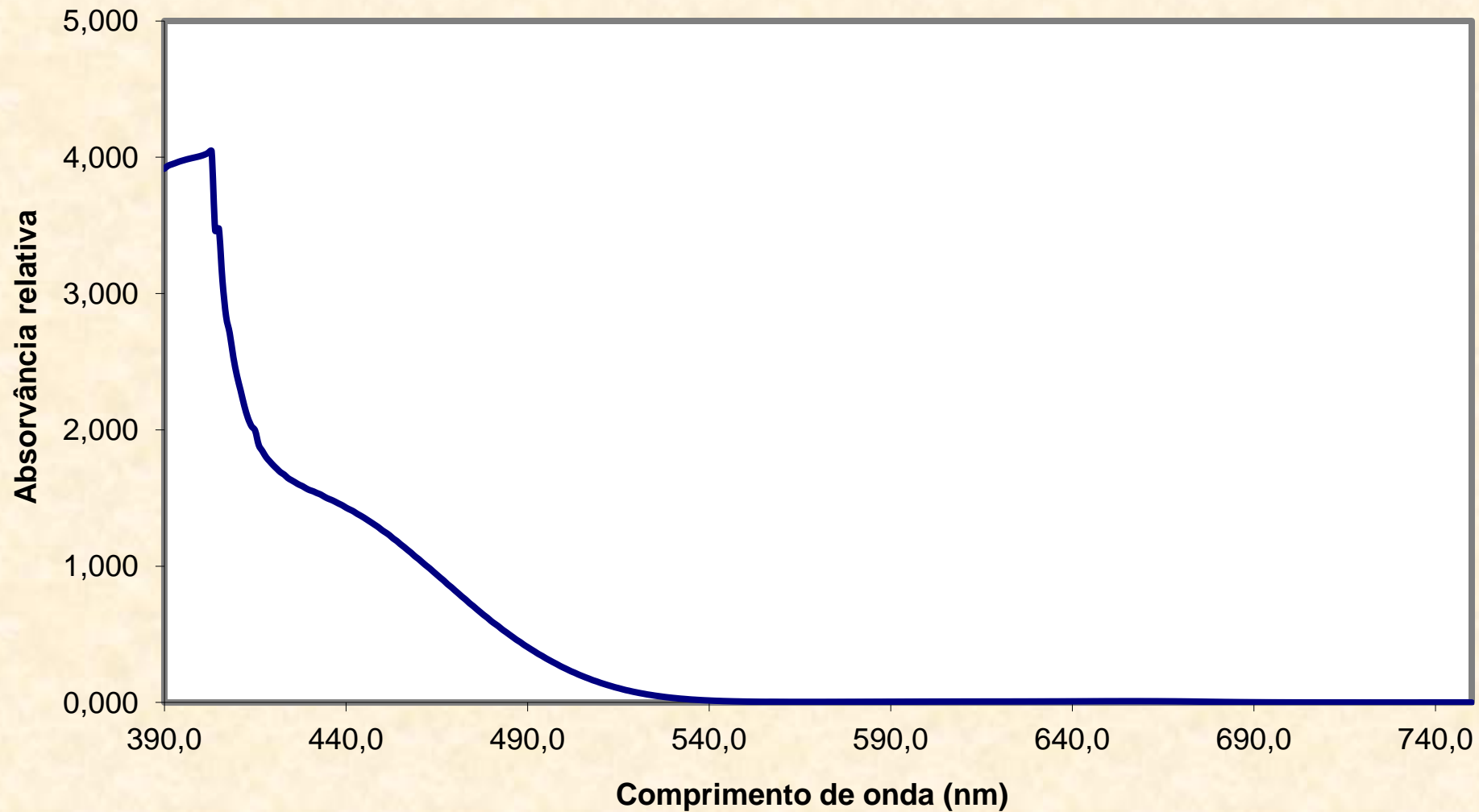
### Pigmentos totais gramínea (Acetona 80%, v/v)



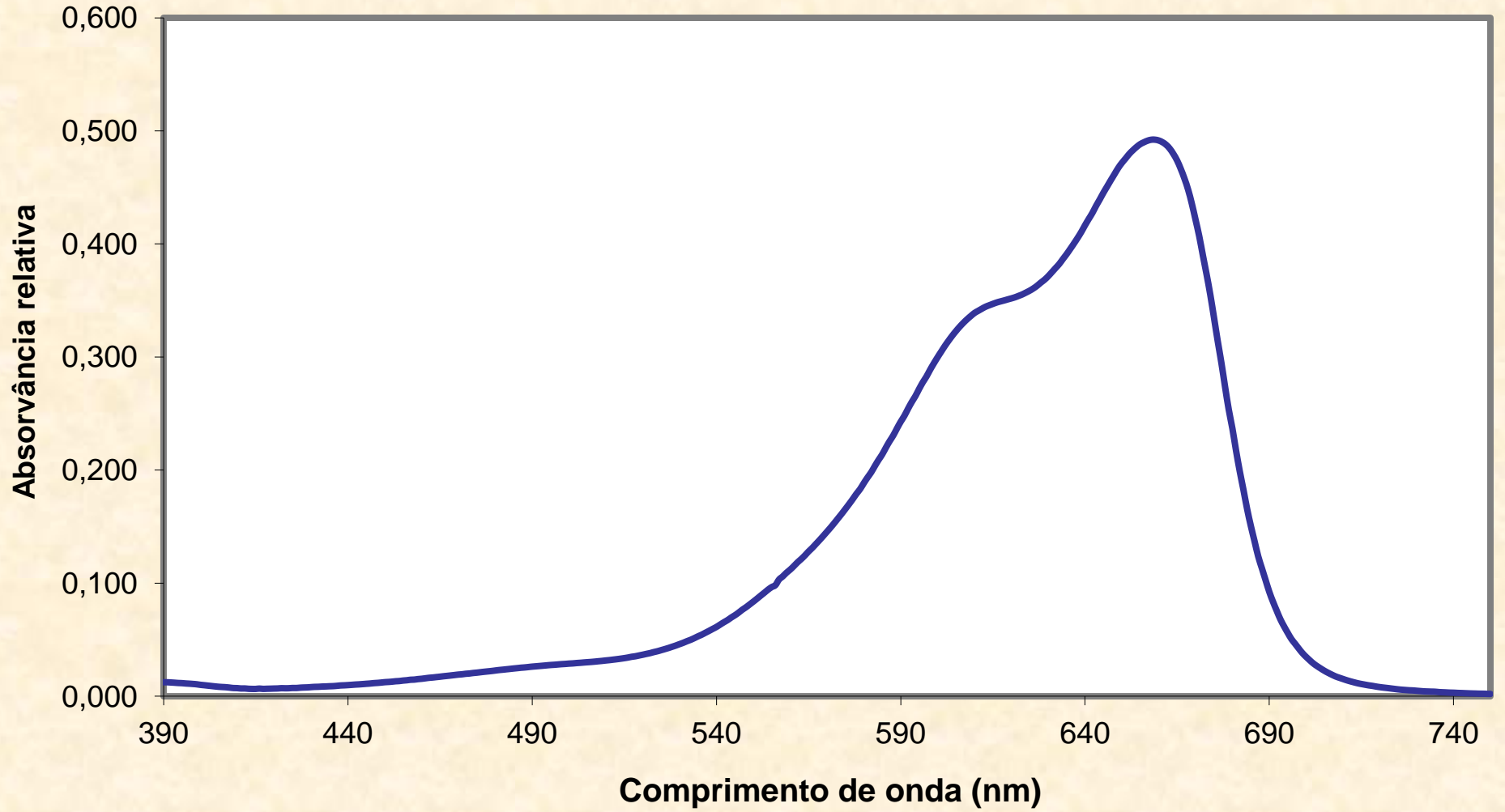
### Pigmentos lipossolúveis de *Iresine* - Fase superior - Éter etílico



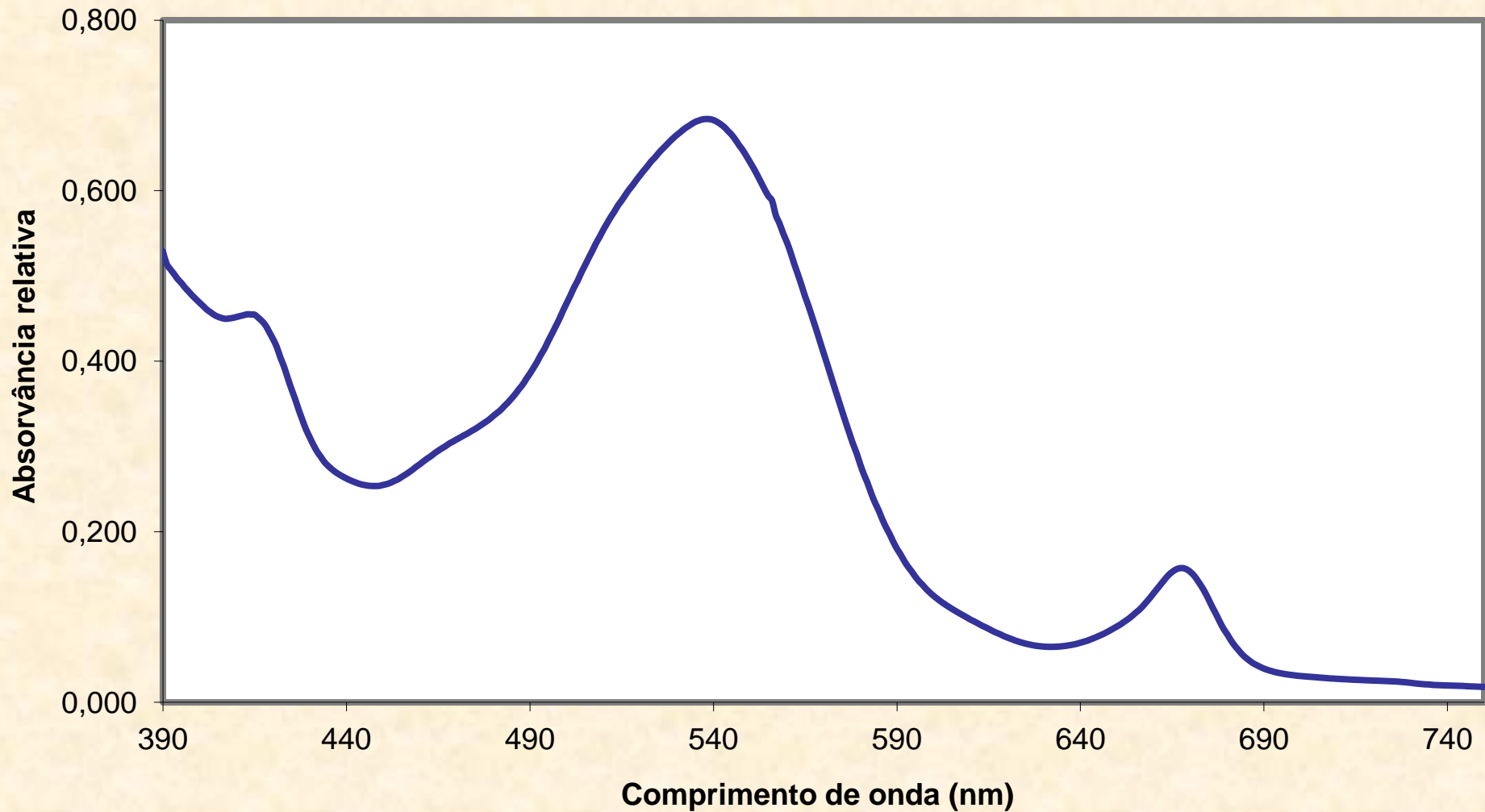
### Solução de Dicromato de Potássio (em água)



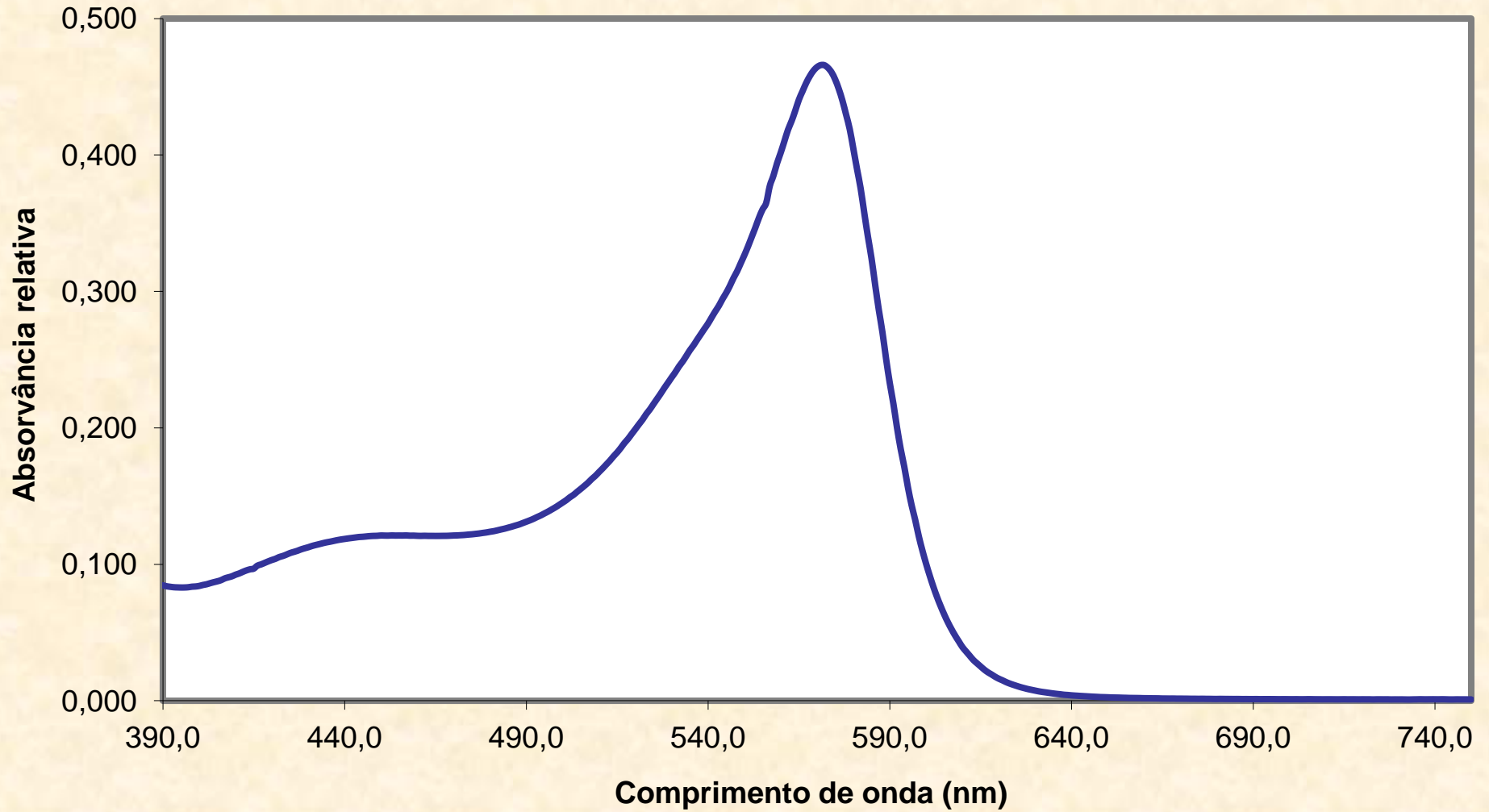
### Solução de Azul de metileno (em água)



**Pigmentos hidrossolúveis de *Iresine* - Fase inferior - Acetona 80% (v/v)**



### Solução de Vermelho de Cresol (em água)



**TABLE III**  
**EQUATIONS FOR THE DETERMINATIONS OF THE CONCENTRATIONS OF CHLOROPHYLL *a***  
**(*C<sub>a</sub>*), CHLOROPHYLL *b* (*C<sub>b</sub>*), OF TOTAL CHLOROPHYLLS (*C<sub>a+b</sub>*) AND OF TOTAL**  
**CAROTENOIDS (*C<sub>x+c</sub>*) IN LEAF PIGMENT EXTRACTS FOR SOLVENTS OF DIFFERENT**  
**POLARITY AND WATER CONTENT<sup>a</sup>**

Diethyl ether (pure solvent):

$$\begin{aligned} C_a &= 10.05A_{660.6} - 0.97A_{642.2} \\ C_b &= 16.36A_{642.2} - 2.43A_{660.6} \\ C_{a+b} &= 7.62A_{660.6} + 15.39A_{642.2} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 1.43C_a - 35.87C_b}{205} \end{aligned}$$

205

Diethyl ether (water free):

$$\begin{aligned} C_a &= 9.93A_{660} - 0.75A_{641.8} \\ C_b &= 16.23A_{641.8} - 2.42A_{660} \\ C_{a+b} &= 7.51A_{660} + 15.48A_{641.8} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 1.30C_a - 33.12C_b}{213} \end{aligned}$$

213

Diethyl ether (water saturated):

$$\begin{aligned} C_a &= 10.36A_{661.6} - 1.28A_{643.2} \\ C_b &= 17.49A_{643.2} - 2.72A_{661.6} \\ C_{a+b} &= 7.64A_{661.6} + 16.21A_{643.2} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 1.38C_a - 48.05C_b}{211} \end{aligned}$$

211

Ethanol, 95% (v/v):

$$\begin{aligned} C_a &= 13.36A_{664.2} - 5.19A_{648.6} \\ C_b &= 27.43A_{648.6} - 8.12A_{664.2} \\ C_{a+b} &= 5.24A_{664.2} + 22.24A_{648.6} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 2.13C_a - 97.64C_b}{209} \end{aligned}$$

209

Acetone, 100% (pure solvent):

$$\begin{aligned} C_a &= 11.24A_{661.6} - 2.04A_{644.8} \\ C_b &= 20.13A_{644.8} - 4.19A_{661.6} \\ C_{a+b} &= 7.05A_{661.6} + 18.09A_{644.8} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 1.90C_a - 63.14C_b}{214} \end{aligned}$$

214

(\*) Acetone, 80% (v/v):

$$\begin{aligned} C_a &= 12.25A_{663.2} - 2.79A_{646.8} \\ C_b &= 21.50A_{646.8} - 5.10A_{663.2} \\ C_{a+b} &= 7.15A_{663.2} + 18.71A_{646.8} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 1.82C_a - 85.02C_b}{198} \end{aligned}$$

198

Methanol, 100% (pure solvent):

$$\begin{aligned} C_a &= 16.72A_{665.2} - 9.16A_{652.4} \\ C_b &= 34.09A_{652.4} - 15.28A_{665.2} \\ C_{a+b} &= 1.44A_{665.2} - 24.93A_{652.4} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 1.63C_a - 104.96C_b}{221} \end{aligned}$$

221

Methanol, 90% (v/v):

$$\begin{aligned} C_a &= 16.82A_{665.2} - 9.28A_{652.4} \\ C_b &= 36.92A_{652.4} - 16.54A_{665.2} \\ C_{a+b} &= 0.28A_{665.2} + 27.64A_{652.4} \\ C_{x+c} &= \frac{1000A_{470} - 1.91C_a - 95.15C_b}{225} \end{aligned}$$

225

<sup>a</sup> The equations are based on the redetermined specific absorption coefficients listed in Table II. The pigment concentrations obtained by inserting the measured absorbance values are micrograms per milliliter plant extract solution.



TABLE III

EQUATIONS FOR THE DETERMINATIONS OF THE CONCENTRATIONS OF CHLOROPHYLL *a* ( $C_a$ ), CHLOROPHYLL *b* ( $C_b$ ), OF TOTAL CHLOROPHYLLS ( $C_{a+b}$ ) AND OF TOTAL CAROTENOIDS ( $C_{x+c}$ ) IN LEAF PIGMENT EXTRACTS FOR SOLVENTS OF DIFFERENT POLARITY AND WATER CONTENT<sup>a</sup>

Acetone, 80% (v/v):

$$C_a = 12.25A_{663.2} - 2.79A_{646.8}$$

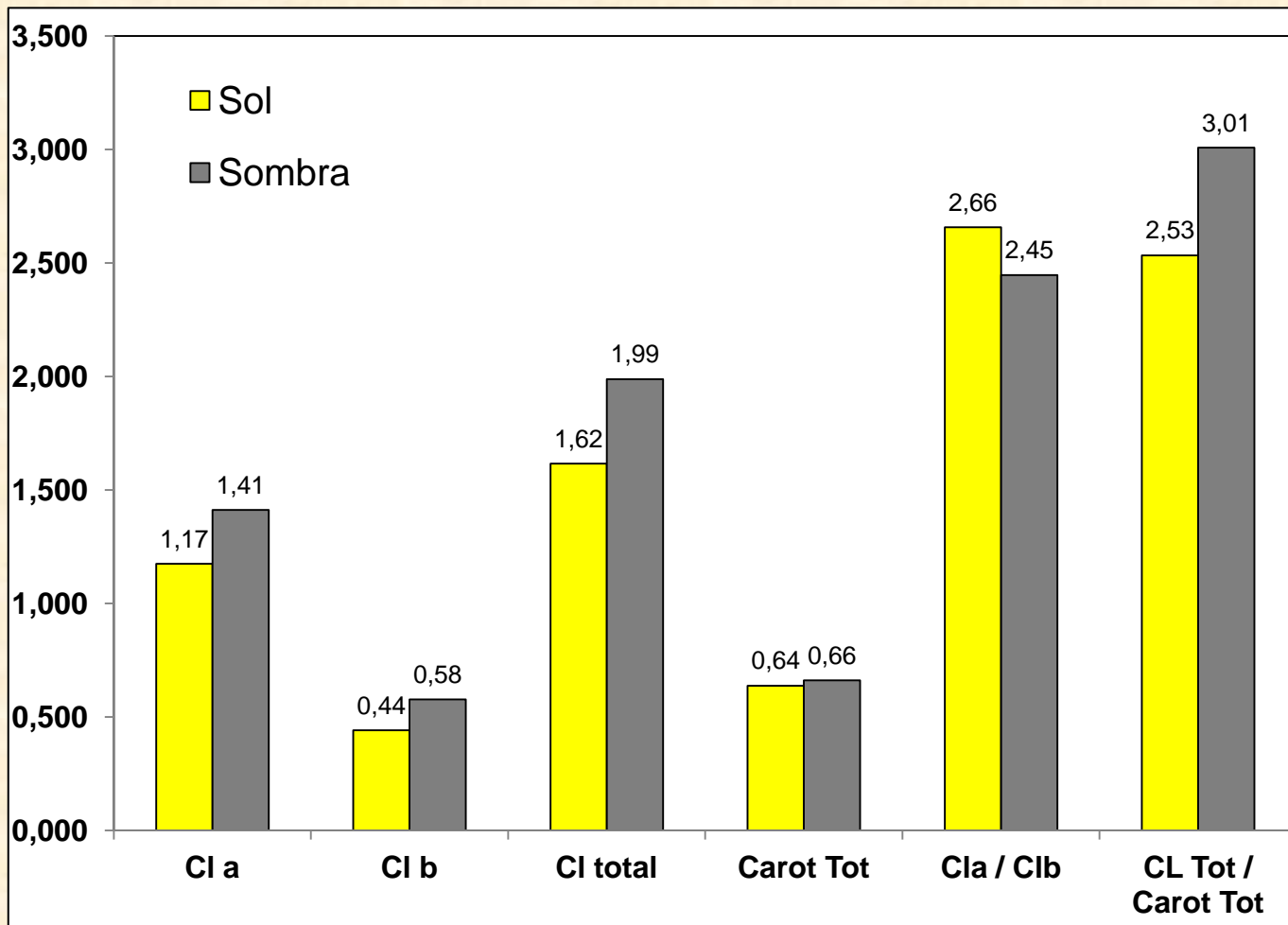
$$C_b = 21.50A_{646.8} - 5.10A_{663.2}$$

$$C_{a+b} = 7.15A_{663.2} + 18.71A_{646.8}$$

$$C_{x+c} = \frac{1000A_{470} - 1.82C_a - 85.02C_b}{1000}$$

198

<sup>a</sup> The equations are based on the redetermined specific absorption coefficients listed in Table II. The pigment concentrations obtained by inserting the measured absorbance values are micrograms per milliliter plant extract solution.



# Clorofilômetro:



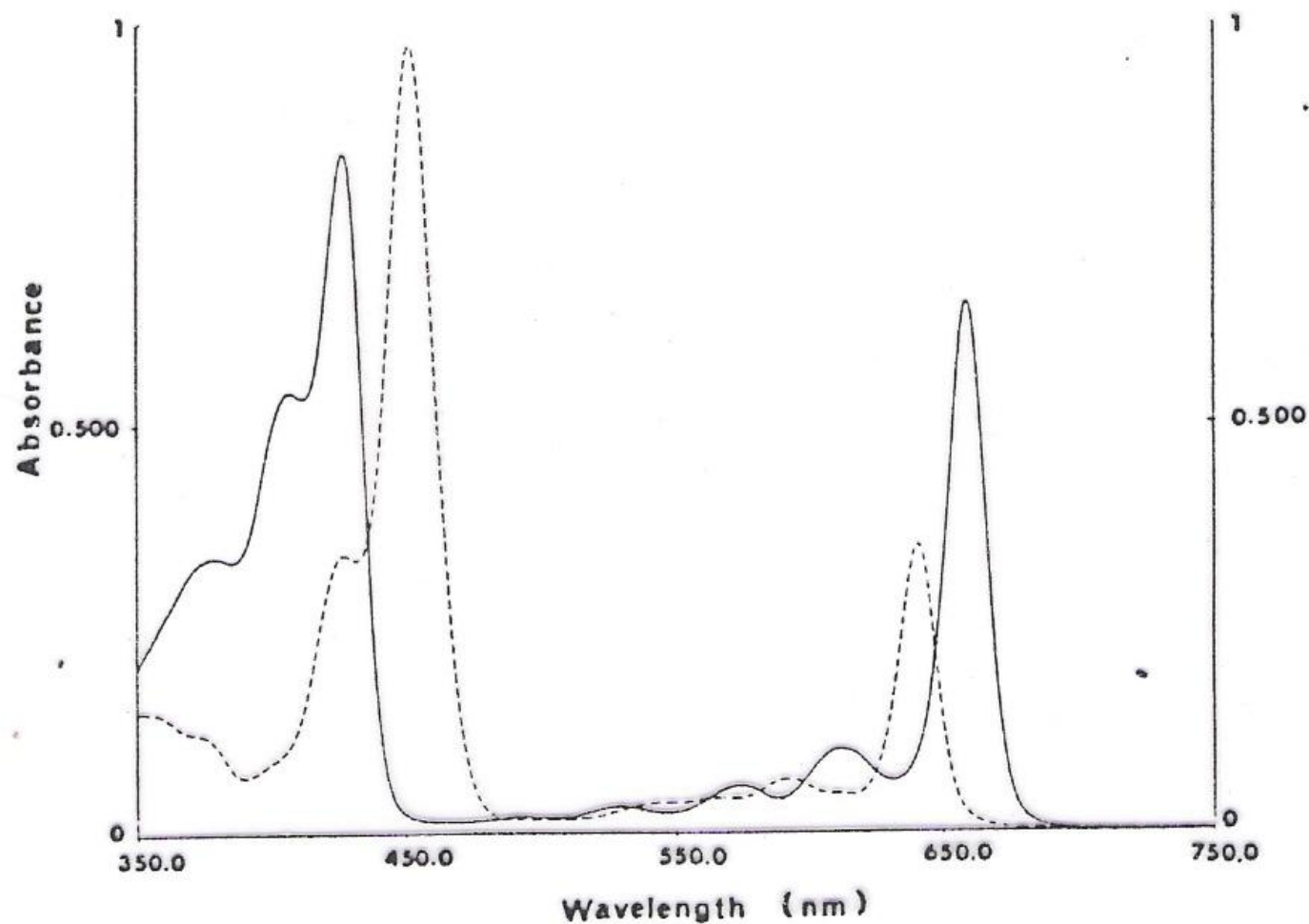


FIG. 5. Absorption spectrum of freshly isolated chlorophyll *a* (solid line) and chlorophyll *b* (broken line) in diethyl ether (pure solvent). The positions of the absorption maxima are given in Table II.

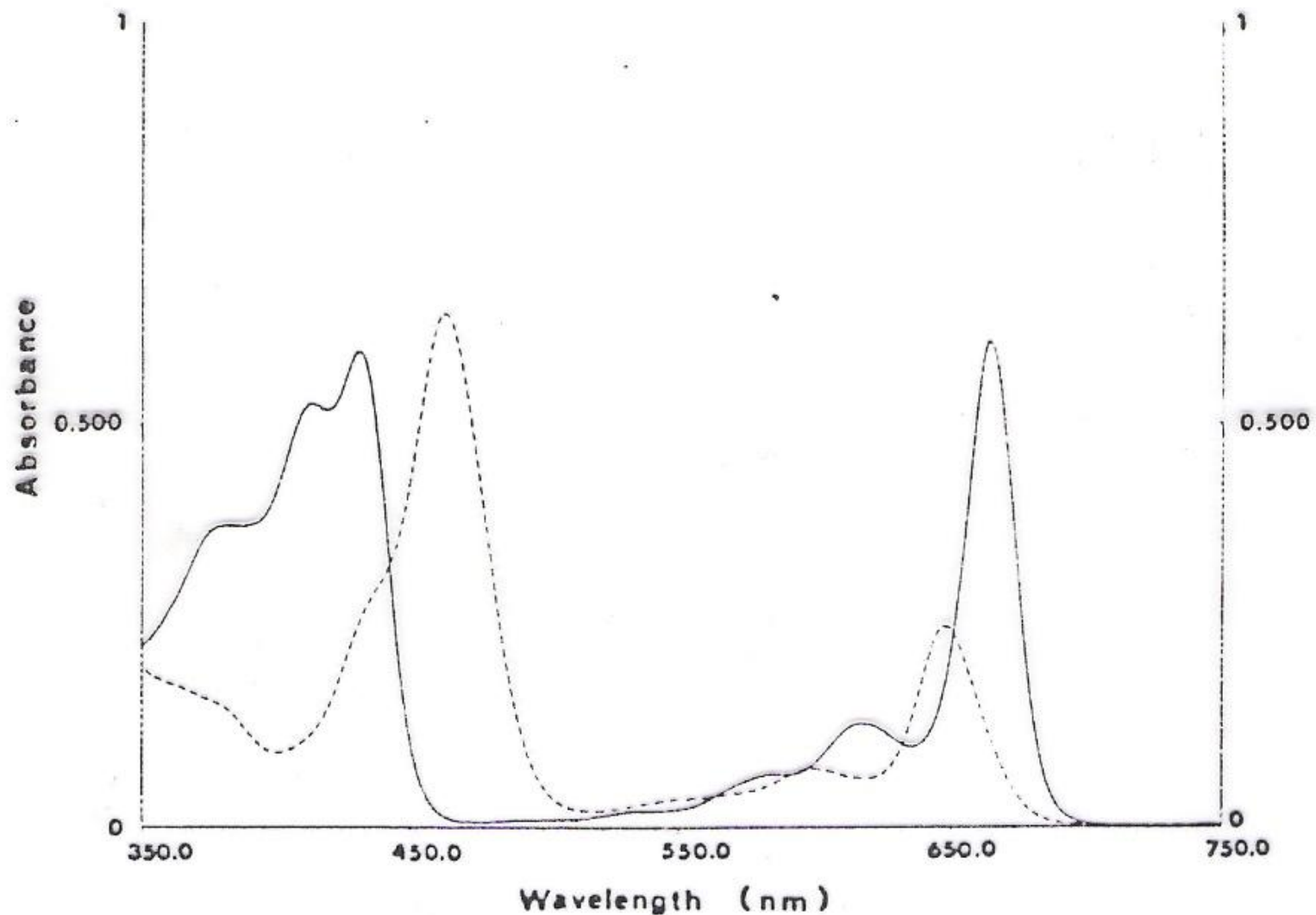


FIG. 6. Absorption spectrum of freshly isolated chlorophyll *a* (solid line) and chlorophyll *b* (broken line) in aqueous ethanol (95%). The wavelengths of the absorption maxima are given in Table II.

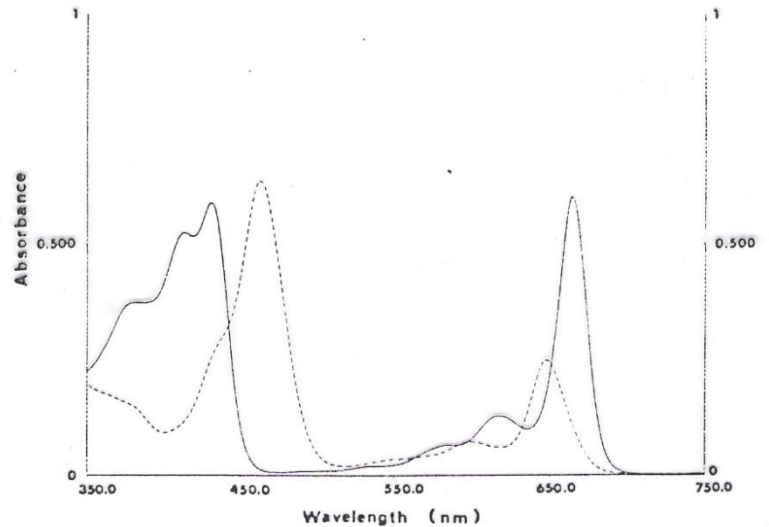
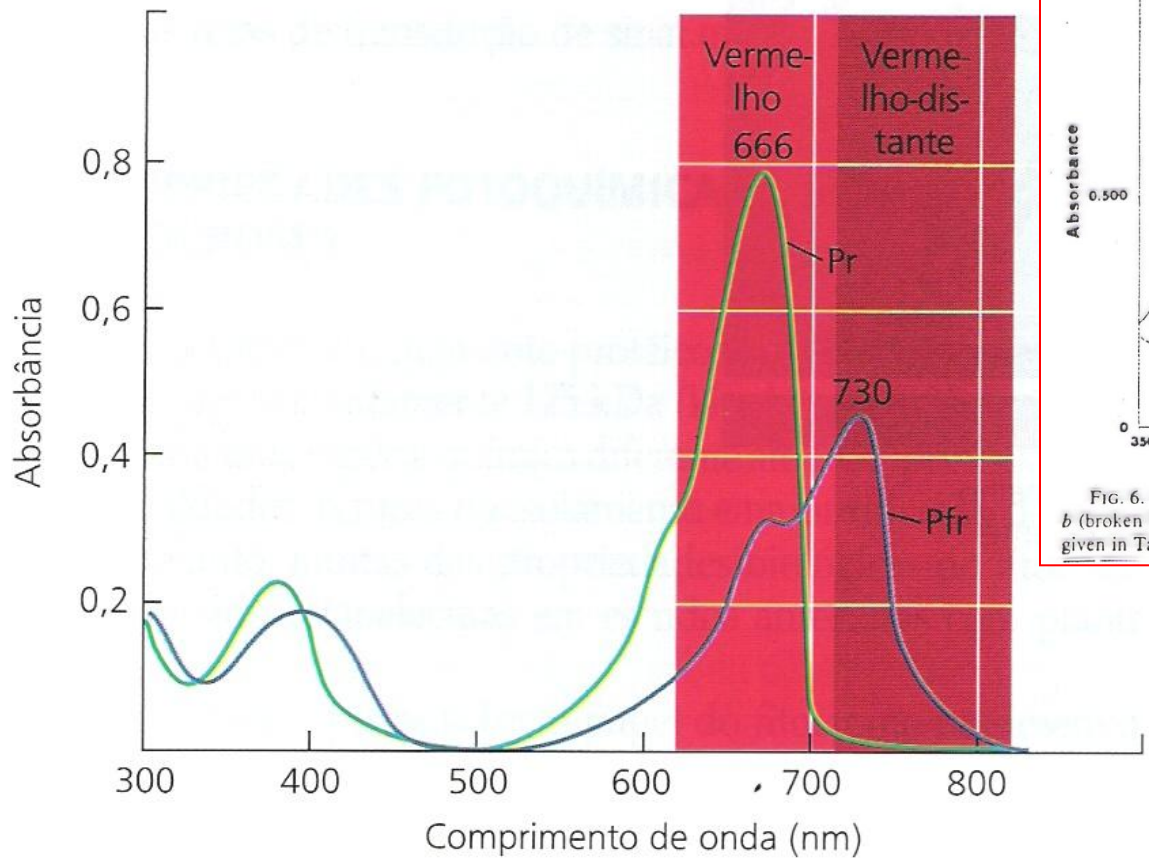


FIG. 6. Absorption spectrum of freshly isolated chlorophyll *a* (solid line) and chlorophyll *b* (broken line) in aqueous ethanol (95%). The wavelengths of the absorption maxima are given in Table II.



**FIGURA 17.3** Os espectros de absorção de fitocromos purificados de aveia, nas formas Pr (linha verde) e Pfr (linha azul), sobrepõem-se (Vierstra e Quail, 1983).

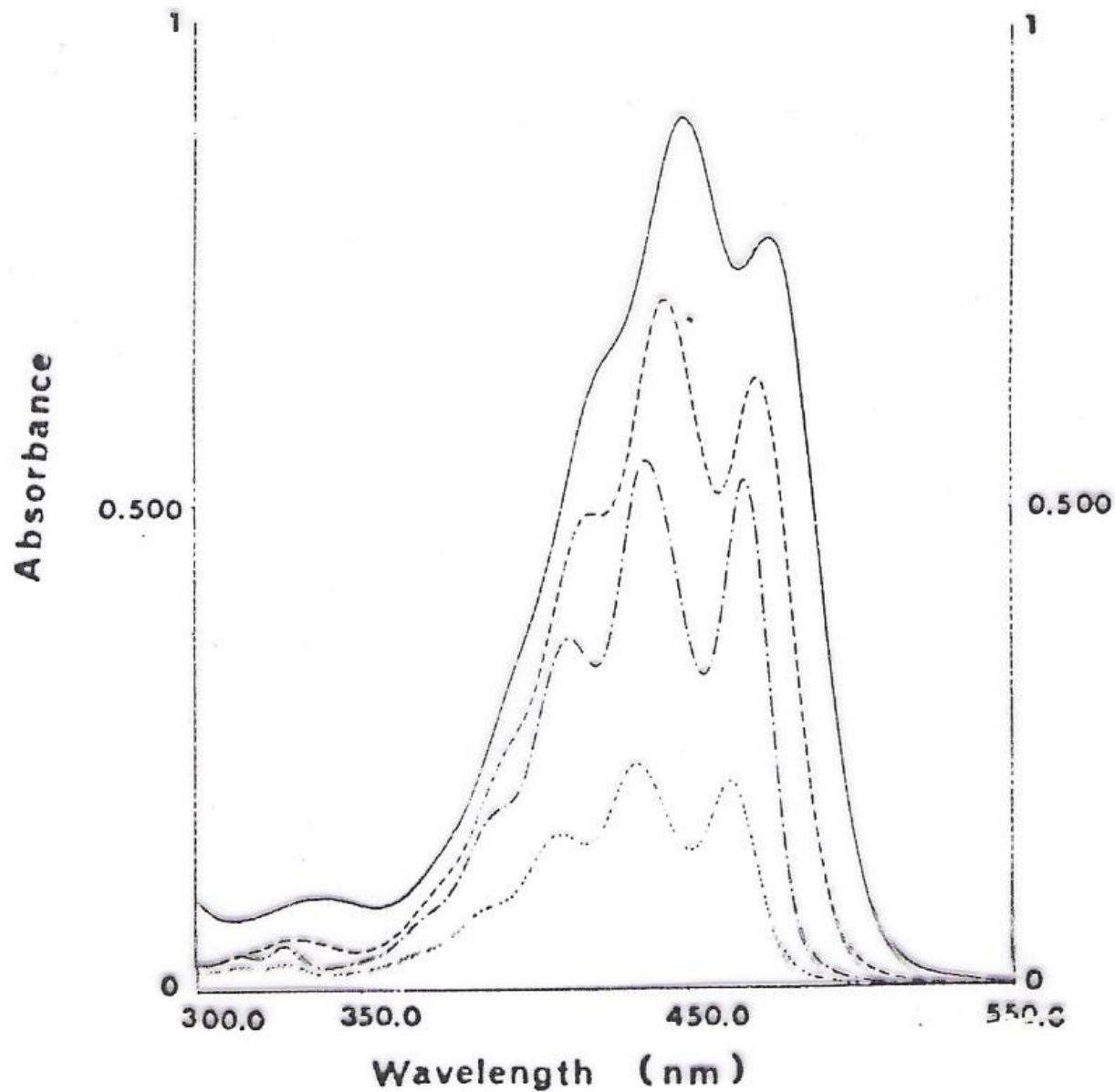
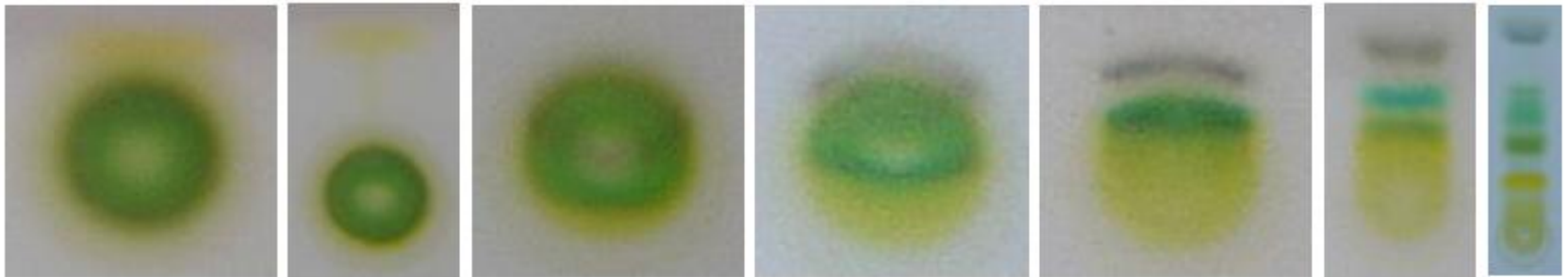


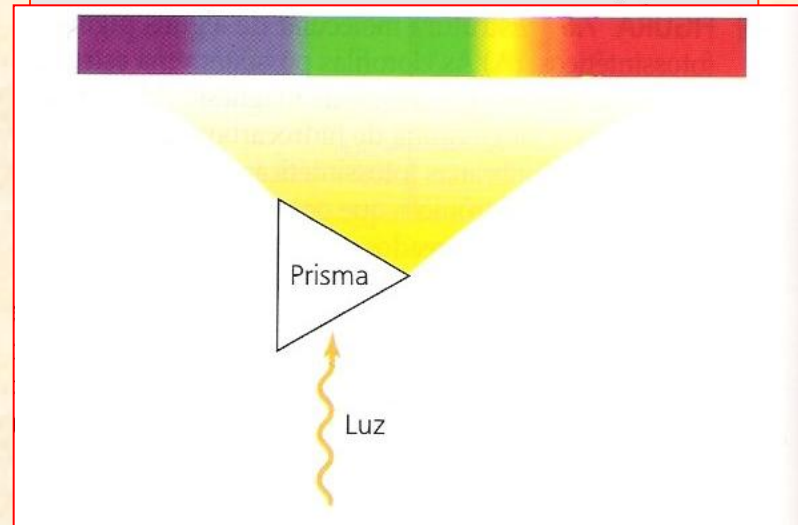
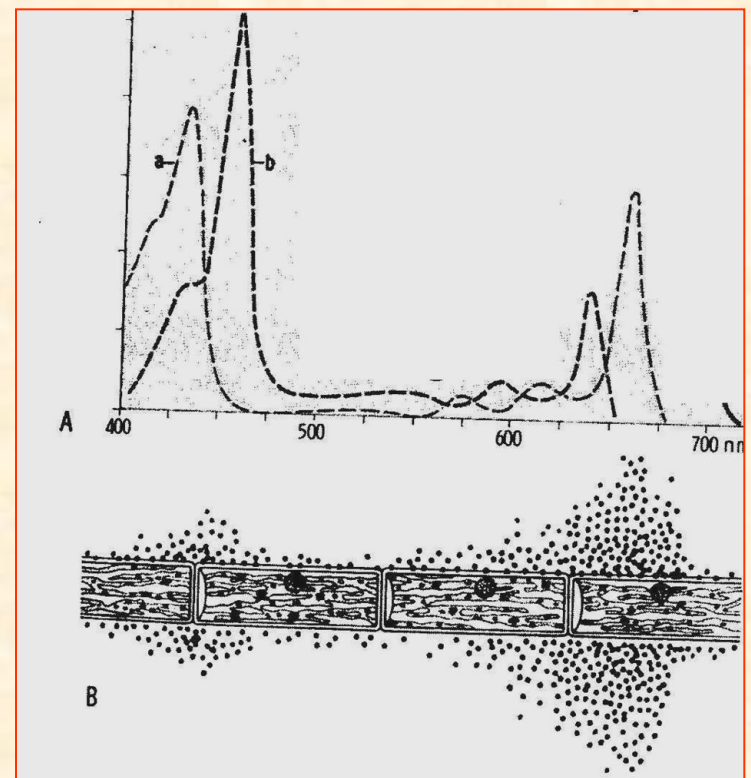
FIG. 7. Absorption spectrum of the major leaf carotenoids in diethyl ether. The wavelengths at the absorption maxima are given in Table V.  $\beta$ -Carotene (—), lutein (---), violaxanthin (-.-), and neoxanthin (.....).

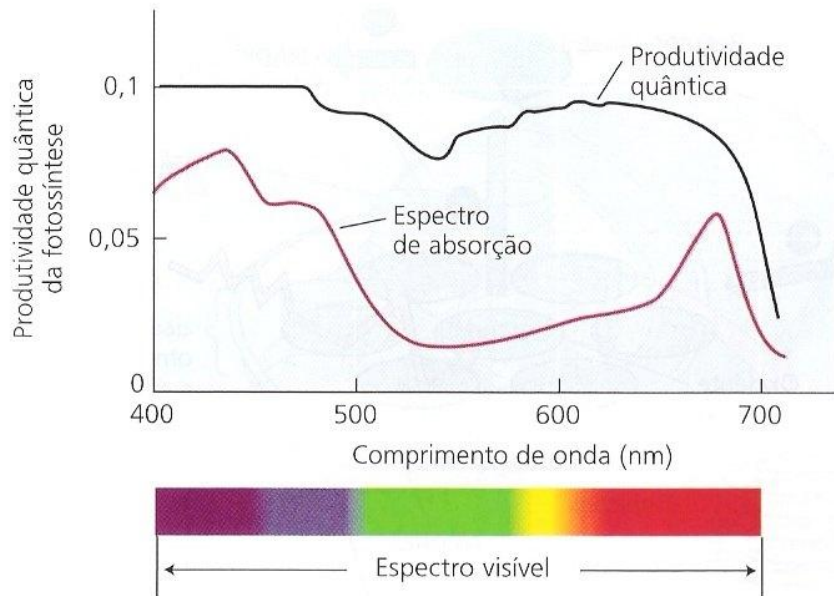


Separação da clorofila em cromatografia em papel.

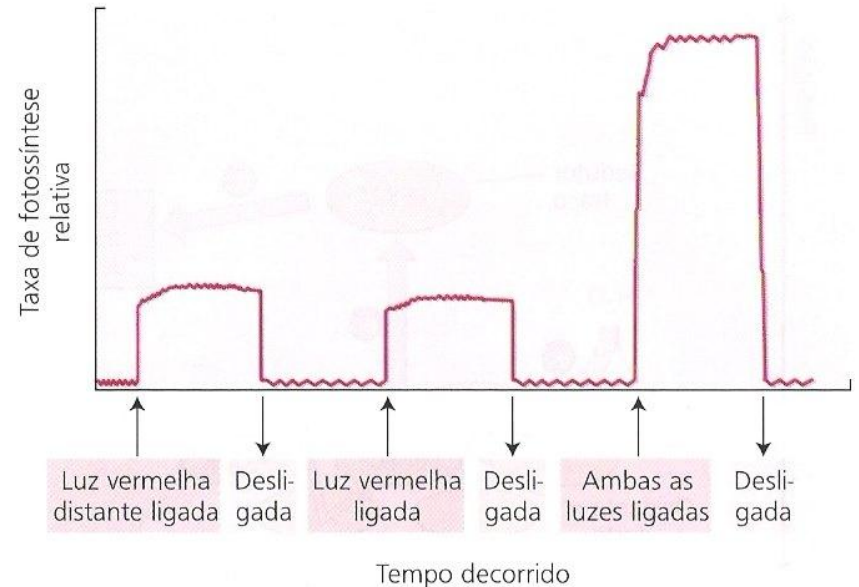


Theodore Wilhelm Engelmann  
(1843 - 1909)

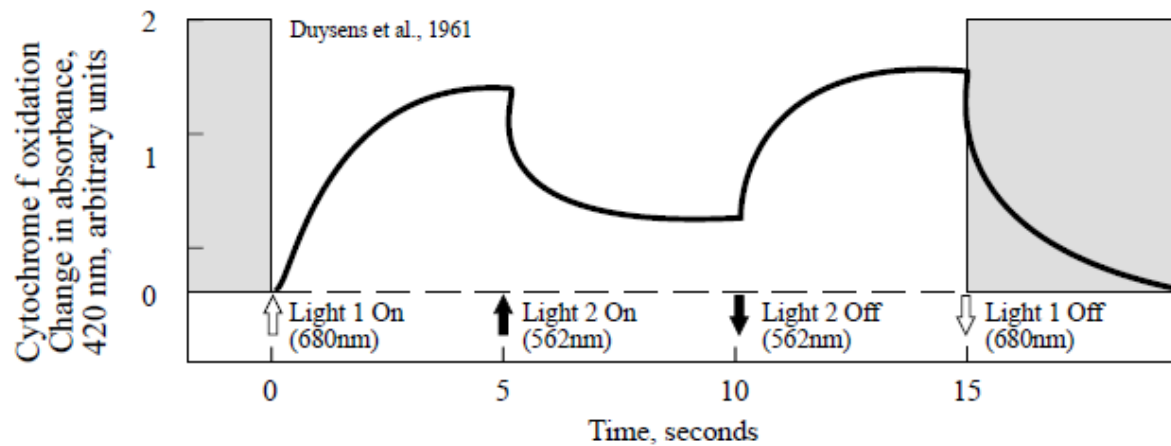




**FIGURA 7.12** O efeito de queda no vermelho. A produtividade quântica da fotossíntese (curva negra) cai drasticamente na luz vermelho distante com comprimentos de onda maiores do que 680 nm, indicando que a luz vermelha distante sozinha é ineficiente para induzir a fotossíntese. A pequena queda próximo dos 500 nm reflete a eficiência um pouco menor da fotossíntese utilizando a luz absorvida pelos pigmentos acessórios, carotenóides.

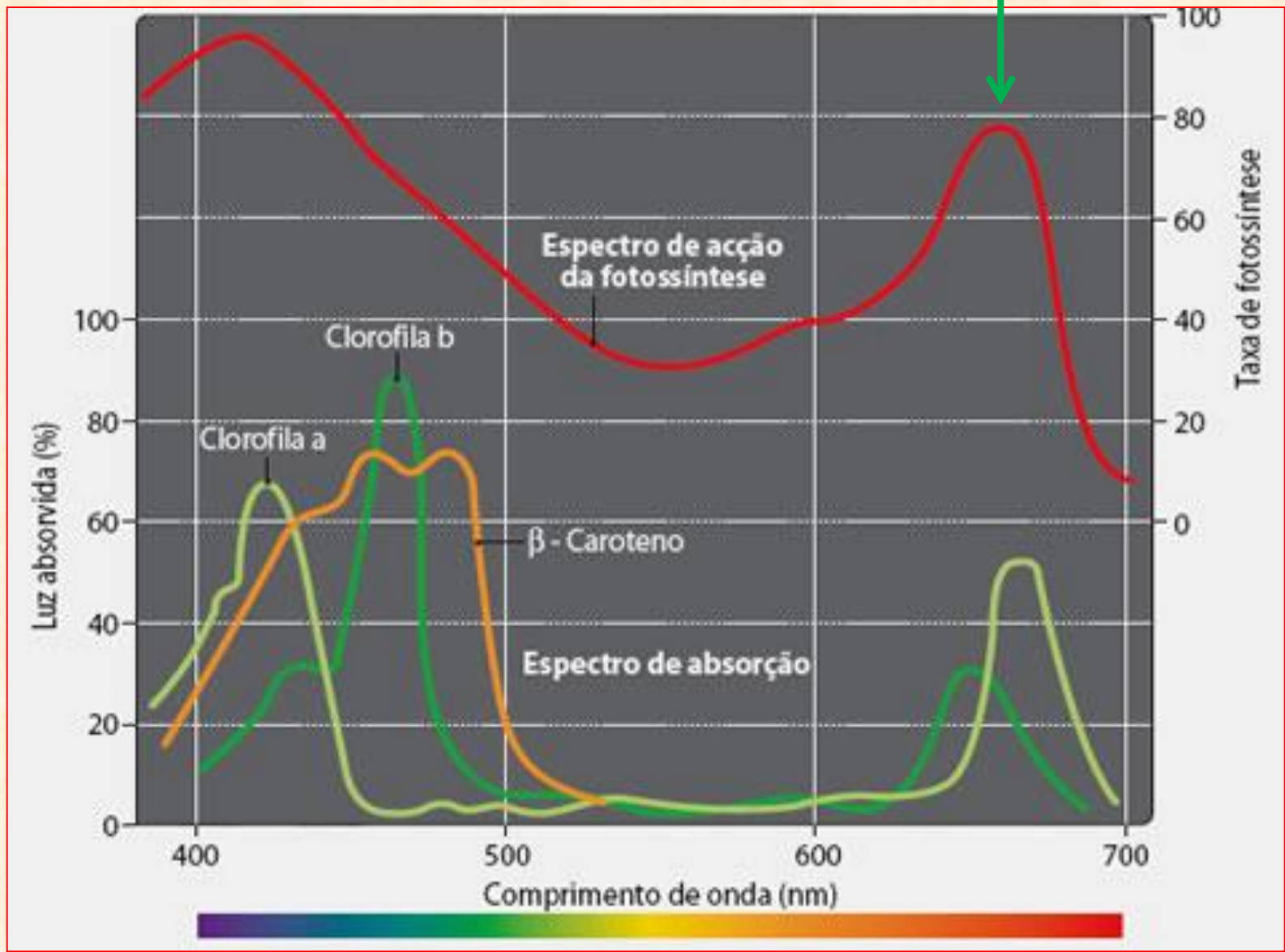


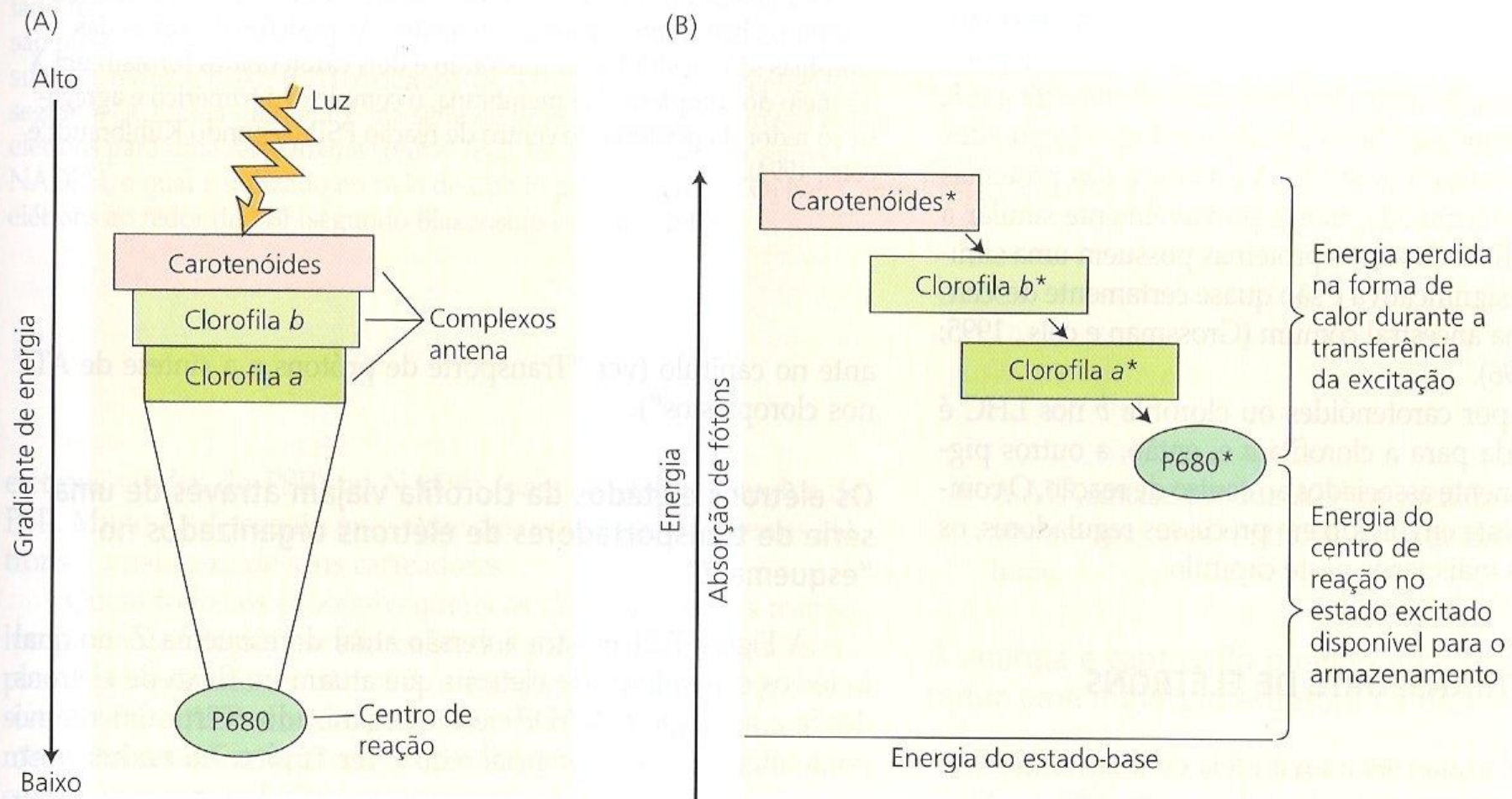
**FIGURA 7.13** Efeito de melhora. Quando luz de comprimento de onda no vermelho e vermelho distante é aplicada em conjunto, a taxa de fotossíntese resultante é maior do que a taxa fotossintética para cada um dos comprimentos de onda aplicados separadamente. O efeito de melhora forneceu evidências em favor do conceito de que a fotossíntese é realizada por dois sistemas fotoquímicos trabalhando em conjunto, com uma pequena diferença em seus comprimentos de onda ótimos.



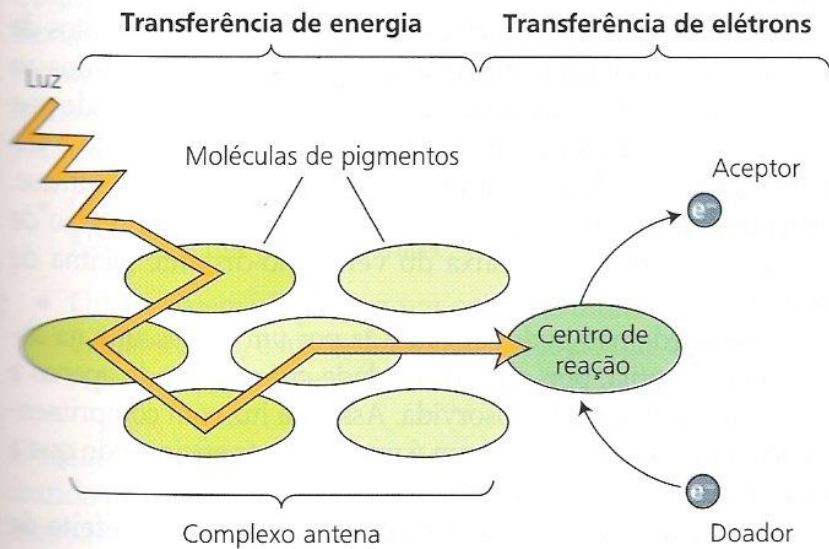
**Fig. 1.** Experimental evidence for the concept of photosynthetic unit of 2400 Chls per  $O_2$  evolved (top left), for the "Red drop" and the Emerson Enhancement Effect (top right), for the presence of Chl *a* along with Chl *b* (in green algae), or fucoxanthin (in diatoms) in the short-wavelength system of Emerson (middle left), and the antagonistic effect of two lights on the redox state of Cyt *f*, proving the series scheme of photosynthesis (bottom). Also shown are photographs of Robert Emerson and Otto Warburg. See text, and Govindjee (2000) for references and further details.

Red Drop

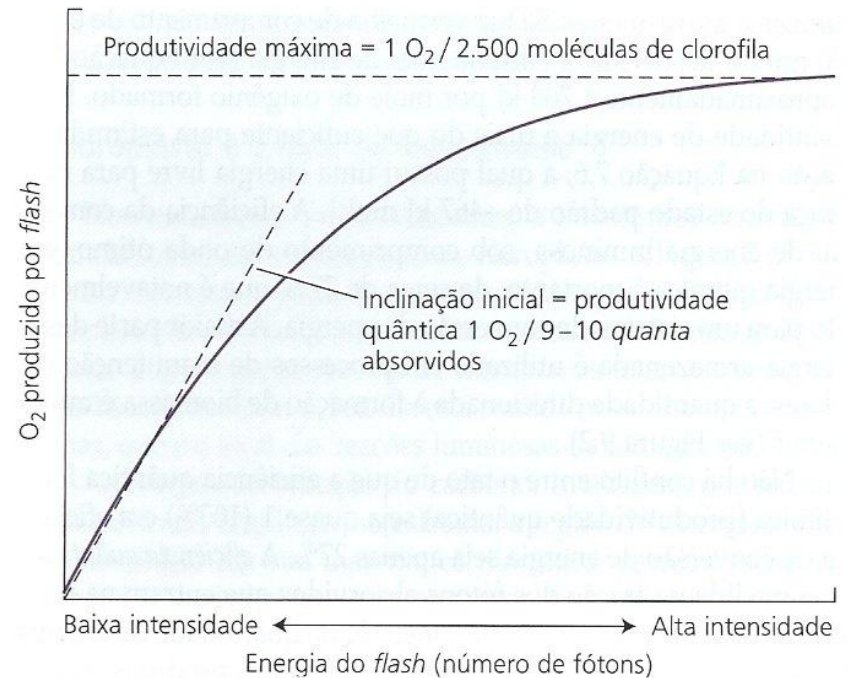




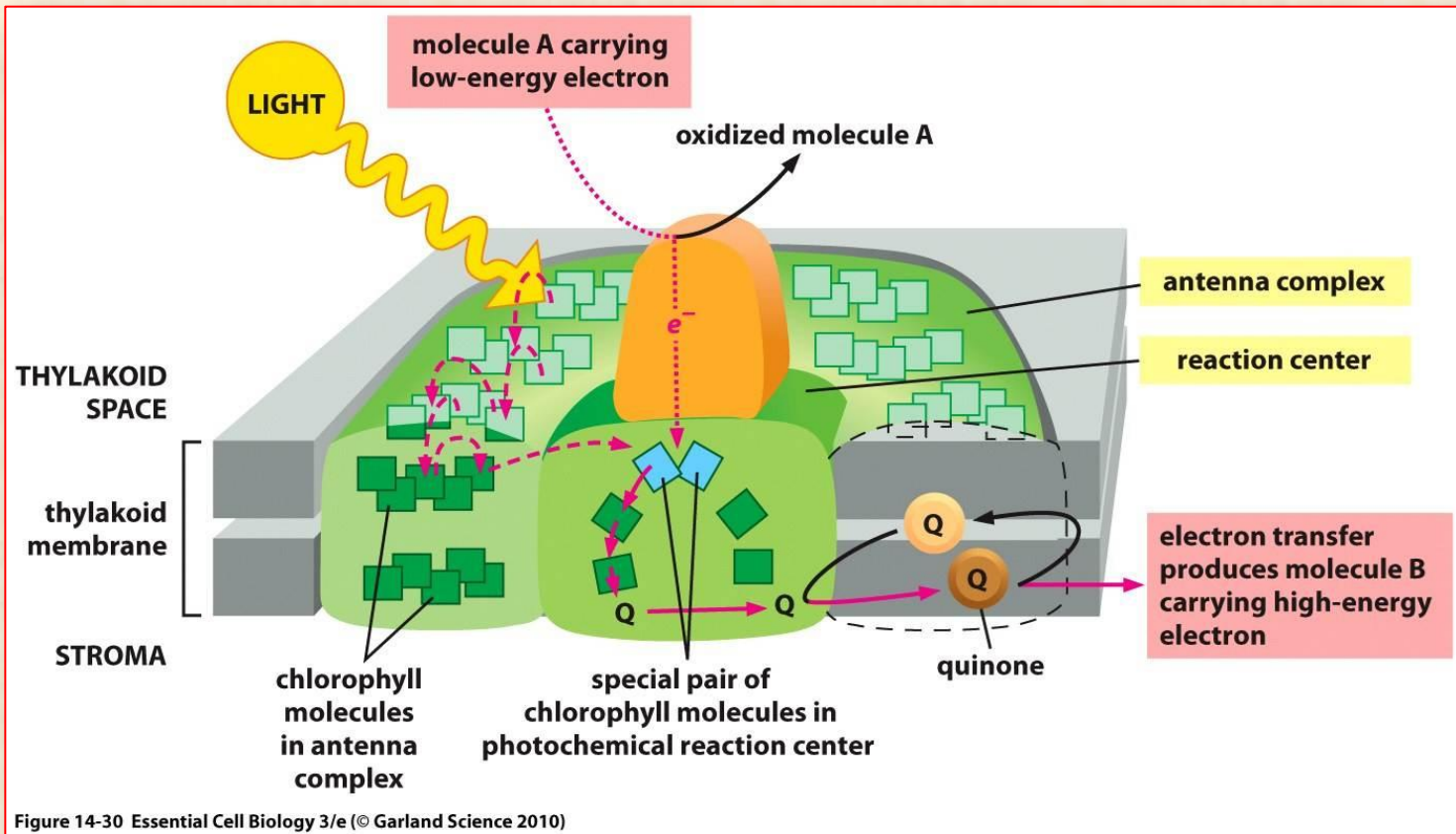
**FIGURA 7.19** Canalização da excitação do sistema de antena em direção ao centro de reação. (A) A energia do estado excitado dos pigmentos aumenta com a distância do centro de reação, isto é, os pigmentos mais próximos do centro de reação possuem menor energia do que os pigmentos mais distantes. Esse gradiente de energia faz com que a transferência de excitação em direção ao centro de reação seja energeticamente favorável e a transferência de excitação para as porções periféricas da antena, energeticamente desfavorável. (B) Por esse processo, parte da energia é perdida na forma de calor para o ambiente; porém, sob condições ótimas, a quase totalidade das excitações recebidas pelos complexos antena pode ser transferida para o centro de reação. Os asteriscos denotam o estado de excitação.



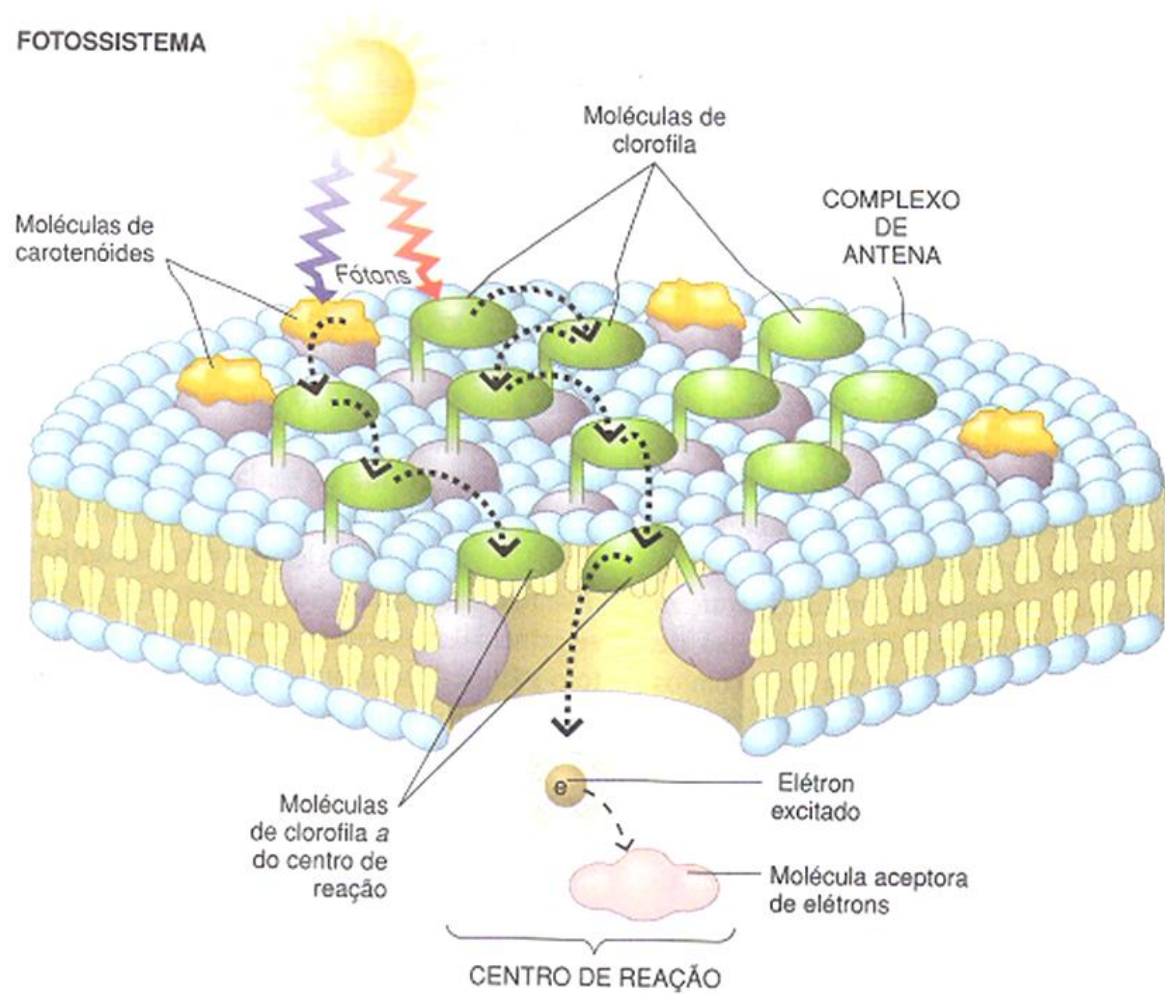
**FIGURA 7.10** Esquema conceitual da transferência de energia durante a fotossíntese. Muitos pigmentos juntos servem como uma antena, coletando a luz e transferindo sua energia para o centro de reação, onde as reações químicas armazenam parte dessa energia, transferindo elétrons de um pigmento de clorofila para uma molécula aceitadora de elétrons. Um doador de elétrons reduz, então, a clorofila novamente. A transferência de energia na antena é um fenômeno puramente físico e não envolve nenhuma alteração química.



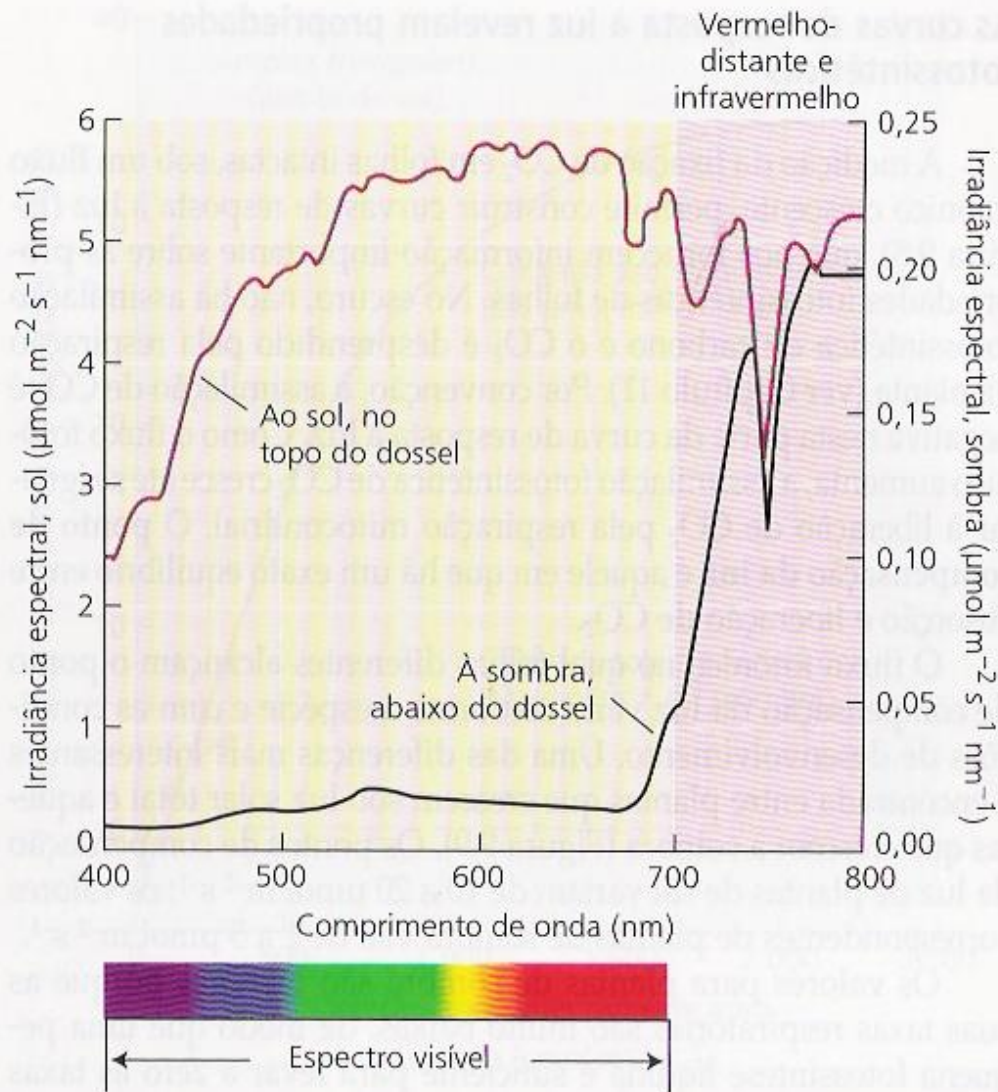
**FIGURA 7.11** Relação entre a produção de oxigênio e a energia do flash, a primeira evidência da interação entre os pigmentos da antena e o centro de reação. Em condições de saturação de energia, a quantidade máxima de O<sub>2</sub> produzido é uma molécula para cada 2.500 moléculas de clorofila.



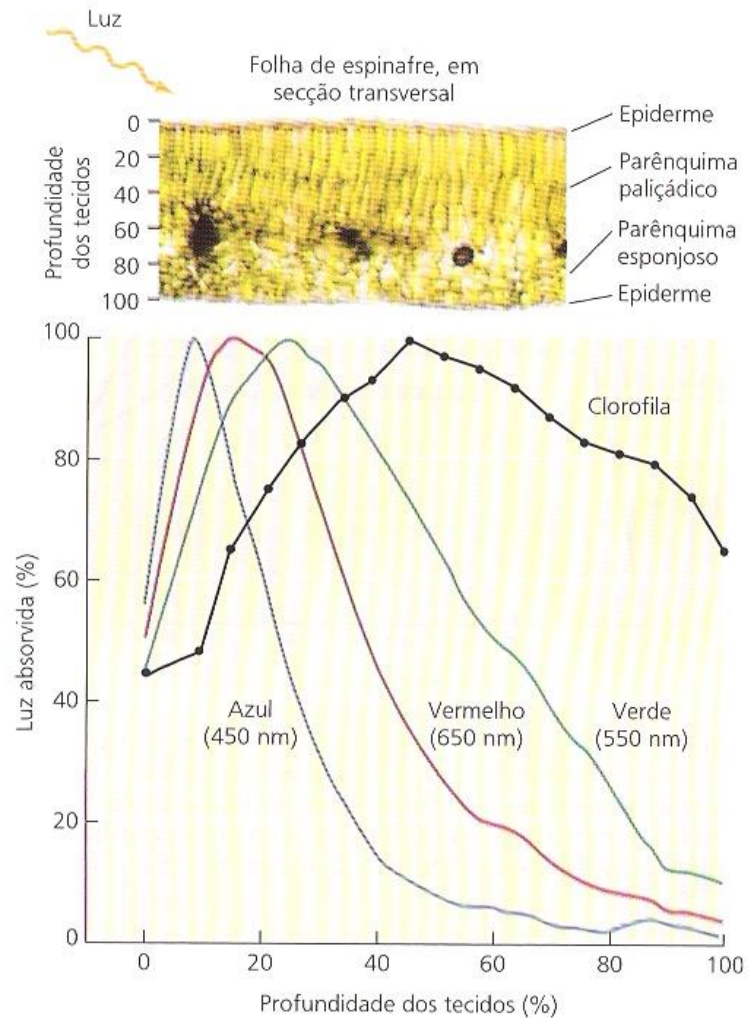
## FOTOSSISTEMA



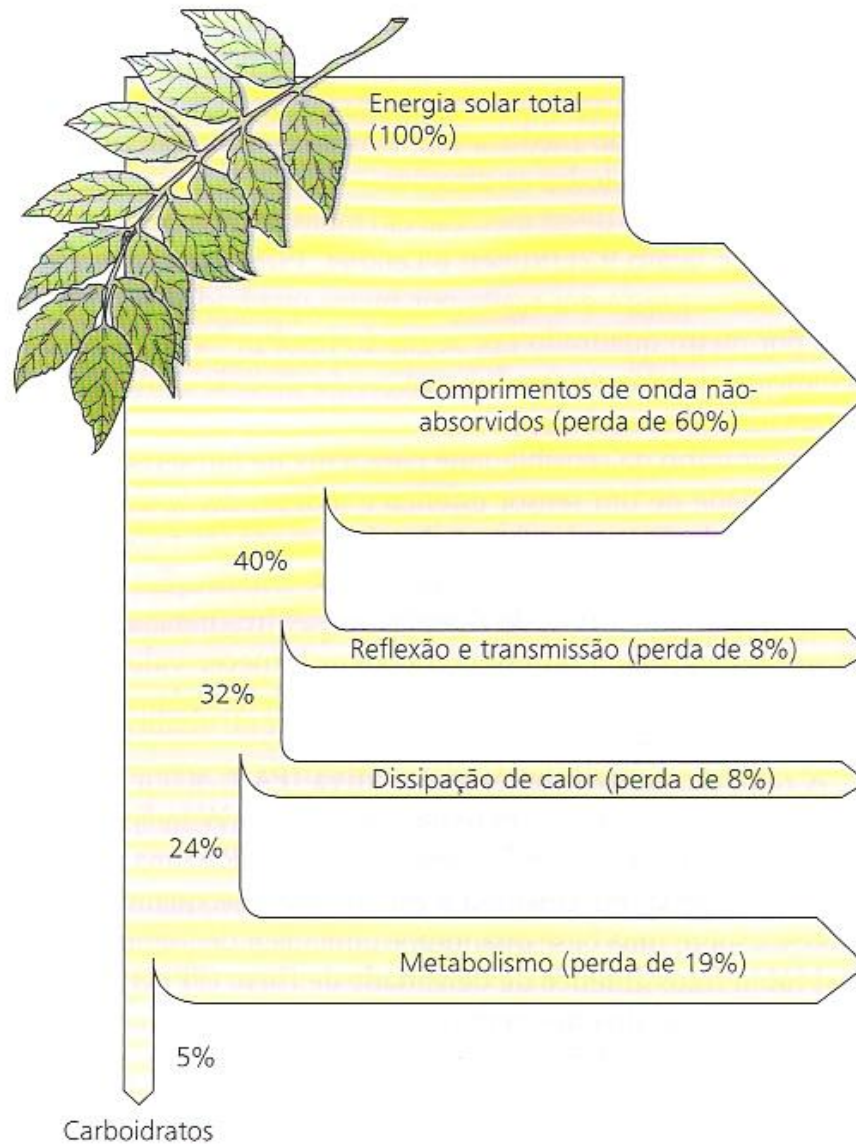




**FIGURA 9.7** A distribuição espectral da luz solar, no topo de um dossel e sob o dossel. Para a luz solar infiltrada, a irradiância total foi de  $1.900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; para a sombra, foi de  $17,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A maior parte da radiação fotossinteticamente ativa foi absorvida por folhas no dossel (Smith, 1994).



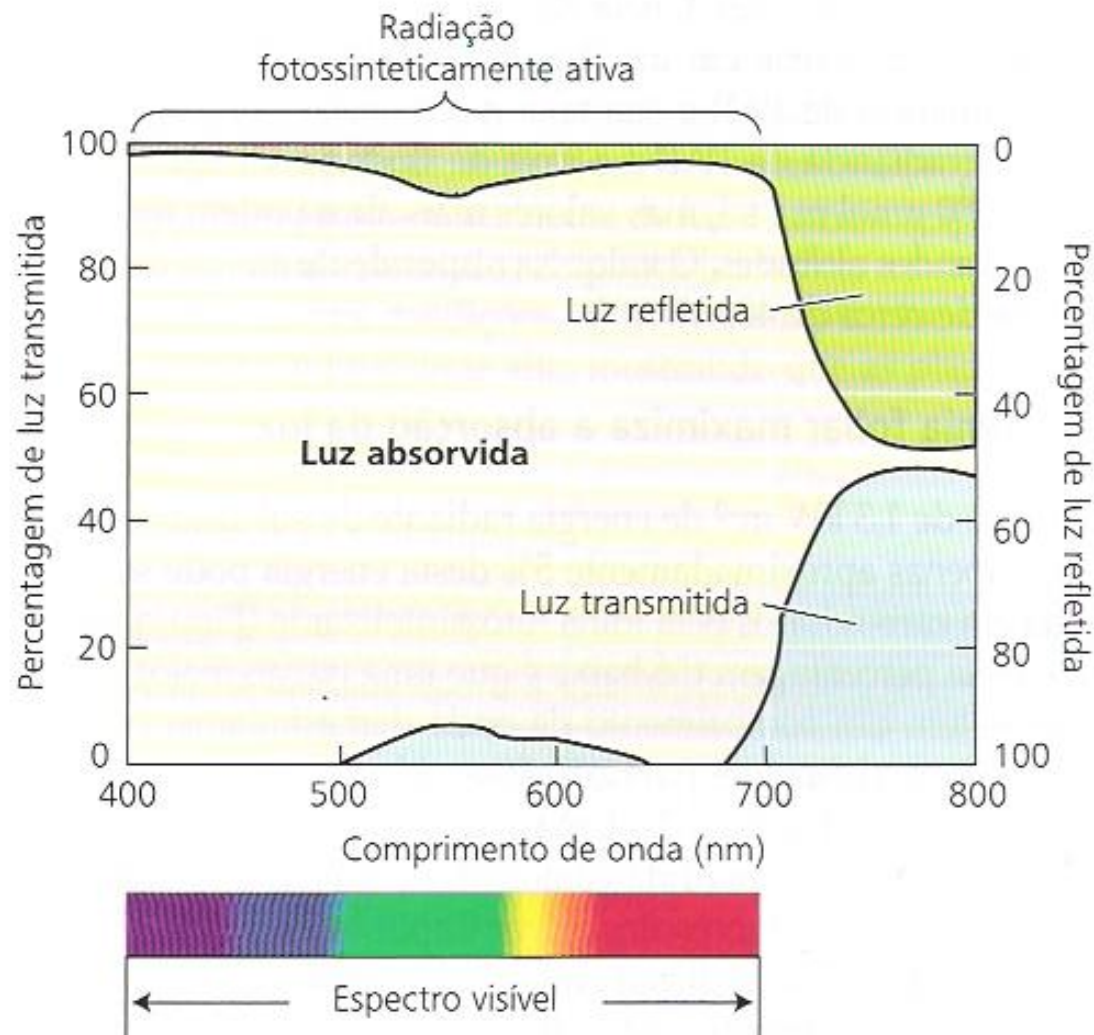
**FIGURA 9.18** Distribuição da luz absorvida em folhas de sol de espinafre. A irradiação nas faixas do azul, verde e vermelho determina diferentes perfis de luz absorvida na folha. A fotomicrografia acima do gráfico mostra uma secção transversal de uma folha de espinafre, com fileiras de células paliçádicas ocupando quase a metade da espessura foliar. As formas das curvas resultam, em parte, de uma distribuição desigual de clorofila nos tecidos foliares (Nishio e cols., 1993 e Vogelmann e Han, 2000; fotomicrografia cedida por T. Vogelmann).



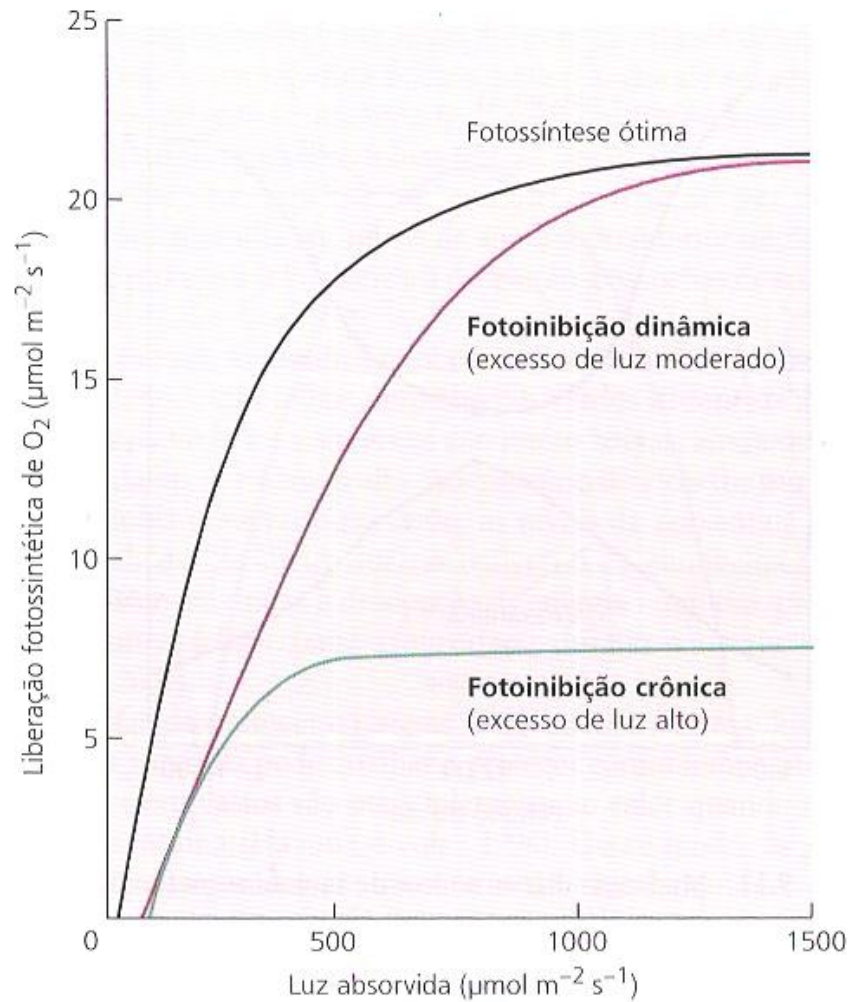
**FIGURA 9.2** Conversão de energia solar em carboidratos por uma folha. Da energia total incidente, apenas 5% é convertido em carboidratos.



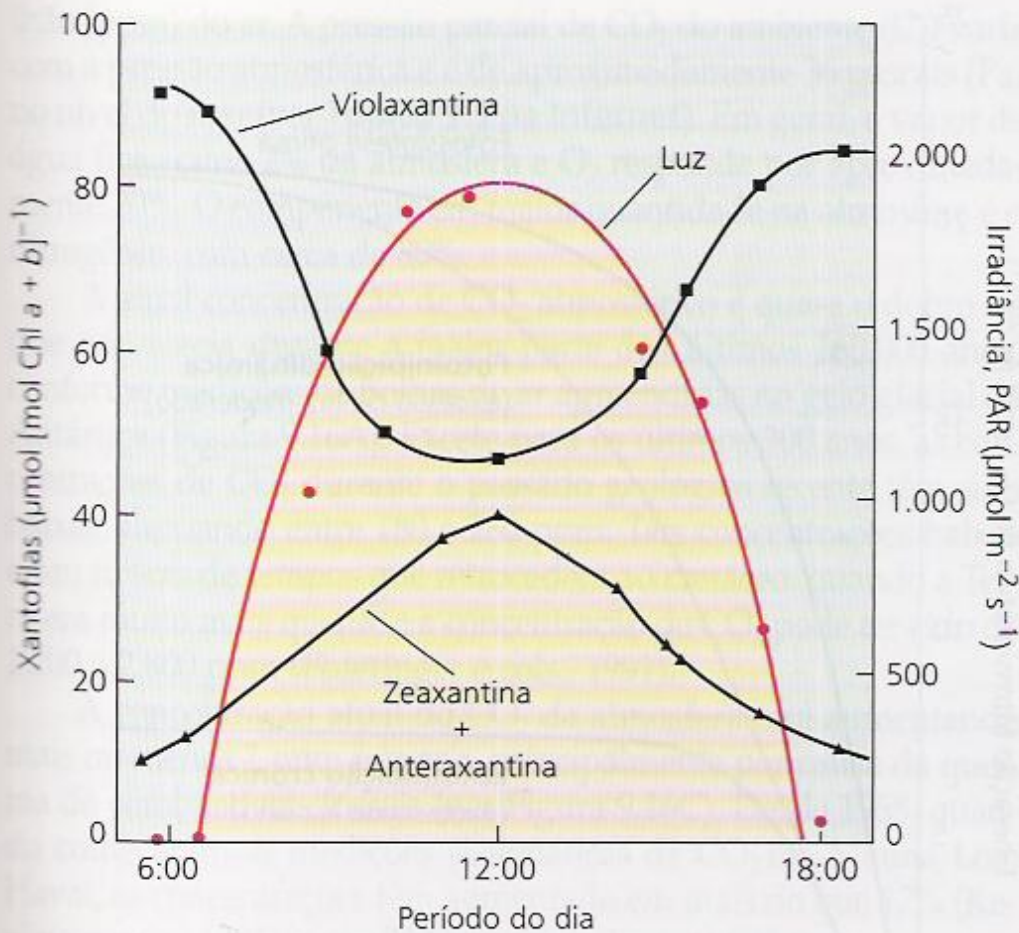
**FIGURA 9.14** Absorção e dissipação de energia da luz solar pela folha. A carga de calor imposta deve ser dissipada, a fim de evitar dano à folha. A carga de calor é dissipada pela emissão de radiação de ondas longas, pela perda de calor sensível para o ar que circunda a folha e pelo esfriamento evaporativo causado pela transpiração.



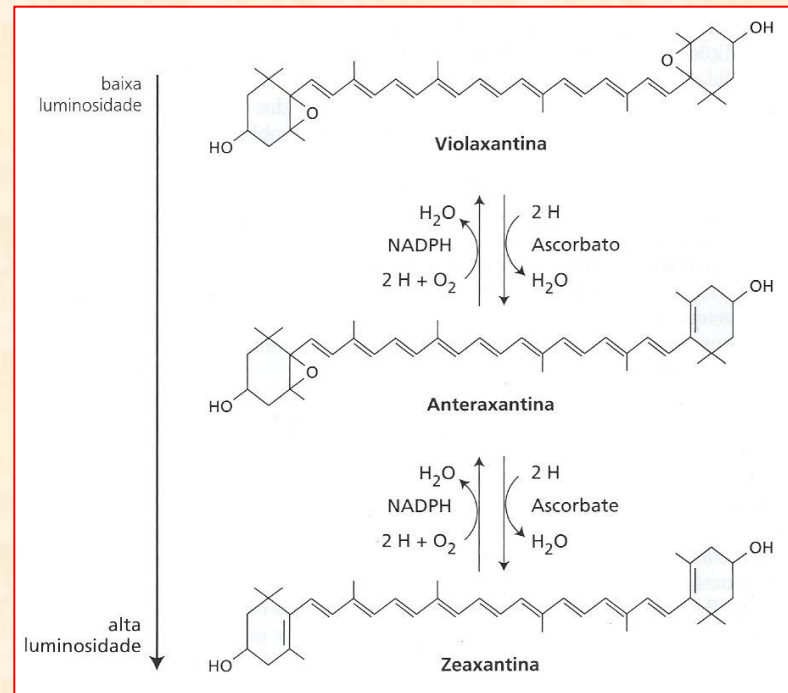
**FIGURA 9.3** Propriedades ópticas de uma folha de feijoeiro, sendo mostradas as porcentagens de luz absorvida, refletida e transmitida, como função do comprimento de onda. A luz verde, transmitida e refletida na faixa de 500 a 600 nm, dá a cor verde às folhas. Observe que a maior parte da luz acima de 700 nm não é absorvida pela folha (Smith, 1986).



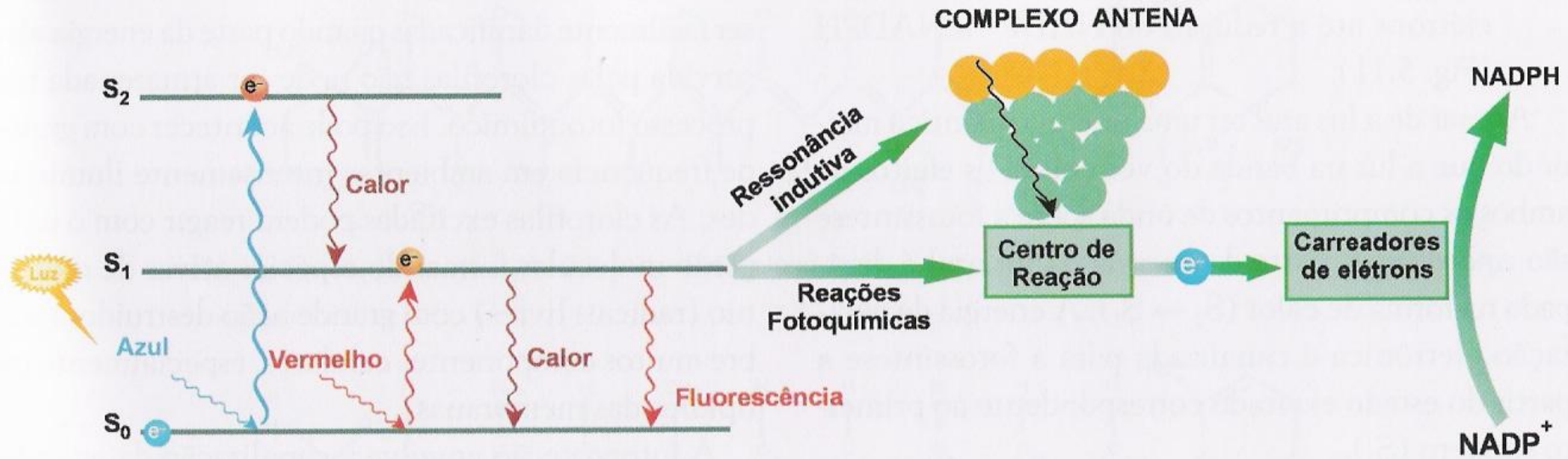
**FIGURA 9.15** Mudanças nas curvas de fotossíntese em resposta à luz, causadas pela fotoinibição. A exposição a níveis moderados de excesso de luz pode diminuir a eficiência quântica (inclinação reduzida da curva), sem redução da taxa fotossintética máxima, condição denominada fotoinibição dinâmica. A exposição a níveis altos de excesso de luz leva à fotoinibição crônica, na qual o dano ao cloroplasto decresce a eficiência quântica e a taxa fotossintética máxima (Osmond, 1994).



**FIGURA 9.13** Mudanças diárias no teor de xantofilas em função da irradiância, no girassol (*Helianthus annuus*). Com o aumento da quantidade de luz incidente sobre a folha, uma proporção maior de violaxantina é convertida em anteraxantina e zeaxantina, dissipando, assim, o excesso de energia de excitação e protegendo o aparato fotossintético (Demmig-Adams e Adams, 1996).



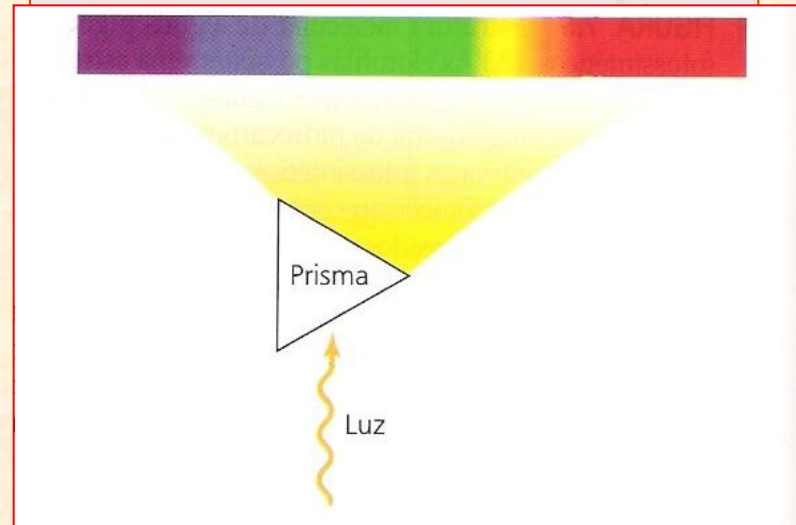
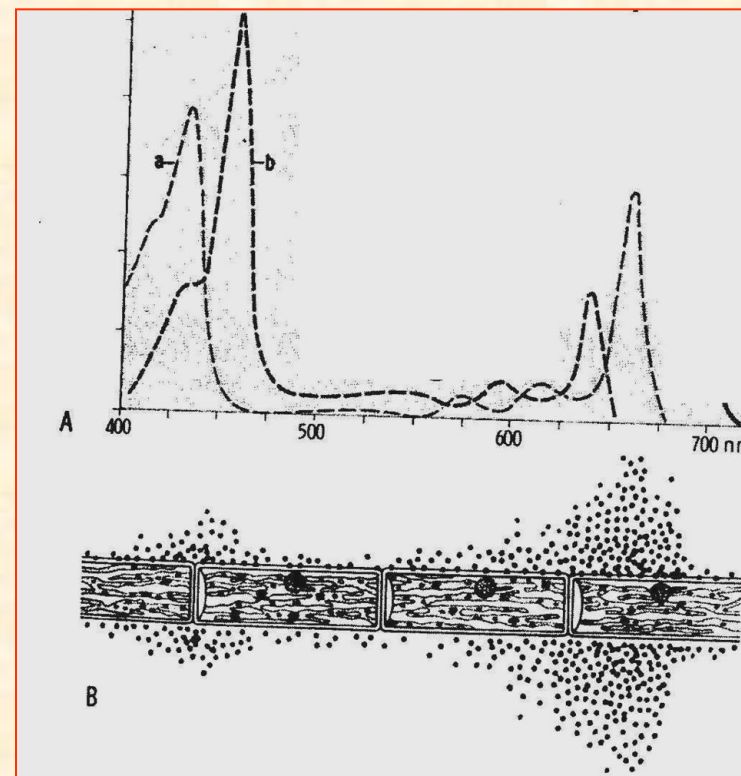
## Dissipação do Estado de Excitação eletrônica nas Antenas dos Fotossistemas



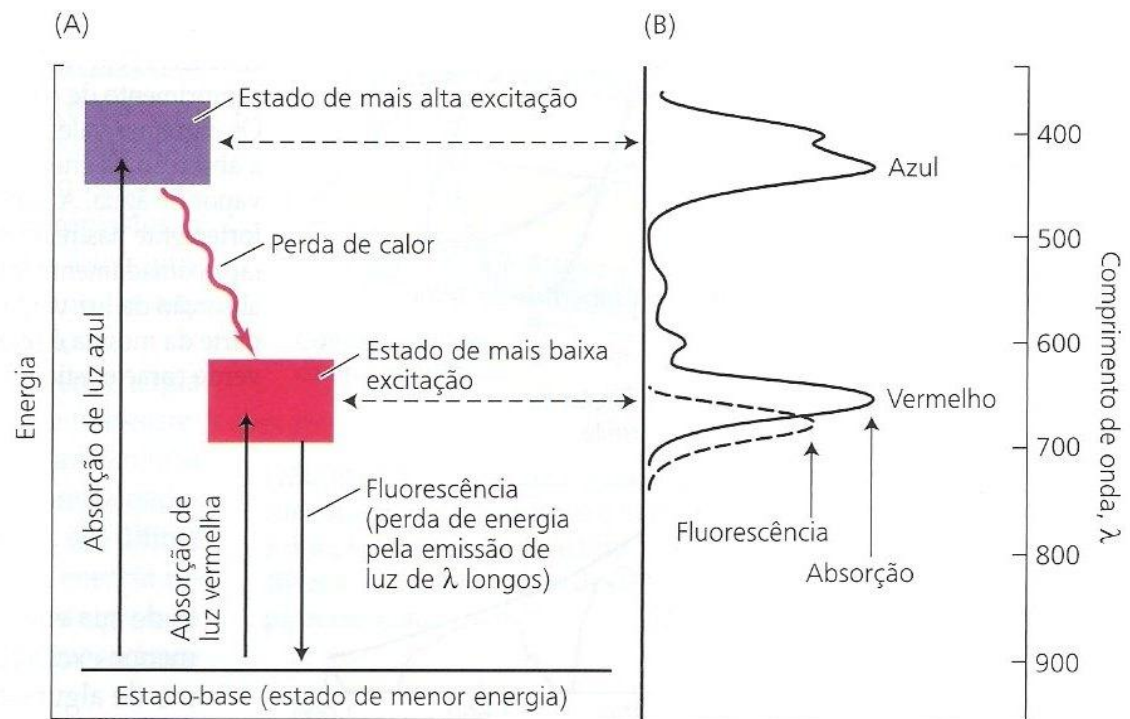
**Fig. 5.11** Modelo esquemático, simplificado, dos níveis de energia da clorofila excitada pela absorção de luz monocromática e o destino da energia de excitação eletrônica. A energia de excitação eletrônica pode ser dissipada de 4 formas: calor, emissão de luz (fluorescência), transferência de energia de excitação elétron-elétron (ressonância indutiva) nos complexos antena e reações redox nas membranas dos tilacóides, gerando ATP e poder redutor (NADPH e ferredoxina reduzida).



Theodore Wilhelm Engelmann  
(1843 - 1909)

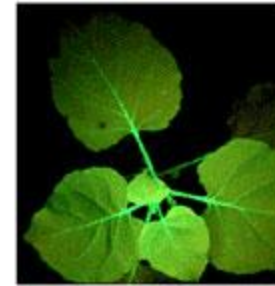


**FIGURA 7.5** Absorção e emissão de luz pela clorofila. (A) Diagrama mostrando o nível energético. A absorção ou emissão de luz é indicada pelas linhas verticais que conectam o estado-base com os estados excitados dos elétrons. As bandas de absorção da clorofila no azul e no vermelho (que absorvem fótons azuis e vermelhos, respectivamente) correspondem às setas verticais para cima, significando que a energia absorvida da luz provoca uma alteração na molécula do estado-base para um estado excitado. As setas que apontam para baixo indicam fluorescência, onde a molécula vai do estado de baixa excitação para o estado-base, enquanto reemite energia na forma de fótons. (B) Espectros de absorção e fluorescência. A banda de absorção nos comprimentos de onda longos (vermelho) da clorofila corresponde à luz que possui a energia necessária para causar a transição do estado-base para o primeiro estado de excitação. A banda de absorção nos comprimentos de onda curtos (azul) corresponde à transição para o estado de alta excitação.

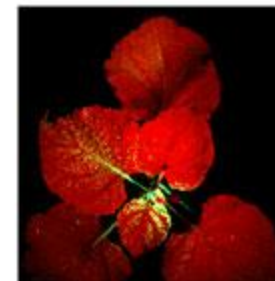


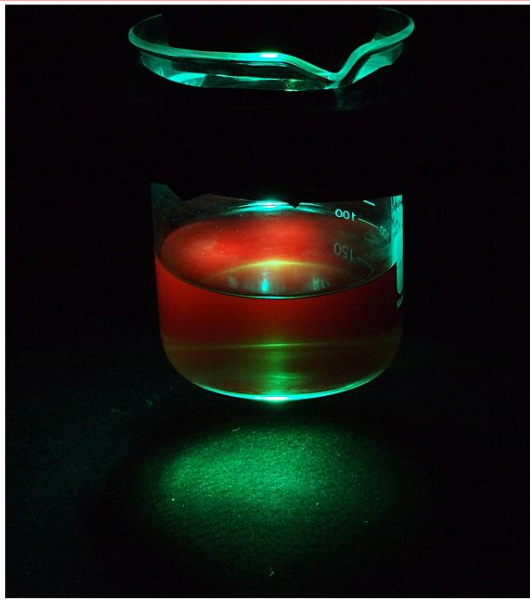
# Fluorescência

<http://en.wikipedia.org/wiki/Chlorophyll>  
(vídeo com fluorescência da clorofila no oceano)

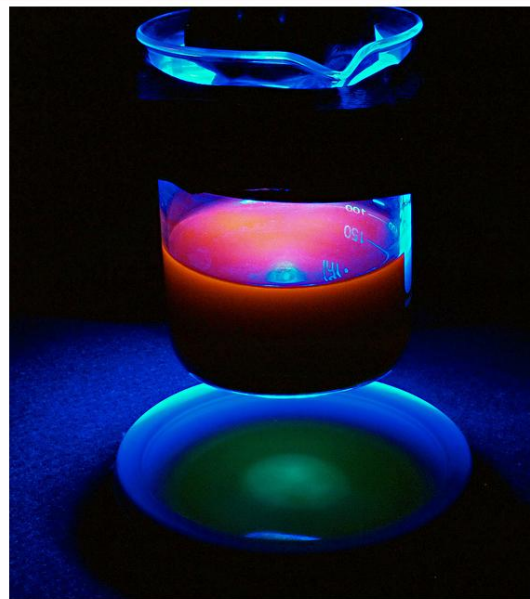


Upper image shows a control plant that is able to absorb light and do photosynthesis. Lower image shows a plant that is unable to do photosynthesis and must get rid of excitation energy by allowing its chlorophyll molecules to fluoresce.

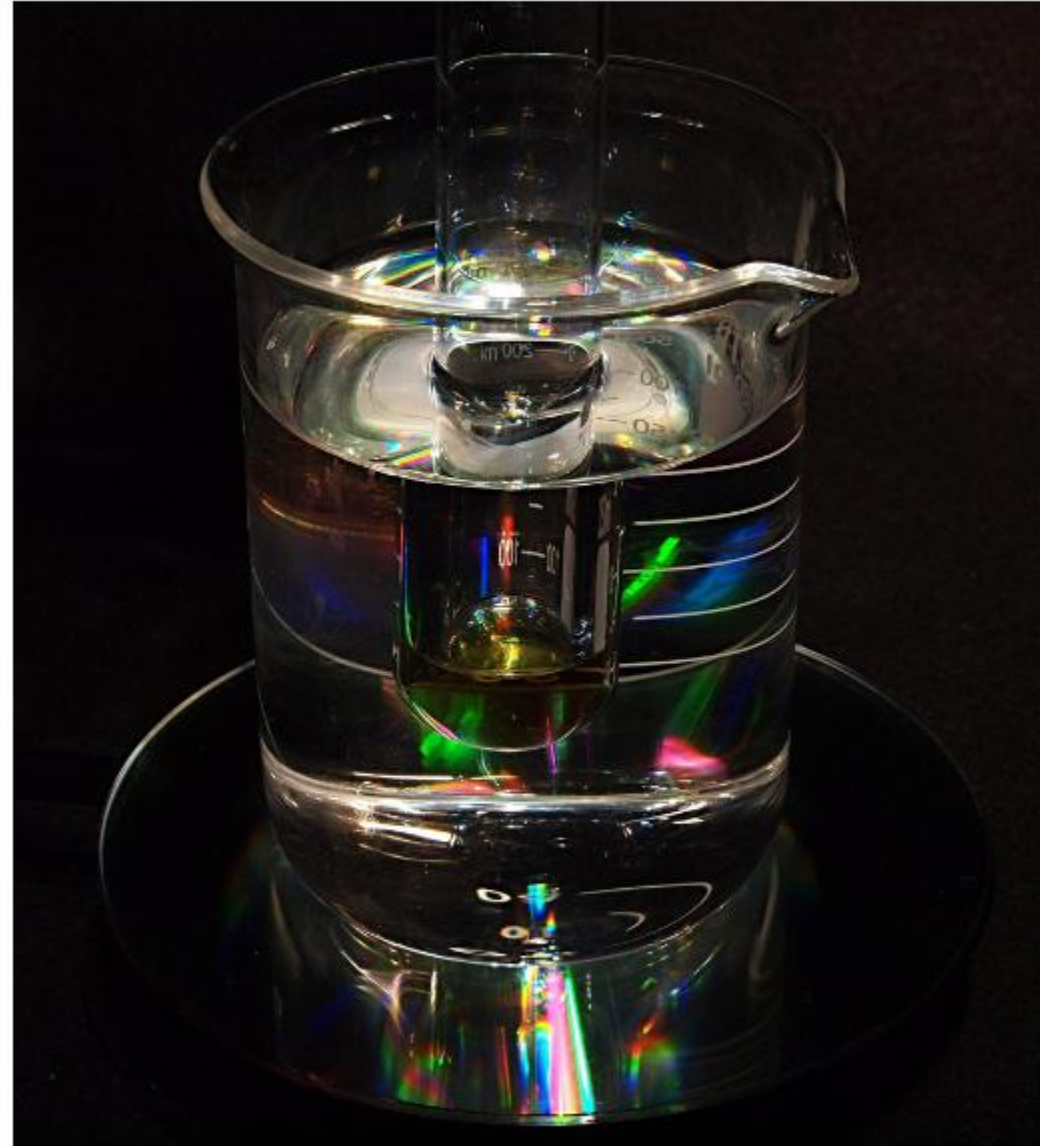




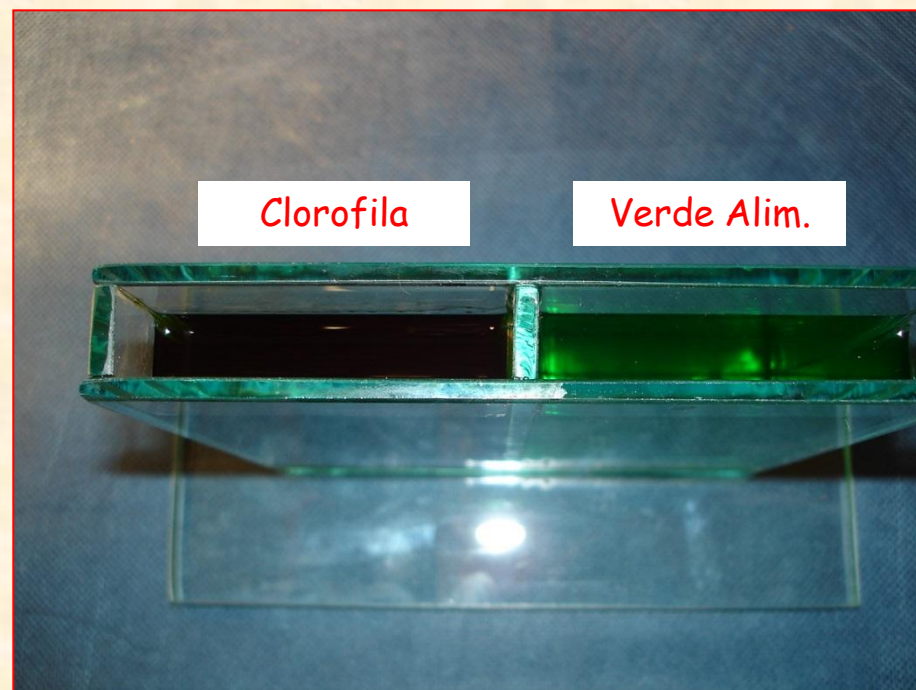
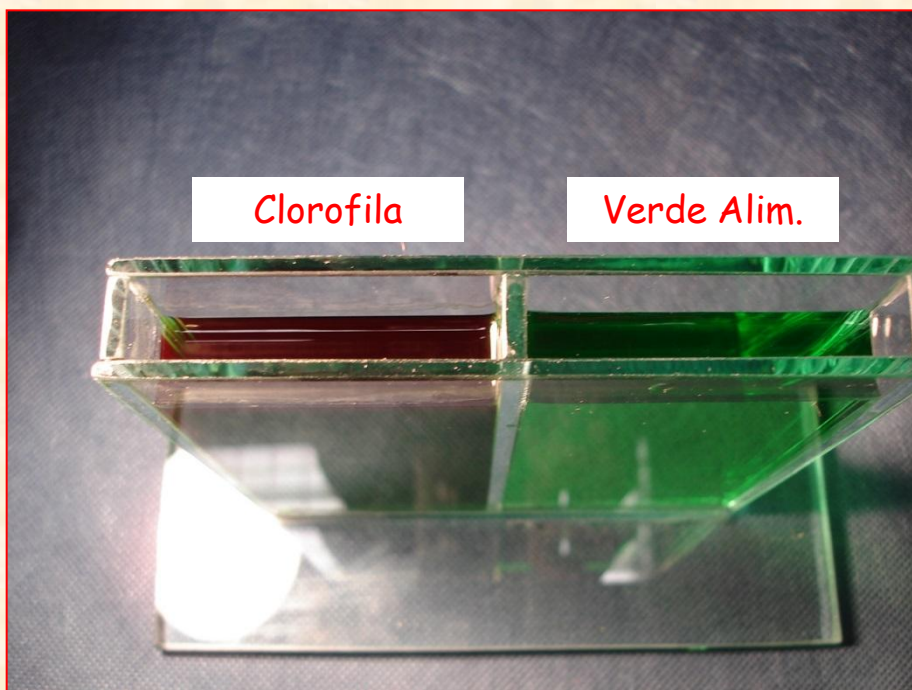
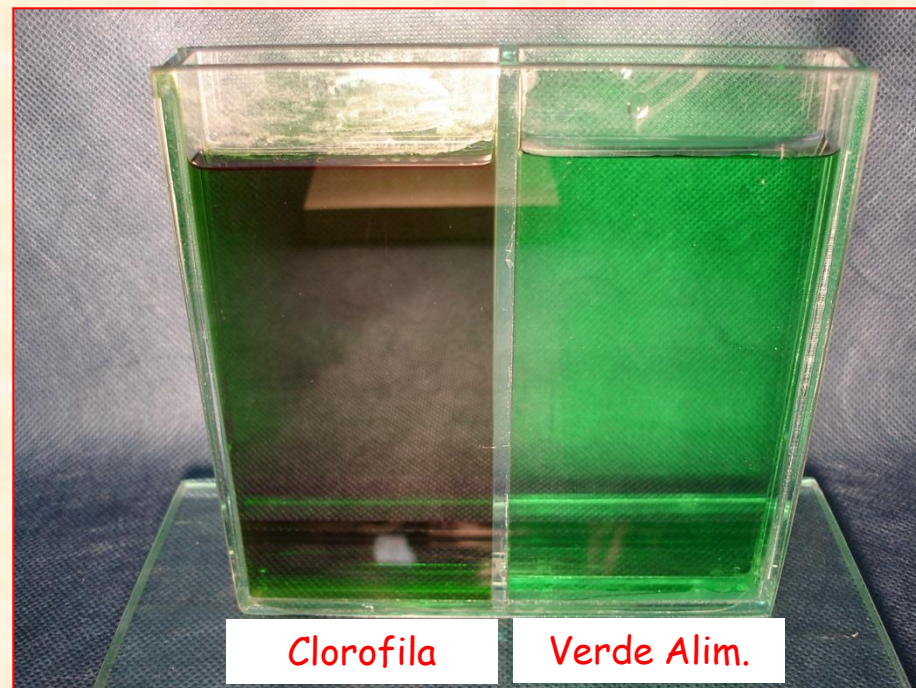
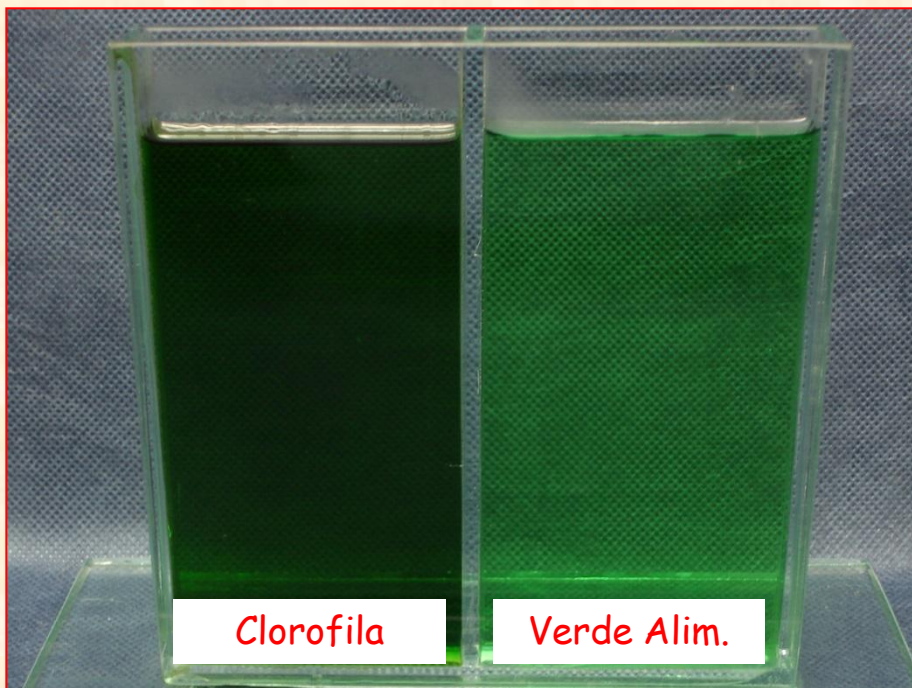
Chlorophyll Fluorescence/Absorbance - Green LED



Chlorophyll Fluorescence/Absorbance - Blue LED

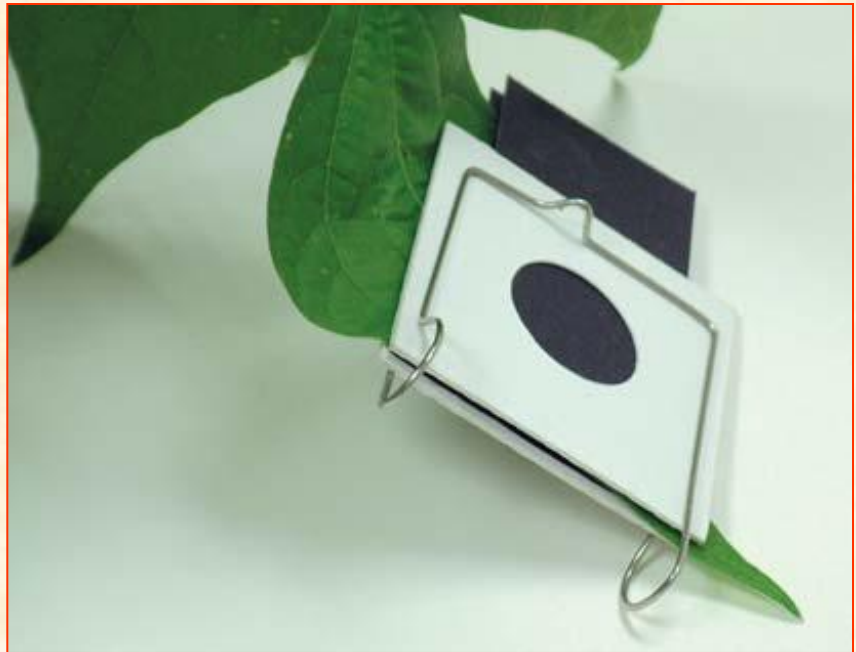
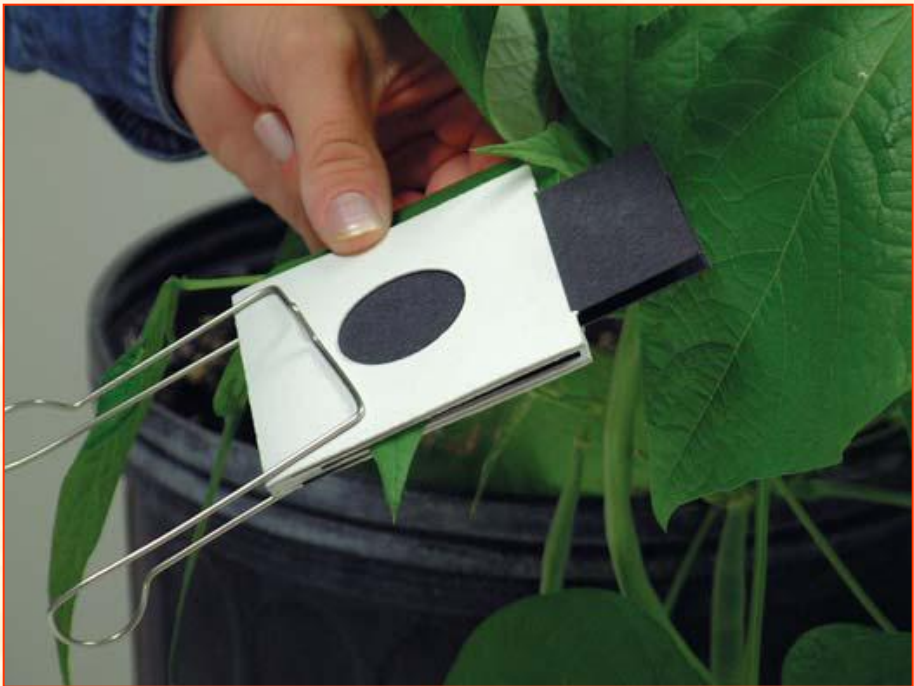


Chlorophyll in Acetone - White LED + 60W Incandescent



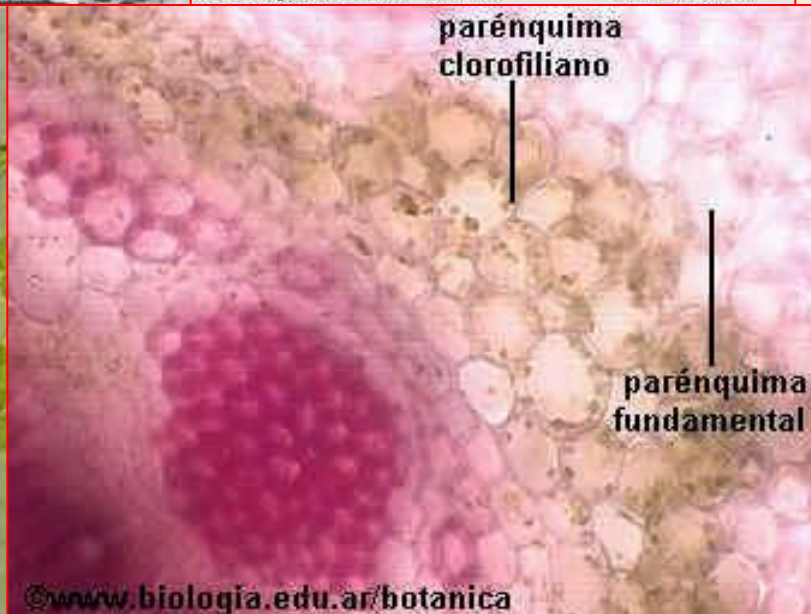
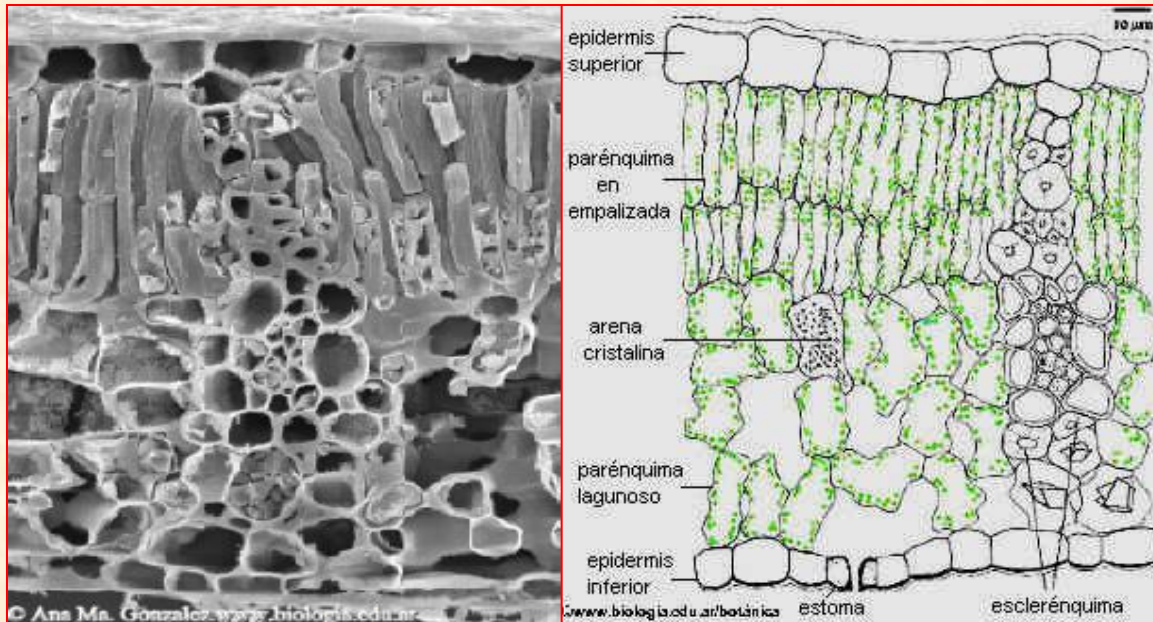
# Medidores de Fotossíntese e Fluorescência - LI-COR









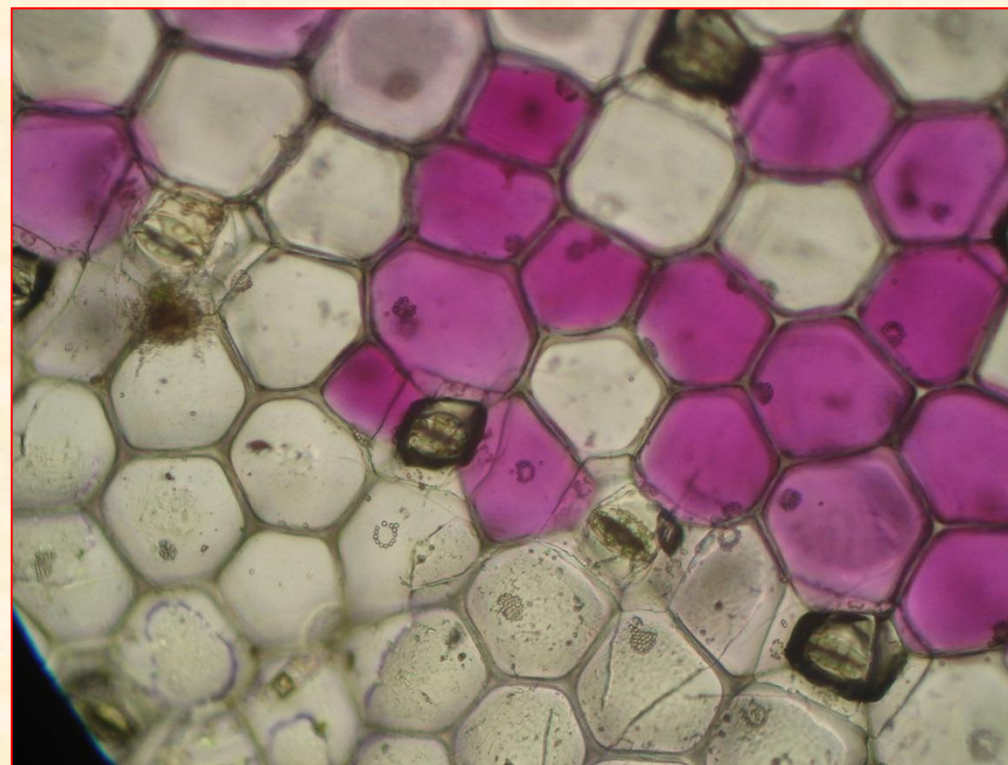


- **Outros pigmentos das plantas:**

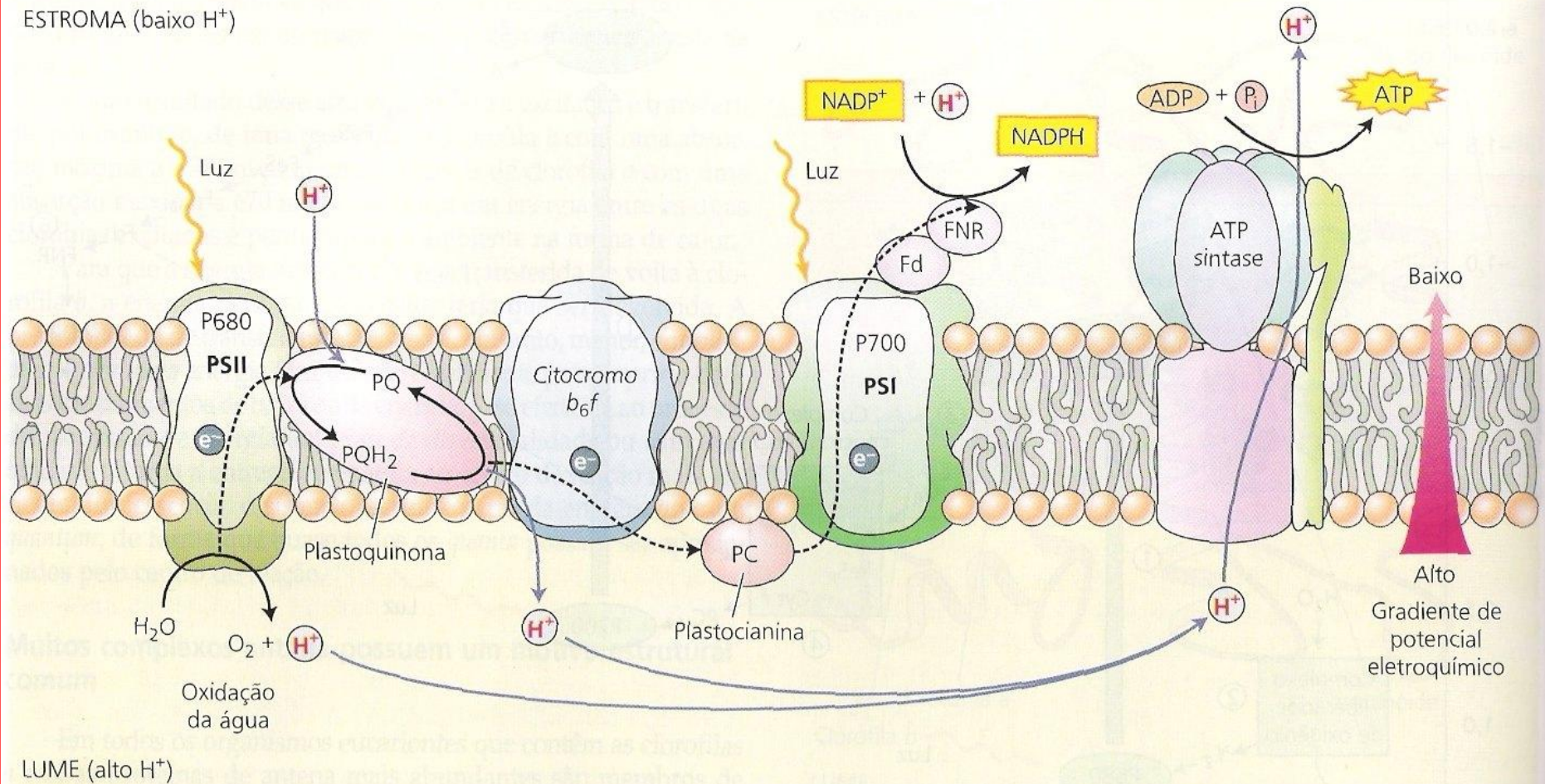
- nem todos os pigmentos encontrados nas plantas participam do processo fotossintético

- **Antocianinas (Flavonóides):**

- pigmentos hidrossolúveis (armazenados nos vacúolos)
    - não contribuem na transferência de energia durante a fotossíntese
    - podem atuar na proteção do aparelho fotossintético como filtros da radiação UV
    - coloração depende do pH:
      - azul ao vermelho, embora algumas sejam incolores.
    - antocianinas em algumas folhas podem mascarar as clorofilas (que por sua vez mascaram os carotenóides)
    - acúmulo de antocianina:
      - estimulado por níveis elevados de luz, deficiência de certos nutrientes (principalmente, N, P e S) e temperaturas baixas.



ESTROMA (baixo  $H^+$ )

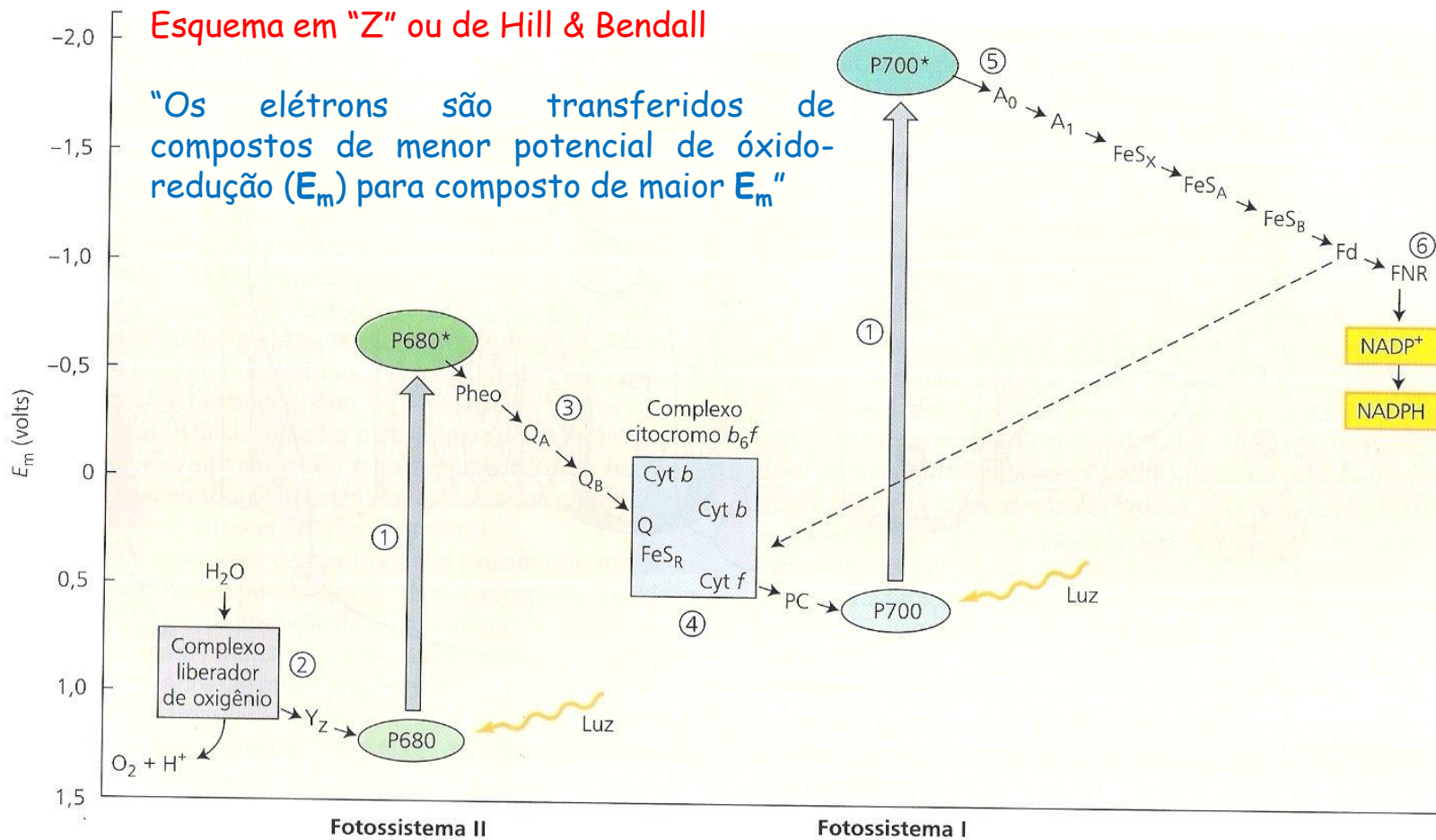


LUME (alto  $H^+$ )

**FIGURA 7.22** A transferência de elétrons e prótons na membrana do tilacóide é feita vetorialmente por quatro complexos protéicos. A água é oxidada e os prótons são liberados no lume pelo PSII. O PSI reduz o  $NADP^+$  a  $NADPH$  no estroma, por meio da ferredoxina (Fd) e da flavoproteína ferredoxina-NADP redutase (FNR). Os prótons são também transportados para o lume pelo complexo citocromo  $b_6f$  e contribuem para o gradiente eletroquímico. Tais prótons necessitam, então, difundir-se até a enzima ATP sintase, onde sua difusão através do gradiente de potencial eletroquímico será utilizada para sintetizar ATP no estroma. A plastoquinona reduzida ( $PQH_2$ ) e a plastocianina transferem elétrons para o citocromo  $b_6f$  e para o PSI, respectivamente. As linhas tracejadas representam a transferência de elétrons; as linhas sólidas representam o movimento de prótons.

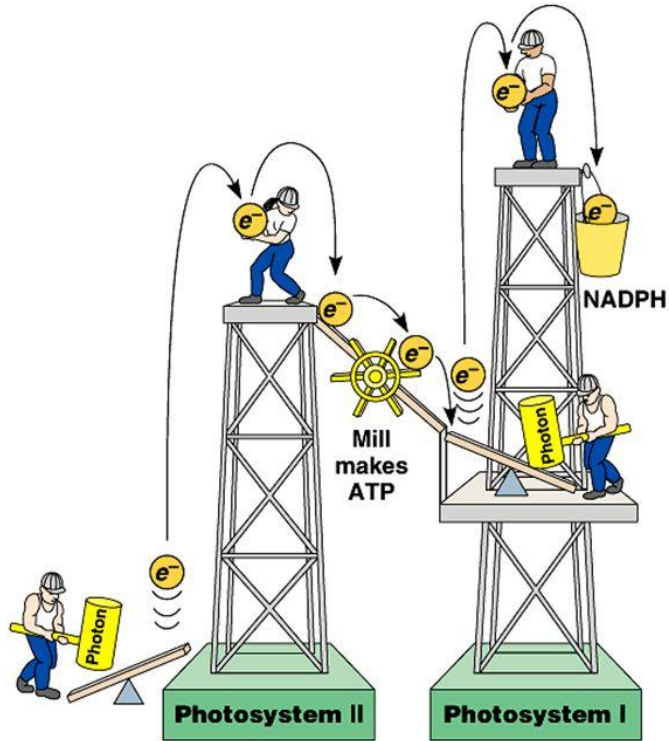
## Esquema em "Z" ou de Hill & Bendall

"Os elétrons são transferidos de compostos de menor potencial de óxido-redução ( $E_m$ ) para composto de maior  $E_m$ "



**FIGURA 7.21** Detalhamento do esquema Z para organismos fotossintetizantes produtores de  $O_2$ . Os carreadores redox estão posicionados no ponto médio de seu potencial redox (em pH 7). (1) As setas verticais representam a absorção de fótons pelas clorofilas do centro de reação: P680 para o fotossistema II (PSII) e P700 para o fotossistema I (PSI). A clorofila do centro de reação PSII excitada,  $P680^*$ , transfere um elétron para a feofitina (Pheo). (2) No lado oxidante do PSII (à esquerda da seta que une o P680 ao  $P680^*$ ), o P680 oxidado pela luz é re-reduzido pelo  $Y_z$ , que recebeu elétrons via oxidação da água. (3) No lado redutor do PSII (à direita da seta que une o P680 ao  $P680^*$ ), a feofitina transfere elétrons para os aceptores  $Q_A$  e  $Q_B$ , que são plastoquinonas. (4) O complexo citocromo  $b_6/f$  transfere elétrons para a plastocianina (PC), uma proteína solúvel, que, por sua vez, reduz o  $P700^+$  (P700 oxidado). (5) Acredita-se que o receptor de elétrons do  $P700^*$  ( $A_0$ ) seja uma clorofila e o receptor seguinte ( $A_1$ ), uma quinona. Uma série de proteínas ferro-sulfurosas ligadas à membrana ( $FeS_x$ ,  $FeS_A$ , e  $FeS_B$ ) transfere elétrons para uma ferredoxina solúvel (Fd). (6) A flavoproteína solúvel ferredoxina-NADP redutase (FNR) reduz o  $NADP^+$  a NADPH, o qual é utilizado no ciclo de Calvin para reduzir o  $CO_2$  (ver Capítulo 8). A linha tracejada indica o fluxo cíclico de elétrons ao redor do PSI (segundo Blakenship e Prince, 1985).

Figure 10.13 A mechanical analogy for the light reactions



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

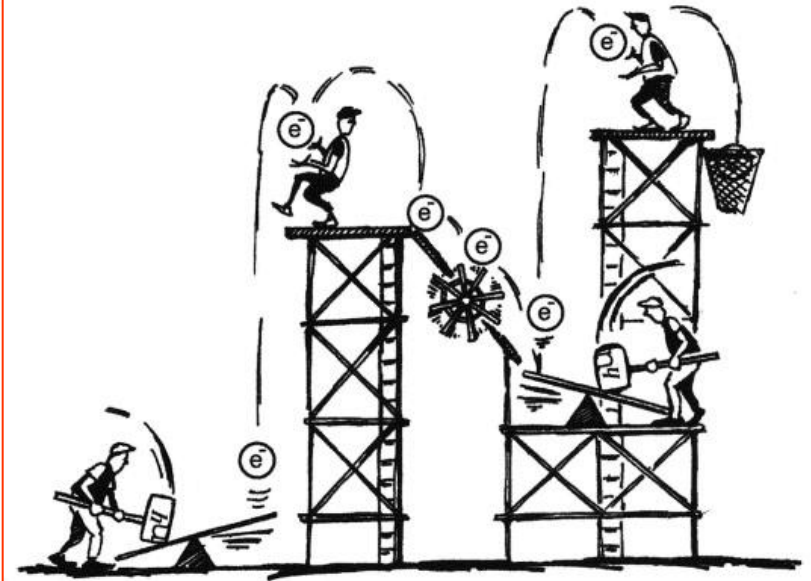
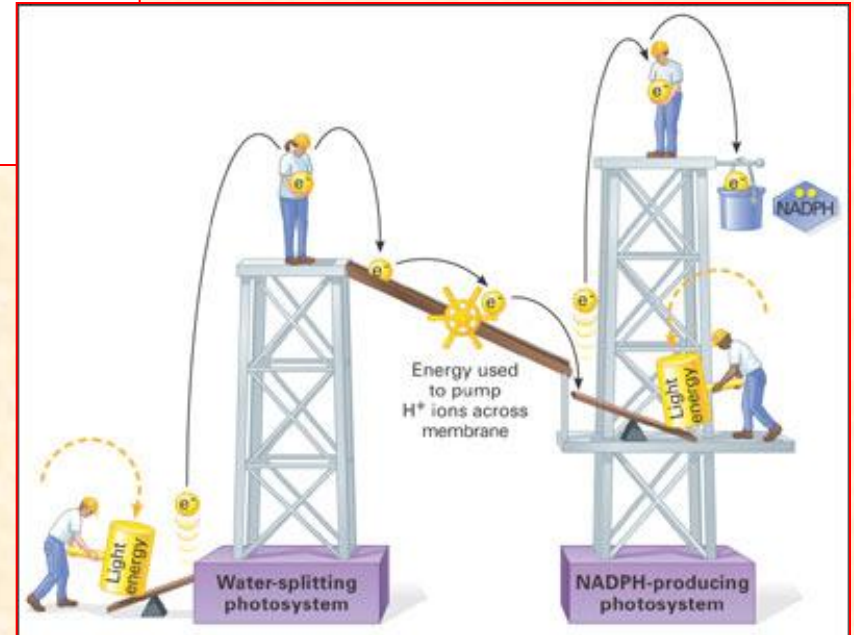
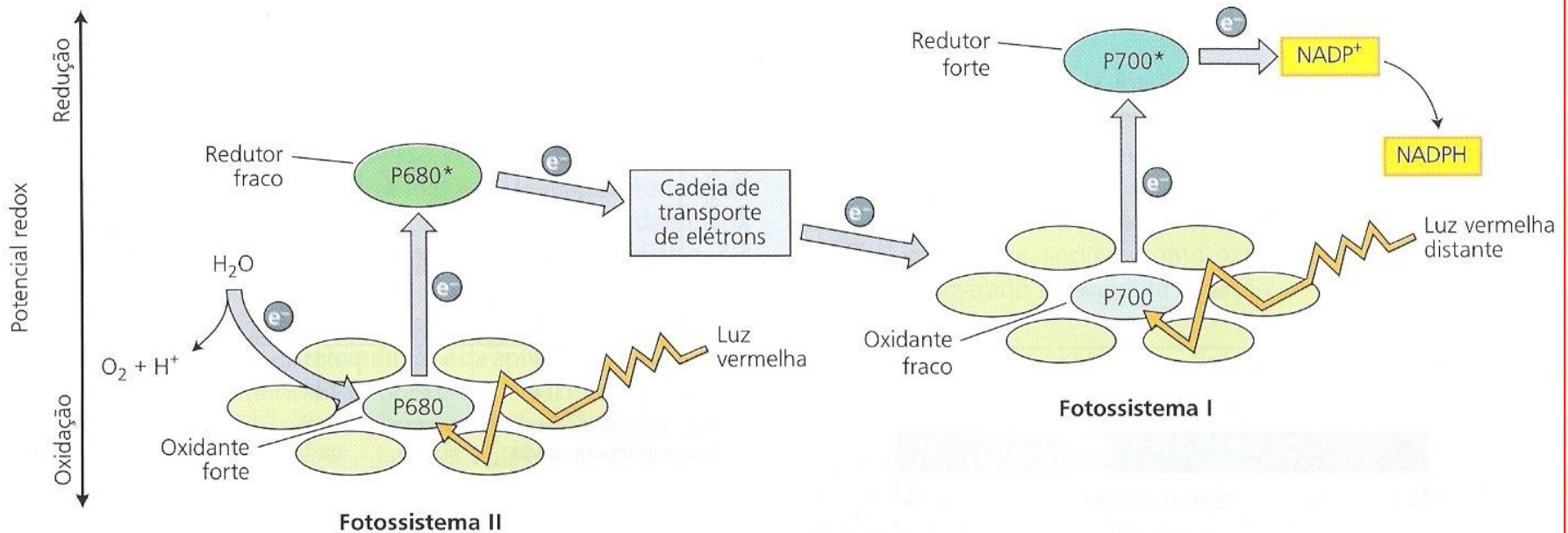


Fig. 2. Cartoon representation of Z-scheme

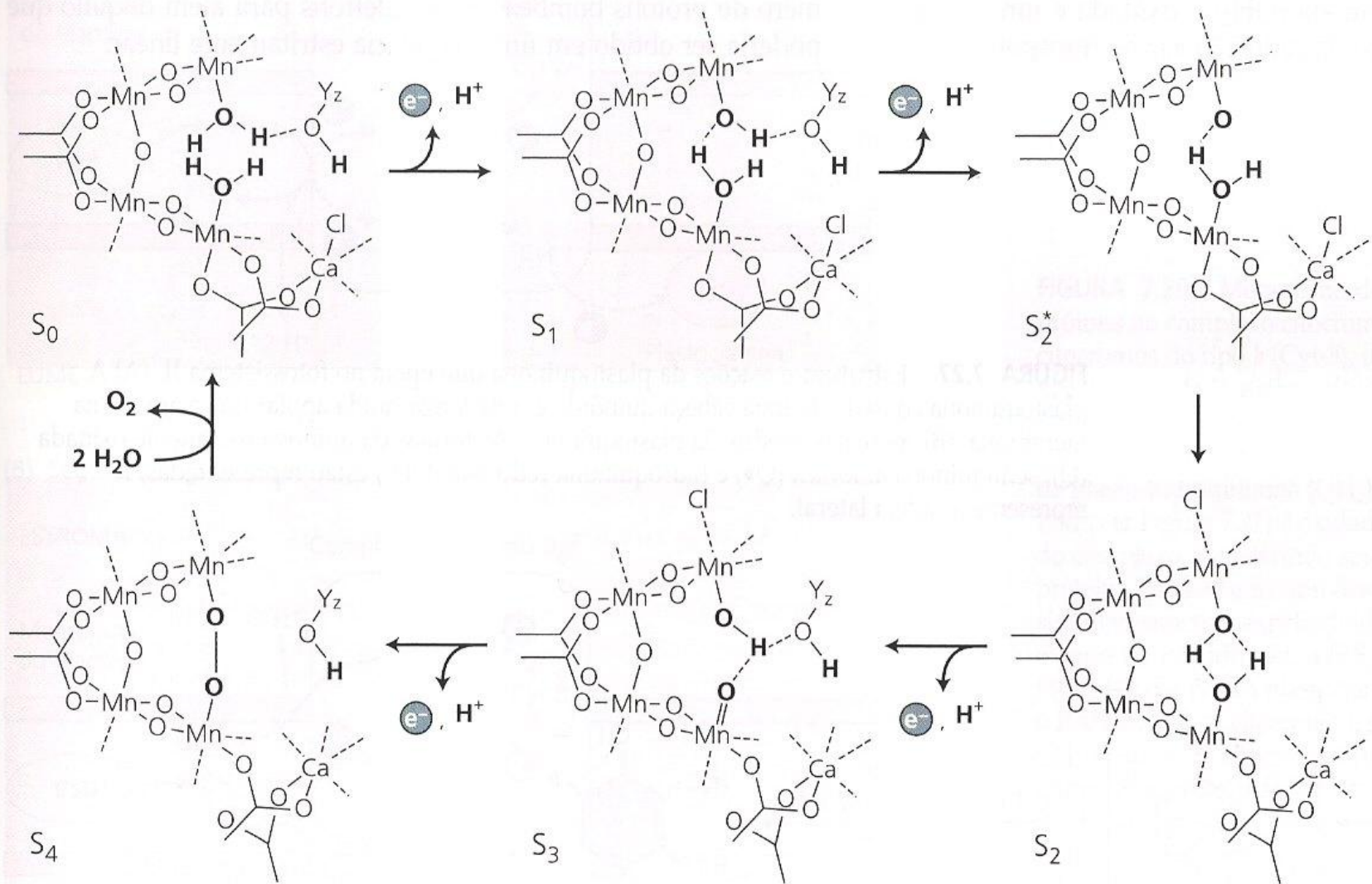
Courtesy of Richard Walker [6,17]. Now available in animated form (<http://www.alegba.demon.co.uk/CARTOON.AVI>) [18].

[https://www.google.com.br/search?q=photosynthesis+textbook&client=firefox-b&biw=1440&bih=760&source=lnms&tbm=isch&sa=X&ved=0ahUKEwj4sreUIZLPAhUFHZAkhZ7HDB4Q\\_AUICcGB#imgrc=Sjy6Wnb5GMud9M%3A](https://www.google.com.br/search?q=photosynthesis+textbook&client=firefox-b&biw=1440&bih=760&source=lnms&tbm=isch&sa=X&ved=0ahUKEwj4sreUIZLPAhUFHZAkhZ7HDB4Q_AUICcGB#imgrc=Sjy6Wnb5GMud9M%3A)





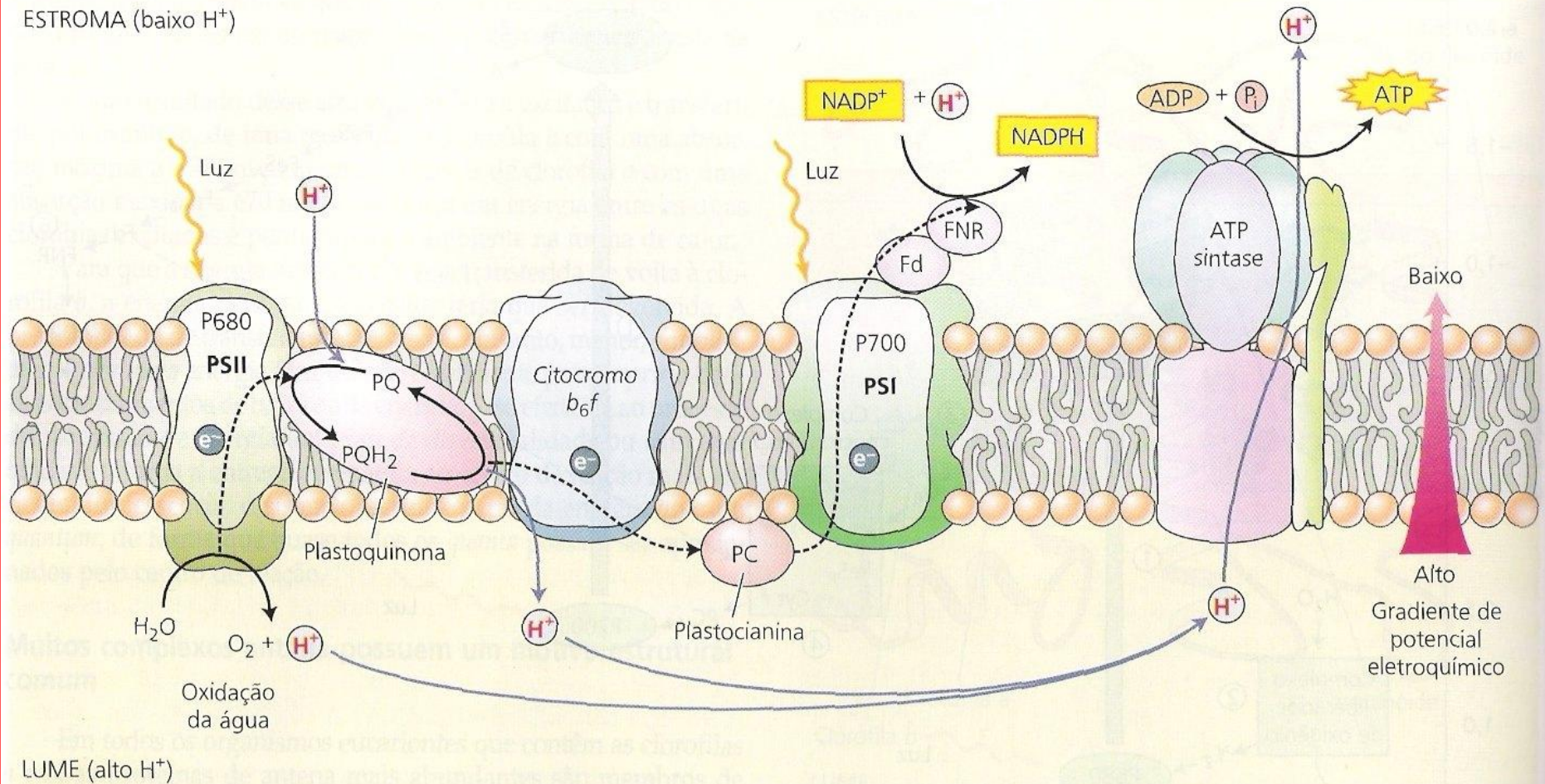
**FIGURA 7.14** Esquema Z da fotossíntese. A luz vermelha absorvida pelo fotossistema II (PSII) produz um oxidante forte e um redutor fraco. A luz vermelha distante absorvida pelo fotossistema I (PSI) produz um oxidante fraco e um forte redutor forte. O oxidante forte gerado pelo PSII oxida a água, enquanto o redutor forte produzido pelo PSI reduz o  $NADP^+$ . Este esquema é básico para a compreensão do transporte de elétrons da fotossíntese. O P680 e o P700 referem-se ao comprimento de onda de máxima absorção das clorofilas do centro de reação no PSII e PSI, respectivamente.



**FIGURA 7.26** Modelo do ciclo dos estados S da liberação do oxigênio no PSII. Os estágios sucessivos na oxidação da água via complexo de liberação de oxigênio Mn são mostrados. Yz é um radical de tirosina que é um transportador intermediário de elétrons entre o P680 e o agrupamento de Mn (segundo Tommos e Babcock, 1998).



ESTROMA (baixo  $H^+$ )



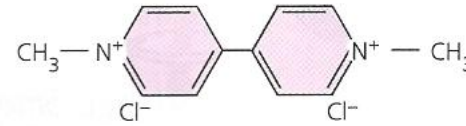
LUME (alto  $H^+$ )

**FIGURA 7.22** A transferência de elétrons e prótons na membrana do tilacóide é feita vetorialmente por quatro complexos protéicos. A água é oxidada e os prótons são liberados no lúmen pelo PSII. O PSI reduz o  $NADP^+$  a  $NADPH$  no estroma, por meio da ferredoxina (Fd) e da flavoproteína ferredoxina-NADP redutase (FNR). Os prótons são também transportados para o lúmen pelo complexo citocromo  $b_6f$  e contribuem para o gradiente eletroquímico. Tais prótons necessitam, então, difundir-se até a enzima ATP sintase, onde sua difusão através do gradiente de potencial eletroquímico será utilizada para sintetizar ATP no estroma. A plastoquinona reduzida ( $PQH_2$ ) e a plastocianina transferem elétrons para o citocromo  $b_6f$  e para o PSI, respectivamente. As linhas tracejadas representam a transferência de elétrons; as linhas sólidas representam o movimento de prótons.

(A)

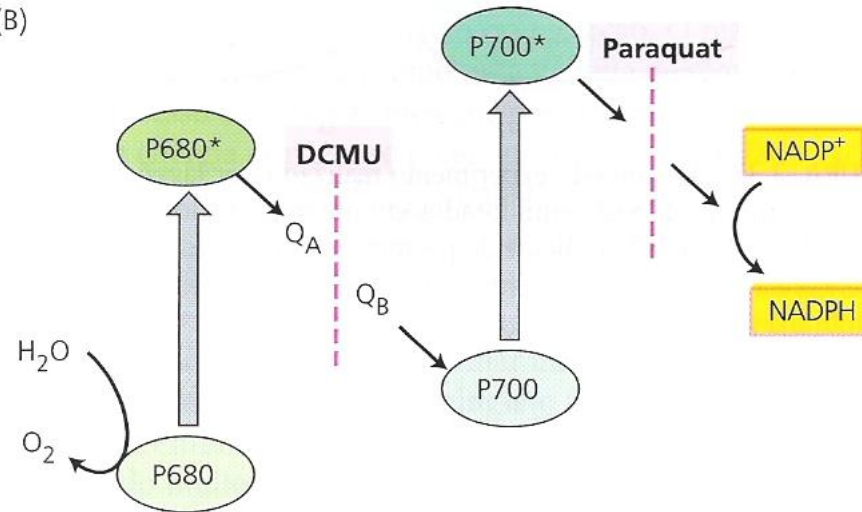


**DCMU** (diuron)  
(diclorofenil-dimetiluréia)



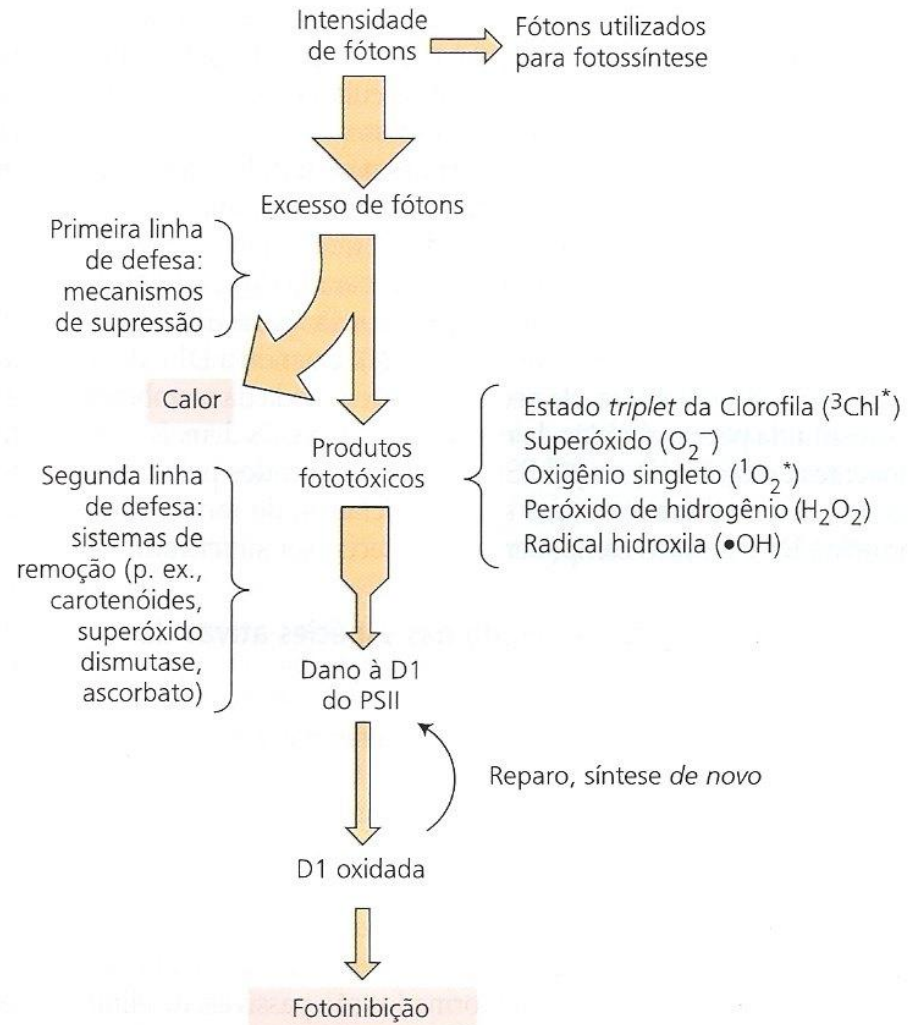
**Paraquat**  
(metil viologen)

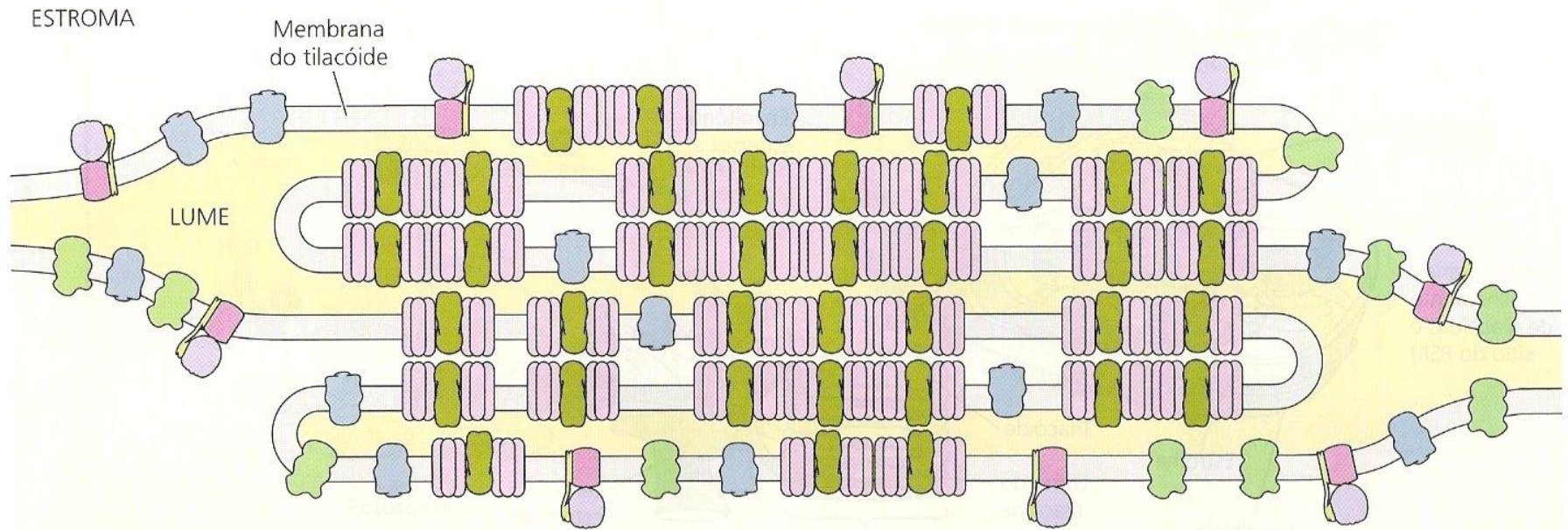
(B)



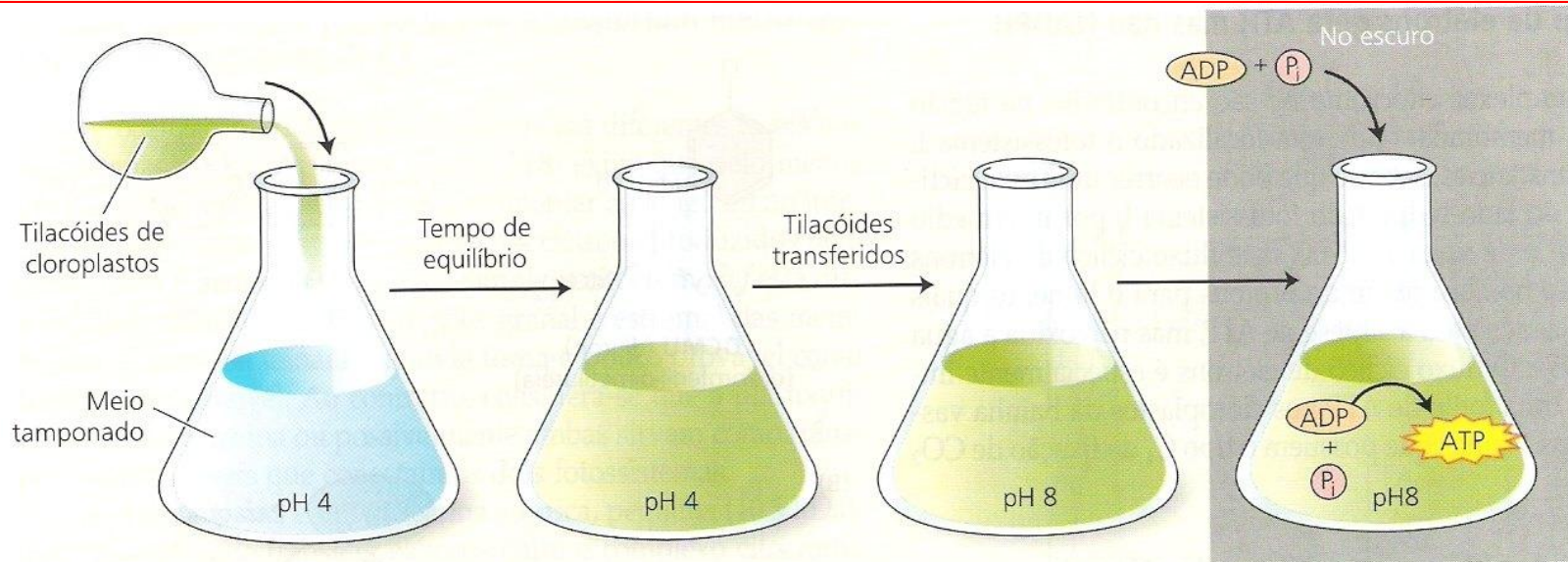
**FIGURA 7.31** Estrutura química e mecanismo de ação de dois importantes herbicidas. (A) Estrutura química do diclorofenil-dimetiluréia (DCMU) e metil viologen (paraquat), herbicidas que bloqueiam o fluxo de elétrons fotossintéticos. O DCMU é também conhecido como diuron. (B) Sítios de ação dos dois herbicidas. O DCMU bloqueia o fluxo de elétrons nos aceptores quinona do fotossistema II, por competição com o sítio de ligação da plastoquinona. O paraquat atua recebendo elétrons dos aceptores primários do fotossistema I.

**FIGURA 7.35** Visão geral da regulação da captura de fótons e da proteção e reparo de dano causado pela luz. A proteção ao dano causado pela luz é um processo com muitos níveis. A primeira linha de defesa é a supressão do dano pelo *quenching* do excesso de excitação na forma de calor. Se essa defesa não for suficiente e se formarem produtos tóxicos, uma variedade de sistemas de remoção elimina os produtos reativos. Se a segunda linha de defesa também falhar, os produtos resultantes do excesso de excitação podem danificar a proteína D1 do fotossistema II. Este dano leva à fotoinibição. A proteína D1 é, então, removida do centro de reação PSII e degradada. Uma nova proteína D1 é sintetizada e inserida no centro de reação PSII, para formar uma unidade funcional (segundo Asada, 1999).

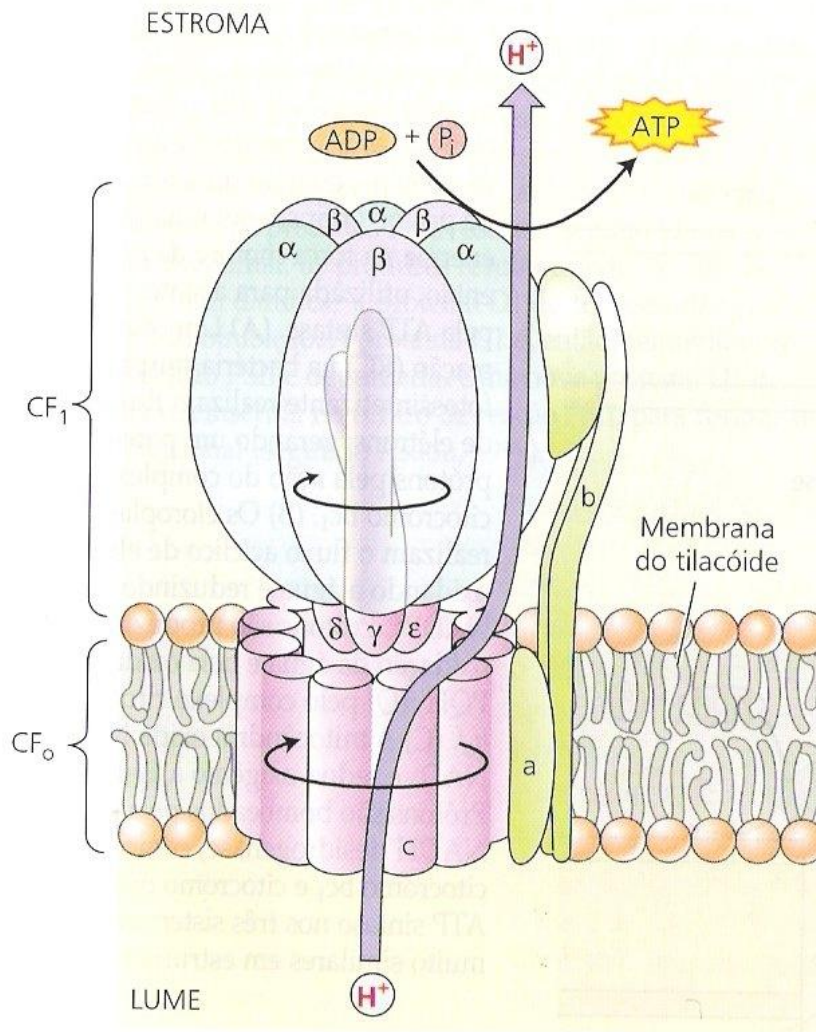




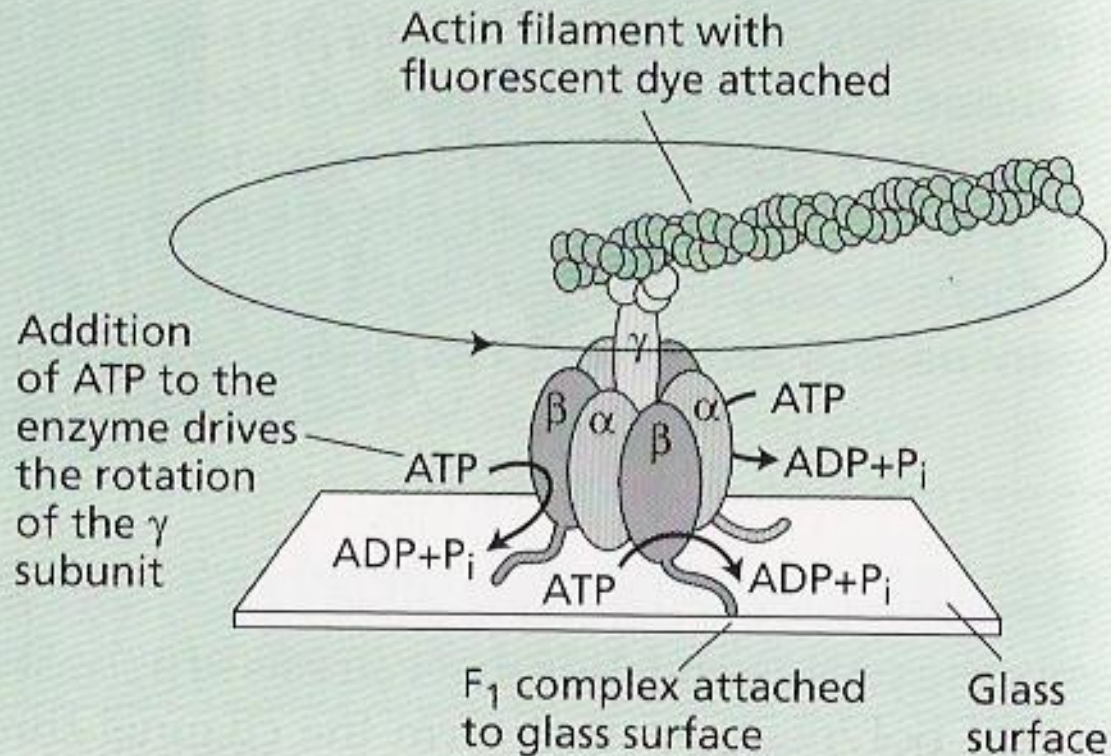
**FIGURA 7.18** Organização dos complexos protéicos da membrana do tilacóide. O fotossistema II está localizado predominantemente na região empilhada das membranas dos tilacóides; o fotossistema I e a ATP sintase encontram-se na região não-empilhada projetando-se para o estroma. Os complexos citocromo  $b_6f$  estão distribuídos regularmente nas duas áreas. Esta separação lateral dos dois fotossistemas exige que os elétrons e prótons produzidos pelo fotossistema II sejam transportados por uma distância considerável, antes que possam sofrer a ação do fotossistema I e da enzima responsável pela união do ATP (segundo Allen e Forsberg, 2001).



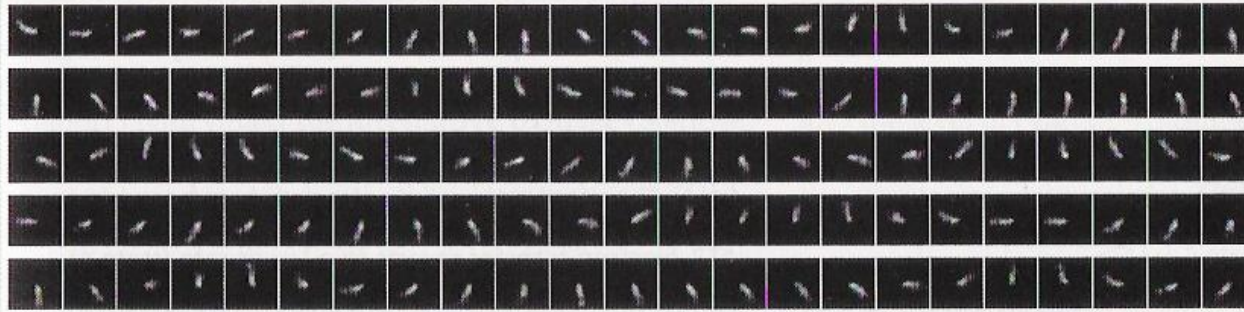
**FIGURA 7.32** Resumo do experimento realizado por Jagendorf e colaboradores. Os tilacóides isolados de cloroplastos e mantidos previamente em pH 8 são equilibrados em um meio ácido em pH 4. Os tilacóides são, então, transferidos para um tampão em pH 8 contendo ADP e  $P_i$ . O gradiente de prótons gerado por esta manipulação forneceu uma força propulsora para a síntese de ATP na ausência da luz. Este experimento confirmou as previsões da teoria quimiosmótica segundo a qual um potencial químico através da membrana pode fornecer energia para a síntese de ATP.



**FIGURA 7.33** Estrutura da ATP sintase. Esta enzima consiste de um grande complexo com múltiplas subunidades, CF<sub>1</sub>, ligado no lado estromal da membrana à uma porção integral de membrana conhecida como Cf<sub>0</sub>. A CF<sub>1</sub> consiste de cinco diferentes polipeptídeos, com uma estequiometria de α<sub>3</sub>, β<sub>3</sub>, γ, δ, ε. A Cf<sub>0</sub> contém provavelmente quatro diferentes polipeptídeos, com uma estequiometria da a, b, b', c<sub>12</sub>.



**Figure 2** A method for visualizing rotation of the  $\gamma$  subunit. A fluorescently labeled actin filament was attached to one protruding end of the  $\gamma$  subunit. The F<sub>1</sub> complex was then attached upside down to a coverslip. When ATP was added to the coverslip, the actin filament rotated. (After Noji et al. 1997.)



**Figure 3**  
Sequential images of the rotating actin filament attached to the  $\gamma$  subunit, as viewed in a fluorescence microscope. (From Noji et al. 1997, courtesy of S. Noji.)

nious method to make the enzyme much larger than it is (Noji et al. 1997). As Figure 2 shows, they attached an actin filament labeled with a fluorescent dye to the base of the  $\gamma$  subunit using another protein as a "glue." They then attached the  $F_1$  complex upside down to a glass surface. If the  $\gamma$  subunit rotates with respect to the catalytic complex, the actin filament should swing around with it. Since the filament is very long compared to the ATPase (about  $1\ \mu\text{m}$ ), its rotation should be visible in a fluorescence microscope. In other words,

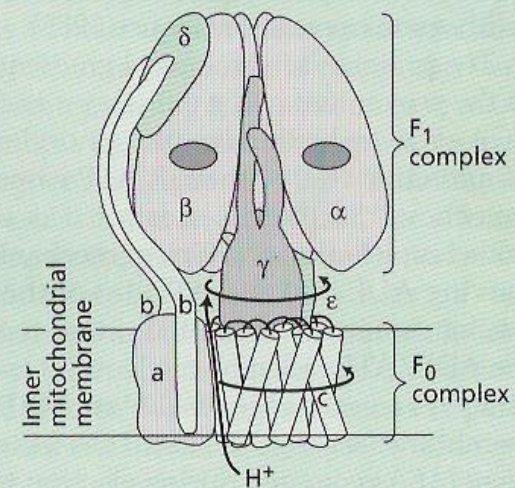
the fluorescently tagged actin filament, which is large enough to visualize in a light microscope, reports the rotation of the  $\gamma$  subunit.

The results were spectacular! When ATP was added to the modified enzyme, the actin filaments were seen to swing around in a circle at about 4 revolutions per second in a fluorescence microscope (Figure 3). To give some idea of scale, if you were a  $\gamma$  subunit, this rotation rate would be equivalent to swinging a rope 60 m long around your head at 4 revolutions per second. However, the mea-

sured velocity is undoubtedly an underestimate of the actual velocity *in vivo*, because of the enormous torque required to swing such a large mass.

Demonstration of the rotary motion of the  $\gamma$  subunit made it possible to put together a model of how the ATP synthase works (Figure 4). For their contributions to elucidation of the mechanism of ATP synthesis, Paul Boyer and John Walker shared the Nobel prize in medicine in 1997.

**Figure 4** Model of the  $F_0F_1$ -ATPase, showing the attachment of the catalytic complex to the membrane via the b subunit and the  $\delta$  subunit. When the reaction runs in reverse (ATP synthesis), protons diffuse through the  $F_0$  complex down their electrochemical gradient. The movement of protons through the channel drives the rotation of the entire  $F_0$  complex within the membrane. The  $\gamma$  subunit, which is attached to the  $F_0$  complex, then turns within the catalytic complex, causing the conformational changes that are required for ATP synthesis. It is assumed that the catalytic complex itself does not rotate, but is anchored to the membrane. The  $\delta$  subunit is located on the outside of the  $\beta$  subunit and serves as the site of attachment of the b subunit, which anchors the catalytic complex to the membrane and prevents it from spinning. In mechanical terms, the  $F_1$  complex and its membrane anchor act as a stationary housing, or "stator," while  $\gamma$  subunit (and possibly the  $F_0$  complex) serves as the "rotor." (From Junge et al. 1997.)







“O Green Point, estádio mais caro da Copa da África do Sul. Custou cerca de R\$ 1 bilhão, impressiona pela beleza externa e por estar muito bem localizado na Cidade do Cabo, mas seu gramado não fica atrás”

<http://www.linkes.blog.br/estadio-de-r-1-bilhao-da-copa-e-gramado-que-nunca-viu-sol>



Fonte Nova



Arena Pernambuco



Mineirão

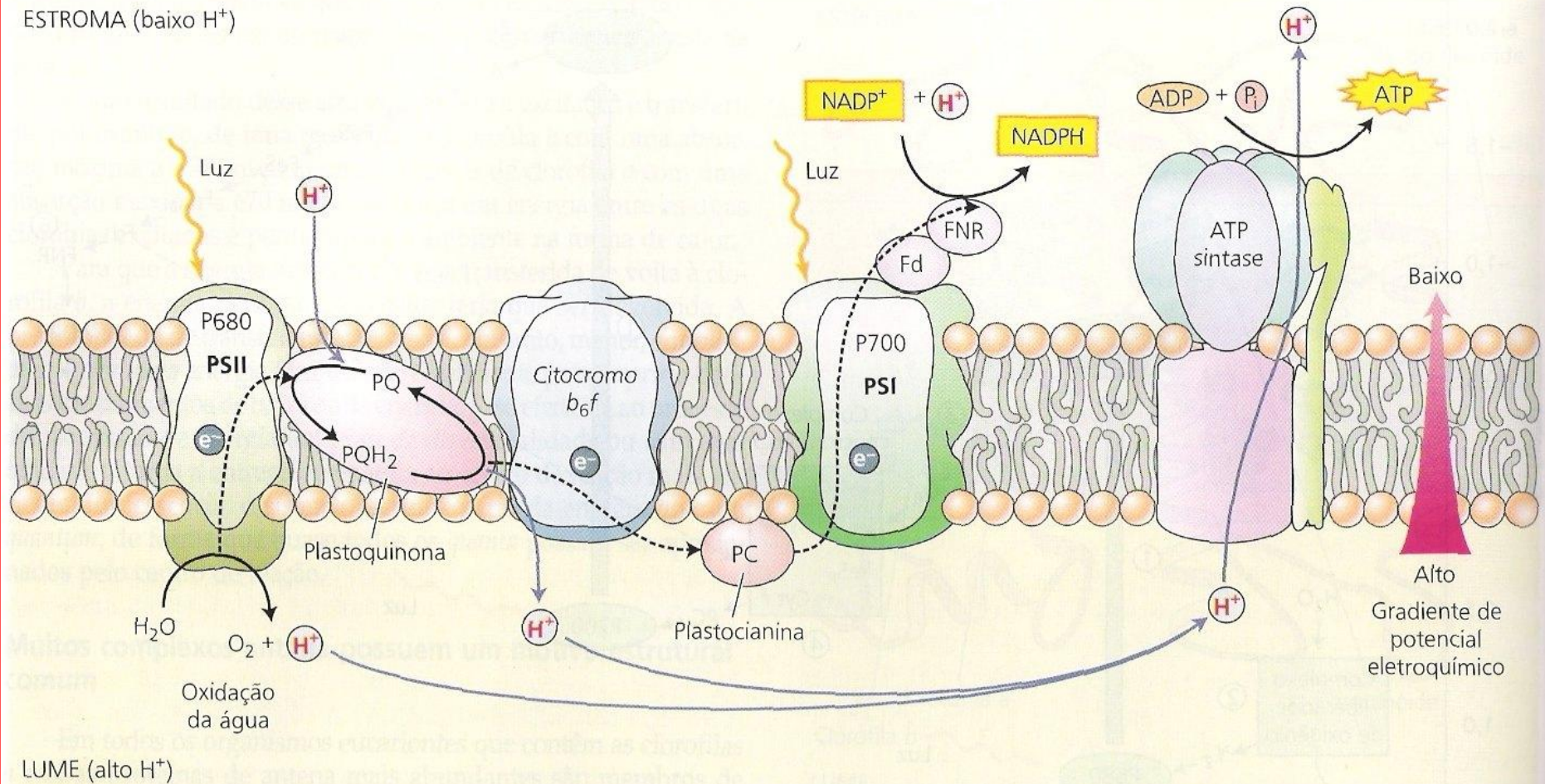


Arena da Baixada





ESTROMA (baixo  $H^+$ )

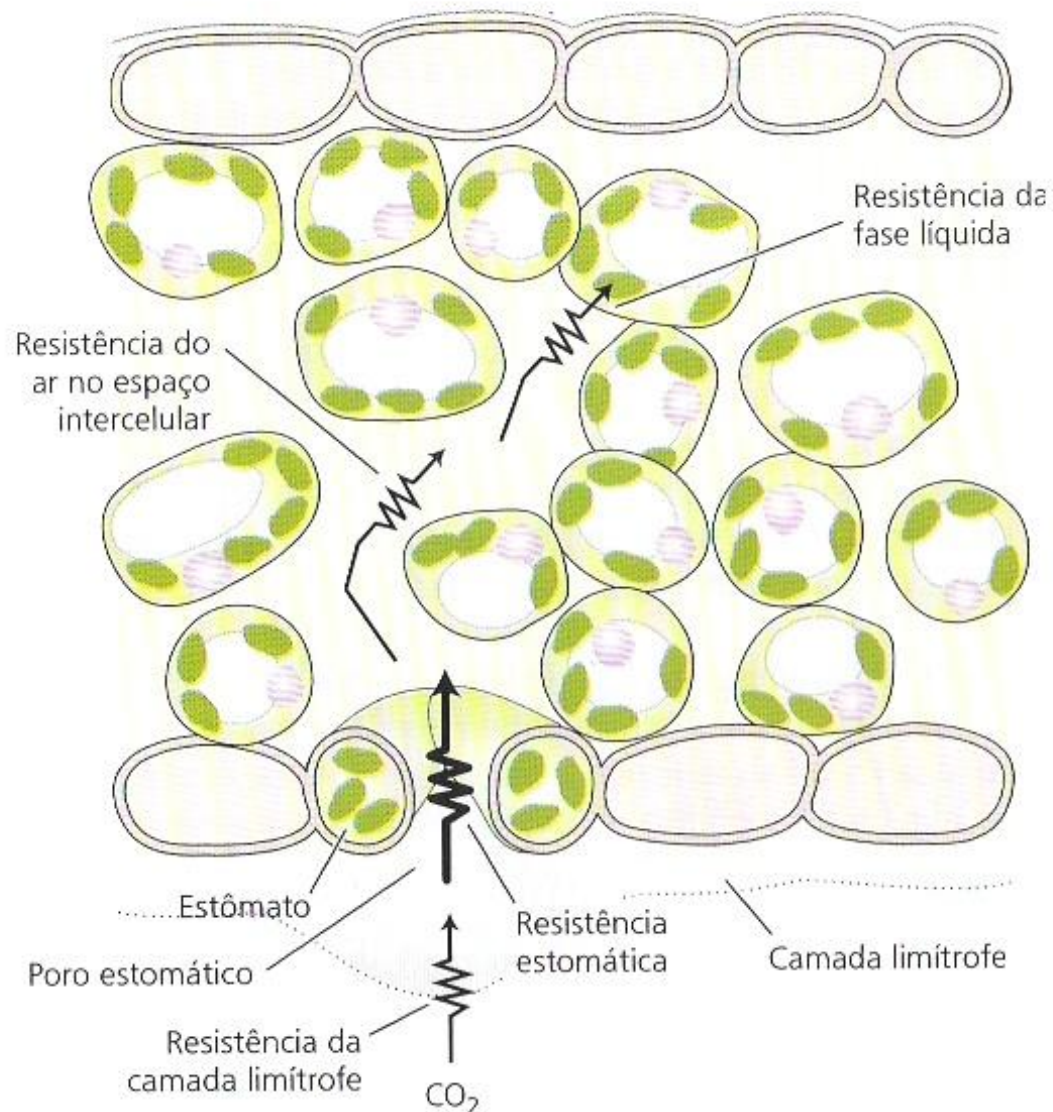


LUME (alto  $H^+$ )

**FIGURA 7.22** A transferência de elétrons e prótons na membrana do tilacóide é feita vetorialmente por quatro complexos protéicos. A água é oxidada e os prótons são liberados no lume pelo PSII. O PSI reduz o  $NADP^+$  a  $NADPH$  no estroma, por meio da ferredoxina (Fd) e da flavoproteína ferredoxina-NADP redutase (FNR). Os prótons são também transportados para o lume pelo complexo citocromo  $b_6f$  e contribuem para o gradiente eletroquímico. Tais prótons necessitam, então, difundir-se até a enzima ATP sintase, onde sua difusão através do gradiente de potencial eletroquímico será utilizada para sintetizar ATP no estroma. A plastoquinona reduzida ( $PQH_2$ ) e a plastocianina transferem elétrons para o citocromo  $b_6f$  e para o PSI, respectivamente. As linhas tracejadas representam a transferência de elétrons; as linhas sólidas representam o movimento de prótons.

# FOTOSSÍNTESE

Fase Bioquímica



**FIGURA 9.17** Pontos de resistência à difusão do CO<sub>2</sub> do exterior da folha para os cloroplastos. O poro estomático é o ponto de maior resistência à difusão do CO<sub>2</sub>.\*





Melvin Calvin

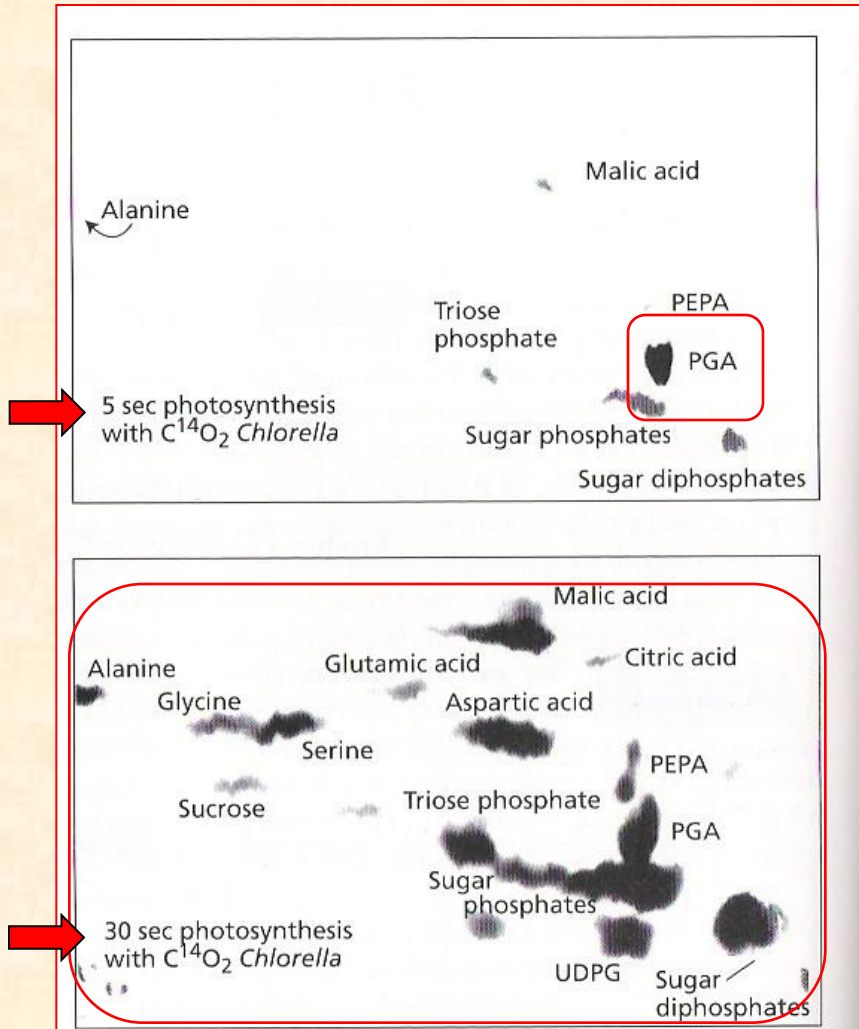


Andrew A. Benson



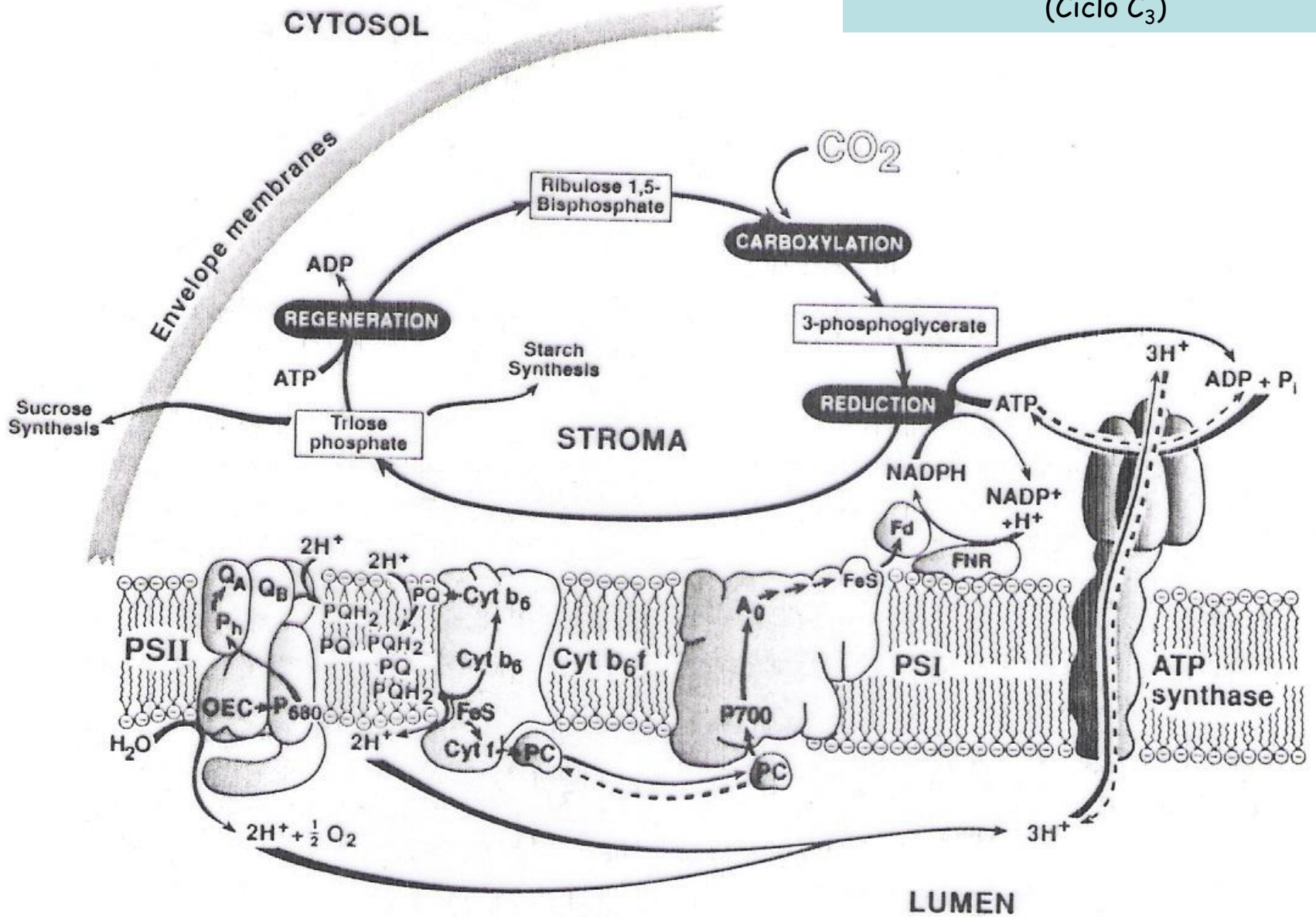
James Bassham

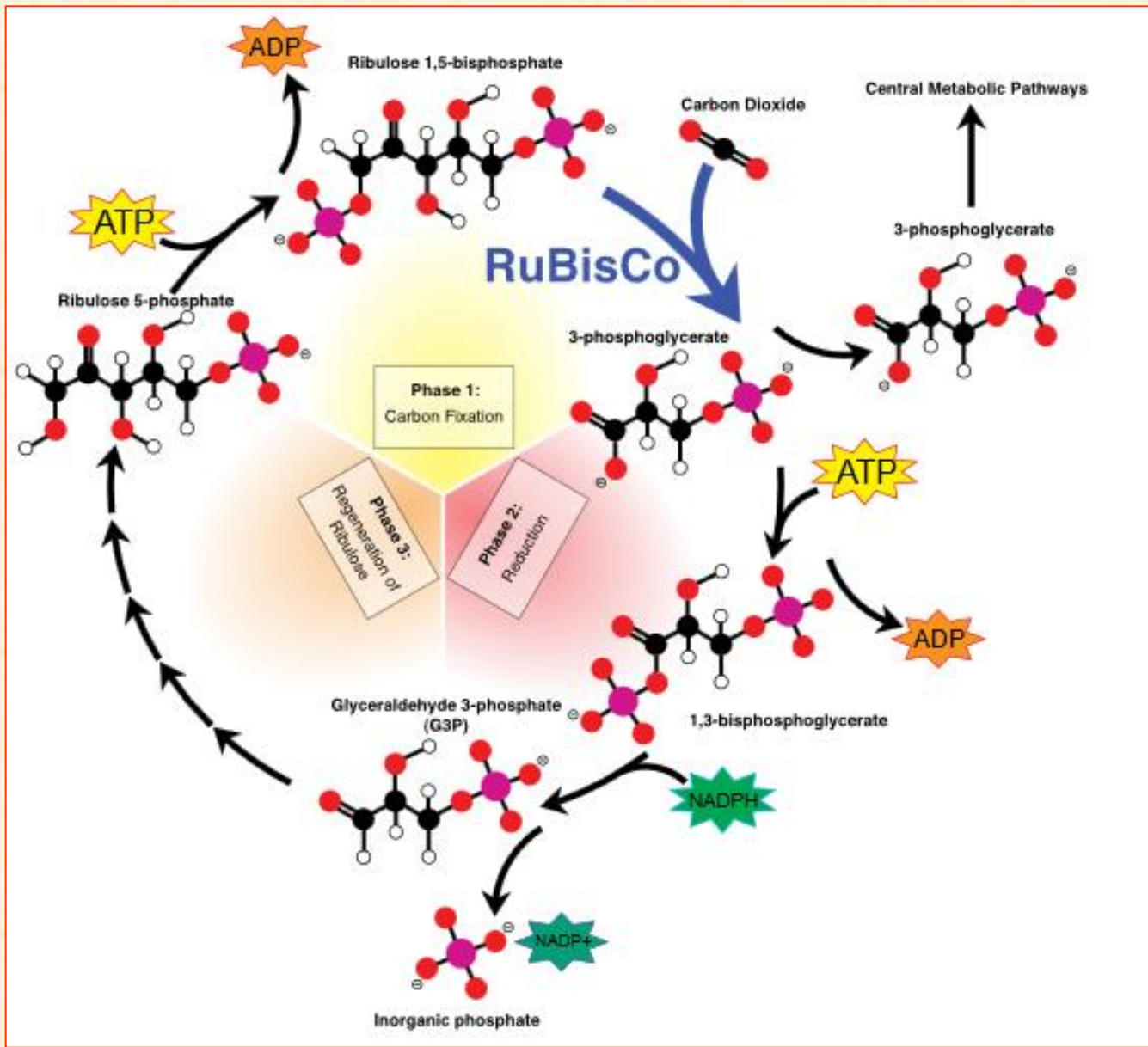




**Figure 8.5** Autoradiograms showing the labeling of carbon compounds in the alga *Chlorella* after exposure to <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>. The time intervals shown in the figures indicate the length of exposure to the radiolabel. At the indicated time intervals, the reaction was terminated, by plunging of the contents into boiling alcohol. The labeled compounds in the cell homogenates were then separated by paper chromatography. The heavy labeling of 3-phosphoglycerate (PGA) after the shorter exposure indicates that it is the first stable intermediate of the Calvin (reductive pentose phosphate) cycle. (After Bassham 1965.)

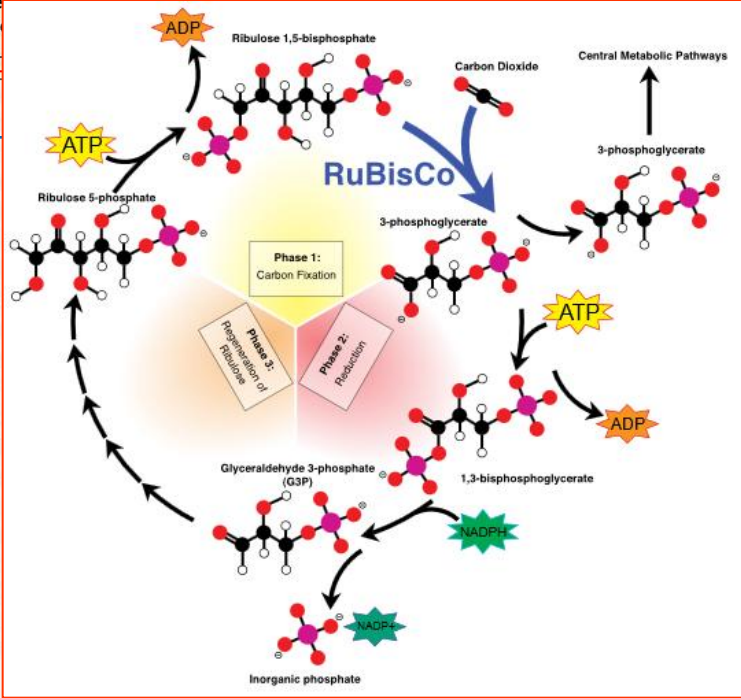
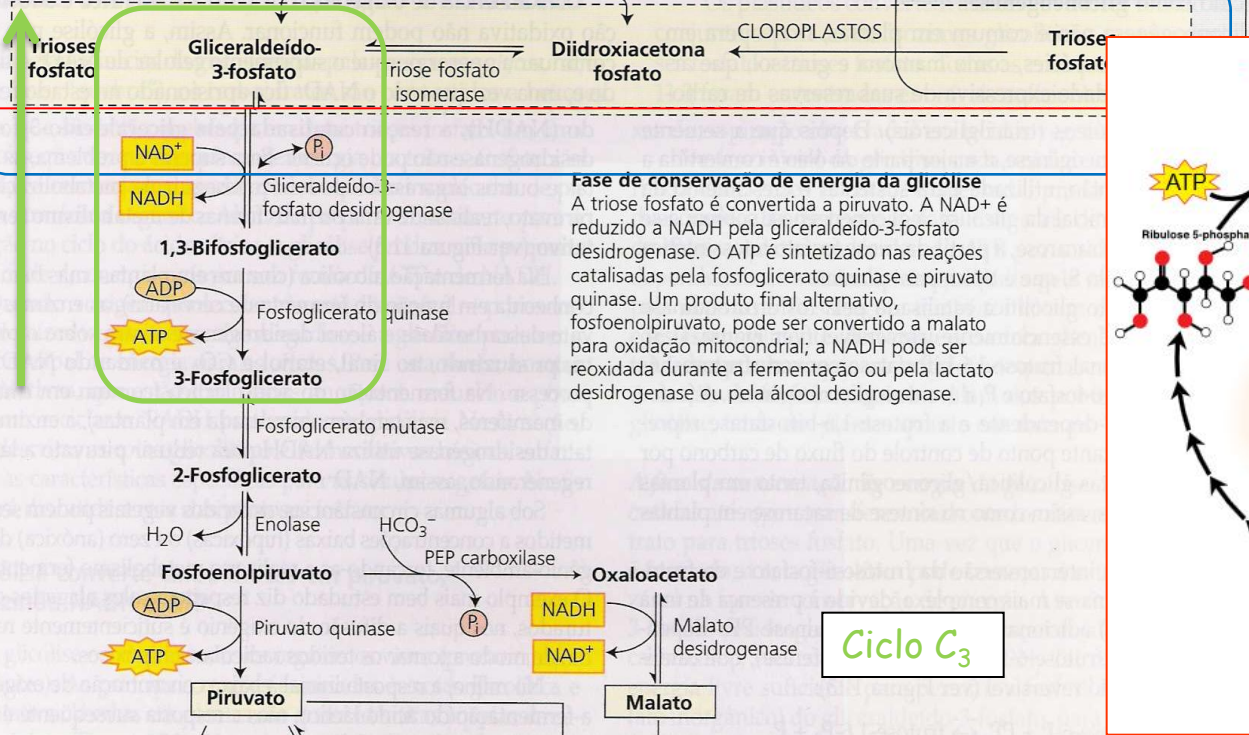
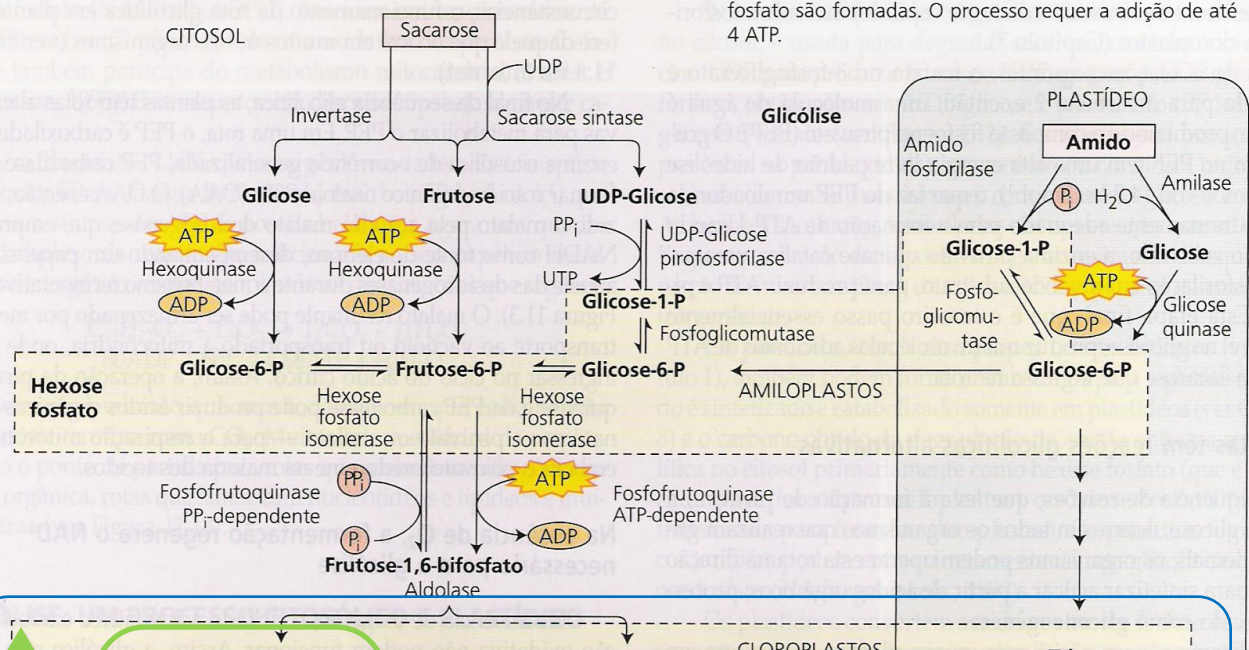
Fase fotoquímica e Ciclo de Calvin  
(Ciclo  $C_3$ )



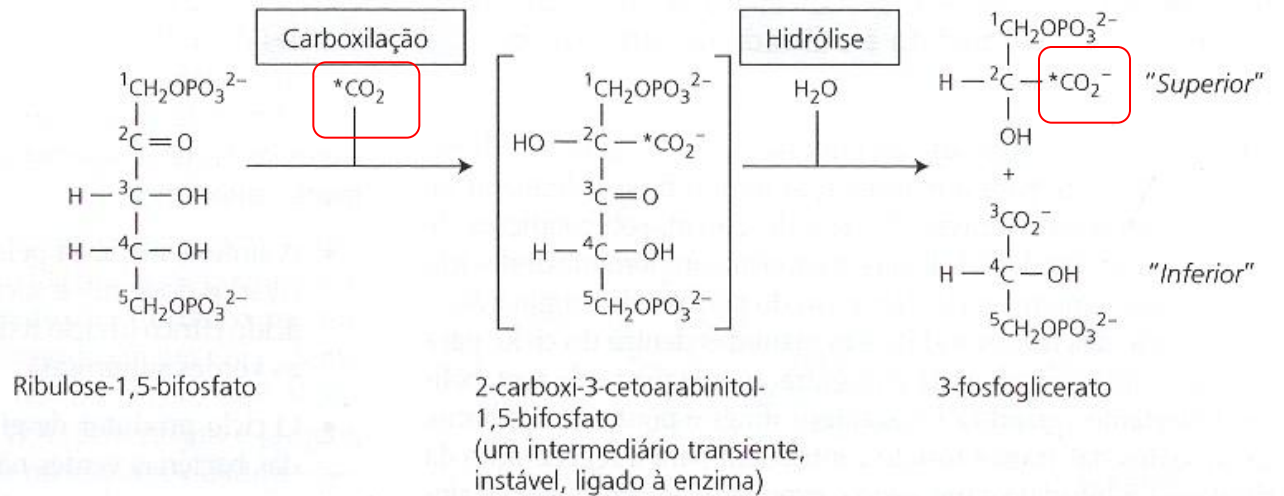


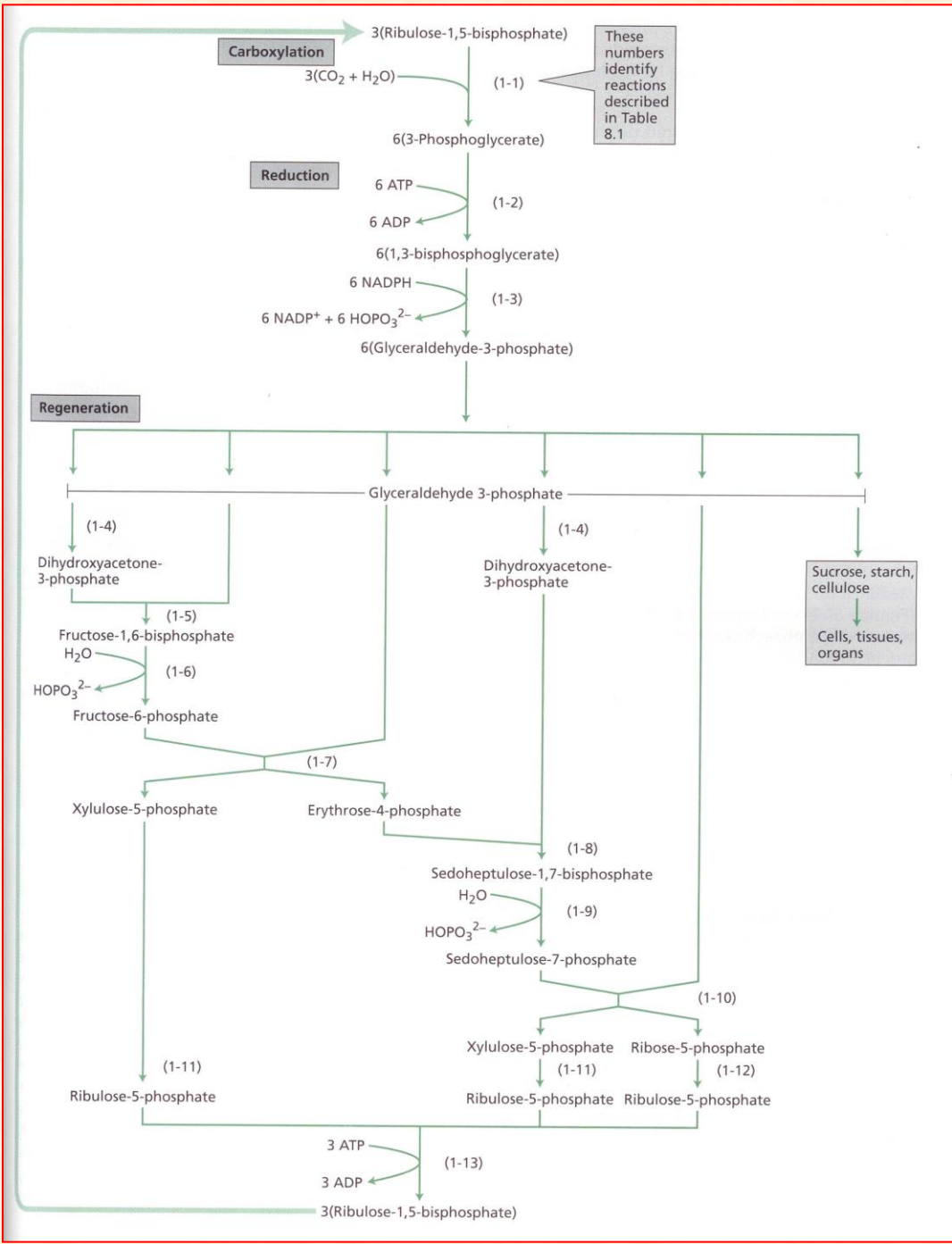
(A)

**Fase inicial da glicólise** Substratos de diferentes origens são canalizados para triose fosfato. Para cada molécula de sacarose que é metabolizada, quatro moléculas de triose fosfato são formadas. O processo requer a adição de até 4 ATP.



**FIGURA 8.4** A carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato pela rubisco.





**Carboxylation**

3(Ribulose-1,5-bisphosphate)

3(CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O)

(1-1)

These numbers identify reactions described in Table 8.1

6(3-Phosphoglycerate)

**Reduction**

6 ATP

6 ADP

(1-2)

6(1,3-bisphosphoglycerate)

6 NADPH

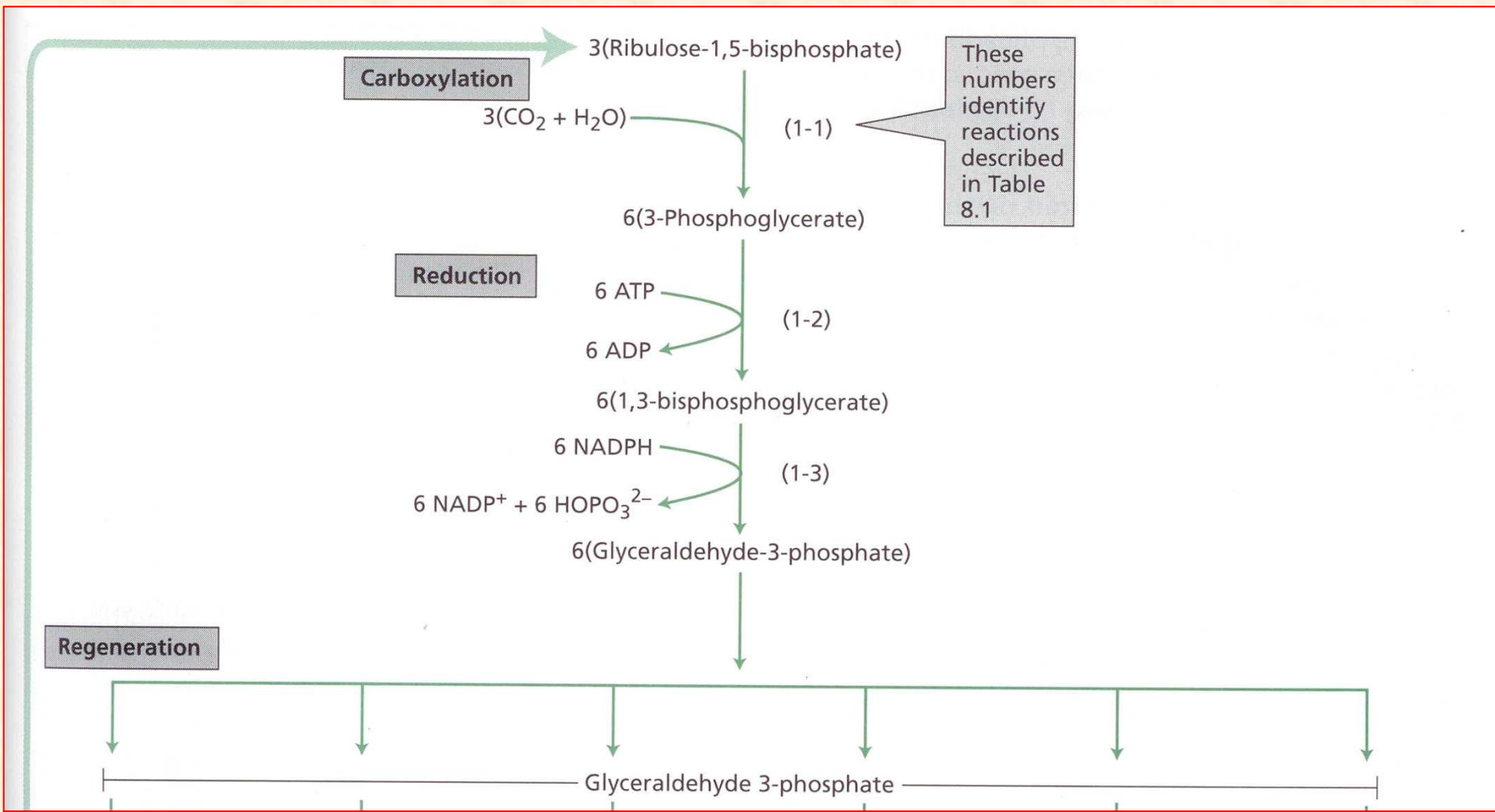
6 NADP<sup>+</sup> + 6 HOPO<sub>3</sub><sup>2-</sup>

(1-3)

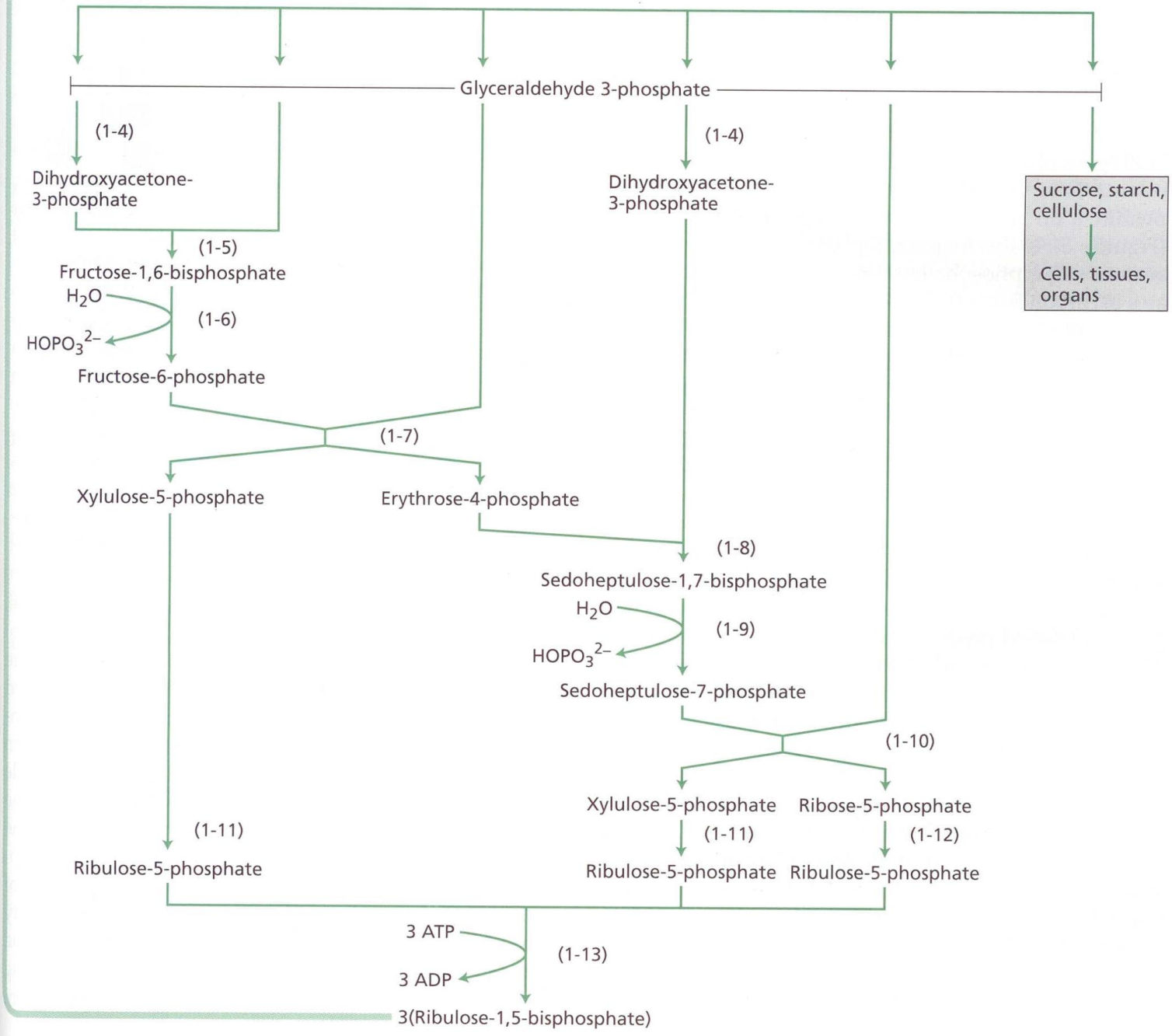
6(Glyceraldehyde-3-phosphate)

**Regeneration**

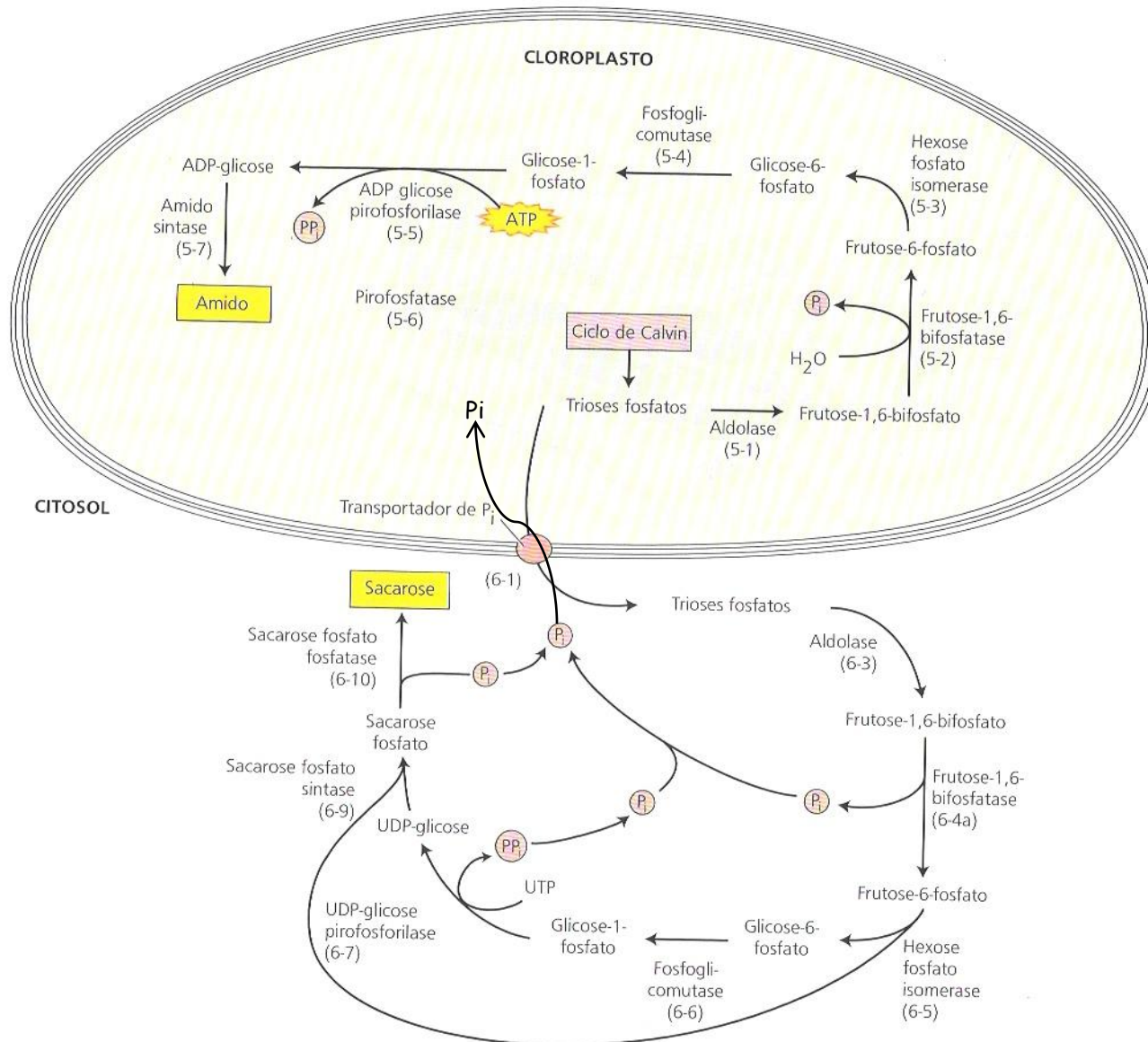
Glyceraldehyde 3-phosphate



Regeneration







**FIGURA 8.14** A síntese de amido e a sacarose são processos competidores que ocorrem no cloroplasto e no citosol, respectivamente. Quando a concentração de  $P_i$  citosólico é alta, a triose fosfato do cloroplasto é exportada para o citosol através de um transportador de  $P_i$ , em troca de  $P_i$ , e a sacarose é sintetizada. Quando a concentração citosólica de  $P_i$  é baixa, a triose fosfato é retida dentro do cloroplasto, e o amido é sintetizado. Os números junto às setas remetem às Tabelas 8.5 e 8.6.

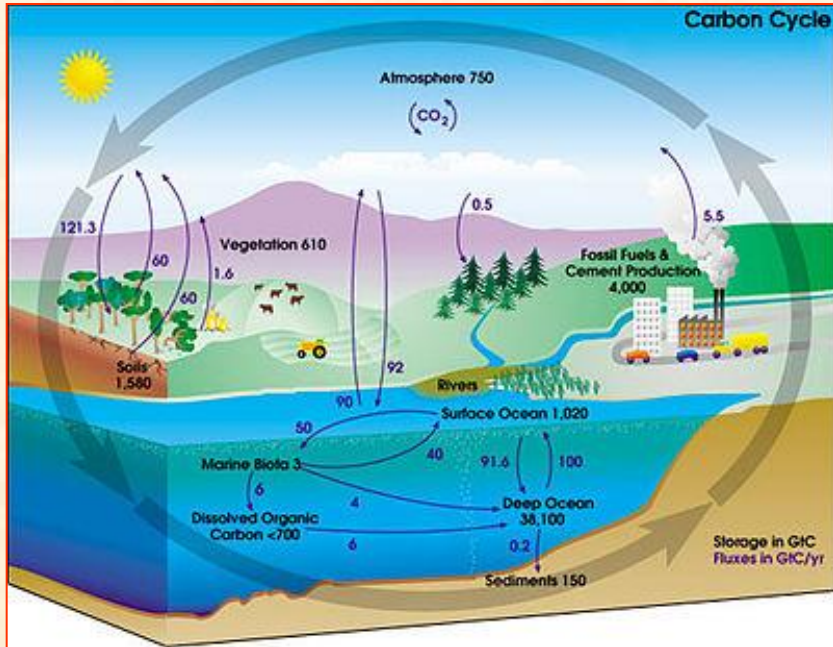
A atmosfera terrestre vivenciou consequências sofridas pelas mudanças para a manutenção da vida na Terra. Há aproximadamente 3,5 bilhões de anos o planeta passou por um processo importante que foi o aparecimento de vida na Terra, que acarretou uma série de desequilíbrios na atmosfera. Nesse período, a atmosfera possuía características reduzoras com uma crosta castigada por altas doses de radiação UV (ultravioleta) e rica em hidrogênio, metano e amônia. A intensa radiação solar promoveu a transformação do metano e da amônia a nitrogênio e dióxido de carbono através de processos fotoquímicos (Jardim, 2001). Atualmente, com o aumento da concentração de O<sub>2</sub> a atmosfera apresenta características oxidantes.

## Composição química em alguns planetas do Sistema Solar (%)

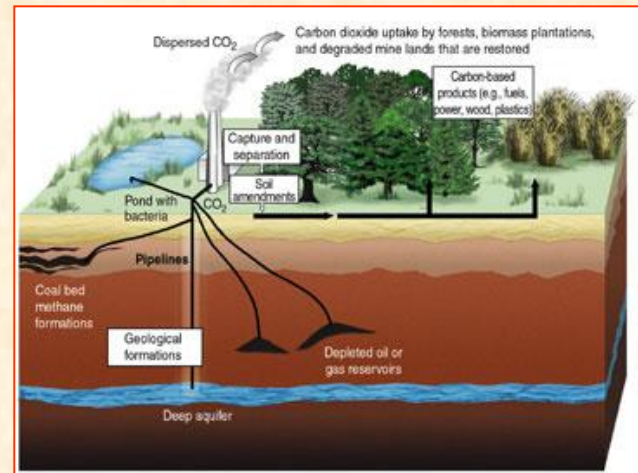
\*Composição provável antes do aparecimento da vida no planeta

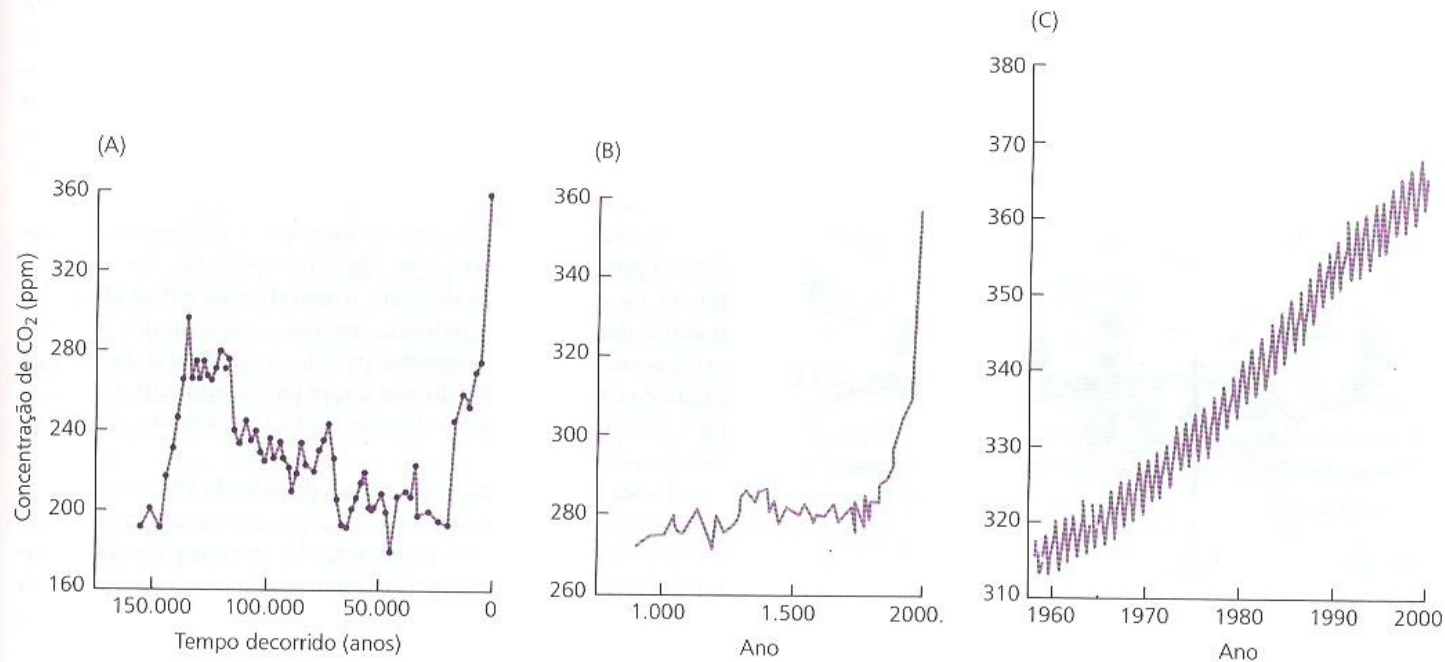
Gás	Vênus	Marte	Terra*	Terra atual
CO <sub>2</sub>	96,5	95	98	0,040
N <sub>2</sub>	3,5	2,7	1,9	79
O <sub>2</sub>	Traços	0,13	traços	21
Argônio	Traços	1,6	0,1	1,0

# Ciclo do Carbono



## Sequestro de Carbono

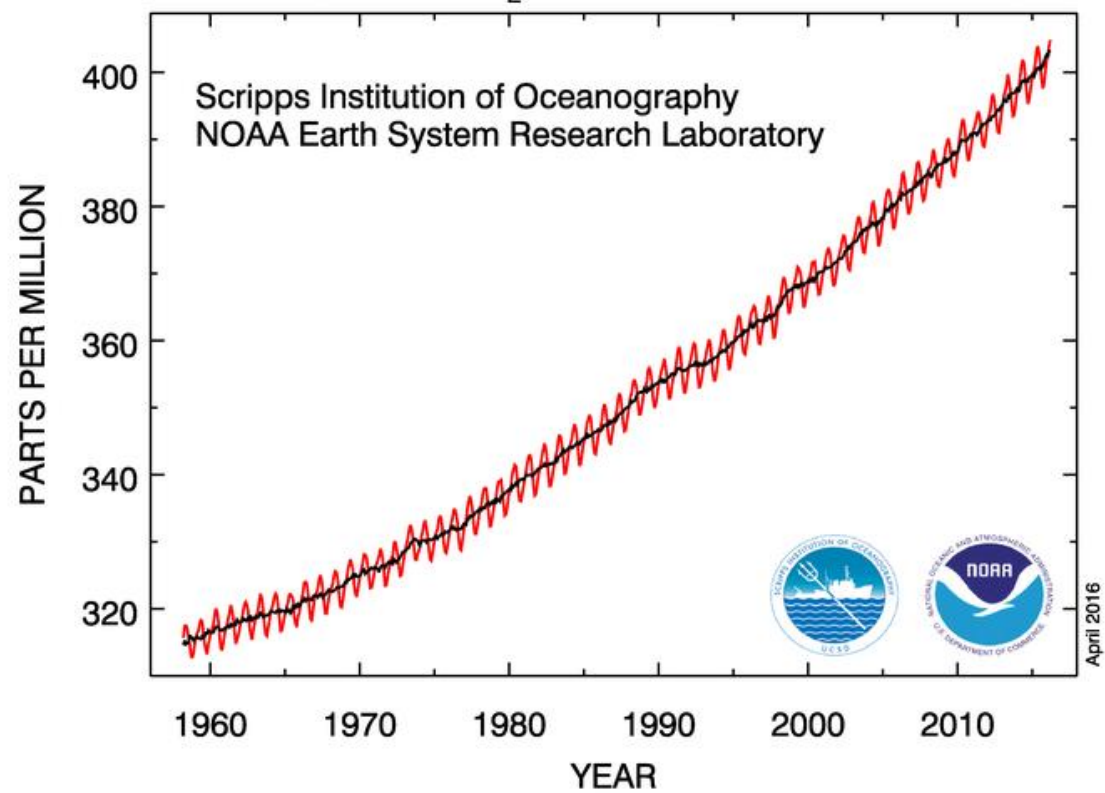


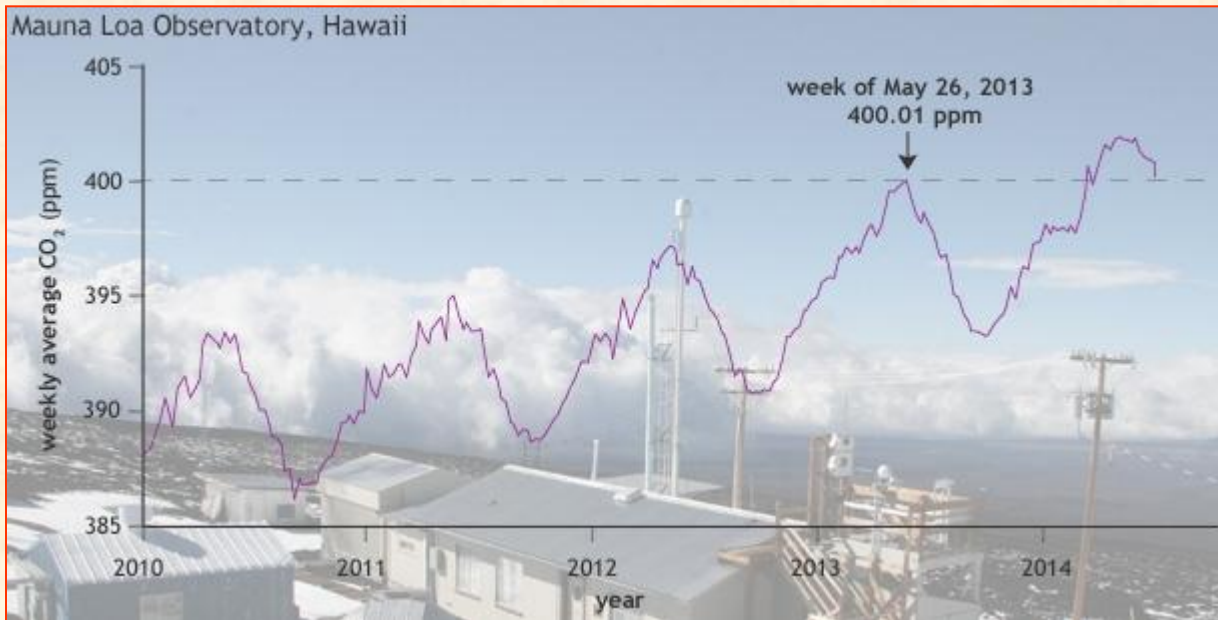


**FIGURA 9.16** Concentração do CO<sub>2</sub> atmosférico, desde 160.000 anos passados até o presente. (A) As concentrações do CO<sub>2</sub> atmosférico no passado, determinadas a partir de bolhas apreendidas no gelo glacial da Antártica, eram muito mais baixas do que os níveis atuais. (B) Nos últimos 1.000 anos, a elevação da concentração de CO<sub>2</sub> coincide com a revolução industrial e com o aumento da queima de combustíveis fósseis. (C) As concentrações atuais do CO<sub>2</sub> atmosférico, medidas em Mauna Loa, Havaí, continuam a aumentar. A natureza ondulada do traço é causada pela mudança nas concentrações do CO<sub>2</sub> atmosférico associada ao crescimento das culturas agrícolas. A cada ano, a concentração mais alta de CO<sub>2</sub> é observada em maio, justamente antes do estação de crescimento no hemisfério Norte, e a concentração mais baixa é observada em outubro (Barnola e cols., 1994, Keeling e Whorf, 1994, Neftel e cols., 1994 e Keeling e cols., 1995).



## Atmospheric CO<sub>2</sub> at Mauna Loa Observatory





Em 9 de maio de 2013, a média da concentração diária de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) na atmosfera ultrapassou 400 partes por milhão (ppm), pela primeira vez, no Observatório Mauna Loa, no Havaí, onde os registros modernos de observações começaram em 1958.

<https://www.climate.gov/>

**BOX 8.1****Carbon Dioxide:  
Some Important  
Physicochemical  
Properties**

AN UNDERSTANDING of the mechanism of CO<sub>2</sub> fixation requires knowledge of the physical and chemical properties of CO<sub>2</sub>, particularly those related to its interaction with water. The amount of any gas dissolved in water is proportional to its partial pressure ( $P_{\text{gas}}$ ) above the solution (Henry's law) and its Bunsen absorption coefficient ( $\alpha$ ). The Bunsen absorption coefficient is the volume of gas absorbed by one volume of water at a pressure of 1 atmosphere and is temperature dependent, decreasing as the temperature rises. The solubility of a gas therefore decreases with increasing temperature. Thus, for a given temperature,

$$[\text{gas}] \mu\text{M} = P_{\text{gas}} \times \alpha \times \frac{10^6}{V_0}$$

where  $V_0$  is the normal volume of an ideal gas at standard temperature and pressure ( $V_0 = 22.4 \text{ L mol}^{-1}$ ).

We can calculate the partial pressure of a gas by multiplying the mole fraction of the gas by the total pressure. The mole fraction of a gas is its partial volume divided by the total volume of all the gases present. Thus, the mole fractions of CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> in air are 0.0345% and 20.95%, respectively. At sea level, atmospheric pressure is about 0.1 MPa, so the partial pressures of CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> are  $3.4 \times 10^{-5}$  and  $2.1 \times 10^{-2}$  MPa, respectively. From these values and those of  $\alpha$ , the corresponding solution concentrations of CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> can be computed by the equation given above. The table presents values for these concentrations at different temperatures.

These values place considerable constraints on carboxylation. As a car-

boxylase, rubisco must be capable of operating efficiently even at the rather low concentrations of CO<sub>2</sub> available to it. Rubisco also functions as an oxygenase in photorespiration (as we'll see later in this chapter), so the solution concentration of O<sub>2</sub> is also important. Because of the different temperature dependences of the Bunsen absorption coefficients  $\alpha(\text{CO}_2)$  and  $\alpha(\text{O}_2)$ , the concentrations of these two gases vary with temperature such that the ratio of [CO<sub>2</sub>] to [O<sub>2</sub>] decreases as the temperature increases. This effect is important biologically, because as the temperature increases, the ratio of carboxylation to oxygenation catalyzed by rubisco decreases and the ratio of photorespiration to photosynthesis thus increases.

Temperature (°C)	$\alpha(\text{CO}_2)$	[CO <sub>2</sub> ] ( $\mu\text{M}$ in solution)	$\alpha(\text{O}_2)$	[O <sub>2</sub> ] ( $\mu\text{M}$ in solution)	$\frac{[\text{CO}_2]}{[\text{O}_2]}$
5	1.424	21.93	0.0429	401.2	0.0515
15	1.019	15.69	0.0342	319.8	0.0462
25	0.759	11.68	0.0283	264.6	0.0416
35	0.592	9.11	0.0244	228.2	0.0376

- **Otto Heinrich Warburg (1920):**

- plantas  $C_3$  (1950) atmosfera enriquecida  $O_2$ :

- taxa fotossintética reduzida

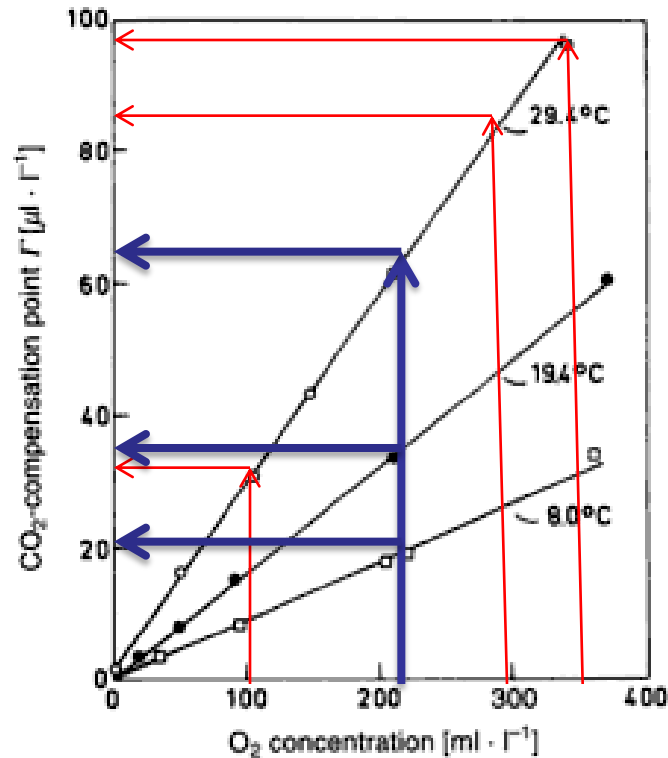
- perda de parte dos carbonos que foram incorporados em presença de luz

- fenômeno contrário aos objetivos da fotossíntese

- *“Efeito Warburg” = Fotorrespiração*



## Efeito Warburg



**Fig. 14.18.** The relation between O<sub>2</sub> concentration and CO<sub>2</sub> compensation point,  $\Gamma$ , at three different leaf temperatures. Experimental material: Leaves of *Atriplex patula* ( $100 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$  at 400–700 nm). The straight lines extrapolate to zero. This is further experimental proof of light inhibition of mitochondrial CO<sub>2</sub> production (“dark respiration”), which is normally saturated with O<sub>2</sub> at  $< 50 \text{ ml} \cdot \text{l}^{-1}$  (see p. 230). (After Björkman et al. 1970)

### Relação mL/L e % [CO<sub>2</sub>]:

- 20  $\mu\text{L/L} = 0,002\%$
- 40  $\mu\text{L/L} = 0,004\%$
- 60  $\mu\text{L/L} = 0,006\%$
- 80  $\mu\text{L/L} = 0,008\%$
- 100  $\mu\text{L/L} = 0,010\%$

### Relação mL/L e % [O<sub>2</sub>]:

- 100 mL/L = 10%
- 200 mL/L = 20%
- 210 mL/L = 21%**
- 300 mL/L = 30%
- 400 mL/L = 40%

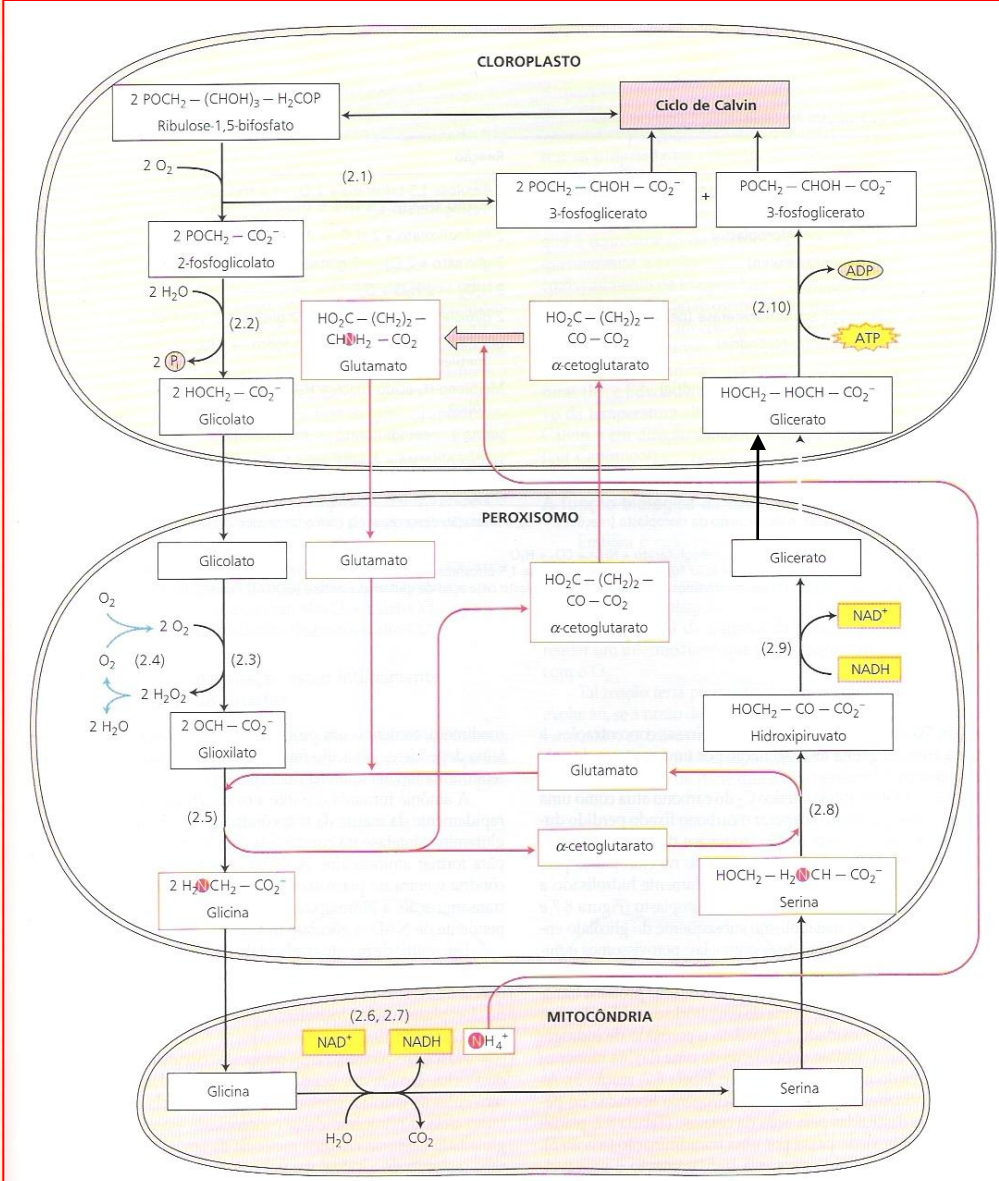


## Otto H. Warburg

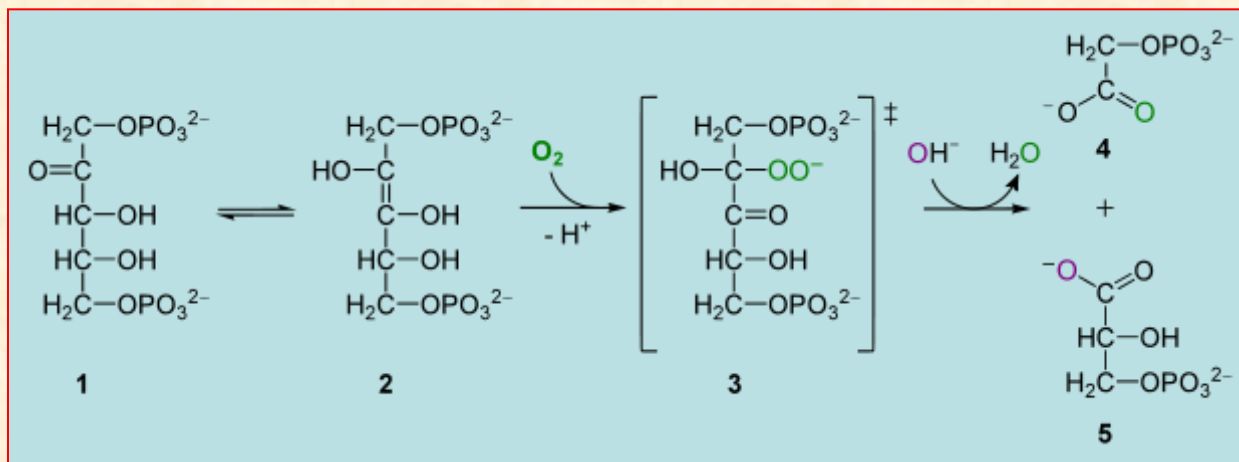
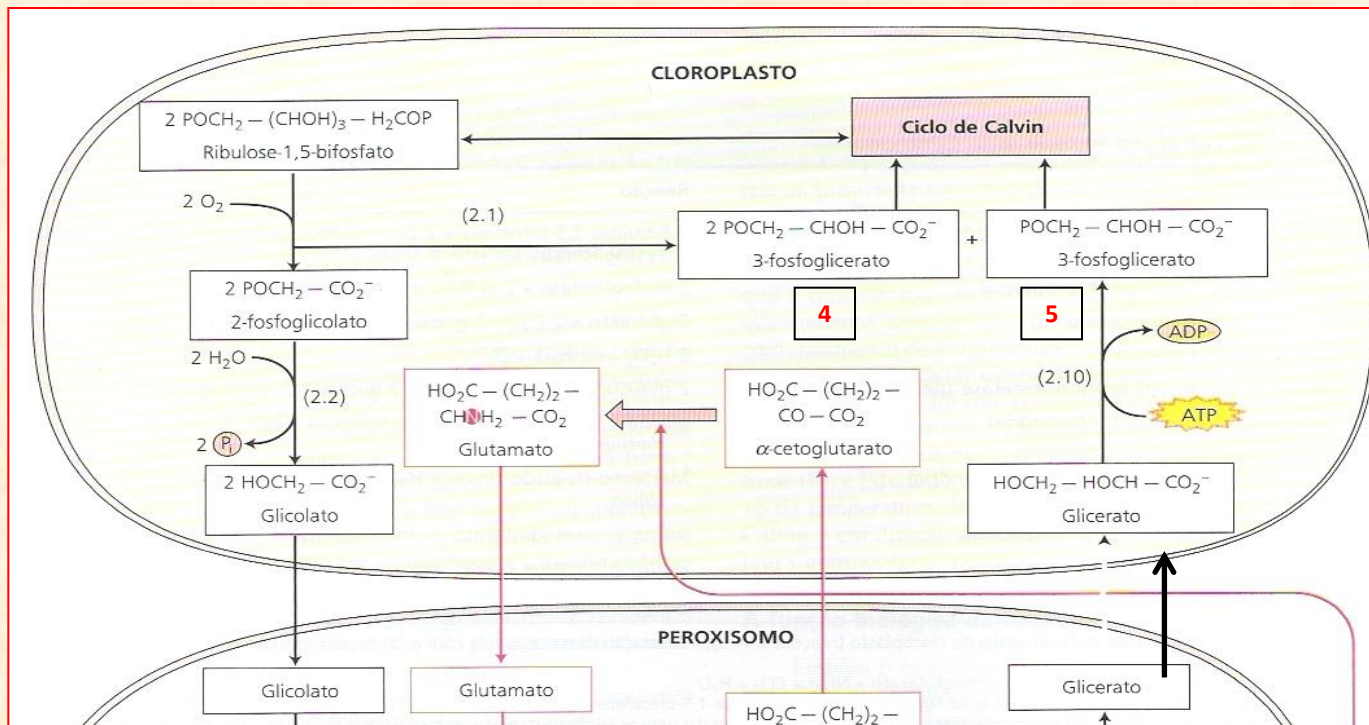
Nobel de Fisiologia e Medicina, 1931

(natureza e modo de ação de enzimas respiratórias)

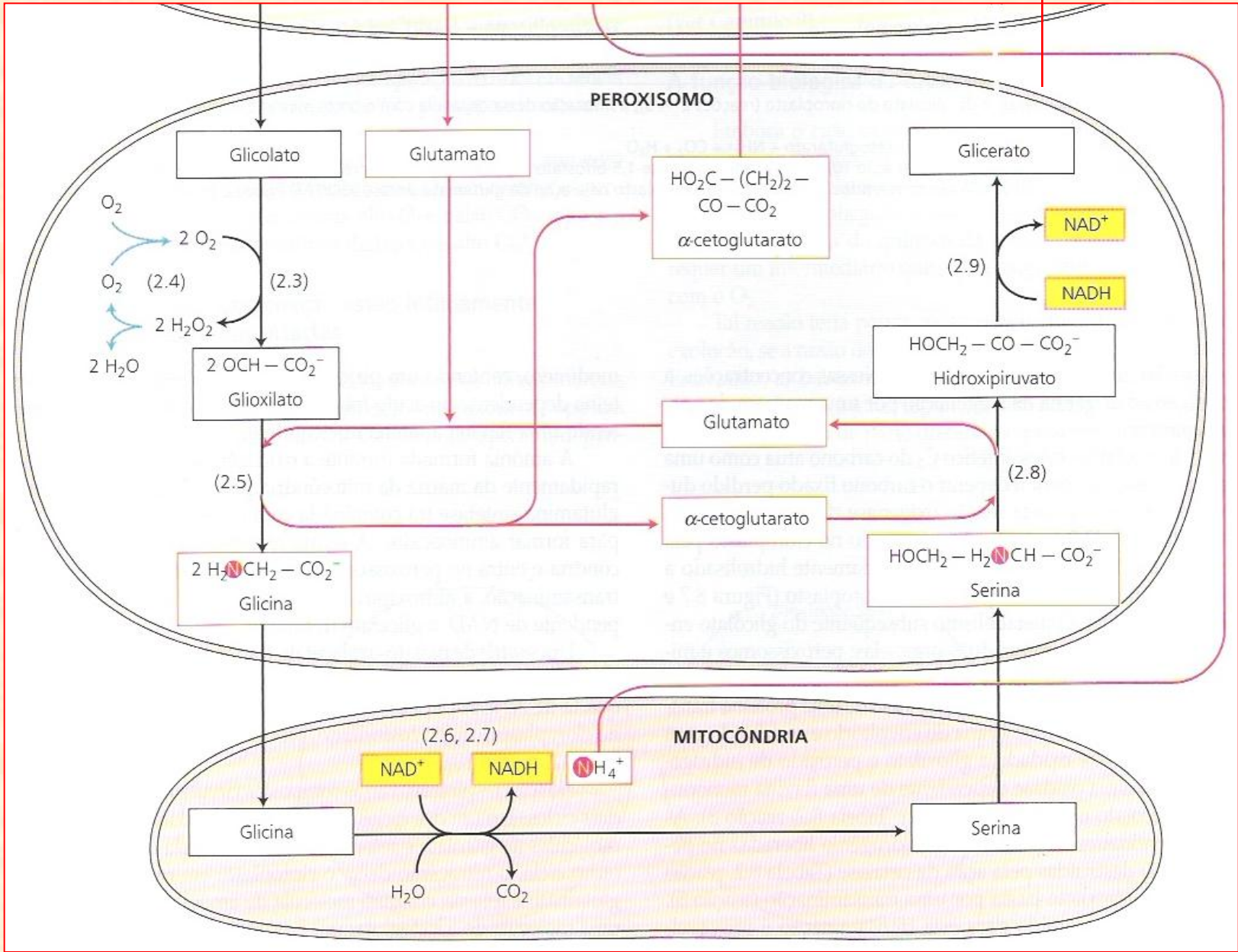
# Fotorrespiração – Ciclo C<sub>2</sub>



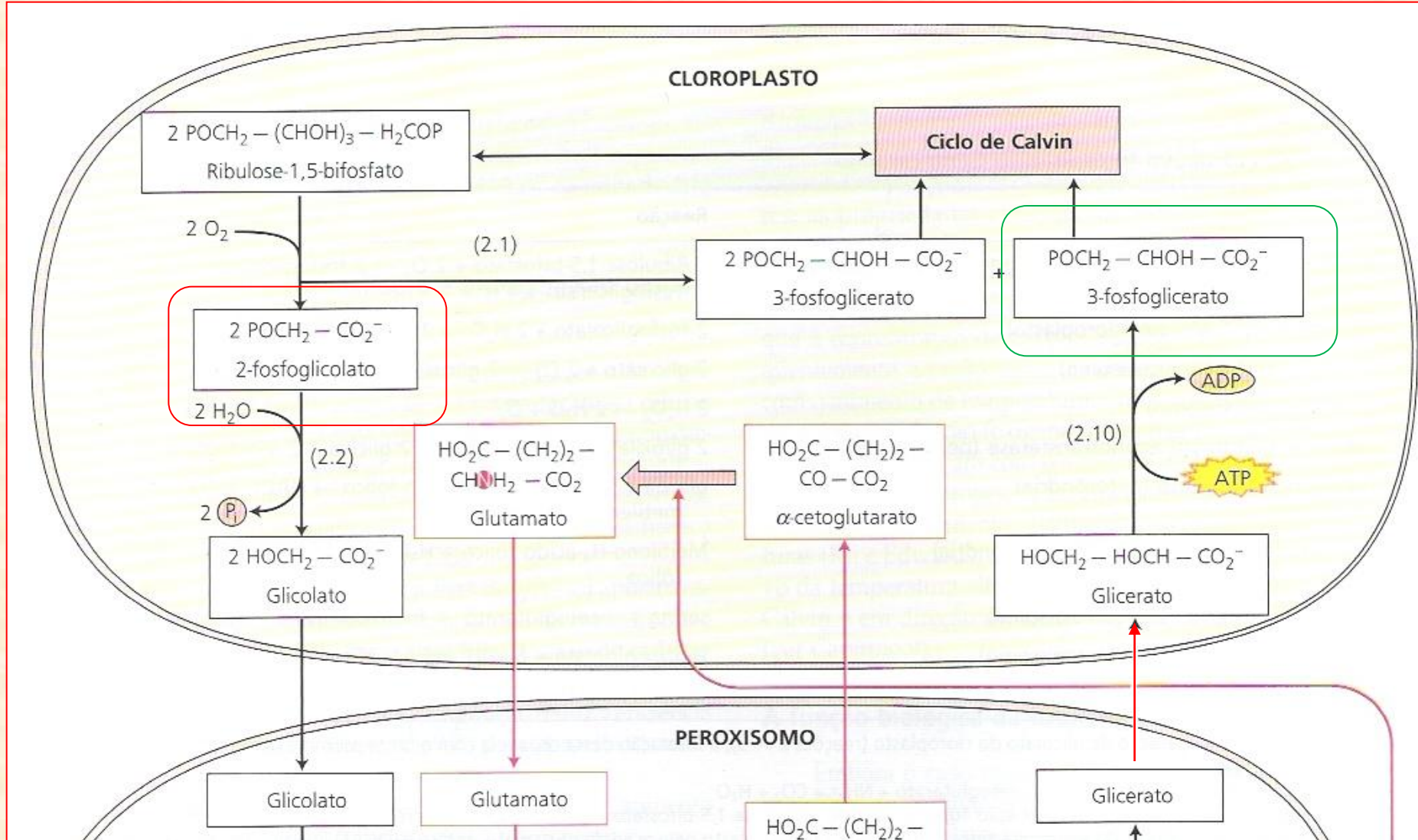
**FIGURA 8.7** As principais reações do ciclo fotorrespiratório. O funcionamento do ciclo oxidativo fotossintético C<sub>2</sub> envolve a interação cooperativa de três organelas: cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos. Duas moléculas de glicolato (quatro carbonos), transportadas do cloroplasto para o peroxissomo, são convertidas à glicina que, por sua vez, é exportada para a mitocôndria e transformada em serina (três carbonos), com a liberação concomitante de um dióxido de carbono (um carbono). A serina é transportada para o peroxissomo e transformada em glicerato. Este último flui para o cloroplasto, onde é fosforilado a 3-fosfoglicerato e incorporado ao ciclo de Calvin. O nitrogênio inorgânico (amônia) liberado pela mitocôndria é capturado pelo cloroplasto para incorporação em aminoácidos, utilizando os esqueletos de carbono apropriados ( $\alpha$ -cetogluturato). A grande seta vermelha marca a assimilação de amônia no glutamato, catalisada pela glutamina sintetase. Além disso, a captura do oxigênio no peroxissomo dá suporte a um curto ciclo do oxigênio acoplado às reações oxidativas. Os fluxos de carbono, nitrogênio e oxigênio estão indicados em preto, vermelho e azul, respectivamente. Ver Tabela 8.2, para a descrição de cada uma das reações numeradas.



**Atividade oxidativa do Rubisco durante a fotorespiração:** A Rubisco reage com O<sub>2</sub> em vez de CO<sub>2</sub> e origina fosfoglicolato (molécula com 2 carbonos; **número 4**) e apenas uma molécula de 3-fosfoglicerato (molécula com 2 carbonos, **número 5**).



Saem 2 moléculas de Ác. fosfoglicólico (2 x 2C = 4C)  
 Perde um CO<sub>2</sub> (1C)  
 Retorna 1 molécula de Ác. fosfoglicérico (3C)



Perda de 25% dos carbonos incorporado ou recuperação de 75% dos carbonos incorporados ?????



*Fitotrons*





**Open Top Chambers (OTCs)**  
Câmaras de Topo Aberto

**Free - Air CO<sub>2</sub> Enrichment**  
**Sistema FACE**





Ensaio em OTC's (mai/jul 2012)



Coffea arabica cv. Catuai IAC 144 e Obatã vermelho IAC 1669-20 germinados em casa de vegetação



Transferidos aos 6/7 pares de folhas p/ vasos com substrato Plantmax @Café

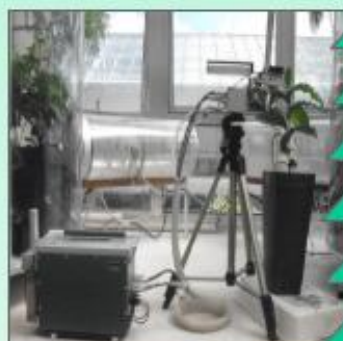


101 dias

Cultivados em OTCs  
\*380 ppm CO<sub>2</sub>  
\*760 ppm CO<sub>2</sub>

Coletas de folhas nos tempos. 0h, 24h, 48h, 96h, 7d, 14d e 28dias após inoculação

Inoculação com esporos de *H. vastatrix* raça II (suspensão urediniospóros 200mg/mL) Aos 16 dias de cultivo em OTC



16 dias

22 dias

32 dias

68 dias

82 dias

96 dias

Curvas A x RFA (IRGA Li-Cor 6400 XT)

Carboidratos

18 dias

\*Açúcares solúveis totais

25 dias

\*Açúcares redutores

39 dias

82 dias

\*Amido

96 dias

\*Monossacarídeos

\*Oligossacarídeos

(HPAEC/PAD)

18 dias

Congresso Fisiologia Vegetal 2013

# Free - Air CO<sub>2</sub> Enrichment Sistema FACE



# Free - Air CO<sub>2</sub> Enrichment Sistema FACE



(A)

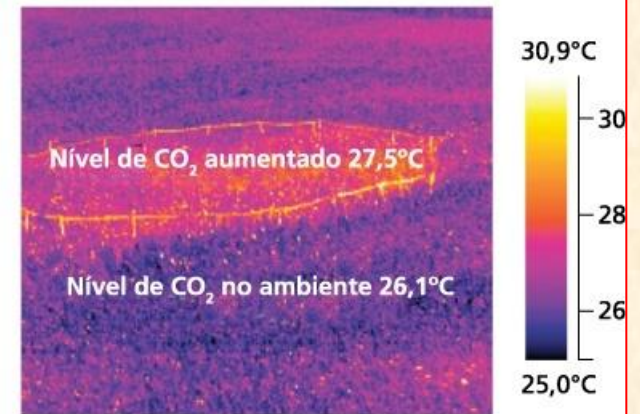


(B)



**FIGURA 9.24** Experimentos de enriquecimento de  $\text{CO}_2$  ao ar livre (FACE) foram utilizados para estudar como plantas e ecossistemas responderão a níveis de  $\text{CO}_2$  futuros. A figura apresenta experimentos de FACE em parcelas de árvores decíduas (A) e em uma lavoura de soja (B). Sob níveis aumentados de  $\text{CO}_2$ , os estômatos foliares são mais fechados, acarretando temperaturas foliares mais altas, conforme mostrado pela imagem por infravermelho de um dossel de soja (A cedida por David F. Karnosky, B cedida por USDA, C cedida por Long et al., 2006).

(C)





**Usina solar PS10, na Espanha:** Pesquisadores tentam comparar a eficiência na fotossíntese e nos sistemas fotovoltaicos, uma tarefa difícil, porém necessária, para o desenvolvimento tecnológico da energia solar. (foto: Wikimedia Commons/ afloresm – CC BY 2.0)



**Na usina Gemasolar, ninguém se preocupa quando o céu está nublado: graças a uma tecnologia única no mundo, a energia acumulada quando o sol brilha permite produzir eletricidade mesmo à noite ou em dias chuvosos.**

Seu mecanismo é "muito fácil de ser explicado": os painéis, ao refletir a luz do sol sobre a torre, transmitem a ela "uma concentração de energia equivalente a 1.000 vezes a que recebemos em terra". A energia é armazenada em um enorme recipiente de sais dissolvidos, a uma temperatura superior a 500 graus. Os sais vão servir, em seguida, para produzir vapor e este aciona uma turbina, gerando assim a eletricidade, como numa usina termelétrica solar clássica.

## Artificial Photosynthesis System

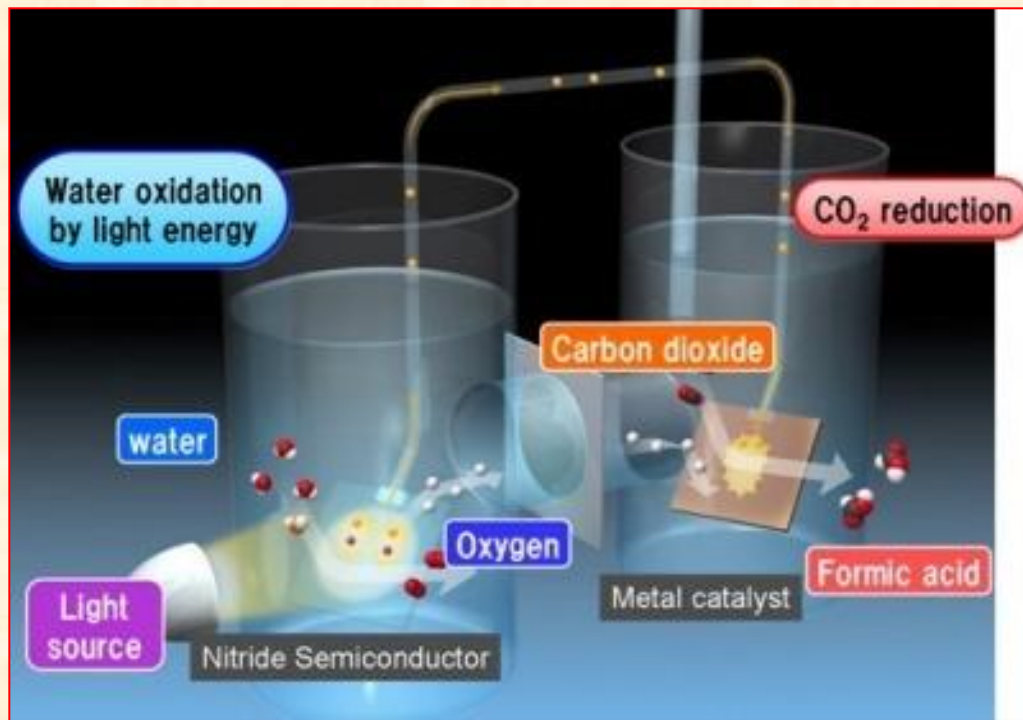


**A tecnologia desenvolvida pela Panasonic permite reduzir os níveis de dióxido de carbono da atmosfera através de um sistema de fotossíntese com o mesmo nível de eficiência das plantas.**

O nível de eficiência anunciado de 0,2% parece ser um valor muito baixo, mas, segundo a informação da Panasonic, é um valor ao nível de eficiência semelhante ao conseguido pelas plantas.

O sistema, batizado de *Artificial Photosynthesis System*, imita as plantas na medida em que produz oxigénio e substâncias orgânicas a partir da água e dióxido de carbono. Por enquanto, o produto orgânico resultante é, sobretudo, ácido fórmico, mas a Panasonic pretende desenvolver a tecnologia de modo a ser aplicada em fábricas para transformar dióxido de carbono em etanol.

[http://www.youtube.com/watch?feature=player\\_embedded&v=q2IPQWL3o0U](http://www.youtube.com/watch?feature=player_embedded&v=q2IPQWL3o0U)



**Diagrama de operação do novo sistema de fotossíntese artificial da Panasonic**

O sistema desenvolvido pela Panasonic consegue uma eficiência de conversão de energia solar de 0,2% – valor que é obtido através da divisão da energia dos materiais produzidos pela energia da radiação aplicada. A referida eficiência de 0,2% é alegadamente similar à da fotossíntese das plantas na produção de biomassa: a Toyota Central R&D Laboratories anunciou ao público um sistema do género em 2011, mas a sua eficiência era de somente 0,04%. O novo processo não se limita apenas a dividir a água em hidrogénio e oxigénio – à semelhança de algumas tecnologias reveladas nos últimos anos – mas utiliza também o hidrogénio resultante de forma a converter o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) em ácido fórmico (HCO<sub>2</sub>H), um composto usado pela indústria química no fabrico de corantes e perfumes.

De acordo com a Panasonic o processo consiste na exposição de um nitreto semiconductor no interior de um reservatório de água à luz solar, convertendo-o assim num foto-eléctrodo que divide a água em iões de hidrogénio (H<sup>+</sup>) e electrões (e<sup>-</sup>). Estes últimos são de seguida excitados com a ajuda de um catalisador metálico de maneira a desencadear a redução do CO<sub>2</sub> e a produção do ácido fórmico. Esta solução é bastante simples, principalmente em relação a sistemas anteriores que se baseavam em processos de vários passos e utilizavam compostos complexos.

A Panasonic afirma igualmente que o processo pode ser ampliado à escala comercial, usa tanto luz solar direta como concentrada, e apresenta uma taxa de produção de compostos proporcional à radiação utilizada. Os investigadores envolvidos na pesquisa sugerem que pode vir a ser usada para capturar CO<sub>2</sub> em incineradores e centrais termoelétricas





Feijão





Soja

dreamstime.com



Arroz



**Arroz de Sequeiro -Terras altas**

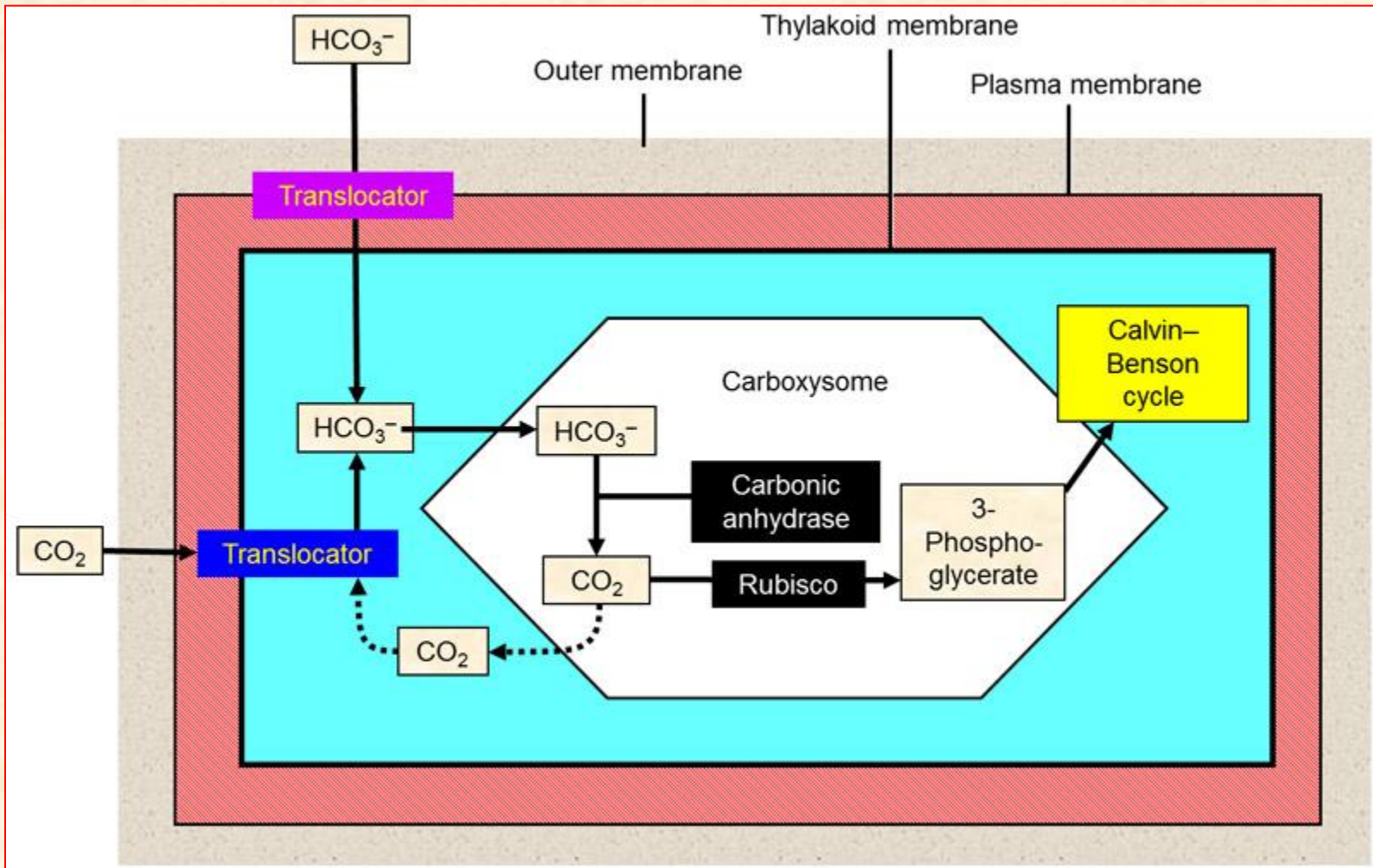




Trigo

# Sistemas Fotossintéticos sem Fotorrespiração Aparente

## Procariotos Autotróficos



**Concentração interna de CO<sub>2</sub> atinge até 50 mM (0,22%)**

Rubisco atua exclusivamente como carboxilase!

**Não ocorre fotorrespiração**



# Algas



NASA quer lançar fazendas de algas flutuantes



A Alemanha investiu pesadamente na pesquisa e no desenvolvimento de energias renováveis. Cientista testando algas cultivadas em um projeto-piloto para a redução do dióxido de carbono para usinas de energia movidas a carvão na RWE Energy Company, em Bergheim, Alemanha (© Roberto Pfeil/AP Images)



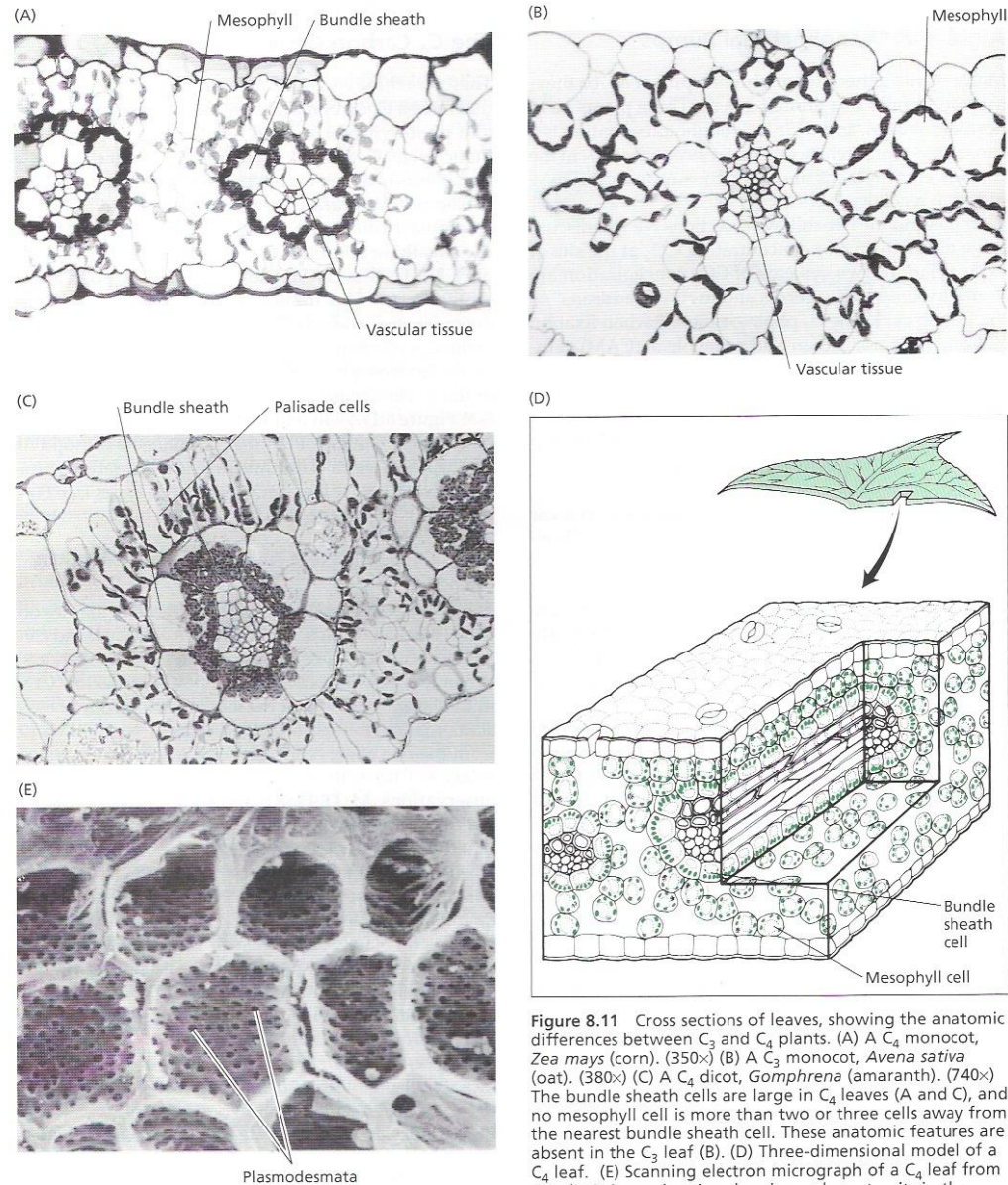


## Plantas Subaquáticas



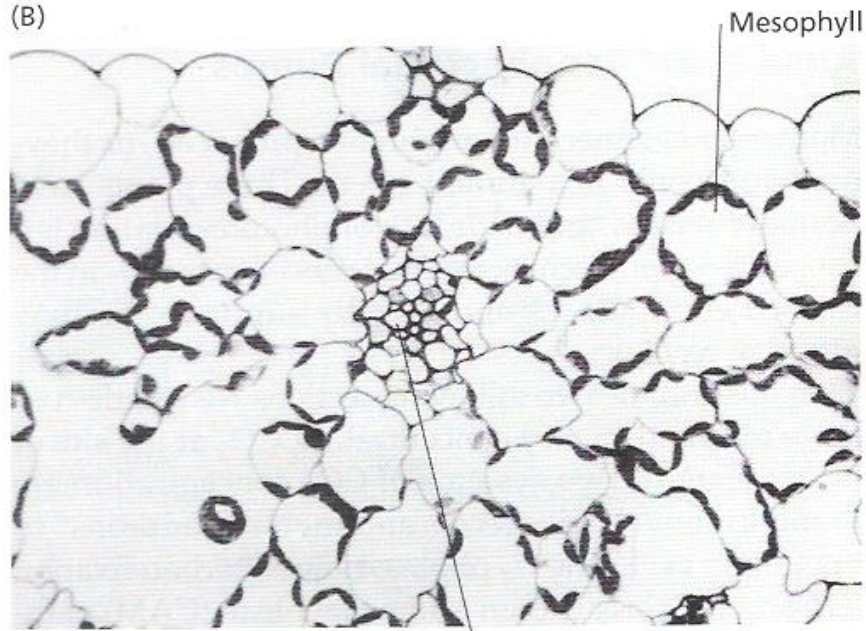
O Ciclo  $C_4$

# Morfologia interna de plantas $C_3$ e $C_4$



**Figure 8.11** Cross sections of leaves, showing the anatomic differences between  $C_3$  and  $C_4$  plants. (A) A  $C_4$  monocot, *Zea mays* (corn). (350 $\times$ ) (B) A  $C_3$  monocot, *Avena sativa* (oat). (380 $\times$ ) (C) A  $C_4$  dicot, *Gomphrena* (amaranth). (740 $\times$ ) The bundle sheath cells are large in  $C_4$  leaves (A and C), and no mesophyll cell is more than two or three cells away from the nearest bundle sheath cell. These anatomic features are absent in the  $C_3$  leaf (B). (D) Three-dimensional model of a  $C_4$  leaf. (E) Scanning electron micrograph of a  $C_4$  leaf from *Triodia irritans*, showing the plasmodesmata pits in the bundle sheath cell walls through which metabolites of the  $C_4$  photosynthetic carbon cycle are thought to be transported. (1450 $\times$ ) (A, B, and C from Edwards and Walker 1983; photographs by S. E. Fredrick and E. H. Newcomb; D from Lüttge and Higinbotham 1979; E from Craig and Goodchild 1977.)

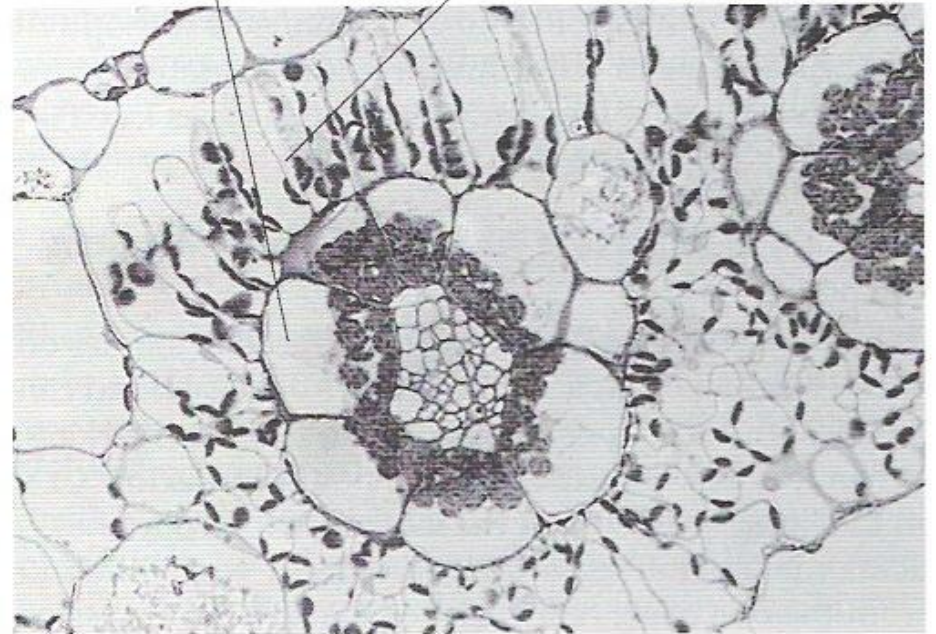
(B)



C<sub>3</sub>

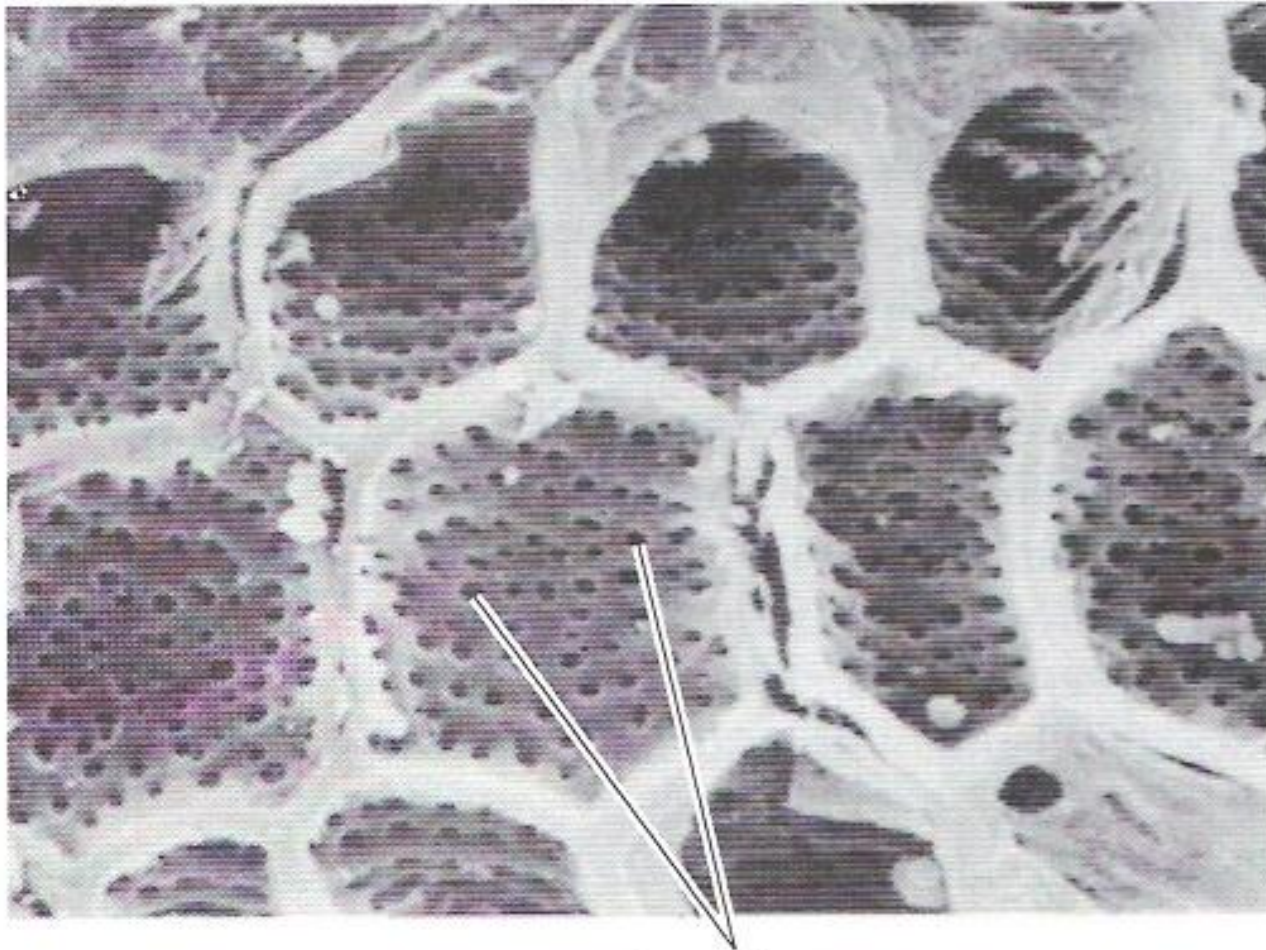
Bundle sheath

Palisade cells



C<sub>4</sub>

(E)



Plasmodesmata

## Photosynthesis by Sugar-cane Leaves

### A NEW CARBOXYLATION REACTION AND THE PATHWAY OF SUGAR FORMATION

BY M. D. HATCH AND C. R. SLACK

*David North Plant Research Centre, The Colonial Sugar Refining Co. Ltd.,  
Indooroopilly, Queensland, Australia*

*(Received 7 March 1966)*

1. Radioactive products in detached leaf segments were examined after periods of steady-state photosynthesis in  $^{14}\text{CO}_2$ . 2. After exposure to  $^{14}\text{CO}_2$  for approx. 1 sec. more than 93% of the fixed radioactivity was located in malate, aspartate and oxaloacetate. After longer periods large proportions of the radioactivity appeared in 3-phosphoglycerate, hexose monophosphates and sucrose. Similar results were obtained with leaves still attached to the plant. 3. Radioactivity appeared first in C-4 of the dicarboxylic acids and C-1 of 3-phosphoglycerate. The labelling pattern in hexoses was consistent with their formation from 3-phosphoglycerate. 4. The reaction giving rise to  $\text{C}_4$  dicarboxylic acid appears to be the only quantitatively significant carboxylation reaction. 5. Evidence is provided that the radioactivity incorporated into the  $\text{C}_4$  dicarboxylic acid pool is transferred to sugars via 3-phosphoglycerate. A scheme is proposed to account for these observations.



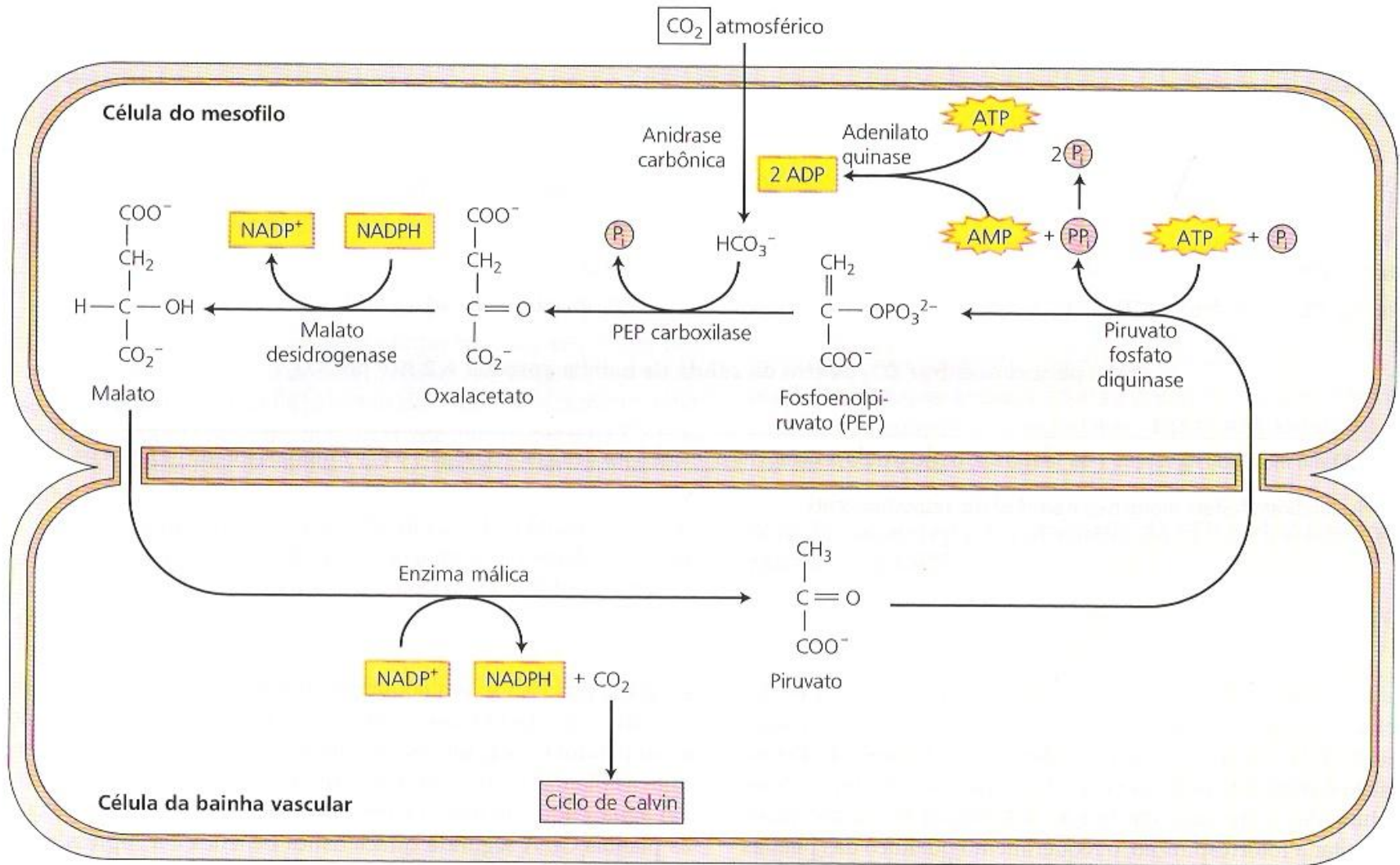
*Figure 2.* Participants at the 1970 meeting on photosynthesis and photorespiration held in Canberra, Australia. As indicated in the text, this was a critical meeting for the general acceptance of the  $C_4$  process. In the front row, from the left: Barry Osmond, Irwin Ting, Clanton Black, Eric Waygood, and Martin Gibbs. In the second row, from the left: Ed Tolbert, Ralph Slatyer, John Lyttleton, Roger Slack, John Downton, Harry Beevers, and Hal Hatch. Hugo Kortschak is immediately behind Hal Hatch on the right of the third row. You may also recognize Ulrich Heber and Kozi Asada on the left of the third row.



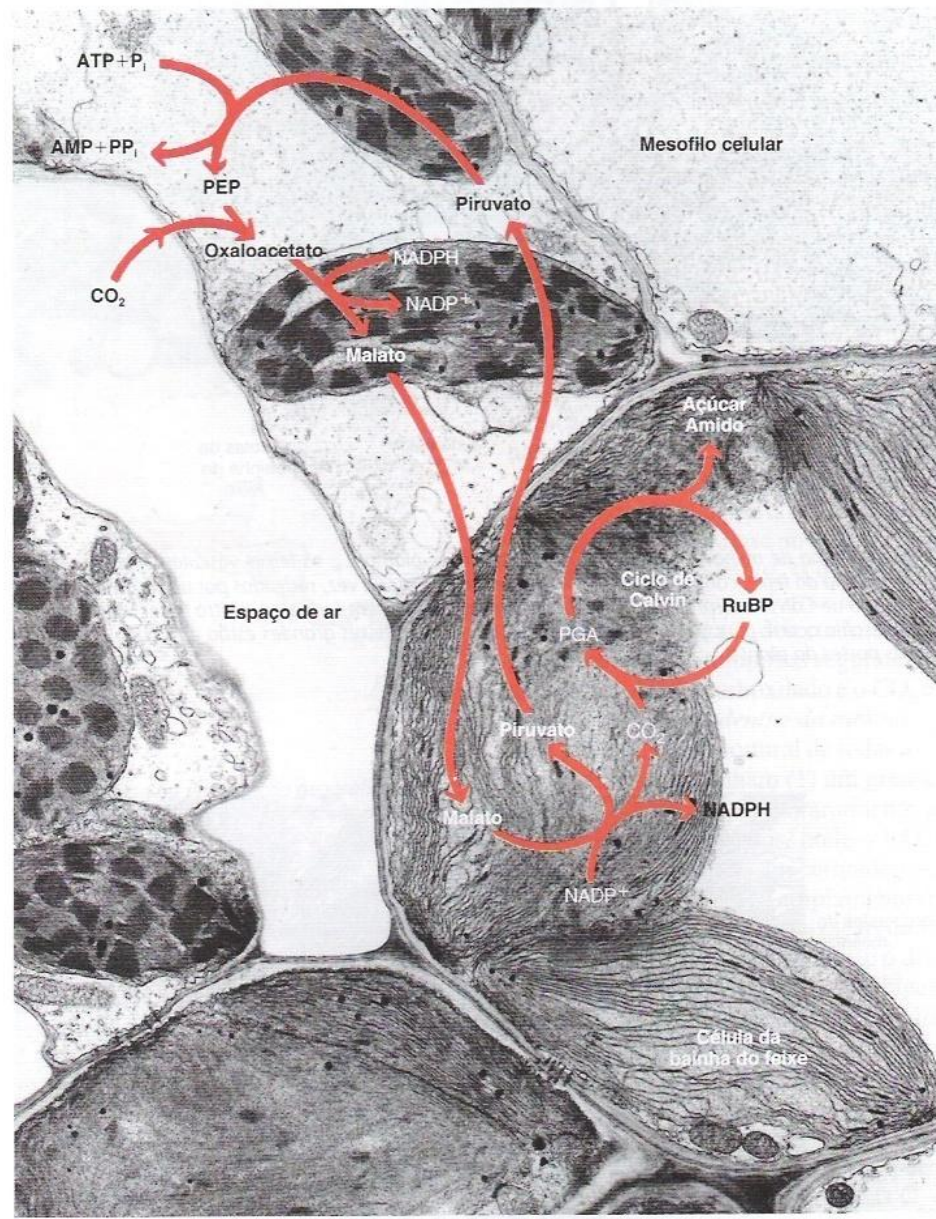
*Figure 3.* Some of the original and more recent of the contributors to the C<sub>4</sub> photosynthesis story gathered after a small C<sub>4</sub> meeting held in Canberra in 1996. From left to right: Hediaki Usuda, Jim Berry, Roger Slack, Hal Hatch, Gerry Edwards, and Ryuzi Kanai.



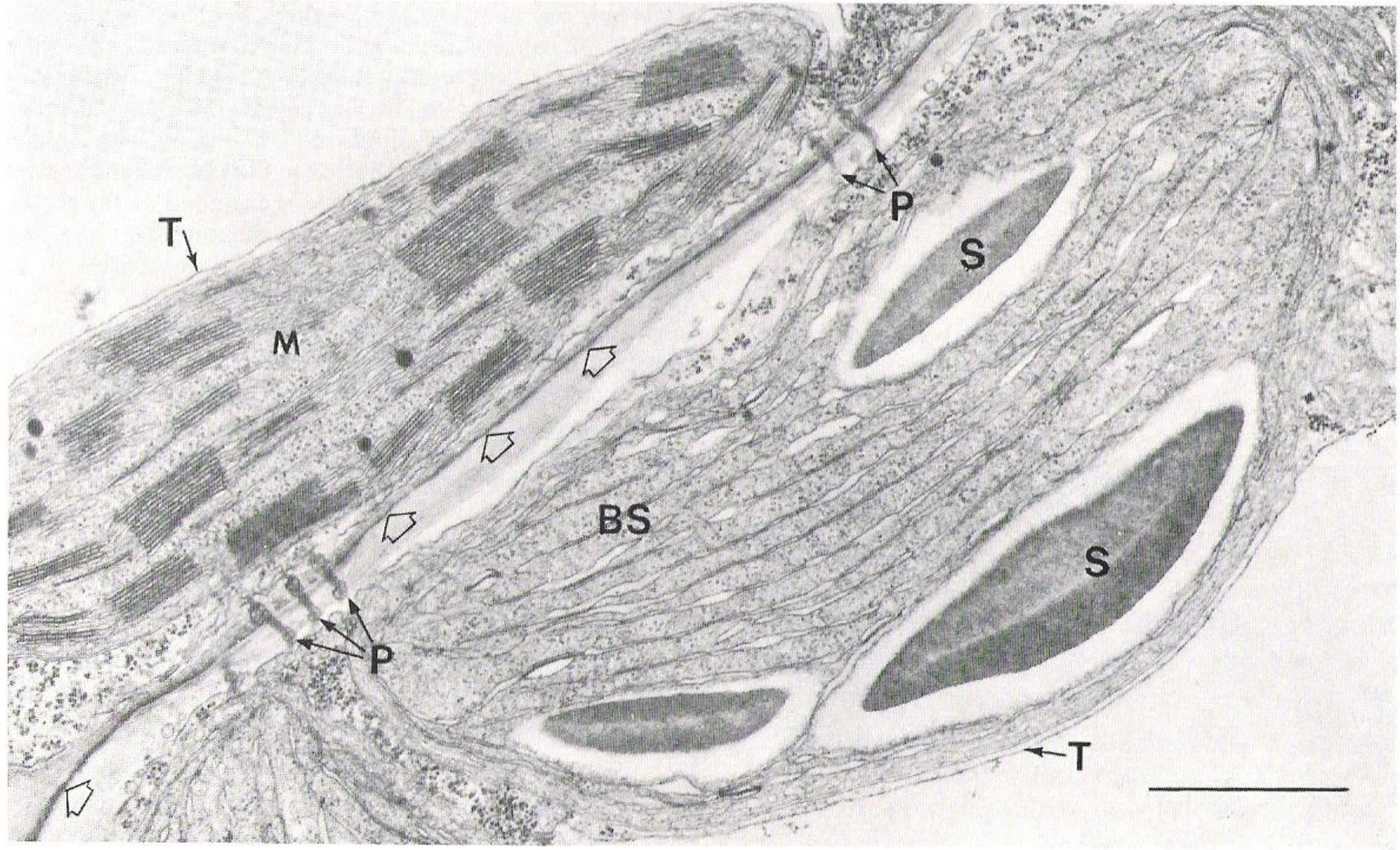
# Metabolismo C<sub>4</sub>



**FIGURA 8.11** A rota fotossintética C<sub>4</sub>. A hidrólise de dois ATPs força o ciclo na direção das setas, bombeando, assim, CO<sub>2</sub> da atmosfera para o ciclo de Calvin dos cloroplastos da bainha vascular.

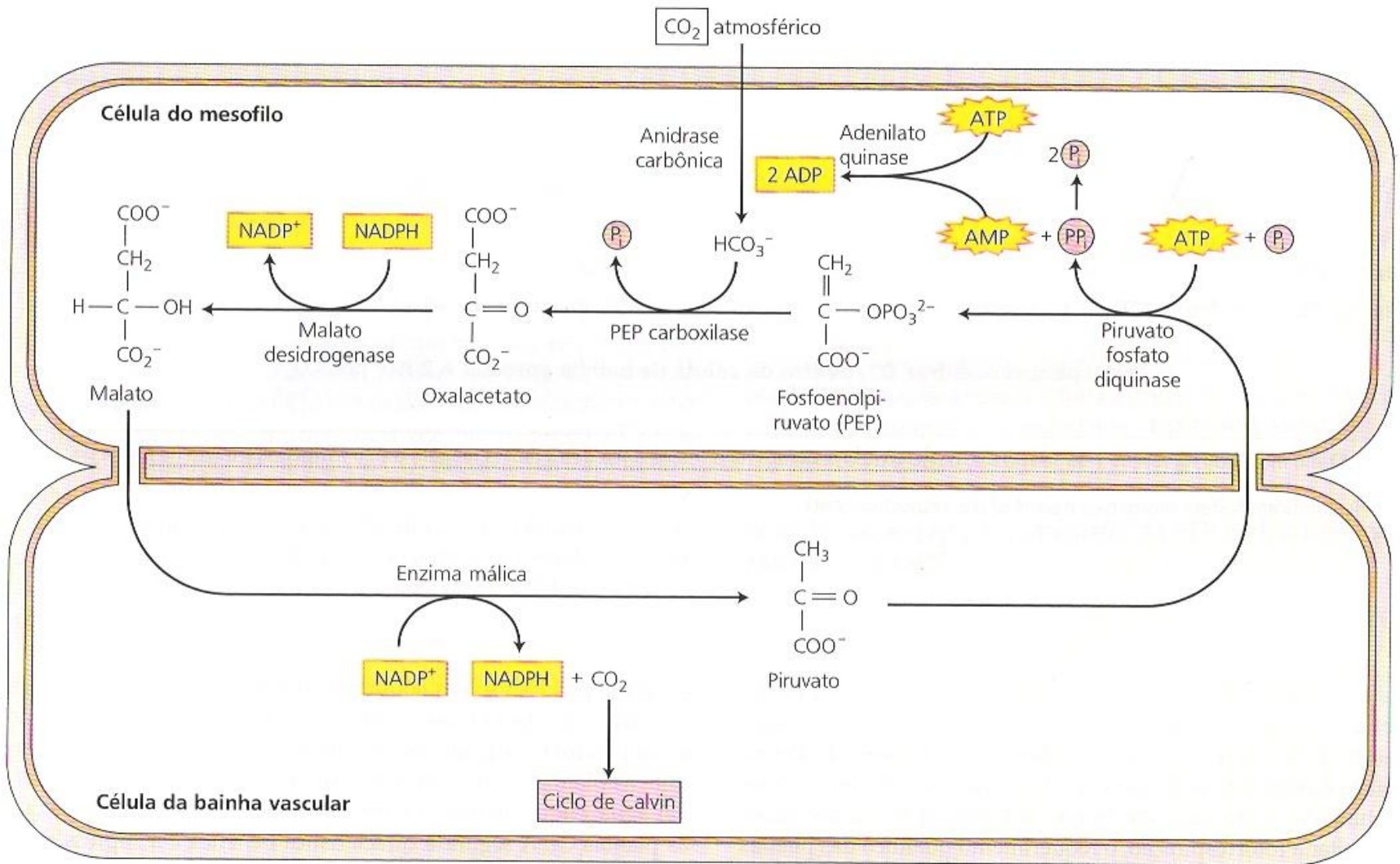


724  
 Via de fixação do carbono em milho (*Zea mays*), uma planta C<sub>4</sub>. O dióxido de carbono é fixado primeiramente nas células do mesofilo como oxaloacetato, e rapidamente convertido em malato. O malato é então transportado para células da bainha do feixe, onde o CO<sub>2</sub> é liberado para entrar no ciclo de Calvin, finalmente produzindo açúcares e amido. O piruvato retorna às células do mesofilo para regeneração de fosfoenolpiruvato (PEP). Portanto, há uma separação espacial entre a via C<sub>4</sub>, que ocorre nas células do mesofilo, e o ciclo de Calvin, que se localiza nas células da bainha do feixe.



**Fig. 15.5.** Chloroplast dimorphism in the leaf of  $C_4$  grasses. Experimental material: Maize (*Zea mays*). The electron micrograph shows a cross-section along the cell wall, which runs diagonally across the picture. The cell wall is between a mesophyll cell (*left*) and a bundle sheath cell (*right*). The *broad arrows* show a suberised limiting layer in the cell wall, which is traversed by two groups of plasmodesmata (*P*). *Left*

A grana-containing starch-free mesophyll chloroplast (*M*); *right* a grana-free, starch-containing (*S*) chloroplast of the bundle sheath (*BS*). Both chloroplasts are separated from the tonoplast (*T*), which limits the vacuole, by a very thin layer of cytoplasm. Bar represents  $1 \mu\text{m}$ . (After Gunning and Steer 1975)



**FIGURA 8.11** A rota fotossintética C<sub>4</sub>. A hidrólise de dois ATPs força o ciclo na direção das setas, bombeando, assim, CO<sub>2</sub> da atmosfera para o ciclo de Calvin dos cloroplastos da bainha vascular.

**Milho, Cana, Sorgo**

**EM-NADP (cloroplastos)**

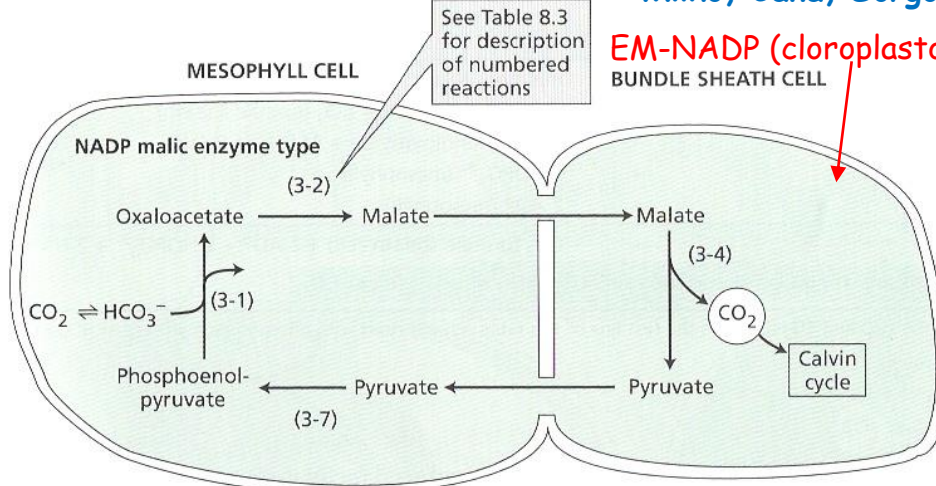
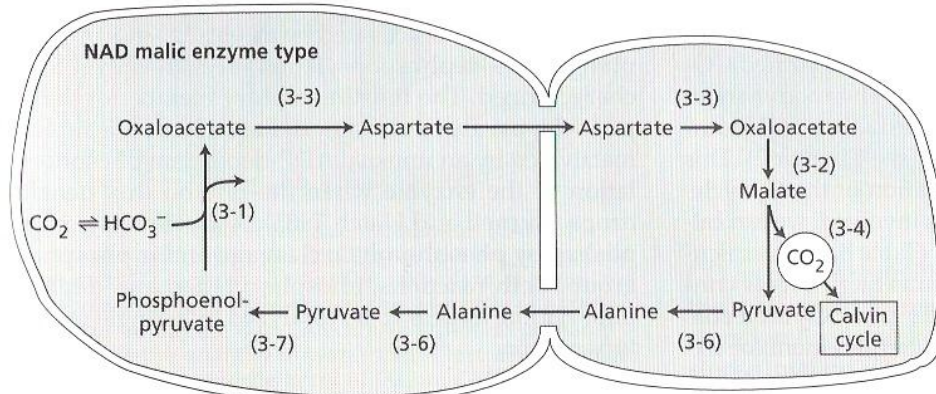
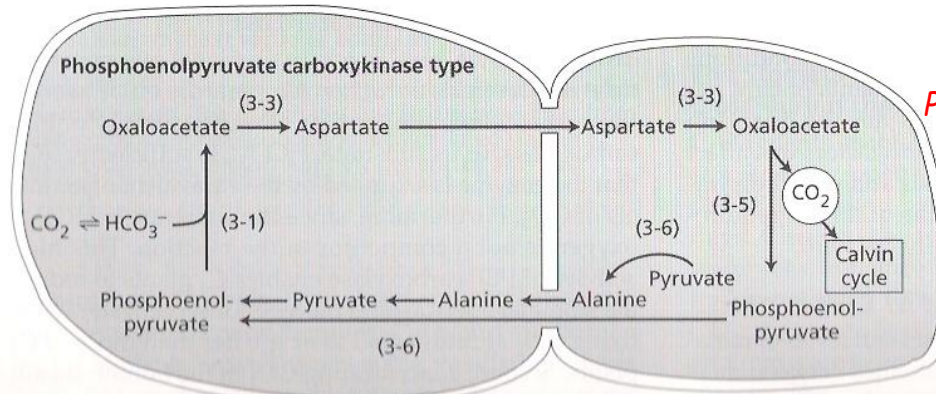


Figure 8.13 The three variants of the C<sub>4</sub> photosynthetic carbon cycle. The variants differ principally in (1) the nature of the four-carbon acid (malate or aspartate) transported into the bundle sheath cell and of the three-carbon acid (pyruvate or alanine) returned to the mesophyll cell and (2) the nature of the enzyme that catalyzes the decarboxylation step in the bundle sheath cell. The three variants are named after the enzymes that catalyze the decarboxylation reactions. Representatives of each variant include maize, crabgrass, sugarcane, sorghum (NADP malic enzyme); pigweed, millet (NAD malic enzyme); guinea grass (phosphoenolpyruvate carboxykinase).



**Mileto, Panicum - EM-NAD (mitocondrias)**

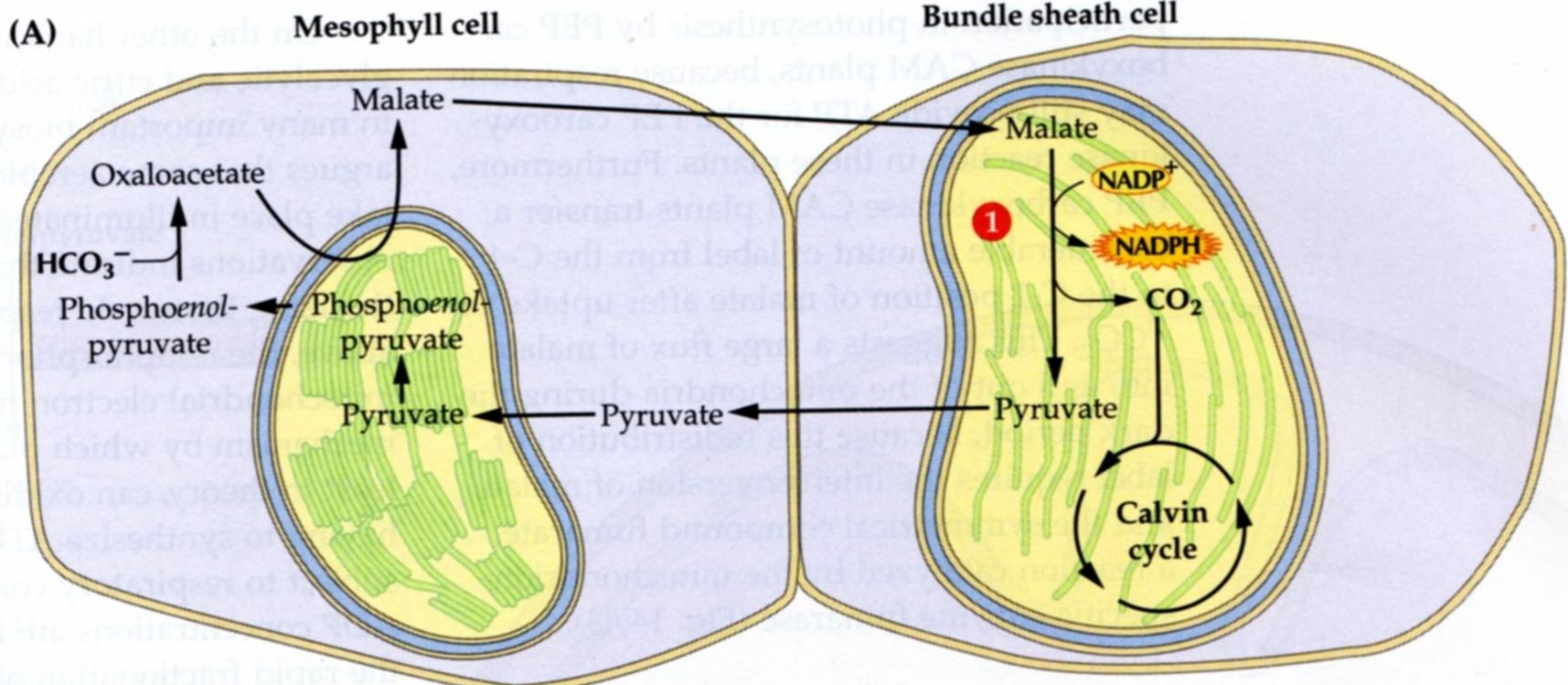


**Capim Colonião  
Panicum maximum - PEP-CK (citossol)**

### Enzyme key

- ① NADP<sup>+</sup>-malic enzyme
- ② NAD<sup>+</sup>-malic enzyme
- ③ PEP carboxy-kinase

Cana, Milho e Sorgo - EM-NADP  
(cloroplastos)

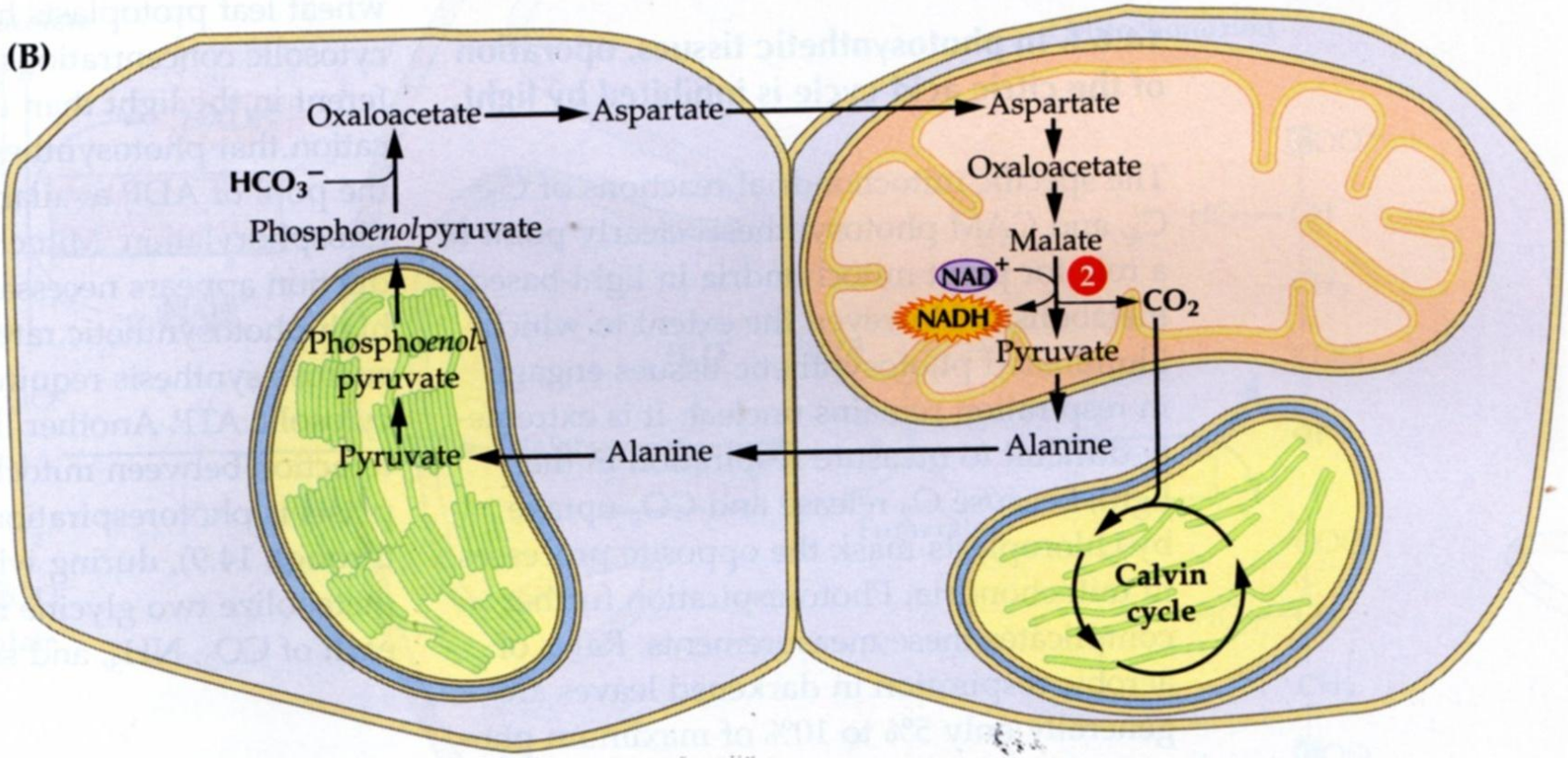


Enzyme key

- 1 NADP<sup>+</sup>-malic enzyme
- 2 NAD<sup>+</sup>-malic enzyme
- 3 PEP carboxy-kinase

Mileto, *Panicum sp.* - EM-NAD  
(mitochondrias)

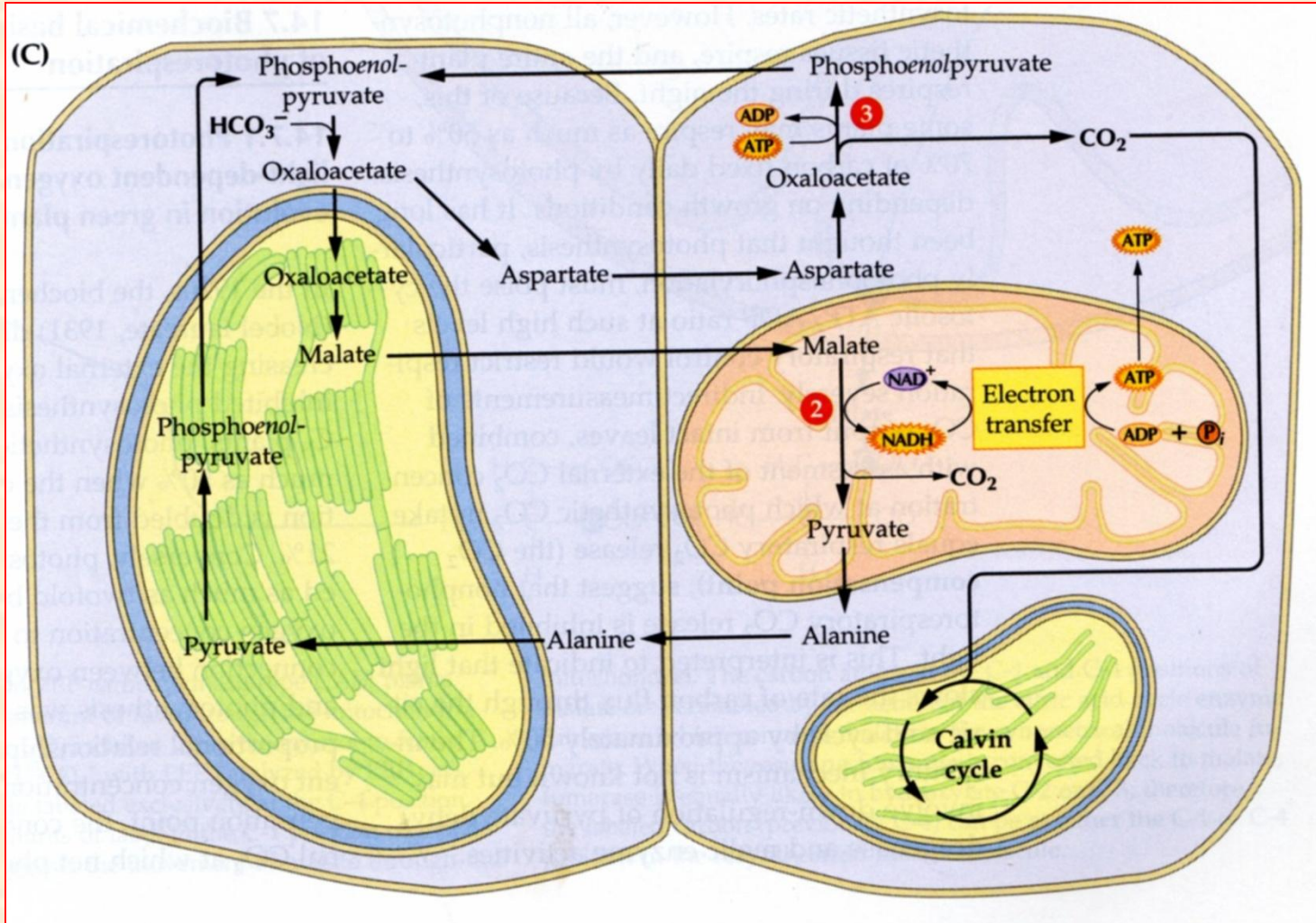
(B)



**Enzyme key**

- 1 NADP<sup>+</sup>-malic enzyme
- 2 NAD<sup>+</sup>-malic enzyme
- 3 PEP carboxy-kinase

*Capim Colonião*  
*Panicum maximum* - PEP-CK  
(citoplasma)







Cana de açúcar



Milho

*Amarantus albus*



*Gonphrena globosa*



*Portulaca oleraceae* L.





*Euphorbia phorbesii*

Robert W. Pearcy (1983) The light environment and growth of  $C_3$  and  $C_4$  tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia*, April, Volume 58, Issue 1, pp 19-25.

<b>Processo</b>	<b>Plantas C<sub>3</sub></b>	<b>Plantas C<sub>4</sub></b>
<b>1. Fotorrespiração:</b>	Presente: 25 a 30% do valor da FS	Presente: não mensurável pelos métodos de trocas gasosas
<b>2. Primeiro produto estável:</b>	Fosfoglicerato (3C)	Oxalacetato (4C)
<b>3. Ponto de Compensação de CO<sub>2</sub>:</b>	Alto: 50-150 ppm de CO <sub>2</sub>	Baixo: 0-10 ppm de CO <sub>2</sub>
<b>4. Anatomia foliar:</b>	Ausência de bainha vascular; quando presente não contém cloroplastos.	Diferenciação de células do mesofilo e bainha vascular contendo cloroplastos (existem exceções)
<b>5. Enzima primária de carboxilação:</b>	RUBISCO (K <sub>m</sub> ≈ 20 μM)	PEP-carboxilase (K <sub>m</sub> ≈ 5 μM)
<b>6. Efeitos do oxigênio (21%) sobre a fotossíntese:</b>	Inibição	Sem efeito
<b>7. Fotossíntese versus intensidade de luz:</b>	Satura em ≈ 1/3 da radiação solar máxima	Satura somente em radiação solar elevada
<b>8. Temperatura ótima para a fotossíntese:</b>	≈ 25°C	≈ 35°C
<b>9. Taxa de fotossíntese líquida em condições de saturação luminosa:</b>	15-35 mg CO <sub>2</sub> incorporado dm <sup>-2</sup> folha h <sup>-1</sup>	40-80 mg CO <sub>2</sub> incorporado dm <sup>-2</sup> folha h <sup>-1</sup>
<b>10. Consumo de água para produção de matéria seca:</b>	450-1000 g de H <sub>2</sub> O g <sup>-1</sup> de peso seco	250-350 g de H <sub>2</sub> O g <sup>-1</sup> de peso seco
<b>11. Conteúdo de nitrogênio na folha para atingir fotossíntese máxima:</b>	6,5-7,5% do peso seco	3,0-4,5% do peso seco
<b>12. Relação CO<sub>2</sub>:ATP:NADPH<sub>2</sub></b>	1:3:2	1:5:2

## Monocotiledôneas – C<sub>4</sub>:

### Cyperaceae:

- *Cyperus esculentus* L.
- *Cyperus rotundus* L. (Tiririca)

### Aristidoideae:

- *Aristida purpurea* Nutt.

### Eragrostoideae:

- *Chloris gayana* Kunth (Capim-rhodes)
- *Cynodon dactylum* (L.) Pers. (Grama Bermudas)
- *Eragrotis pilosa* (L.) Beauv.

### Panicoideae (Subfamília de gramínea = Poaceae):

- *Andropogon scoparius* Michx.
- *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.
- *Panicum antidotale* Retz.
- *Panicum capillare* L.
- *Paspalum notatum* Flügge
- *Pennisetum purpureum* Schum. (Capim-gordura)
- *Saccharum officinarum* L. (Cana-de-açúcar)
- *Setaria italica* (L.) Beauv.
- *Sorghum bicolor* (L.) Moench. (Sorgo)
- *Zea Mays* L. (Milho)

## Monocotiledônea - C<sub>3</sub>:

### Cyperaceae:

- *Cyperus alternifolium gracillis* L.

### Graminae:

- *Andropogon repens* (L.) Beauv.
- *Agrotis alba* L.
- *Avena sativa* L. (Aveia)
- *Hordeum vulgare* L. (Cevada)
- *Oryza sativa* L. (Arroz)
- *Panicum commutatum* Schult.
- *Poa pratensis* L. (grama azul)
- *Triticum aestivum* L. (Trigo)

## Eudicotiledônea – C<sub>4</sub>:

### Amaranthaceae:

- *Amaranthus albus* L.
- *Atriplex rosea* L.
- *Gomphrena globosa* L.

### Euphorbiaceae:

- *Euphorbia maculata* L.
- *Euphorbia phorbesii* L.

### Portulacaceae:

- *Portulaca oleraceae* L.

## Eudicotiledôneaes - C<sub>3</sub>:

### Chenopodiaceae:

- *Atriplex hastata* L.
- *Beta vulgaris* L. (Beterraba)
- *Chenopodium album* L.
- *Spinacea oleraceae* L. (Espinafre)

### Cruciferae:

- *Brassica nigra* (L.) Koch. (Mostarda)

### Compositae:

- *Helianthus annus* L. (Girassol)
- *Lactuca sativa* L. (Alface)
- *Xanthium strumarium* L.

### Leguminosae:

- *Arachis hypogea* L. (Amendoim)
- *Glycine max* (L.) Merrill (Soja)
- *Phaseolus vulgaris* L. (Feijão)

### Malvaceae:

- *Gossypium hirsutum* L. (Algodão)

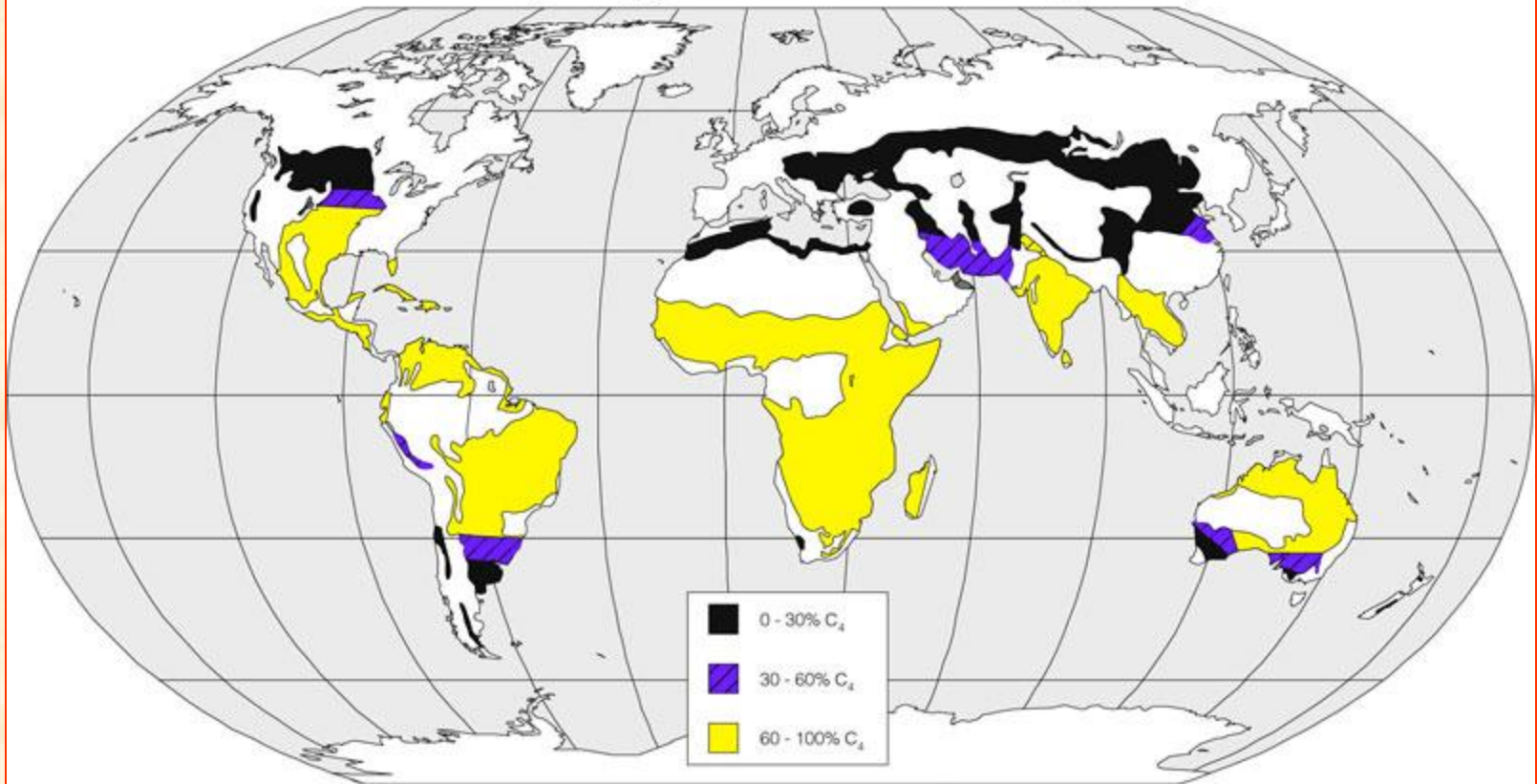
### Solanaceae:

- *Datura stramonium* L.

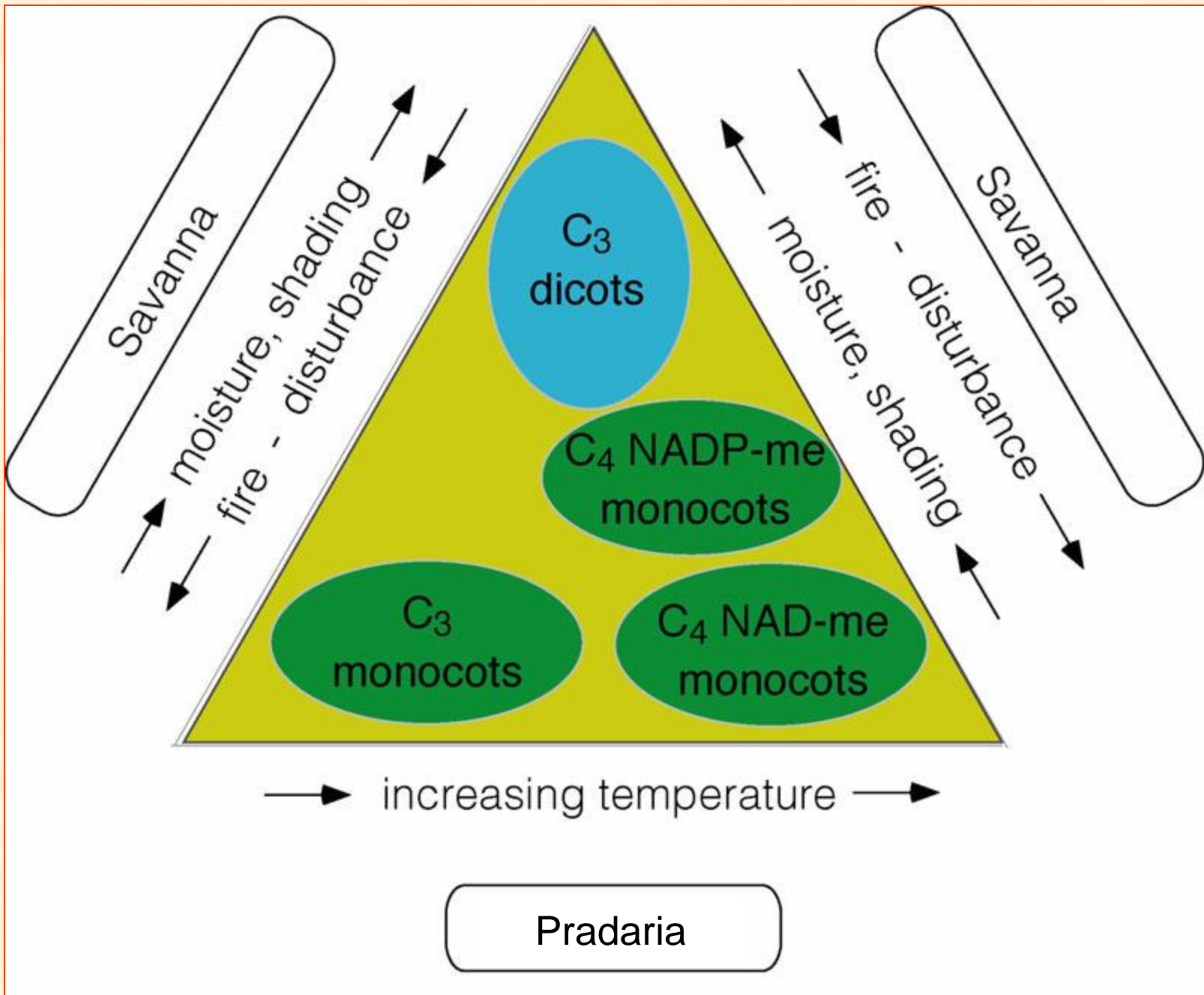
### Umbelliferae:

- *Daucus carota* L. (Cenoura)

Distributions of  $C_3$  and  $C_4$  grasses in the savanna and steppe ecosystems



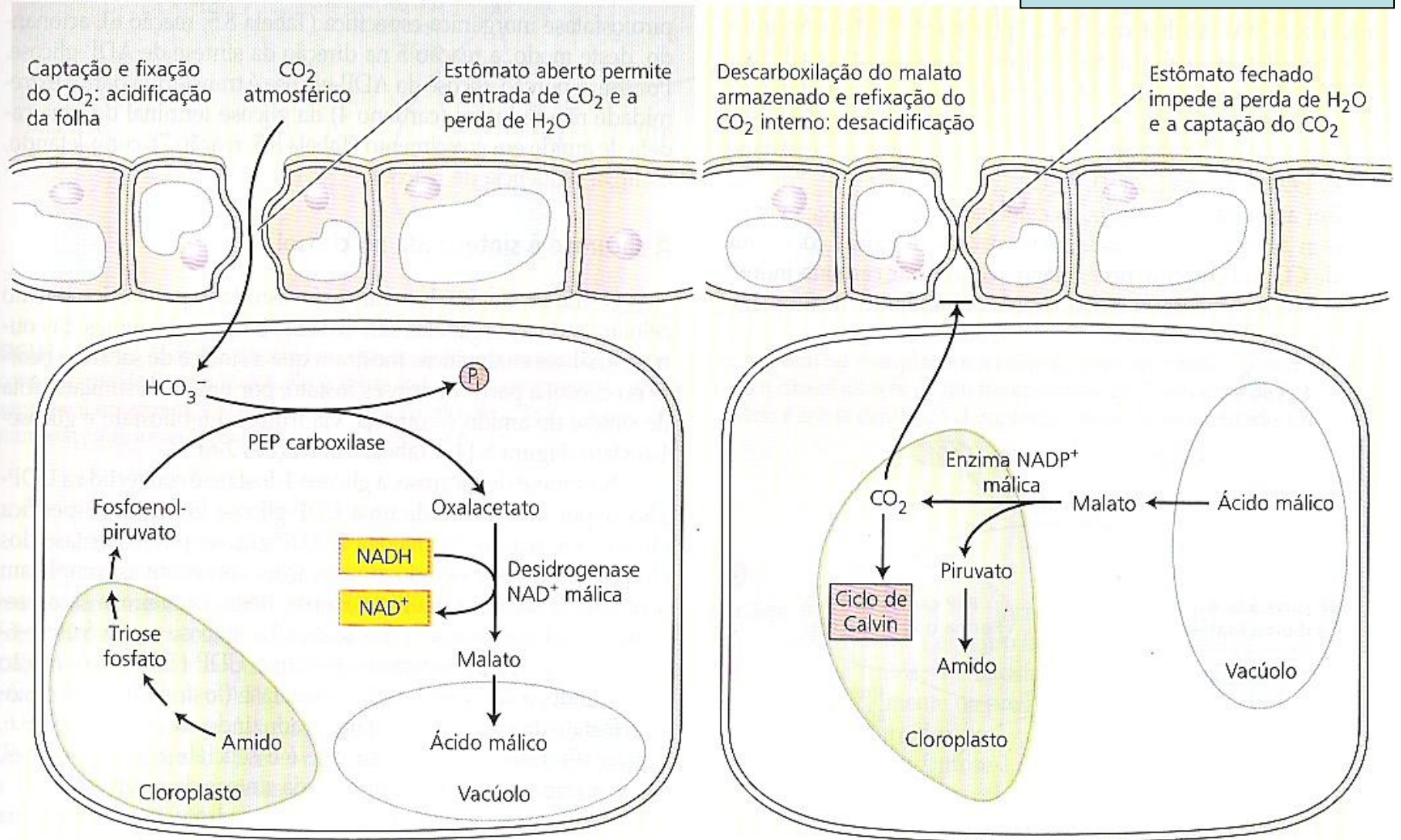




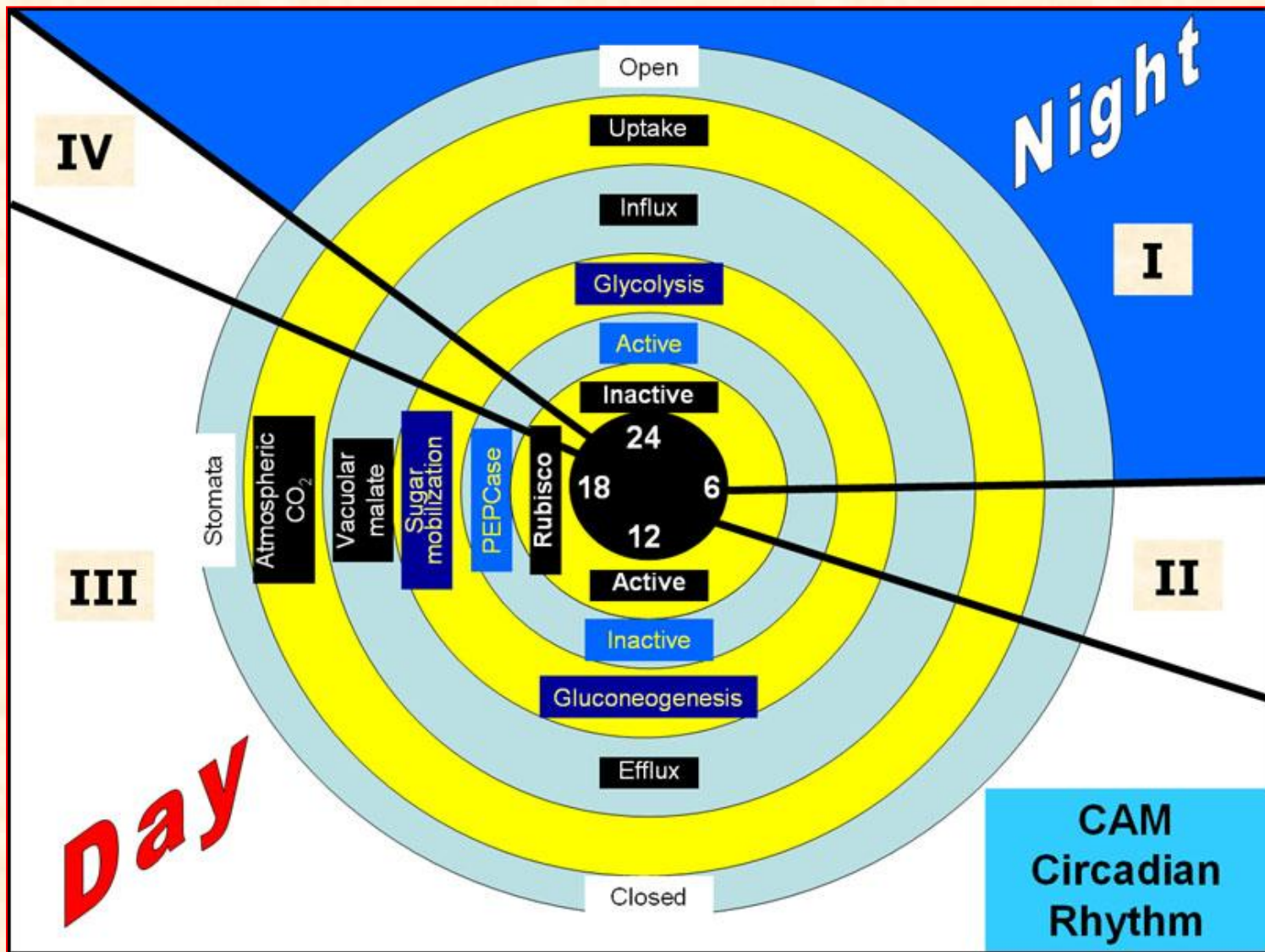
# Metabolismo CAM

Escuro: estômatos abertos

Luz: estômatos fechados



**FIGURA 8.12** Metabolismo ácido das crassuláceas (CAM). Separação temporal da captação do  $\text{CO}_2$  e das reações fotossintéticas: a captação e a fixação do  $\text{CO}_2$  ocorrem à noite, enquanto a descarboxilação e refixação do  $\text{CO}_2$  liberado internamente realizam-se durante o dia. A vantagem adaptativa das CAM é a redução da perda de água pela transpiração, conseguida pela abertura dos estômatos durante a noite.



**Fase I** - Compreende a captação noturna do CO<sub>2</sub> atmosférico PEPCase-dirigida e o acúmulo de ácido málico. **Fase II** - é a fase de transição em que um fluxo acelerado de absorção de CO<sub>2</sub> tem lugar devido tanto à fixação de CO<sub>2</sub> mediada pela PEPCase quanto pela Rubisco. Durante a **Fase III** diurna, a absorção de CO<sub>2</sub> atmosférico é reduzida e a descarboxilação do ácido málico vacuolar gera uma concentração de CO<sub>2</sub> estromal necessária para a fixação de CO<sub>2</sub> via Rubisco e mediada pelo Ciclo de Calvin–Benson. **Fase IV** - pode incluir a absorção de CO<sub>2</sub>, fixado diretamente pela Rubisco.

# Crassulaceae



Plantas  
Suculentas





MR  
© TopTropicals.com

SENDERXTREM

SENDERXTREM



dreamstime.com

Cactus saguaro - USA



Cactus Saguario - USA







Mandacaru, Nordeste - BR



www.spagnollo.org.br

Foto: Dhiancarlos

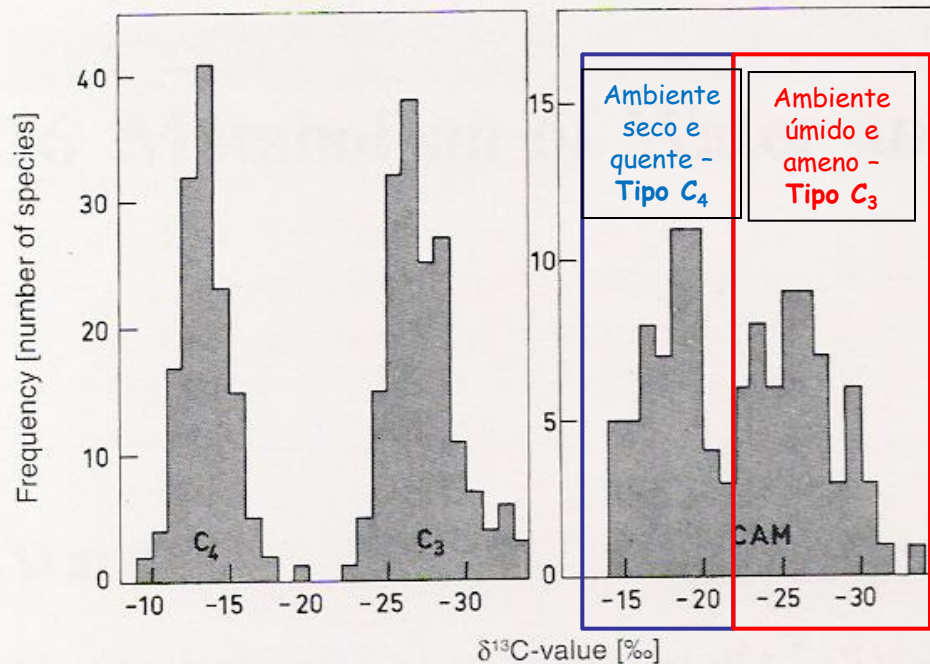


Palma Forrageira



Foto Gentilmente cedida por Marco Bomfim





**Fig. 15.12.**  $\delta^{13}\text{C}$  values in  $\text{C}_4$ ,  $\text{C}_3$  and CAM plants. The  $^{13}\text{C}$  content of ashed whole plants of the species identified by other characteristics (see Table 15.1) as belonging unequivocally to one of the three photosynthetic types was determined by mass spectrometry. Frequency curves (distribution functions) show that despite some deviation around the average values, it is possible to assign  $\text{C}_4$  and  $\text{C}_3$  plants on the basis of their respective  $\delta^{13}\text{C}$  values to separate populations. In contrast to this, CAM plants are much more heterogeneous, suggesting that they split into two subpopulations. The analysed CAM plants were grown at very different sites; therefore, this result agrees with the facultative use of the  $\text{C}_4$  pathway of  $\text{CO}_2$  fixation in this group of plants. (After Osmond and Ziegler 1975)

## Discriminação Isotópica $^{12}\text{C}$ e $^{13}\text{C}$ pelas enzimas de carboxilação

**RUBISCO** discrimina mais o  $^{12}\text{C}$  do  $^{13}\text{C}$  do que a **PEPcase** (quanto mais negativo, maior a discriminação)

**FS tipo  $\text{C}_4$ :** fixação noturna do  $\text{CO}_2$ ; estômatos fechados durante o dia.

**FS tipo  $\text{C}_3$ :** fixação diurna do  $\text{CO}_2$ ; estômatos abertos durante o dia.