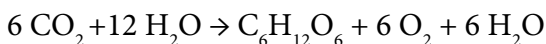


Fotossíntese

Catarina Moreira

Moreira, C. (2013), Revista de Ciência Elementar, 1(01):0003

É um processo de conversão de energia luminosa em energia química. Os seres fotoautotróficos utilizam a energia luminosa para produzir compostos orgânicos, como a glicose, usando como fonte de carbono o dióxido de carbono e como fonte de elétrons/hidrogénio a água. A fotossíntese pode ser expressa globalmente pela seguinte equação:



A produção de oxigénio pelos organismos fotossintéticos é extremamente importante como fonte de oxigénio atmosférico utilizado pela maioria dos organismos – incluindo os fotossintéticos – para completarem as suas cadeias respiratórias e obterem daí energia.

A fotossíntese poderá ser compartimentada em duas fases: uma que depende diretamente da luz – **fase fotoquímica** e outra que não depende – **fase química**. A primeira produz ATP e um transportador de elétrons reduzido (NADPH + H⁺), a segunda usa o ATP, NADPH + H⁺ e CO₂ para produzir açúcar.

Na **fase fotoquímica**, a energia luminosa é utilizada para produzir ATP a partir de ADP + P_i, através de um conjunto de reações mediada por grupos de moléculas – os fotossistemas – num ciclo chamado fotofosforilação. Existem dois tipos de fotofosforilação: uma não cíclica que produz NADPH e ATP e uma cíclica que produz apenas ATP.

Na **fase química**, que não depende diretamente da luz, os produtos da fotofosforilação não cíclica – NADPH e ATP – e o CO₂ são usados para produzir glicose, no denominado ciclo de Calvin-Benson. Apesar de se denominar também fase escura, não é totalmente independente da luz, uma vez que para a enzima responsável pela fixação do CO₂, a RuBisCo, requer luz para ser reduzida e estar no seu estado ativo.

Ambas as fases da fotossíntese decorrem no cloroplasto,

mas em locais diferentes deste organelo.

Fase dependente da luz

1. fotofosforilação não-cíclica

Em termos evolutivos o aparecimento da fotofosforilação não cíclica foi extremamente importante, dado que durante o processo os seres fotossintéticos usam energia luminosa para produzir ATP, NADPH + H⁺ e libertar O₂ o que foi fundamental para o aparecimento/desenvolvimento de seres aeróbios e para a conquista do ambiente terrestre. Durante esta fase ocorrem reações de oxirredução: as moléculas de água são oxidadas e os elétrons libertados vão repor o défice de elétrons das moléculas de clorofila excitadas pela luz. Os elétrons libertados pelas clorofilas pela ação da luz são transferidos em reações em cascata através de agentes oxidantes até ao NADP⁺ que é reduzido para NADPH + H⁺. Estas reações de oxirredução espontâneas libertam energia – **exergónicas** – que é utilizada na fosforilação do ADP formando ATP.

São necessários dois tipos de moléculas de clorofila distintos associados a dois fotossistemas diferentes, que consistem em agrupamentos de moléculas de clorofila e pigmentos acessórios.

- **fotossistema I** – contém clorofila *a* P700 (este valor corresponde ao comprimento de onda – em nanómetros – da luz absorvida pela molécula de clorofila *a* e é responsável pela redução do NADPH + H⁺).
- **fotossistema II** – o centro reativo do fotossistema II contém clorofila *a* do tipo P680 – significando que para excitar as suas moléculas de clorofila são necessários fótons mais energéticos do que para o fotossistema I, e utiliza a luz para oxidar as moléculas de água, produzindo elétrons, prótons (H⁺) e oxigénio (O₂). Os elétrons da água passam por uma cascata de transportadores redox localizados

na membrana dos tilacóides do cloroplasto. Parte da energia libertada ao longo desta cascata vai ser aproveitada para a fosforilação de $ADP + P_i$ em ATP. O funcionamento destes dois fotossistemas requer uma absorção contínua de luz, que excita as moléculas da clorofila *a* que libertam elétrons formando um redutor e um oxidante necessários para que as reações ocorram.

O fotossistema II (P680) absorve fótons, que excitam as moléculas de clorofila libertando elétrons para um agente oxidante (feofitina I), e a clorofila P680 fica oxidada ($P680^+$). Os elétrons resultantes da oxidação da água passam para a $P680^+$, reduzindo-a à sua forma de P680 novamente e permitindo a continuação da absorção de fótons. Os elétrons resultantes da oxidação de P680 são transportados através de uma cascata de reações de oxirredução que produzem energia que será utilizada para formar ATP.

No fotossistema I (P700) a absorção de fótons causa a libertação de elétrons que reduzem a ferredoxina ficando na sua forma oxidada de $P700^+$. A clorofila P700 é reduzida pelos elétrons libertados nas reações de oxirredução do fotossistema II. Os elétrons do fotossistema I serão necessários no final da fotofosforilação não cíclica em conjunto com prótons para a redução da molécula de $NADP^+$ a $NADPH + H^+$.

2. Fotofosforilação cíclica

A fotofosforilação responsável por apenas formar ATP é cíclica porque o elétron libertado pela molécula de clorofila fotoexcitada regressará à mesma molécula de clorofila no final das reações. A água que fornece elétrons às clorofilas oxidadas no sistema não cíclico, não participa nestas reações, logo não há produção de oxigénio. Antes do início da fotofosforilação, a clorofila P700, o centro de reação da clorofila do fotossistema I, está no seu estado fundamental (não excitado). Quando absorve um fóton e oxida, a sua forma oxidada reage com a ferredoxina reduzindo-a. Esta reação é espontânea e exergónica (liberta energia). A ferredoxina reduzida por sua vez reduz a plastoquinona (molécula pertencente à cadeia de oxirredução que liga o fotossistema I e II), e o elétron libertado passa para o complexo citocrómico e é transportado ao longo da cadeia de elétrons até se completar o ciclo e regressar à clorofila P700 inicial. A energia libertada durante estas reações será utilizada na fosforilação do ADP em ATP.

Formação de ATP

Nos cloroplastos, assim como nas mitocôndrias, os

elétrons são transportados ao longo de cascatas de transportadores através de reações de oxirredução libertando energia que é utilizada no transporte de prótons através da membrana. No cloroplasto os transportadores de elétrons encontram-se na membrana dos tilacóides, promovendo o transporte de prótons para o interior do tilacóide, cujo pH é mais ácido do que no exterior.

A diferença de pH entre o exterior e o lúmen do tilacóide é resultado do gradiente de prótons. Os prótons presentes no lúmen têm três origens: a fotólise da água que ocorre no fotossistema II e liberta oxigénio, prótons e elétrons; prótons provenientes da transferência de elétrons do fotossistema II para a plastoquinona na fotofosforilação não cíclica consome dois prótons do estroma que são depois libertados no lúmen quando a plastoquinona é oxidada; e por último, a redução da plastoquinona pela ferredoxina durante a fotofosforilação cíclica promove a transferência de prótons do estroma para o lúmen. Também responsável pelo gradiente prótonico é a redução do $NADP^+$ para $NADPH$ pela $NADP$ redutase.

A diferença de pH entre interior e exterior do tilacóide promove o transporte passivo por difusão simples dos prótons de volta ao exterior do tilacóide, através de canais de proteínas membranares, as sintetases de ATP. Assim, o movimento dos prótons através das sintetases de ATP permite usar a energia da cadeia transportadora de elétrons para formar ATP a partir de $ADP + P_i$.

Fase independente da luz

A esta segunda fase da fotossíntese corresponde o Ciclo de Calvin-Benson onde ocorre fixação de CO_2 com formação de um primeiro composto orgânico com 3 carbonos – denominando-se as plantas com este metabolismo plantas C_3 – e como composto final a glicose. Estas reações ocorrem no estroma do cloroplasto onde se encontram a maior parte das enzimas. O CO_2 captado do meio combina-se com uma pentose, a ribulose difosfato ou RuDP (a RuDP é uma molécula orgânica com cinco carbonos - 5C), originando um composto intermédio instável de seis carbonos, que rapidamente forma duas moléculas com três carbonos – ácido fosfoglicérico ou PGA (o PGA possui 3 carbono, 3C e 2 fósforo, 2P). Estas reações de fixação de CO_2 são catalisadas pela enzima ribulose difosfato carboxilase-oxidase (RuBisCo). As moléculas de PGA são fosforiladas pelo ATP e posteriormente reduzidas pelo $NADPH$ proveniente da fase fotodependente, formando o aldeído fosfoglicérico (PGAL, com 3C e 1P). As reações seguintes do ciclo têm como objeti-

vo produzir mais RuDP e moléculas orgânicas mais complexas, como a glicose. Por cada 12 moléculas de PGAL formadas, 10 serão utilizadas para regenerar RuDP e as duas restantes para sintetizar compostos orgânicos mais complexos (glicose e outros glícidos). O PGAL pode também ser convertido noutros compostos orgânicos como lípidos (glicerol e ácidos gordos) ou prótidos (aminoácidos).

Equação global da reação da fase independente da luz:



Os produtos resultantes do ciclo de Calvin-Benson são fundamentais para a dinâmica da biosfera. Muita da energia armazenada nos compostos orgânicos produzidos é utilizada pelas próprias plantas através de processos metabólicos como a glicólise e a respiração celular. E pelos animais e outros consumidores através da ingestão dos organismos fotossintéticos.

Como referido anteriormente, embora se denomine fase escura à fase em que decorre o ciclo de Calvin-Benson, a luz é crucial uma vez que a principal enzima responsável pelo processo, a RuBisCo, é foto-dependente. As suas propriedades são muito semelhantes em todos os organismos fotossintéticos, desde as bactérias às angiospérmicas (plantas com flor), mas algumas dessas propriedades são limitativas da sua atividade. Para ultrapassar estas limitações os organismos desenvolveram formas alternativas: a fotorespiração onde o substrato da RuBisCo é o oxigénio e não o dióxido de carbono, e mecanismos e anatomias diferentes de compensação.

1. Fotorespiração

A enzima RuBisCo, tal como o próprio nome indica – ribulose difosfato carboxilase-oxidase, tem como substratos o CO_2 e o O_2 . Durante o ciclo de Calvin-Benson na fotossíntese a RuBisCo catalisa a reação entre o CO_2 e o RuDP, enquanto que na fotorespiração o substrato é o O_2 numa reação que também é dependente da luz.

O funcionamento da RuBisCo como oxigenase é favorecido a altas temperaturas (em média temperaturas superiores a 28°C), quando os níveis de CO_2 são baixos ou os níveis de O_2 elevados. A primeira reação entre a RuDP e O_2 resulta em dois compostos: o fosfoglicolato e o fosfoglicerato, ambos com 2 carbonos. O fosfoglicerato reentra no ciclo de Calvin-Benson e é convertido em RuDP. O fosfoglicolato segue outro percurso. Primeiro é transportado para o exterior do cloroplasto para os peroxissomas, onde é oxidado pelo O_2 , resultando em glicoxilato que é transporta-

do para as mitocôndrias. Nas mitocôndrias sofre algumas transformações com libertação de CO_2 , sendo convertido em serina e posteriormente em glicerato já novamente no interior dos peroxissomas. Na forma de glicerato pode reentrar no cloroplasto e concluir o ciclo de Calvin-Benson, com a formação de RuDP. A fotorespiração é um processo metabólico de elevado custo energético (consome 2 ATP e um NADPH) e pouco eficiente quando comparado com a atividade da RuBisCo carboxilase. Outra desvantagem da fotorespiração é que um dos produtos resultantes é a amónia, composto tóxico cuja reciclagem consome grandes quantidades de energia celular.

2. Plantas C4

As plantas C4, que vivem em ambientes secos e quentes, ao contrario das plantas C3 descritas anteriormente na fotossíntese “normal” produzem compostos orgânicos com 4 carbonos, em vez de 3, como primeiros produtos da fixação do CO_2 durante o ciclo de Calvin-Benson. As plantas C4 possuem um ciclo de Calvin-Benson em tudo semelhante ao anteriormente descrito para as plantas C3, apenas com uma reação prévia extra que fixa o CO_2 sem perder carbono para a fotorespiração, aumentando a eficiência da fotossíntese.

Sob condições extremas de elevada aridez e altas temperaturas, as plantas C4 como o milho e a cana do açúcar, mantêm elevadas taxas de fotossíntese e crescimento, mesmo quando os seus estomas têm de fechar durante o dia para reduzir a perda de água.

A grande diferença entre as C3 e as C4 é que estas últimas possuem uma enzima PEP carboxilase (fosfoenolpiruvato carboxilase) que catalisa a reação entre o PEP e o CO_2 resultando num primeiro composto de 4 carbonos, o oxaloacetato. A PEP carboxilase tem maior afinidade para o CO_2 do que a RuBisCo, permitindo uma fixação mais eficiente do CO_2 pelas plantas C4 do que as C3. Como não possuem a função de oxigenase, estas plantas não podem efetuar fotorespiração. Todo este processo decorre em dois locais diferentes da planta – as plantas em C3 têm apenas um tipo de células capazes de efetuar fotossíntese, as células dos mesófilo – nas células do mesófilo e nas células da bainha do feixe – as plantas em C4 têm apenas um tipo de células capazes de efetuar fotossíntese, células do mesófilo. A reação que produz o composto de 4 carbonos ocorre nas células da bainha do feixe, e antes de ser capturado pela RuBisCo para o mesófilo perde um grupo carboxilo.

As células da bainha do feixe são caracterizadas por terem o grana pouco desenvolvido e serem ricas em

amido. As células do mesófilo transferem CO_2 dos espaços intercelulares da folha onde a concentração é baixa para as células da bainha do feixe, para que a concentração seja suficientemente alta para manter ativa a fotossíntese mesmo em dias quentes e secos em que os estomas fecham e a temperatura favorece a atividade da RuBisCo oxigenase em vez da carboxilase. Porque a fotossíntese é mais eficiente nas plantas C4, estas são normalmente mais produtivas para a agricultura (por exemplo, o milho).

3. Plantas CAM

Algumas plantas estão adaptadas a ambientes áridos, com pouca água disponível. Estas plantas utilizam a enzima PEP carboxilase para fixar e acumular o CO_2 enquanto evitam a perda de água durante o dia com elevadas temperaturas e muito baixa humidade relativa do ar. Algumas plantas suculentas da família das Crassuláceas, alguns catos, e muitas angiospérmicas, utilizam como estratégia o metabolismo ácido das Crassuláceas – CAM.

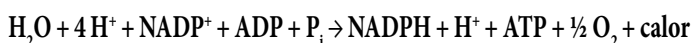
Para evitarem perdas de água por evaporação mantêm os estomas fechados durante o dia. Para realizar a fotossíntese estas plantas abrem os estomas à noite e armazenam o CO_2 capturado. O mecanismo CAM é semelhante ao das plantas C4. Contudo o ciclo de Calvin-Benson ocorre separado no espaço (nas plantas em C4) ou no tempo (nas plantas CAM). A fixação CO_2 ocorre durante a noite nas células do mesófilo, quando os estomas estão abertos e há muito pouca perda de água. Os produtos da fixação do CO_2 são acumulados nos vacúolos das células do mesófilo. Durante o dia os compostos orgânicos de 4 carbonos são transportados para os cloroplastos onde são descarboxilados fornecendo o CO_2 necessário para o ciclo de Calvin-Benson. O ATP e o NADPH + H^+ são provenientes das reações fotoquímicas da fotossíntese.

	Plantas C3	Plantas C4
Fotorespiração	Sim	Sim, mas mínima
Ciclo Calvin-Benson	Sim	Sim
Composto que reage com o CO_2 no ciclo de Calvin-Benson	RuDP (ribulose difosfato)	PEP (fosfoenol piruvato)
Enzima fixadora do CO_2	RuBisCo (carboxilase e oxigenase)	PEP carboxilase
Primeiro produto da fixação do CO_2	Ácido fosfoglicérico (composto de 3 carbonos)	Oxaloacetato (composto de 4 carbonos)
Células fotossintéticas	Células do mesófilo	Células do mesófilo e células da bainha do feixe

Tabela comparativa da fotossíntese em plantas C3 e C4

Em resumo:

fase fotoquímica:



- conversão de energia luminosa em energia química
- oxidação da água
- fosforilação de ADP formando-se ATP
- redução de NADP^+ a NADPH, por ação do hidrogénio libertado durante a fotólise da água

fase química:



- fixação do CO_2

- regeneração da ribulose difosfato (RuDP)
- utilização da energia química do ATP e do poder redutor do NADPH na produção de compostos orgânicos

Materiais relacionados disponíveis na Casa das Ciências:

1. [Catabolismo](#), quais as fases do catabolismo?
2. [Explorando a fotossíntese com discos de folhas flutuantes](#), ... experimentando ... a fotossíntese
3. [Atividades laboratoriais com seres e pigmentos fotossintéticos](#).
4. [O Oxigénio na Fotossíntese](#), veja, passo a passo, o que acontece no tilacoide
5. [Fotossíntese III](#), É simples a Fotossíntese (!)
6. [Fotossíntese - Fotossistema II](#), veja as reações que se dão no Fotossistema II dos cloroplastos
7. [Fotossíntese - Fase fotoquímica](#), veja em detalhe

- o que acontece nas reações de luz da fotossíntese
8. [Fotossíntese-Alexandre](#), veja a Fotossíntese de forma animada e simples.
9. [Glicólise](#), como se dá a degradação da glicose na célula

Autor

Catarina Moreira
Doutoramento em Biologia pela Faculdade de
Ciências da Universidade de Lisboa

Editor

José Feijó
Departamento de Biologia Vegetal da Faculdade de
Ciências da Universidade de Lisboa

