

## Artigo

**Aspectos Fisiológicos e Ambientais da Fotossíntese****Kluge, R. A.;**\* Tezotto-Uliana, J. V.; da Silva, P. P. M.*Rev. Virtual Quim.*, 2015, 7 (1), 56-73. Data de publicação na Web: 30 de novembro de 2014<http://www.uff.br/rvq>**Physiological and Environmental Aspects of Photosynthesis**

**Abstract:** Undoubtedly, photosynthesis is one of the most important process for the life planet maintenance. The sun releases radiant energy that is able to boost the photosynthetic apparatus of the plants, which produce carbohydrates that will be used in the respiration. Among the most important reactions of photosynthesis is the release of oxygen, essential for respiration, which happens in photosystem II. The products generated in the first phase of photosynthesis or photochemical phase (ATP and NADPH) are used in the second phase or the carbon fixation phase. In this second phase acts the Rubisco enzyme, the key enzyme of photosynthesis for the production of carbohydrates such as starch and sucrose. Several factors interfere in the photosynthesis, such as temperature, oxygen and carbon dioxide content, light level, water availability and others. The knowledge of these interferences has aided in the development of technologies to maximize agricultural productivity and enable agroclimatic zoning of many cultures.

**Keywords:** Sunlight; photosystem; radiation; Calvin-Benson cycle; rubisco.

**Resumo**

A fotossíntese é sem dúvidas um dos processos mais importantes para a manutenção da vida no planeta. O sol, através da liberação de sua energia radiante, é capaz de impulsionar o aparato fotossintético das plantas e produzir carboidratos que serão utilizados no processo respiratório. Dentre as reações mais importantes da fotossíntese está a liberação de oxigênio, imprescindível para a respiração, que ocorre no fotossistema II. Os produtos gerados na primeira fase da fotossíntese, ou fase fotoquímica (NADPH e ATP) são usados na segunda fase ou fase de fixação de carbono. Nessa segunda fase atua a enzima Rubisco, a principal enzima da fotossíntese, para a produção de carboidratos, como amido e sacarose. Vários fatores interferem na fotossíntese, como temperatura, teores de oxigênio e de gás carbônico, nível de luminosidade, disponibilidade hídrica, entre outros. O conhecimento de suas interferências tem auxiliado no desenvolvimento de tecnologias para maximizar a produtividade agrícola e possibilitar o zoneamento agroclimático de muitas culturas.

**Palavras-chave:** Luz solar; fotossistema; radiação; ciclo de Calvin-Benson; rubisco.

\* Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Departamento de Ciências Biológicas, Av. Pádua Dias, 11, CP 9, CEP13418-900, Piracicaba-SP, Brasil.

✉ [rakluge@usp.br](mailto:rakluge@usp.br)

DOI: [10.5935/1984-6835.20150004](https://doi.org/10.5935/1984-6835.20150004)

## Aspectos Fisiológicos e Ambientais da Fotossíntese

Ricardo Alfredo Kluge,\* Jaqueline V. Tezotto-Uliana; Paula P. M. da Silva

Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Departamento de Ciências Biológicas, Av. Pádua Dias, 11, CP 9, CEP13418-900, Piracicaba-SP, Brasil.

\* [rakluge@usp.br](mailto:rakluge@usp.br)

*Recebido em 30 de novembro de 2014. Aceito para publicação em 30 de novembro de 2014*

1. Introdução
2. Fatores Ambientais
  - 2.1. Habitat sombreado
  - 2.2. Habitat abertos
  - 2.3. Adaptação a diferentes temperaturas
  - 2.4. Radiação Solar
3. Fases da Fotossíntese
  - 3.1. Fase fotoquímica (reações de luz)
  - 3.2. Fase de fixação do Carbono
4. Fotorrespiração
5. Considerações Finais

### 1. Introdução

---

Um constante fornecimento de energia é requerido para a manutenção da vida. Uma diferença fundamental entre plantas e animais é a forma de obtê-la. Os animais conseguem os compostos orgânicos através da alimentação e a energia química, através da respiração. As plantas absorvem energia luminosa a partir do sol, convertendo-a em energia química no processo chamado fotossíntese.<sup>1</sup>

De maneira geral, há um balanço entre estes dois processos na biosfera, sendo que ambos resultam na energia dos organismos na Terra. Tanto a fotossíntese, quanto a

respiração (R) geram energia química disponível na forma de ATP, cuja síntese é mediada por um gradiente de prótons ( $H^+$ ) transmembrana. Na respiração, esse gradiente se deve à oxidação de moléculas orgânicas em  $CO_2$ , com redução do  $O_2$  em  $H_2O$ , e a dissipação de energia em forma de calor. Na fotossíntese, o gradiente ocorre através da oxidação da  $H_2O$  em  $O_2$ , sendo essa fase mediada pela luz, (fase luminosa) e através da redução do  $CO_2$  em moléculas orgânicas, onde o ATP é utilizado (fase de síntese).<sup>2</sup>

O ATP proveniente da fotossíntese é produzido apenas em células clorofiladas (fotossintetizantes) e na presença da luz. Durante as horas de escuridão e em células

não fotossintetizantes (como células de raiz), a energia é suprida pela respiração, usando como substrato os compostos de carbono produzidos pelas células na fotossíntese. É durante o processo respiratório (principalmente na glicólise e ciclo de Krebs) que muitos precursores essenciais para a biossíntese de outros compostos importantes, como aminoácidos e hormônios vegetais, são produzidos. Dessa forma, as plantas, principalmente as que estão em crescimento, devem ter maior atividade fotossintética do que respiratória.<sup>3</sup>

Para medir ambos os processos, pode-se monitorar a absorção ou a liberação de um dos gases envolvidos ( $O_2$  ou  $CO_2$ ), através da técnica de trocas gasosas. Entretanto a fotossíntese deve ser medida apenas na presença de luz, devido ao fato de que a fotossíntese bruta (FB) normalmente excede a R.<sup>3</sup>

A FB é aparente (não real), pois a taxa de respiração no escuro não é idêntica à verificada na luz, existindo o processo chamado de fotorrespiração, que opera na presença de luz e promove uma considerável liberação (perda) de  $CO_2$  e consumo de  $O_2$ . A fotorrespiração ocorre apenas em tecidos fotossintetizantes, em condições de altos níveis de luminosidade e temperatura. Este processo pode reduzir a fotossíntese líquida (FL) em taxas que variam de 50 a 60%. Se a FL cai à zero (em situações em que a taxa respiratória é alta ou a FB é muito baixa), tem-se que  $FB = R$ , que é o chamado de “Ponto de Compensação de Luz”, o que significa que todos os fotossintetizados produzidos são consumidos no processo respiratório e, com isso, a planta não se desenvolve. O mesmo acontece em situações abaixo do ponto de compensação.<sup>3</sup>

Existem muitos fatores que podem intervir nas relações acima apresentadas. Dessa forma, essa revisão tem como objetivo abordar os principais fatores ambientais e fisiológicos que podem resultar na alteração da atividade fotossintética das plantas.<sup>4</sup>

## 2. Fatores Ambientais

Para obter-se uma maior produção de alimentos, deve-se aumentar a FL, através do aumento da FB ou redução da R. A FL é limitada principalmente pelas condições ambientais mas pode, em alguns casos, ser limitada por condições no interior da célula como, por exemplo, baixo nível de certas enzimas.<sup>4</sup>

Os fatores ambientais limitantes à fotossíntese são o  $CO_2$ , a luminosidade e a temperatura. Assim, para uma mesma temperatura, a taxa fotossintética (bruta ou líquida) é maior à medida que aumenta a intensidade luminosa. Para uma mesma intensidade luminosa, a taxa fotossintética é maior à medida que aumenta a temperatura. Esse aumento é regulado, entre outras coisas, pela quantidade de  $CO_2$ . Quando ocorre saturação de  $CO_2$  diz-se que a planta atingiu o ponto de saturação de  $CO_2$ .<sup>1</sup>

Outro importante fator que limita indiretamente a fotossíntese, através do efeito no suprimento de  $CO_2$  é a água. O  $CO_2$  entra e a água, na forma de vapor, é perdida pelas folhas através dos estômatos na epiderme. Os estômatos podem fechar se o suprimento de água for pobre, podendo causar uma parada no fornecimento de  $CO_2$  para a fotossíntese. Em certas plantas, o oxigênio pode causar redução na fotossíntese líquida.<sup>1</sup>

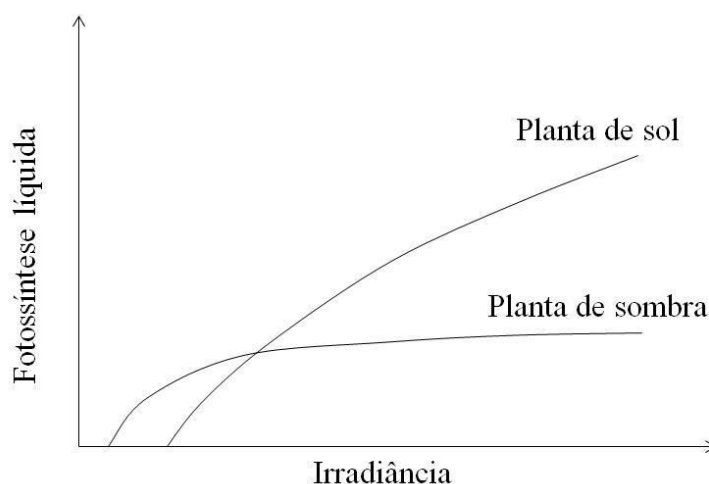
A concentração de  $CO_2$  na atmosfera é aproximadamente 0,036 %, mas as condições de luz e temperatura são bastante variáveis em habitats onde a fotossíntese ocorre. A temperatura da folha varia desde valores abaixo de 0 °C, no Ártico, até 50 °C nos desertos mais quentes. A irradiância varia de 3 a 500  $J m^{-2} s^{-1}$ , de locais altamente sombreados até habitats tropicais abertos.<sup>1</sup>

### 2.1. Habitat sombreado

Algumas plantas, como *Oxalis acetosella*, quase sempre crescem na sombra, na parte

inferior da floresta, onde a luz é limitante para a fotossíntese. Estas plantas de sombra

diferem das plantas de sol, como *Bellis perennis*, em dois aspectos (Figura 1).<sup>5</sup>



**Figura 1.** Resposta fotossintética típica de plantas de sol e de sombra em função da irradiância (adaptado<sup>5</sup>)

Em baixa irradiância, a planta de sombra tem maior FL que a planta de sol e o ponto onde  $FL = 0$  é menor ( $FL = 0$  é quando  $FB = R$ ). Esta é a principal razão das plantas sombreadas sobreviverem e crescerem sob estas condições. Entretanto, em alta irradiância, plantas de sombra tem menor taxa de FL do que plantas de sol.<sup>4</sup>

O nível de luz onde  $FB = R$  é chamado de ponto de compensação de luz e seu baixo valor em plantas de sombra resulta de duas características. Primeiro é o fato de que as plantas de sombra apresentam baixa taxa respiratória. Elas possuem menos células por folha e menor concentração de proteínas do que plantas de sol, tornando-as com um custo baixo para o funcionamento. Segundo, em baixas irradiâncias, as plantas de sombra absorvem a luz disponível com maior eficiência, tanto que com poucas células nas folhas, poucos fótons são desperdiçados e a  $FB$  é maximizada.<sup>4</sup>

Por outro lado, plantas de sombra apresentam comportamento ineficiente em altos níveis de irradiância. Elas tornam-se rapidamente saturadas de luz (atingem rapidamente o ponto de saturação de luz) e, após este ponto, a fotossíntese é inibida. Este

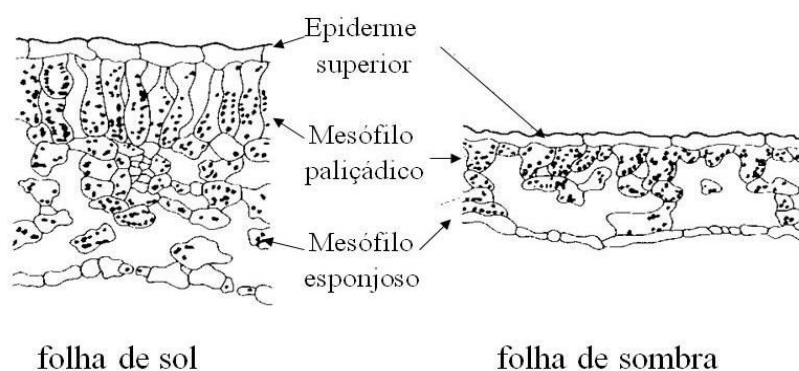
fenômeno é chamado de foto-inibição e ocorre em todas as plantas que estão crescendo em locais com pouca luz e são subitamente expostas à alta luminosidade. Isso ocorre porque há um dano no aparelho fotossintético, o qual em pode ser reparado. Plantas de sombra são particularmente sensíveis à foto-inibição e menos capazes de reparar os danos no aparelho fotossintético. Assim, longas exposições de plantas de sombra à luz, causam danos irreversíveis devido à foto-oxidação dos pigmentos do cloroplasto. Os pigmentos são destruídos por este processo, as folhas embranquecem e morrem.<sup>4</sup>

Espécies de sombra obrigatórias, as quais nunca são encontradas em locais ensolarados, não conseguem adaptar-se às altas irradiâncias. Entretanto, muitas plantas que crescem bem em locais abertos podem adaptar-se à sombra, como, por exemplo, *Atriplex patula* (uma planta de sol). Esta planta se cultivada em baixos níveis de luz comporta-se como plantas de sombra, havendo baixa taxa de FL quando exposta à altas irradiâncias, mas apresenta taxas de FL relativamente alta se colocada em baixas irradiâncias. Tais adaptações ambientais são

denominadas de aclimação ou aclimação. Folhas de uma mesma árvore podem apresentar aclimação em diferentes níveis de luz, com as folhas internas e mais inferiores sendo folhas de sombra e as mais externas folhas de sol.<sup>4</sup>

Essas diferenças estão refletidas em suas anatomias. As folhas de sol apresentam uma camada mais grossa de mesófilo paliçádico

dos que as folhas de sombra (Figura 2). Essa é uma parte da explicação para as maiores taxas de FL para as folhas de sol em altas irradiâncias. Estas folhas interceptam e absorvem uma alta proporção de luz incidente. Entretanto, folhas mais grossas apresentam um custo mais alto para a manutenção e sua alta taxa respiratória é uma desvantagem em baixas irradiâncias.<sup>5</sup>



**Figura 2.** Secção transversal de folhas de *Impatiens parviflora*, sendo uma folha de sol e uma folha de sombra (adaptado<sup>5</sup>)

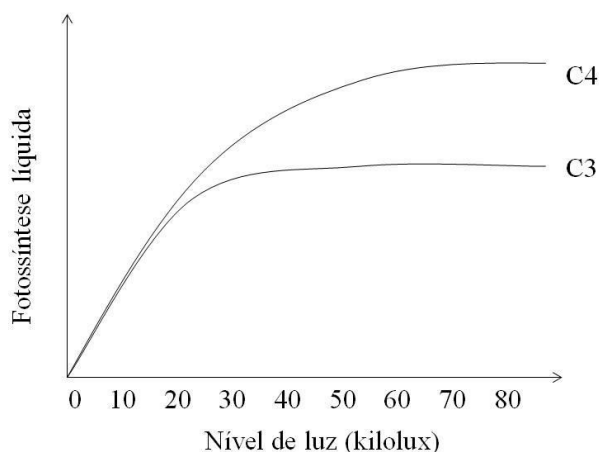
## 2.2. Habitat abertos

Plantas de sol de habitats abertos utilizam altos níveis de luz, mas algumas são mais eficientes que outras<sup>5</sup> (Figura 3).

Em latitudes temperadas, as folhas da maioria das plantas mostram saturação de luz ao redor de 25% do total de luz solar, mas em terras baixas tropicais, onde a irradiância pode ser quase o dobro do que em zonas temperadas, as folhas de muitas espécies herbáceas e arbustivas não mostram saturação de luz, mesmo em luz solar plena. Estas espécies tropicais apresentam taxa de FL bastante elevada em altas irradiâncias e incluem o milho e a cana de açúcar. Elas pertencem a um grupo chamado de plantas C4, em contraste com a maioria das outras

espécies, que pertencem ao grupo das plantas C3.<sup>6</sup>

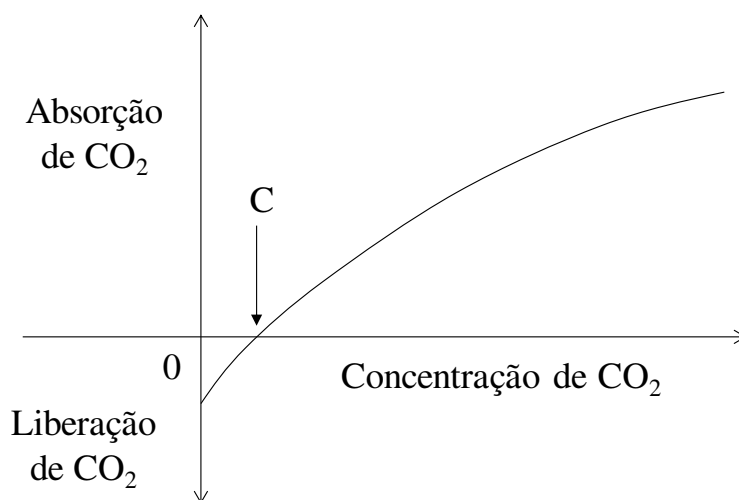
A denominação C3 ou C4 refere-se ao número de átomos de carbono presentes no primeiro produto da fixação do CO<sub>2</sub>. A resposta de plantas C3 e C4 ao incremento da luz foi mostrada na Figura 3, podendo-se observar que em plantas C3 algum fator, que não a luz, limita a FL em altos níveis de luz. De fato, elas são limitadas pelo CO<sub>2</sub>, ou seja, há uma abundância de luz, mas a taxa de suprimento de CO<sub>2</sub> ao cloroplasto é muito lenta. As plantas C4 superam esta limitação de CO<sub>2</sub>: elas usam o CO<sub>2</sub> disponível mais eficientemente e, conseqüentemente, têm maiores taxas de produção líquida em altos níveis de luz, embora o desempenho das plantas C4 não seja tão bom quanto em locais com baixa luminosidade.<sup>6</sup>



**Figura 3.** Efeito do aumento no nível de luminosidade sobre a fotossíntese líquida de plantas C3 e C4 (adaptado<sup>5</sup>)

As plantas C4 apresentam um baixo ponto de compensação de CO<sub>2</sub>, o qual é definido como a concentração de CO<sub>2</sub> na qual a fotossíntese bruta é igual à respiração (FB = R) (Figura 4), ou seja, não há fotossíntese

líquida (FL = 0). Se uma planta C4 for colocada em uma câmara transparente, a FL irá permanecer positiva até todo o CO<sub>2</sub> da câmara ter sido usado.<sup>5</sup>

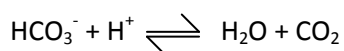


**Figura 4.** Ponto de compensação de CO<sub>2</sub> (C) (adaptado<sup>5</sup>)

A respiração no escuro é similar em ambos os tipos de planta. Tem sido sugerido que as plantas C4 utilizam cada pequena quantidade de CO<sub>2</sub>, incluindo aquele liberado na respiração no escuro.<sup>7</sup>

A *Chlorella* (assim como outras algas unicelulares, cianobactérias e muitas plantas aquáticas) tem baixo ponto de compensação, embora sejam classificadas bioquimicamente

como plantas C3. A razão para isso é que essas plantas, bem como as plantas C4, são capazes de concentrar o CO<sub>2</sub> no sítio de fixação de carbono, nesse caso absorvendo carbono inorgânico da água como íon bicarbonato (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) e liberando CO<sub>2</sub> dentro da célula. Essa reação é catalisada pela enzima anidrase carbônica.<sup>4</sup>



Isso pode elevar os níveis intracelulares de  $\text{CO}_2$  por mais de 1000 vezes do que a quantidade normal.<sup>4</sup>

Plantas C4 apresentam uma estratégia que envolve a concentração de  $\text{CO}_2$ , o qual tem o efeito de anulação da fotorrespiração. Assim, o  $\text{CO}_2$  é usado mais eficientemente e não se torna limitante em alta irradiância e temperatura. A taxa de FL e crescimento em plantas C4 são usualmente bem maiores do que em plantas C3, em condições de alta temperatura e luminosidade, onde plantas C4 tendem a crescer naturalmente.<sup>4</sup>

Nem todas as plantas que crescem em locais abertos são C4 porque.<sup>8,9</sup>

a) em regiões de clima temperado, o clima não é sempre quente e ensolarado. A máxima irradiância é menor do que nos trópicos e existem dias frios nublados. Nestas condições, as plantas C3 apresentam desempenho igual ou superior às plantas C4.

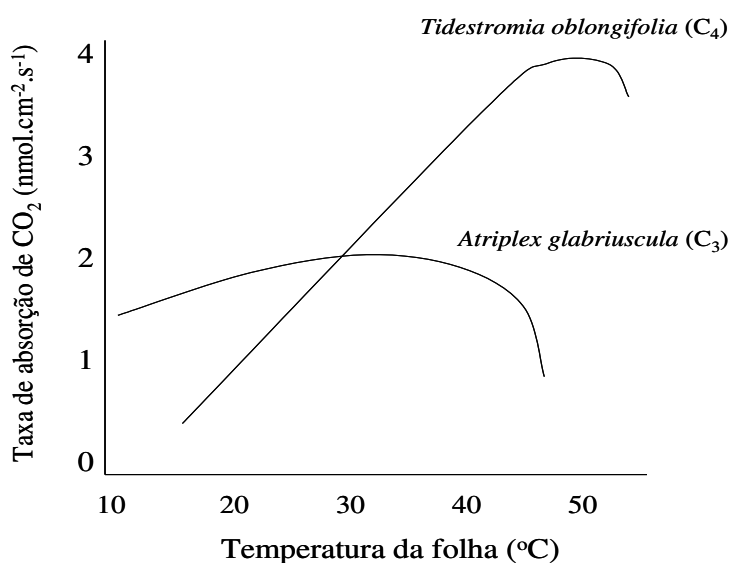
b) Poucas árvores são C4, mesmo nos trópicos, provavelmente devido ao fato da fotossíntese para a árvore, como um todo, ser limitada pela luz e não pelo  $\text{CO}_2$ . Apenas as folhas externas são expostas ao sol e muitas camadas de folhas internas encontram-se sombreadas. Assim, a

estratégia das plantas C4 não confere vantagem nesta situação.

Em termos de suas capacidades fotossintéticas, portanto, plantas herbáceas ou arbustivas C3 ou C4 são adaptadas a diferentes ambientes: em clima frio ou com baixa luminosidade para plantas C3, e quente e com alta luminosidade para C4.<sup>6</sup>

### 2.3. Adaptação a diferentes temperaturas

Além do efeito na fotorrespiração e FL, a temperatura afeta a FB através de dois mecanismos distintos. Primeiro, a temperatura influencia a taxa de reações químicas e, se a temperatura for o fator limitante, há uma temperatura ótima na qual a taxa de FB é máxima. Segundo, temperaturas extremamente altas ou baixas podem danificar ao aparelho fotossintético (devido aos danos nas membranas ou proteínas ligadas à membrana). As plantas apresentam uma temperatura limite, abaixo ou acima da qual danos irreversíveis podem ocorrer. Tipicamente, há uma correlação entre a temperatura ótima e a limite com o regime térmico onde elas crescem naturalmente (Figura 5). As temperaturas ótimas e limite são menores para plantas que crescem em climas frios.<sup>5</sup>



**Figura 5.** Fotossíntese líquida de *Tidestromia oblongifolia* - uma planta C4, e de *Atriplex grabriuscula* - uma planta C3 (adaptado<sup>5</sup>)

## 2.4. Radiação Solar

Apenas 5% da energia solar que alcança a Terra pode ser convertida em carboidratos através da fotossíntese foliar. Isso é devido ao fato da maioria da fração da luz incidente ser de onda muito curta ou muito longa para ser absorvida pelos pigmentos fotossintéticos. Além disso, a energia luminosa absorvida é perdida na forma de calor; usada em processos bioquímicos para promover a fixação do CO<sub>2</sub> ou ainda ser usada no metabolismo geral da folha. Das radiações que chegam à Terra, 44% se situam na região das radiações visíveis que são utilizadas na fotossíntese. A radiação solar atinge seu máximo no verão (dezembro-janeiro) e seu mínimo no inverno (junho-julho). Durante o dia, a intensidade máxima de radiação solar ocorre na proximidade do meio-dia.<sup>4</sup>

Apenas uma região limitada do espectro eletromagnético, compreendida aproximadamente entre 400 e 700 nm é aproveitada pelos seres vivos. Sendo esta a luz visível ou faixa fotobiológica ou radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Comprimentos de onda menores que 400 nm (UV), devido ao elevado teor energético, podem provocar alterações moleculares profundas e alterações no DNA, com consequências graves para os organismos<sup>1</sup>.

Contrariamente, as radiações acima de 700 nm não possuem a energia necessária para induzir alterações nas biomoléculas. As moléculas que ao longo do processo evolutivo desenvolveram a capacidade de absorver comprimento de onda na região da luz visível são chamadas de pigmentos.<sup>1</sup>

A presença de diferentes tipos de pigmentos nas células fotossintetizantes permite que eles aproveitem a energia luminosa ao longo de toda a região da luz visível. Além disso, as clorofilas são capazes de absorver eficientemente dois comprimentos de onda distintos: um mais energético (luz azul) e outro menos energético (luz vermelha).<sup>4</sup>

Os pigmentos envolvidos na fotossíntese são as clorofilas *a* e *b*, os carotenoides e as ficobilinas (em algas). A clorofila *b*, os carotenoides e as ficobilinas constituem os chamados pigmentos acessórios. A energia absorvida pelos pigmentos é transferida para os sítios bem definidos, localizados sobre as membranas tilacóide, os chamados centros de reação. Há dois centros de reação, um absorvendo em 680 nm, e outro em 700 nm, os quais interagem entre si através de transportadores de elétrons. É a partir da molécula de clorofila que absorve em 680 nm, que os elétrons oriundos da água são transferidos para a cadeia transportadora de elétrons da fotossíntese.<sup>10</sup>

## 3. Fases da Fotossíntese

### 3.1. Fase fotoquímica (reações de luz)

O mais ativo tecido fotossintético em plantas superiores é o mesofilo das folhas. Células mesofílicas possuem pigmentos especializados para a captação da luz, as clorofilas. Na fotossíntese, a planta usa a energia do Sol para oxidar a água e, assim, produzir oxigênio, e para reduzir o CO<sub>2</sub>, produzindo compostos orgânicos, principalmente açúcares.<sup>4</sup>

A série completa de reações que culmina na redução do CO<sub>2</sub> inclui as reações nas tilacóides e as reações de fixação de carbono. As reações nas tilacóides produzem compostos ricos em energia (ATP e NADPH), os quais são usados para a síntese de açúcares nas reações de fixação de carbono. Esses processos de síntese ocorrem no estroma do cloroplasto, a região aquosa que circunda as tilacóides.<sup>11</sup>

No cloroplasto, a energia da luz é captada por duas diferentes unidades funcionais chamadas fotossistemas. A energia luminosa absorvida é usada para a transferência de elétrons ao longo de uma série de compostos que atuam como doadores e receptores de



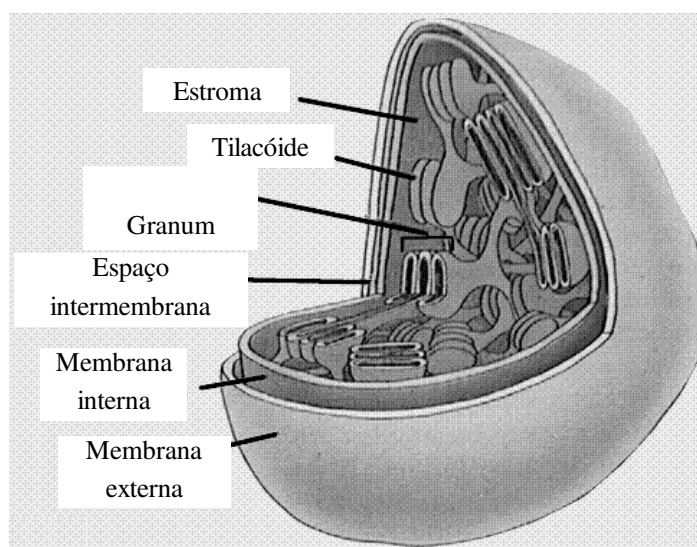
elétrons. A maioria dos elétrons reduzem  $\text{NADP}^+$  em  $\text{NADPH}$ . A energia da luz também é usada para gerar uma força motiva de prótons ao longo da membrana tilacóide, que é posteriormente usada para a síntese de ATP.<sup>12</sup>

Nos cloroplastos é onde ocorre a reação da fotossíntese. O cloroplasto é composto por um sistema de membranas bem organizado denominados de tilacóides (Figura 6). As clorofilas estão contidas dentro deste sistema de membranas, o que fornece a coloração verde ao cloroplasto. As tilacóides são os sítios das reações de luz da fotossíntese.<sup>11</sup>

As tilacóides quando estão associadas entre si formam pilhas na forma de moeda

conhecidas como grana lamela (ou simplesmente grana), sendo que uma pilha apenas é denominada granum. Quando a tilacóide não está associada em pilhas, tem-se o estroma lamela. Todo este conjunto de membranas encontra-se mergulhado em um fluido gelatinoso que preenche o cloroplasto, chamado de estroma, onde há enzimas, DNA, pequenos ribossomos e amido. As moléculas de clorofila se localizam nos tilacóides, reunidas em grupos, formando estruturas chamadas de “complexos de antena” ou “antena”.<sup>11</sup>

O cloroplasto é envolvido por duas membranas separadas, compostas de duas camadas de lipídios, sendo conhecidas como envelope.<sup>12</sup>

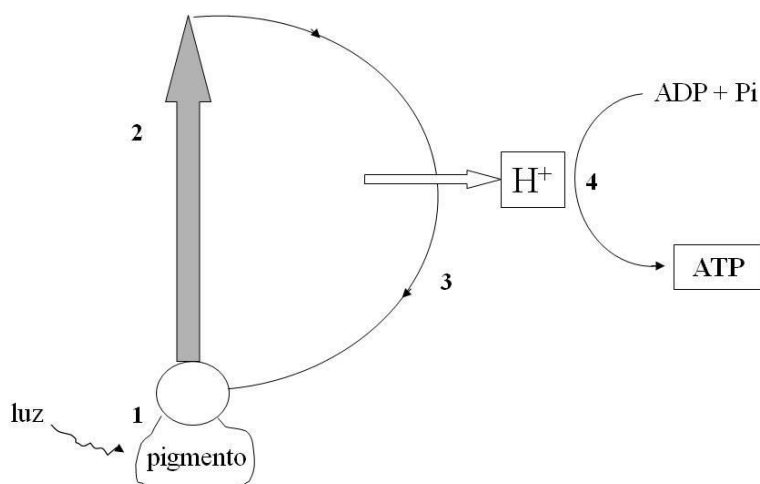


**Figura 6.** O cloroplasto e suas estruturas (adaptado<sup>13</sup>)

Nos cloroplastos ocorrem dois estágios sequenciais. Primeiro, a luz com certos comprimentos de onda são capturadas e convertidas em energia química por uma série de passos chamados de reações de luz ou reações luminosas. Essas reações são processadas nas membranas internas do cloroplasto (tilacóides). Segundo, o  $\text{CO}_2$  é fixado e reduzido a compostos orgânicos,

particularmente açúcares, por uma série de passos chamados de fixação de  $\text{CO}_2$ . Esse processo ocorre na matriz fluída do cloroplasto (estroma).<sup>4</sup>

A fase fotoquímica da fotossíntese tem como função converter a energia luminosa em energia química, ou seja, converter a luz em ATP, estando vários estágios envolvidos nesse processo<sup>5</sup> (Figura 7).



**Figura 7.** Diagrama simplificado do transporte de elétrons na fotossíntese. 1 = captação da luz; 2 = reação fotoquímica; 3 = transporte de elétrons; 4 = síntese de ATP (adaptado<sup>5</sup>)

As plantas são verdes porque os pigmentos fotossintéticos que coletam a luz usada na fotossíntese absorvem todos os comprimentos de onda visíveis de luz, exceto aqueles na parte verde da radiação visível. O pigmento mais importante em plantas superiores é a clorofila *a*. Todos estes pigmentos estão associados com proteínas e encontram-se embutidos nas membranas internas do cloroplasto (tilacóides).<sup>4</sup>

A luz chega em pequenos pacotes de energia (fótons), com a quantidade de energia por fóton sendo relacionada com o comprimento de onda. Uma molécula de pigmento pode absorver apenas um fóton e, em teoria, cada fóton absorvido poderia iniciar uma reação fotoquímica.<sup>4</sup>

O sistema de coleta de fótons, denominado de antena, canaliza a energia absorvida pelas 50 a 1000 moléculas de clorofila (mais os pigmentos acessórios) para um local denominado de centro de reação, no qual a reação fotoquímica se processa continuamente, qual seja a transferência de elétrons com alta energia da molécula receptora (acceptor) para uma série de outras moléculas transportadoras.<sup>4</sup>

### 3.1.1. Transporte de elétrons e a síntese de ATP

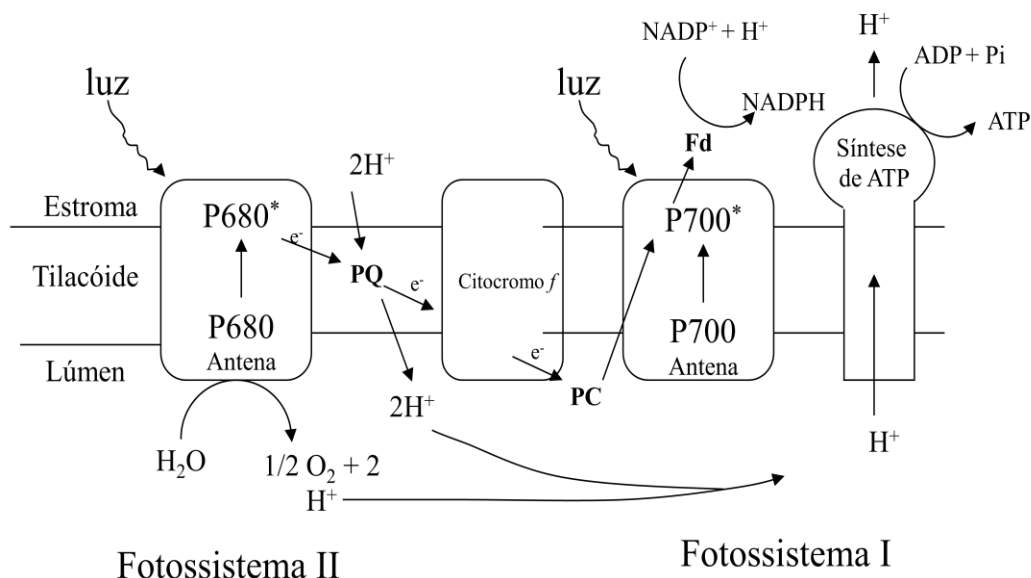
Os elétrons são transferidos de substratos de baixa afinidade com elétrons (NADH), o qual prontamente doa elétrons para substratos com alta afinidade a elétrons ( $O_2$ ). Pode-se dizer também que elétrons com alta energia são transferidos na direção “morro abaixo”, perdendo energia ao longo do caminho.<sup>4</sup>

Na fotossíntese, elétrons com alta energia são ejetados pelo centro de reação após a absorção da luz. Esse transporte é conhecido como transporte cíclico de elétrons. Esse transporte ocorre em bactérias fotossintéticas, onde é gerada uma força motiva de prótons transmembrana (FMP), a qual por sua vez pode estar acoplada à síntese de ATP (o processo de fotofosforilação cíclica). A enzima-chave neste processo é a ATP sintase, a qual catalisa a síntese de ATP.<sup>4</sup>

O ATP é o único produto do transporte cíclico de elétrons, mas a fixação de  $CO_2$  requer tanto ATP quanto um potente agente redutor, cuja síntese requer elétrons com alto nível de energia. Apenas um transporte não cíclico de elétrons pode fornecer o poder redutor<sup>4</sup>.

Em bactérias primitivas, o doador de elétrons, tais como o sulfito, está disponível apenas em alguns habitats (ex.: em anaerobiose) e isso restringe os locais onde as bactérias podem crescer. Plantas verdes,

cianobactérias ou algas, como solução para isso, utilizam a água como doador de elétrons para o sistema não cíclico de transporte de elétrons<sup>4</sup> (Figura 8).



**Figura 8.** Esquema simplificado do transporte de elétrons acíclico no cloroplasto de plantas verdes (adaptado<sup>4</sup>)

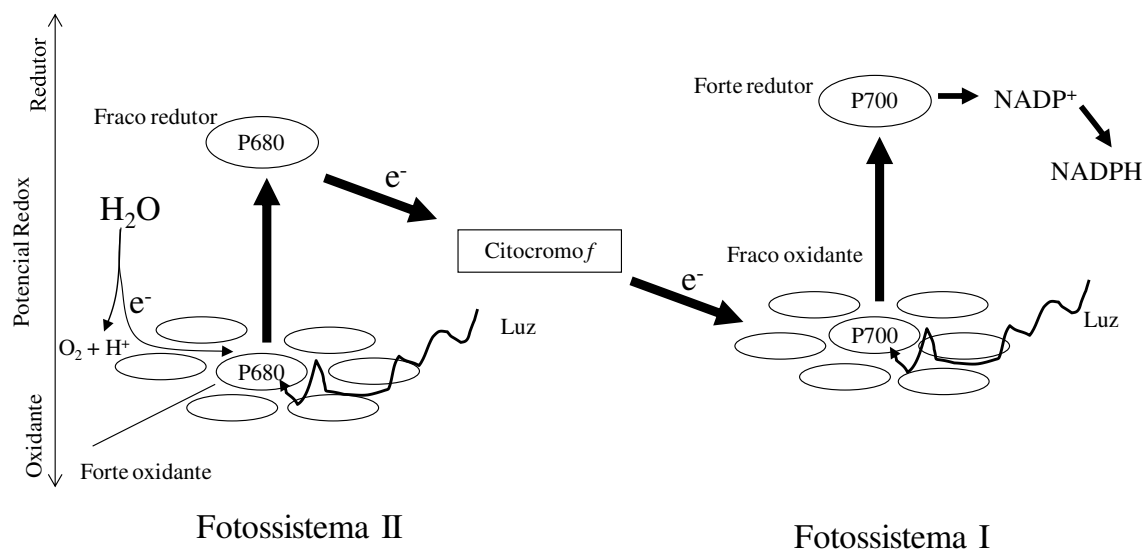
Há dois centros de reação denominados de Fotossistemas I e II (FSI e FSII). Desta maneira, elétrons com baixa energia podem ser transferidos da água para o  $\text{NADP}^+$  usando o FSI e FSII, e energia suficiente torna-se disponível para gerar a força para a síntese de ATP. Além disso, quando a molécula de água é quebrada (oxidada), o oxigênio é liberado, reação esta a partir da qual deriva todo o  $\text{O}_2$  presente na atmosfera. Essas reações de luz das plantas são, assim, extremamente importantes para a manutenção da vida no planeta.<sup>14</sup>

### 3.1.2. Esquema Z da fotossíntese

Outro caminho de representação do transporte de elétrons é em relação à afinidade dos elétrons dos carregadores com a energia dos elétrons. Os elétrons são

“empurrados para cima” por duas reações fotoquímicas e “movidos para baixo” entre os elétrons carregadores e, devido a esta forma de caminhar, é conhecido como esquema Z (Figura 9).<sup>4</sup>

A luz vermelha absorvida pelo FSII produz um forte agente oxidante e um fraco agente redutor. A luz vermelha distante (comprimento de onda maior que 680 nm) absorvida pelo FSI produz um fraco oxidante e um forte redutor. O forte oxidante gerado no FSII oxida a água, enquanto o forte redutor produzido pelo FSI reduz  $\text{NADP}^+$ . O FSII produz elétrons que reduzem o complexo citocromo *f*, enquanto FSI produz um oxidante que oxida o complexo citocromo *f*. P680 e P700 referem-se ao comprimento de onda de máxima absorção das clorofilas dos centros de reação no FSII e FSI, respectivamente.<sup>4</sup>



**Figura 9.** Esquema "Z" simplificado da fotossíntese (adaptado<sup>4</sup>)

### 3.1.3. Efeitos do excesso de luz

O excesso de luz pode inibir a fotossíntese através dos processos de foto-inibição (reversível) e foto-oxidação (irreversível). A foto-inibição envolve danos aos centros de reação, especialmente FSII, quando eles são sobre-excitados. O que acontece no FSII é a perda da proteína envolvida na transferência de elétrons entre P680 e PQ, a qual pode ser recuperada posteriormente.<sup>15,16</sup>

A foto-oxidação é um processo irreversível e envolve diretamente os pigmentos receptores de luz. Quando estes absorvem muita luz, ficam muito tempo excitados e interagem com o O<sub>2</sub> produzindo radicais livres, como superóxido (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), o qual pode destruir as membranas dos cloroplastos. Há algumas defesas bioquímicas, como a enzima superóxido dismutase (SOD) que remove os radicais livres, mas essas defesas são insuficientes se a exposição à alta luminosidade for prolongada.<sup>15,16</sup>

Há também alterações fisiológicas que reduzem os riscos de danos em alta luminosidade. Os cloroplastos podem mover-se de um lado ao outro da célula (ciclose); a orientação da folha pode alterar ao ponto

delas ficarem alinhadas paralelamente à incidência dos raios solares e, assim, absorver menos luz.<sup>16</sup>

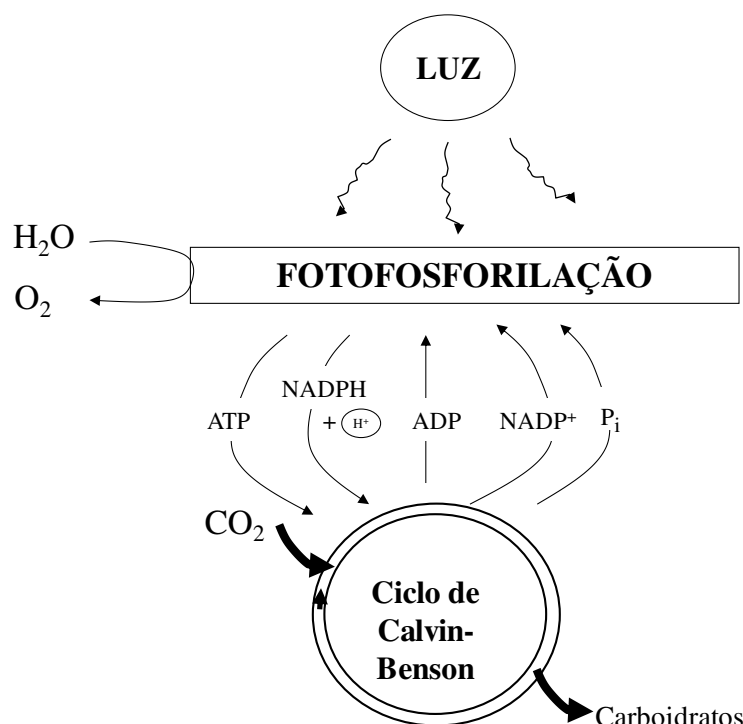
Plantas que crescem em ambientes com muita luz têm frequentemente características estruturais e químicas que reduzem a quantidade de luz que alcança o cloroplasto. As folhas podem ter superfície brilhante ou reflectivas ou apresentarem cutícula mais espessa. As células da epiderme podem conter antocianina, um metabólito secundário que atuam como defesa contra radiação de comprimentos de onda curtos.<sup>4</sup>

### 3.2. Fase de fixação do Carbono

Conforme exposto, a fotossíntese é um processo no qual a energia luminosa absorvida pela clorofila origina o transporte de elétrons (conversão da energia luminosa em energia elétrica), que por sua vez gera energia química, a qual se acumulada nas moléculas de ATP e NADPH. Estas moléculas são utilizadas na etapa seguinte da fotossíntese, representada pela assimilação do carbono ("reações do escuro" ou "fase escura"), ligando o CO<sub>2</sub> em um aceptor, reduzindo-o assim a CH<sub>2</sub>O (carboidrato).<sup>17</sup>

No transporte acíclico, os elétrons da água “impulsionados morro acima” até o  $\text{NADP}^+$ , por meio do esforço combinado dos fótons absorvidos por cada um dos fotossistemas (PSI e PSII), constituem-se na maior parte do esquema Z. Ao contrário do sistema acíclico, no transporte cíclico os elétrons energizados do PSI simplesmente retornam a este, não havendo, portanto, consumo de água nem

formação de NADPH. De qualquer forma, tanto o transporte cíclico quanto o acíclico de elétrons geram, entre ambas as superfícies da membrana tilacóide, um gradiente de prótons que é descarregado por meio da atividade de uma ATP sintase, levando a formação de ATP a partir de ADP e fósforo inorgânico ( $\text{P}_i$ )<sup>13</sup> (Figura 10).



**Figura 10.** Conexão simplificada entre a fase fotoquímica e o ciclo de Calvin-Benson (adaptado<sup>13</sup>)

### 3.2.1. Formas de Fixação de Carbono Pelas Plantas

Há três tipos de assimilação fotossintética de  $\text{CO}_2$  pelas plantas clorofiladas, segundo as quais estas são classificadas em plantas C3, C4 e CAM.

#### a) Plantas C3

A denominação C3 advém do fato da maioria das plantas verdes formarem como

primeiro produto estável da cadeia bioquímica da fotossíntese o ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA), uma molécula com três carbonos. De forma simplificada, a fotossíntese C3 envolve a adição de uma molécula de  $\text{CO}_2$  – reação de carboxilação – em uma molécula aceptora constituída de cinco carbonos e dois átomos de fósforo, a ribulose 1,5 bisfosfato (RUBP)<sup>17</sup>.

A Rubisco (ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase-oxigenase) é a enzima responsável pela carboxilação no ciclo C3, também conhecido como ciclo de Calvin-Benson. A RUBP sofre uma série de

mudanças envolvendo gasto de NADPH e ATP (reações de redução) originando, ao final do processo, a triose fosfato. Ao mesmo tempo, através de reações de regeneração, novas

moléculas de RUBP são formadas, garantindo a continuidade da fixação do carbono<sup>17</sup> (Figura 11).

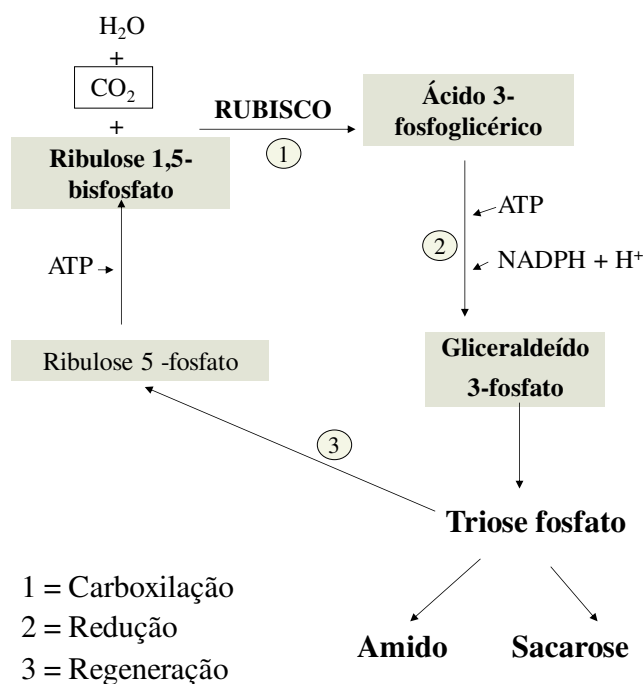


Figura 11. Esquema simplificado do ciclo de Calvin-Benson (adaptado<sup>13</sup>)

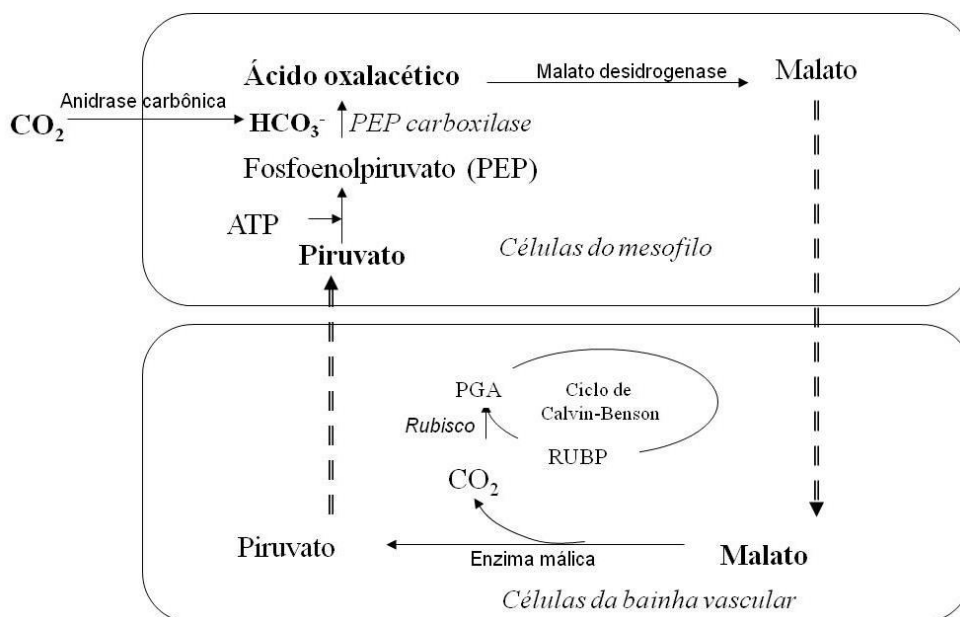
Na carboxilação da fotossíntese C3, o CO<sub>2</sub> é introduzido na molécula de RUBP (5 carbonos) através da Rubisco, originando uma hexose (6 carbonos) instável, que é rapidamente hidrolisada, formando duas moléculas com 3 carbonos cada, o 3-PGA (ácido 3-fosfoglicérico ou gliceraldeído 3-fosfato).<sup>17</sup>

b) Plantas C4

As plantas C4 são assim chamadas por formarem como primeiro produto da fotossíntese o ácido oxalacético (4C), o qual é rapidamente reduzido a ácido málico e ácido aspártico, ambos com 4C, porém mais estáveis. Estruturalmente, outra diferença entre as plantas C3 e C4 é a presença nestas últimas de uma camada proeminente de

células clorofiladas envolvendo os feixes condutores da folha (“anatomia Kranz” ou “síndrome de Kranz”).<sup>18</sup>

Nestas plantas, além da presença da Rubisco, presente apenas nas células da bainha Kranz, é encontrada nas células do mesófilo foliar a fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase), uma enzima com uma afinidade muito maior pelo CO<sub>2</sub> do que a Rubisco. A PEPcase reage com o íon bicarbonato (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>), o qual é gerado pela reação da anidrase carbônica com o CO<sub>2</sub>. A compartimentalização espacial das duas enzimas faz com que o carbono fixado pela PEPcase se transloque, via malato ou aspartato, até a bainha dos feixes vasculares, onde ocorre a descarboxilação com a entrada do CO<sub>2</sub> no ciclo de Calvin-Benson<sup>18</sup> (Figura 12).



**Figura 12.** Via simplificada do modelo C4 da fotossíntese (adaptado<sup>5</sup>)

c) Plantas do tipo CAM

Plantas suculentas de deserto ou habitats sujeitos à secas periódicas apresentam fotossíntese diferenciada das plantas C3 e C4. Elas apresentam o metabolismo ácido crassuláceo, por isso são conhecidas como plantas MAC ou CAM. São caracterizadas por fecharem os estômatos durante o dia, assimilando o  $\text{CO}_2$  durante a noite (PEPcase; malato/4C). A descarboxilação do malato

acumulado no vacúolo durante a noite permite que o  $\text{CO}_2$  liberado durante o dia seja incorporado ao ciclo de Calvin-Benson pela Rubisco<sup>4</sup> (Figura 13).

Embora bioquimicamente estes processos de fixação de  $\text{CO}_2$  sejam igual ao realizado pelas plantas C4, uma das diferenças mais acentuadas entre ambos é a ocorrência da compartimentação temporal nas plantas CAM.<sup>4</sup>

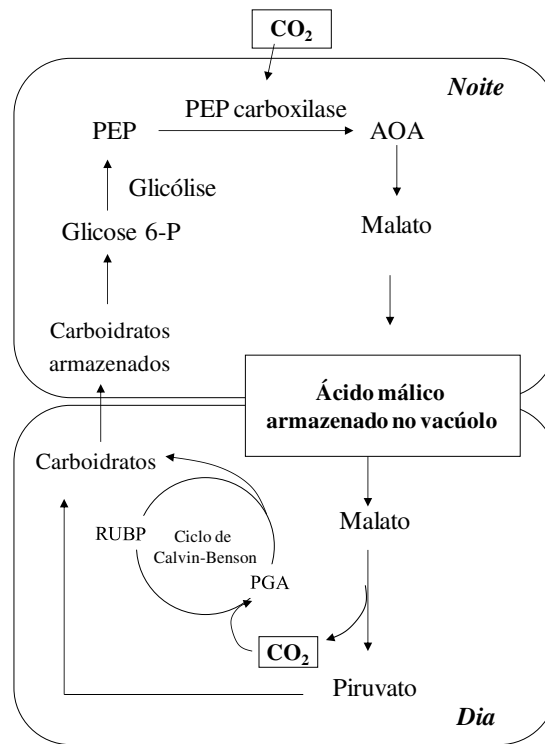


Figura 13. Via simplificada do metabolismo CAM da fotossíntese (adaptado<sup>5</sup>)

#### 4. Fotorrespiração

A fotorrespiração corresponde à perda de  $\text{CO}_2$  que ocorre na presença de luz. É uma perda de  $\text{CO}_2$  adicional à respiração mitocondrial.<sup>19</sup>

A fotorrespiração ocorre porque a Rubisco atua também como oxigenase, além da função carboxilase (Rubisco = ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase-oxigenase). O  $\text{CO}_2$  e o  $\text{O}_2$  competem pelo sítio ativo, mas quando o  $\text{O}_2$  se combina com RUBP, um ácido de dois carbonos (fosfoglicolato ou ácido fosfoglicólico) é formado, e ele não é usado no Ciclo de Calvin-Benson. O fosfoglicolato é rapidamente convertido em glicolato, que é o substrato para a fotorrespiração.<sup>20</sup>

A fotorrespiração envolve três organelas: peroxissoma, mitocôndria e cloroplasto. Um fornecimento de energia é requerido (ATP e ferredoxina reduzida). O  $\text{O}_2$  é consumido e uma parte do glicolato é perdido como  $\text{CO}_2$  e

outra parte retorna ao ciclo de Calvin-Benson como 3-PGA.<sup>19</sup>

A função carboxilase da Rubisco é favorecida por teores elevados de  $\text{CO}_2$  e temperaturas e intensidades luminosas moderadas, resultando em duas moléculas de 3-PGA. A função oxigenase é favorecida por temperaturas e intensidades luminosas elevadas, dando como resultado uma molécula de 3-PGA e uma molécula de ácido fosfoglicólico. Assim, altas taxas de fotorrespiração ocorrem em altas temperaturas e irradiâncias devido ao substrato específico da Rubisco preferir o  $\text{O}_2$  com o aumento da temperatura e à concentração de  $\text{CO}_2$  na folha tornar-se limitante e baixo sob altas irradiâncias porque a fotossíntese é acelerada<sup>5</sup> (Figura 14).

Plantas C4 minimizam a função oxigenase da Rubisco e a fotorrespiração, pois concentram o  $\text{CO}_2$  no sítio do ciclo de Calvin-Benson. A carboxilação nas plantas C3 é feita apenas pela Rubisco, enquanto que nas plantas C4, além da Rubisco, existe a PEP-



case como enzimas responsáveis pela carboxilação.<sup>18</sup>

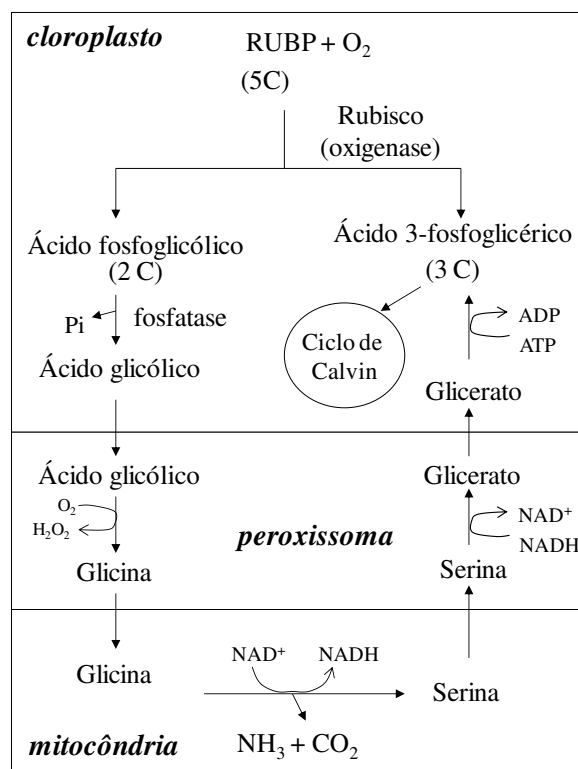


Figura 14. Esquema simplificado da fotorrespiração (adaptado<sup>5</sup>)

## 5. Considerações Finais

O sol, através da sua emissão de radiação em diferentes comprimentos de onda, permite que as plantas consigam converter a luz em carboidratos. Sem dúvida um processo extraordinário. Ainda não se sabe ao certo as consequências do aquecimento global e da constante emissão de gases na atmosfera, especialmente o CO<sub>2</sub>, que vem aumentando ano a ano. Se considerarmos apenas a elevação do CO<sub>2</sub> isso poderia ser um benefício para as plantas C3, que poderiam ter a atuação da Rubisco na sua forma carboxilativa acelerada. Isso aumentaria a fixação de carbono e poderia ser revertido em uma maior produtividade. Porém, o mais preocupante é a elevação da temperatura, que faz com que diminua a solubilidade do CO<sub>2</sub> em relação ao O<sub>2</sub>, e neste caso aumentaria a fotorrespiração e mais CO<sub>2</sub>

seria lançado na atmosfera, aumentando o “efeito estufa”, dado que a Rubisco reagiria mais com o O<sub>2</sub> em detrimento ao CO<sub>2</sub>. Portanto, observa-se que os aspectos fisiológicos e ambientais que interferem na fotossíntese são extremamente correlacionados e estão em constantes adaptações, o que implica na contínua necessidade de estudos e pesquisas sobre o tema.

## Referências Bibliográficas

- 1 a) Salisbury, F. B.; Ross, C. W.; *Fisiologia das plantas*, 4a. ed., Cengage Learning, 2012; b) Taiz, L.; Zeiger, E.; *Fisiologia vegetal*, 4a. ed., Artmed, 2009.
- 2 Arnon, D. I. The Discovery of photosynthetic phosphorylation. *Trends in Biochemical Sciences* 1984, 9, 258. [CrossRef]

- <sup>3</sup> Farquhar, G. D.; Sharkey, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **1982**, *33*, 317. [[CrossRef](#)]
- <sup>4</sup> Raven, P. H.; Evert, R. F.; Eichhorn, S. E.; *Biologia Vegetal*, 7a. ed., 2013.
- <sup>5</sup> Ridge, I.; *Plant Physiology*, 1991.
- <sup>6</sup> Edwards, G. E.; Ku, M. S. B. Em *Photosynthesis. The Biochemistry of Plants*; Hatch, M. D.; Boardman, N. K., eds.; Academic Press: Nova York, 1987, vol. 10.
- <sup>7</sup> Furbank, R. T.; Taylor, W. C. Regulation of photosynthesis in C3 and C4 plants: A molecular approach. *The Plant Cell* **1995**, *7*, 797. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- <sup>8</sup> Ehleringer, J. R.; Cerling, T. E.; Helliker, B. R. C4 photosynthesis, atmospheric CO<sub>2</sub>, and climate. *Oecologia* **1997**, *112*, 285. [[CrossRef](#)]
- <sup>9</sup> Geiger, D. R.; Servaites, J. C. Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C3 plants. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **1994**, *45*, 235. [[CrossRef](#)]
- <sup>10</sup> Siefermann-Harms, D. Carotenoids in photosynthesis. I. Location in photosynthetic membranes and light-harvesting function. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Reviews on Bioenergetics* **1985**, *811*, 325. [[CrossRef](#)]
- <sup>11</sup> Marder, J. B.; Barber, J. The molecular anatomy and function of thylakoid proteins. *Plant, Cell and Environment* **1989**, *12*, 595. [[CrossRef](#)]
- <sup>12</sup> Barber, J. Em *The Biochemistry of Plants*; Hatch, M. D.; Boardman, N. K., eds.; Academic Press: Nova York, 1987, vol. 10.
- <sup>13</sup> Taiz, L.; Zeiger, E.; *Fisiologia vegetal*, 5a. ed., Artmed, 2009.
- <sup>14</sup> Hill, R.; Bendall, E. Function of the two cytochrome components in chloroplasts: A working hypothesis. *Nature* **1960**, *186*, 136. [[CrossRef](#)]
- <sup>15</sup> Anderson. J. M. Photoregulation of the composition, function, and structure of tilakoid membranes. *Annual Review of Plant Physiology* **1986**, *37*, 93. [[CrossRef](#)]
- <sup>16</sup> Anderson, J. M.; Andersson, B. The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion. *Trends in Biochemical Sciences* **1988**, *13*, 351. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- <sup>17</sup> Calvin, M. Forty years of photosynthesis and related activities. *Photosynthesis Research* **1989**, *21*, 3016. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- <sup>18</sup> Chapman, K. S; Hatch, M. D. Regulation of C4 photosynthesis: Mechanism of activation and inactivation of extracted pyruvate, inorganic phosphate dikinase in relation to dark/light regulation. *Archives of Biochemistry and Biophysics* **1982**, *210*, 82. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- <sup>19</sup> Ogren, W. L. Photorespiration: Pathways, regulation, and modification. *Annual Review of Plant Physiology* **1984**, *35*, 415. [[CrossRef](#)]
- <sup>20</sup> Husic, D. W.; Husic, H. D.; Tolbert, N. E. The oxidative photosynthetic carbon cycle or C2 Cycle. *CRC Critical Reviews in Plant Sciences* **1987**, *5*, 45. [[CrossRef](#)]