

FISIOLOGIA VEGETAL

2013-2014

Ricardo Boavida Ferreira

Aula T-14, T-15, T-16, T-17, T-18 e T-19

Cap. II - METABOLISMO DO CARBONO

Fixação do dióxido de carbono e metabolismo fotossintético

Aula T-19 Plantas CAM

METABOLISMO ÁCIDO DAS CRASSULÁCEAS

PRINCIPAL BIBLIOGRAFIA

- OSMOND, C.B., HOLTUM, J.M. (1981) Crassulacean acid metabolism. In: The biochemistry of plants, Vol. 8: Photosynthesis, pp 283-328. M.D. Hatch e N.K. Boardman, eds., Academic Press, New York.
- TEIXEIRA, A.N., RICARDO, C.P. (1983) Em: Fotossíntese Didáctica editora, Lisboa.
- TING, I.P. (1985) Crassulacean acid metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 595-622.

* Numma planta CAM típica, a flutuação nos níveis de ácidos orgânicos com 4 átomos de carbono (predominantemente o ácido málico) resulta de:

Durante a NOITE

- Fixação noturna de CO_2 , numma reacção catalisada pela enzima PEP carboxilase, usando PEP para produzir oxaloacetato;
- O oxaloacetato é rapidamente reduzido a malato, numma reacção catalisada pela malato desidrogenase;
- O malato é transportado para os grandes vacúolos das células das folhas, que acumulam o malato sob a forma de ácido málico;
- Observa-se, por isso, uma diminuição do pH do suco vacuolar durante a noite.

Durante o DIA

- No período de iluminação subsequente o ácido málico sai do vacúolo, processo este acompanhado por um aumento do pH do conteúdo vacuolar;
- Fora do vacúolo, o malato é descarboxilado para produzir CO_2 e um fragmento com 3 átomos de carbono, como o piruvato ou o PEP;
- O CO_2 assim libertado é fixado fotossinteticamente através das reacções do ciclo de Calvin;
- Os fragmentos com 3 átomos de carbono são utilizados na síntese de hidratos de carbono de reserva.

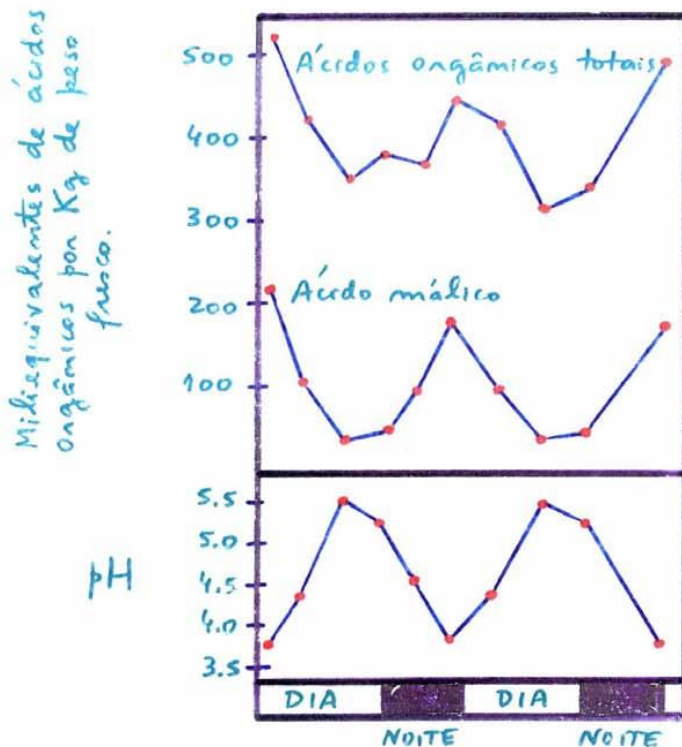
* Esta alternância na concentração de ácidos orgânicos é acompanhada por uma alternância na abertura e fecho dos estomas:

Nas plantas tipo CAM os estomas estão abertos durante a noite (permitindo a entrada de CO_2) e fechados durante as horas de luz (i.e., durante a fase de descarboxilação e fixação fotossintética), contrariamente ao que se observa na maioria das plantas.

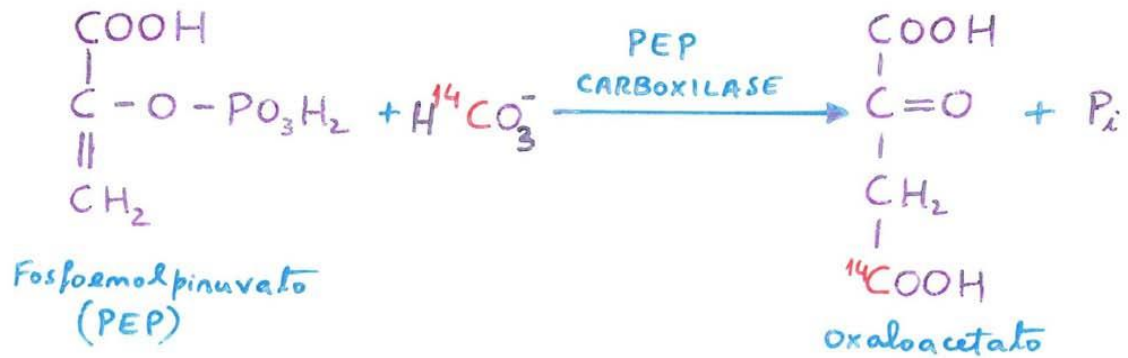
* Critério utilizado na definição de uma planta CAM:

- Flutuação diária no nível de ácidos orgânicos;
- Flutuação diária recíproca no nível de hidratos de carbono de reserva;
- Um nível elevado da enzima PEP carboxilase e de uma descarboxilase activa;
- Grandes vacúolos de reserva, localizados em algumas células com cloroplastos;
- plantas tipo suculento;
- Trocas gasosas noturnas.

Variações típicas do pH, dos ácidos orgânicos totais e do ácido málico nas folhas das plantas do tipo CAM quando submetidas a períodos alternados de luz e de escuridão. As variações de acidez resultam predominantemente de alterações no teor de ácido málico.



A FIXAÇÃO DO CO₂ E SÍNTESE DO MALATO



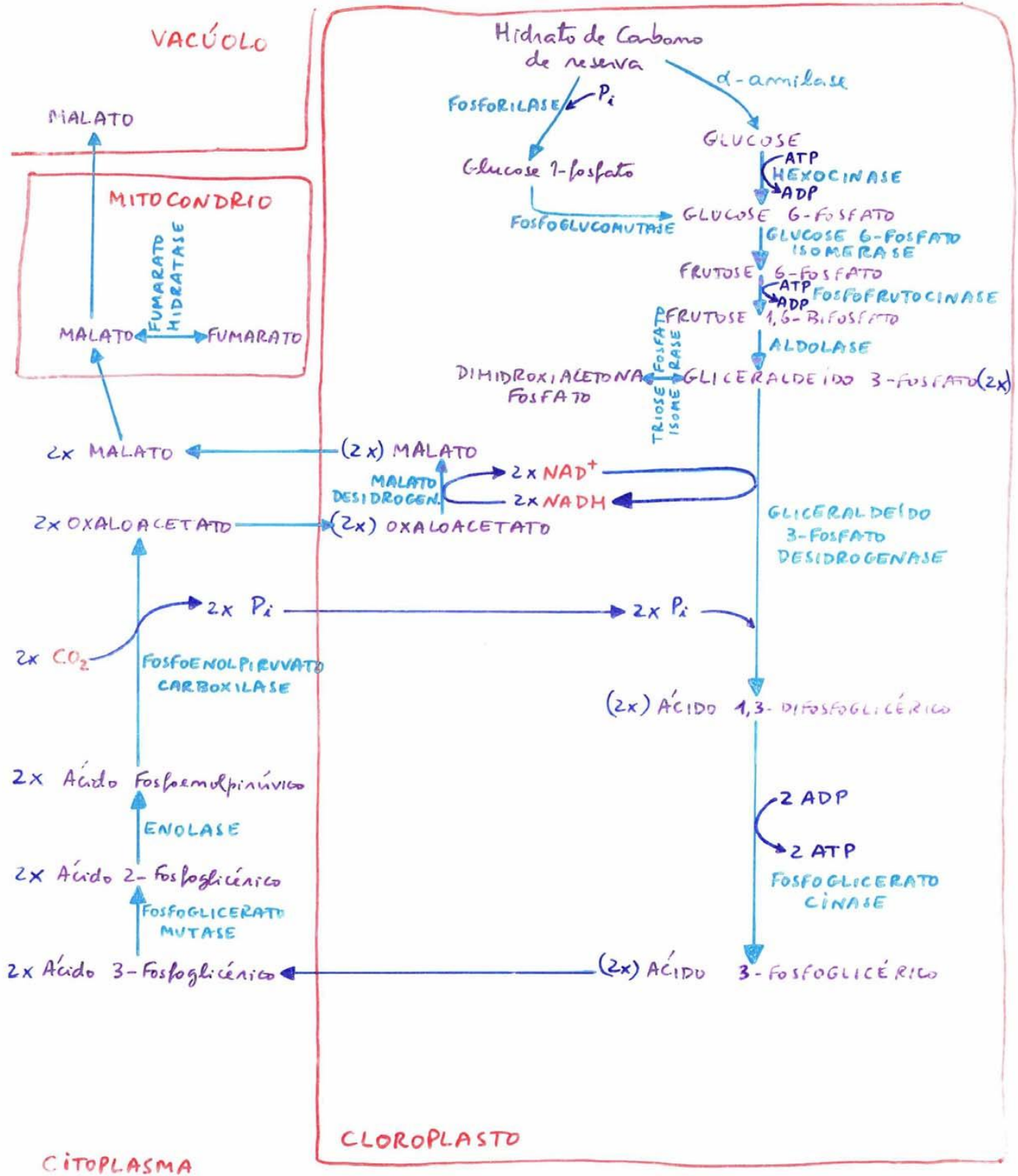
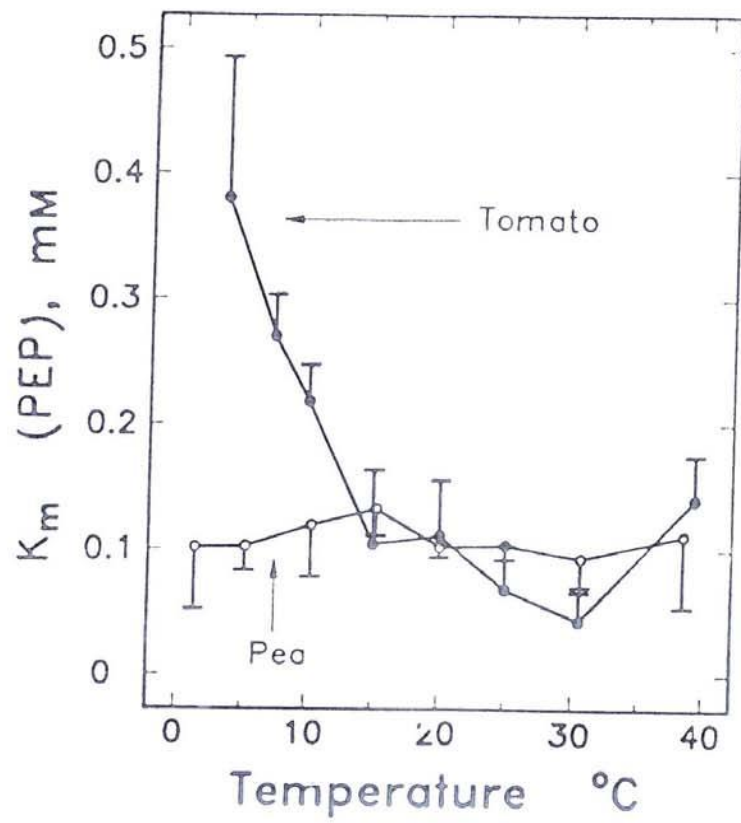
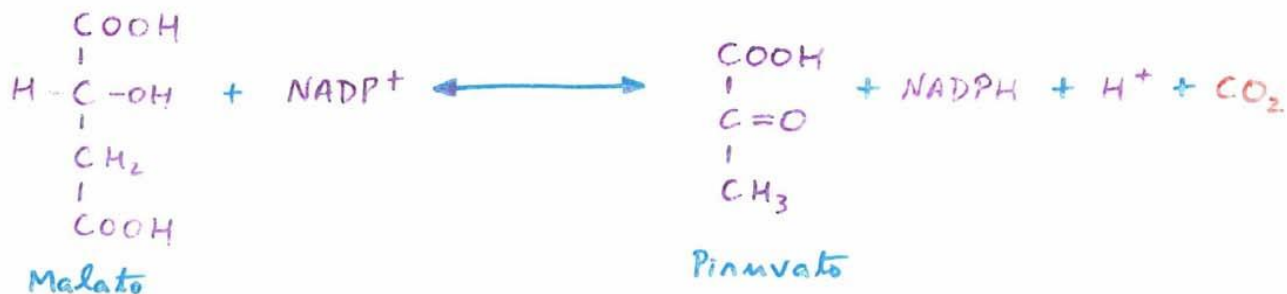


DIAGRAMA DO METABOLISMO DO CARBONO EM CÉLULAS DE PLANTAS CAM ÀS ESCURAS.

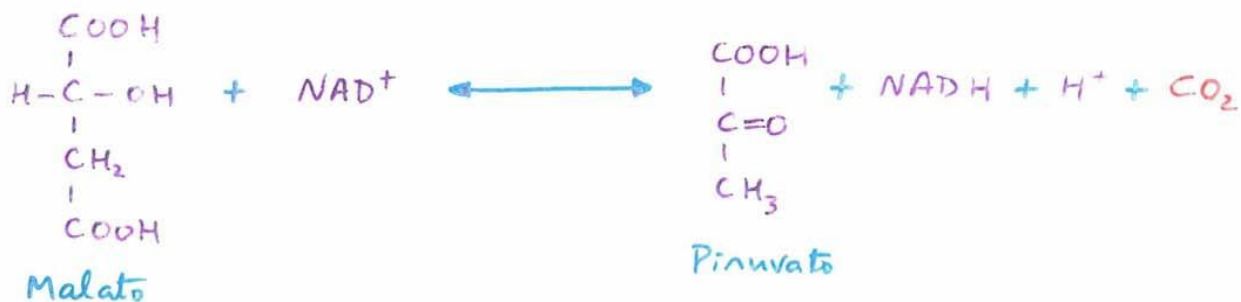


ENZIMAS ENVOLVIDAS NA DESCARBOXILAÇÃO DE ÁCIDOS EM C-4 NAS PLANTAS TIPO CAM.

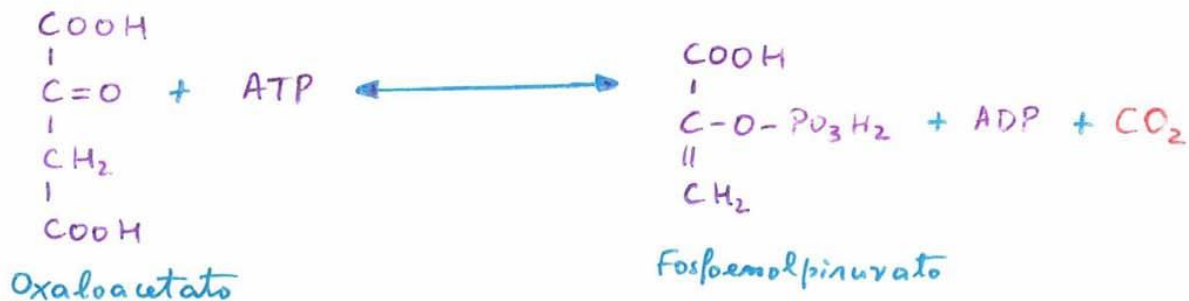
I) Enzima málica dependente do NADP (E.C.1.1.1.40)



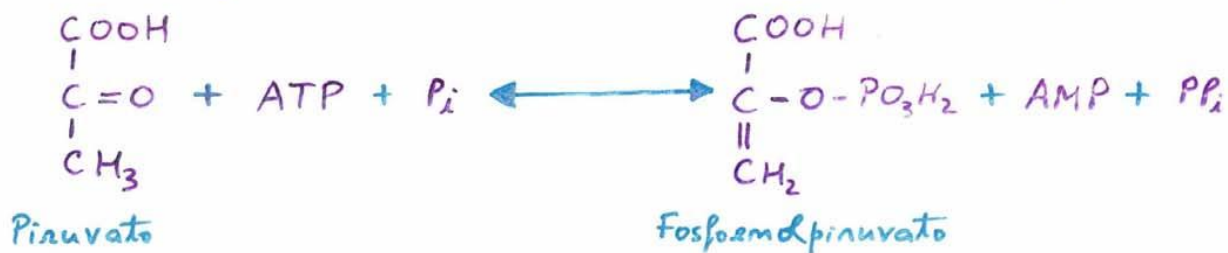
II) Enzima málica dependente do NAD (E.C.1.1.1.39)



III) Fosfoenolpiruvato carboxicimase (E.C. ~~2.6.1.1~~ 4.1.1.49)

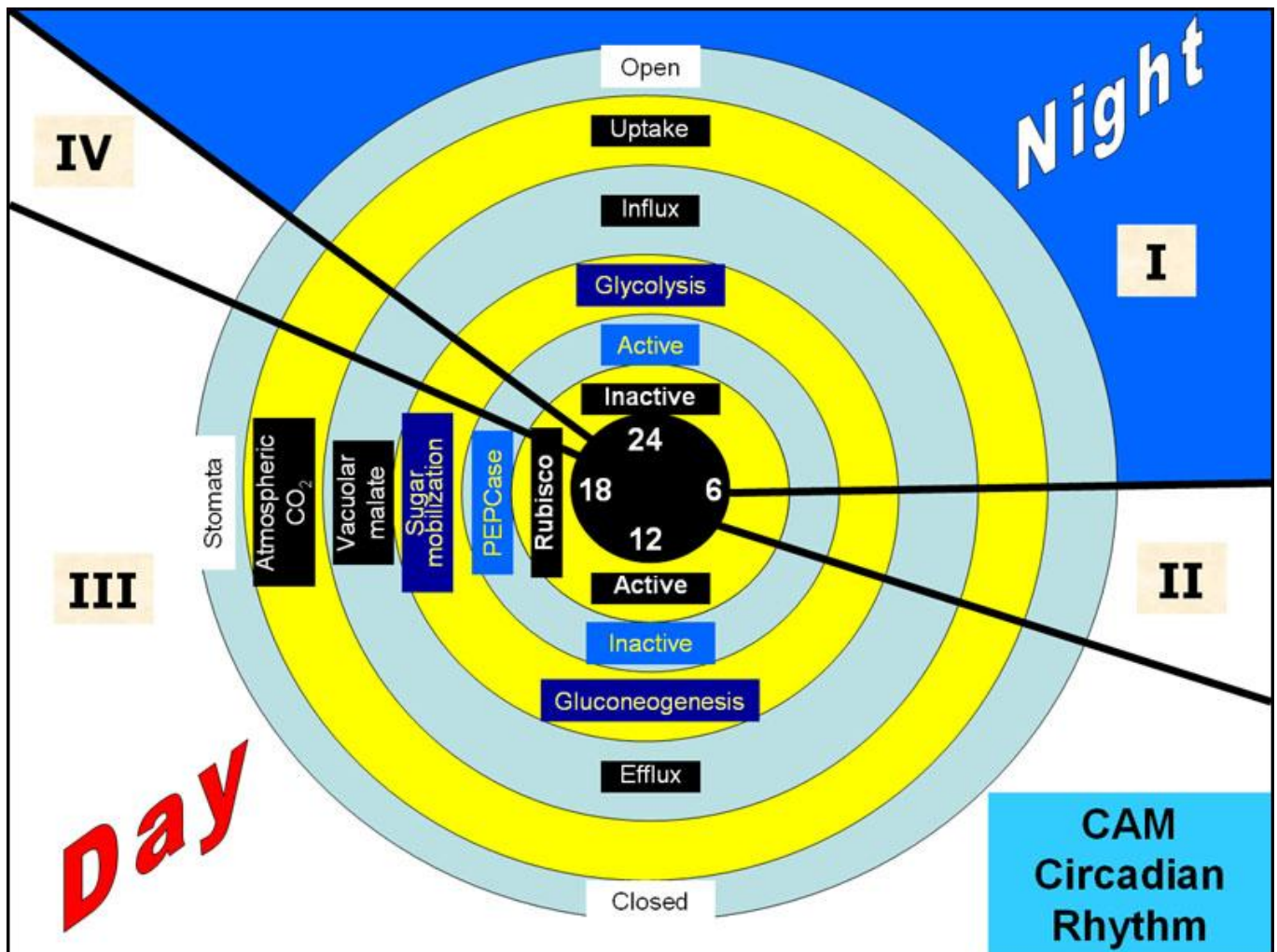


Reacção catalizada pela enzima Piruvato fosfato dicimase (E.C.2.7.9.1)



CAM circadian rhythm

Metabolite fluxes [atmospheric CO_2 , vacuolar malate, sugar mobilization to form PEP] and enzyme activities [PEPCase, Rubisco] are indicated on the four major temporal phases of CAM [I, II, III, IV]. **Phase I** comprises the nocturnal PEPCase-driven uptake of atmospheric CO_2 and malic acid accumulation. **Phase II** is the transitional phase wherein an accelerated burst of CO_2 uptake takes place due to both the PEPCase-mediated and the Rubisco-mediated fixation of CO_2 . During diurnal **Phase III**, the uptake of atmospheric CO_2 is diminished and the decarboxylation of the vacuolar malic acid generates the stromal concentration of CO_2 needed for Rubisco-mediated CO_2 fixation via the Benson–Calvin cycle. **Phase IV** may include CO_2 uptake that is fixed directly by Rubisco



Distinção entre plantas C3, C4 e CAM

C3

C4

CAM

1º produto da fixação do CO ₂ ou 1ª enzima a fixar CO ₂	Ácido com 3 carbonos (ácido-3-fosfoglicérico) ou Rubisco	Ácido com 4 carbonos (ácido oxaloacético) ou PEP carboxilase	Ácido com 4 carbonos (ácido oxaloacético) ou PEP carboxilase
Fase de carboxilação	----	Diurna	Nocturna
Fase de descarboxilação	----	Diurna	Diurna

Qual a diferença entre plantas C4 e CAM no que diz respeito à origem do substrato da PEP carboxilase?

DISTRIBUIÇÃO DA VIA CAM

A característica variação diurna de acidez que se observa nas células das plantas tipo CAM foi pela primeira vez detectada numa crassulácea (Briophyllum calycinum) - daí a designação de metabolismo ácido das crassuláceas.

Existem cerca de 25 a 30 famílias de plantas que possuem espécies com CAM.

Nas angiospérmicas, o metabolismo CAM está bem representado nas seguintes famílias:

agaváceas
arizáceas
asclepiadáceas
asteráceas
bromeliáceas
cactáceas
crassuláceas
euforbiáceas
liliáceas
orquidáceas
compostas
vitáceas

Nalgumas famílias o CAM é quase exclusivo (ex: crassuláceas, cactáceas),

noutras famílias apenas as espécies suculentas apresentam CAM (ex: liliáceas, asclepiadáceas).

Nalgumas famílias, a grande maioria das espécies são do tipo C_3 (ex: compostas, vitáceas, liliáceas).

As 10000 ou mais espécies de angiospérmicas que apresentam CAM incluem mais de 1000 espécies da família das bromeliáceas e vários milhares da família das orquidáceas.

A literatura refere uma única espécie gimnospérmica com CAM: a planta do deserto de Moçâmedes Welwitschia mirabilis.

O CAM tem também sido encontrado nos fetos Drymoglossum e Pyrrosia.

CAM-cycling

©1999 Mark E Olson



Diferenças fundamentais entre fotossíntese C4 e CAM

- Fases de carboxilação e de descarboxilação:

Separadas no tempo nas plantas CAM: ambas as fases têm lugar nas mesmas células fotossintéticas, mas fase de carboxilação ocorre de noite enquanto que fase de descarboxilação ocorre de dia;

Separadas no espaço nas plantas C4: ambas as fases têm lugar de dia, mas fase de carboxilação ocorre nas células do mesófilo enquanto que fase de descarboxilação ocorre nas células da bainha dos feixes.

- O fragmento com 3 átomos de carbono utilizado como substrato pela PEP carboxilase, i.e. o fosfoenolpiruvato, é reciclado no caso das plantas C4.

Algumas questões:

1 - Considere o metabolismo fotossintético em C_3 , C_4 e CAM.

- Justifique os nomes destes três tipos de plantas.
- Dê três exemplos de cada.
- Identifique uma diferença fundamental entre plantas C_4 e CAM em termos de espaço e de tempo.
- Qual a razão bioquímica porque as plantas C_4 apresentam pontos de compensação para o CO_2 próximos de zero?
- Apresente três razões para a ausência de sintomas da fotorrespiração nas plantas C_4 .
- Descreva uma adaptação do metabolismo CAM à falta de dióxido de carbono.

2 - Nos Açores, o ananás é tradicionalmente crescido em estufas onde se queima madeira ou carvão.

- Qual o objectivo desta prática cultural?
- Descreva os dois mecanismos moleculares (relativos à Rubisco) que permitem atingir esse objectivo.
- Se, nessas condições (taxa de fotorrespiração baixa ou nula), aumentar artificialmente a quantidade de luz incidente, acha que o ananás poderá sofrer danos foto-oxidativos?

3 – a) Defina, muito sucintamente, planta C_3 , planta C_4 e planta CAM.

b) Comente a seguinte afirmação: “As fases de carboxilação e de descarboxilação estão separadas espacialmente nas plantas C_4 e temporalmente nas plantas CAM.”

c) Relembrando a equação que define o factor de especificidade τ , justifique porque razão as plantas C_4 fixam primeiramente o CO_2 por acção da PEP carboxilase, para depois descarboxilarem o ácido dicarboxílico, com gasto de energia e potencial redutor, e refixarem o CO_2 pela Rubisco.

4 – Considere a bananeira, a cana-de-açúcar e um cacto do género *Opuntia* a crescerem nas condições da ilha de Santiago. Durante as horas de maior calor de um dia seco, explique, para cada planta, qual o comportamento esperado relativamente aos seguintes parâmetros:

Planta Parâmetro	Bananeira	Cana-de-açúcar	Planta do género <i>Opuntia</i>
Comportamento estomático			
Concentração intracelular de CO ₂			
Actividade carboxilásica da Rubisco			
Actividade da PEP carboxilase			
Actividade oxigenásica da Rubisco			
Saída de CO ₂ da folha			

5 - Justifique as seguintes afirmações:

- a) Calvin e colaboradores passaram 5 anos sem conseguir encontrar um composto orgânico contendo 2 átomos de carbono que servisse de precursor na reacção de carboxilação que leva à formação de ácido 3-fosfoglicérico.
- b) A fotorrespiração, uma via aparentemente desperdiçadora de energia e de carbono e azoto orgânico, tem como função metabolizar rapidamente o 2-fosfoglicolato e recuperar 75% do seu carbono de volta ao ciclo de Calvin.
- c) O metabolismo CAM é sempre considerado como uma adaptação do metabolismo fotossintético à falta de água.

6 - Dê exemplos de:

- a) Plantas de interesse agronómico com metabolismo fotossintético do tipo C_3 , C_4 e CAM.
- b) Dois agentes directamente envolvidos no mecanismo de activação da Rubisco.
- c) Dois agentes directamente envolvidos no mecanismo de regulação da actividade catalítica da Rubisco.
- d) Três tipos de plantas C_4 .
- e) Dois tipos de plantas CAM.

7 - Defina os seguintes conceitos:

- a) Planta C_3 .
- b) Factor de especificidade tau.
- c) Planta C_4 .
- d) Planta CAM.

8 - Indique, justificando, se as afirmações seguintes são verdadeiras ou falsas:

- a) O metabolismo CAM é exclusivamente considerado como uma importante adaptação do metabolismo fotossintético à falta de água;
- b) O CAM-*Idling* é ser considerado como uma adaptação do metabolismo fotossintético a condições extremas de secura.

9 - Considere o metabolismo fotossintético.

- a) Defina planta C_3 , planta C_4 e planta CAM. (Só definição)
- b) Dê três exemplos de plantas C_3 , de plantas C_4 e de plantas CAM.
- c) Explique a principal função fisiológica da variante C_4 do metabolismo fotossintético.
- d) Qual a razão bioquímica porque as plantas C_4 apresentam pontos de compensação para o CO_2 próximos de zero?

10 - Considere o metabolismo fotossintético do carbono.

a) Defina sucintamente planta C_3 , planta C_4 e planta CAM.

b) Para cada uma destes três tipos de plantas, indique a função normal das enzimas PEP carboxilase e Rubisco.

Tipo de metabolismo fotossintético Carboxilase	Rubisco	PEP carboxilase
Planta C_3		
Planta C_4		
Planta CAM		

c) Explique a principal função fisiológica da variante C_4 do metabolismo fotossintético.

d) Descreva, justificando, um conjunto de situações ambientais (envolvendo disponibilidades hídricas, temperatura e luz) em que as plantas C_4 estejam em vantagem relativamente às plantas C_3 . Baseie a sua justificação na abertura e fecho dos estomas, nas concentrações intracelulares de CO_2 e de O_2 , nas actividades carboxilásica e oxigenásica da Rubisco e no funcionamento da via em C_4 .

11 - Considere o metabolismo fotossintético.

a) Identifique três tipos de plantas de acordo com o metabolismo fotossintético que utilizam.

b) Dê três exemplos de cada.

c) Indique, para cada um dos três tipos, qual a enzima responsável pela catálise da reacção primária de carboxilação.

d) Descreva uma adaptação do metabolismo CAM à falta de dióxido de carbono.

12 - Considere o metabolismo fotossintético em C_3 , C_4 e CAM.

- Justifique os nomes destes três tipos de plantas.
- Identifique uma diferença fundamental entre plantas C_4 e CAM em termos de espaço e de tempo.
- Qual a razão bioquímica porque as plantas C_4 apresentam pontos de compensação para o CO_2 próximos de zero?
- Apresente três razões para a ausência de sintomas da fotorrespiração nas plantas C_4 .

13 - Relativamente às diferentes adaptações do metabolismo fotossintético nas plantas, responda às seguintes questões:

- Quais as duas principais reacções catalisadas pela Rubisco?
- Qual a origem imediata do dióxido de carbono fixado pela Rubisco nas plantas C_3 , C_4 e CAM?
- Qual o destino imediato do dióxido de carbono fixado pela primeira enzima responsável pela carboxilação nas plantas C_3 , C_4 e CAM?
- Qual a principal função da Rubisco e da PEP carboxilase em plantas C_3 , C_4 e CAM?

14 - Nos Açores, o ananás é tradicionalmente crescido em estufas onde se queima madeira ou carvão.

- Qual o objectivo desta prática cultural?
- Descreva os dois mecanismos moleculares (relativos à Rubisco) que permitem atingir esse objectivo.
- Se, nessas condições (taxa de fotorrespiração baixa ou nula), aumentar artificialmente a quantidade de luz incidente, acha que o ananás poderá sofrer danos foto-oxidativos?

15 - Considere o metabolismo fotossintético em C_3 , C_4 e CAM.

- Justifique os nomes destes três tipos de plantas.
- Identifique uma diferença fundamental entre plantas C_4 e CAM em termos de espaço e de tempo.
- Qual a razão bioquímica porque as plantas C_4 apresentam pontos de compensação para o CO_2 próximos de zero?
- Apresente três razões para a ausência de sintomas da fotorrespiração nas plantas C_4 .
- Identifique, justificando, um conjunto de condições climatéricas em que a plantas C_4 se encontrem em desvantagem relativamente às plantas C_3 .

16 - Considere o metabolismo fotossintético.

a) Defina planta C_3 , planta C_4 e planta CAM.

b) Para cada uma destes tipos de plantas, indique a função das enzimas PEP carboxilase e Rubisco.

c) Explique a principal função fisiológica da variante C_4 do metabolismo fotossintético.

d) Porque razão aumento do valor da constante de especificidade tau da Rubisco deixou de ser importante nas plantas C_4 ?

e) Descreva, justificando, um conjunto de situações ambientais (envolvendo disponibilidades hídricas, temperatura e luz) em que as plantas C_4 estejam em vantagem relativamente às plantas C_3 . Baseie a sua justificação na abertura e fecho dos estomas, nas concentrações intracelulares de CO_2 e de O_2 , nas actividades carboxilásica e oxigenásica da Rubisco e no funcionamento da via em C_4 .

17 - Considere o metabolismo fotossintético.

a) Dê três exemplos de plantas C_3 , de plantas C_4 e de plantas CAM.

b) Explique a principal função fisiológica da variante CAM do metabolismo fotossintético.

c) O CO_2 liberto durante a fotorrespiração das plantas C_4 e CAM não sai facilmente para o exterior. Explique porquê.

d) Porque razão as bactérias fotossintéticas não necessitaram de evoluir o valor da constante de especificidade tau da sua Rubisco para valores acima de 10-15?

e) Descreva, justificando, um conjunto de situações ambientais (envolvendo disponibilidades hídricas, temperatura e luz) em que as plantas C_3 estejam em vantagem relativamente às plantas C_4 . Baseie a sua justificação na abertura e fecho dos estomas, nas concentrações intracelulares de CO_2 e de O_2 , nas actividades carboxilásica e oxigenásica da Rubisco e no funcionamento da via em C_4 .

18 - Relacione cada número da coluna da esquerda com uma ou mais alíneas da coluna da direita:

1-CAM-Idling	a) D-Ribulose-1,5-bisfosfato
2-Plantas C ₃	b) Sorgo, cana-de-açúcar e milho
3-Proteína	c) Descoberta do ¹⁴ C
4-Fosfoenolpiruvato carboxilase	d) Glicolato oxidase
5-Células da bainha dos feixes	e) Mecanismo de adaptação à falta de CO ₂
6-Substrato da Rubisco	f) 2-Carboxi-D-arabinitol-1-fosfato
7-Inibidor da actividade da Rubisco	g) Anatomia Kranz
8-Enzimas da fotorrespiração	h) Mecanismo de adaptação a condições extremas de secura
9-CAM	i) Pessegueiro, arroz e pinheiro
10-Plantas C ₄	j) Rubisco activase
11-Intermediário da reacção de carboxilação catalisada pela Rubisco	l) Enzima responsável pela fixação inicial de CO ₂ nas plantas C ₄ e CAM
12-Regulador da actividade da Rubisco	m) Factor de especificidade tau
13-Células do mesófilo	n) Rubisco
14-Avanço técnico que permitiu a elucidação do ciclo de Calvin	o) Ananás e sisal
15-Plantas CAM	p) 2-Carboxi-3-ceto-D-arabinitol-1,5-bisfosfato

19 - Relativamente às diferentes adaptações do metabolismo fotossintético nas plantas, responda às seguintes questões:

- Quais as duas principais reacções catalisadas pela Rubisco?
- Qual a origem imediata do dióxido de carbono fixado pela Rubisco nas plantas C₃, C₄ e CAM?
- Qual o destino imediato do dióxido de carbono fixado pela primeira enzima responsável pela carboxilação nas plantas C₃, C₄ e CAM?
- Qual a principal função da Rubisco e da PEP carboxilase em plantas C₃, C₄ e CAM?

20 - Indique, justificando, se as afirmações seguintes são verdadeiras ou falsas:

- O metabolismo CAM é exclusivamente considerado como uma importante adaptação do metabolismo fotossintético à falta de água;
- O CAM-Idling é ser considerado como uma adaptação do metabolismo fotossintético a condições extremas de secura.

21 - Explique as seguintes observações:

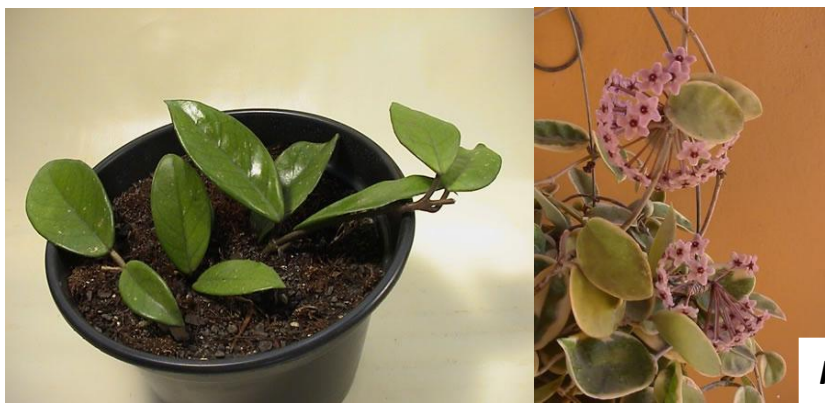
- a) É desaconselhada a utilização da designação “reações às escuras” como sinónimo de “reações de assimilação do CO_2 ”.
- b) A Rubisco pode constituir mais de 50% da proteína total de uma folha de uma planta C3.
- c) A fotossíntese oxigénica utiliza a água como fonte de electrões, o que teve como consequência directa a acumulação gradual de oxigénio na atmosfera até aos valores de hoje. Identifique a principal acção nociva do oxigénio sobre a fotossíntese e o modo como as plantas C3 a conseguiram ultrapassar, embora apenas parcialmente.
- d) Em períodos de seca, tal como acontece, por vezes, no Alentejo durante o Verão, o balanço de carbono de um montado de sobreiro (considerando períodos múltiplos de 24 h) pode ser negativo.
- e) Nas plantas C4, as fases de carboxilação e de descarboxilação encontram-se separadas no espaço, enquanto que nas CAM essa separação é temporal. Assim sendo, a Rubisco e a PEP carboxilase coexistem nas mesmas células. Explique como evitam as plantas CAM que o CO_2 libertado pela descarboxilação do malato durante o dia seja refixado pela PEP carboxilase.

22 - Considere as reações de assimilação do CO_2 da fotossíntese.

- a) Indique as cinco fases em que se pode considerar dividida a fotorrespiração.
- b) Indique características que permitam distinguir plantas C₃ de plantas C₄ e de plantas CAM.

23 - Imagine uma parcela de terreno em que tem cultivado canteiros com ananás, milho, *Hoya carnosa* (uma Asclepiadácea com metabolismo fotossintético do tipo CAM-Idling) e trigo. Indique, justificando, a planta que se dá melhor em cada uma das seguintes localizações?

- a) Inglaterra;
- b) Vale do Tejo (terreno fértil, com boas disponibilidades hídricas);
- c) Zona semi-desértica;
- d) Deserto.



Hoya carnosa

24 - Defina, justificando objectivamente mas sucintamente, condições ambientais em que:

- a) Uma planta de trigo tenha um desenvolvimento inferior ao de uma planta de milho;
- b) Uma planta de milho tenha um desenvolvimento inferior ao de uma planta de trigo.

25 - Considere uma planta de trigo e uma planta de ananás colocadas lado a lado numa câmara de crescimento de plantas onde pode controlar rigorosamente a iluminação, temperatura e disponibilidade geral em água (no solo e no ar circundante, bem como o vento).

a) Preencha a tabela seguinte de modo a definir um conjunto de condições que permitam ao ananás assimilar o CO_2 à custa dos hidratos de carbono do trigo.

	Iluminação (Muita luz, pouca luz ou escuro)	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Disponibilidade hídrica (Sem falta de água, défice hídrico moderado ou défice hídrico severo)
Condições			

b) Justifique.

26 - As plantas com metabolismo fotossintético do tipo CAM são subdivididas de acordo com a enzima descarboxilativa que utilizam na fase de descarboxilação. Responda sucintamente às seguintes questões:

a) Quais os nomes dos grupos em que se subdividem as plantas CAM e quais as respectivas enzimas descarboxilativas?

b) Qual a função das enzimas descarboxilativas?

c) Considere uma planta de trigo, uma de ananás e um mutante de ananás que expresse uma actividade muito baixa da enzima descarboxilativa. **Justificando**, compare estas três plantas em termos de (i) crescimento global e de (ii) ponto de compensação para o CO_2 .

27 - Justifique as seguintes afirmações:

a) A fotorrespiração, uma via aparentemente desperdiçadora de energia e de carbono e azoto orgânico, tem como função metabolizar rapidamente o 2-fosfoglicolato e recuperar 75% do seu carbono de volta ao ciclo de Calvin.

b) O metabolismo CAM é normalmente considerado como uma adaptação do metabolismo fotossintético à falta de água.

28 - Defina os seguintes conceitos e dê exemplo de duas plantas de interesse agronómico de cada grupo:

a) Planta C3.

b) Planta C4.

c) Planta CAM.