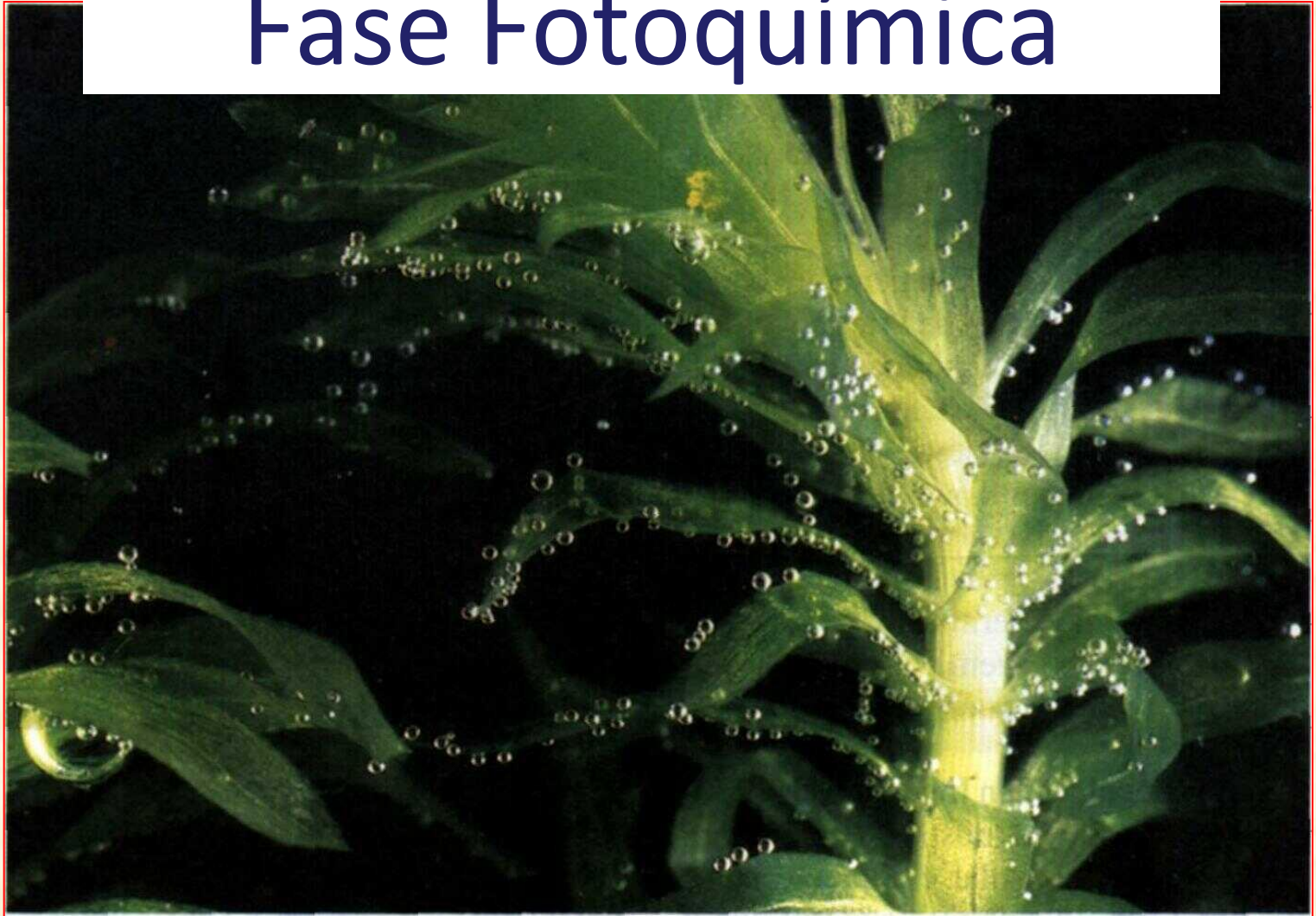
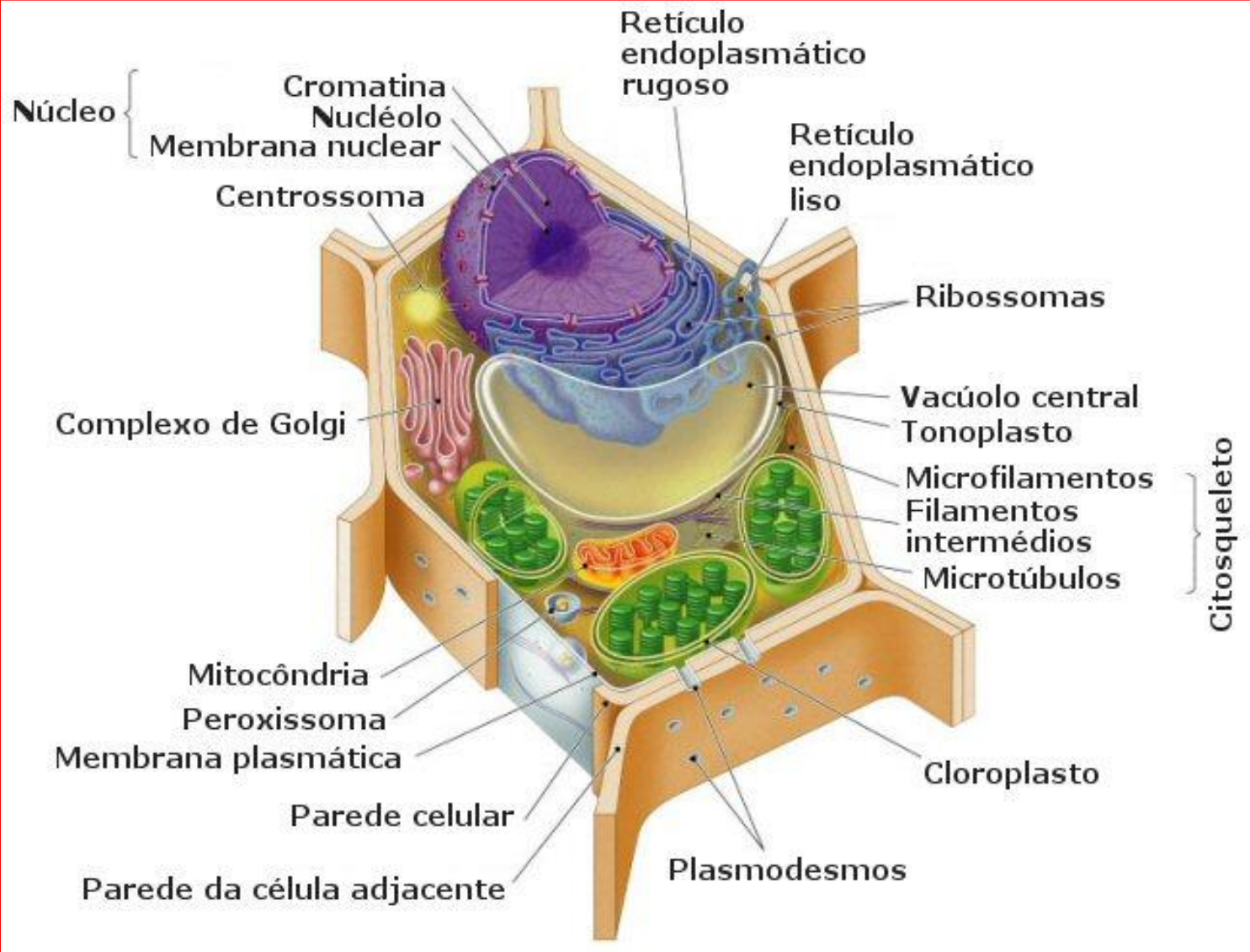


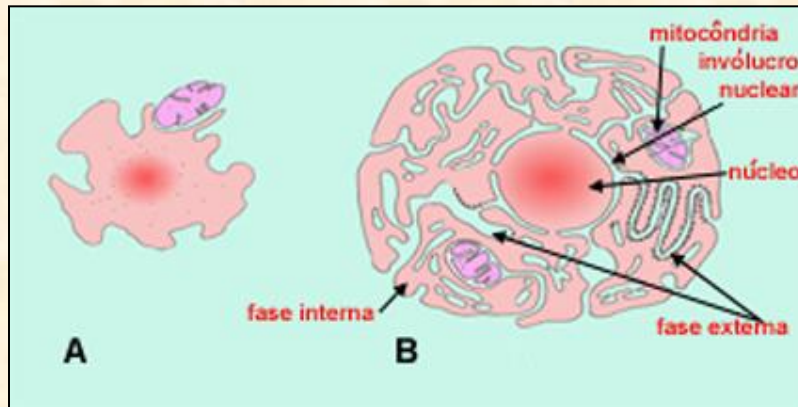
FOTOSSÍNTESE

Fase Fotoquímica





“Teoria Endossimbiótica da Origem das Mitocôndrias e Cloroplastos”

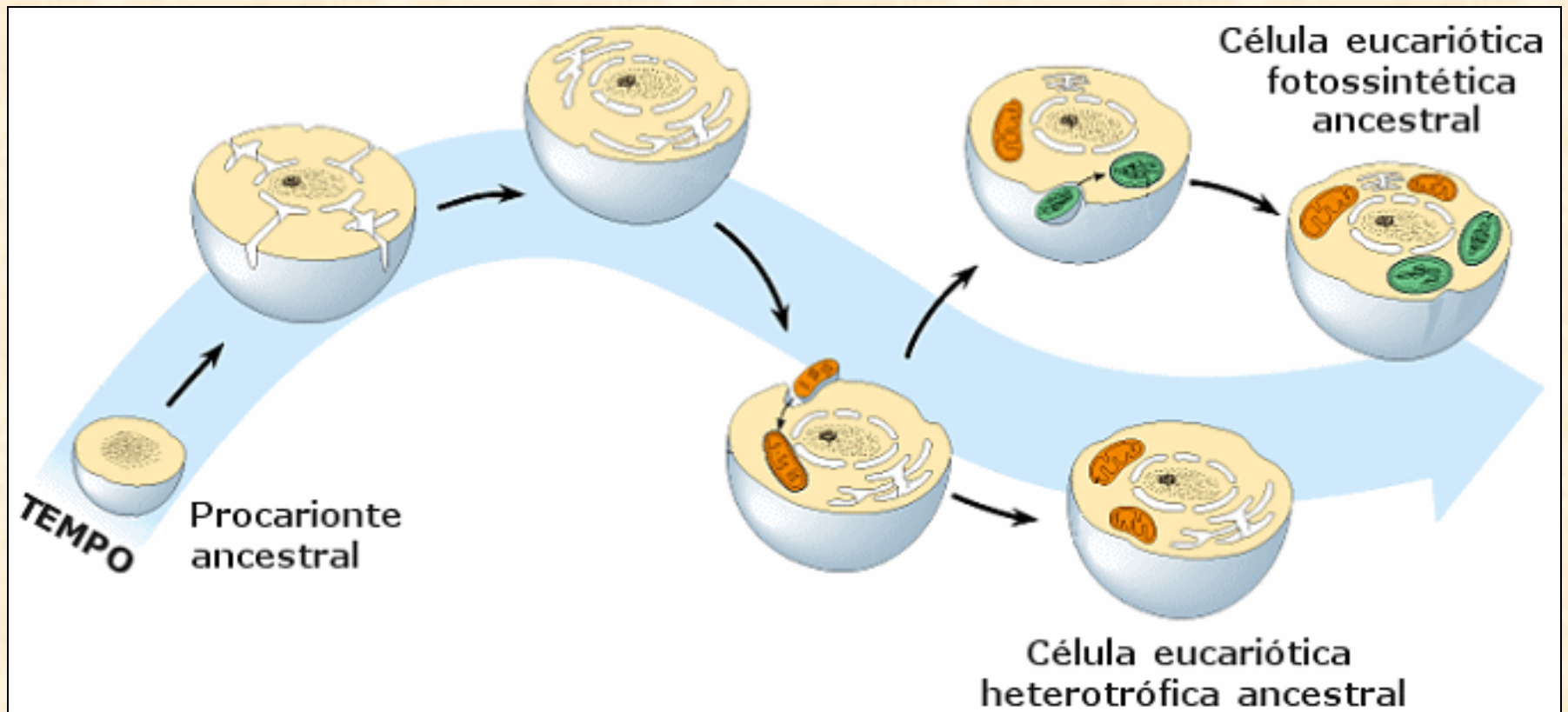


Observação: A teoria endossimbiótica – mitocôndrias eram bactérias

Inúmeras evidências apontam para o fato de que mitocôndrias podem ter sido bactérias primitivas que foram fagocitadas por células maiores e seletivamente não digeridas, passando a viver em harmonia com estas. As evidências disso são:

- ⇒ Autonomia reprodutiva;
- ⇒ Presença de DNA circular;
- ⇒ Presença de ribossomos 70S semelhantes aos das bactérias;
- ⇒ Semelhança das cristas mitocondriais com os mesossomos bacterianos (dobras da membrana, ricas em enzimas respiratórias);
- ⇒ Antibióticos que inibem a síntese protéica em bactérias, como o cloranfenicol, também inibem a síntese de proteínas das mitocôndrias, mas não de outras partes do corpo.

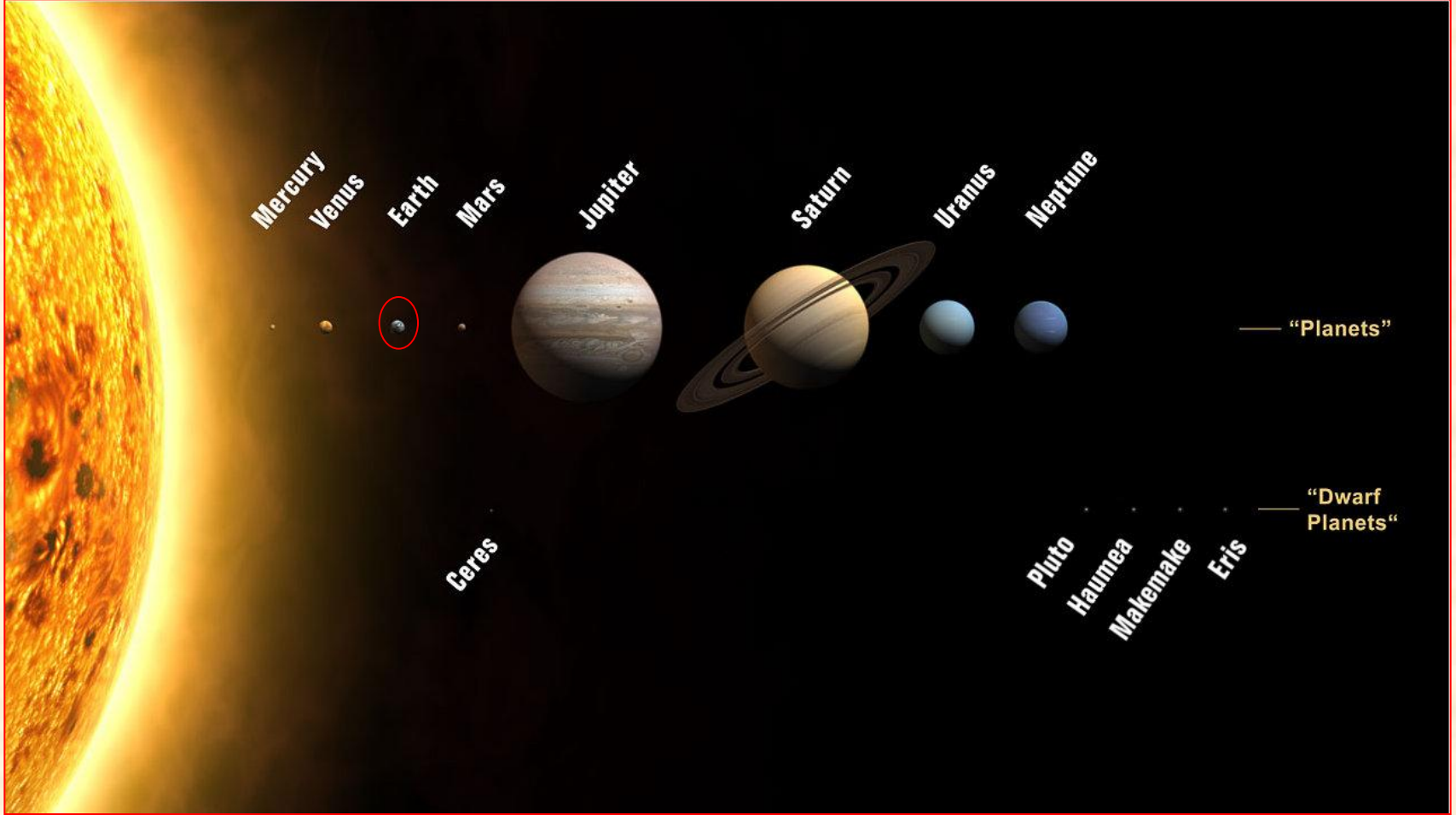
Origem dos Cloroplastos



Procarioto

**Eucarioto
anaeróbico**

**Eucarioto
aeróbico**



Luz

- Newton: Feixes de partículas
- Maxwell: ondas eletromagnéticas
- Einstein: efeito fotoelétrico

- Luz \Rightarrow movimentos ondulatórios na forma de pacotes de energia (fótons)

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 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

Lei de Planck:

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

E = energia

h = Constante de Planck

ν = frequência

Como $\nu = c/\lambda$, então:

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

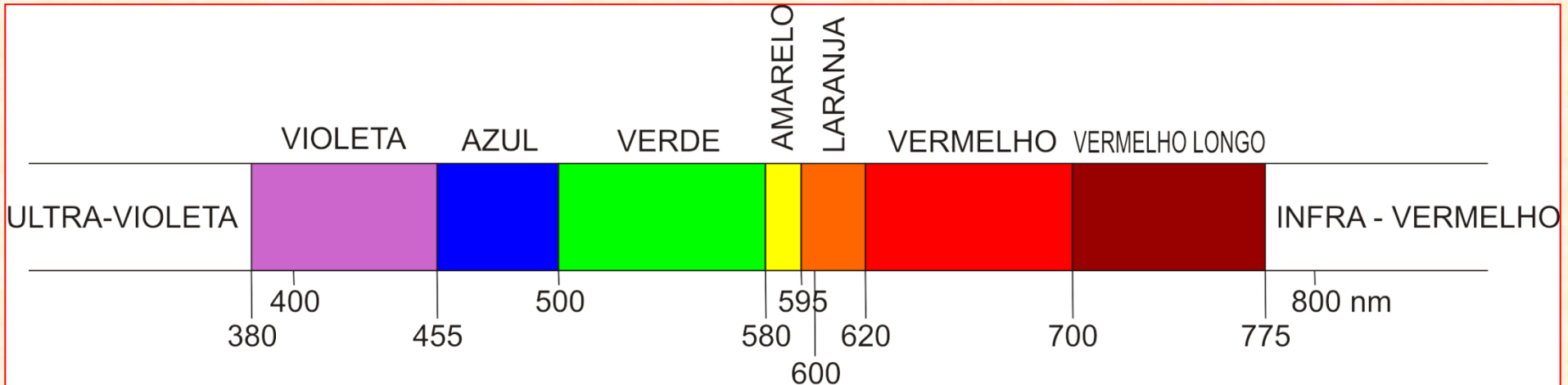
c = velocidade da luz (~ 300.000 km/s ou 299.792.458 m/s)

λ = Comprimento de onda em nm (10^{-9} m)

A energia de um fóton é inversamente proporcional ao comprimento de onda!

Espectro da radiação luminosa

(UV próximo – Visível - Infra-vermelho)



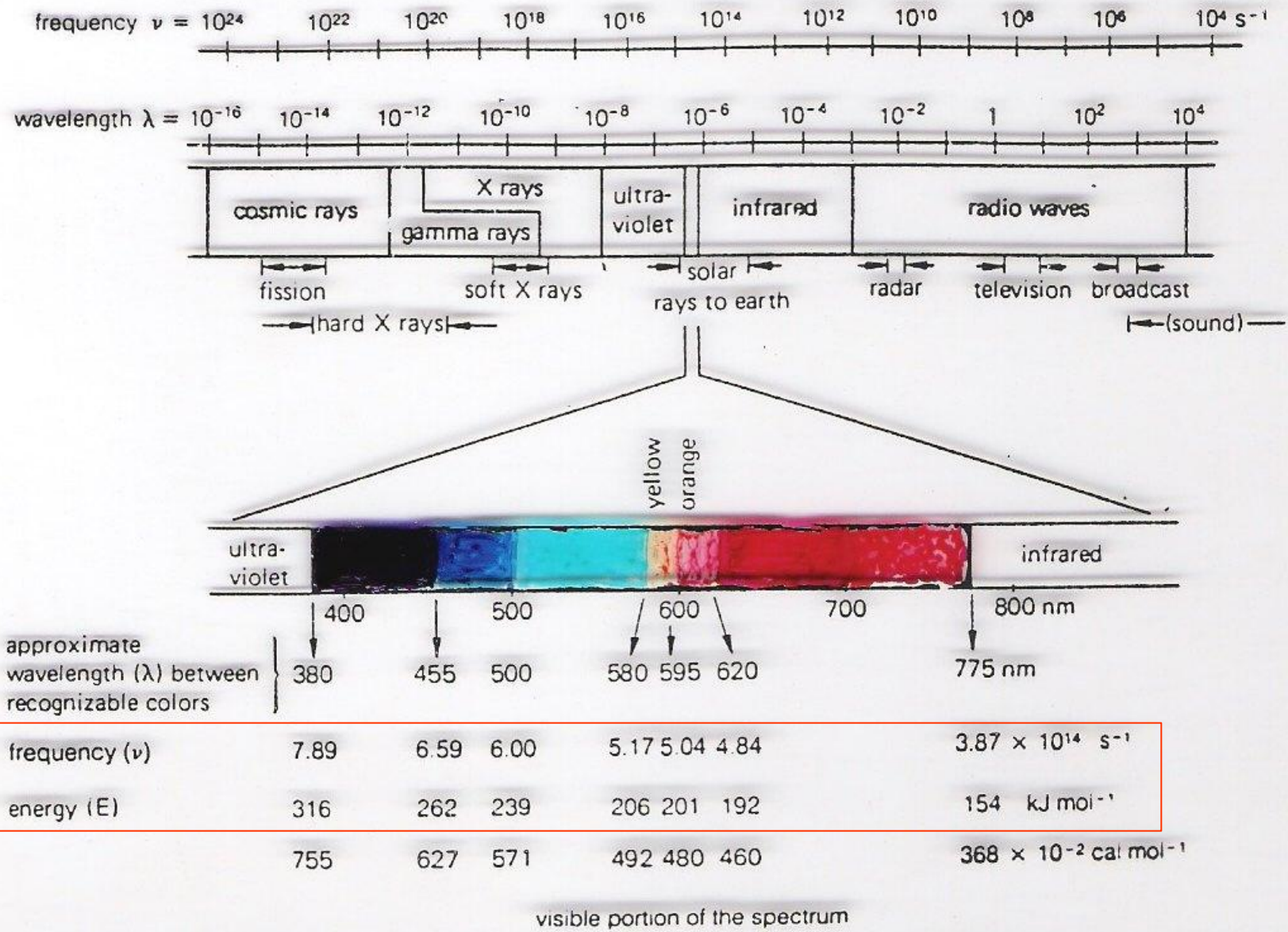


Figure B-2 The electromagnetic spectrum, using both frequency (ν) and wavelength (λ) in m. Most of the spectrum is shown, and the visible portion is expanded to depict the region that appears to the human eye to have various colors.

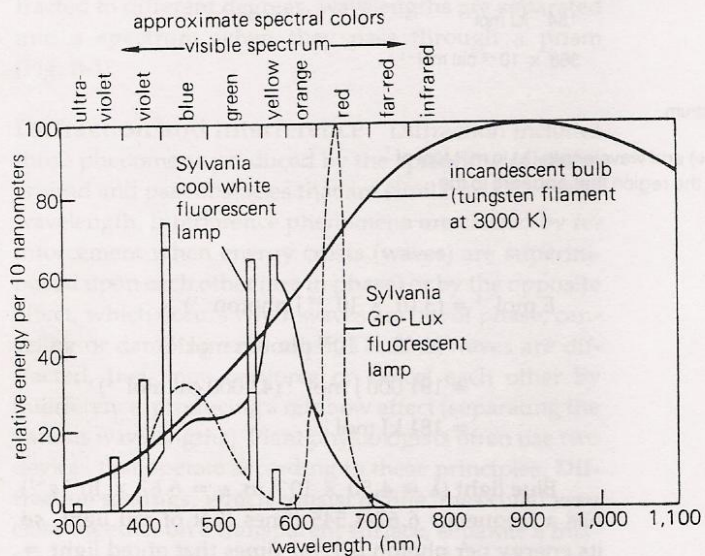
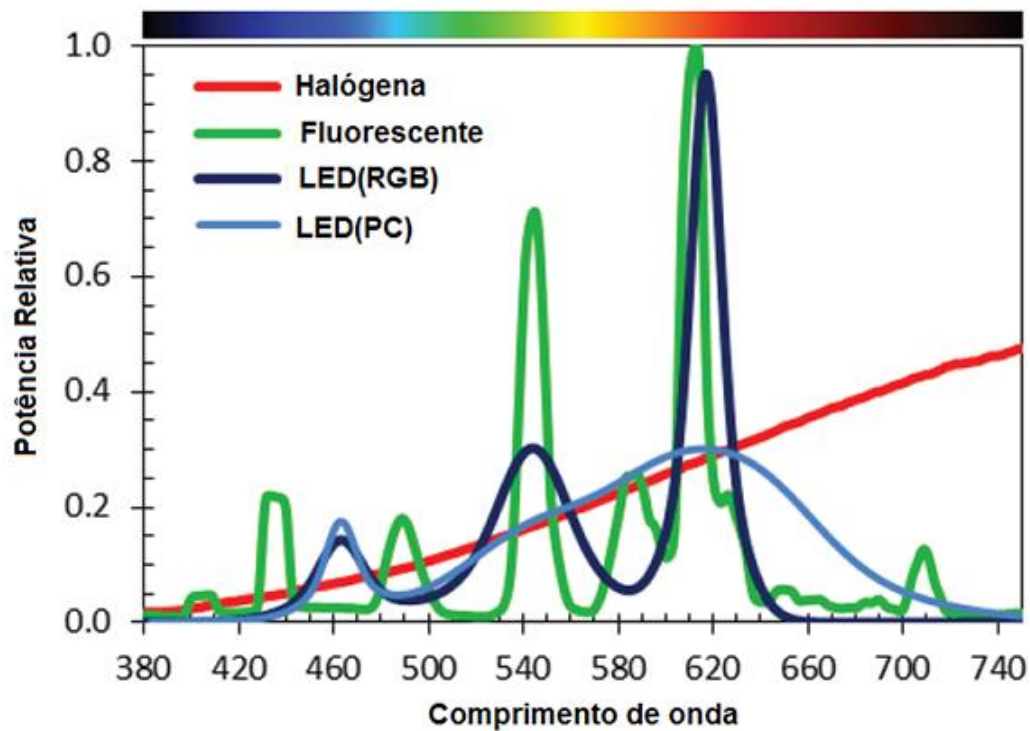
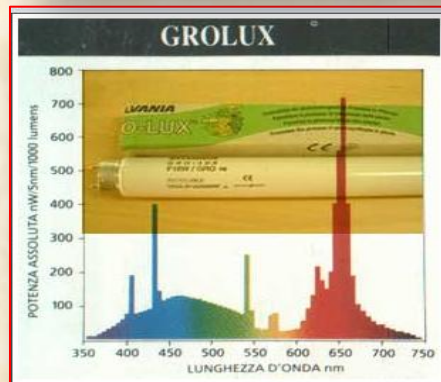
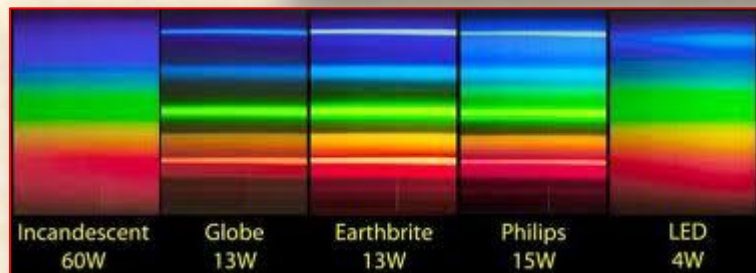
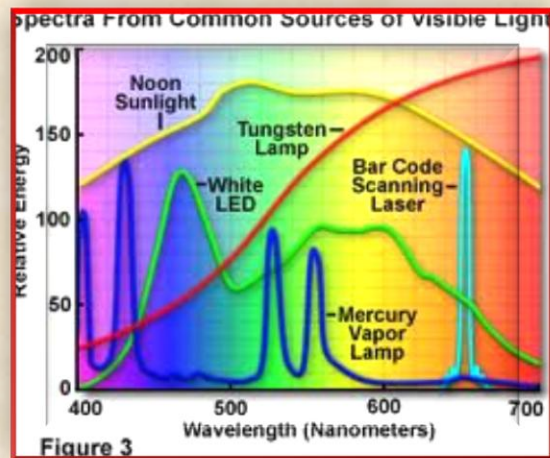
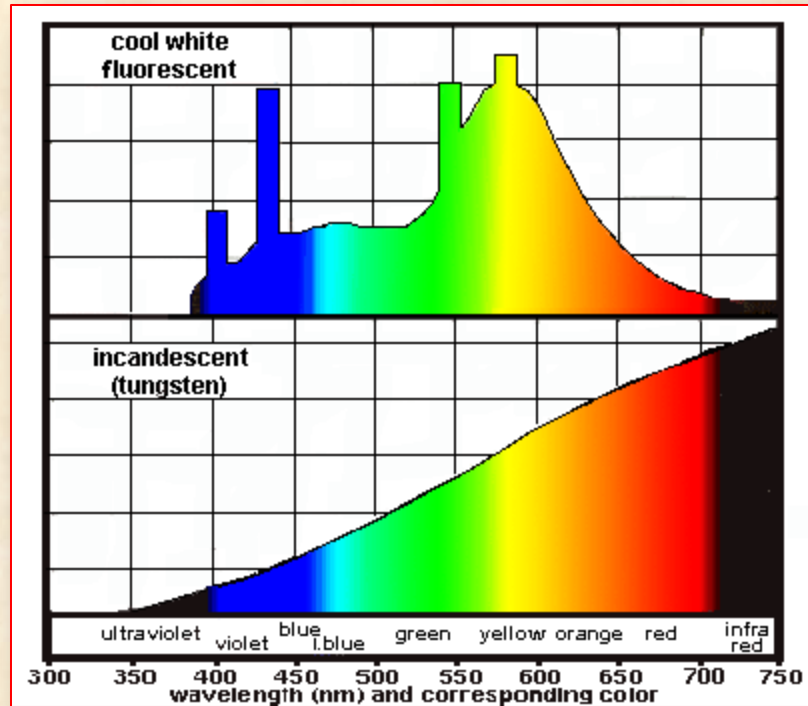
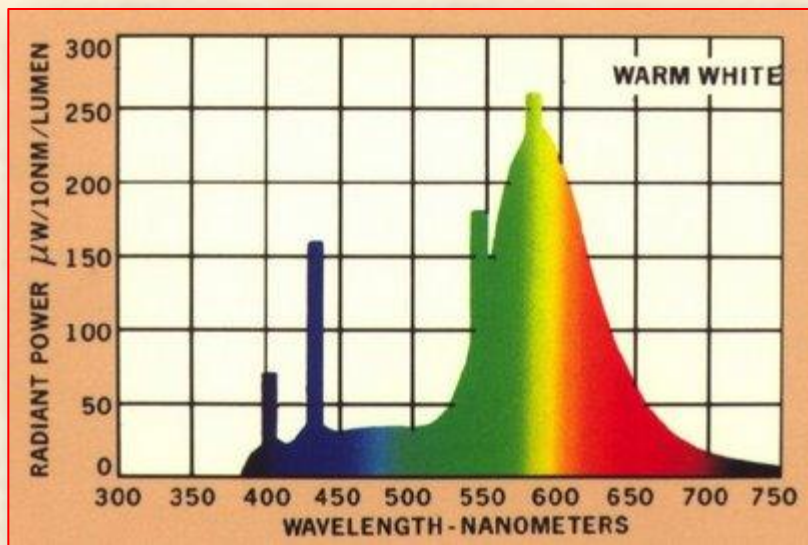


Figure B-3 Emission spectra for several light sources. Note incandescent lamp peak at about $1.0 \mu\text{m}$, mercury emission lines in fluorescent lamp spectra, infrared peaks (0.85 to $1.05 \mu\text{m}$) from the xenon lamp, and solar peak in the middle portion of the visible spectrum (between the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





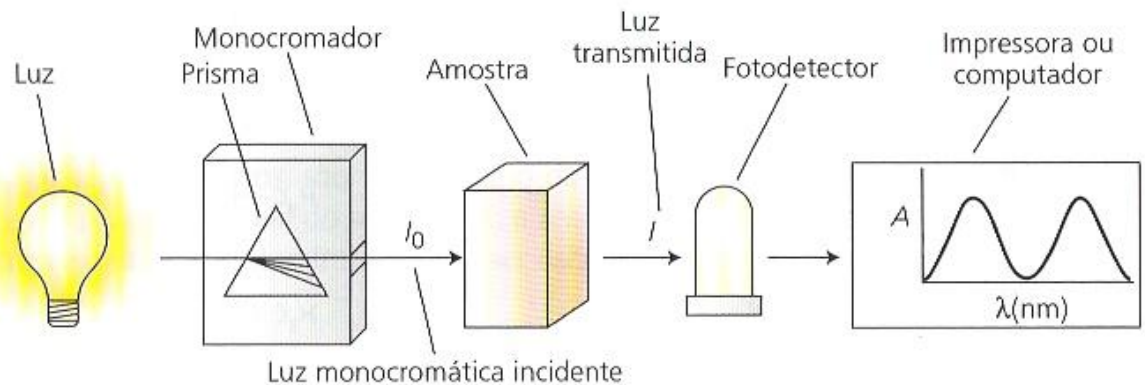
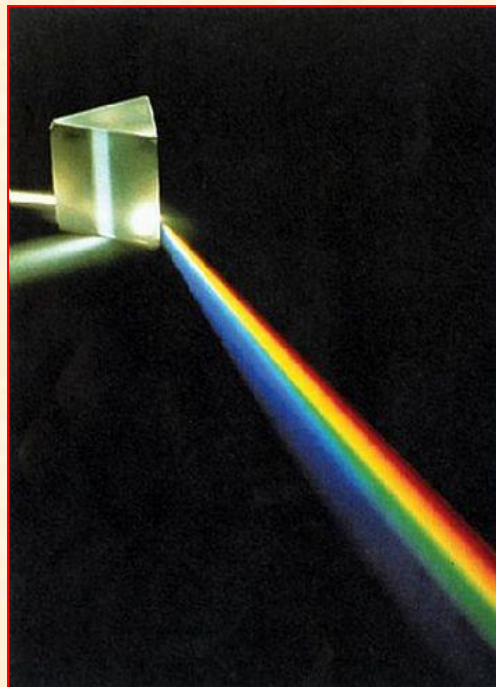
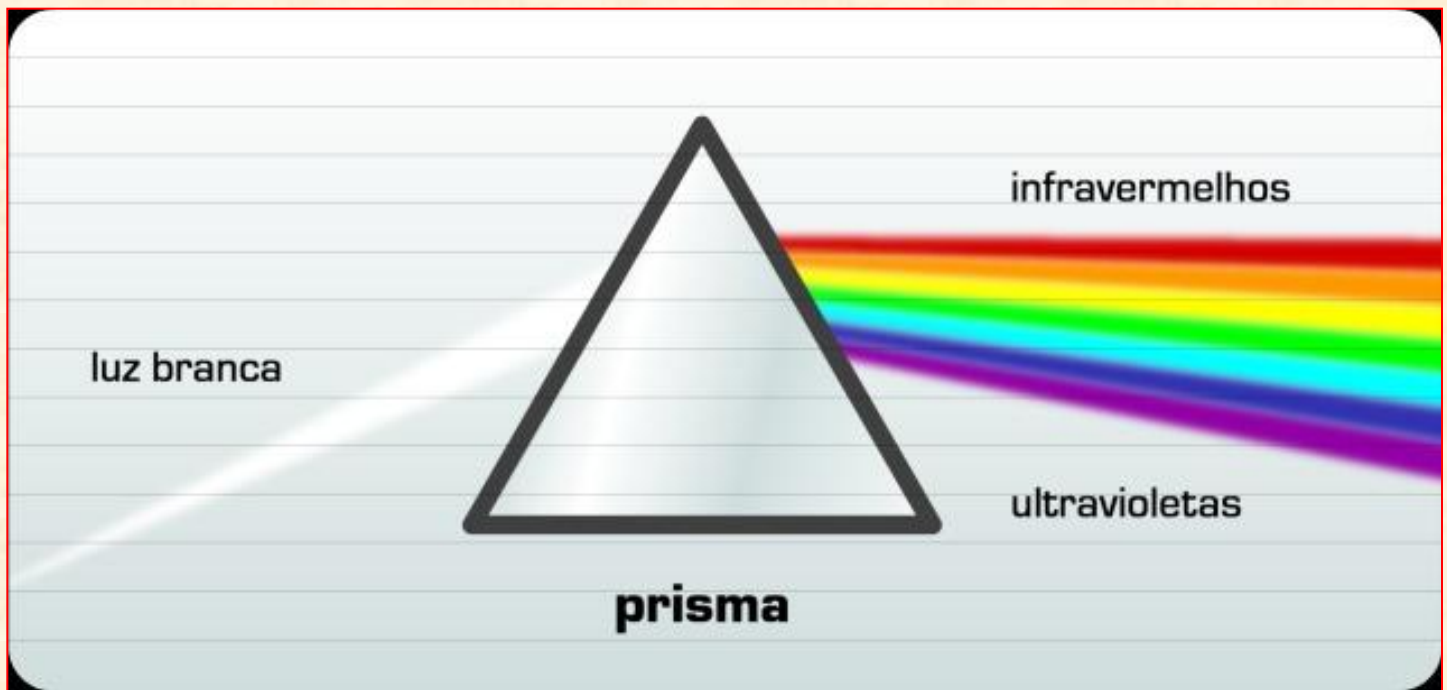


FIGURA 7.4 Diagrama esquemático de um espectrofotômetro. O instrumento consiste de uma fonte luminosa, um monocromador que contém o seletor de comprimentos de onda tipo prisma, um receptáculo para amostras, um fotodetector e uma impressora ou computador. O comprimento da onda emitido pelo monocromador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



Vermelho

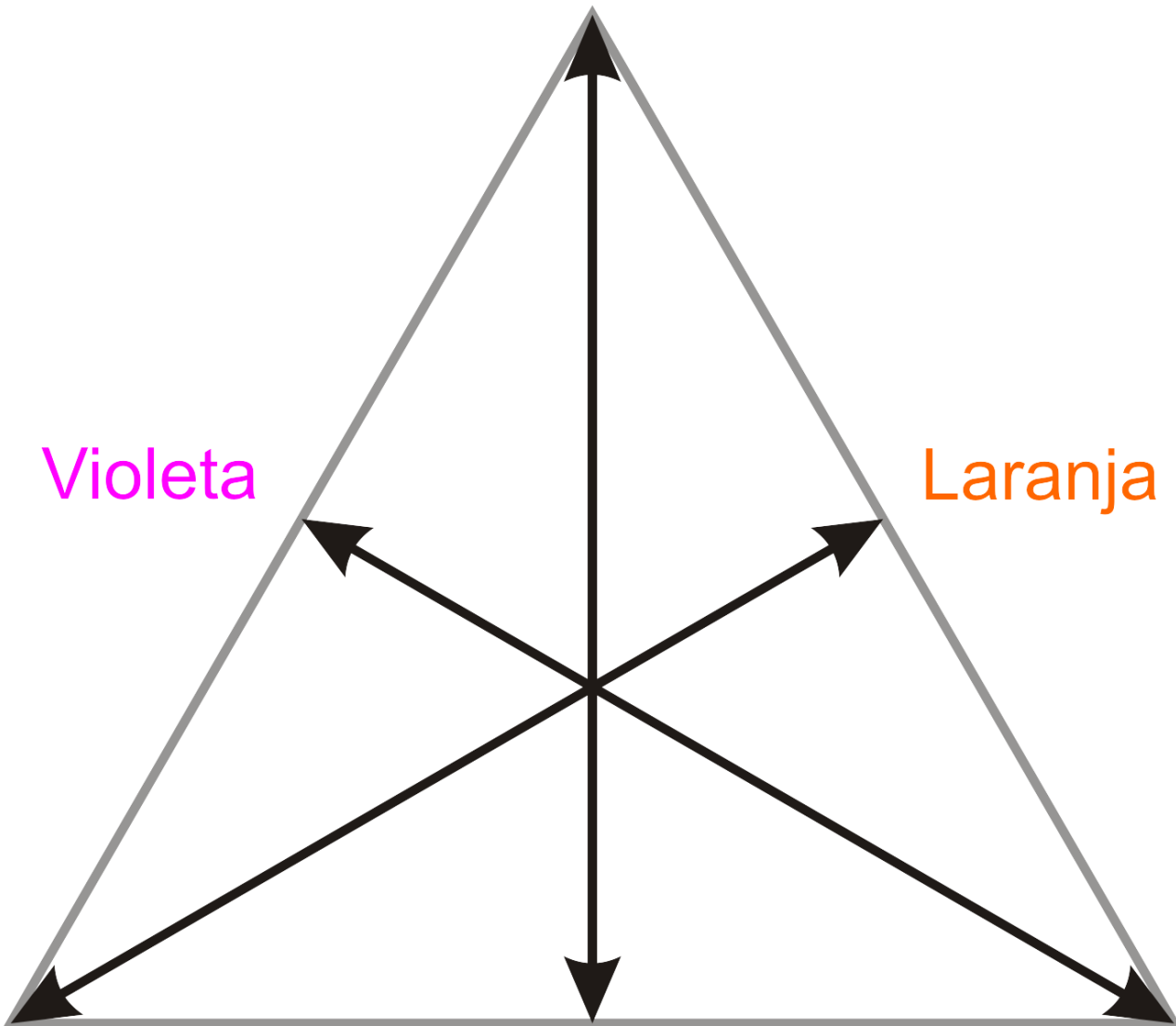
Violeta

Laranja

Azul

Amarelo

Verde



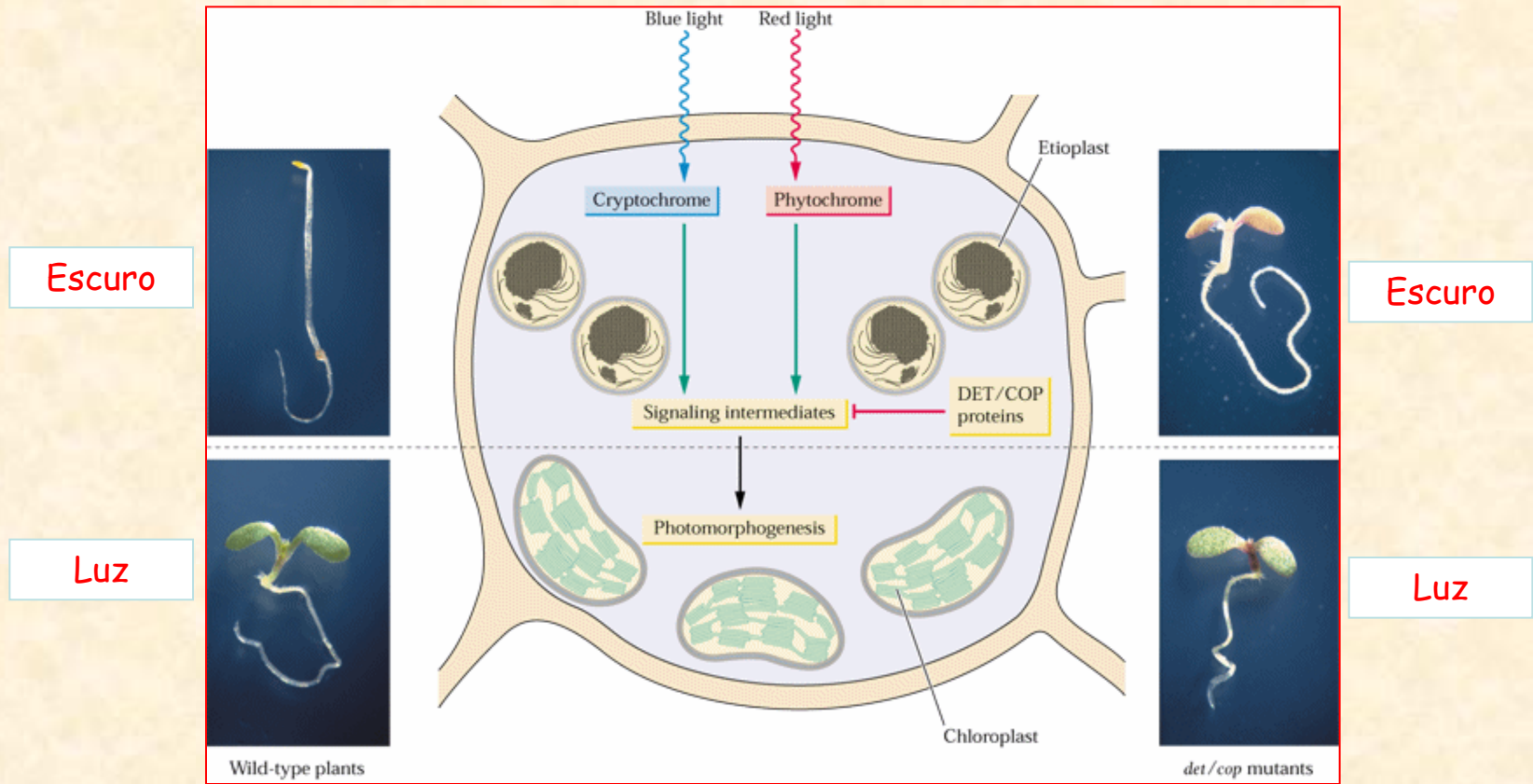


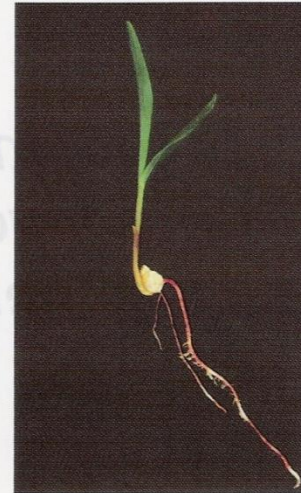
Figure 18.4

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

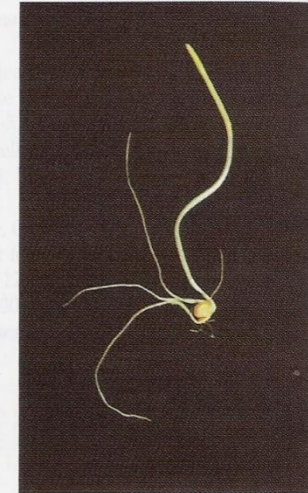
FIGURA 17.1 Plântulas de milho (*Zea mays*) (A e B) e feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*) (C e D) cultivadas à luz (A e C) ou no escuro (B e D). Os sintomas de estiolamento no milho, um monocotiledônea, incluem a ausência de esverdeamento, redução no tamanho das folhas, falha no desenrolamento das folhas e alongamento do coleótilo 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”).

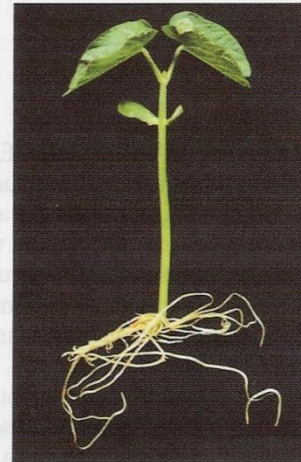
(A) Milho cultivado à luz



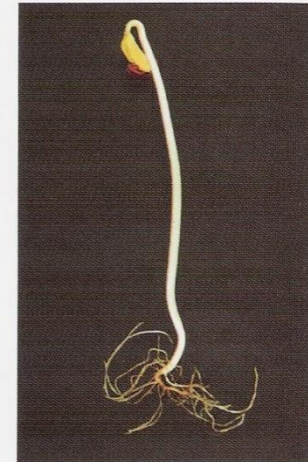
(B) Milho cultivado no escuro



(C) Feijoeiro cultivado à luz



(D) Feijoeiro cultivado no escuro



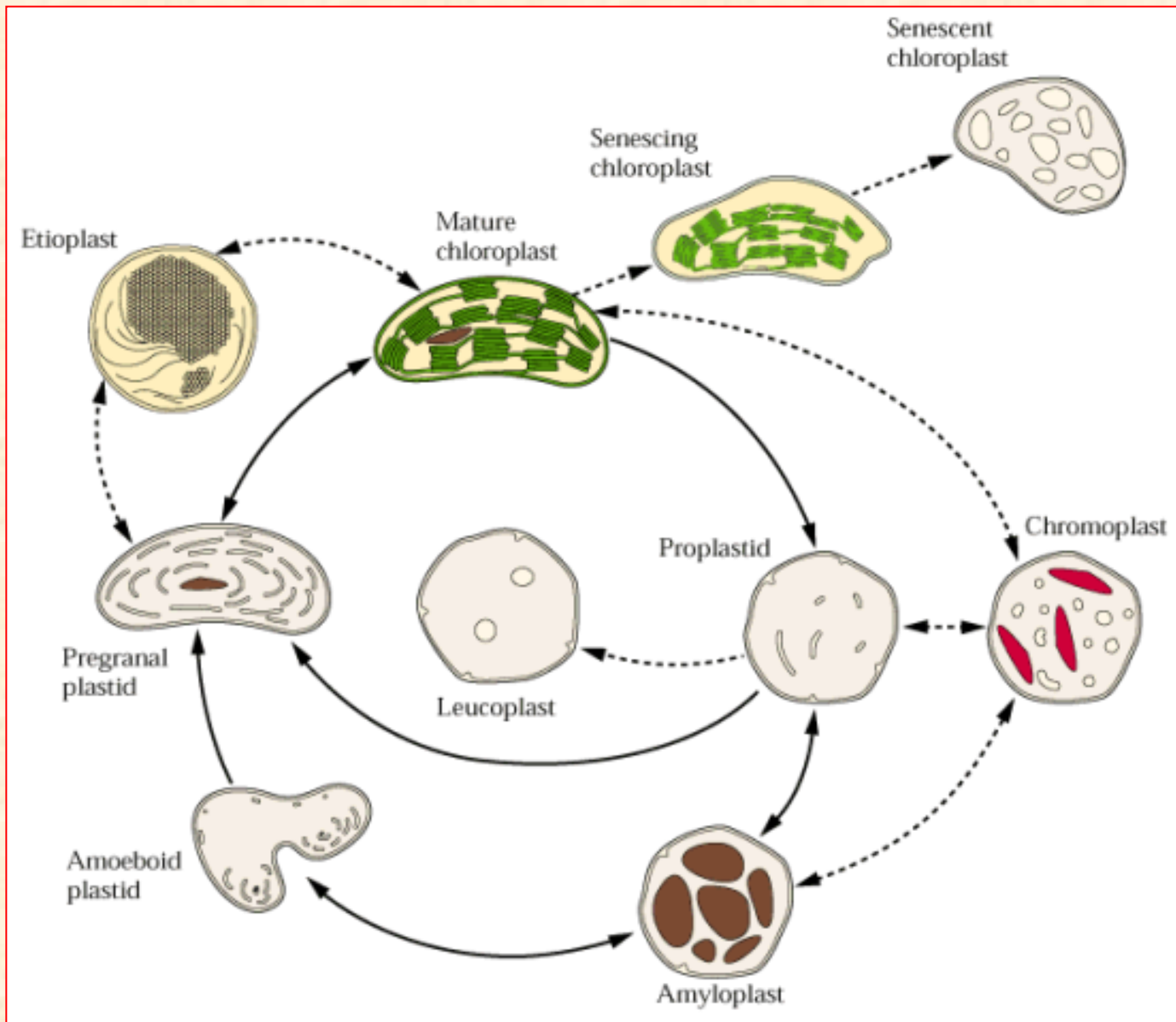


Figure 1.44

Diagram illustrating the plastid developmental cycle and the interconversion of various plastid types.

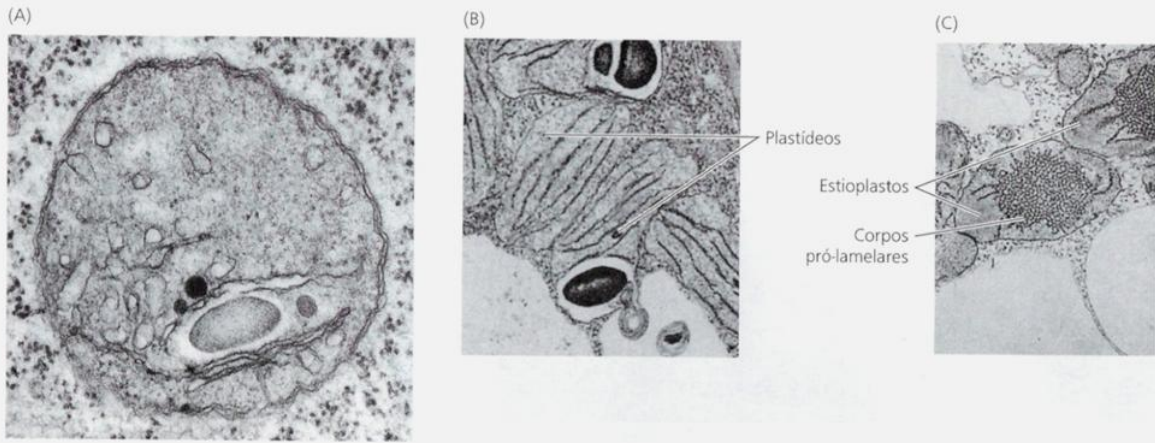
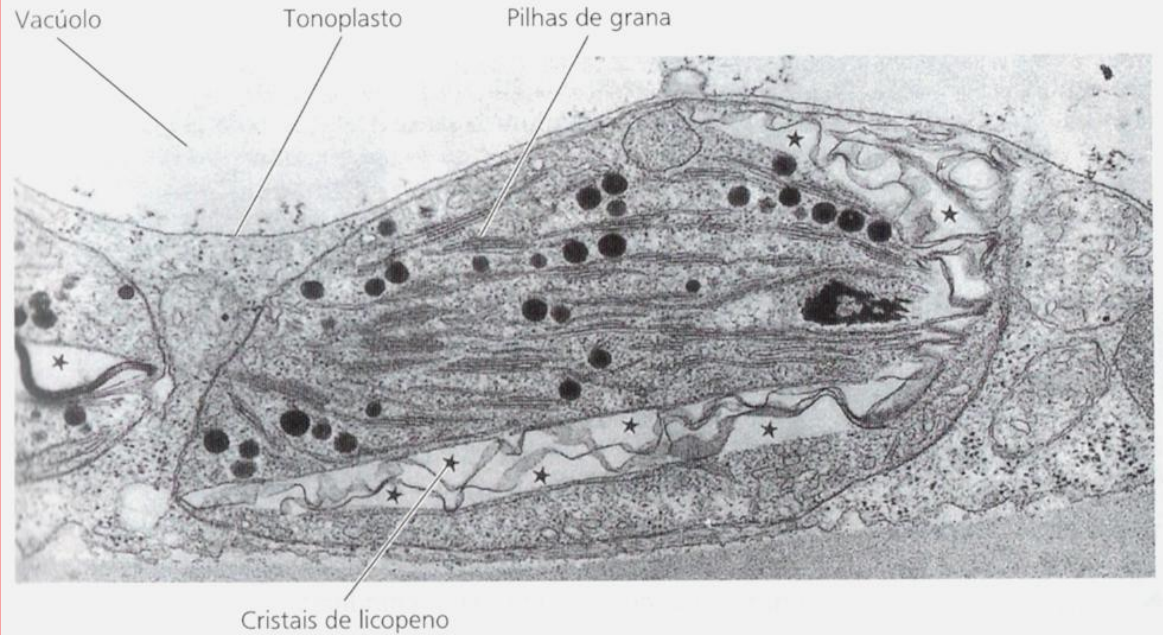
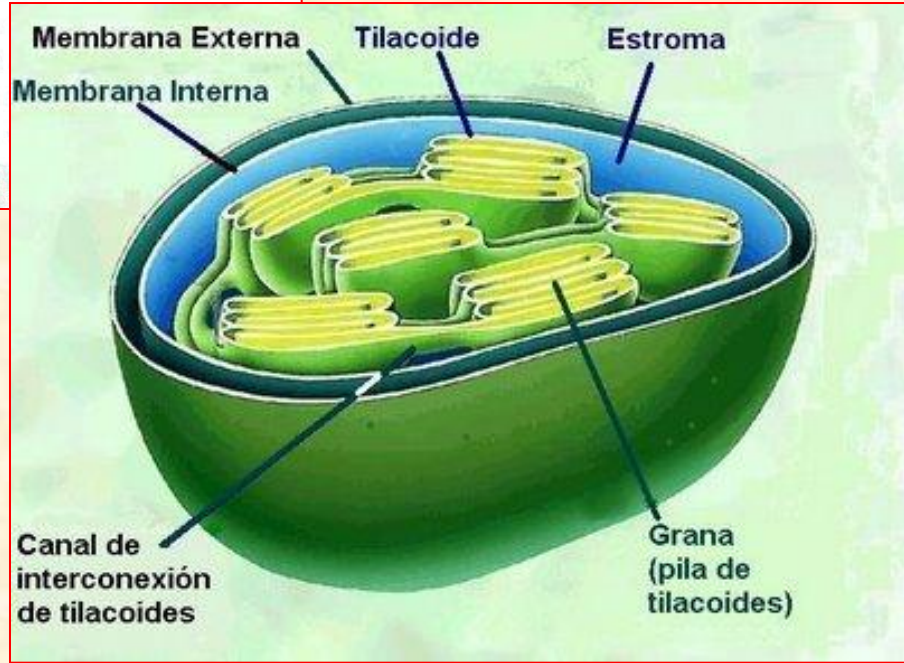
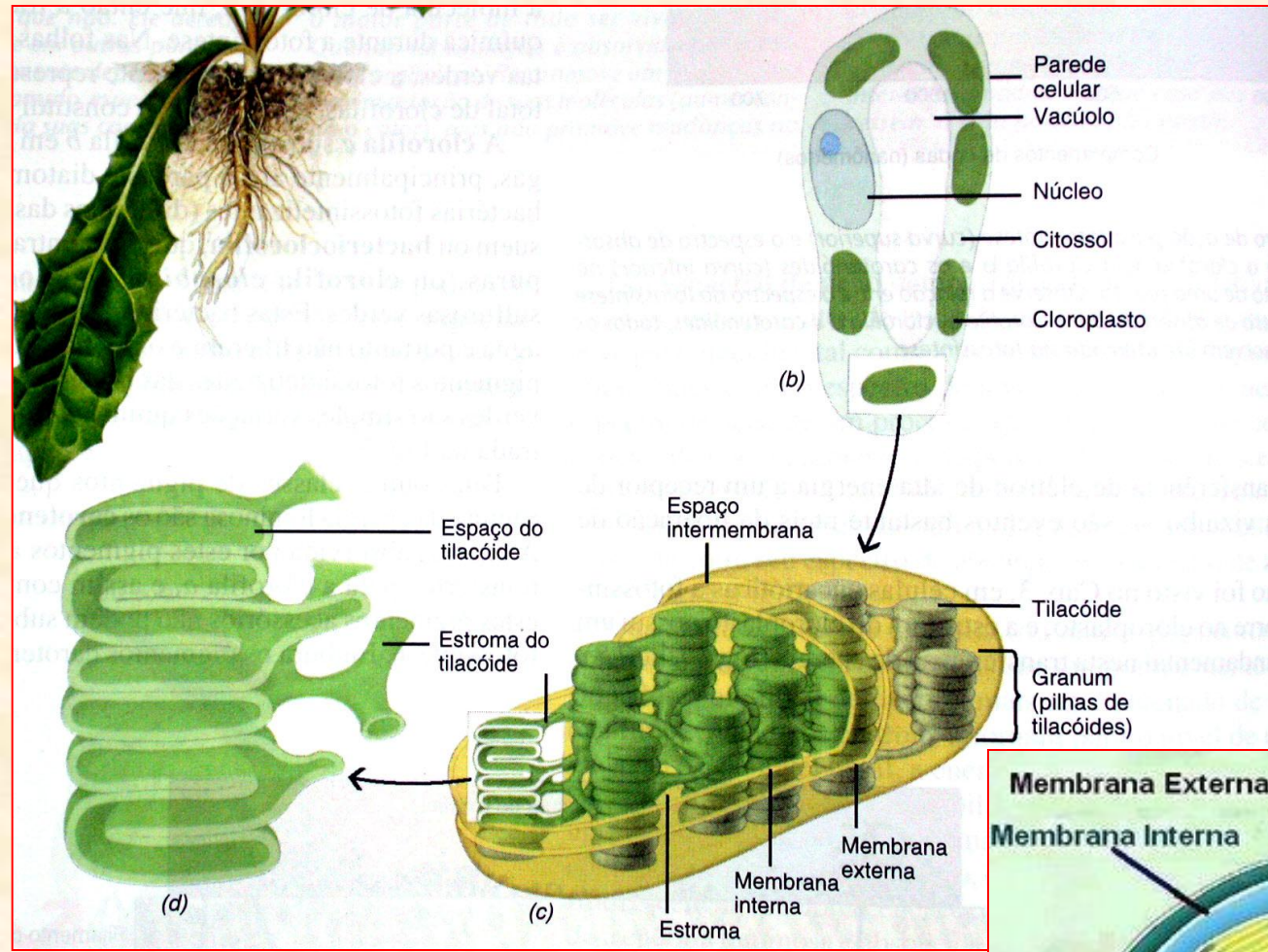


FIGURA 1.18 Electromicrografias ilustrando vários estádios do desenvolvimento de plastídeos. (A) Vista, em grande aumento, de um proplastídeo do meristema apical da raiz de fava (*Vicia faba*). O sistema de membrana interna é rudimentar e os *grana* não estão presentes (47.000×). (B) Uma célula de mesófilo 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×) (Gunning e Steer, 1996).





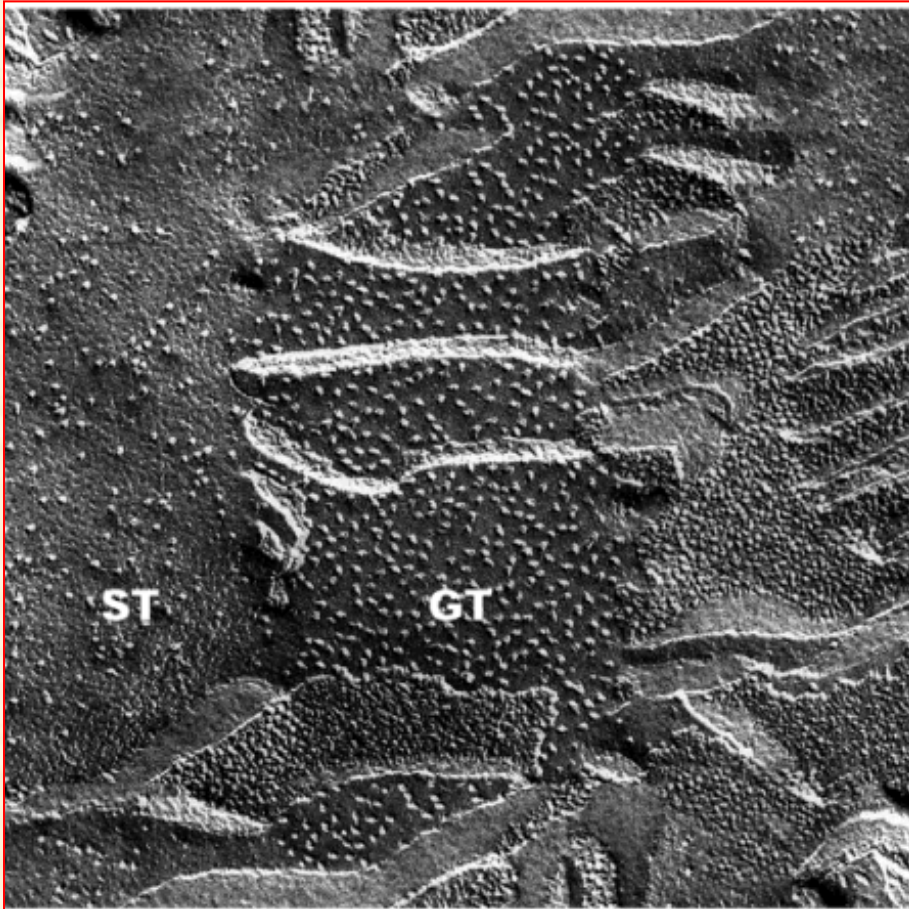


Figure 1.56

Freeze-fracture TEM revealing differences in grana (GT) and stroma (ST) thylakoid composition.

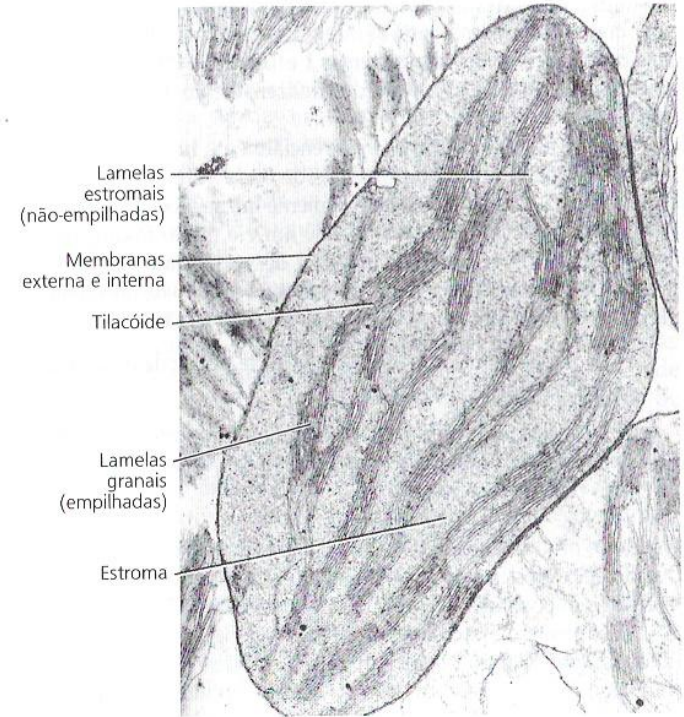
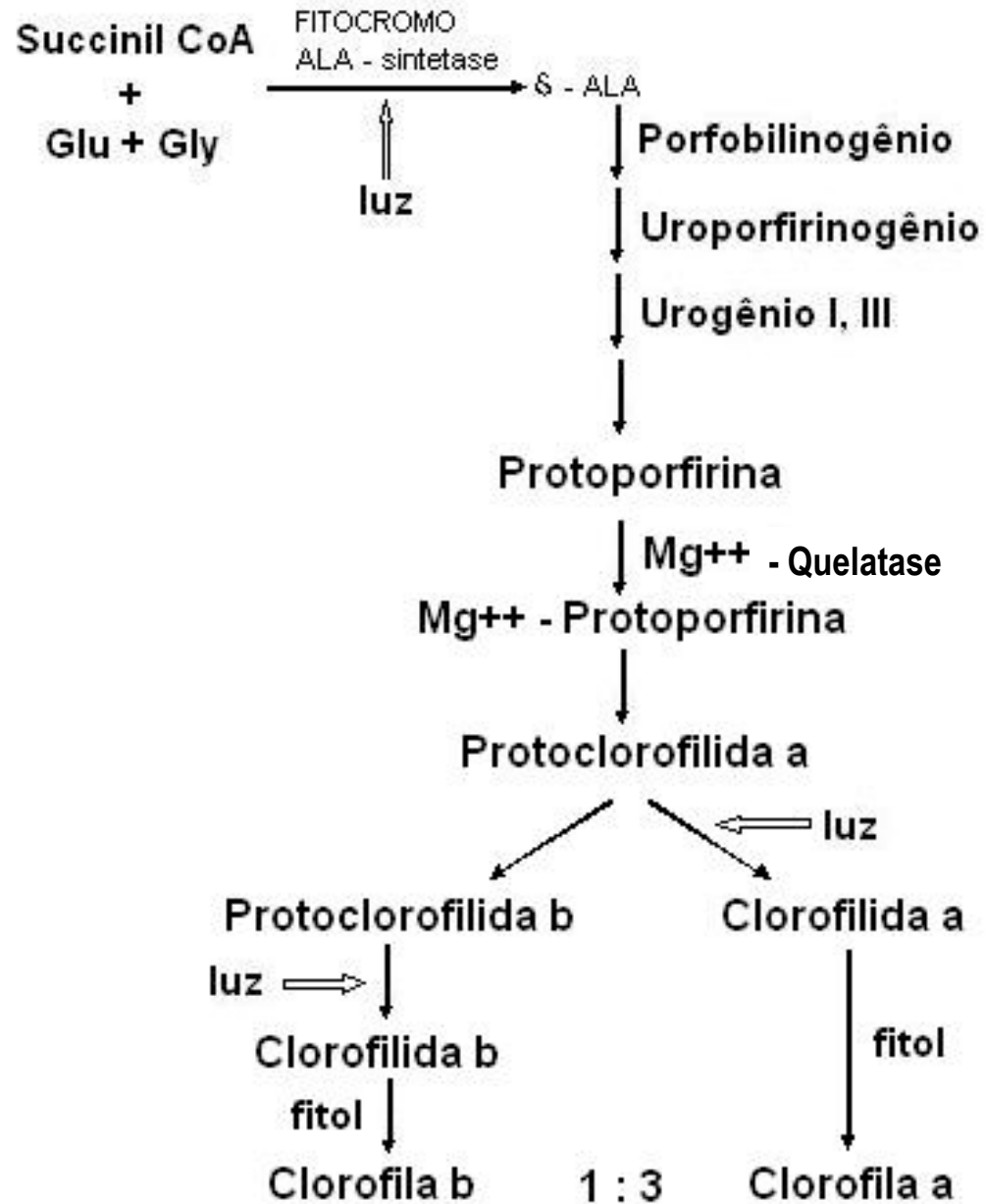
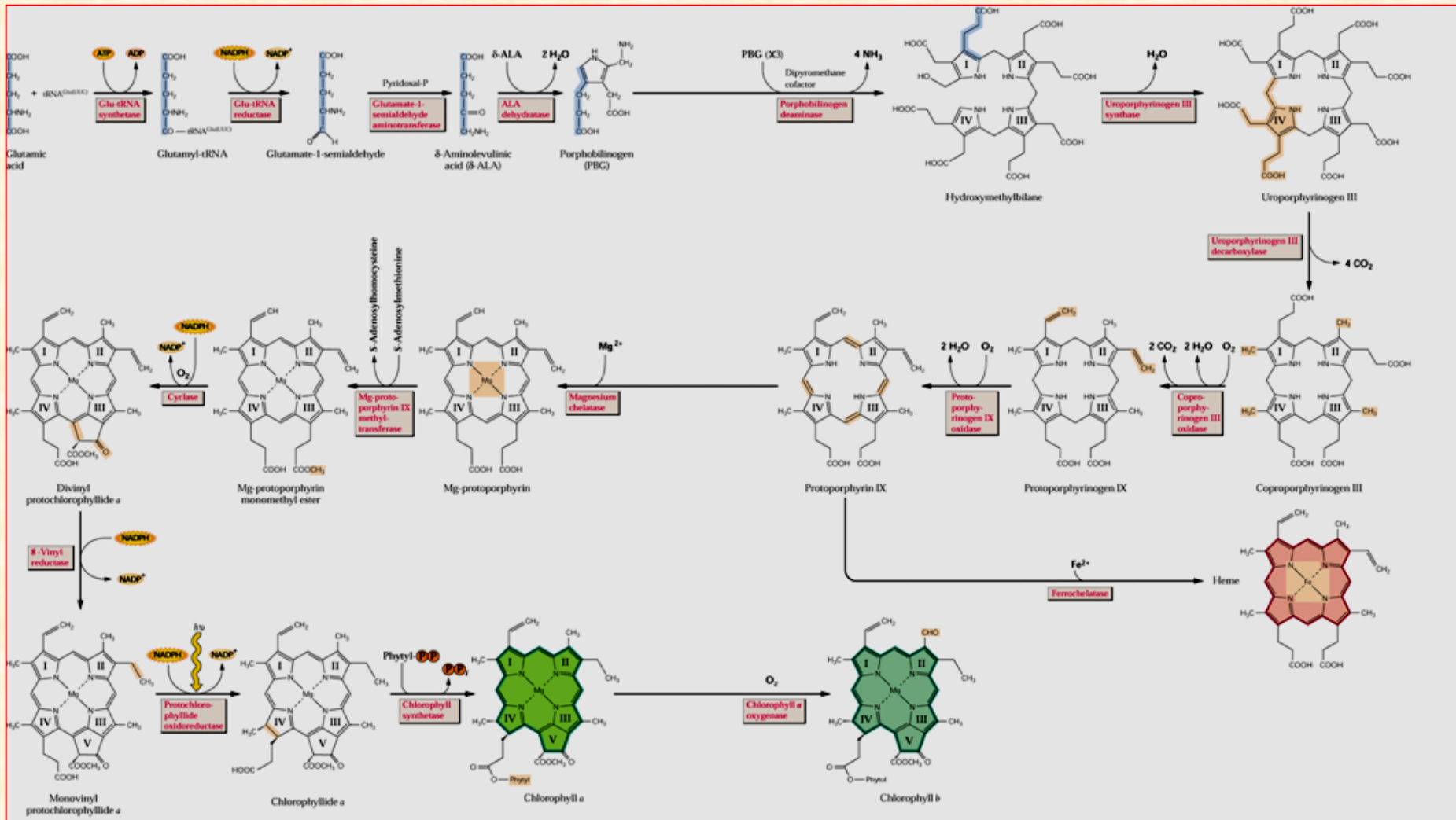


FIGURA 7.15 Eletromicrografia de transmissão de um cloroplasto de ervilha (*Pisum sativum*), fixado em glutaraldeído e OsO_4 , incluído em resina plástica e seccionado (secção fina) com um ultramicrotomo (14.500 x) (cedida por J. Swafford).

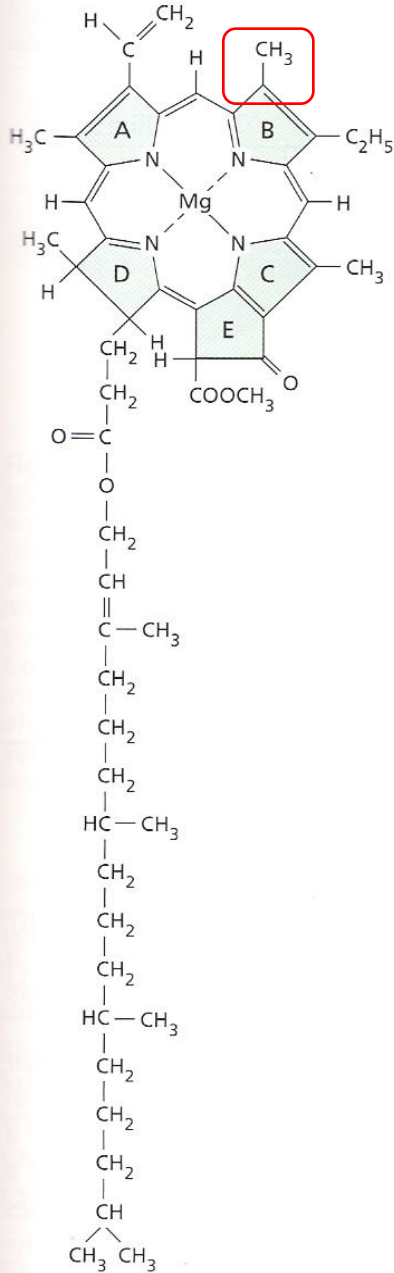
Biossíntese de Clorofilas



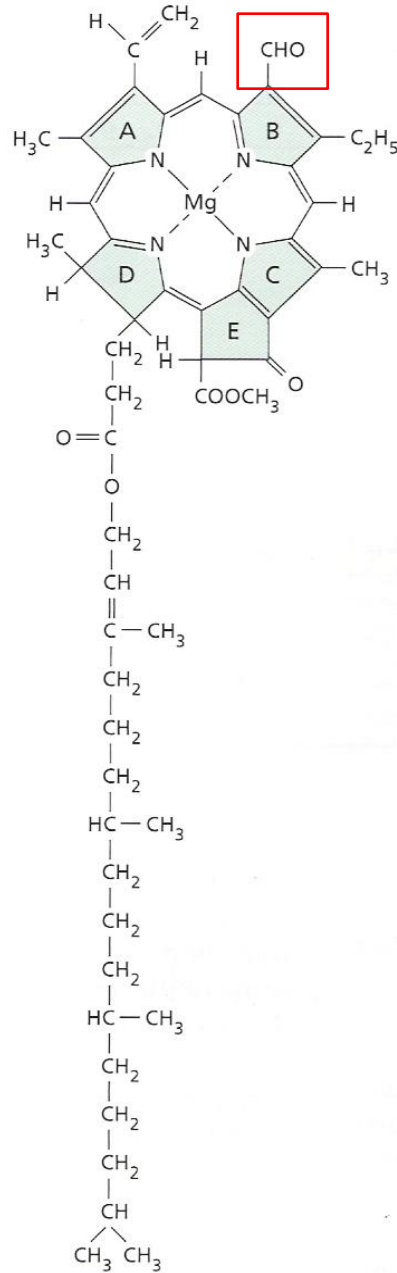


Biosíntese de Clorofilas

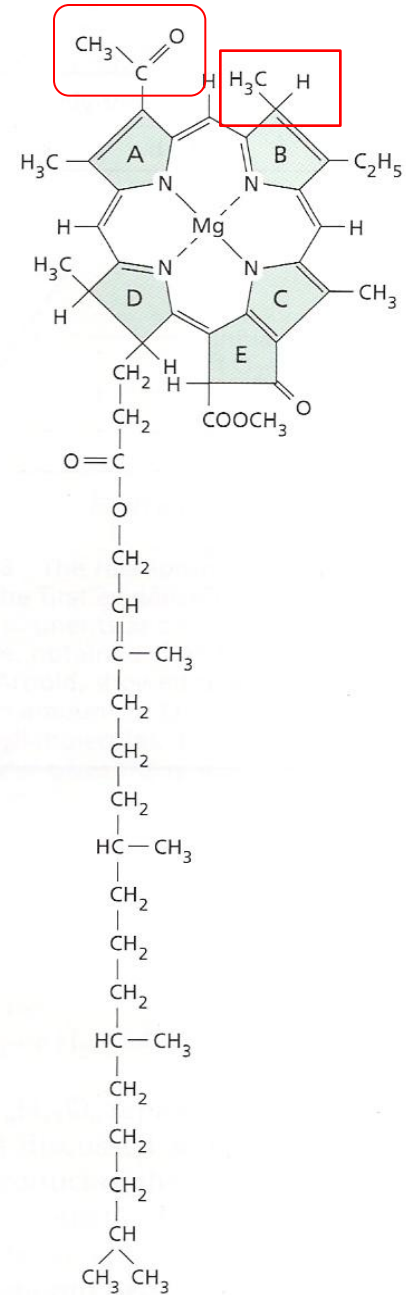
(A) Chlorophylls



Chlorophyll a



Chlorophyll b



Bacteriochlorophyll a

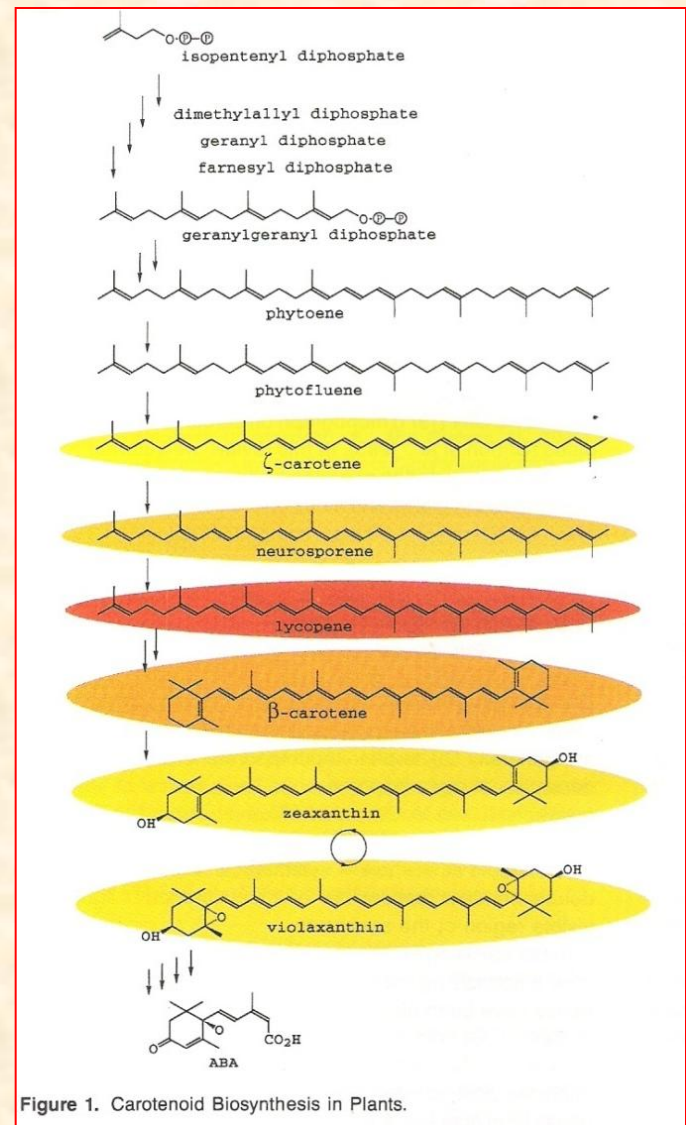
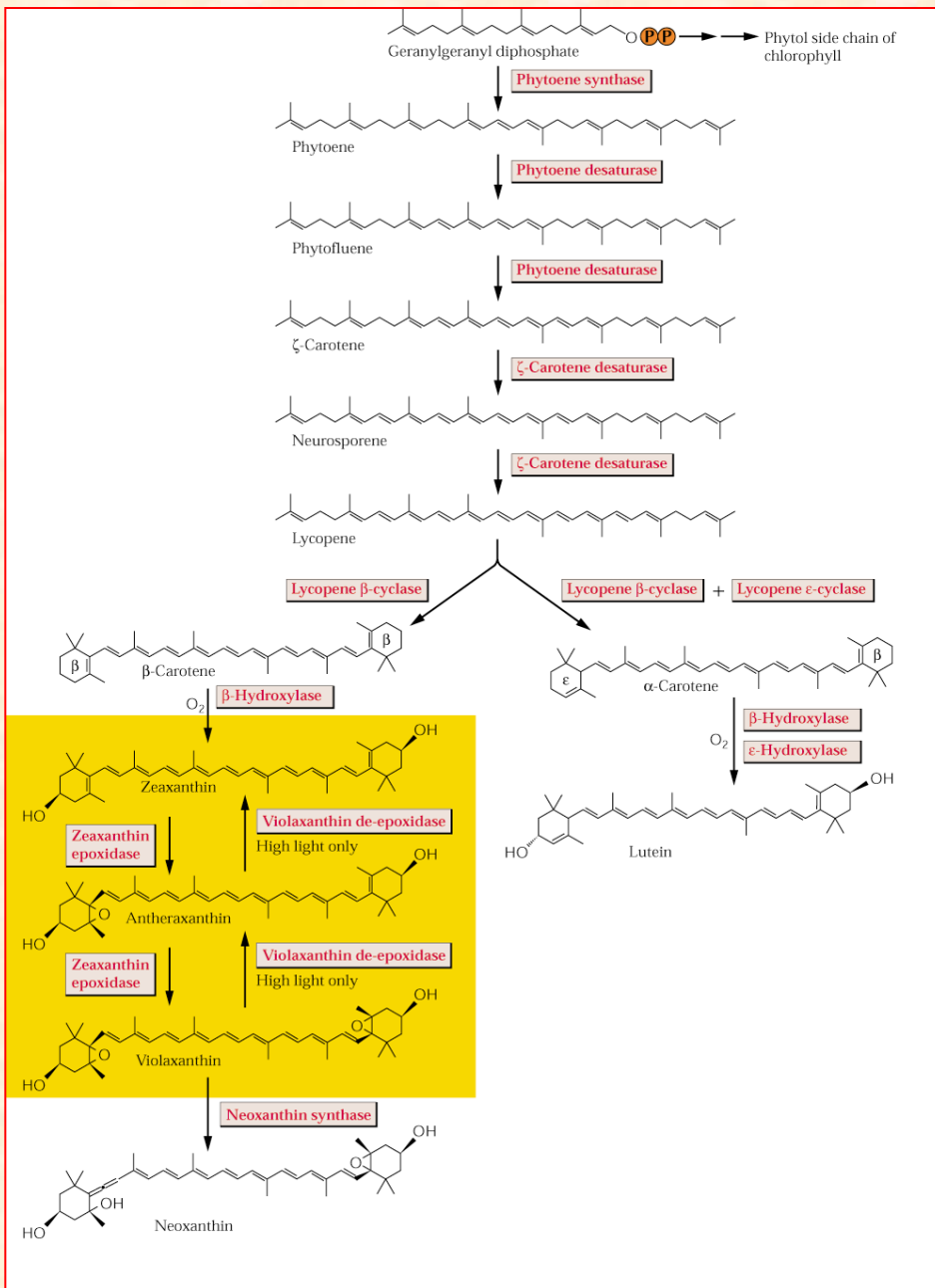


Figure 1. Carotenoid Biosynthesis in Plants.

Biosíntese de carotenóides e xantofilas

Ciclo das Xantofilas

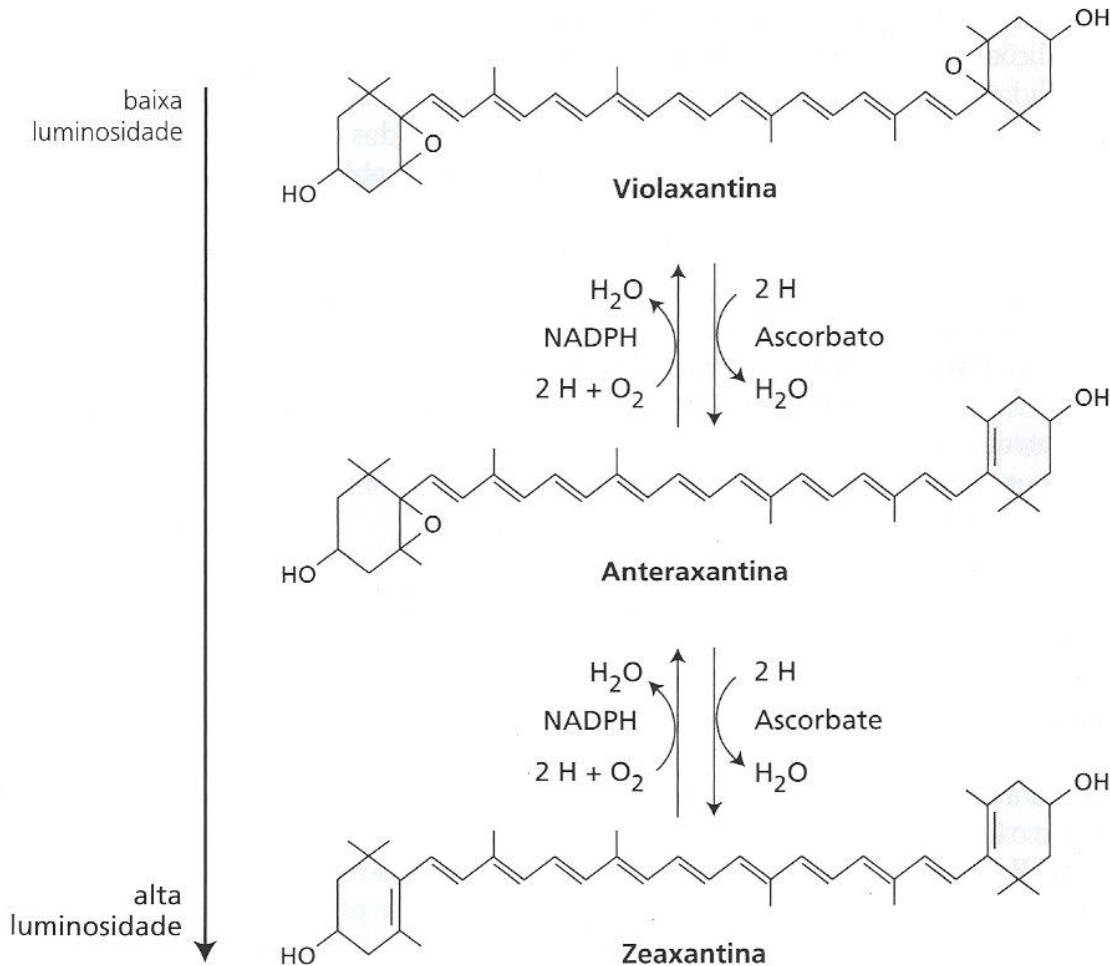


FIGURA 7.36 Estrutura química da violaxantina, antheraxantina e zeaxantina. O estado altamente inibido do fotossistema II está associado à zeaxantina; o estado não-inibido, à violaxantina. Enzimas interconvertem esses dois carotenóides, tendo a antheraxantina como intermediário, em resposta a alterações 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).

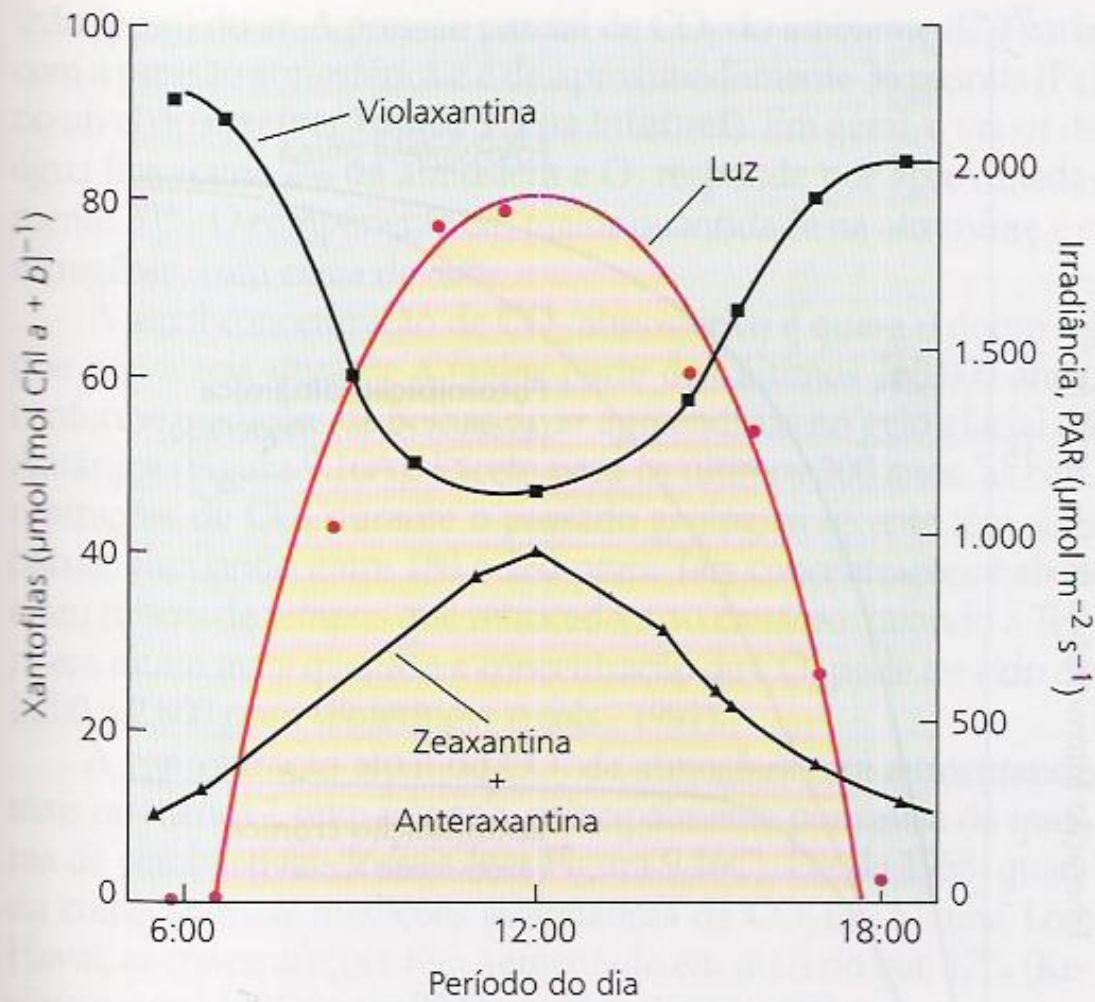
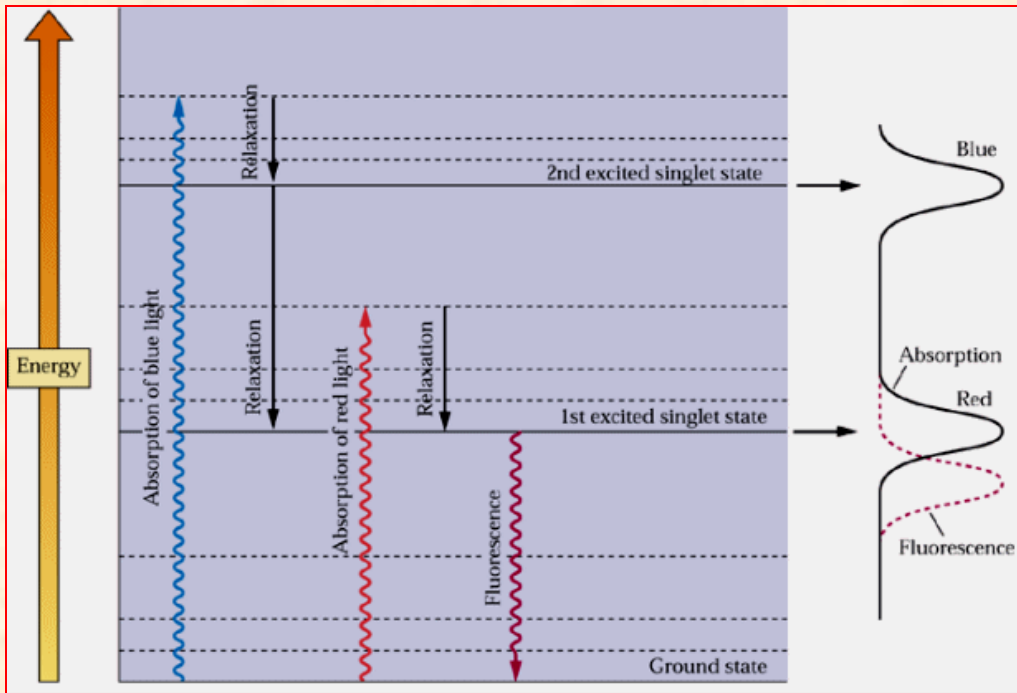
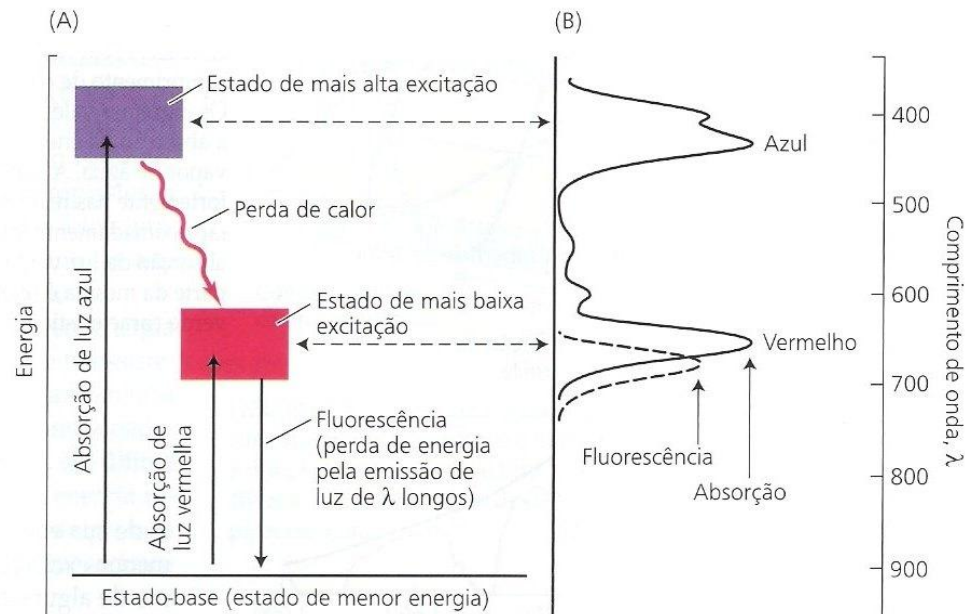


FIGURA 9.13 Mudanças diárias no teor de xantofilas em função da irradiância, no girassol (*Helianthus annuus*). Com o aumento da quantidade de luz incidente sobre a folha, uma proporção maior de violaxantina é convertida em antheraxantina e zeaxantina, dissipando, assim, o excesso de energia de excitação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



Níveis de energia nas moléculas de clorofila

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



Dissipação do Estado de Excitação Eletrônica nas Antenas dos Fotossistemas

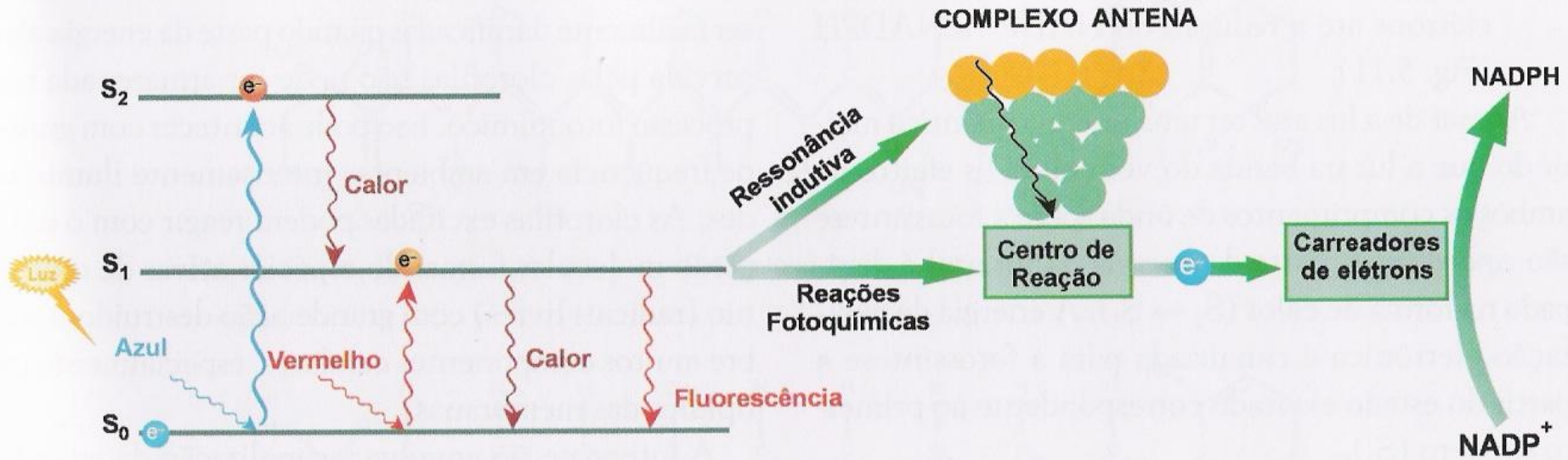


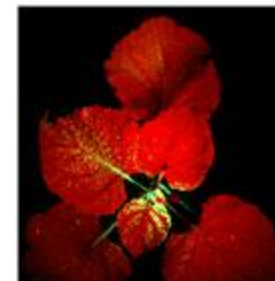
Fig. 5.11 Modelo esquemático, simplificado, dos níveis de energia da clorofila excitada pela absorção de luz monocromática e o destino da energia de excitação eletrônica. A energia de excitação eletrônica pode ser dissipada de 4 formas: calor, emissão de luz (fluorescência), transferência de energia 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).

Fluorescência

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

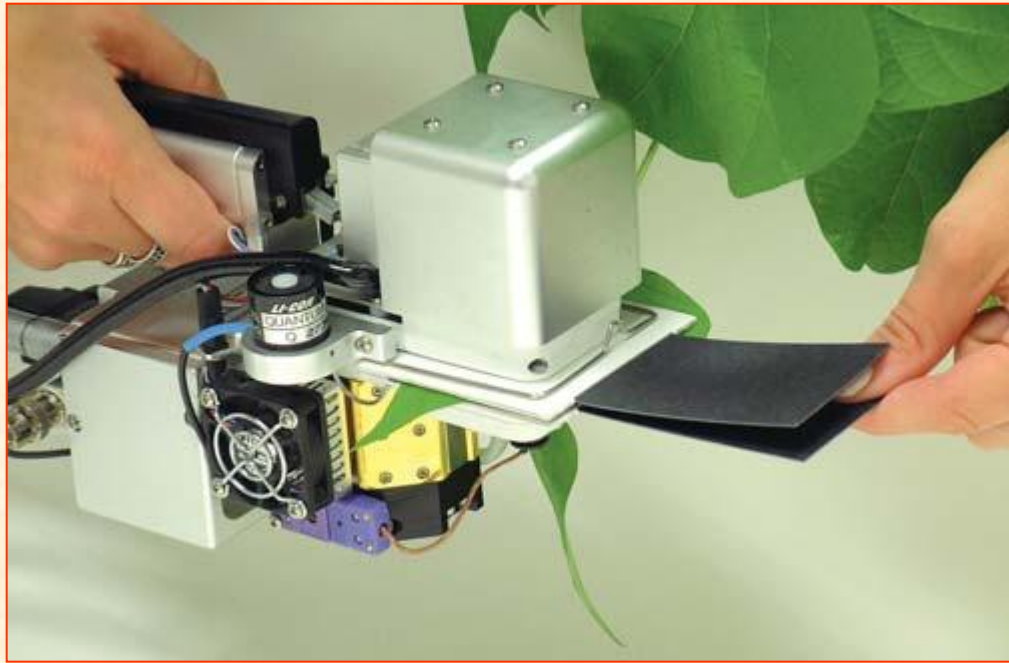
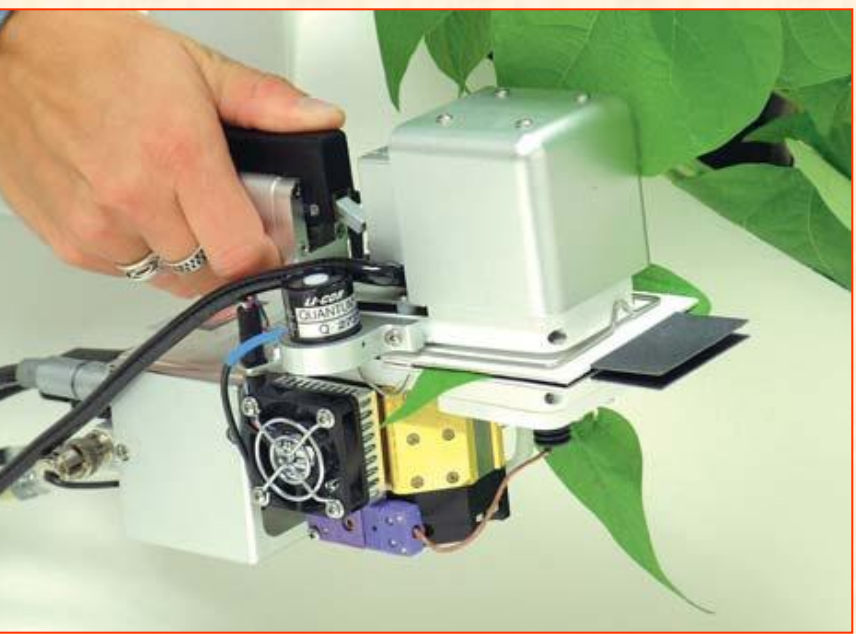
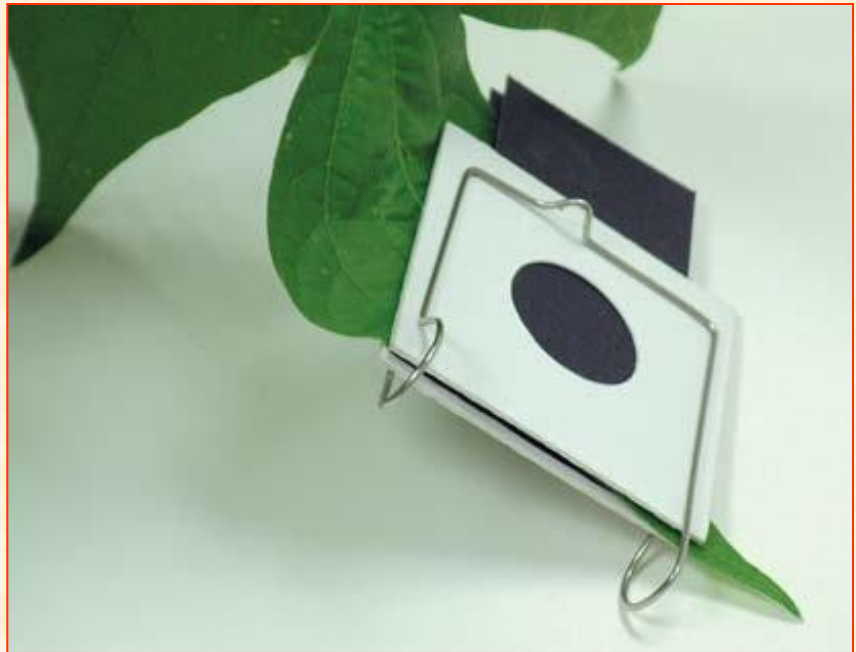
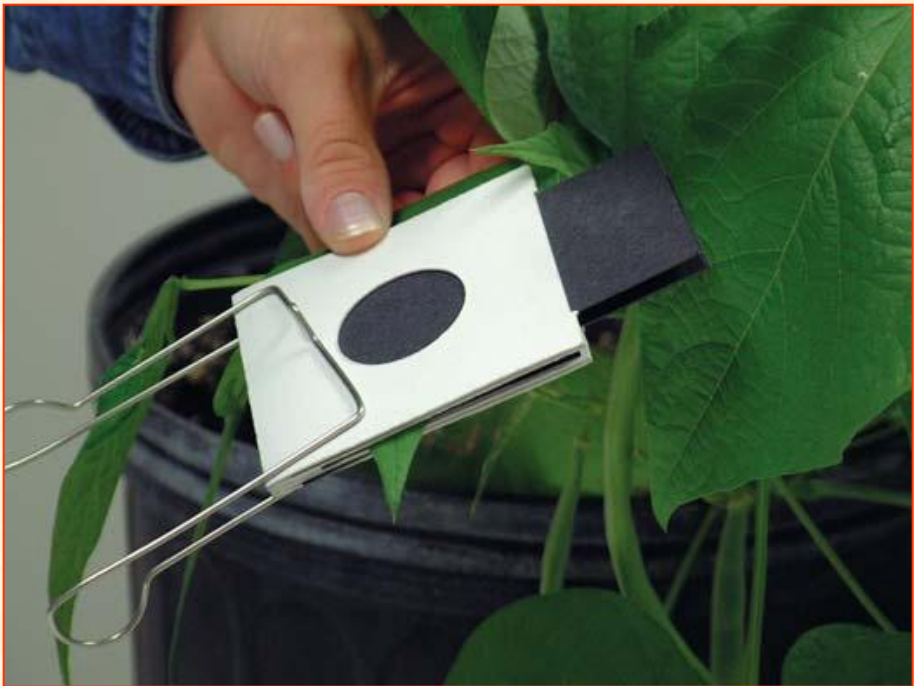


Upper image shows a control plant that is able to absorb light and do photosynthesis. Lower image shows a plant that is unable to do photosynthesis and must get rid of excitation energy by allowing its chlorophyll molecules to fluoresce.



Medidores de Fotossíntese e Fluorescência - LI-COR





MiniPan -Walz



HandyPea -Hansatech



Table 12.1 Pigment composition of oxygen-evolving photosynthetic organisms

Organism	Chlorophyll				Carotenoids	Phycobilins
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>		
Plants	+	+	-	-	+	-
Green algae	+	+	-	-	+	-
Diatoms	+	-	+	-	+	-
Dinoflagellates	+	-	+	-	+	-
Brown and yellow algae	+	-	+	-	+	-
Red algae	+	-	-	+	+	+
Cyanobacteria	+	-	-	-	+	+

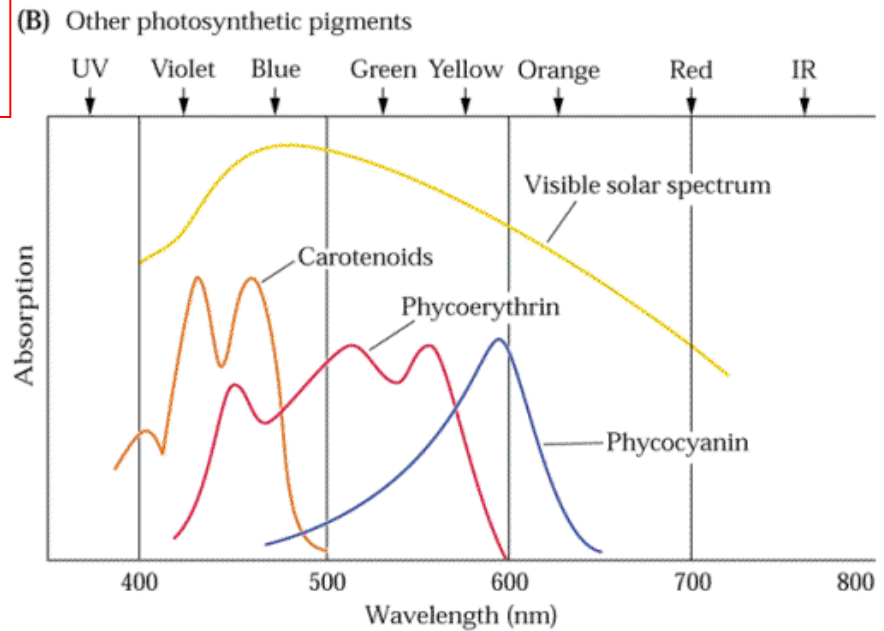
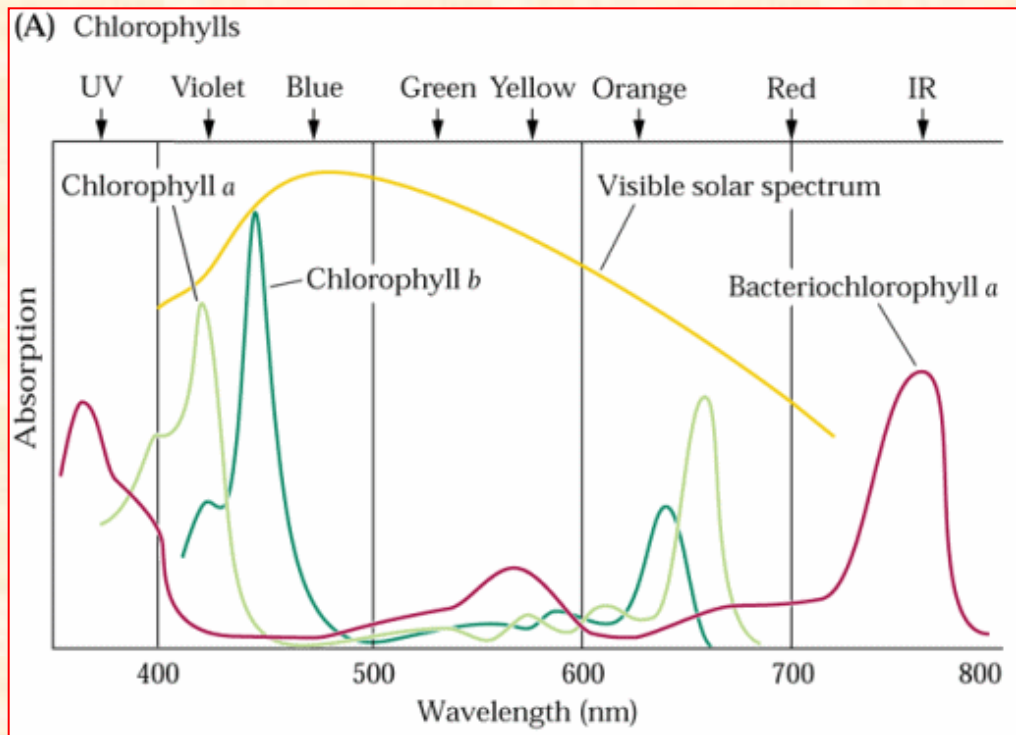


Figure 12.6

(A) Absorption spectra of chlorophylls. (B) Absorption spectra of other photosynthetic pigments.

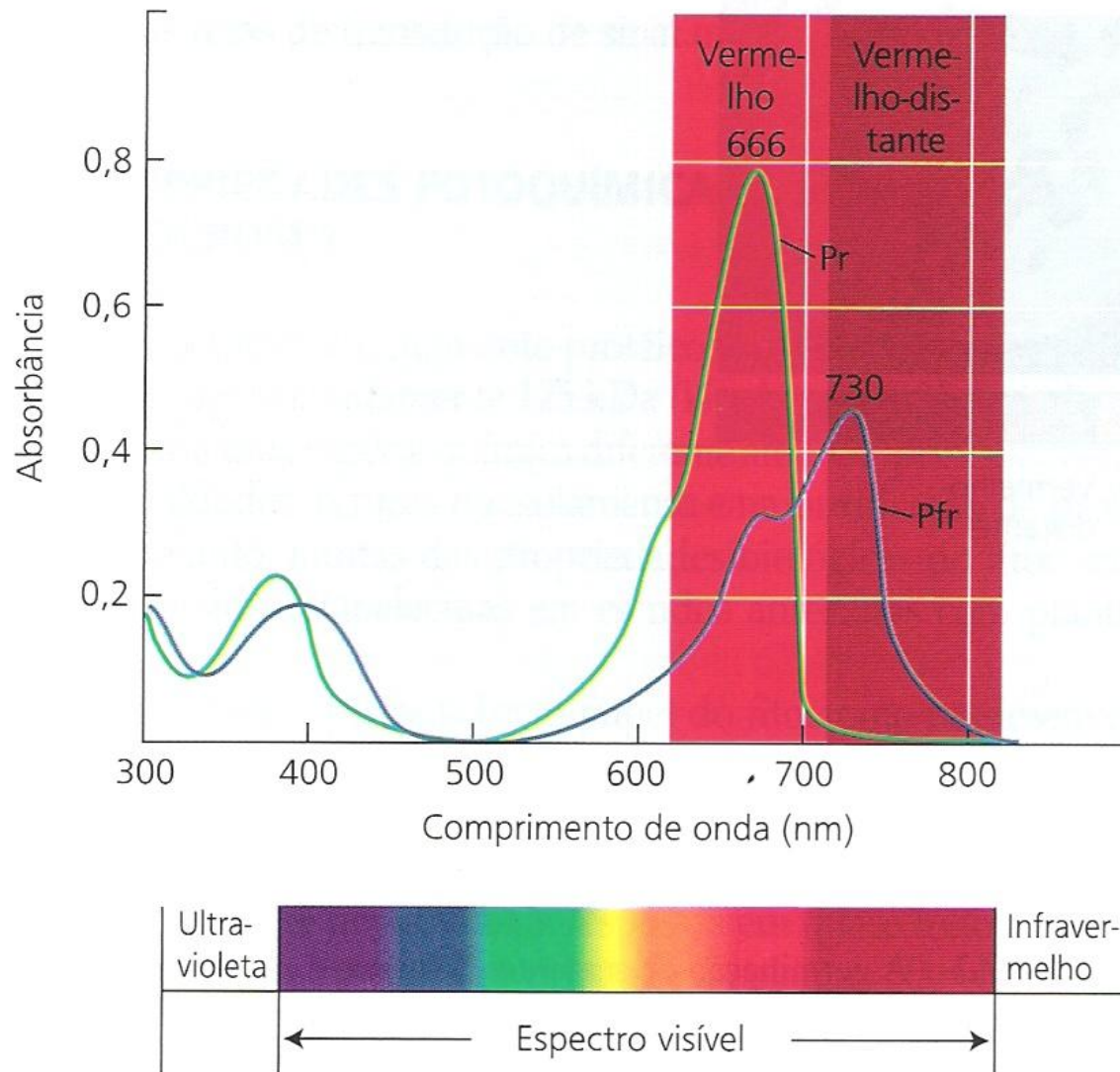


FIGURA 17.3 Os espectros de absorção de fitocromos purificados de aveia, nas formas Pr (linha verde) e Pfr (linha azul), sobrepõem-se (Vierstra e Quail, 1983).

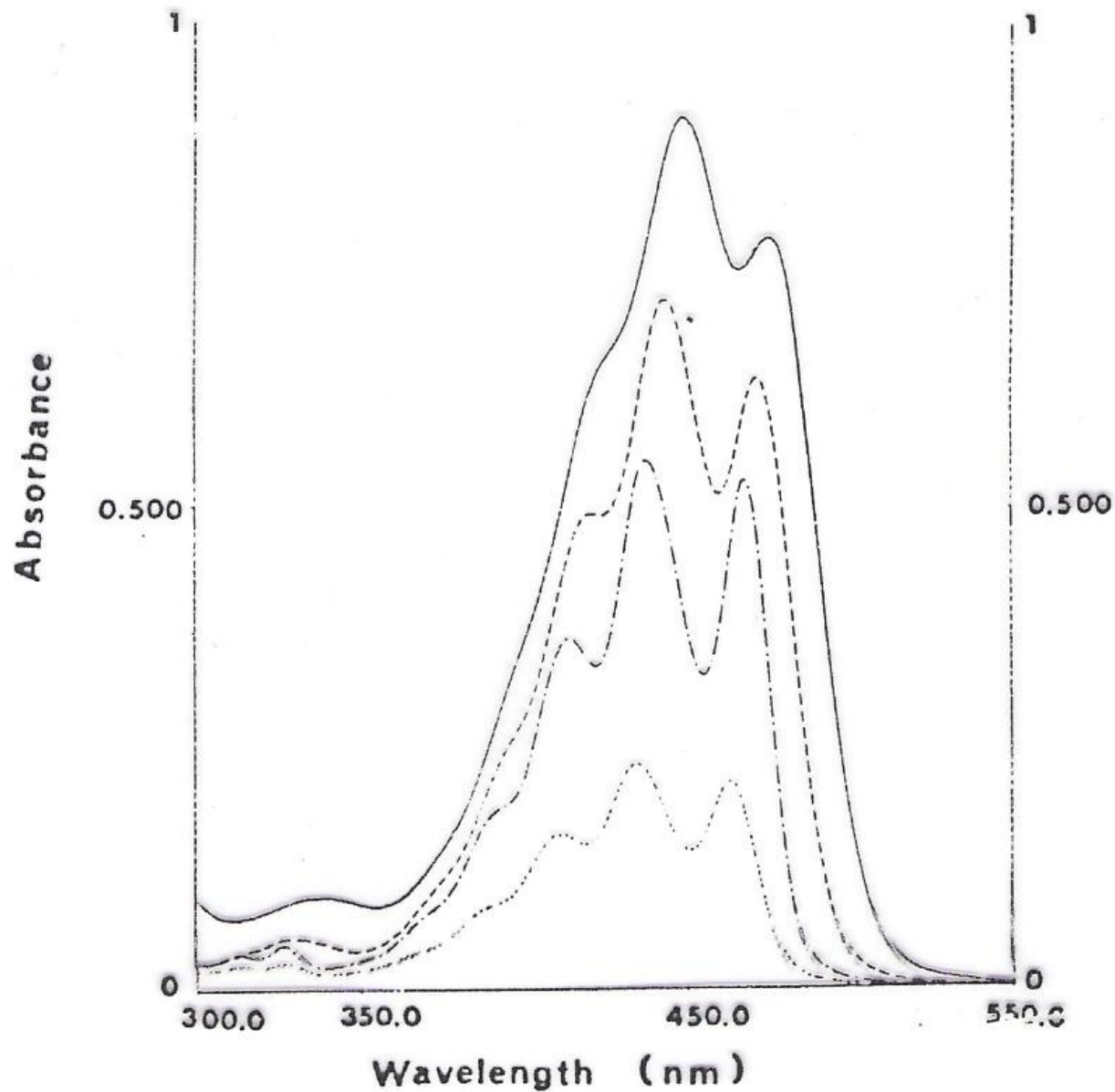
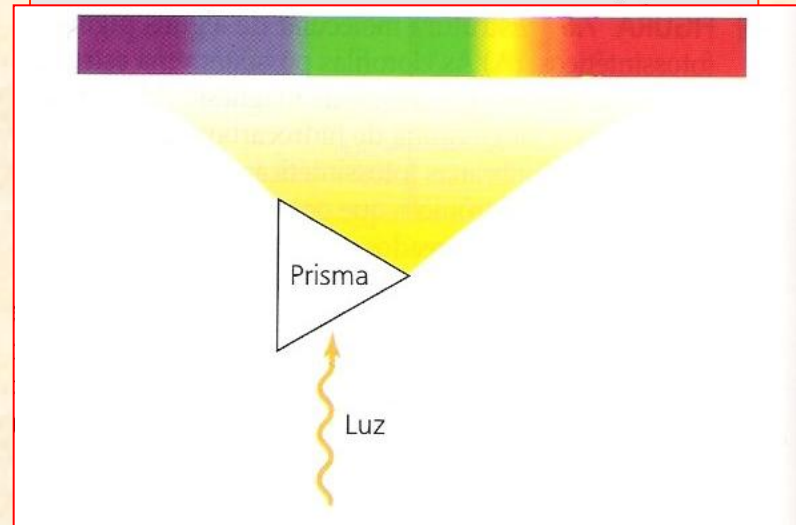
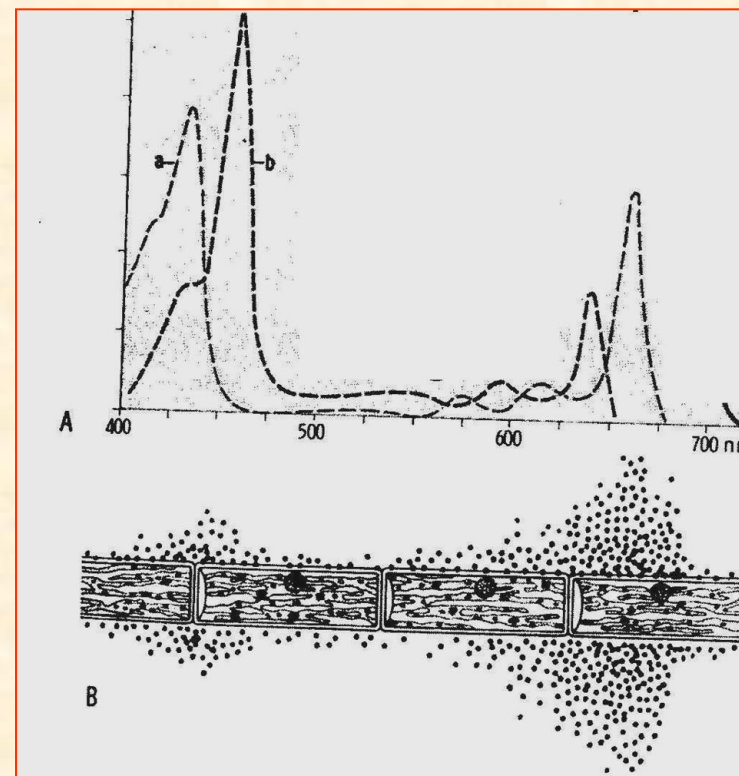
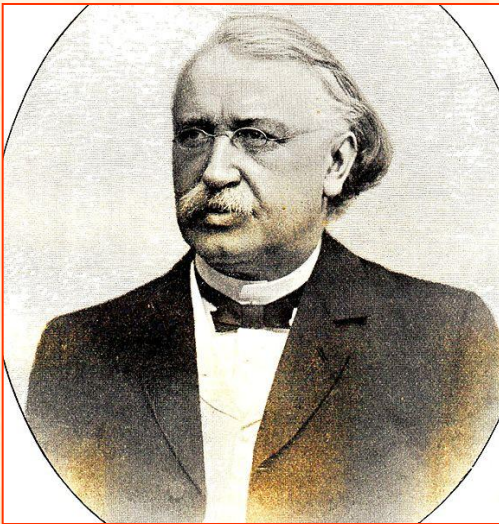
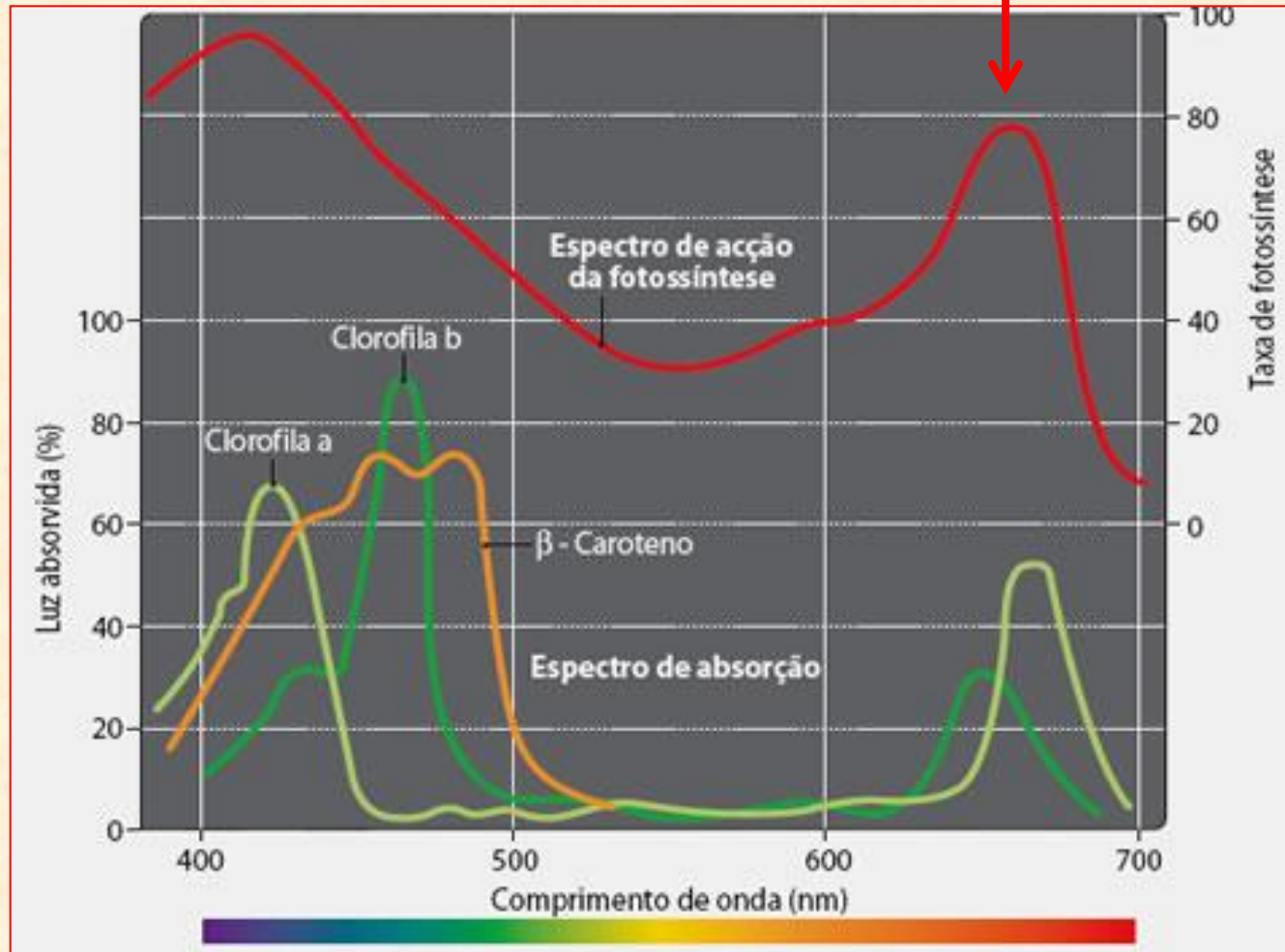


FIG. 7. Absorption spectrum of the major leaf carotenoids in diethyl ether. The wavelengths at the absorption maxima are given in Table V. β -Carotene (—), lutein (---), violaxanthin (-.-), and neoxanthin (···).

Theodore Wilhelm Engelmann
(1843 - 1909)

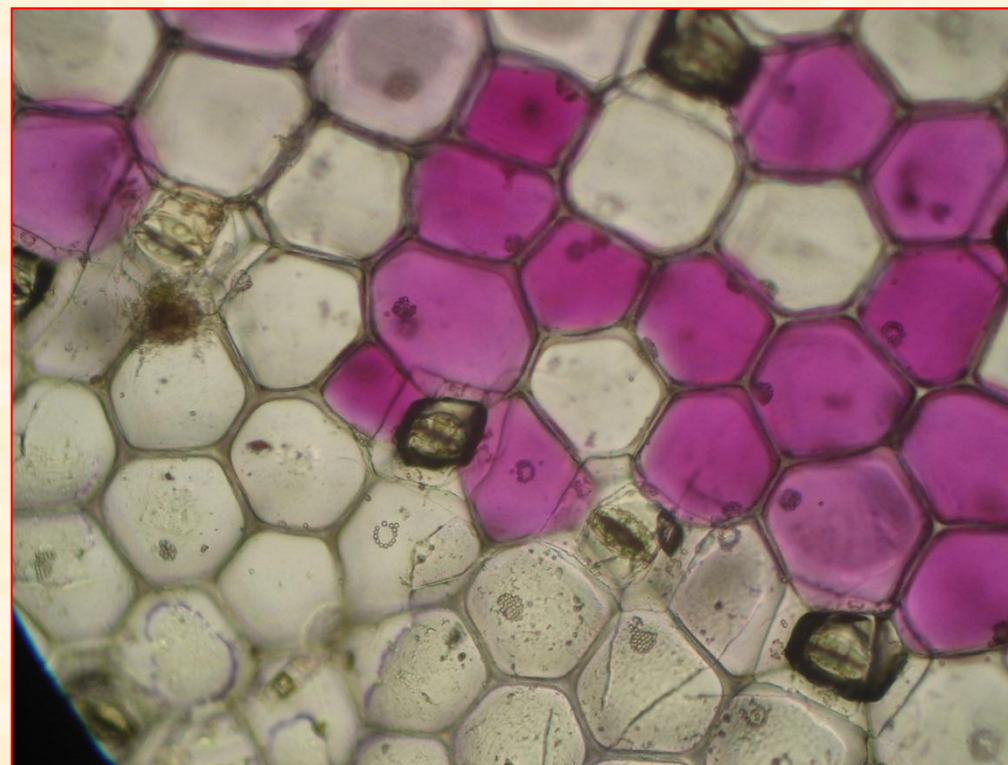


Red Drop



Acer rubrum - Antocianinas mascaram clorofilas de carotenóides nas folhas





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

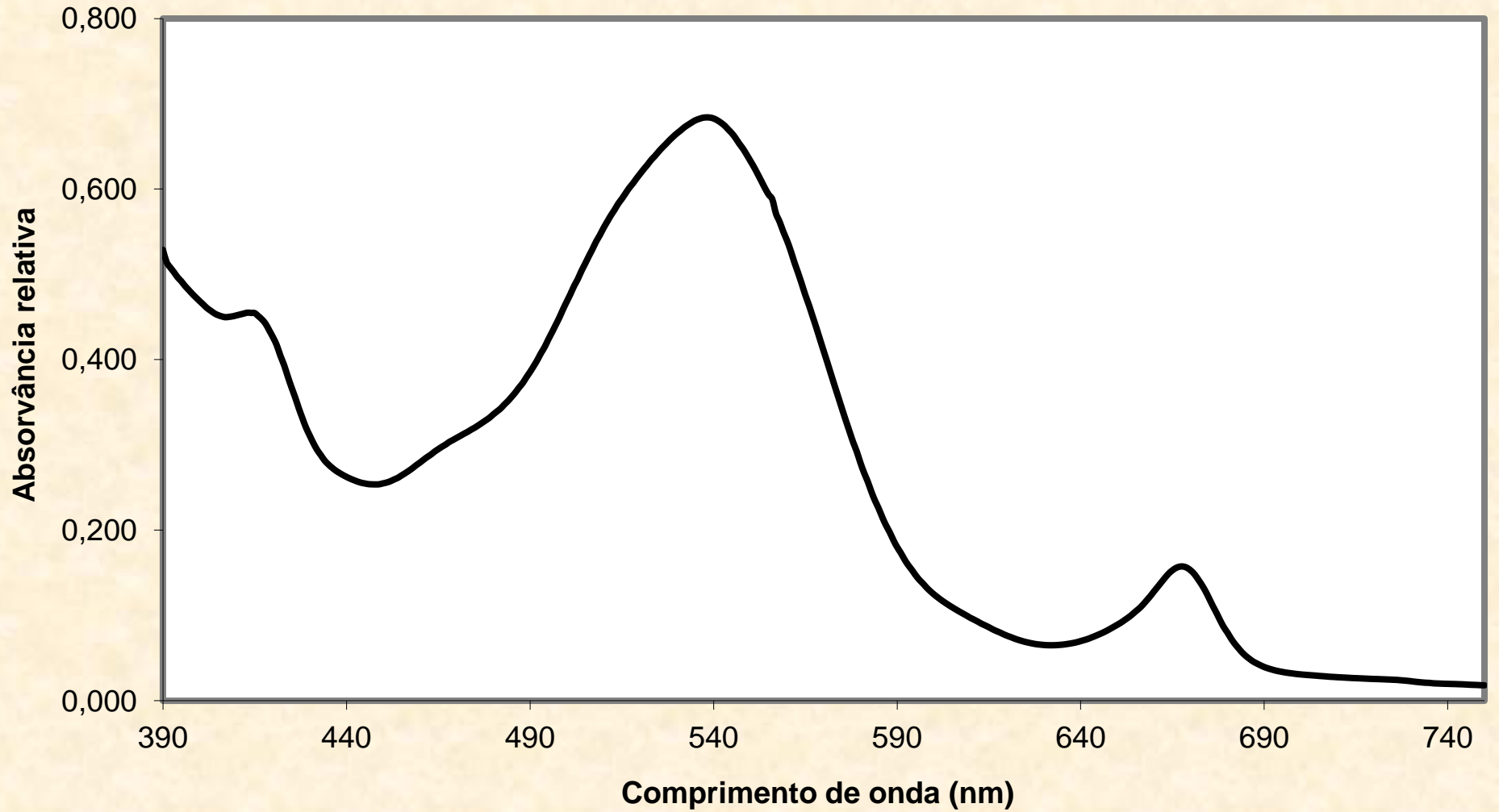


TABLE III
EQUATIONS FOR THE DETERMINATIONS OF THE CONCENTRATIONS OF CHLOROPHYLL *a*
(*C_a*), CHLOROPHYLL *b* (*C_b*), OF TOTAL CHLOROPHYLLS (*C_{a+b}*) AND OF TOTAL
CAROTENOIDS (*C_{x+c}*) IN LEAF PIGMENT EXTRACTS FOR SOLVENTS OF DIFFERENT
POLARITY AND WATER CONTENT^a

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

^a 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^a

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

^a 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:



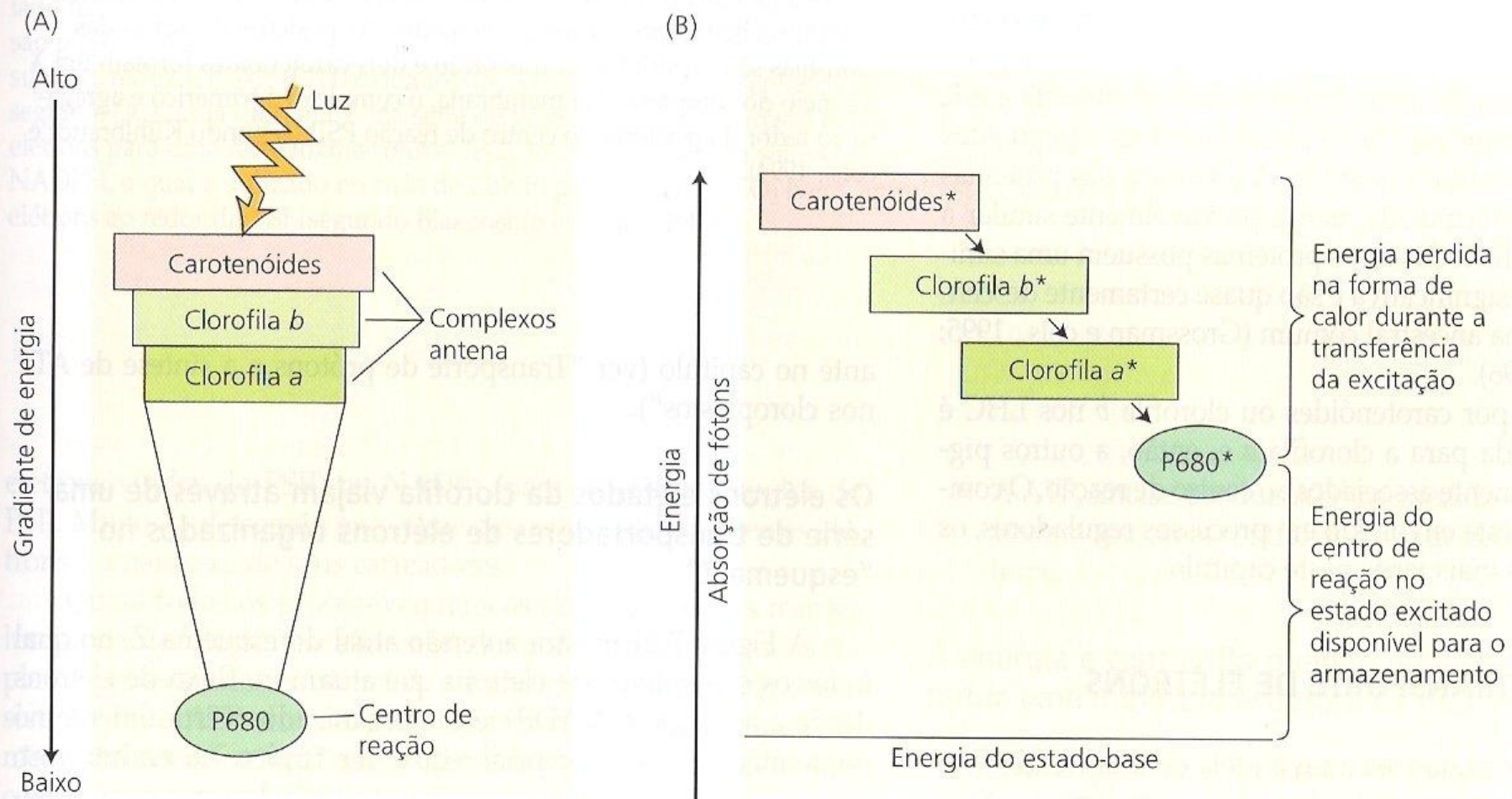
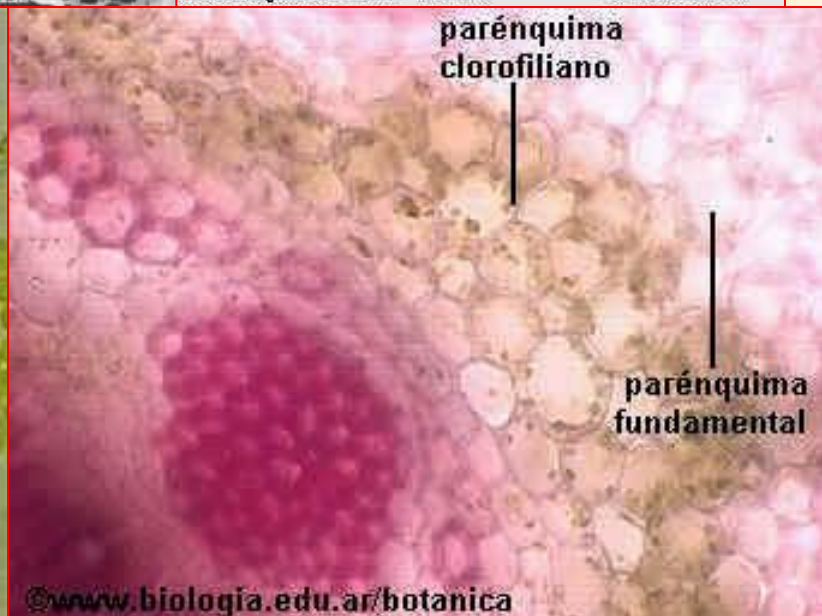
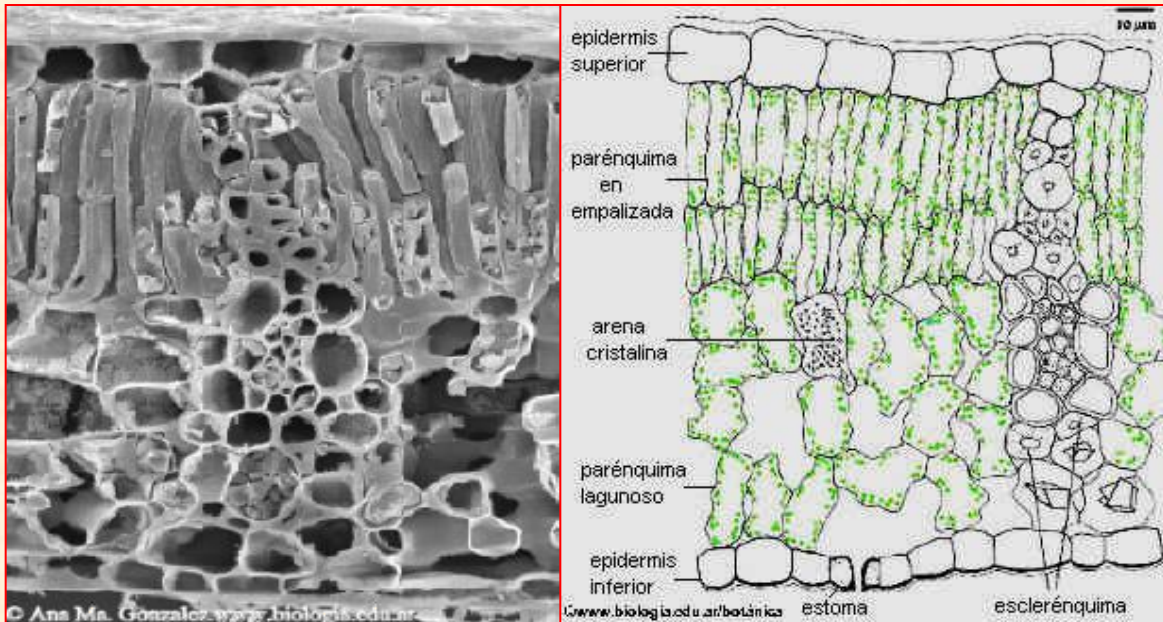


FIGURA 7.19 Canalização da excitação do sistema de antena em direção ao centro de reação. (A) A energia do estado excitado dos pigmentos aumenta com a distância do centro de reação, isto é, os pigmentos mais próximos do centro de reação possuem menor energia do que os pigmentos mais distantes. Esse gradiente 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.



Parênquima Clorofiliano

Descoberta dos Fotossistemas:

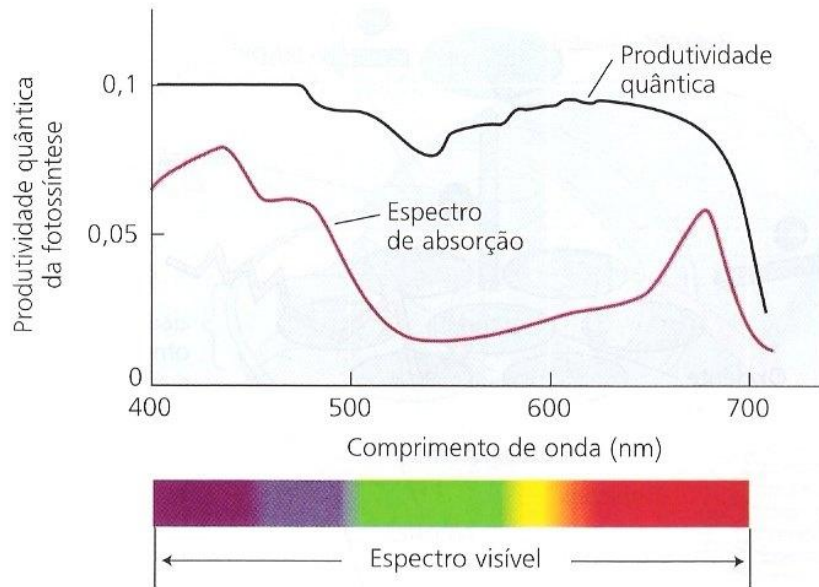


FIGURA 7.12 O efeito de queda no vermelho. A produtividade quântica da fotossíntese (curva negra) cai drasticamente na luz vermelho distante com comprimentos de onda maiores do que 680 nm, indicando que a luz vermelha distante sozinha é ineficiente para induzir a fotossíntese. A pequena queda próximo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

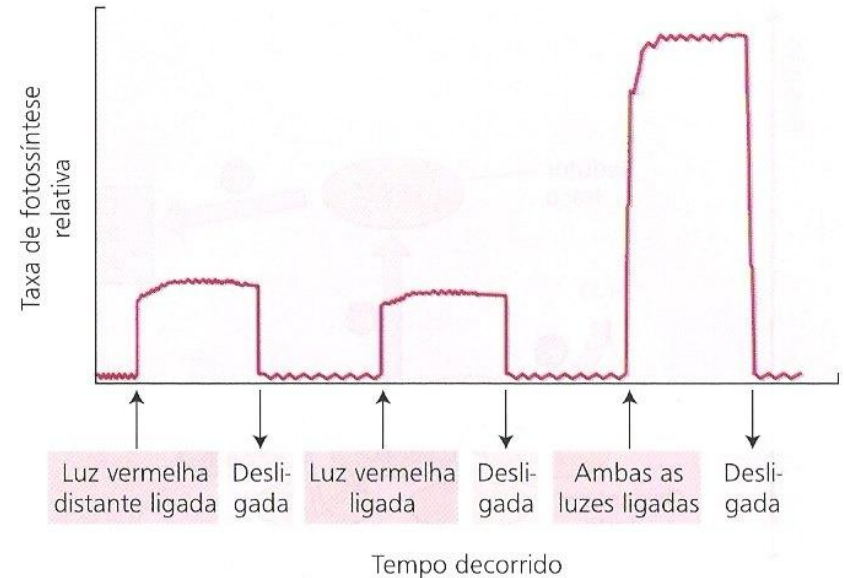
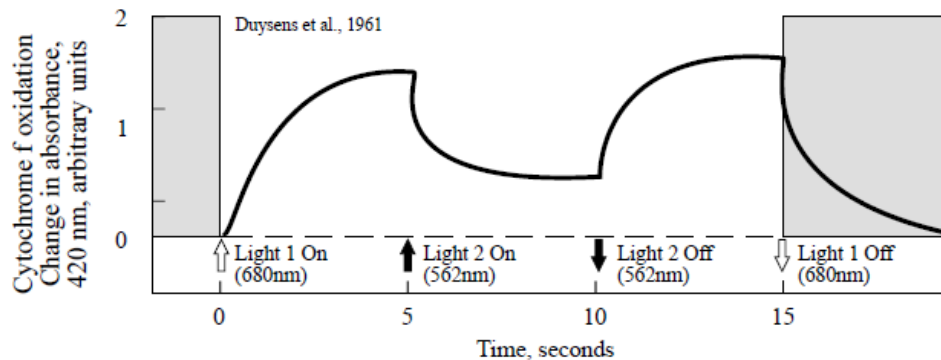


FIGURA 7.13 Efeito de melhora. Quando luz de comprimento de onda no vermelho e vermelho distante é aplicada em conjunto, a taxa de fotossíntese resultante é maior do que a taxa fotossintética para cada um dos comprimentos de onda aplicados separadamente. O efeito de melhora forneceu evidências em favor 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.



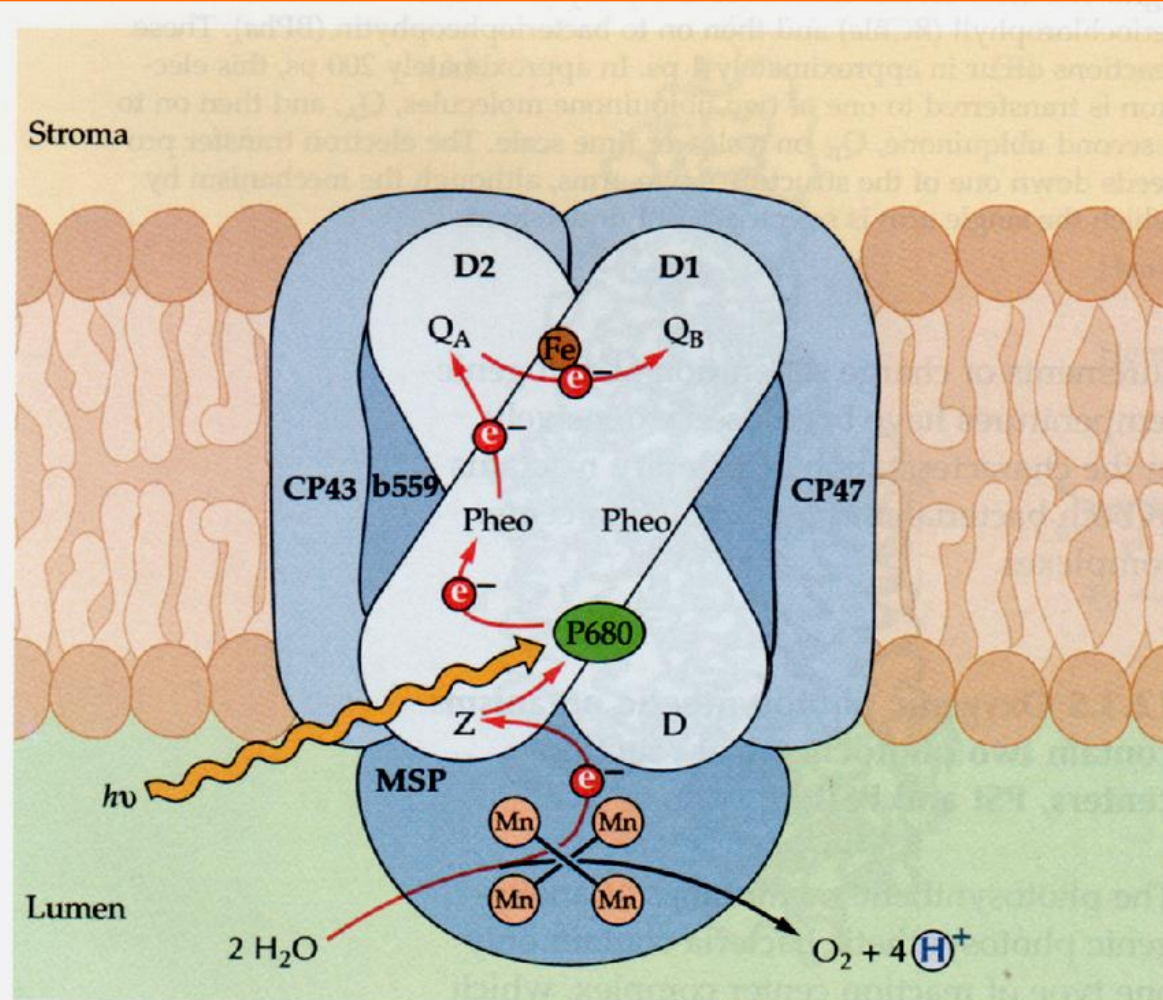


Figure 12.12

Structural model of the PSII reaction center, a schematic representation showing the structure dominated by the two PSII reaction center proteins D1 and D2. The model is based on analogies with the bacterial reaction center complex (see Fig. 12.10). Electrons are transferred from P680 to pheophytin (Pheo) and subsequently to two plastoquinone molecules, Q_A and Q_B. P680⁺ is reduced by Z, a tyrosine residue in the D1 subunit. The oxidation of water by the Mn cluster is also indicated. CP43 and CP47, chlorophyll *a*-binding proteins. D1 is susceptible to photochemical damage and undergoes active turnover (see Chapter 14; Box 9.6).

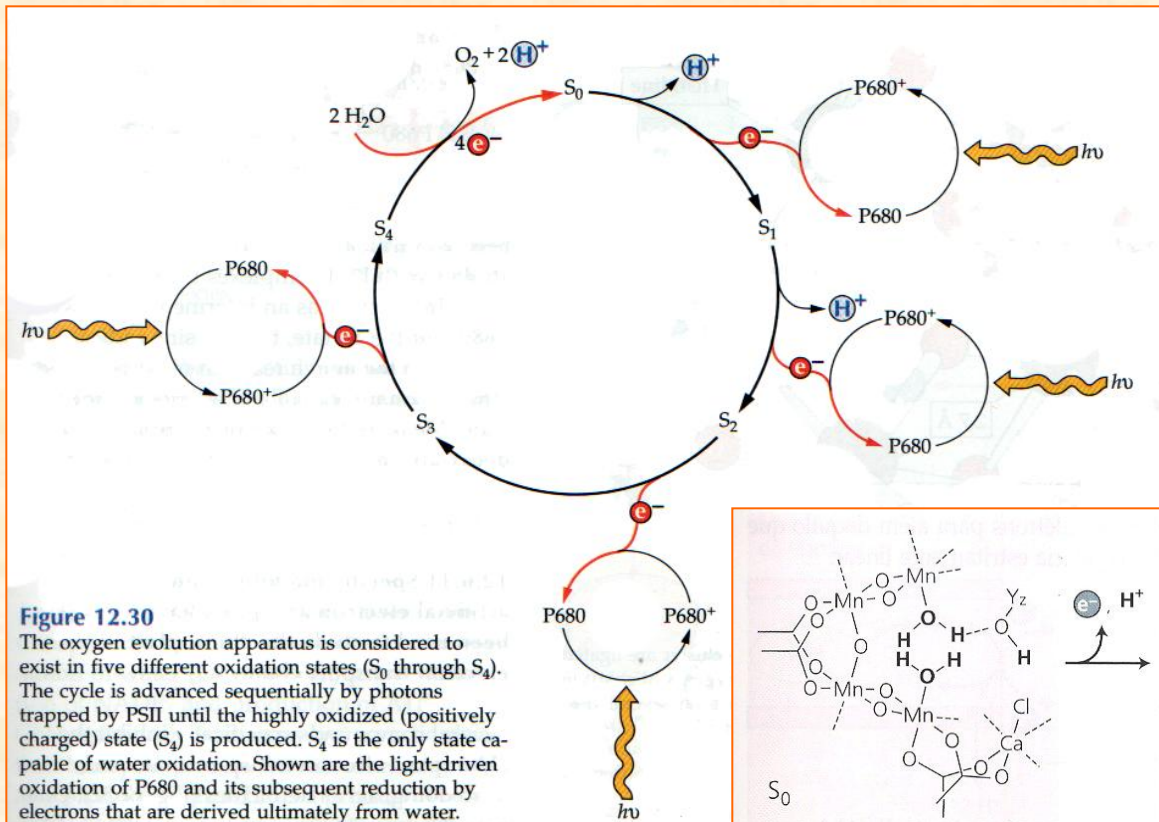


Figure 12.30

The oxygen evolution apparatus is considered to exist in five different oxidation states (S_0 through S_4). The cycle is advanced sequentially by photons trapped by PSII until the highly oxidized (positively charged) state (S_4) is produced. S_4 is the only state capable of water oxidation. Shown are the light-driven oxidation of P680 and its subsequent reduction by electrons that are derived ultimately from water.

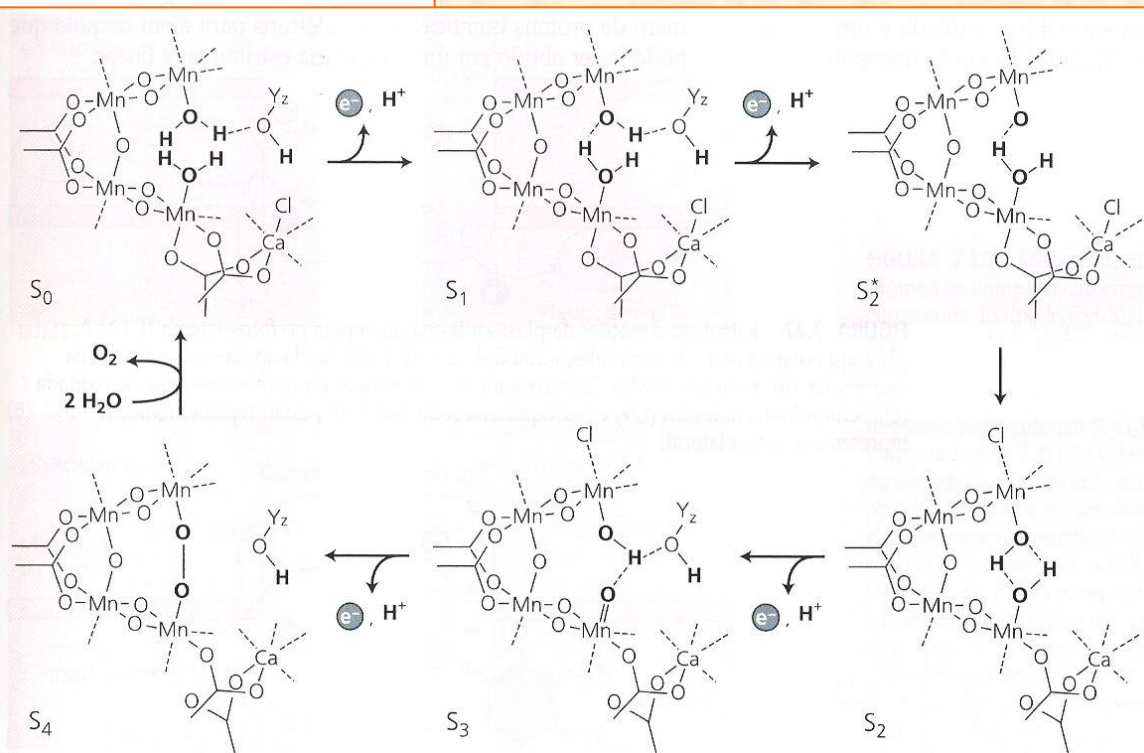
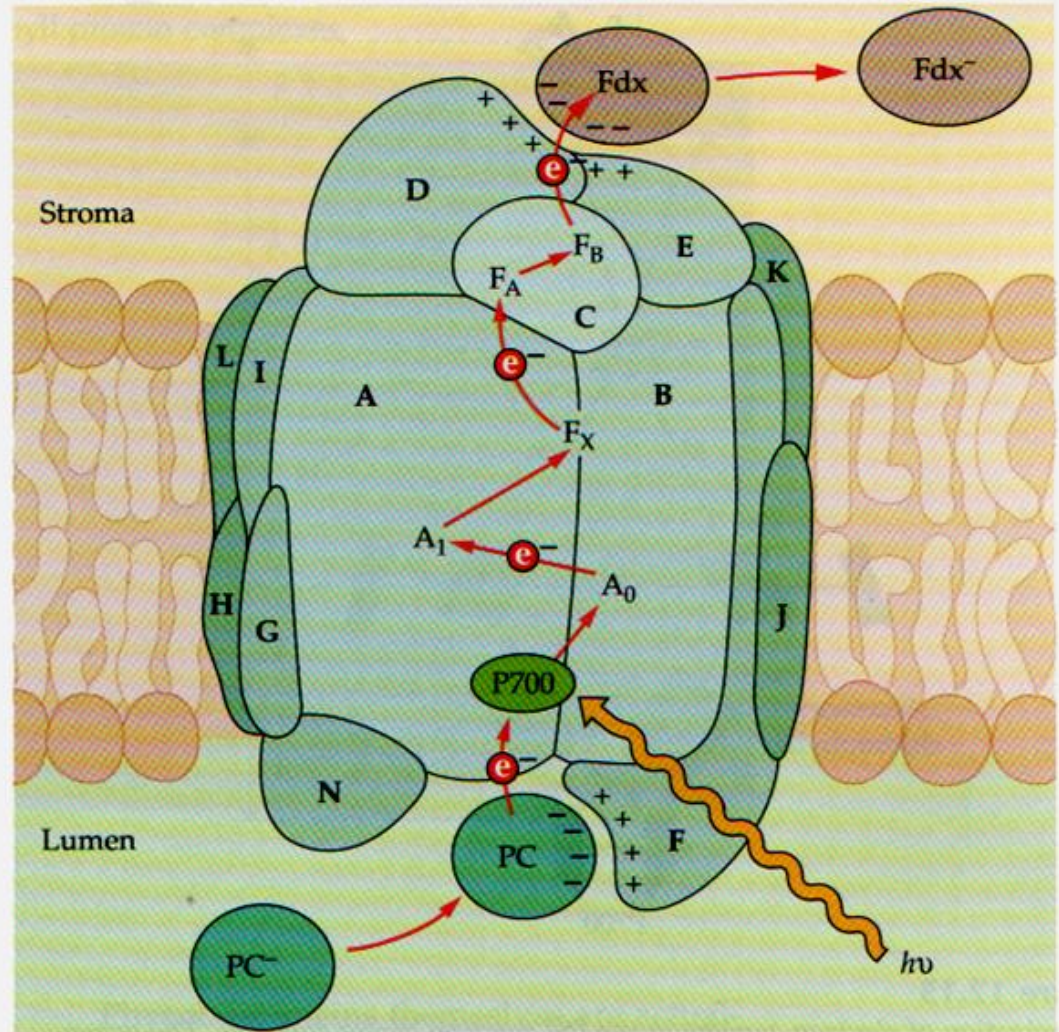


FIGURA 7.26 Modelo do ciclo dos estados S da liberação do oxigênio no PSII. Os estágios sucessivos na oxidação da água via complexo de liberação de oxigênio Mn são mostrados. Yz é um radical de tirosina que é um transportador intermediário de elétrons entre o P680 e o agrupamento de Mn (segundo Tommos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

Figure 12.13

Structural model of the PSI reaction center, a schematic representation showing the organization of the two major proteins in this complex, the *psaA* and *psaB* subunits, designated here as A and B. Electrons are transferred from P700 to a chlorophyll molecule, A_0 , then on to the A_1 electron acceptor, phylloquinone. Electron transfer then proceeds through a series of Fe-S centers, designated F_X , F_A , and F_B , and ultimately to the soluble iron-sulfur protein, ferredoxin (Fdx). P700⁺ received electrons from reduced plastocyanin (PC). Several PSI subunits, such as *psaF*, *psaD*, and *psaE* are involved in the binding of soluble electron transfer substrates to the PSI complex.



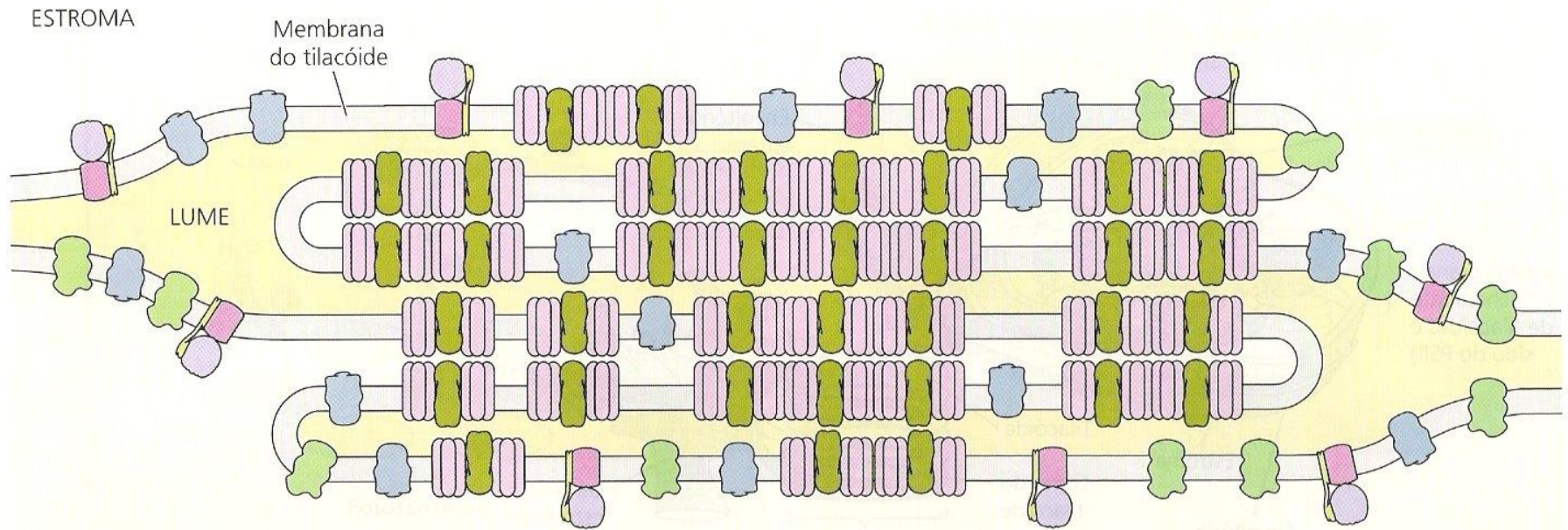


FIGURA 7.18 Organização dos complexos protéicos da membrana do tilacóide. O fotossistema II está localizado predominantemente na região empilhada das membranas dos tilacóides; o fotossistema I e a ATP sintase encontram-se na região não empilhada projetando-se para o estroma. Os complexos citocromo b_6f 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).

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 "

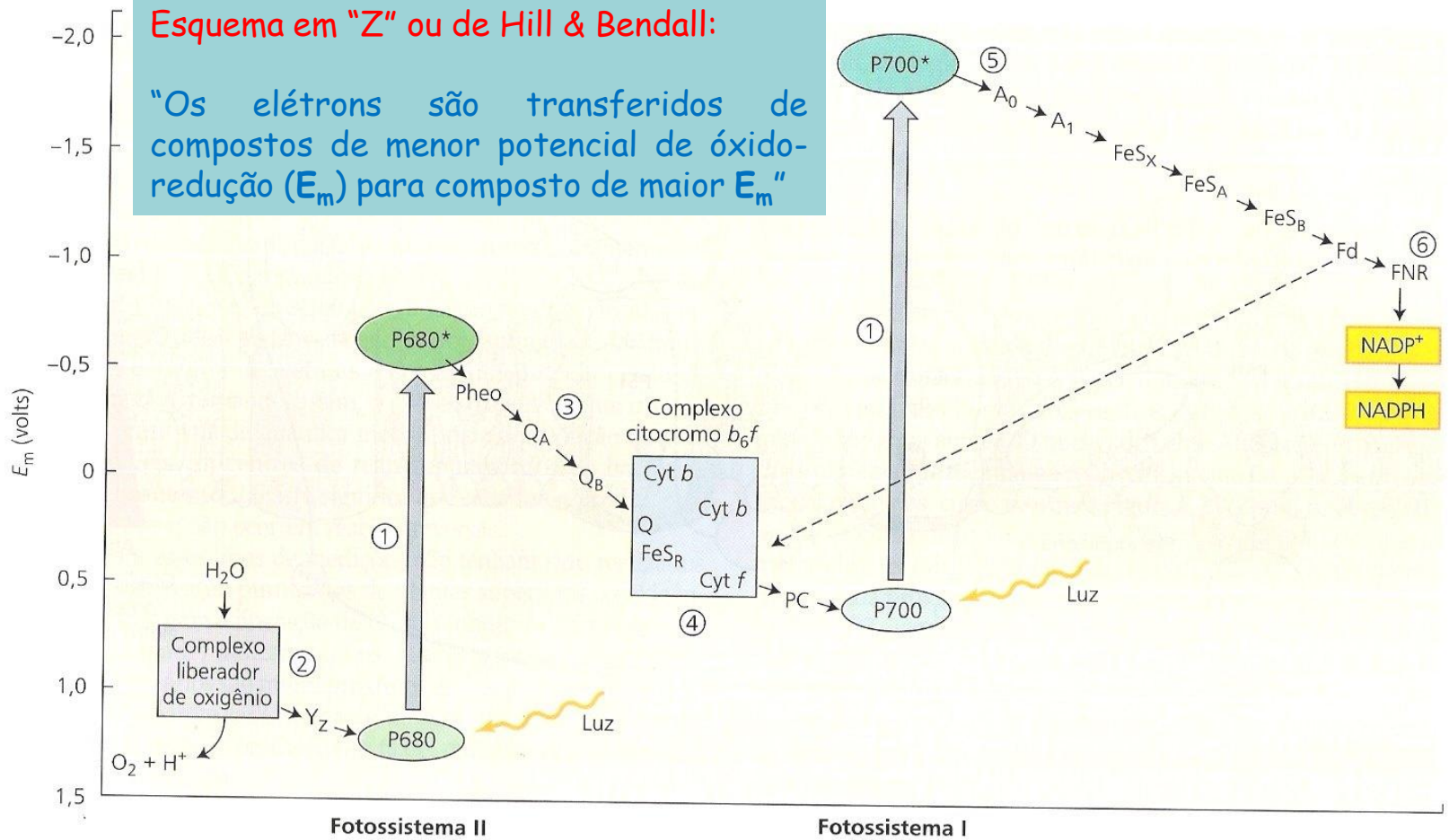


FIGURA 7.21 Detalhamento do esquema Z para organismos fotossintetizantes produtores de O_2 . Os carreadores redox estão posicionados no ponto médio de seu potencial redox (em pH 7). (1) As setas verticais representam a absorção de fótons pelas clorofilas do centro de reação: P680 para o fotossistema 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 aceitador de elétrons do $P700^*$ (A_0) seja uma clorofila e o aceitador 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).

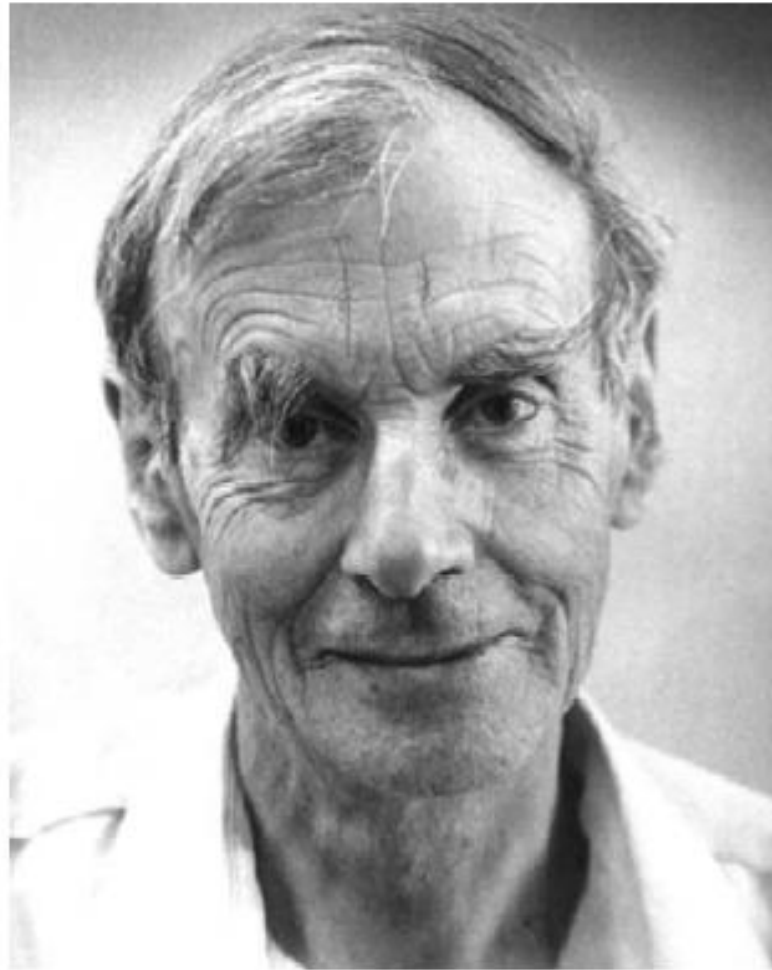


Figure 1. Robert Hill (1899–1991).

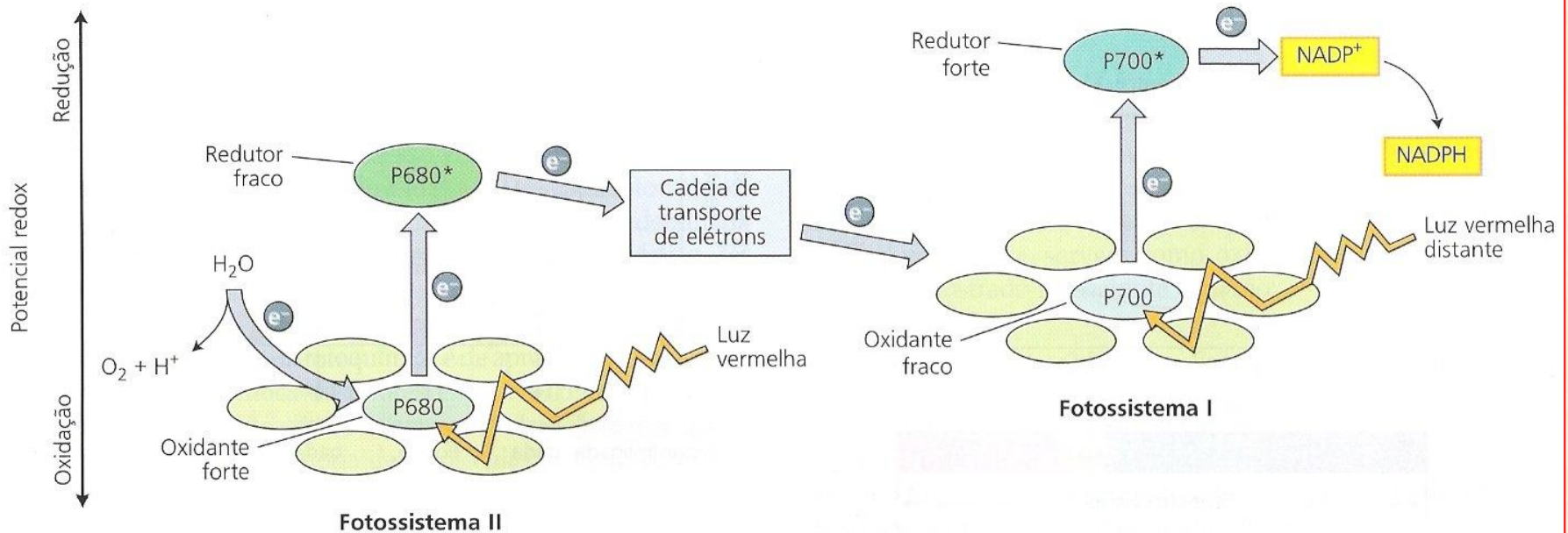
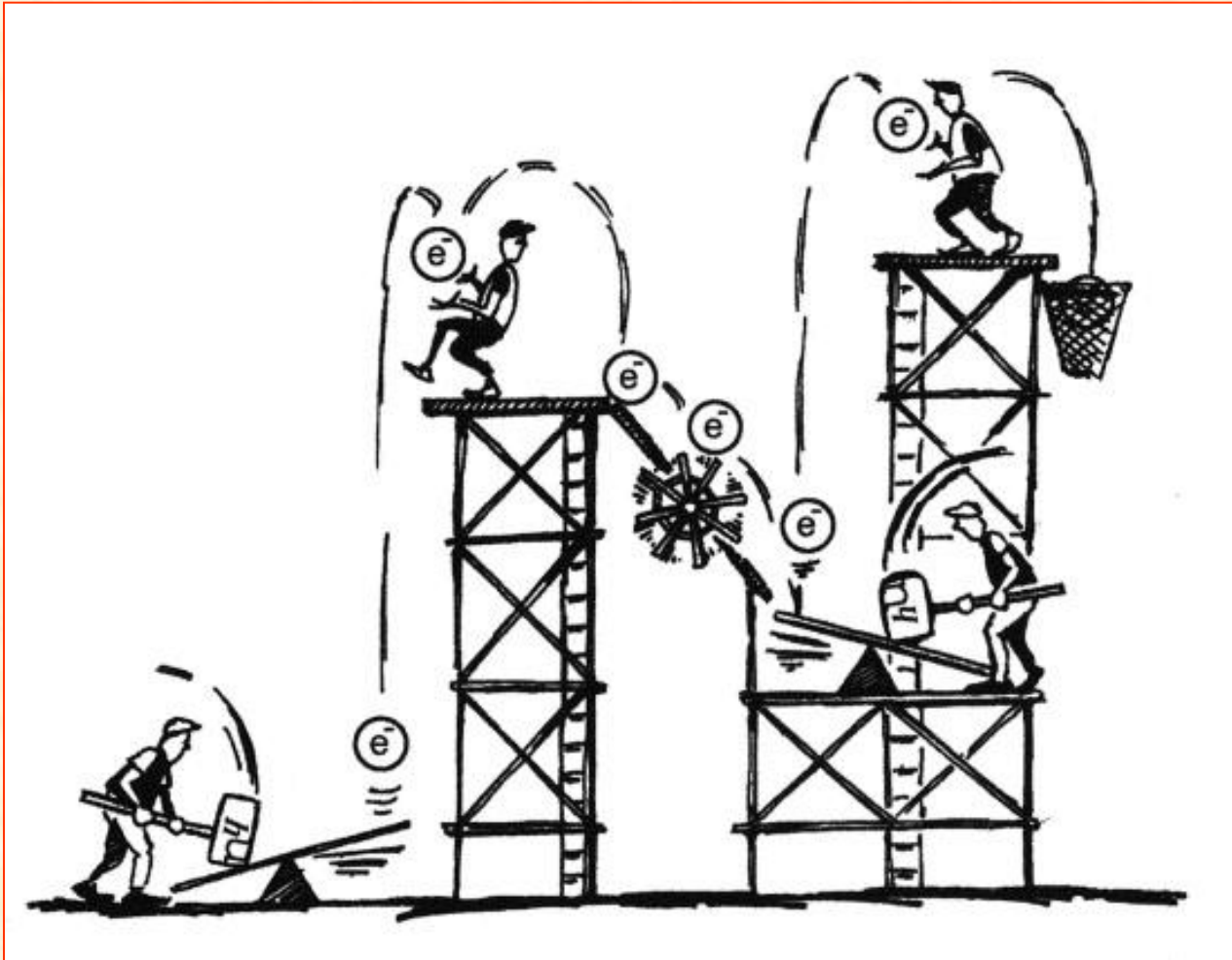
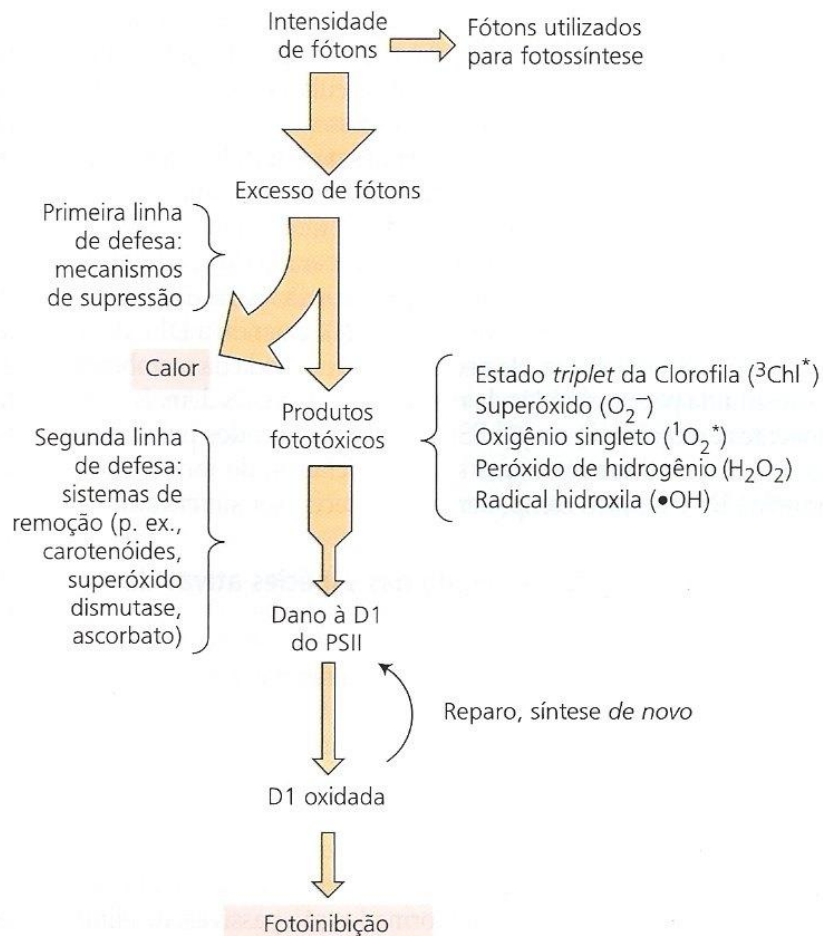


FIGURA 7.14 Esquema Z da fotossíntese. A luz vermelha absorvida pelo fotossistema II (PSII) produz um oxidante forte e um redutor fraco. A luz vermelha distante absorvida pelo fotossistema I (PSI) produz um oxidante fraco e um forte redutor forte. O oxidante forte gerado pelo PSII oxida a água, enquanto 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.

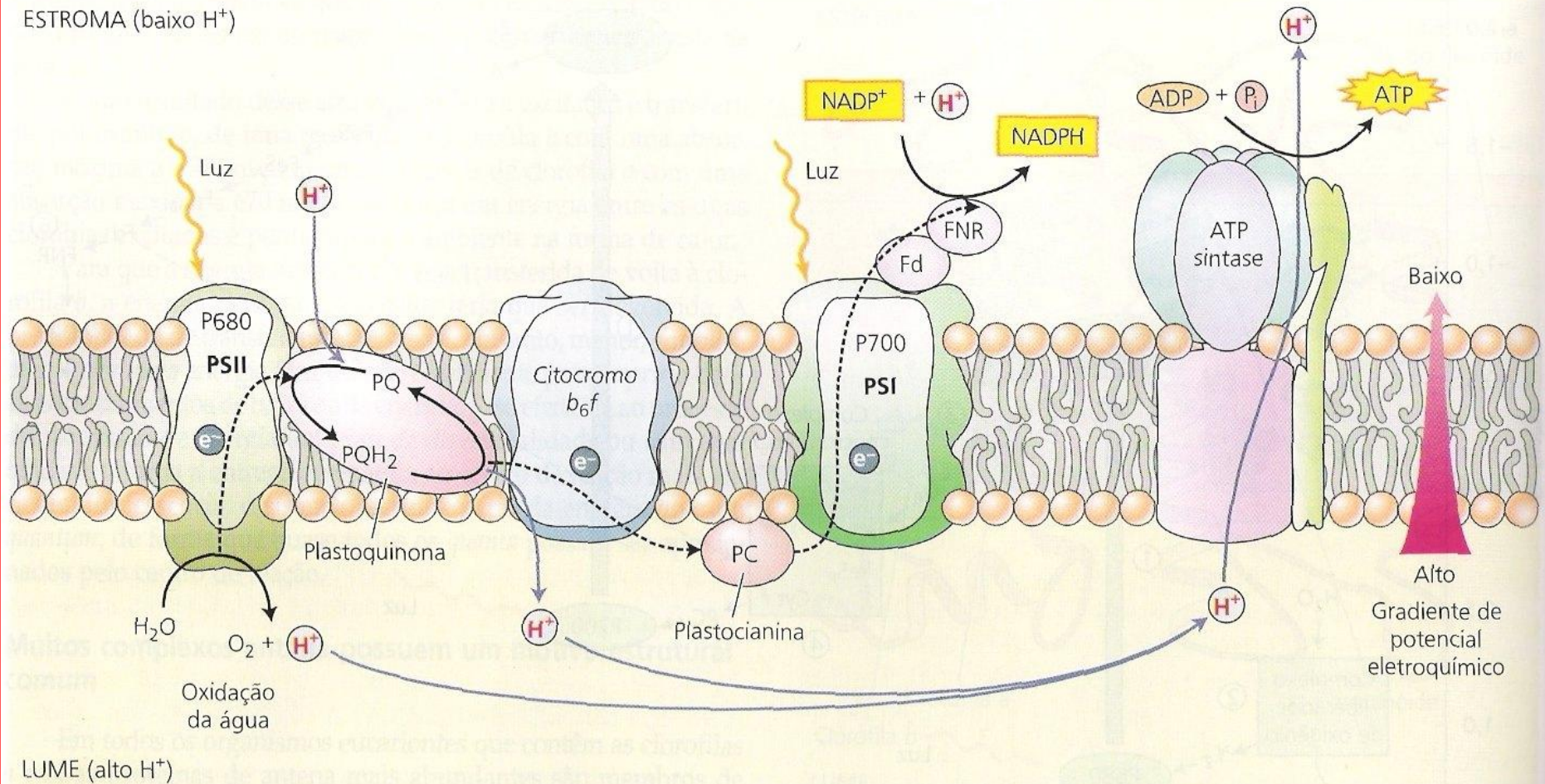


Cartoon representation of Z-scheme

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).

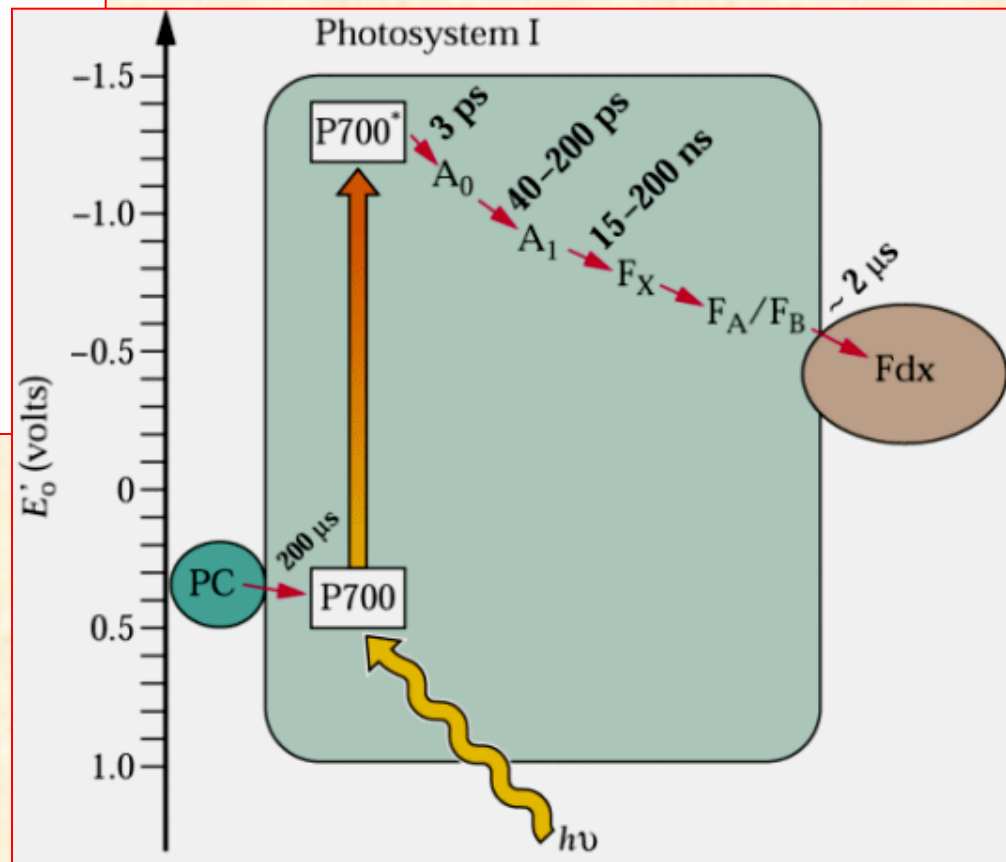
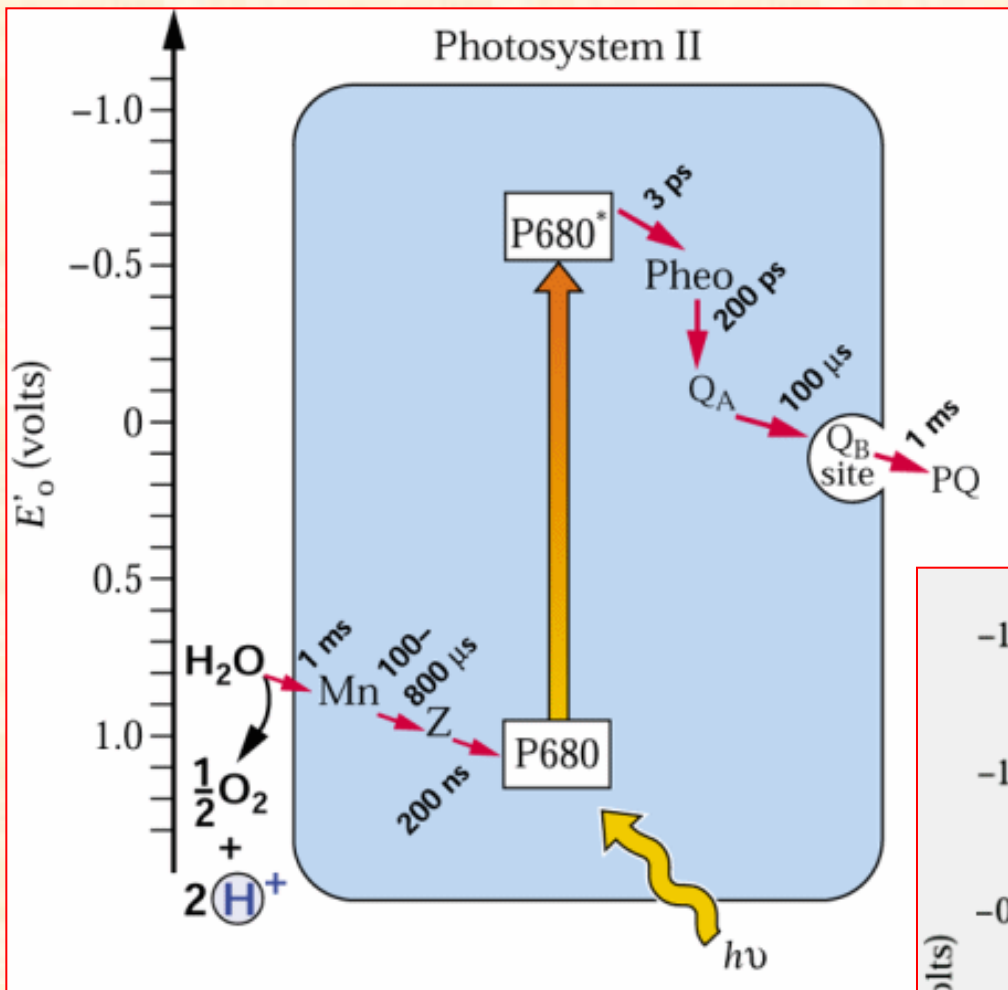


ESTROMA (baixo H^+)



LUME (alto H^+)

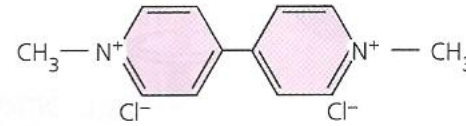
FIGURA 7.22 A transferência de elétrons e prótons na membrana do tilacóide é feita vetorialmente por quatro complexos protéicos. A água é oxidada e os prótons são liberados no lume pelo PSII. O PSI reduz o $NADP^+$ a $NADPH$ no estroma, por meio da ferredoxina (Fd) e da flavoproteína ferredoxina-NADP 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.



(A)



DCMU (diuron)
(diclorofenil-dimetiluréia)



Paraquat
(metil viologen)

(B)

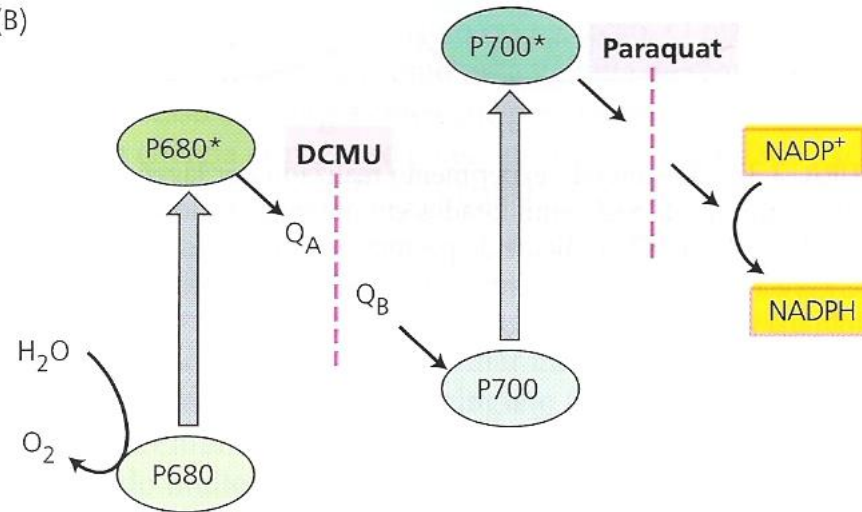
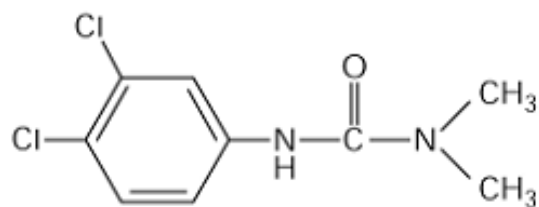
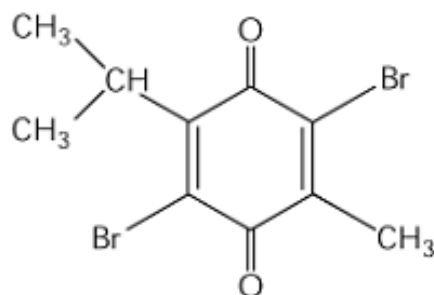


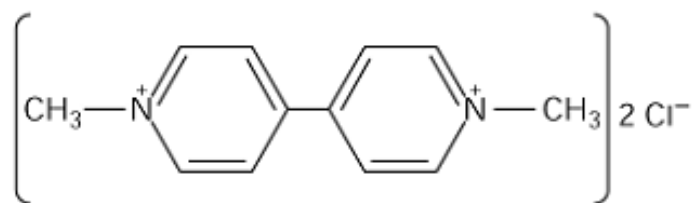
FIGURA 7.31 Estrutura química e mecanismo de ação de dois importantes herbicidas. (A) Estrutura química do diclorofenil-dimetiluréia (DCMU) e metil viologen (paraquat), herbicidas que bloqueiam o fluxo de elétrons fotossintéticos. O DCMU é também conhecido como diuron. (B) Sítios de ação dos dois herbicidas. 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.



DCMU, an inhibitor of PSII



DBMIB, an inhibitor of the Cyt b_6f complex



Paraquat (methyl viologen), an inhibitor of PSI

Figure 12.32

Chemical structures of three inhibitors of the photosynthetic electron transport chain: DCMU, 3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea; DBMIB, 2,5-dibromo-3-methyl-6-isopropyl-*p*-benzoquinone; and paraquat.

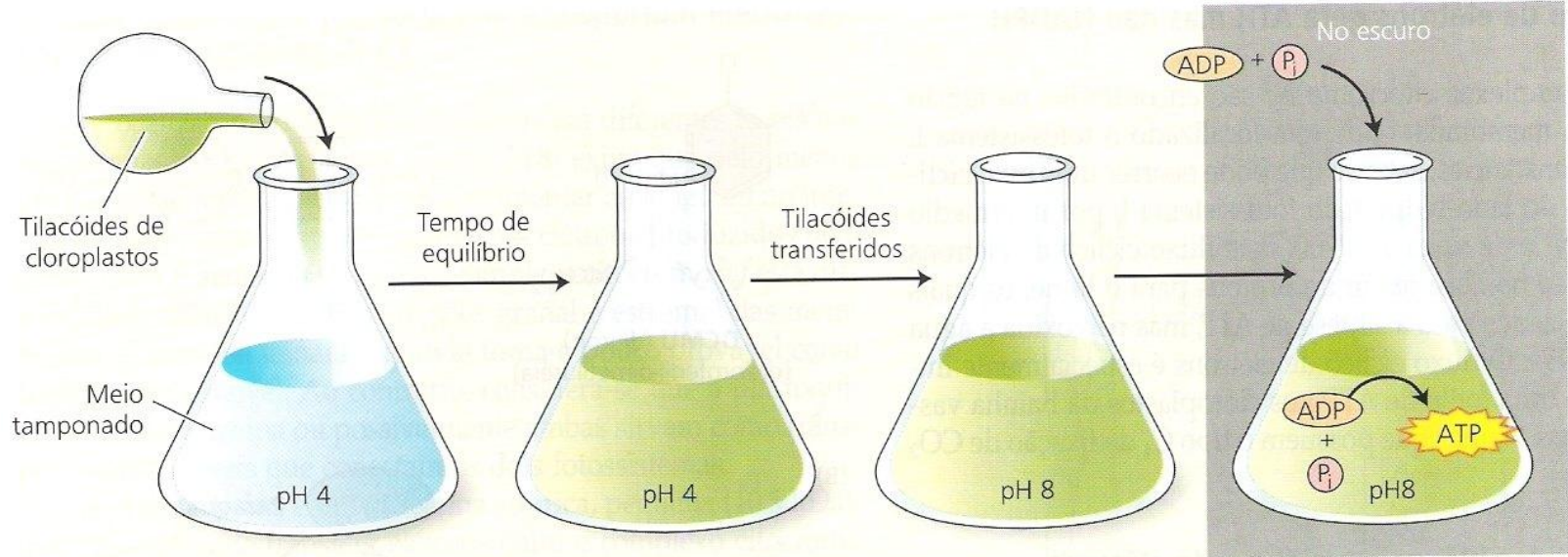
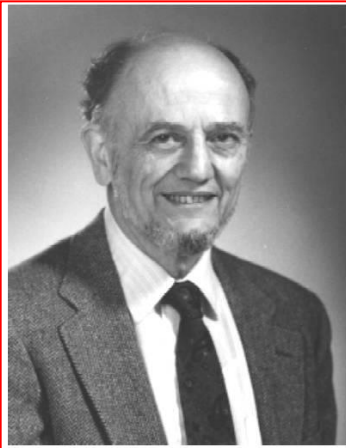


FIGURA 7.32 Resumo do experimento realizado por Jagendorf e colaboradores. Os tilacóides isolados de cloroplastos e mantidos previamente em pH 8 são equilibrados em um meio ácido em pH 4. Os tilacóides são, então, transferidos para um tampão em pH 8 contendo ADP e P_i . O gradiente de prótons gerado 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.



André Tridon Jagendorf
 (Courtesy of Division of Rare & Manuscript
 Collections, Cornell University Library)

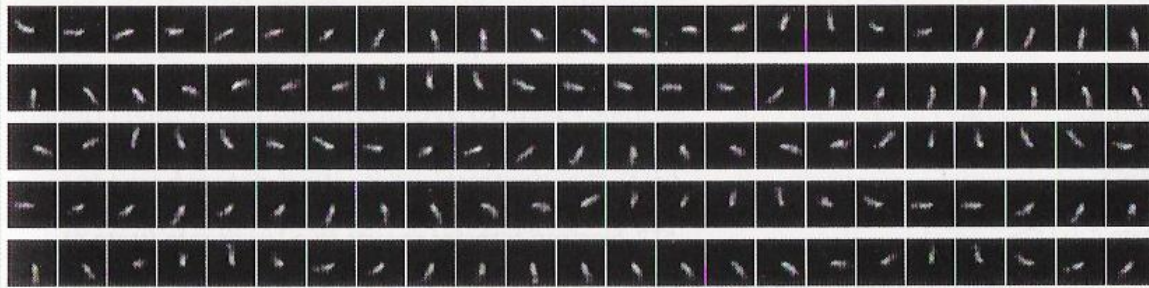


Figure 3
Sequential images of the rotating actin filament attached to the γ subunit, as viewed in a fluorescence microscope. (From Noji et al. 1997, courtesy of S. Noji.)

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 γ subunit using another protein as a "glue." They then attached the F_1 complex upside down to a glass surface. If the γ 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 γ 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 γ 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 γ subunit made it possi-

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 δ 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 γ 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 δ subunit is located on the outside of the β 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 γ subunit (and possibly the F_0 complex) serves as the "rotor." (From Junge et al. 1997.)

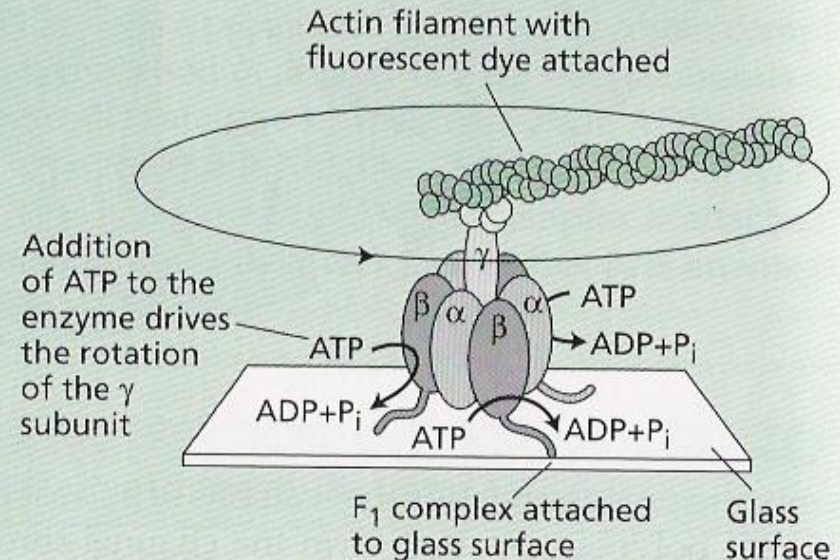


Figure 2 A method for visualizing rotation of the γ subunit. A fluorescently labeled actin filament was attached to one protruding end of the γ subunit. The F_1 complex was then attached upside down to a coverslip. When ATP was added to the coverslip, the actin filament rotated. (After Noji et al. 1997.)

Fonte Nova



Arena Pernambuco



Mineirão



Arena da Baixada



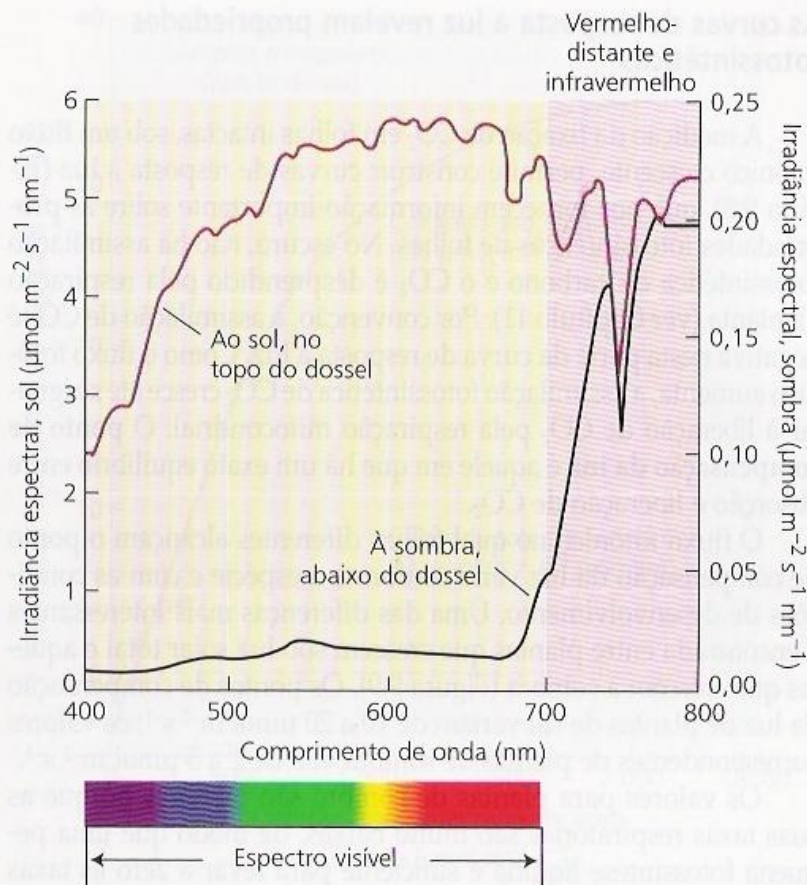


FIGURA 9.7 A distribuição espectral da luz solar, no topo de um dossel e sob o dossel. Para a luz solar infiltrada, a irradiância total foi de $1.900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; para a sombra, foi de $17,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A maior parte da radiação fotossinteticamente ativa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

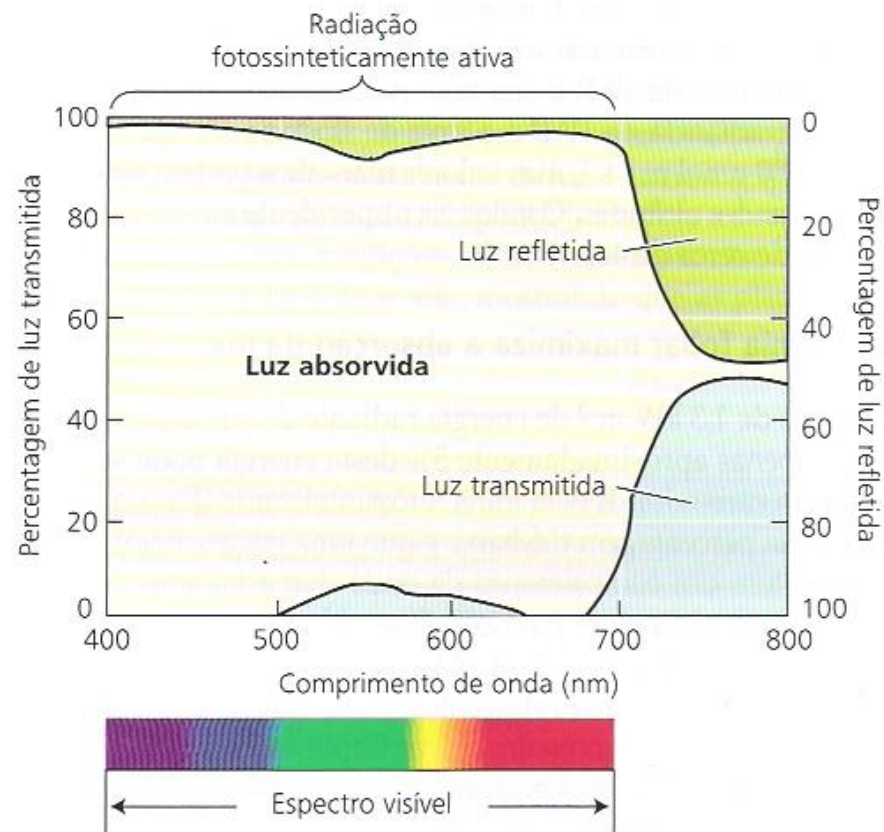


FIGURA 9.3 Propriedades ópticas de uma folha de feijoeiro, sendo mostradas as porcentagens de luz absorvida, refletida e transmitida, como função do comprimento de onda. A luz verde, transmitida e refletida na faixa de 500 a 600 nm, dá a cor verde às folhas. Observe que a maior parte da luz acima de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

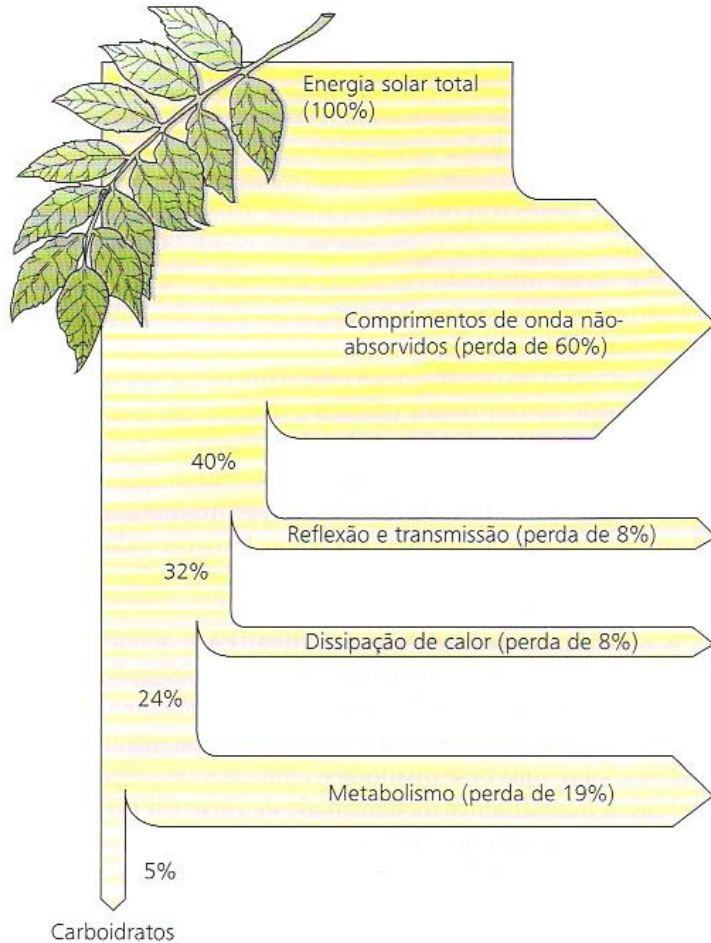
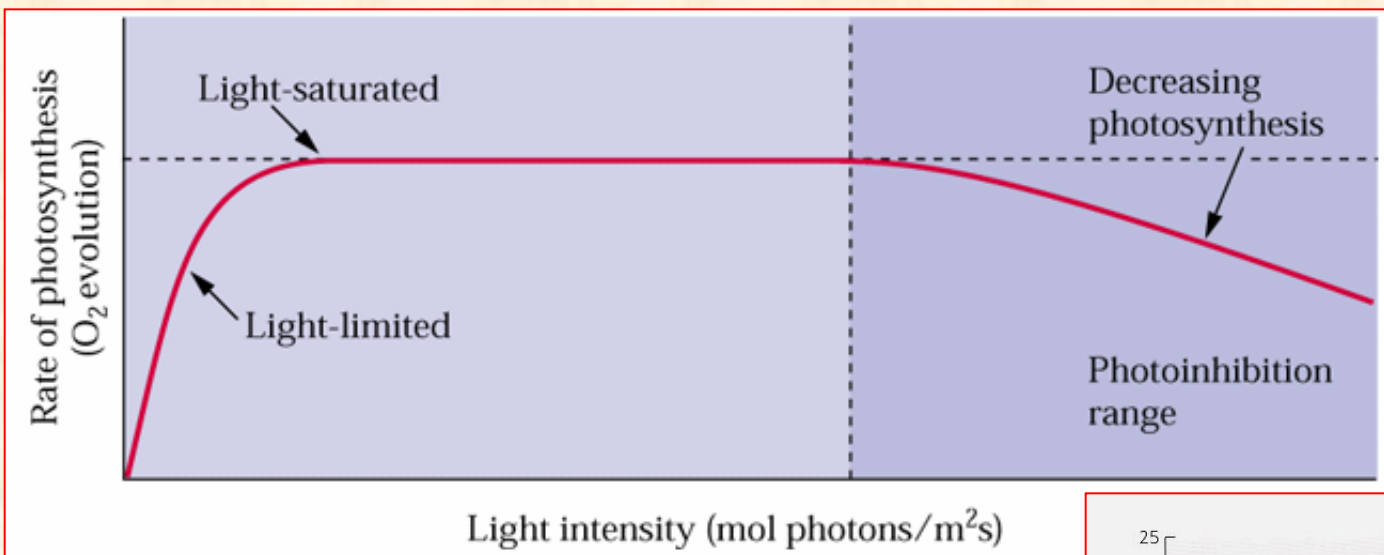


FIGURA 9.2 Conversão de energia solar em carboidratos por uma folha. Da energia total incidente, apenas 5% é convertido em carboidratos.



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.



Reparo da proteína D1 no PSII

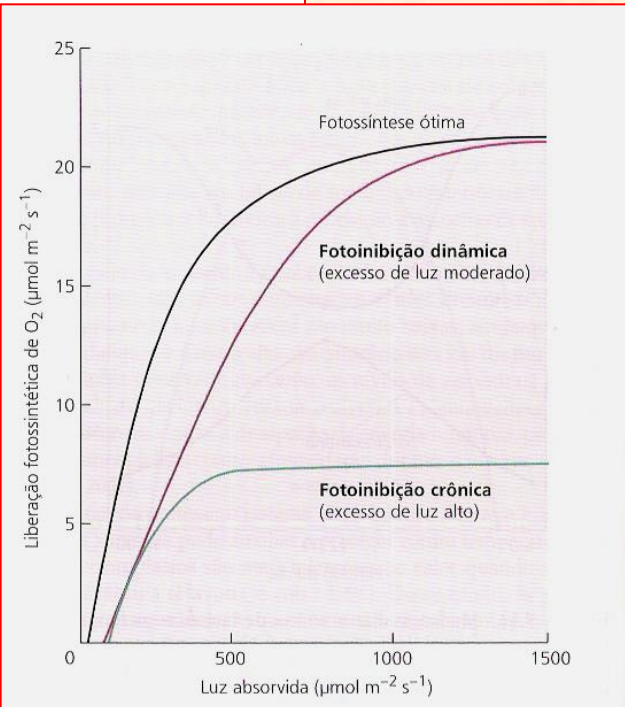
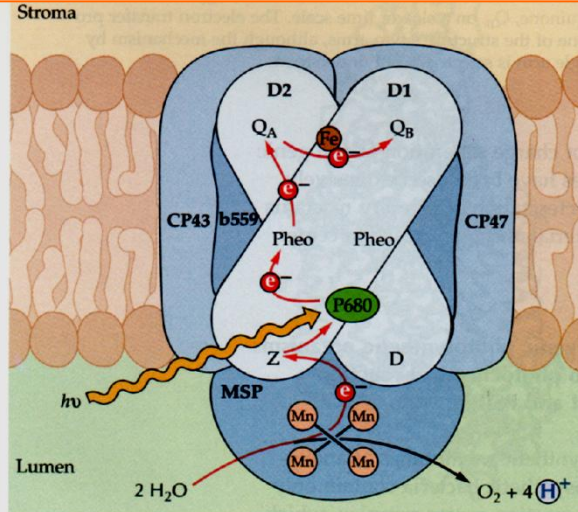
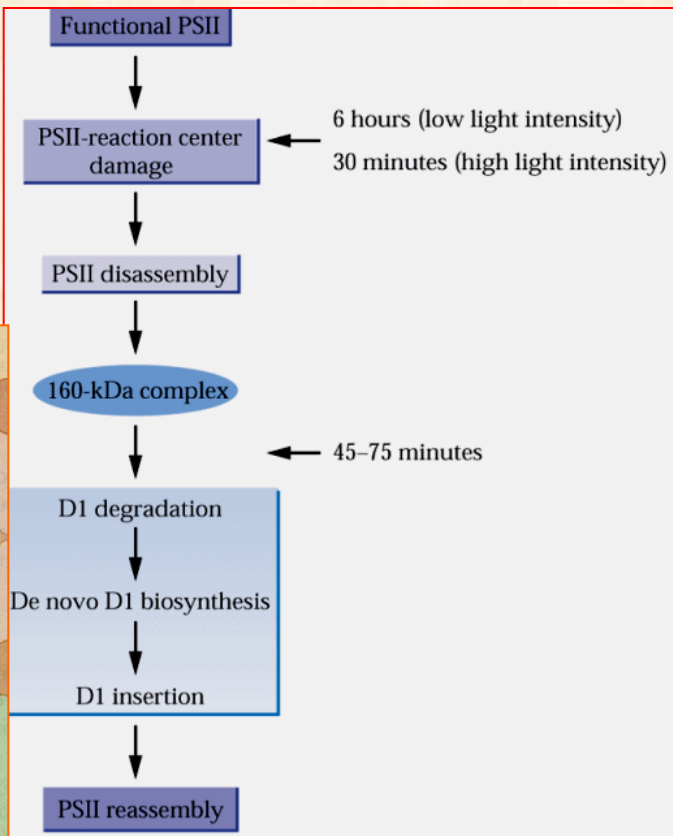
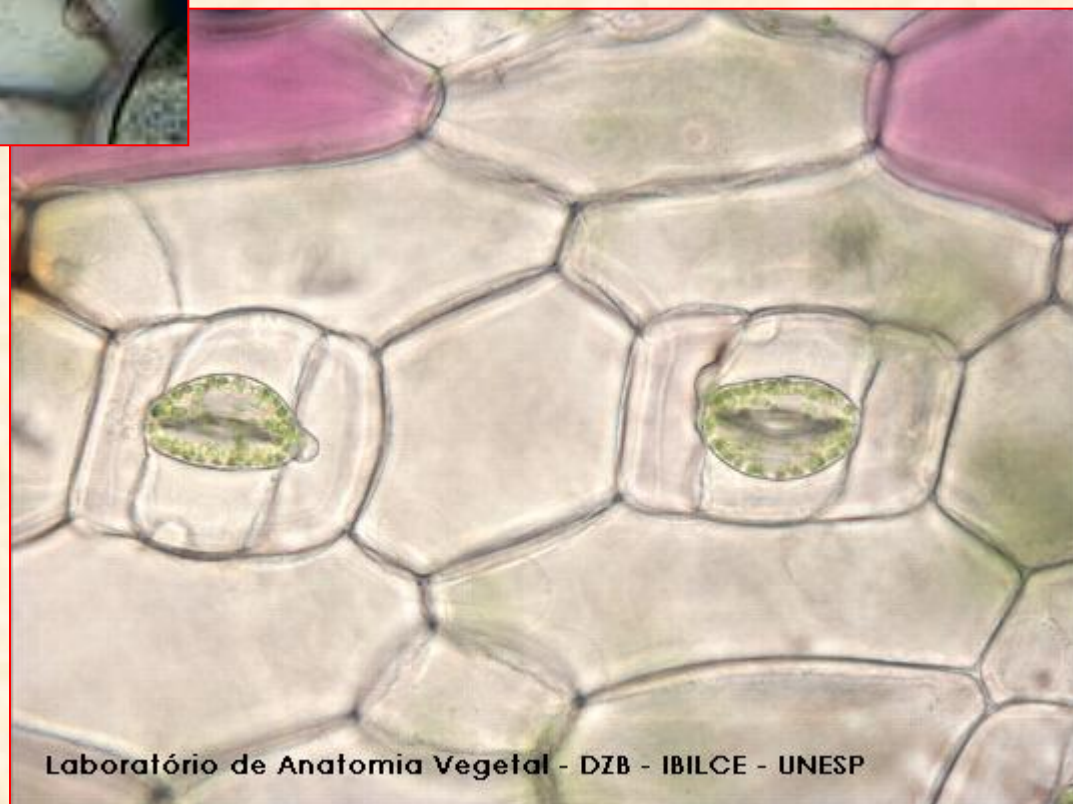
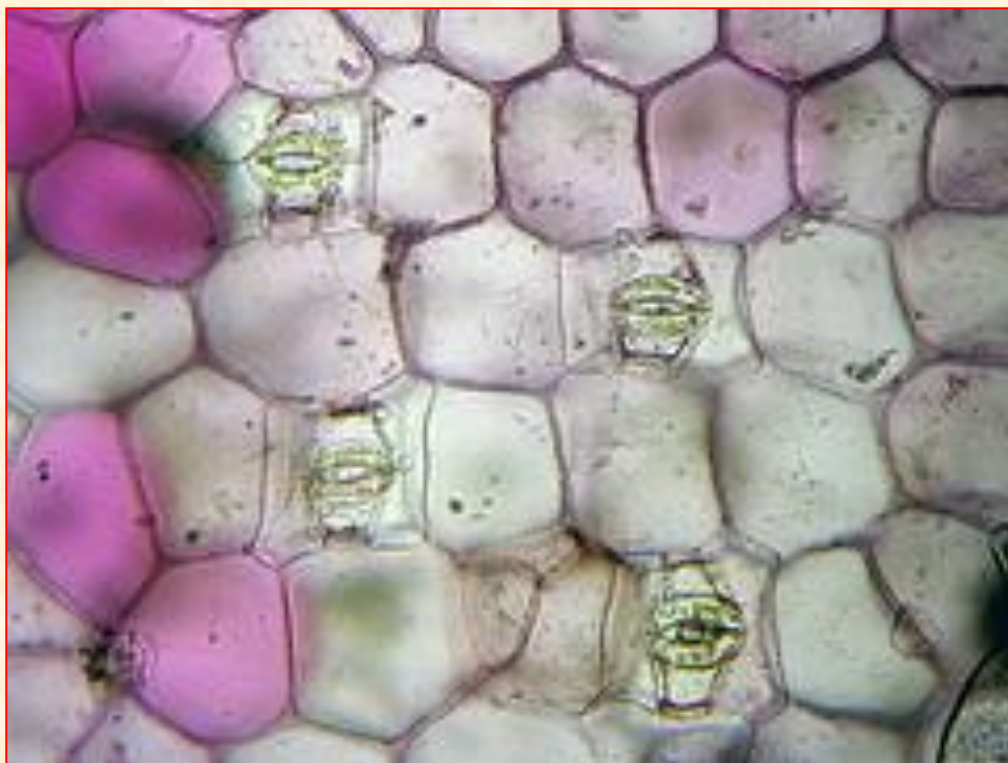


FIGURA 9.15 Mudanças nas curvas de fotossíntese em resposta à luz, causadas pela fotoinibição. A exposição a níveis moderados de excesso de luz pode diminuir a eficiência quântica (inclinação reduzida da curva), sem redução da taxa fotossintética máxima, condição denominada fotoinibição dinâmica. A exposição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

FOTOSSÍNTESE

Fase Bioquímica



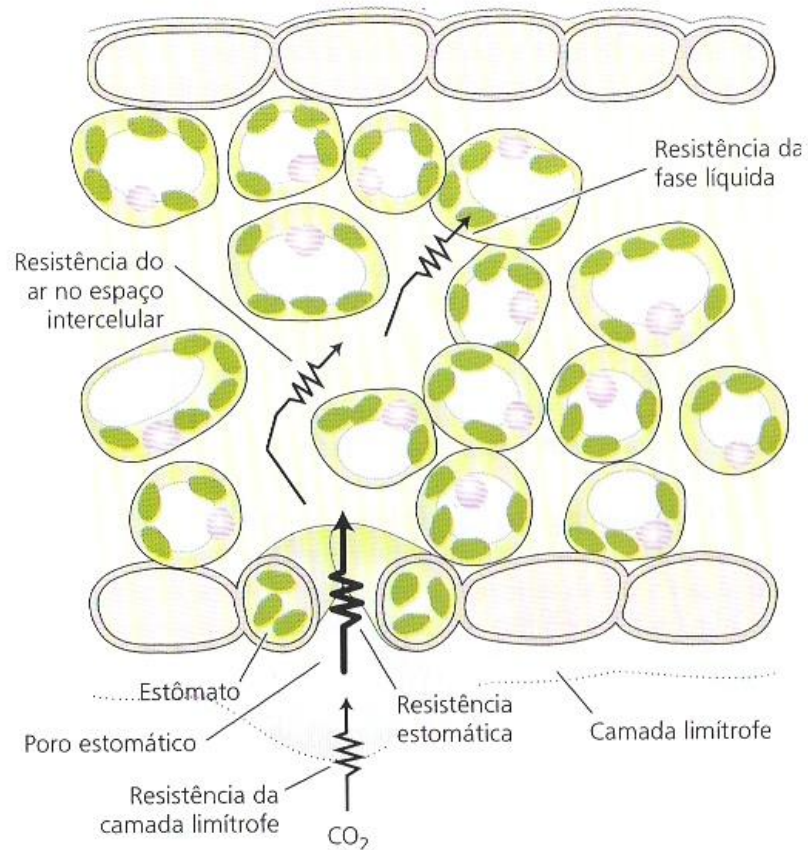
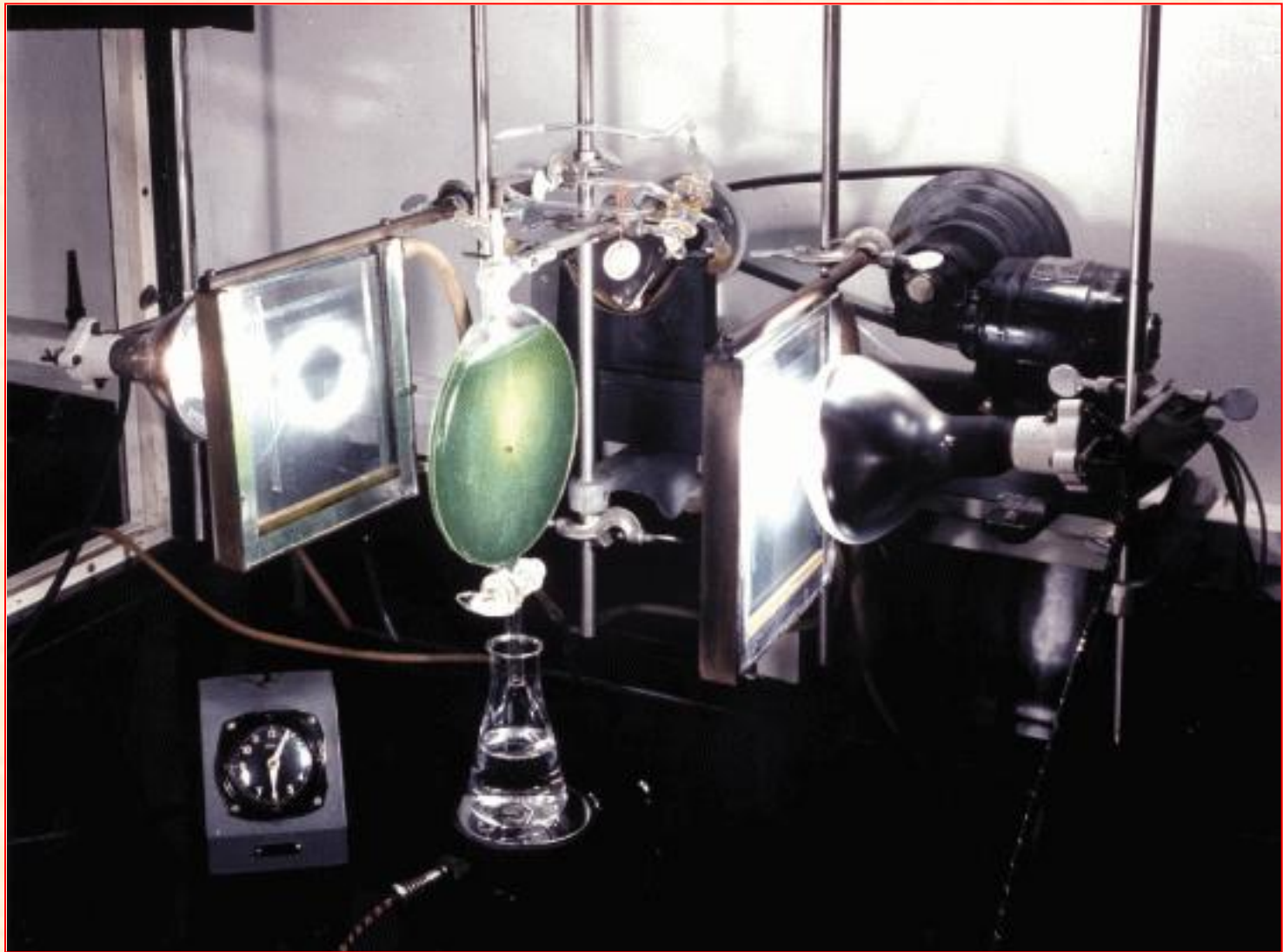
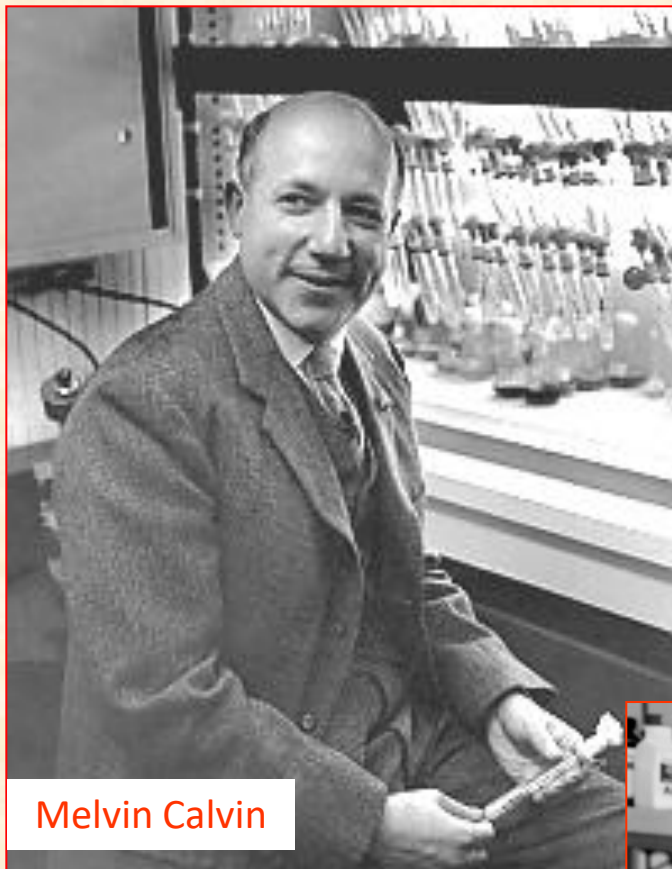
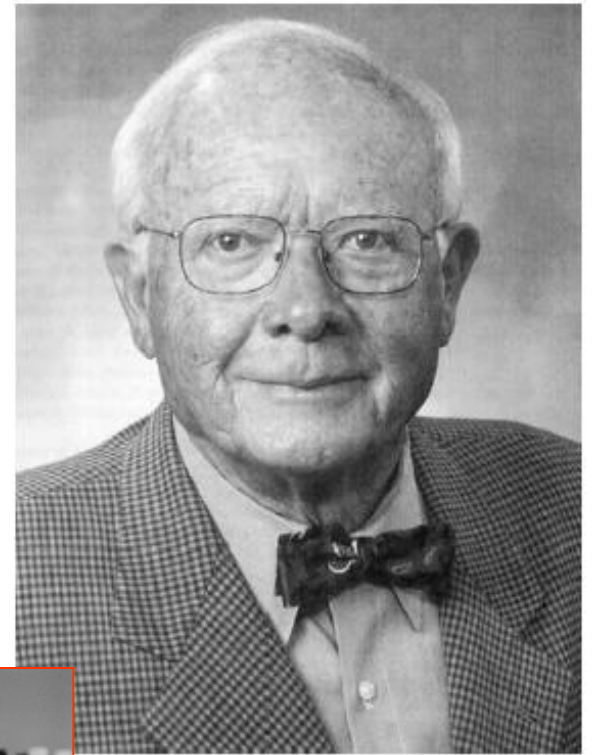


FIGURA 9.17 Pontos de resistência à difusão do CO₂ do exterior da folha para os cloroplastos. O poro estomático é o ponto de maior resistência à difusão do CO₂.*

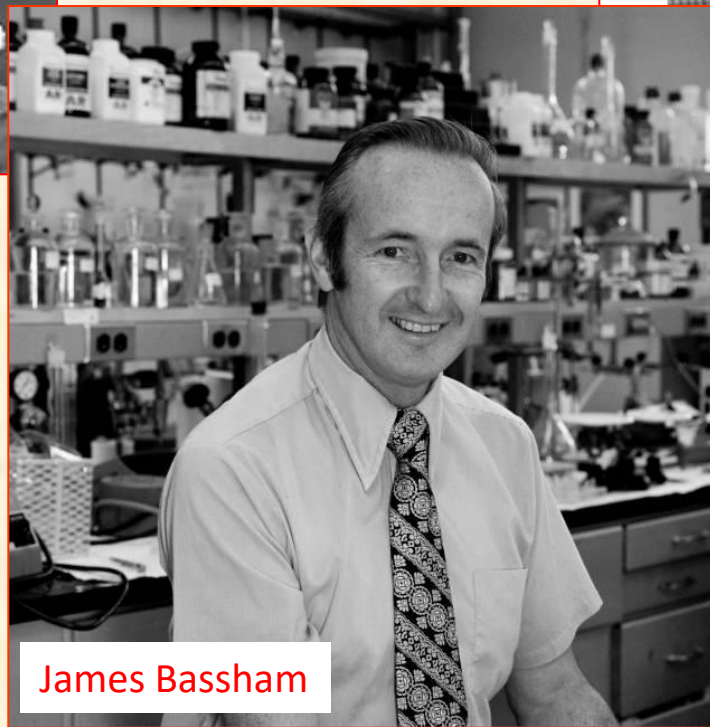




Melvin Calvin



Andrew A. Benson



James Bassham

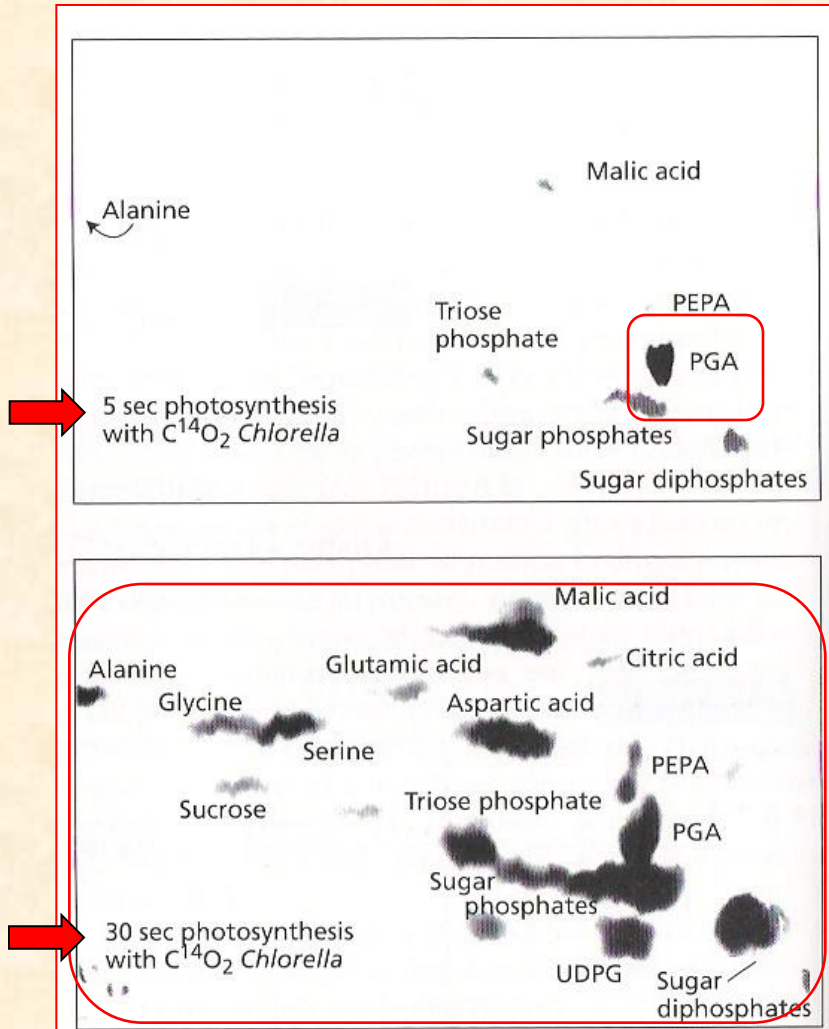
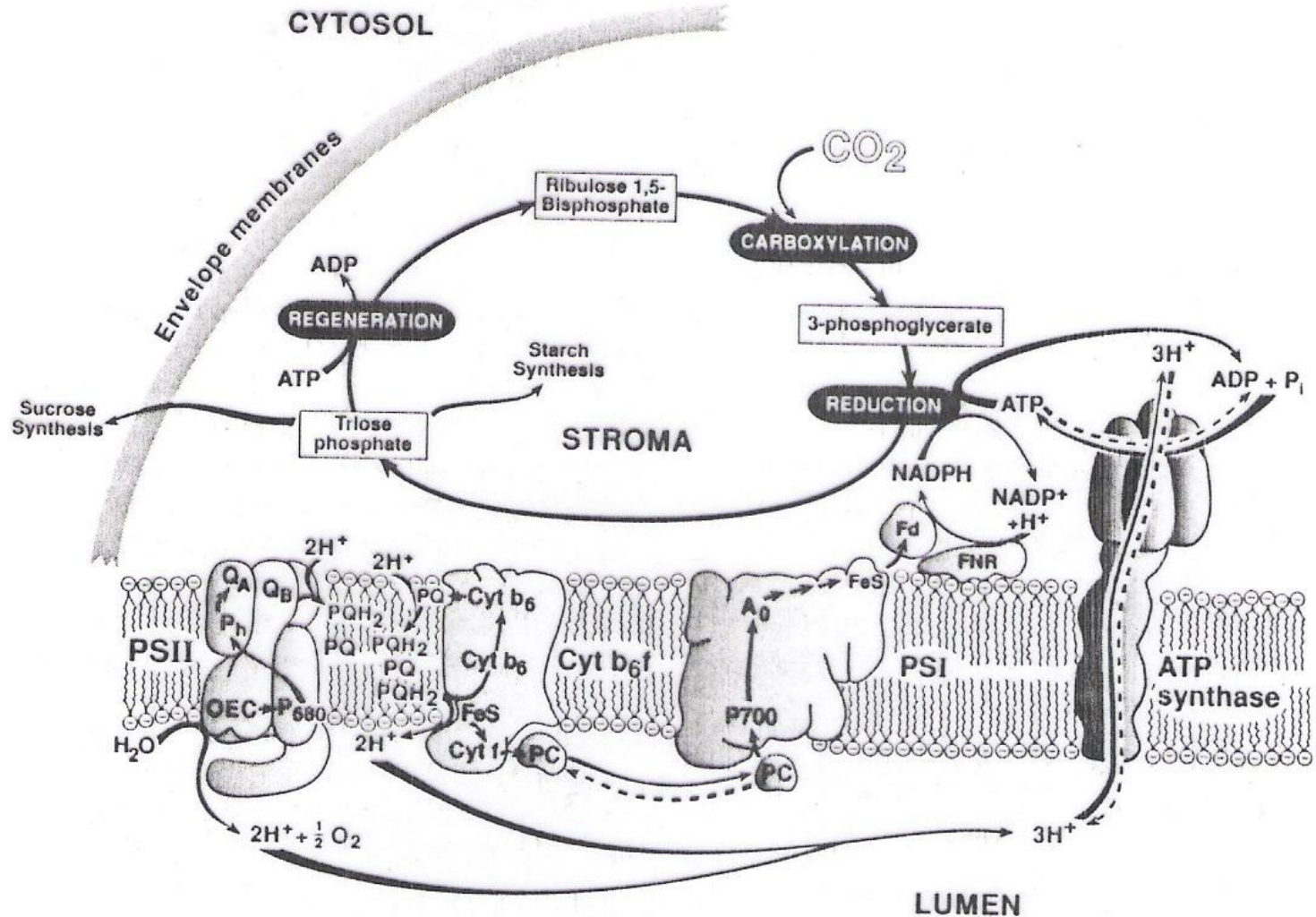


Figure 8.5 Autoradiograms showing the labeling of carbon compounds in the alga *Chlorella* after exposure to $^{14}CO_2$. The time intervals shown in the figures indicate the length of exposure to the radiolabel. At the indicated time intervals, the reaction was terminated, by plunging of the contents 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.)

Ciclo C₃; Ciclo de Calvin; Ciclo de Redução do Carbono Fotossintético



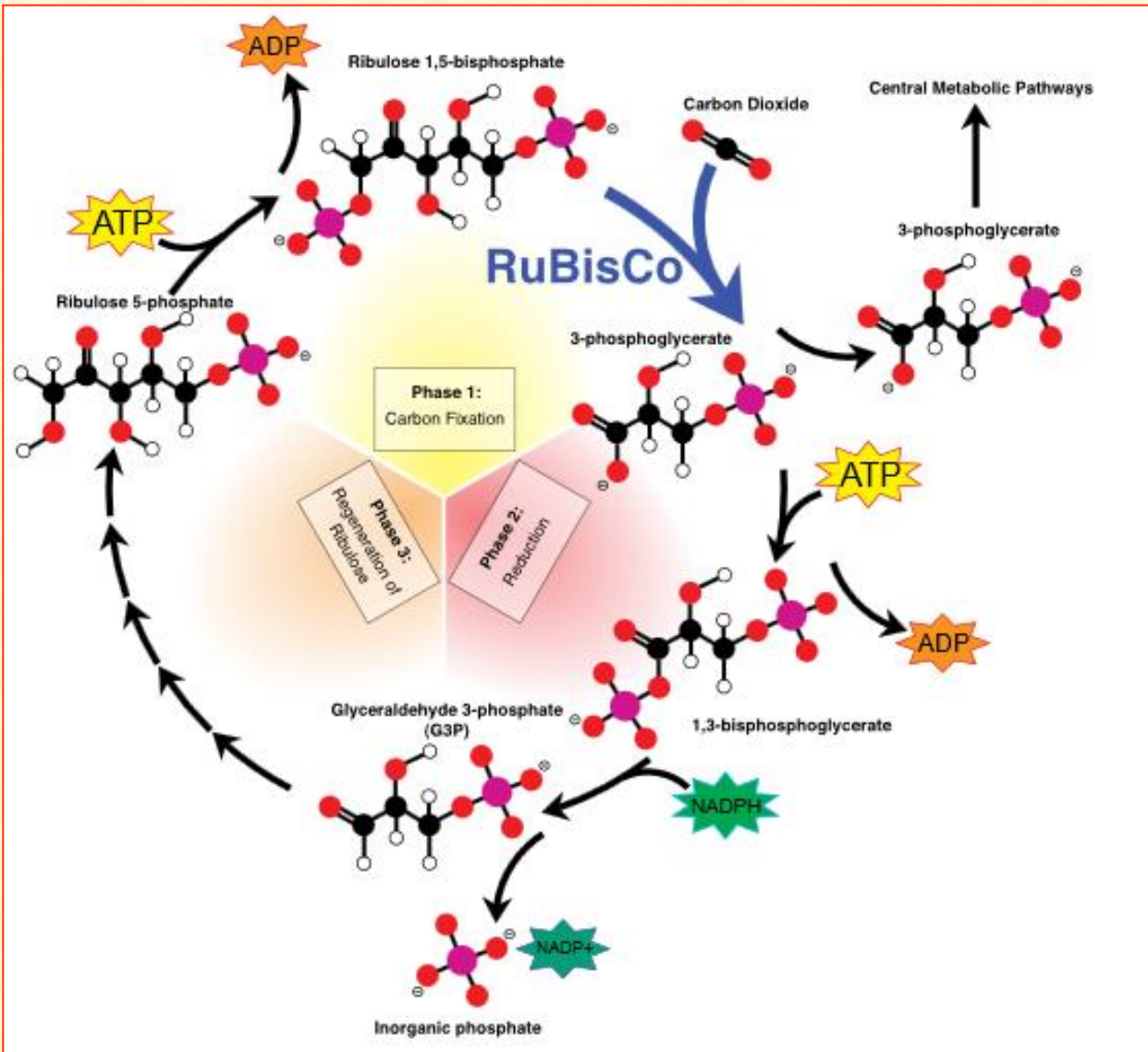
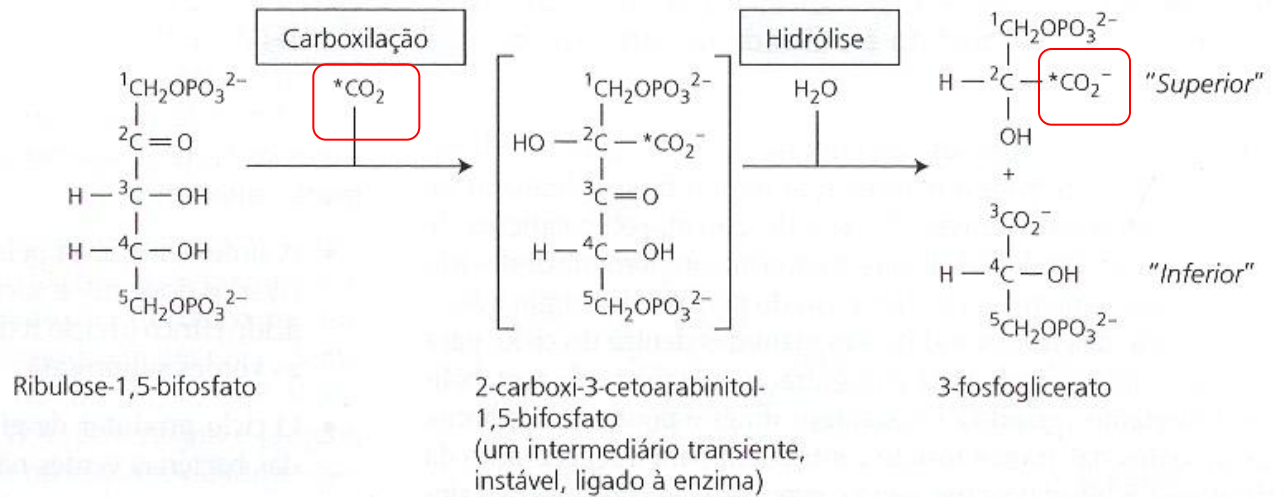
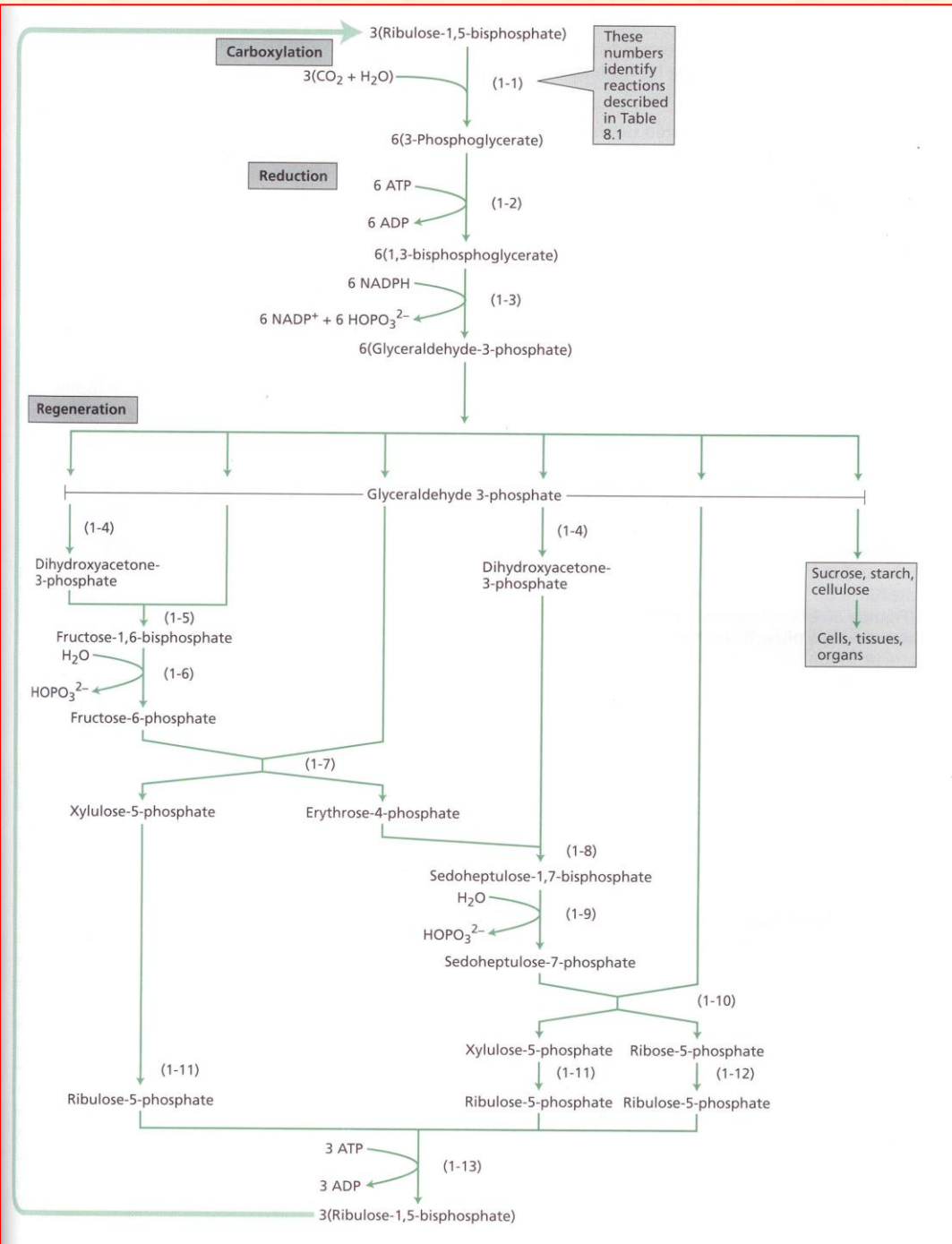


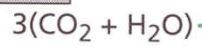
FIGURA 8.4 A carboxilação da ribulose-1,5-bifosfato pela rubisco.





Carboxylation

3(Ribulose-1,5-bisphosphate)



(1-1)

These numbers identify reactions described in Table 8.1

6(3-Phosphoglycerate)

Reduction

6 ATP

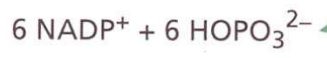
(1-2)

6 ADP

6(1,3-bisphosphoglycerate)

6 NADPH

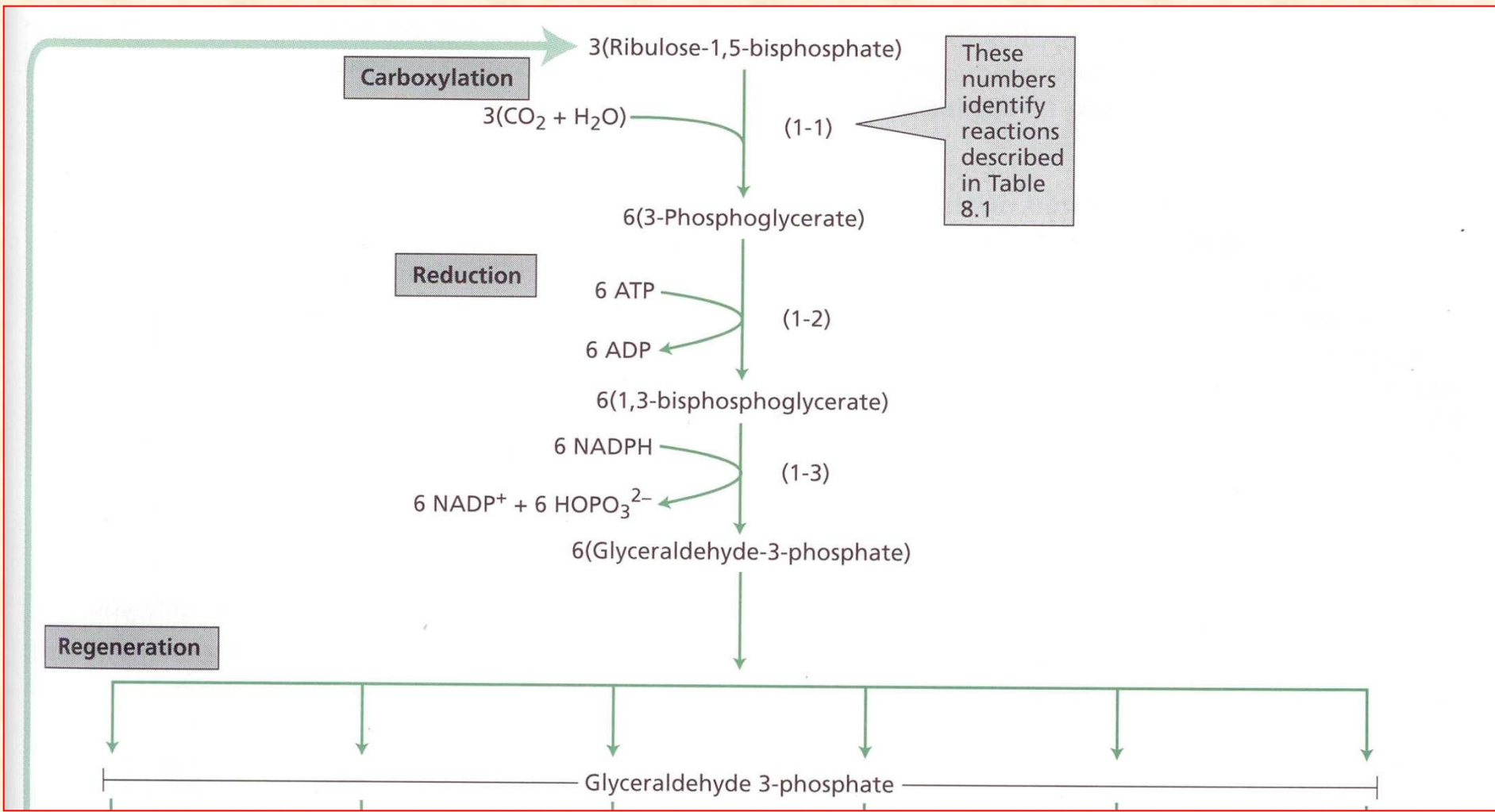
(1-3)



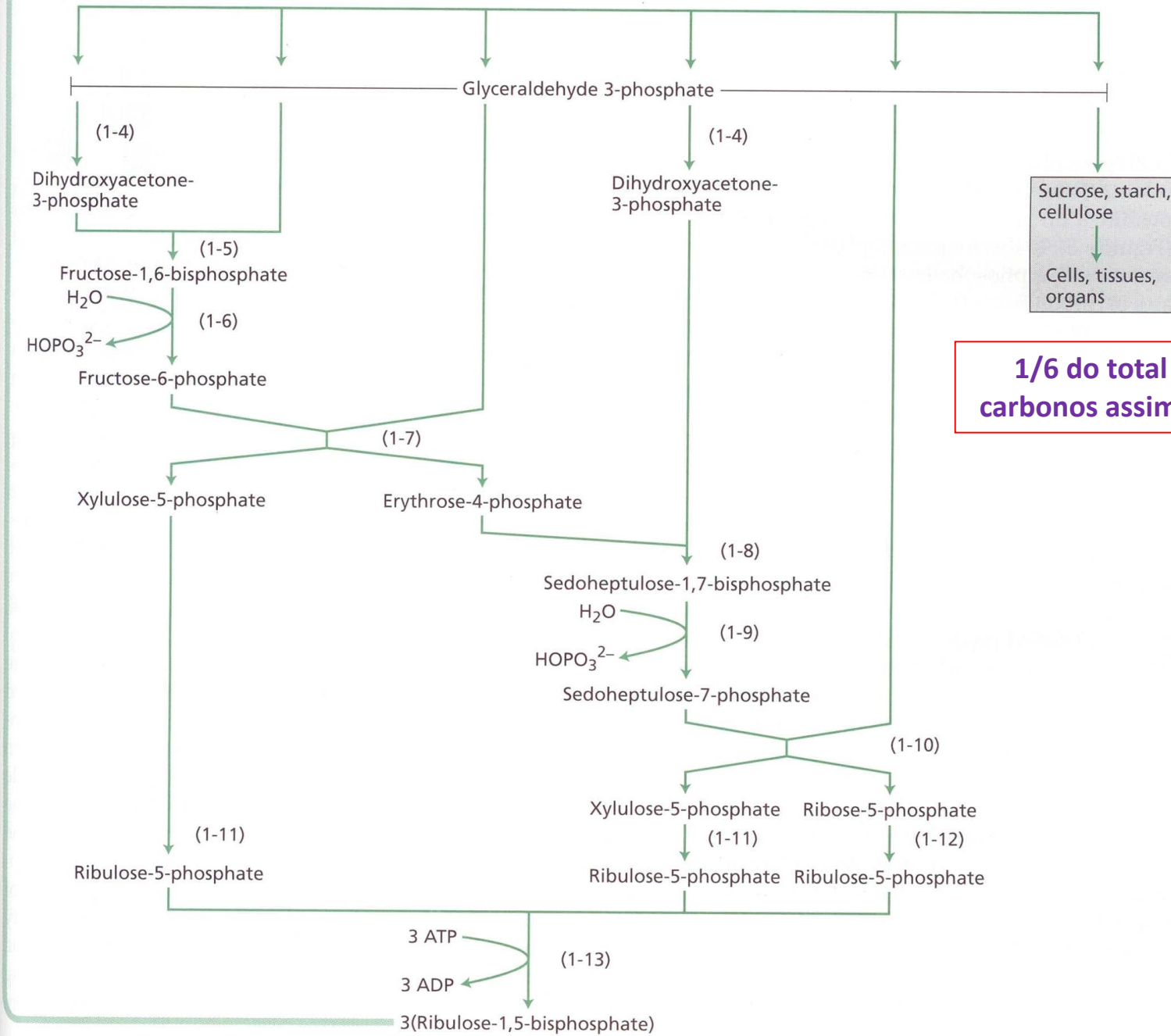
6(Glyceraldehyde-3-phosphate)

Regeneration

Glyceraldehyde 3-phosphate



Regeneration



Sucrose, starch, cellulose
↓
Cells, tissues, organs

1/6 do total dos carbonos assimilados

TABELA 8.1
Reações do ciclo de Calvin

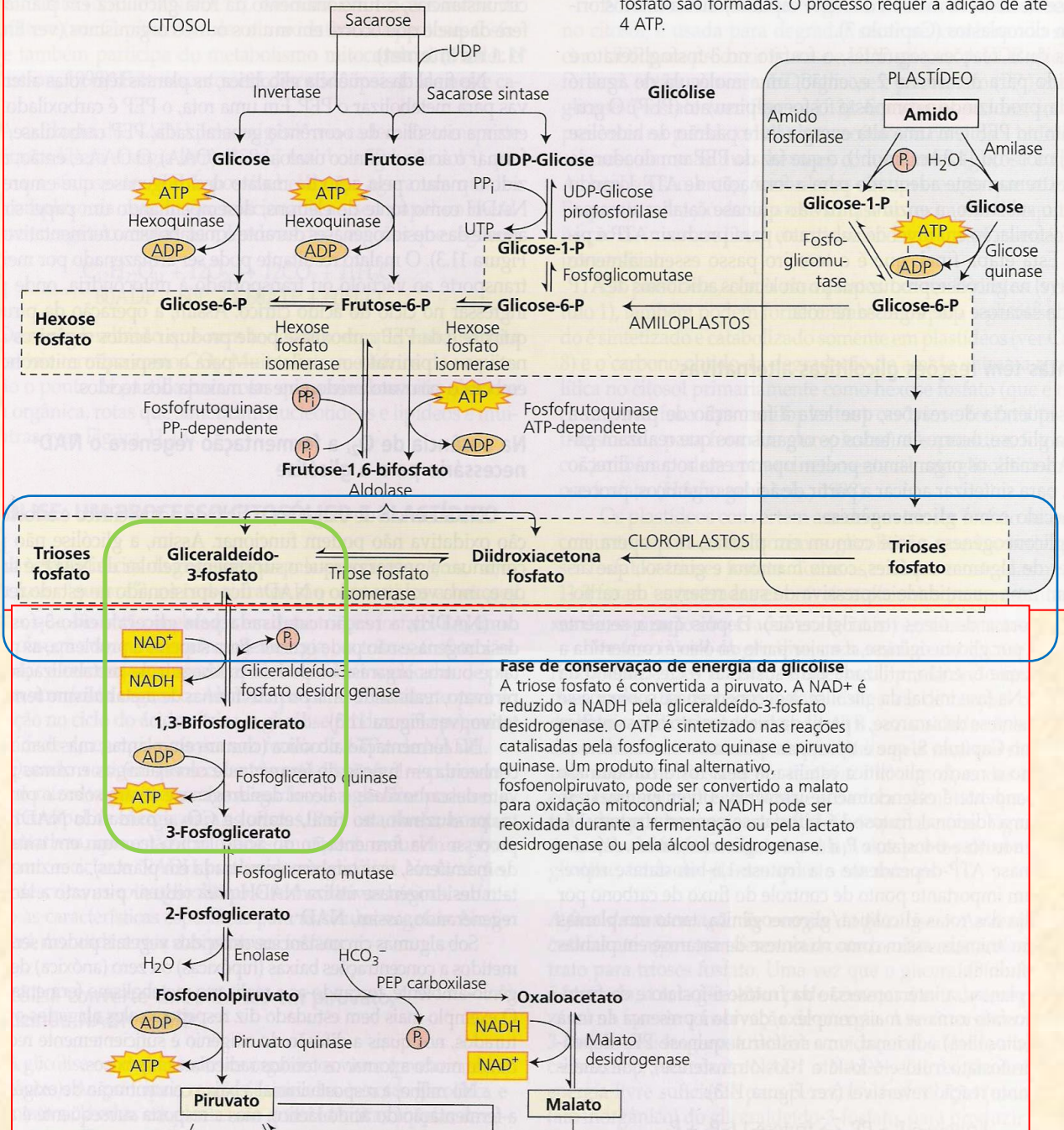
Enzima	Reação
1. Ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase	$6 \text{ Ribulose-1,5-bifosfato} + 6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 12 \text{ (3-fosfoglicerato)} + 12 \text{ H}^+$
2. 3-Fosfoglicerato quinase	$12 \text{ (3-Fosfoglicerato)} + 12 \text{ ATP} \rightarrow 12 \text{ (1,3-bifosfoglicerato)} + 12 \text{ ADP}$
3. NADP:gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase	$12 \text{ (1,3-Bifosfoglicerato)} + 12 \text{ NADPH} + 12 \text{ H}^+ \rightarrow 12 \text{ gliceraldeído-3-fosfato} + 12 \text{ NADP}^+ + 12 \text{ P}_i$
4. Triosefosfato isomerase	$5 \text{ Gliceraldeído-3-fosfato} \rightarrow 5 \text{ diidroxiacetona-3-fosfato}$
5. Aldolase	$3 \text{ Gliceraldeído-3-fosfato} + 3 \text{ diidroxiacetona-3-fosfato} \rightarrow 3 \text{ frutose-1,6-bifosfato}$
6. Frutose-1,6-bifosfatase	$3 \text{ Frutose-1,6-bifosfato} + 3 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 3 \text{ frutose-6-fosfato} + 3 \text{ P}_i$
7. Transcetolase	$2 \text{ Frutose-6-fosfato} + 2 \text{ gliceraldeído-3-fosfato} \rightarrow 2 \text{ eritrose-4-fosfato} + 2 \text{ xilulose-5-fosfato}$
8. Aldolase	$2 \text{ Eritrose-4-fosfato} + 2 \text{ diidroxiacetona-3-fosfato} \rightarrow 2 \text{ Sedo-heptulose-1,7-bifosfato}$
9. Sedo-heptulose-1,7-bifosfatase	$2 \text{ Sedo-heptulose-1,7-bifosfato} + 2 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 2 \text{ sedo-heptulose-7-fosfato} + 2 \text{ P}_i$
10. Transcetolase	$2 \text{ Sedo-heptulose-7-fosfato} + 2 \text{ gliceraldeído-3-fosfato} \rightarrow 2 \text{ ribose-5-fosfato} + 2 \text{ xilulose-5-fosfato}$
11a. Ribulose-5-fosfato epimerase	$4 \text{ Xilulose-5-fosfato} \rightarrow 4 \text{ ribulose-5-fosfato}$
11b. Ribose-5-fosfato isomerase	$2 \text{ Ribose-5-fosfato} \rightarrow 2 \text{ ribulose-5-fosfato}$
12. Ribulose-5-fosfato quinase	$6 \text{ Ribulose-5-fosfato} + 6 \text{ ATP} \rightarrow 6 \text{ ribulose-1,5-bifosfato} + 6 \text{ ADP} + 6 \text{ H}^+$

Líquido: $6 \text{ CO}_2 + 11 \text{ H}_2\text{O} + 12 \text{ NADPH} + 18 \text{ ATP} \rightarrow \text{Frutose-6-fosfato} + 12 \text{ NADP}^+ + 6 \text{ H}^+ + 18 \text{ ADP} + 17 \text{ P}_i$

Nota: P_i simboliza fosfato inorgânico.

(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.



Biossíntese de Amido e Sacarose

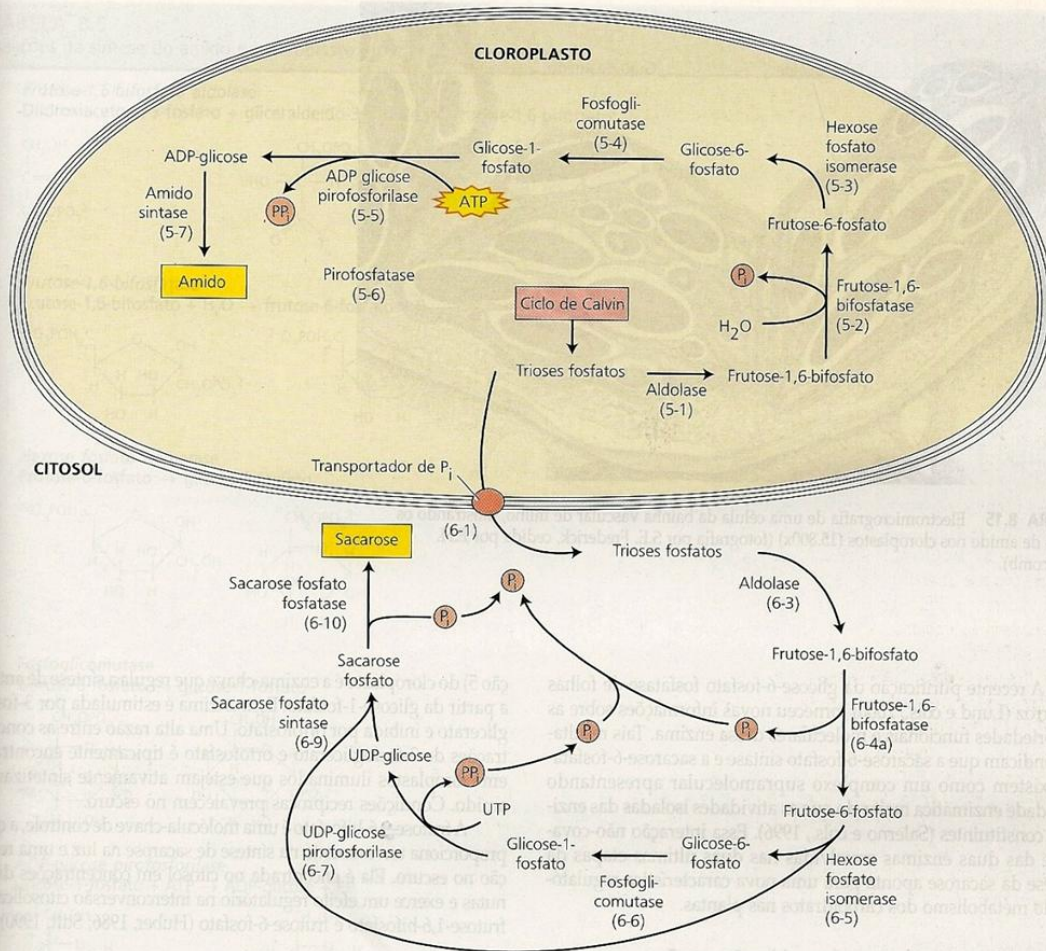


FIGURA 8.14 A síntese de amido e a sacarose são processos competidores que ocorrem no cloroplasto e no citosol, respectivamente. Quando a concentração de P_i citosólico é alta, a triose fosfato do cloroplasto é exportada para o citosol através de um transportador de P_i , em troca de P_i , e a sacarose 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.

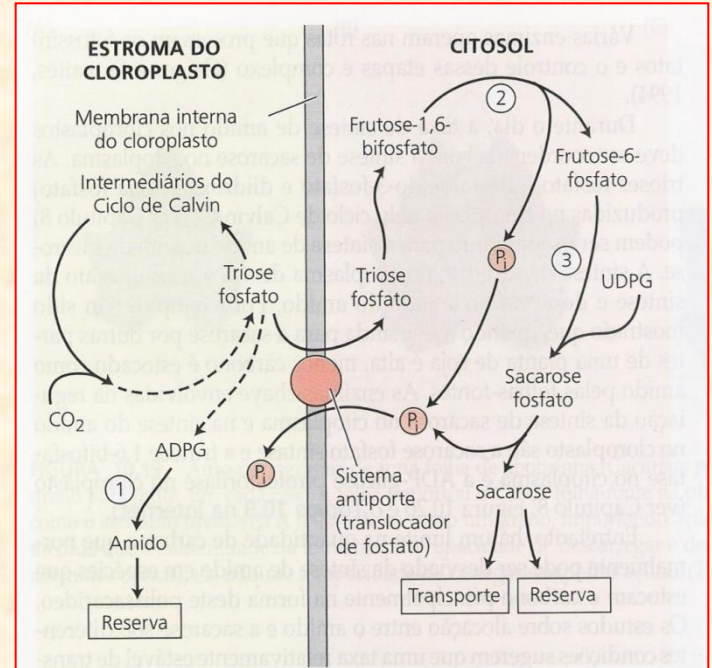
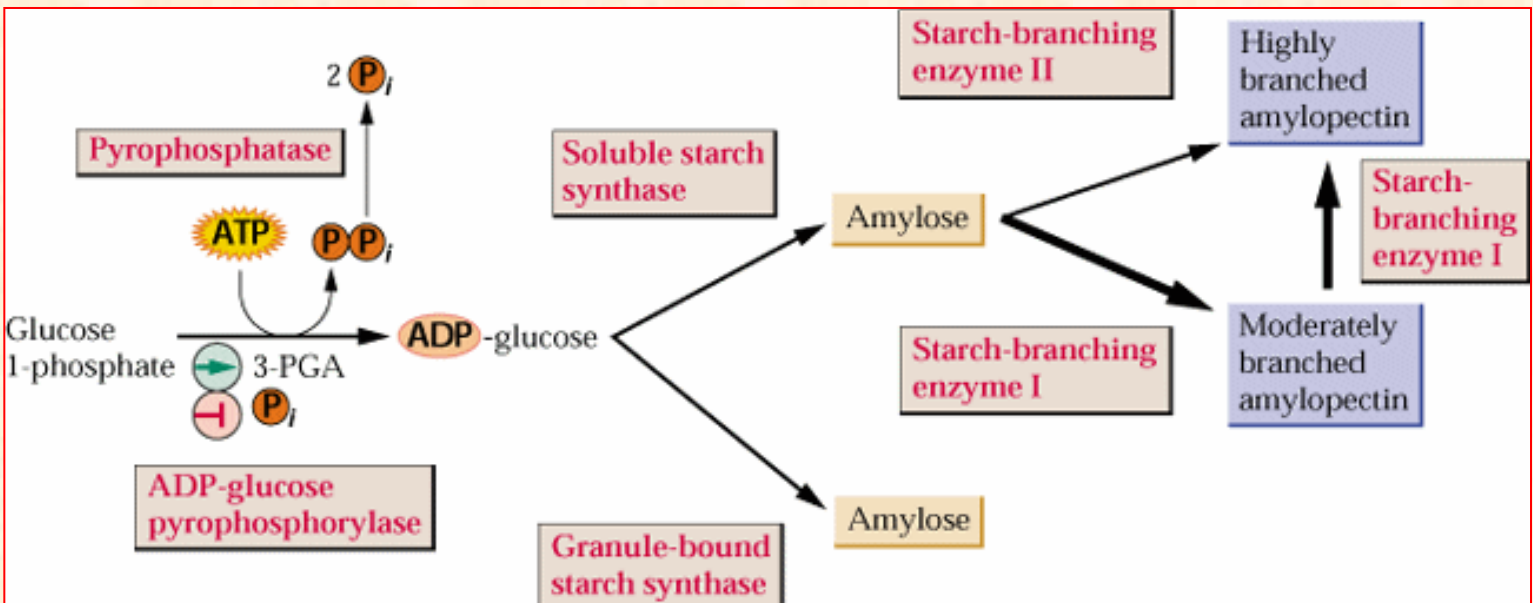
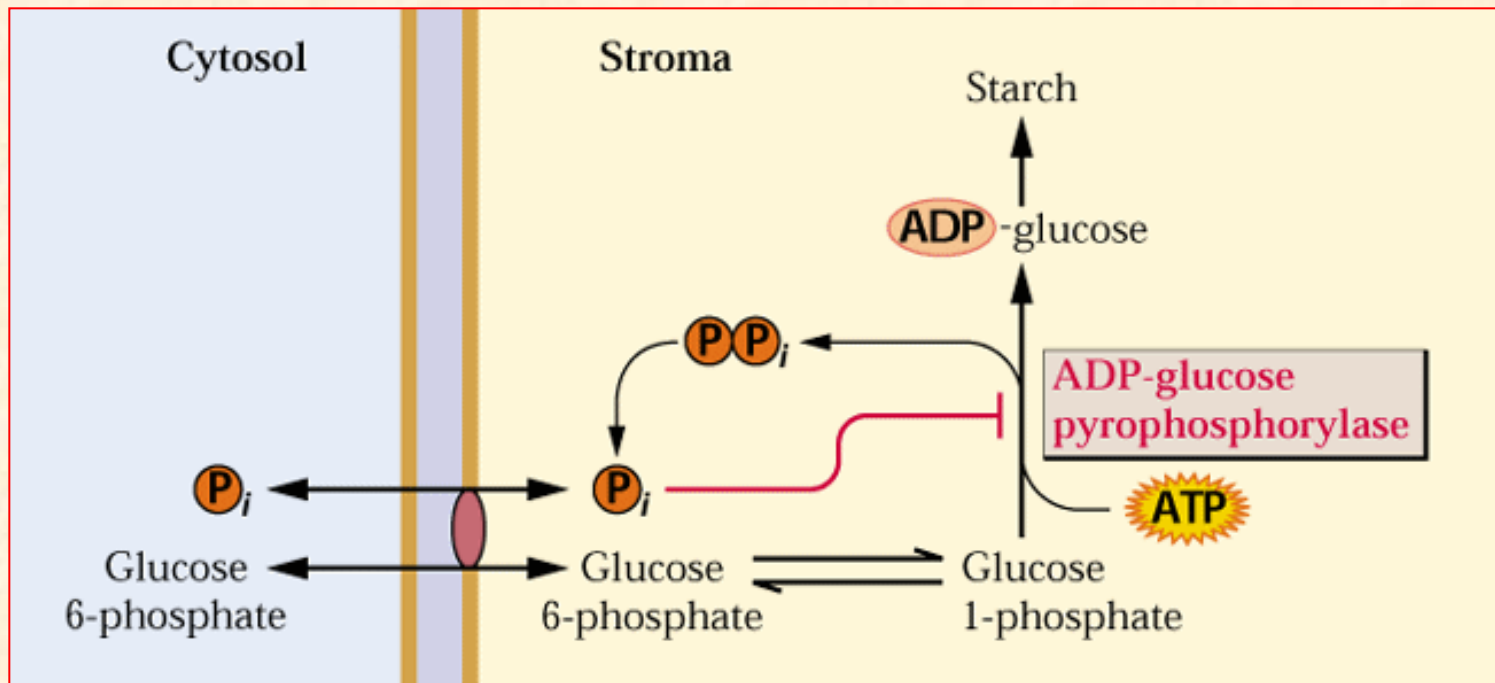
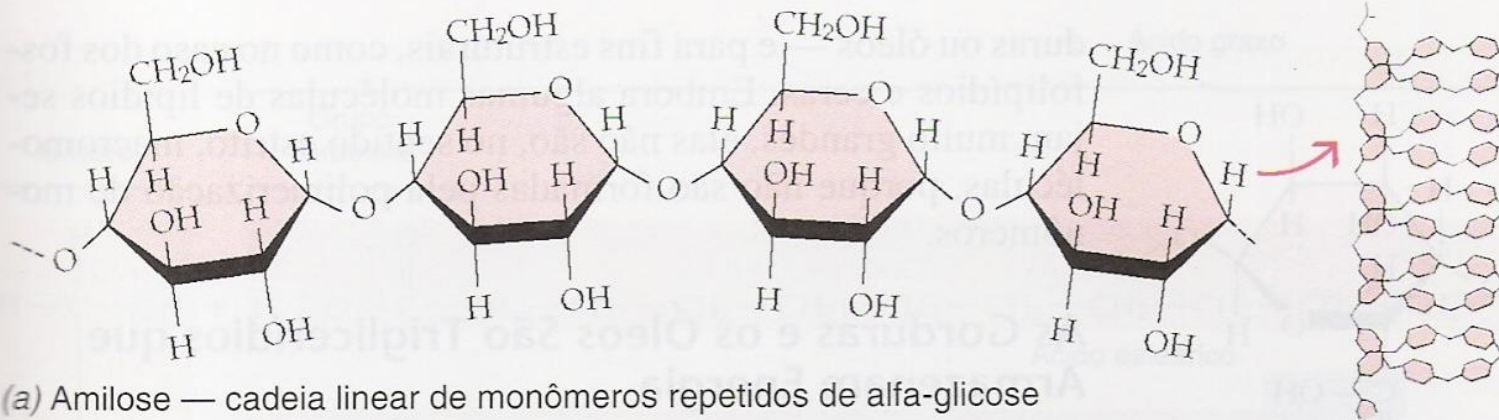


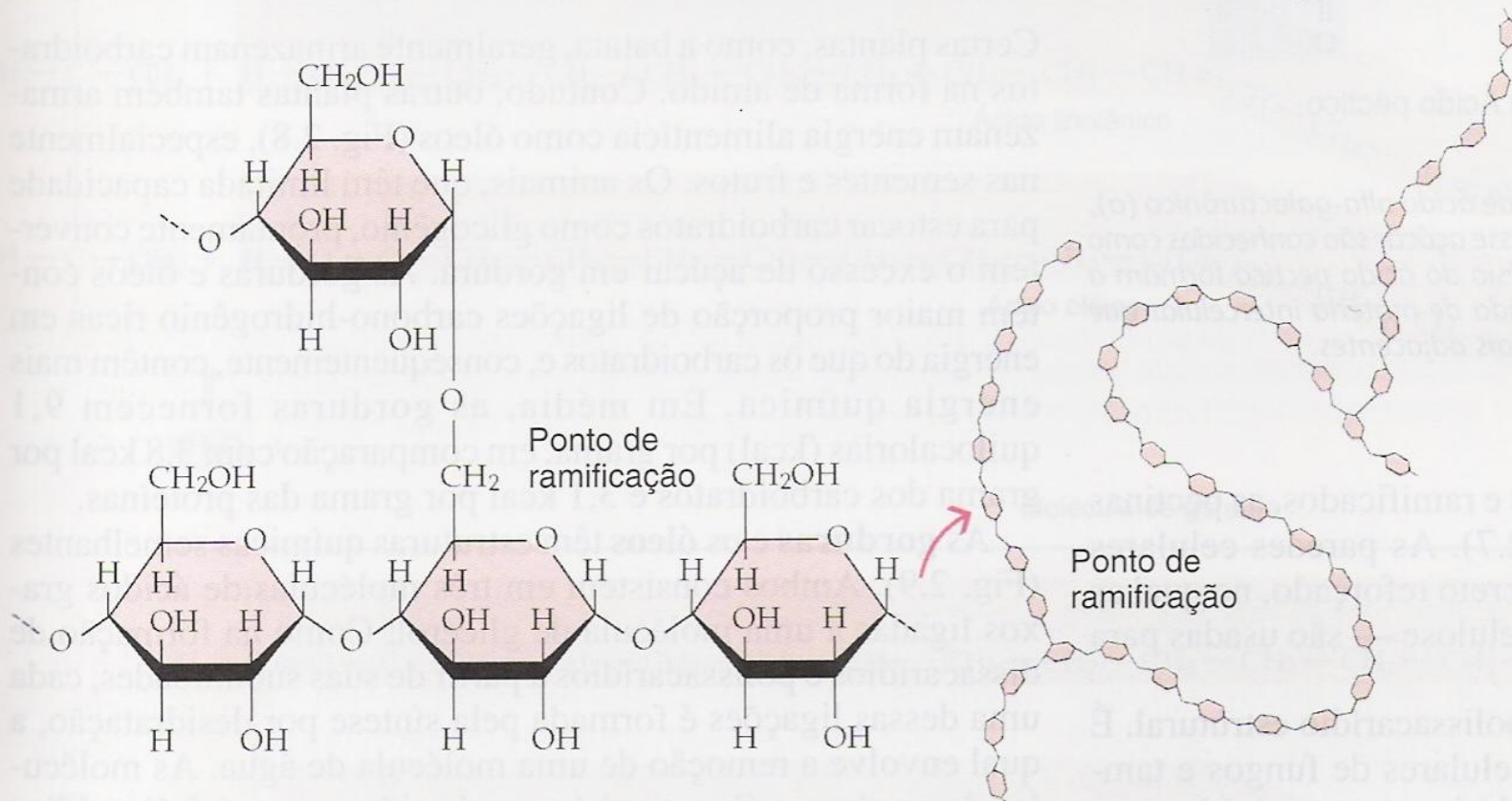
FIGURA 10.20 Um esquema simplificado para a síntese de amido e sacarose durante o dia. A triose fosfato, formada no ciclo de Calvin, pode ser utilizada na formação de amido no cloroplasto ou transportada para o citosol em troca de fosfato inorgânico (P_i), via translocador de fosfato na membrana interna do cloroplasto. A membrana externa do cloroplasto é permeável a moléculas e foi omitida aqui para simplificar o esquema. No citosol, a triose fosfato pode ser convertida em sacarose para sua estocagem no vacúolo ou para transporte. As enzimas-chave envolvidas são a amido sintetase (1), frutose-1,6-bisfosfatase (2) e a sacarose fosfato sintase (3). A segunda e a terceira enzimas, juntamente com a ADP-glicose pirofosforilase, a qual forma a glicose adenosina difosfato (ADPG), são enzimas reguladas na síntese de amido e sacarose (ver Capítulo 8). UDP-g, glicose uridina difosfato (Preiss, 1982).



Síntese de amilose e amilopectina



(a) Amilose — cadeia linear de monômeros repetidos de alfa-glicose



(b) Amilopectina — cadeia ramificada de monômeros repetidos de alfa-glicose

Detecção do amido em folhas verdes



• Otto Heinrich Warburg (1920):

– plantas C₃ (1950) atmosfera enriquecida O₂:

- taxa fotossintética reduzida
- perda de parte dos carbonos que foram incorporados em presença de luz
- fenômeno contrário aos objetivos da fotossíntese

– “Efeito Warburg” = Fotorrespiração

ature 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 ($V_0 = 22.4 \text{ L mol}^{-1}$).

Temperature (°C)	α (CO ₂)	[CO ₂] (μM in solution)	α (O ₂)	[O ₂] (μM 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 H. Warburg

Nobel de Fisiologia e Medicina, 1931. Natureza e modo de ação de enzimas respiratórias



Efeito Warburg

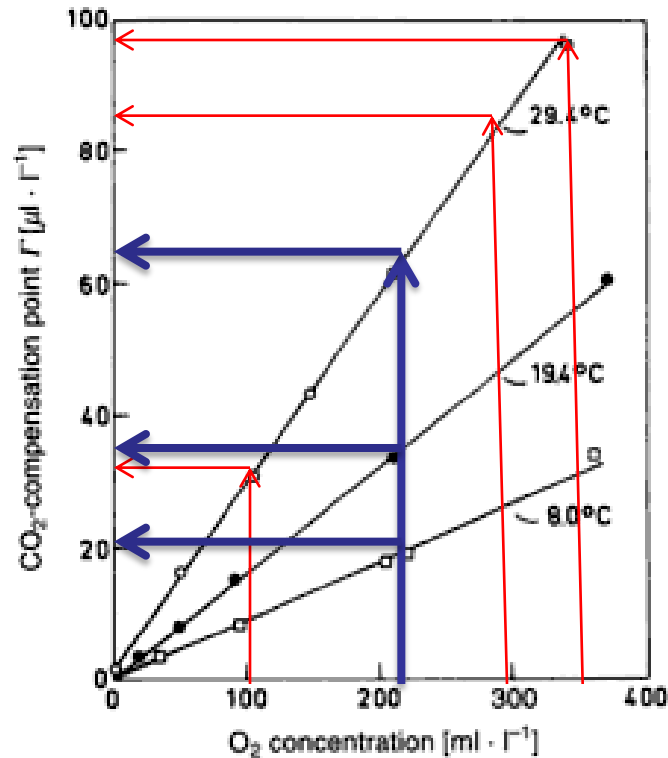


Fig. 14.18. The relation between O₂ concentration and CO₂ compensation point, Γ , at three different leaf temperatures. Experimental material: Leaves of *Atriplex patula* ($100 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ at 400–700 nm). The *straight lines* extrapolate to zero. This is further experimental proof of light inhibition of mitochondrial CO₂ production (“dark respiration”), which is normally saturated with O₂ at $< 50 \text{ ml} \cdot \text{l}^{-1}$ (see p. 230). (After Björkman et al. 1970)

Relação mL/L e % [CO₂]:

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 % [O₂]:

100 mL/L = 10%

200 mL/L = 20%

210 mL/L = 21%

300 mL/L = 30%

400 mL/L = 40%

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 reductoras com uma crosta castigada por altas doses de radiação UV (ultravioleta) e rica em hidrogênio, metano e amônia. A intensa radiação solar promovia 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_2 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_2	96,5	95	98	0,037
N_2	3,5	2,7	1,9	79
O_2	Traços	0,13	traços	21
<i>Argônio</i>	Traços	1,6	0,1	1,0

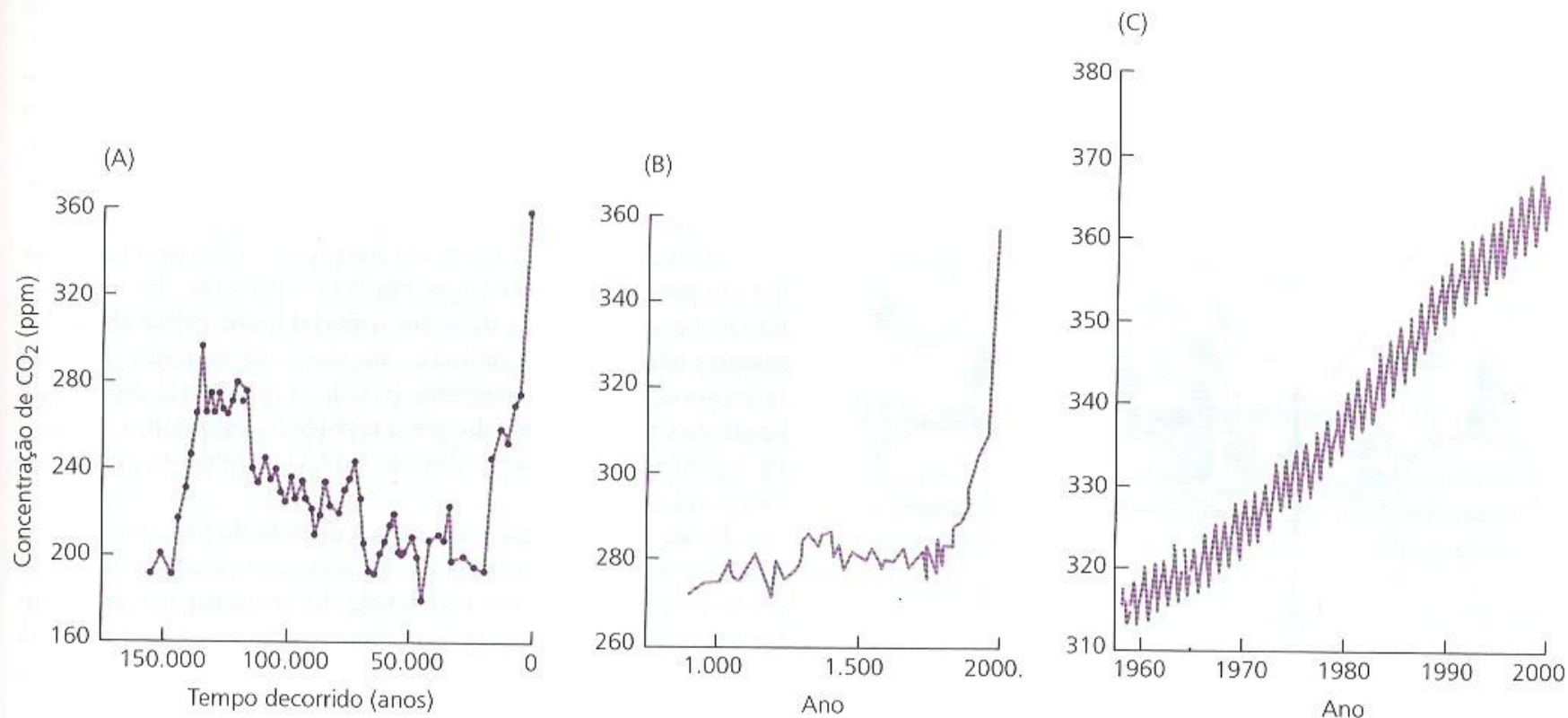
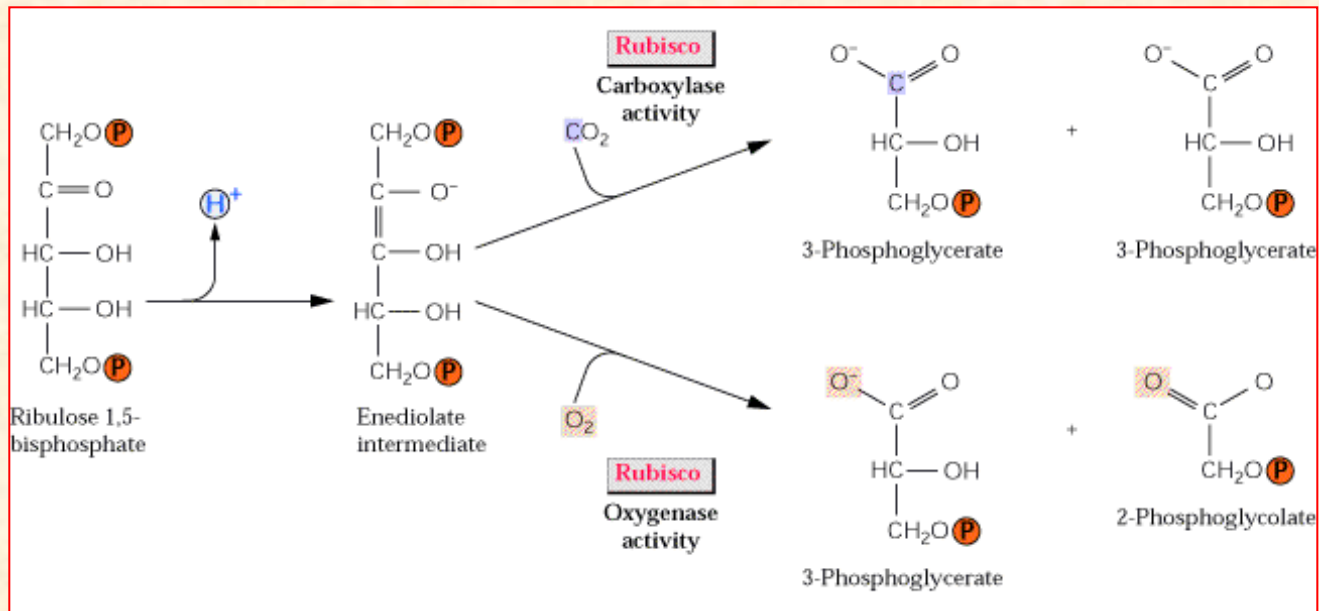


FIGURA 9.16 Concentração do CO₂ atmosférico, desde 160.000 anos passados até o presente. (A) As concentrações do CO₂ atmosférico no passado, determinadas a partir de bolhas apreendidas no gelo glacial da Antártica, eram muito mais baixas do que os níveis atuais. (B) Nos últimos 1.000 anos, a elevação da concentração de CO₂ coincide com a revolução industrial e com o aumento da queima de combustíveis fósseis. (C) As concentrações atuais do CO₂ atmosférico, medidas em Mauna Loa, Havaí, continuam a aumentar. A natureza ondulada do traço é causada pela mudança nas concentrações do CO₂ atmosférico associada ao crescimento das culturas agrícolas. A cada ano, a concentração mais alta de CO₂ 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).



Atividades de Carboxilase e de Oxigenase da RUBISCO

Fotorrespiração – Ciclo C₂

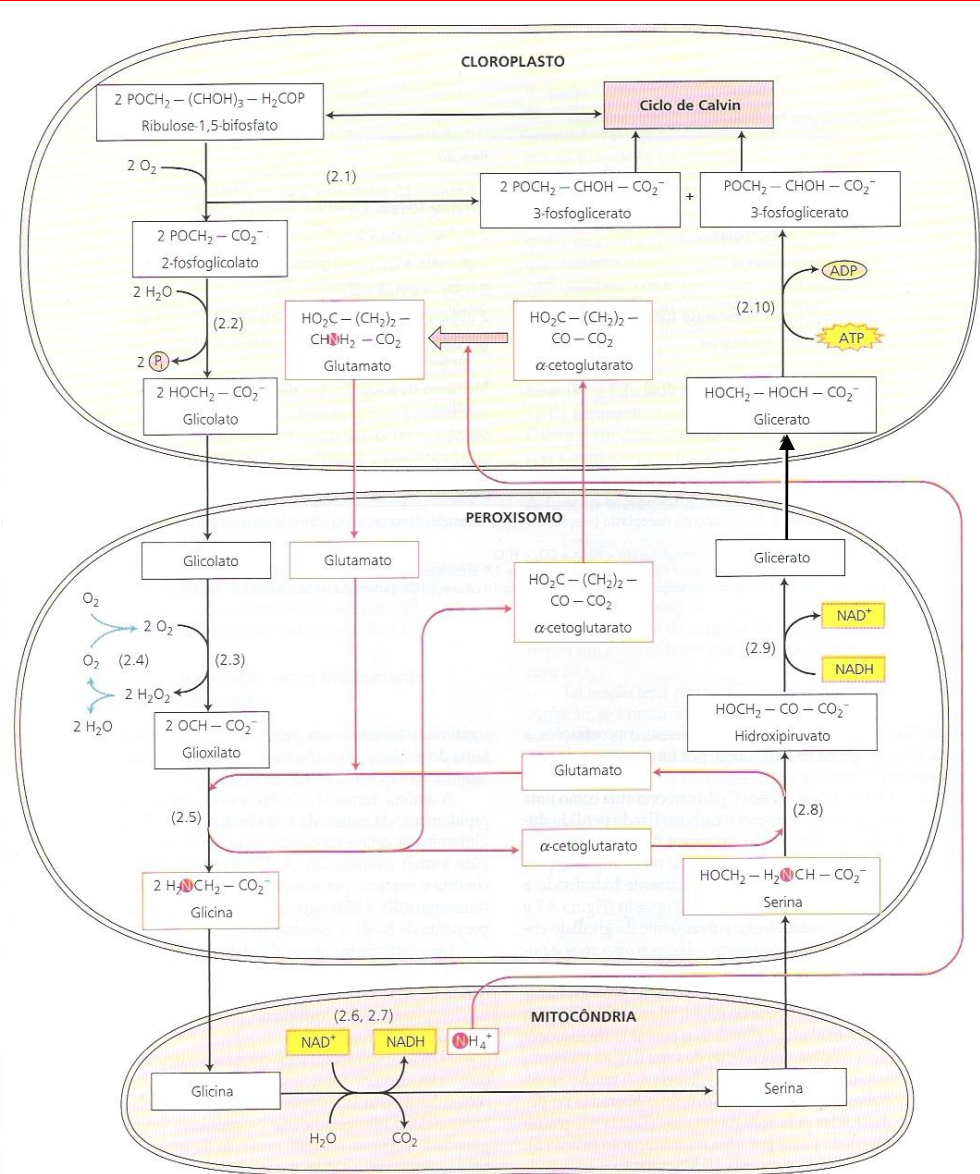
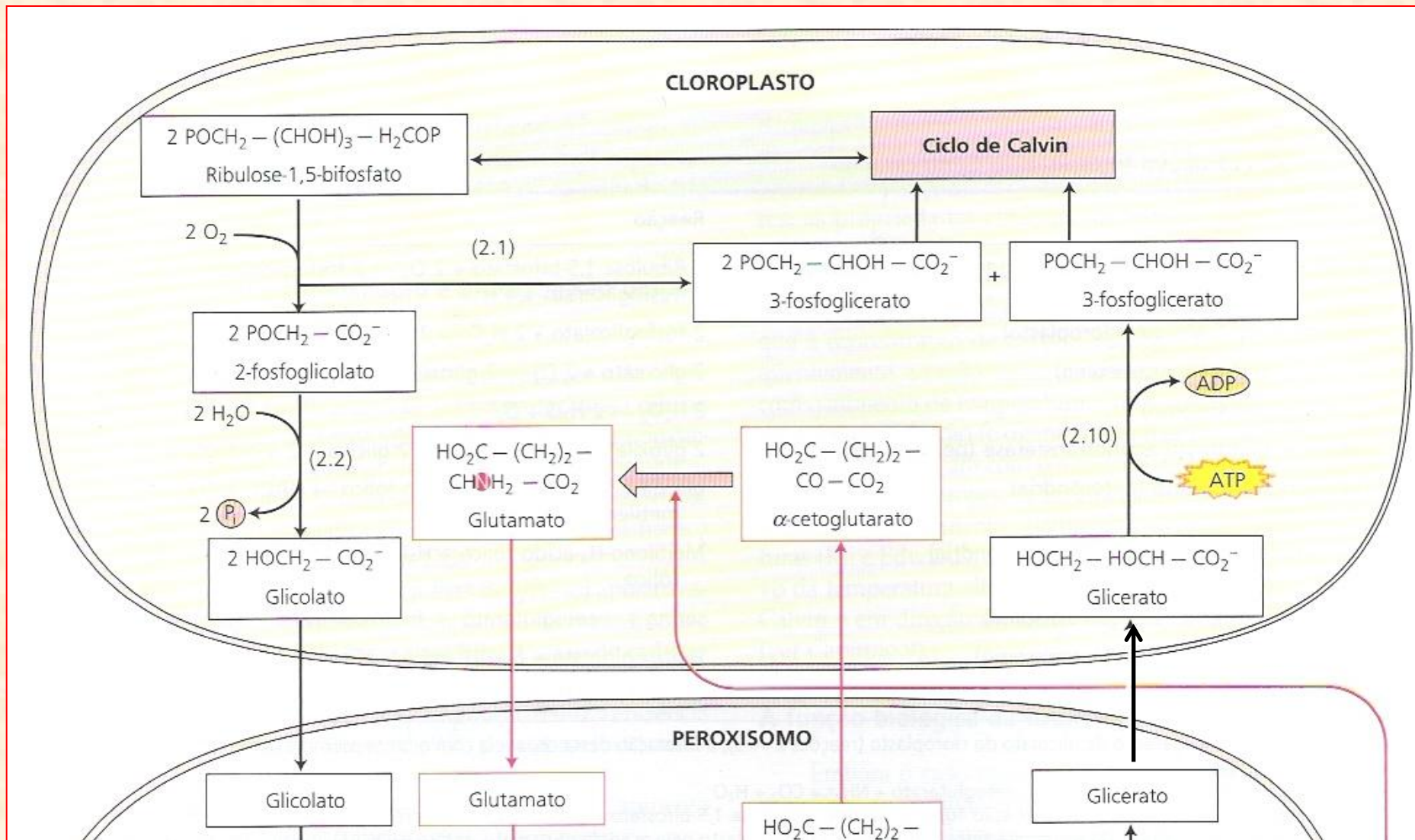
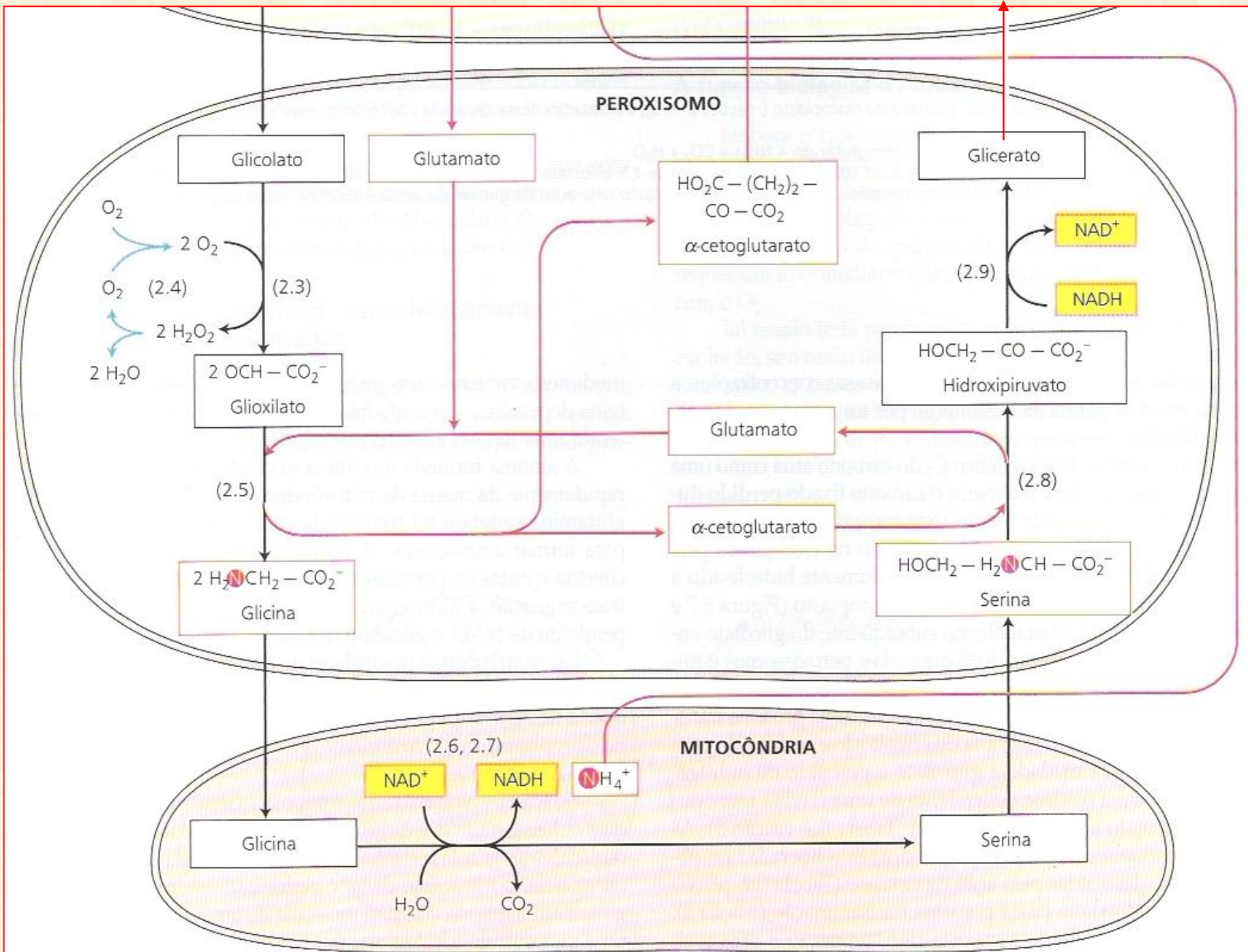
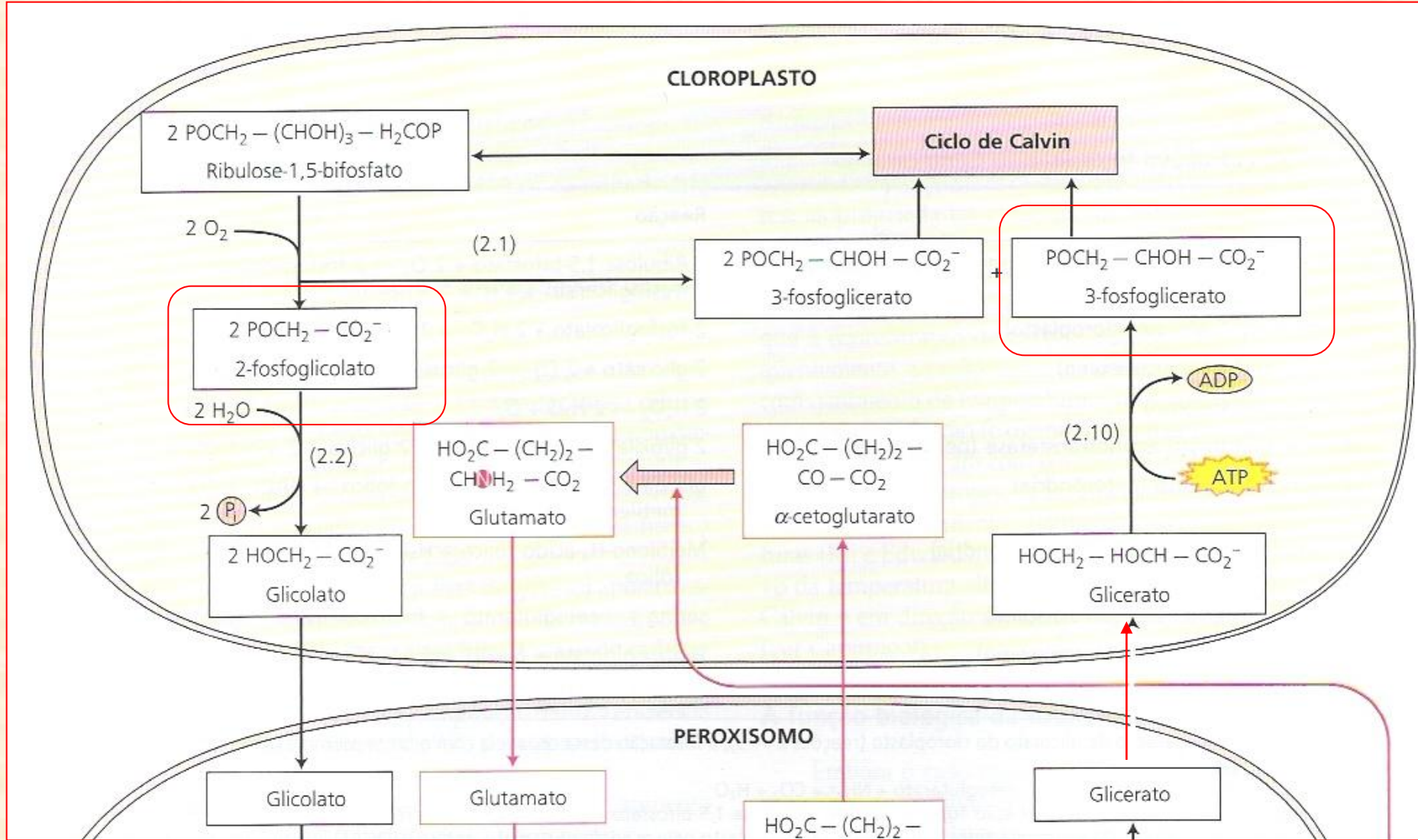


FIGURA 8.7 As principais reações do ciclo fotorrespiratório. O funcionamento do ciclo oxidativo fotossintético C₂ envolve a interação cooperativa de três organelas: cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos. Duas moléculas de glicolato (quatro carbonos), transportadas do cloroplasto para o peroxissomo, 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 (α -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.





Saem 2 moléculas de Ác. fosfoglicólico (2 x 2C = 4C)
 Perde um CO₂ (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 CO₂ Enrichment
Sistema FACE



Free - Air CO₂ Enrichment Sistema FACE



Free - Air CO₂ Enrichment Sistema FACE



(A)

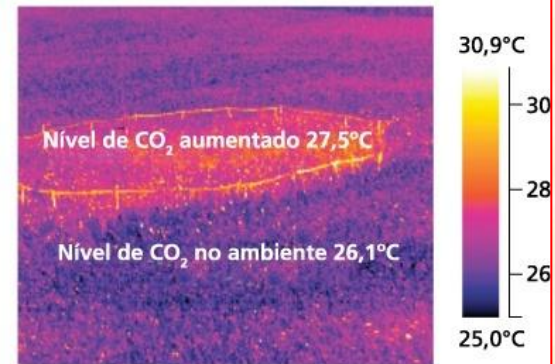


(B)



FIGURA 9.24 Experimentos de enriquecimento de CO_2 ao ar livre (FACE) foram utilizados para estudar como plantas e ecossistemas responderão a níveis de 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 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)



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

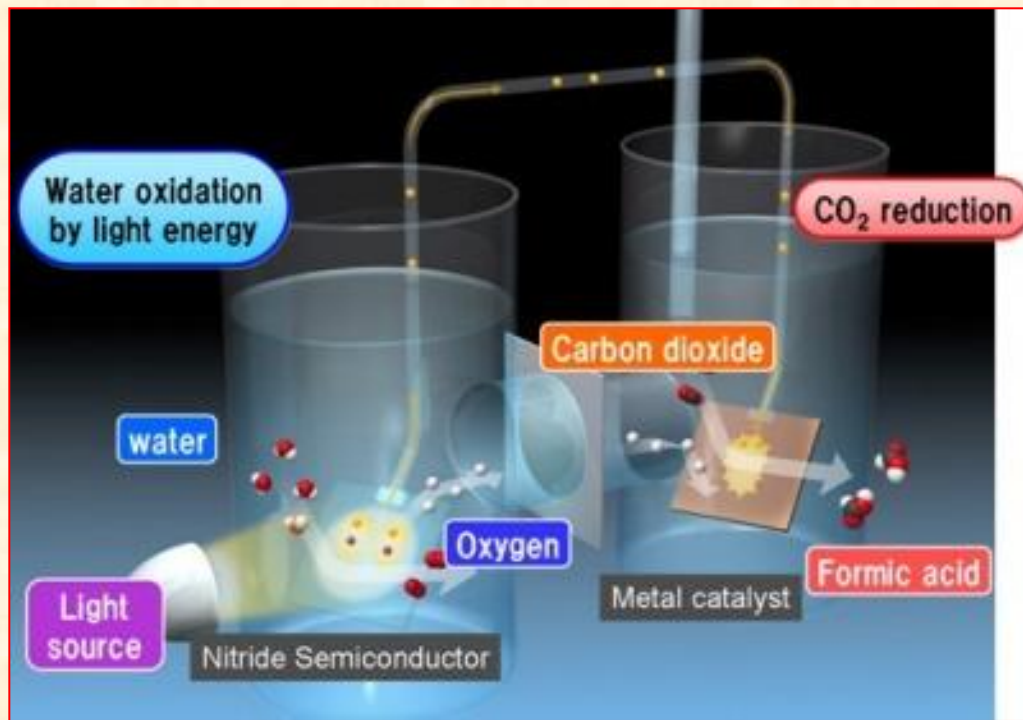


Diagrama de operação do novo sistema de fotossíntese artificial da Panasonic

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_2) em ácido fórmico (HCO_2H), 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^+) e electrões (e^-). Estes últimos são de seguida excitados com a ajuda de um catalisador metálico de maneira a desencadear a redução do CO_2 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_2 em incineradores e centrais termoeléctricas



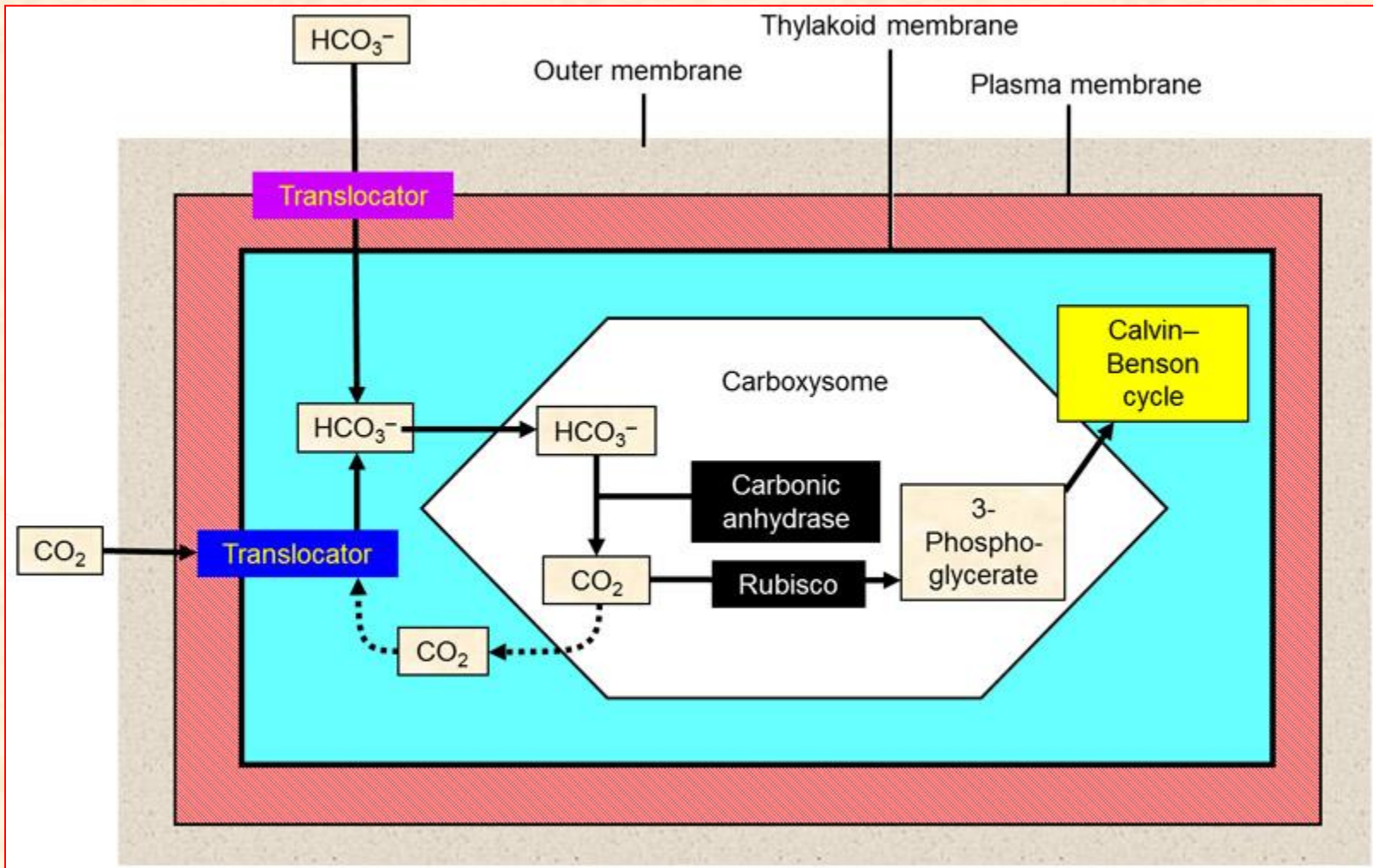






Sistemas Fotossintéticos sem Fotorrespiração Aparente

Procariotos Autotróficos



Concentração interna de CO₂ 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)

Metabolismo C₄

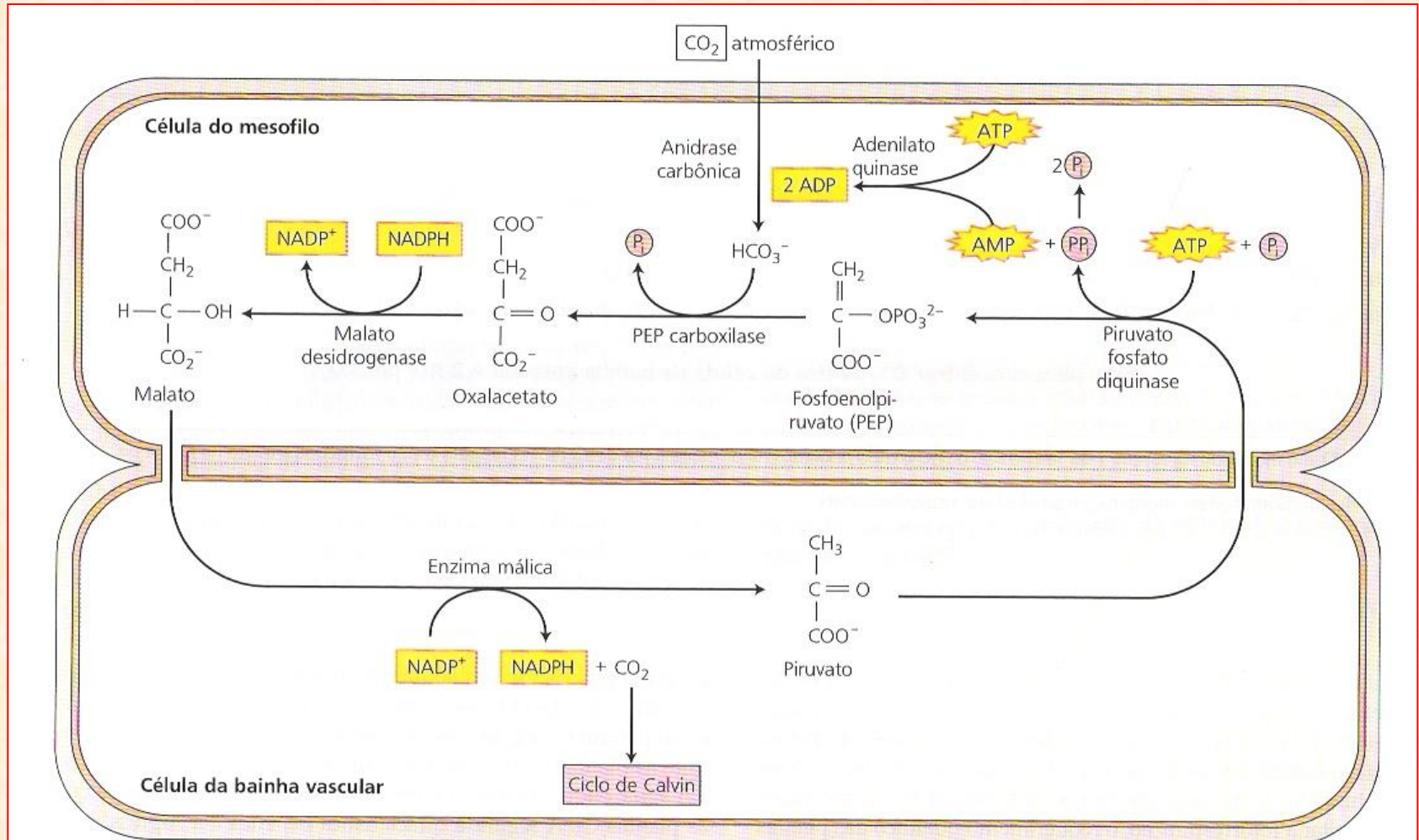


FIGURA 8.11 A rota fotossintética C₄. A hidrólise de dois ATPs força o ciclo na direção das setas, bombeando, assim, CO₂ da atmosfera para o ciclo de Calvin dos cloroplastos da bainha vascular.

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 C_4 dicarboxylic acid appears to be the only quantitatively significant carboxylation reaction. 5. Evidence is provided that the radioactivity incorporated into the C_4 dicarboxylic acid pool is transferred to sugars via 3-phosphoglycerate. A scheme is proposed to account for these observations.

Morfologia interna de plantas C₃ e C₄

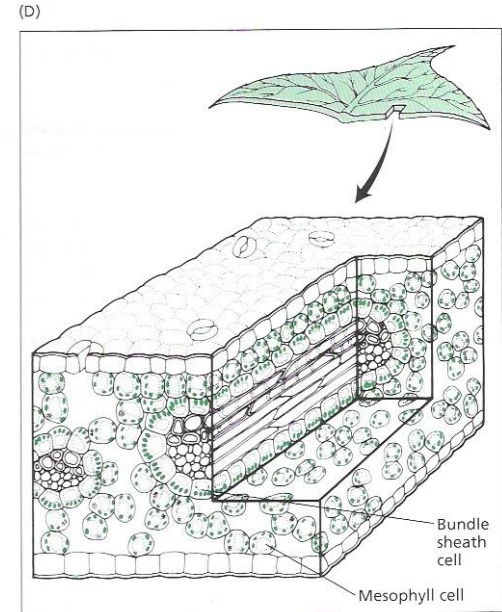
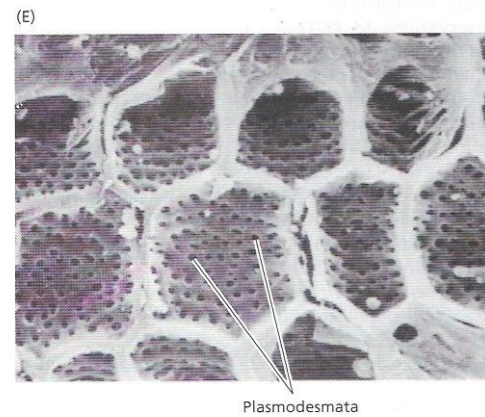
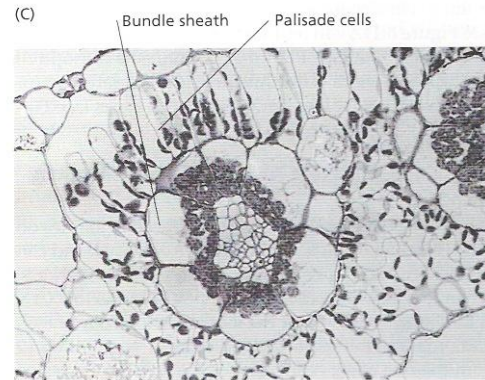
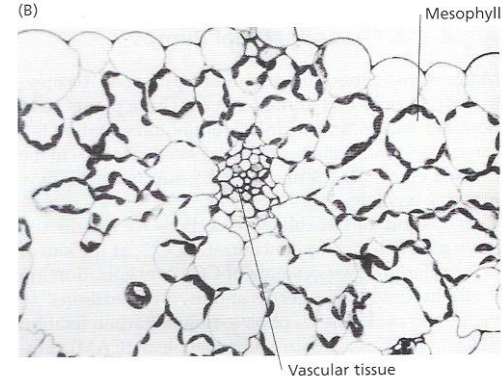
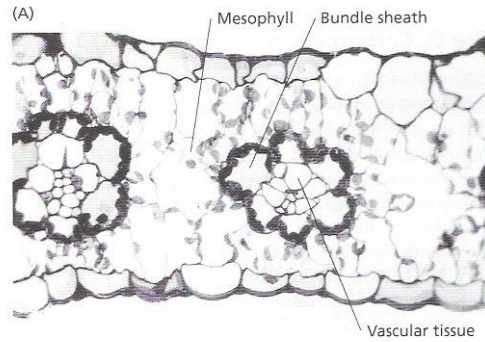
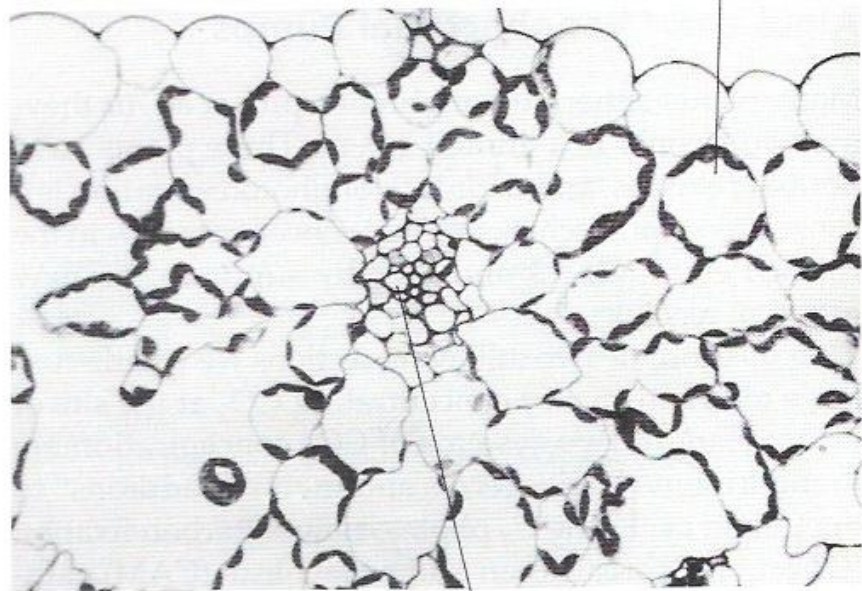


Figure 8.11 Cross sections of leaves, showing the anatomic differences between C₃ and C₄ plants. (A) A C₄ monocot, *Zea mays* (corn). (350×) (B) A C₃ monocot, *Avena sativa* (oat). (380×) (C) A C₄ dicot, *Gomphrena* (amaranth). (740×) The bundle sheath cells are large in C₄ leaves (A and C), and no mesophyll cell is more than two or three cells away from the nearest bundle sheath cell. These anatomic features are absent in the C₃ leaf (B). (D) Three-dimensional model of a C₄ leaf. (E) Scanning electron micrograph of a C₄ leaf from *Triodia irritans*, showing the plasmodesmata pits in the bundle sheath cell walls through which metabolites of the C₄ photosynthetic carbon cycle are thought to be transported. (1450×) (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)



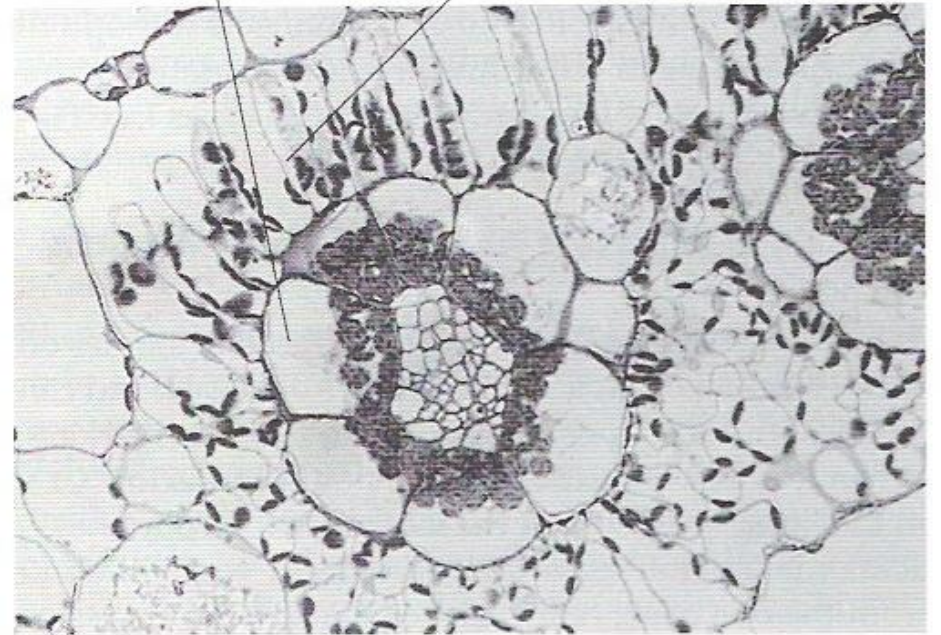
Mesophyll

Vascular tissue

C_3

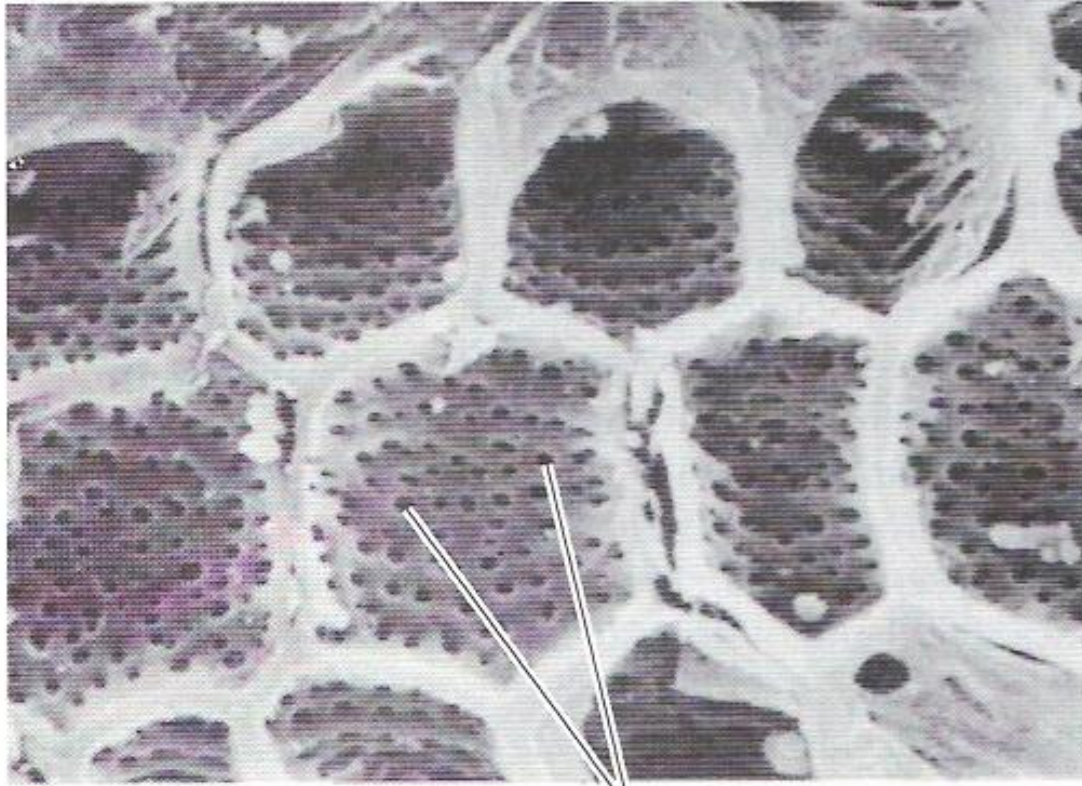
Bundle sheath

Palisade cells

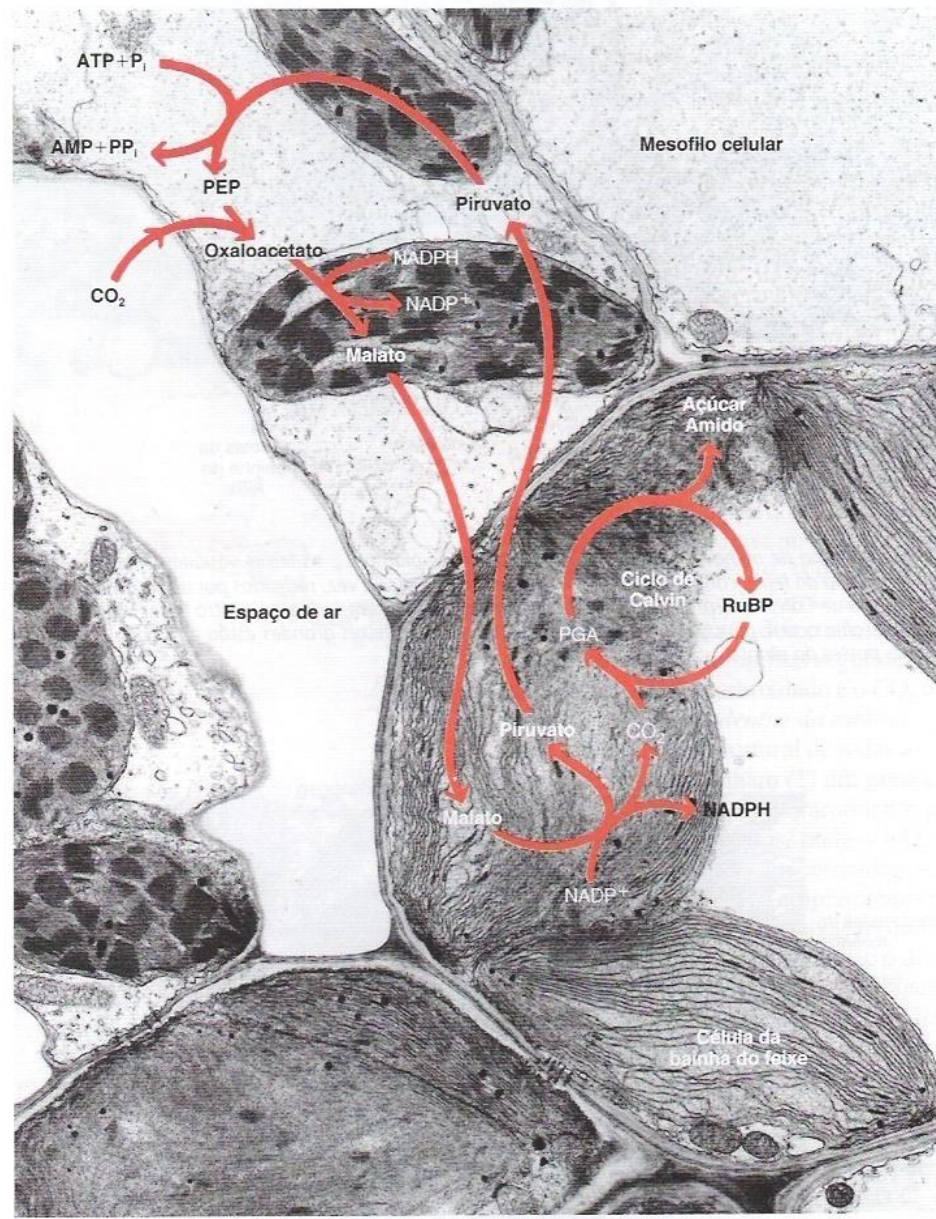


C_4

(E)



Plasmodesmata



724
 Fixação do carbono em milho (*Zea mays*), uma planta C₄. 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 CO₂ 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 C₄, que ocorre nas células do mesofilo, e o ciclo de Calvin, que se localiza nas células da bainha do feixe.

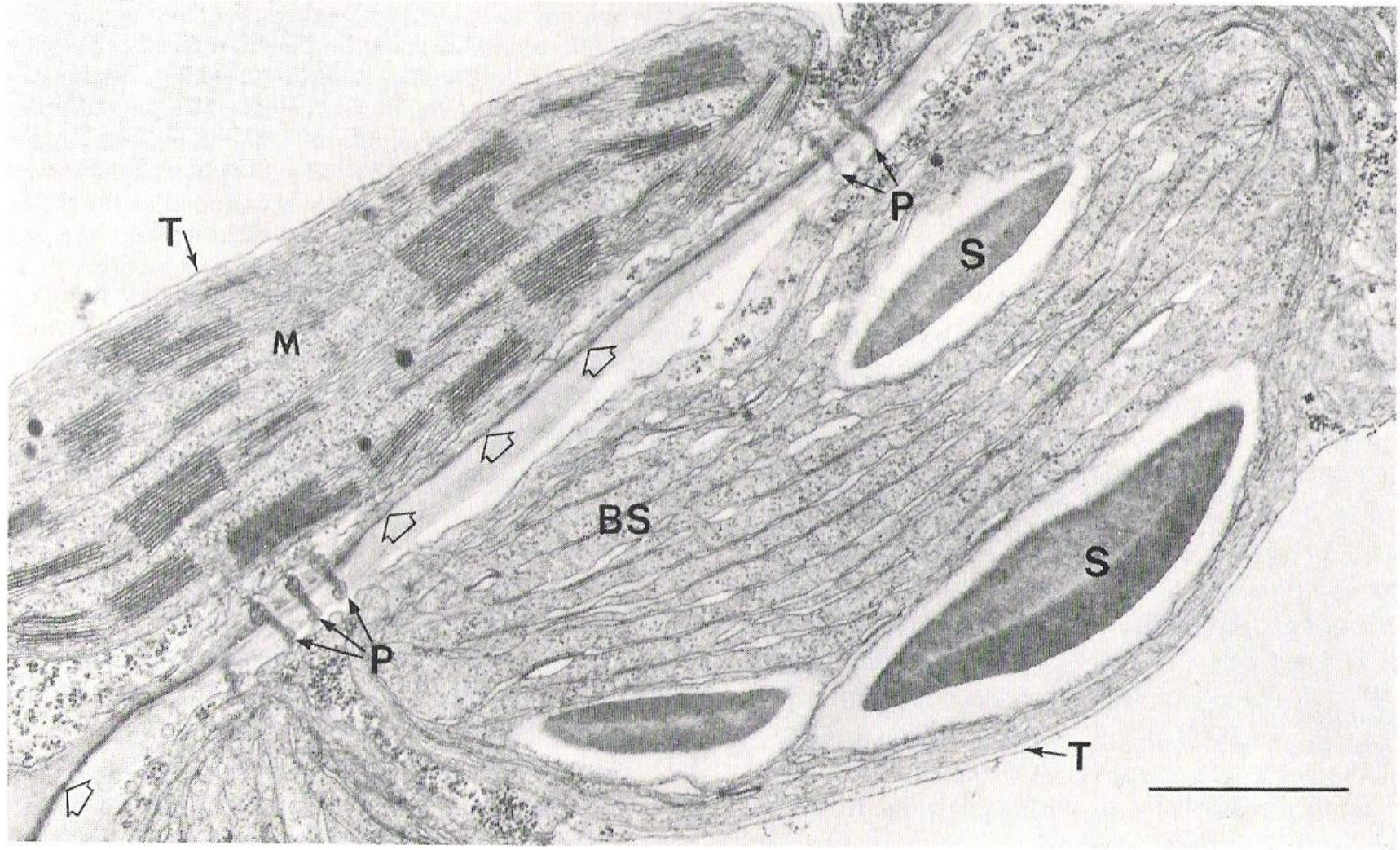
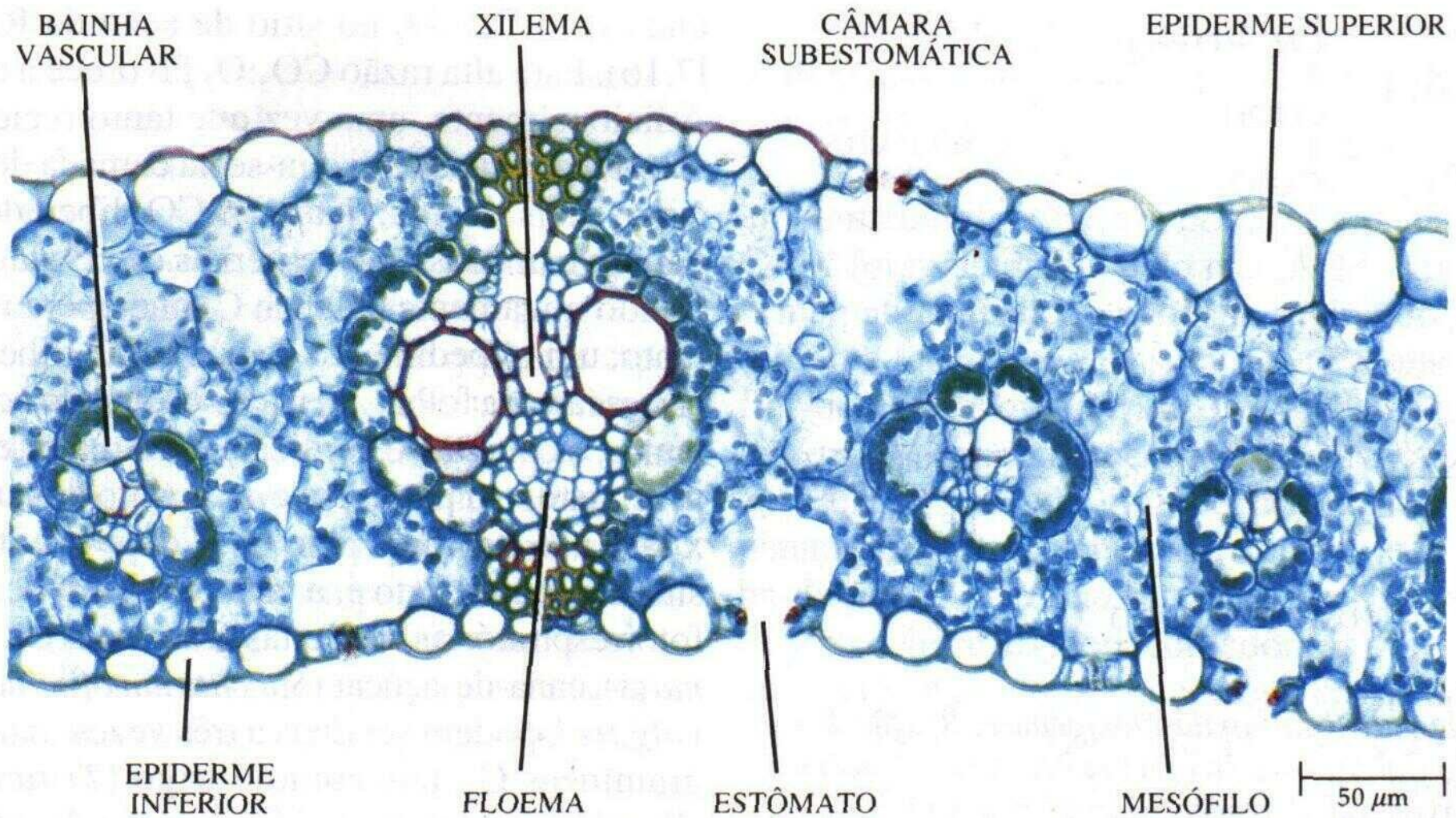


Fig. 15.5. Chloroplast dimorphism in the leaf of C_4 grasses. Experimental material: Maize (*Zea mays*). The electron micrograph shows a cross-section along the cell wall, which runs diagonally across the picture. The cell wall is between a mesophyll cell (*left*) and a bundle sheath cell (*right*). 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)



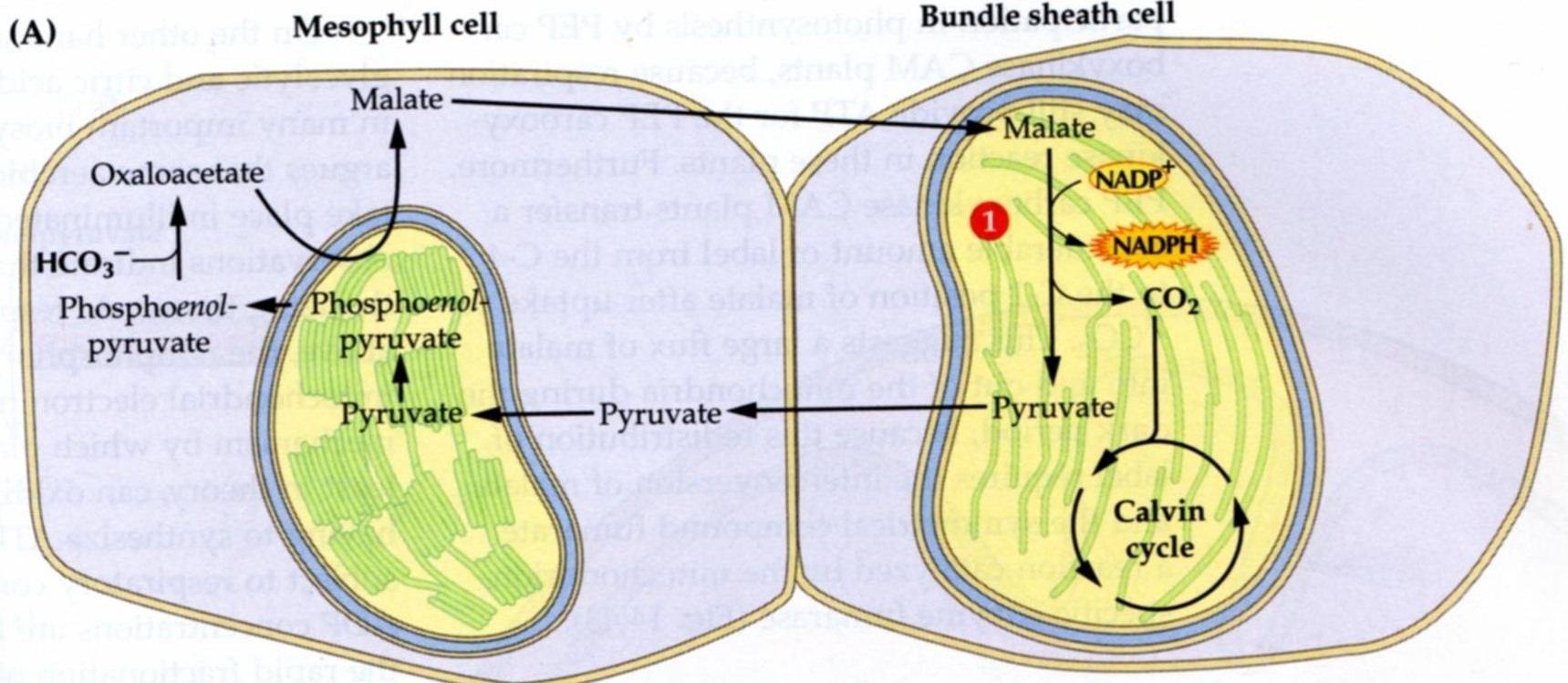
7.20

Uma secção transversal de um pedaço de folha de milho (*Zea mays*). Como é típico nas plantas C_4 , os feixes vasculares (compostos de xilema e floema) são envolvidos por uma larga camada de células contendo cloroplastos que é, por sua vez, circundada por uma camada de células do mesófilo. A via C_4 se dá nas células do mesófilo; o ciclo de Calvin ocorre nas células da bainha vascular.

Enzyme key

- ① NADP⁺-malic enzyme
- ② NAD⁺-malic enzyme
- ③ PEP carboxy-kinase

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

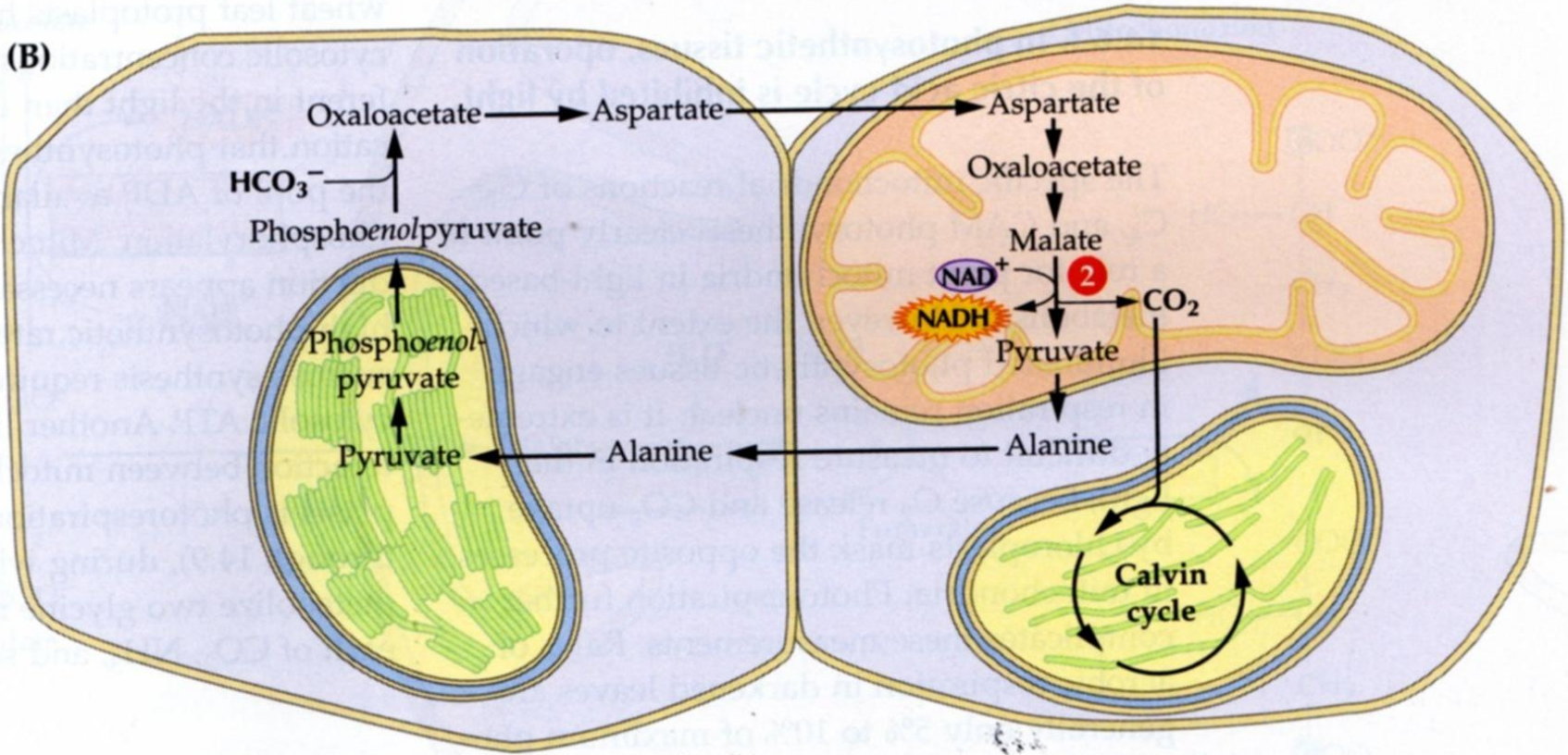


Enzyme key

- 1 NADP⁺-malic enzyme
- 2 NAD⁺-malic enzyme
- 3 PEP carboxy-kinase

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

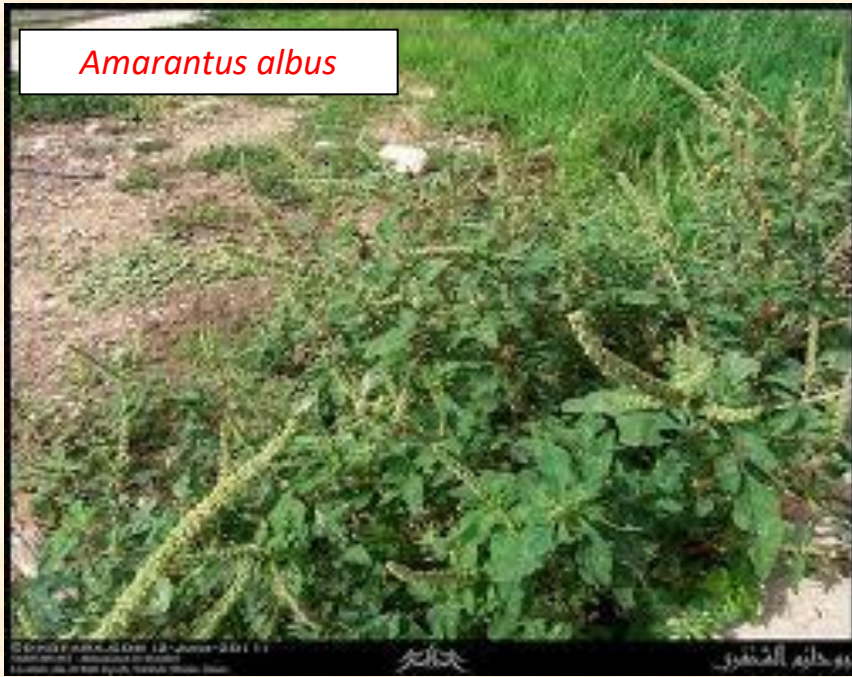
(B)







Amarantus albus



Gonphrena globosa



Eudicotiledôneas C_4

Portulaca oleraceae L.

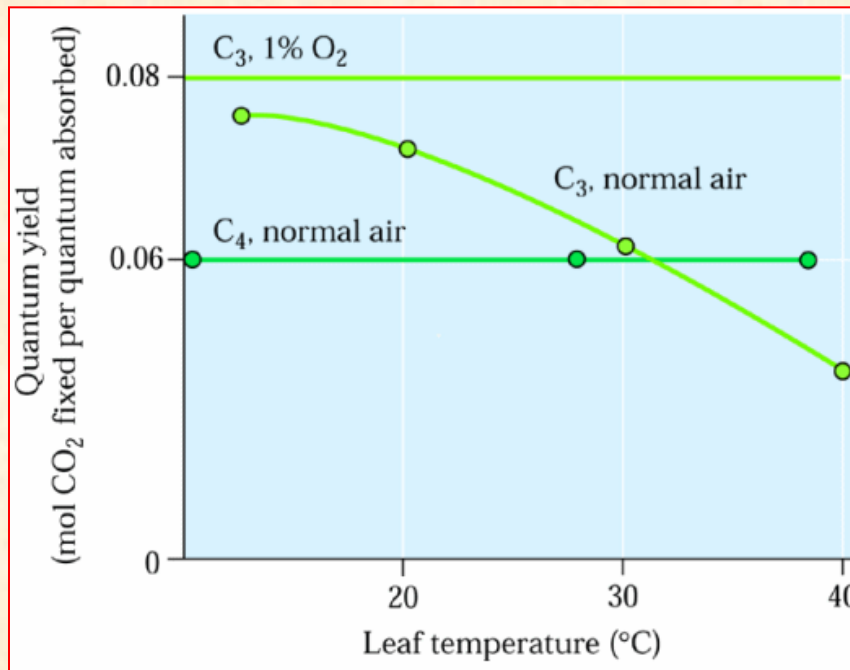
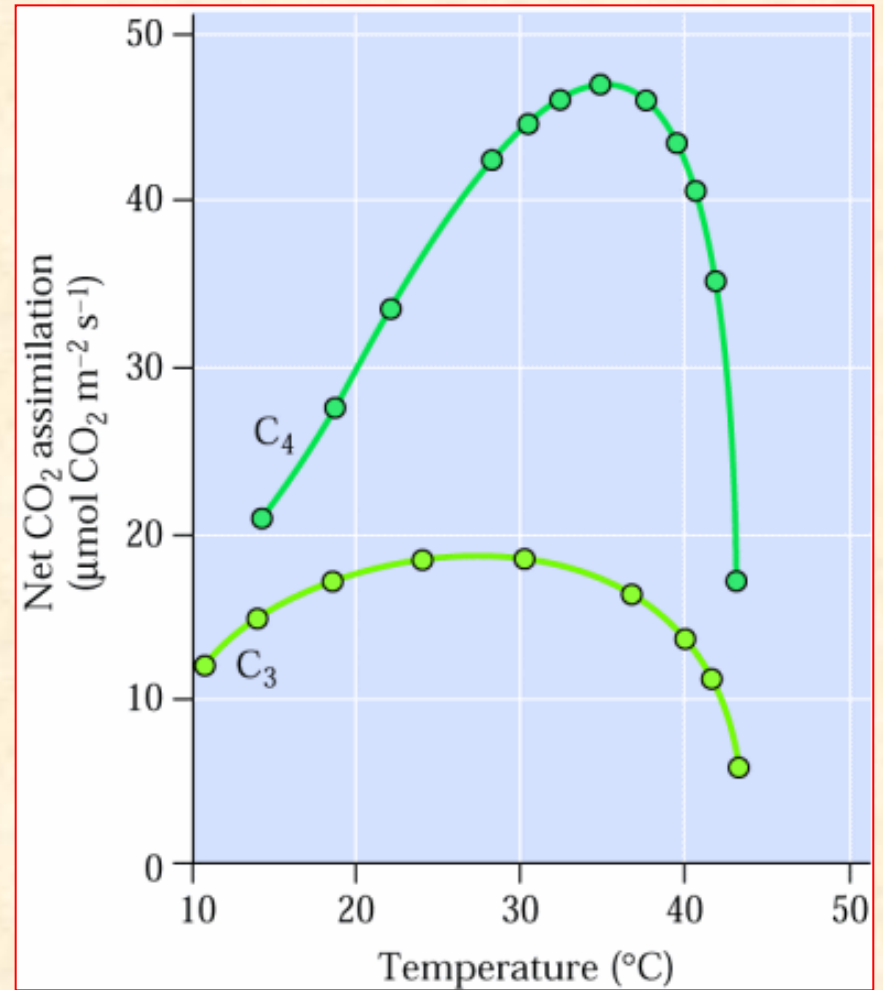
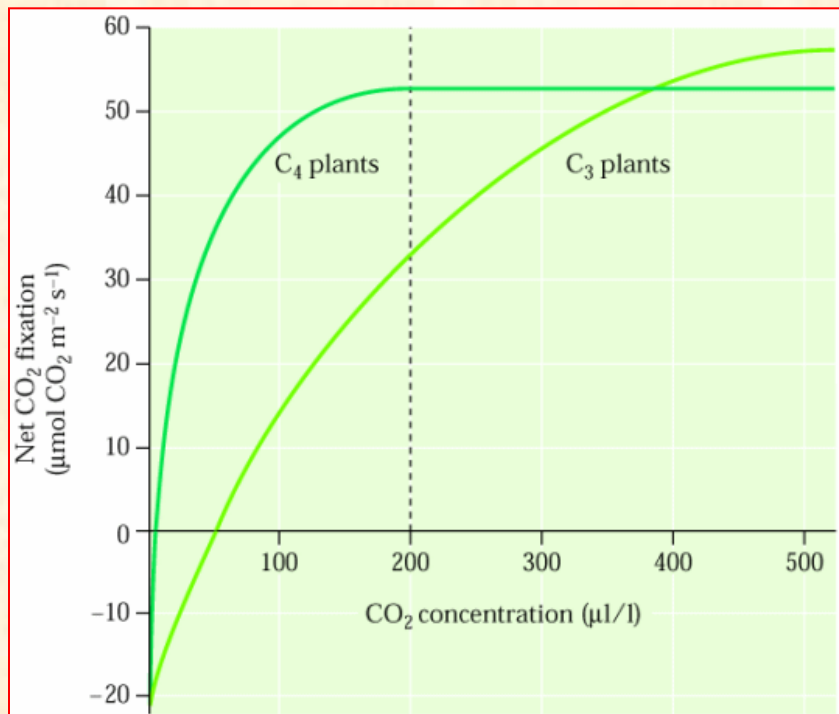




Euphorbia forbesii Sherff



Processo	Plantas C₃	Plantas C₄
1. Fotorrespiração:	Presente: 25 a 30% do valor da FS	Presente: não mensurável pelos métodos de trocas gasosas
2. Primeiro produto estável:	Fosfoglicerato (3C)	Oxalacetato (4C)
3. Ponto de Compensação de CO₂:	Alto: 50-150 ppm de CO ₂	Baixo: 0-10 ppm de CO ₂
4. Anatomia foliar:	Ausência de bainha vascular; quando presente não contém cloroplastos.	Diferenciação de células do mesofilo e bainha vascular contendo cloroplastos (existem exceções)
5. Enzima primária de carboxilação:	RUBISCO (K _m ≈ 20 μM)	PEP-carboxilase (K _m ≈ 5 μM)
6. Efeitos do oxigênio (21%) sobre a fotossíntese:	Inibição	Sem efeito
7. Fotossíntese versus intensidade de luz:	Satura em ≈ 1/3 da radiação solar máxima	Satura somente em radiação solar elevada
8. Temperatura ótima para a fotossíntese:	≈ 25°C	≈ 35°C
9. Taxa de fotossíntese líquida em condições de saturação luminosa:	15-35 mg CO ₂ incorporado dm ⁻² de folha h ⁻¹	40-80 mg CO ₂ incorporado dm ⁻² de folha h ⁻¹
10. Consumo de água para produção de matéria seca:	450-1000 g de H ₂ O g ⁻¹ de peso seco	250-350 g de H ₂ O g ⁻¹ de peso seco
11. Conteúdo de nitrogênio na folha para atingir fotossíntese máxima:	6,5-7,5% do peso seco	3,0-4,5% do peso seco
12. Relação CO₂:ATP:NADPH₂	1:3:2	1:5:2



Monocotiledôneas – C₄:

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 - C₃:

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 – C₄:

Amaranthaceae:

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

Euphorbiaceae:

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

Portulacaceae:

- *Portulaca oleraceae* L.

Eudicotiledôneaes - C₃:

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)

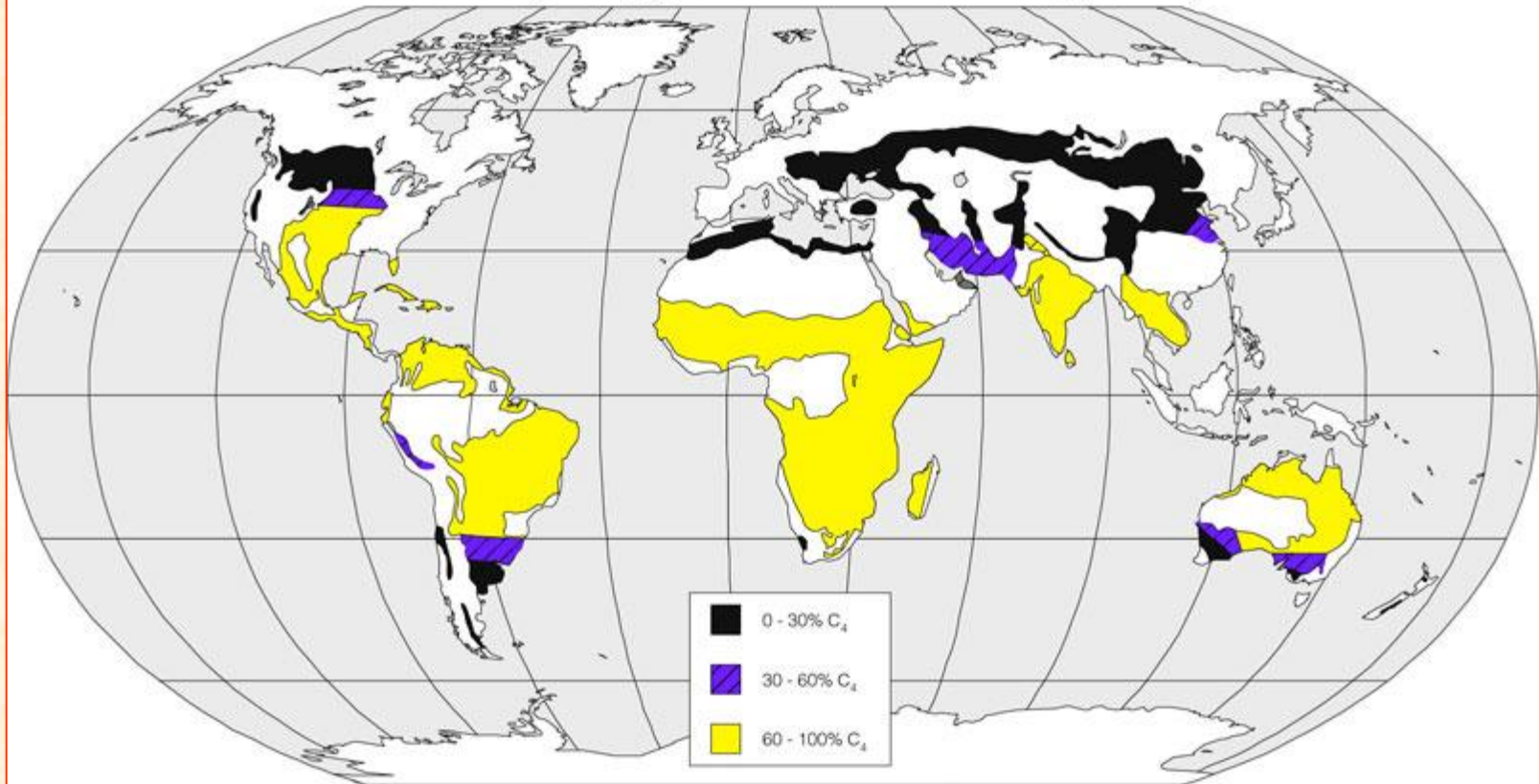
Solanaceae:

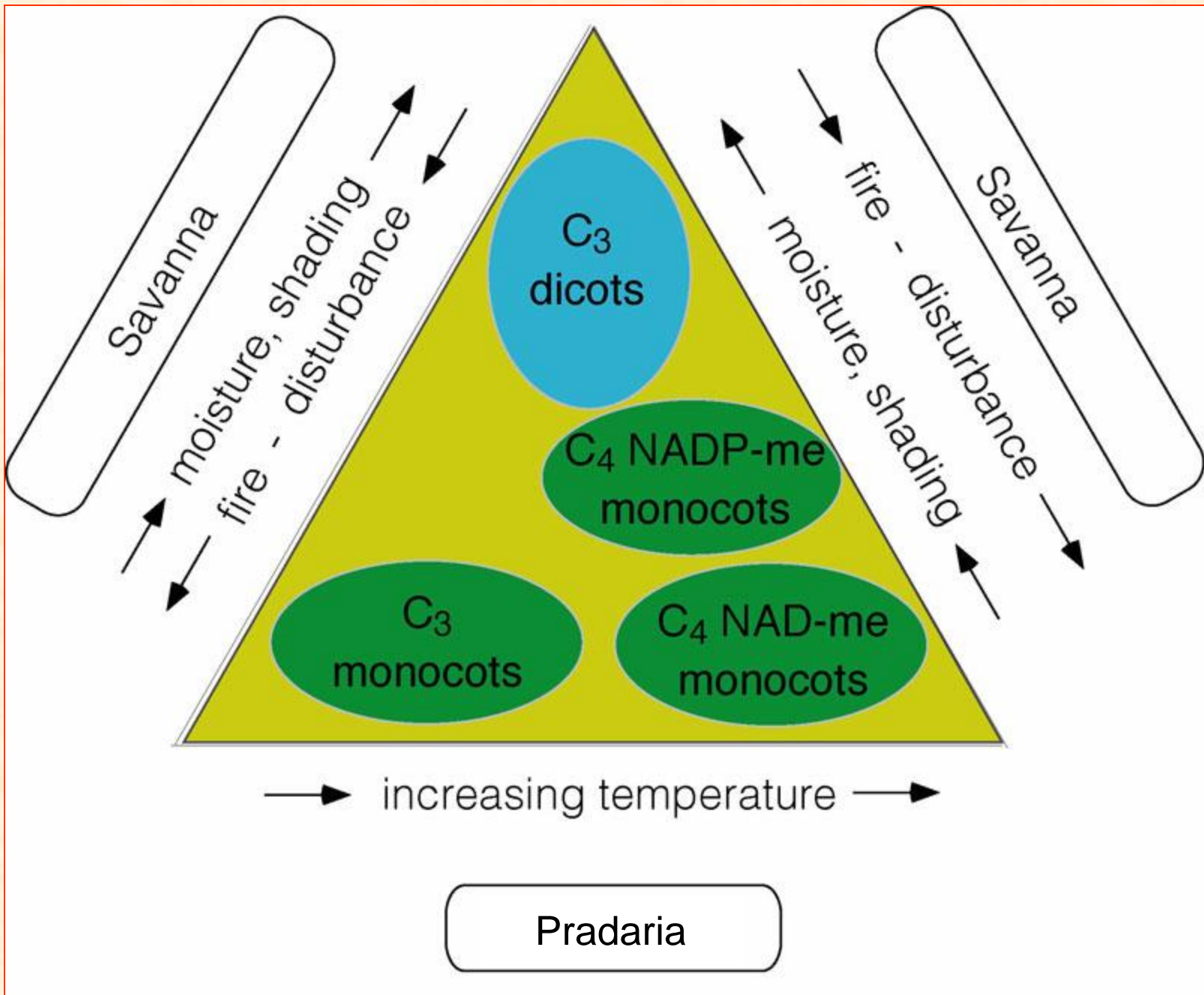
- *Datura stramonium* L.

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

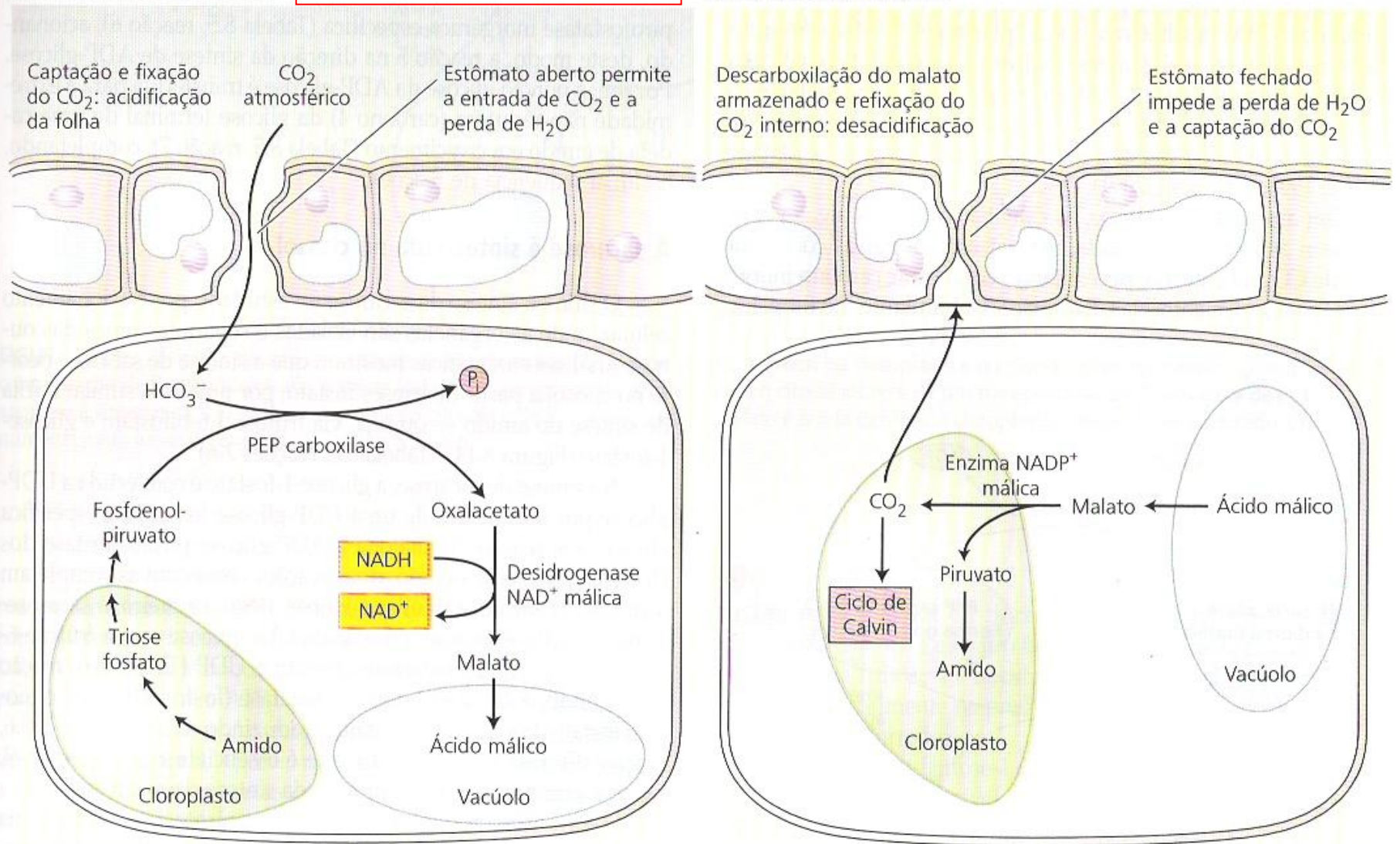
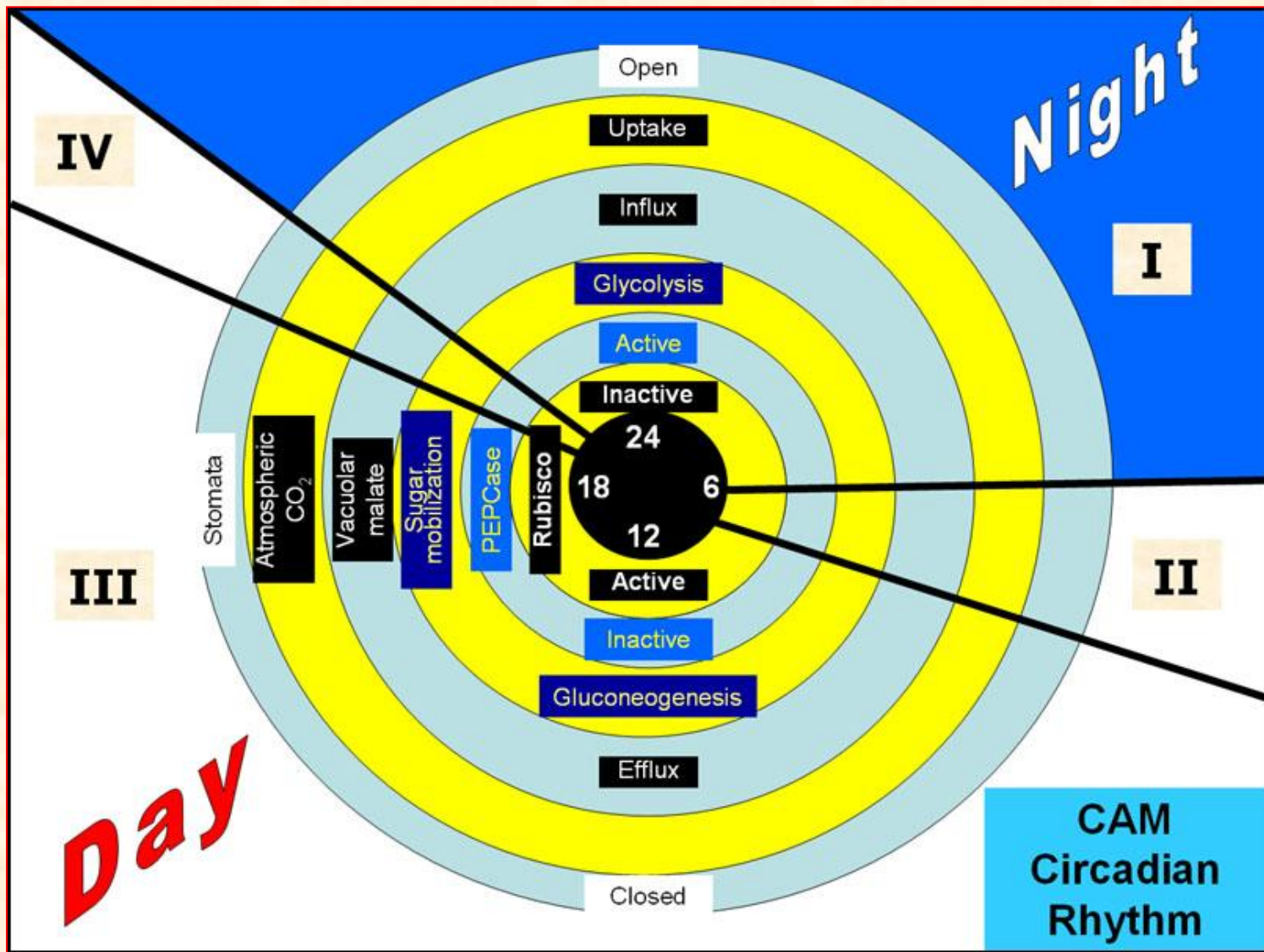


FIGURA 8.12 Metabolismo ácido das crassuláceas (CAM). Separação temporal da captação do CO₂ e das reações fotossintéticas: a captação e a fixação do CO₂ ocorrem à noite, enquanto a descarboxilação e refixação do CO₂ liberado internamente realizam-se durante o dia. A vantagem adaptativa das CAM é a redução da perda de água pela transpiração, conseguida pela abertura dos estômatos durante a noite.

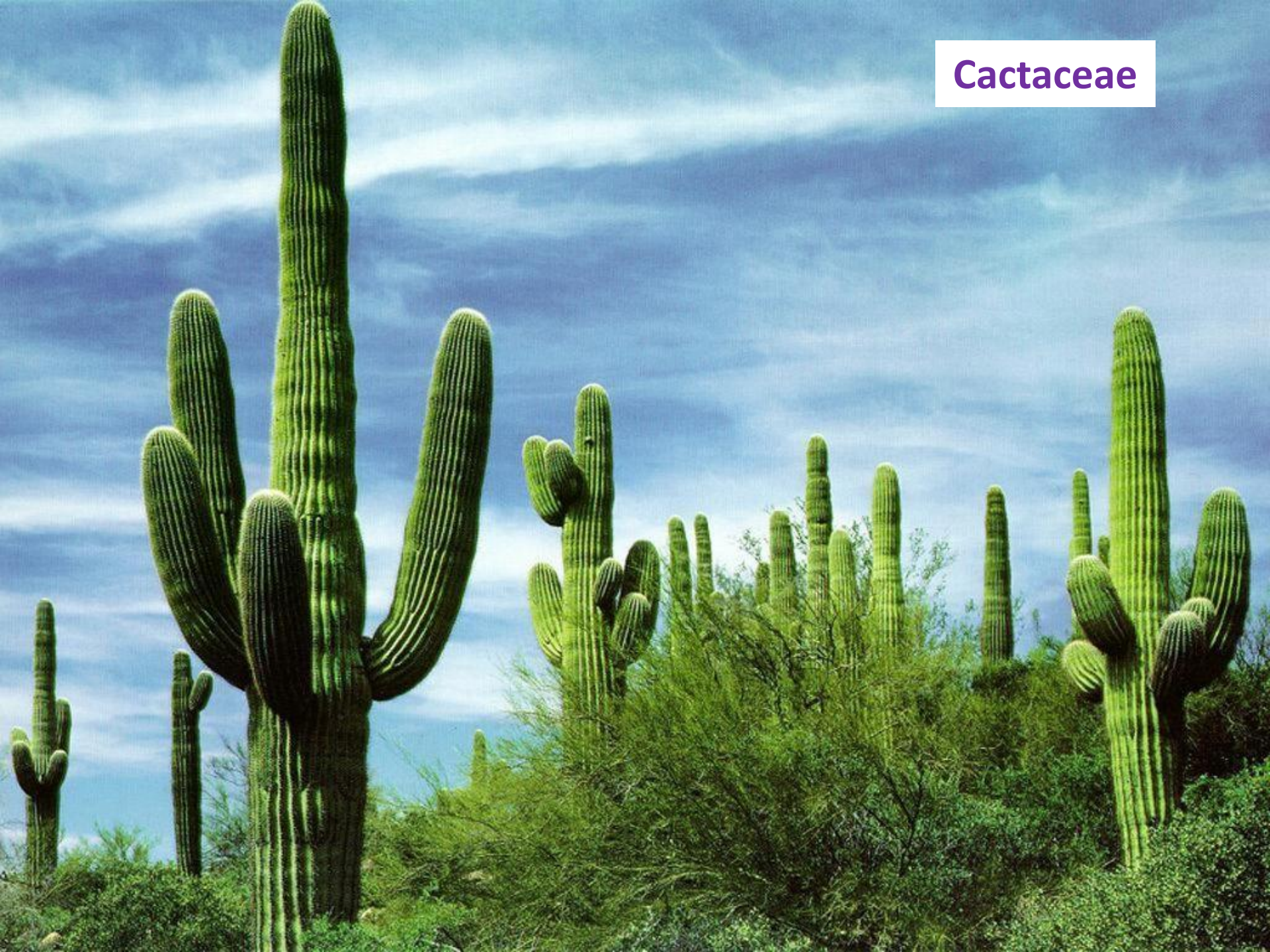


Fase I - Compreende a captação noturna do CO_2 atmosférico PEPCase-dirigida e o acúmulo de ácido málico. **Fase II** - é a fase de transição em que um fluxo acelerado de absorção de CO_2 tem lugar devido tanto à fixação de CO_2 mediada pela PEPCase quanto pela Rubisco. Durante a **Fase III** diurna, a absorção de CO_2 atmosférico é reduzida e a descarboxilação do ácido málico vacuolar gera uma concentração de CO_2 estromal necessária para a fixação de CO_2 via Rubisco e mediada pelo Ciclo de Calvin-Benson. **Fase IV** - pode incluir a absorção de CO_2 , fixado diretamente pela Rubisco.

Crassulaceae



Cactaceae



Bromeliaceae



Discriminação Isotópica do Carbono:

- **CO₂ atmosférico:**

- contém isótopos de carbono ¹²C, ¹³C e ¹⁴C
- ocorrem naturalmente ⇨ proporções 98,9; 1,1 e 10⁻¹⁰%
 - ¹⁴CO₂ quantidades desprezíveis

- **¹³CO₂:**

- propriedades químicas do ¹³CO₂ ⇨ idênticas às do ¹²CO₂
- leve diferença de massa (2,3%)
- maioria das plantas assimila menos o ¹³CO₂ que o ¹²CO₂
- plantas discriminam contra os isótopos mais pesados de carbono
 - razões de ¹³C para ¹²C menores do que as encontradas na atmosfera

- **composição de isótopos de carbono:**

- uso de um espectrômetro de massa:

- $R = {}^{13}\text{CO}_2/{}^{12}\text{CO}_2$

- composição de isótopos de plantas ($\delta^{13}\text{C}$):

- quantificada considerando uma base por mil (‰):

- $\delta^{13}\text{C}\text{‰} = \left[\left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} \right) - 1 \right] \times 1000$

- **Discriminação de isótopos ($\delta^{13}\text{C}$):**
 - indicador preciso se Ciclo de Calvin (via RUBISCO) foi precedido por fixação acessória de CO_2 através da PEPcase
- **Em função disso:**
 - discriminação de isótopos também pode ser utilizada para:
 - identificar se açúcar de mesa (sacarose) é proveniente da cana-de-açúcar (C_4) ou da beterraba (C_3)
 - descobrir se mel de néctar de plantas C_3 está diluído com sacarose de cana-de-açúcar (C_4)
 - descobrir se vinho, proveniente de fermentação da uva (C_3), está adulterado pela fermentação utilizando carboidratos de plantas C_4

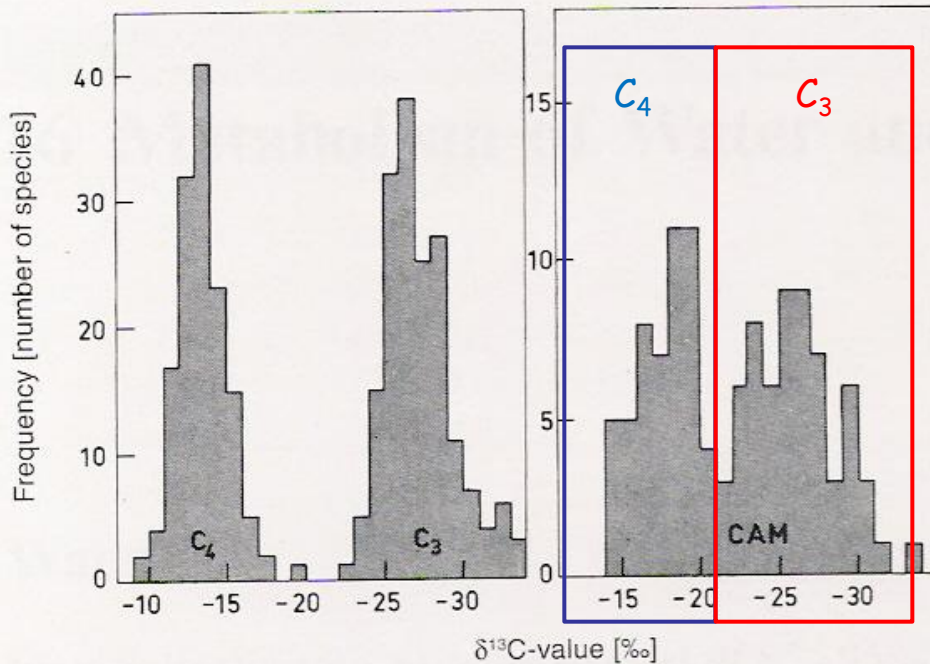


Fig. 15.12. $\delta^{13}\text{C}$ values in C_4 , C_3 and CAM plants. The ^{13}C content of ashed whole plants of the species identified by other characteristics (see Table 15.1) as belonging unequivocally to one of the three photosynthetic types was determined by mass spectrometry. Frequency curves (distribution functions) show that despite some deviation around the average values, it is possible to assign C_4 and 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 C_4 pathway of CO_2 fixation in this group of plants. (After Osmond and Ziegler 1975)

Discriminação Isotópica ^{12}C e ^{13}C pelas enzimas de carboxilação

RUBISCO (C_3) discrimina mais ^{12}C de ^{13}C do que a PEPcase (C_4).

CAM funcionado como:

C_4 :

⇒ fixação noturna do CO_2 ;
estômatos fechados
durante o dia;

CAM típica

C_3 :

⇒ fixação diurna do CO_2 ;
estômatos abertos durante
o dia;

CAM = C_3