

Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento

Documentos

ISSN 0103 - 0205
Outubro, 2008

198

Diferenciação na Produção de Energia Entre Oleaginosas (Metabolismo C₃) e Energéticas (C₄)



Embrapa



ISSN 0103-0205
Outubro, 2008

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro Nacional de Pesquisa de Algodão

Documentos 198

**Diferenciação na Produção de Energia Entre
Oleaginosas (Metabolismo C₃) e
Energéticas (C₄)**

Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão
Maria Isaura Pereira de Oliveira

Campina Grande, PB.
2008

Exemplares desta publicação podem ser solicitados à:

Embrapa Algodão

Rua Osvaldo Cruz, 1143 – Centenário
Caixa Postal 174
CEP 58107-720 - Campina Grande, PB
Telefone: (83) 3315-4300
Fax: (83) 3315-4367
sac@cnpa.embrapa.br
<http://www.cnpa.embrapa.br>

Comitê de Publicações

Presidente: Carlos Alberto Domingues da Silva

Secretário: Valter Freire de Castro

Membros: Fábio Aquino de Albuquerque

Giovani Greigh de Brito

João Luiz da Silva Filho

Maira Milani

Maria da Conceição Santana Carvalho

Nair Helena Castro Arriel

Valdinei Sofiatti

Wirton Macedo Coutinho

Supervisor Editorial: Valter Freire de Castro

Revisão de Texto: Maria José da Silva e Luz

Tratamento das Ilustrações: Geraldo Fernandes de Sousa Filho

Capa: Flávio Tôrres de Moura/Sérgio Cobel da Silva

Editoração Eletrônica: Geraldo Fernandes de Sousa Filho

1^a Edição

1^a impressão (2008) 1.000 exemplares

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610)

EMBRAPA ALGODÃO (Campina Grande, PB)

Diferenciação na Produção de Energia Entre Oleaginosas (Metabolismo C₃) e Energéticas (C₄), por Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão e Maria Isaura Pereira de Oliveira. Campina Grande, 2008.

30p. (Embrapa Algodão. Documentos, 198)

1. Fisiologia. 2. Fotoquímica. 3. Metabolismo fotosintético. 4. Planta produtora de óleo. I. Beltrão, N.E. de M. II. Oliveira, M.I.P. de. III. Título. IV. Série.

CDD: 544.526

© Embrapa 2008

Autores

Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão

D.Sc., Eng. Agrôn., da Embrapa Algodão, Rua Osvaldo Cruz, 1143,

Centenário, 58428-095, Campina Grande, PB.

E-mail: napoleao@cnpa.embrapa.br.

Maria Isaura Pereira de Oliveira

D.Sc., Bióloga, estagiária, da Embrapa Algodão

E-mail: oliveira_mip@yahoo.com.br

Apresentação

A fotossíntese consiste em dois processos acoplados. Um deles é de caráter fotoquímico e compreende a absorção de luz e o transporte de elétrons e o outro é bioquímico, com a captação do gás carbônico (CO_2) e a formação de compostos que encadeiam os átomos de carbono e retêm a energia absorvida a partir da luz nas ligações químicas das moléculas formadas.

Certas plantas respondem melhor que outras às altas concentrações de CO_2 , dependendo do processo fotossintético a que estão ligadas. Há dois caminhos de carboxilação, em um deles a via tem início com um composto de 3 carbonos (3PGA) e por isto é chamada de via C_3 . Algumas plantas, principalmente gramíneas e parte das bromélias, desenvolveram um sistema complementar à via C_3 chamado de via C_4 . Este sistema permite à folha o armazenamento de ácidos com 4 carbonos antes de estes serem captados pela Rubisco.

Neste trabalho os autores esclarecem como a maioria das plantas oleaginosas de metabolismo fotossintético C_3 , como algodão herbáceo (*G. hirsutum* L. r. *latifolium* Hutch.), mamona (*Ricinus communis* L.), amendoim (*Arachis hypogaea* L.) e gergelim (*Sesamum indicum* L.) produzem bem menos do que as plantas produtoras mais de açúcares, caso do milho (*Zea mays*), que tem somente 4 % de óleo nas sementes, além de ser de metabolismo fotossintético C_4 , para produzir óleo a planta gasta mais de três vezes a energia que é usada para produzir açúcar, e no caso da cana-de-açúcar (*Saccharum officinale*) a sacarose é o mais acumulado, e é o açúcar translocável em todas as plantas, sendo assim, mais eficiente e mais econômico para a planta o seu acúmulo.

Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão
Chefe Geral da Embrapa Algodão

Sumário

Diferenciação na Produção de Energia Entre Oleaginosas (Metabolismo C ₃) e Energéticas (C ₄)	11
Introdução	11
A Via em C ₃ das Plantas Oleaginosas	12
β-Oxidação em Plantas C ₃	16
A Via C ₄ das Plantas Tropicais	20
Comparação das Vias C ₃ e C ₄	22
Conclusões	26
Referências Bibliográficas	27

Diferenciação na Produção de Energia Entre Oleaginosas (Metabolismo C₃) e Energéticas (C₄)

Napoleão Esberard de Macêdo Beltrão
Maria Isaura Pereira de Oliveira

Introdução

Para a manutenção da vida, um constante fornecimento de energia é requerido. Aproximadamente, apenas 5% da energia solar que chega até a superfície terrestre é convertida em carboidratos, mediante o processo fotossintético. Assim, do total de energia solar que chega até uma folha, 60% é radiação de comprimento de onda não absorvido; 8% da radiação é refletida ou transmitida; 8% é radiação dissipada como calor e 19% é utilizada no metabolismo geral da folha (PÁDUA, 2005).

Os organismos fotossintéticos podem produzir carboidratos de CO₂ (dióxido de carbono) e água por meio da redução do CO₂ que utiliza a energia fornecida pelo ATP (adenosina trifosfato) e pelo NADP (nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato) gerados por transferência fotossintética de elétrons. Esse processo representa uma diferença fundamental entre os organismos autotróficos e heterotróficos. Os autotróficos, como os vegetais, podem empregar o CO₂ como única fonte de átomos de carbono necessários para a reação de biossíntese, não apenas de celulose e amido, mas também de lipídios e proteínas e de todos e muitos variados componentes orgânicos das células vegetais (HALL; RAO, 1980; WILSON, 1988).

Certas plantas respondem melhor que outras às altas concentrações de CO₂, dependendo do processo fotossintético a que estão ligadas. Diversas classificações serviram para catalogar os vegetais segundo critérios fisiológicos e

morfológicos, porém, no final dos anos 60, um novo tipo de classificação surgiu ligada ao mecanismo inicial de assimilação de CO₂ pela fotossíntese. A explicação deste fenômeno de diferença de eficiência fotossintética reside em mecanismos bioquímicos de fotossíntese.

Existem duas vias metabólicas de assimilação do CO₂ atmosférico, que são as vias fotossintéticas C₃ e C₄; porém, a via C₃ ou ciclo de Benson-Calvin é a única via metabólica para produção de carboidratos, tanto para as plantas C₃, quanto para as plantas C₄. O metabolismo ácido das crassuláceas, em plantas ditas CAM, é uma variante da via C₄, com separação temporal entre os eventos de assimilação, pela via C₄, à noite e pela via C₃, durante o dia. Nessas plantas CAM, a assimilação do CO₂ externo, pela via C₄- que não depende de energia -, ocorre à noite e a via C₃ - dependente de energia -, ocorre durante o dia, assim como a regeneração do substrato fosfoenolpiruvato (PEP) para iniciar o ciclo C₄ (PIMENTEL, 1998).

Na literatura, há poucas informações esclarecendo como a maioria das plantas oleaginosas de metabolismo fotossintético C₃ - como algodão herbáceo (*G. hirsutum* L. r. *latifolium* Hutch.), mamona (*Ricinus communis* L.), amendoim (*Arachis hypogaea* L.) e gergelim (*Sesamum indicum* L.) - produzem bem menos do que as plantas C₄, cuja maior produção é de açúcares. Assim o milho (*Zea mays*), cujas sementes contêm somente 4% de óleo, além de ser de metabolismo fotossintético C₄, para produzir esta pequena quantidade de óleo a planta gasta mais de três vezes a energia que é usada para produzir açúcar. No caso da cana-de-açúcar (*Saccharum officinale*), o produto mais acumulado é a sacarose, que é o açúcar translocável em todas as plantas; sendo assim, é mais eficiente e mais econômico para a planta o seu acúmulo.

Diante do exposto, objetivou-se com este trabalho realizar uma revisão de literatura sobre como as oleaginosas, produtoras de óleo, com elevado gasto energético, produzem bem menos do que as plantas C₄ produtoras de açúcares translocável nas plantas.

A Via em C₃ das Plantas Oleaginosas

As plantas C₃ representam 95 % da biomassa vegetal (HALL; RAO, 1980). Culturas agrícolas como mamona, algodão herbáceo, amendoim e gergelim (Figura 1), são exemplos de plantas que apresentam metabolismo fotossintético C₃.

- A via fotossintética C₃, inicia-se pela assimilação do CO₂:



Essa via tem como primeiro produto estável um ácido orgânico com 3 carbonos, por isso o nome de via C₃.

A reação inicial é catalizada pela enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (rubisco). A via C₃ também existe em plantas C₄, só que todas as enzimas do ciclo de Calvin localizam-se unicamente nas células da bainha perivascular, na chamada anatomia "Kranz" das plantas C₄ (PIMENTEL, 1998).

O Ciclo de Calvin é uma série complexa de 13 reações catalisada por onze enzimas (BASSHAM; KRAUSE, 1969; LEEGOOD, 1990). O ciclo completo está



Mamona (*Ricinus communis* L.)



Algodão de fibra colorida (*G. Hirsutum* L.)



Amendoim (*Arachis hypogea* L.)



Gergelim (*Sesamum indicum* L.)

Fig.1. Plantas oleaginosas (C₃).

esquematizado na Figura 2. É nesta fase, após a redução do NADP+ a NADPH na fosforilação cíclica e da fosforilação do ADP + Pi em ATP (ambos transportadores de energia) na fosforilação acíclica ou cíclica, que o CO₂ combina-se com um pentose ribulose 1,5-bifosfato (RuBP), originando um composto intermédio, instável, com seis carbonos. Devido à sua instabilidade, este composto origina duas moléculas de fosfoglicerato (PGA), constituído por três carbonos (C₃). Estas duas moléculas são fosforiladas pelo ATP e, posteriormente, reduzidas pelo NADPH, provenientes da fase dependente da luz. Estas reações formam o aldeído fosfoglicérico. Por cada doze moléculas de PGA formadas, dez são utilizadas para regenerar a ribulose (fazendo assim voltar, após a fosforilação deste por seis ATPs, o ciclo à etapa inicial supra citada), e duas são utilizadas para formar compostos orgânicos, como carboidratos, ácidos graxos, aminoácidos e ácidos orgânicos, dando assim sentido à autotrofia da fotossíntese.

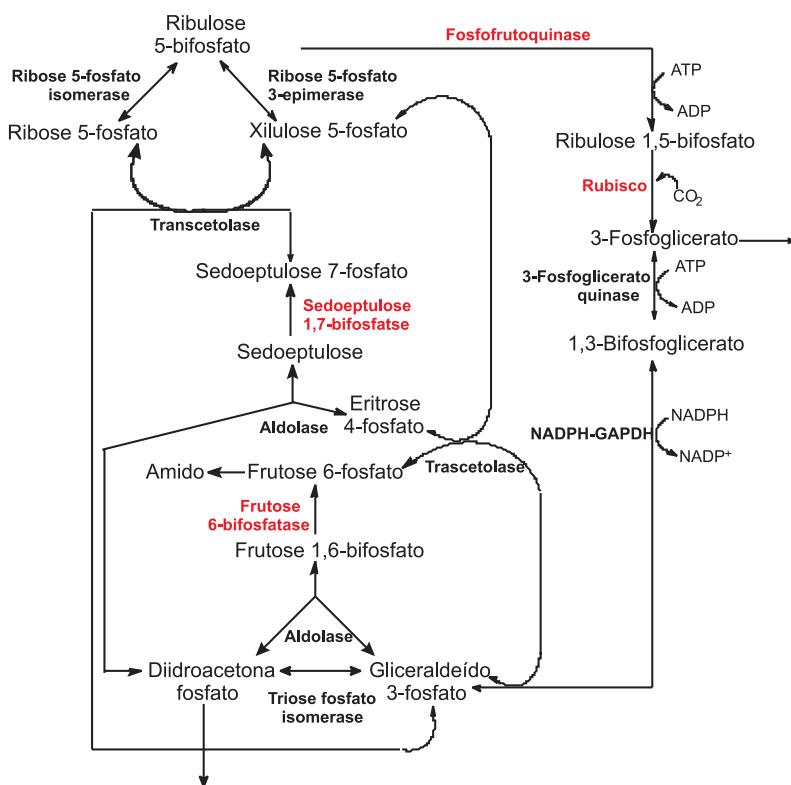
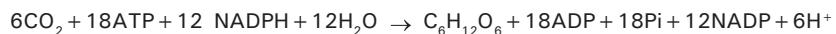


Fig. 2. Ciclo de Calvin. NADPH-GAPDH (Dihidroxicetona 3-fosfato desidrogenase e, gliceraldeído 3-fosfato desidrogenase), as enzimas destacadas em vermelho catalisam reações irreversíveis. Adaptado de Fridlyand e Scheibe (1999).

Cada etapa é regulada por uma enzima específica. A cada volta completa do ciclo, uma molécula de CO₂ que entra é reduzida, e uma molécula de RuBP se regenera.

Para o crédito de uma molécula de glicose, por exemplo, há o déficit de seis moléculas de CO₂, 18 de ATP (três por cada ciclo) e 12 de NADH (duas por cada ciclo), como mostra a equação abaixo:



A eficiência da fotossíntese pode ser avaliada do seguinte modo: A variação de energia livre (ΔG^0) para a redução de CO₂ ao nível de hexose é de + 144 kcal/mol.

A redução de NADP+ é um processo com dois elétrons. Daí, a formação de dois NADPH requer a absorção de quatro fótons pelo fotossistema I. Os elétrons dados pelo fotossistema I são substituídos pelo fotossistema II, que precisa absorver um número igual de fótons. Portanto, é preciso haver oito fótons para gerar o NADPH necessário. O gradiente de prótons gerado na produção de dois NADPH é mais do que suficiente para alimentar a síntese dos três ATPs.

Um mol de fótons de 600 nm tem um conteúdo de energia de 47,6 kcal, e, portanto, a entrada de energia de oito moles de fótons é de 381 kcal. Assim, a eficiência global da fotossíntese em condições padrão é de, pelo menos, 114/381 ou 30 %.

A síntese da sacarose no citosol e a síntese do amido do cloroplasto são as duas principais formas pelas quais o excesso de triose é armazenado. Os passos de síntese de sacarose liberam quatro moléculas de Pi (fosfato inorgânico) de cada uma das quatro trioses fosfato requeridas para a síntese de uma molécula de sacarose. Esse Pi é transportado de volta ao cloroplasto e empregado para a síntese de ATP, substituindo a molécula de Pi que é empregada para gerar uma triose fosfato. Para cada molécula de triose fosfato que sai do cloroplasto, um Pi é transportado para o seu interior. Se essa troca for bloqueada, a síntese de trioses fosfato rapidamente reduzirá o Pi disponível no cloroplasto e impedirá a assimilação de CO₂ no amido (HELDT; HELDT, 2005).

A diidroxicetona formada no estroma pela assimilação de CO₂ é transportada para o citosol, onde ela é convertida pelas enzimas glicolíticas em 3-fosfoglicerato,

gerando ATP e NADP. O 3-fosfoglicerato reentra no cloroplasto, completando o ciclo. O efeito líquido final é o transporte de NADPH/NADH e ATP do cloroplasto para o citosol (HELDT; HELDT, 2005).

β-Oxidação em Plantas C₃

A relativa estabilidade das ligações C-C em um ácido graxo é sobrepujado pela ativação do grupo carbonila em C-1 por meio da ligação da Coenzima A (CoA), que permite a oxidação nos glioissossomos passo a passo do grupo acil-CoA na posição C-3 ou posição β, daí o nome β-oxidação.

Glioissossomos são peroxissomos especializados encontrados em todos os tecidos e em todos os momentos. Eles se desenvolvem em sementes ricas em lipídios durante a germinação, antes que o vegetal em desenvolvimento adquira a capacidade de sintetizar glicose por fotossíntese. Em adição as enzimas do ciclo do gioxalato, os glioissossomos também contêm todas as enzimas necessárias para a degradação dos ácidos graxos armazenados nos óleos de sementes oleaginosas. Eles contêm altas concentrações de enzimas do ciclo do gioxalato, uma via metabólica exclusiva das plantas que permite a conversão de ácidos graxos armazenadas em carboidratos durante a germinação das sementes (LEHNINGER, 2003).

Durante a germinação, os triacilgliceróis armazenados em sementes de oleaginosas como mamona e algodão são convertidos em glicose, sacarose e em uma grande variedade de outros metabólitos essenciais. Os ácidos graxos liberados dos triacilgliceróis são ativados por transformação em seus derivados de CoA e oxidados nos glioissossomos, por meio do mesmo processo de quatro passos que ocorre nos peroxissomos, o acetil-CoA formado a partir dos lipídios é convertido em succinato através do ciclo do gioxalato e succinato é exportado para as mitocôndrias, nesta, as enzimas do ciclo de Krebs o transformam em malato. Uma isoenzima da malato desidrogenase oxida o malato em oxaloacetato, um precursor da gliconeogênese (Figura 3). As sementes em germinação podem, assim, converterem em glicose os átomos de carbono armazenados na forma de lipídios. Isto ocorre em tecidos de reserva, como endosperma (Figura 4) e cotilédones, e provê açúcares para germinação e crescimento de plântulas antes da planta se tornar fotossinteticamente ativa (BEEVERS, 1961; EASTMOND; GRAHAM, 2001; TOLBERT et al., 1968; TOLBERT, 1980;).

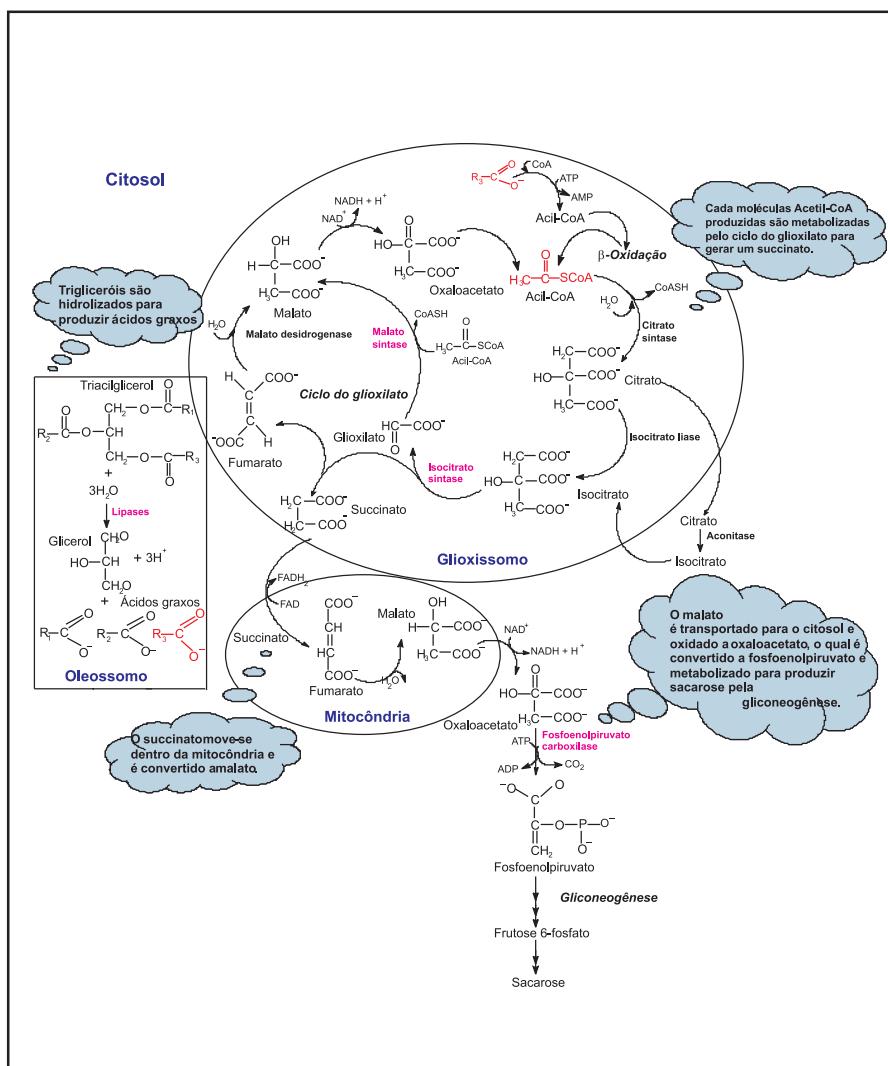


Fig. 3. Via metabólica dos heterotróficos, durante o crescimento e germinação de sementes de oleaginosas. Adaptada de Heldt e Heldt (2005).

A conversão de fosfoenolpiruvato em piruvato em acetil-CoA são tão exergônicas que são essencialmente irreversíveis. Se uma célula não tem a capacidade de converter acetato em fosfoenolpiruvato, o acetato não pode servir de material de partida para a via gliconeogênica que leva fosfoenolpiruvato até a



Fig. 4. Endosperma de semente de mamona.

glicose. Como os átomos de carbonos das moléculas de acetato que entram no ciclo de Krebs aparecem no oxaloacetato oito passos depois, pode parecer que a operação do ciclo de Krebs é capaz de gerar oxaloacetato a partir do acetato e, assim, gerar fosfoenolpiruvato para a gliconeogênese (Figura 3) (GERHARDT, 1986; PISTELLI et al., 1989).

Nas plantas, o papel biológico da β -oxidação é fornecer precursores biossintéticos que se originam de lipídios armazenados. A via da β -oxidação não é uma fonte importante de energia metabólica nos vegetais, de fato, as mitocôndrias das plantas não contêm as enzimas da β -oxidação (HELDT; HELDT, 2005). Análise de vários mutantes de *Arabidopsis thaliana* tem revelado funções essenciais para β -oxidação na degradação dos triacilgliceróis de reserva durante o desenvolvimento e a germinação da semente e no crescimento pós-geminação antes do estabelecimento de fotossíntese. A β -oxidação também tem considerável importância durante a fase do crescimento vegetativo e do crescimento reprodutivo, como aparecimento da radícula da casca da semente, desenvolvimento do embrião e da flor, síntese do ácido jasmônico envolvido em resposta ao estresse e do fitohormônio - ácido indol-acético (GOEPFERT; POIRIER, 2007; POIRIER et al., 2006).

Na Figura 5, está apresentado o processo da β -oxidação da molécula do palmitato (C_{16}), que consiste de quatro passos (HILTUNEN; QIN, 2000; KUNAU et al., 1995; LEHNINGER, 2003).

No primeiro passo, a flavoproteína desidrogenase, que induz à dupla ligação, passa seus elétrons diretamente para o O_2 produzindo H_2O_2 . A água oxigenada é um oxidante forte e potencialmente perigoso, assim, é imediatamente decomposta em H_2O e O_2 pela enzima catalase. A energia liberada no primeiro passo oxidativo da quebra de ácidos graxos é dissipada como calor.

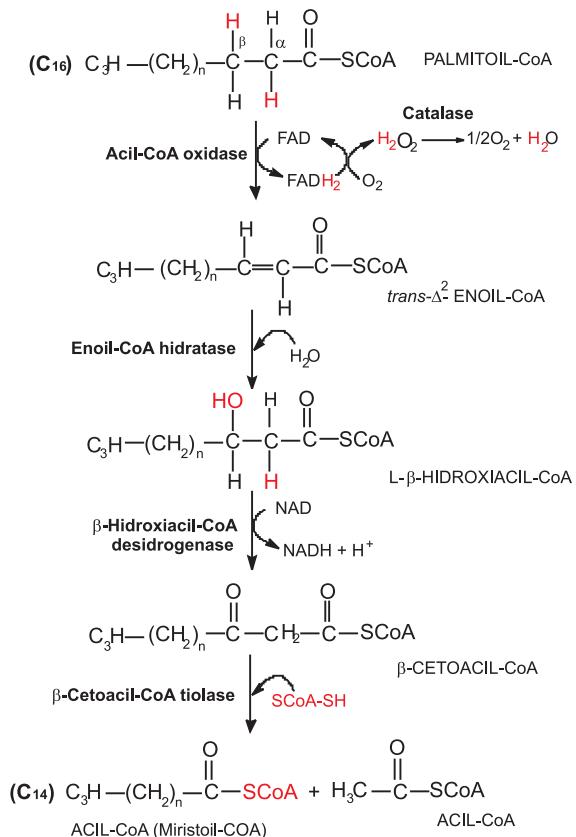
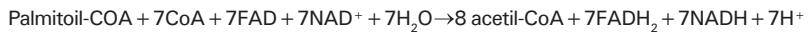


Fig. 5. β-Oxidação dos ácidos graxos ocorre nos glioissomos. Adaptado de Lehninger (2003) e Heldt e Heldt (2005).

No segundo passo, da seqüência de oxidação do ácido graxo uma molécula de água é adicionada à dupla ligação do trans- Δ^2 -enoil-CoA para formar os esteroisômero L- do β -hidroxiacil-CoA, também designada 3-hidroxiacil-CoA. Essa reação é catalisada pela enoil-CoA hidratase.

No terceiro passo, o L- β -hidroxiacil-CoA é desidrogenado para a forma β -cetocail-CoA pela ação do β -hidroxiacil-CoA desidrogenase; O NAD⁺ é o receptor de elétrons. Essa enzima é absolutamente específica para o esteroisômero L- do hidroxiacil-CoA. O NADH, formado nessa reação, transfere seus elétrons para a NADH desidrogenase, um transportador de elétrons da cadeia respiratória; moléculas de ATP são geradas a partir de ADP quando o par de elétrons passa do NADH até O₂, por meio da cadeia respiratória. A reação é catalisada pela β -hidroxiacil-CoA desidrogenase.

O quarto e último passo da oxidação dos ácidos graxos é catalisado pela acil-CoA aciltransferase (mas comumente chamada tiolase); ela promove a reação do β-hidroxiacil-CoA com uma molécula de coenzima livre para romper o fragmento carboxiterminal de dois átomos de carbono do ácido graxo original na forma de acetil-CoA. Após a retirada de um acetil-CoA do palmitoil-CoA, resta o tioéster da Coenzima A do ácido graxo diminuído de dois átomos de carbono - o miristato, com 14 átomos de carbonos. O miristoil pode, agora, passar por outro conjunto de quatro reações da β-oxidação, de forma análoga ao primeiro, para liberar uma molécula de acetil-CoA e o lauroil-CoA, o tioéster da CoA com o ácido lúrico, com 12 átomos de carbonos. No final, são necessárias sete passagens pela seqüência de reações da β-oxidação para oxidar uma molécula de palmitoil-CoA em oito moléculas de acetil-CoA. A equação global é:



A Via C₄ das Plantas Tropicais

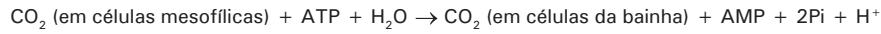
O ciclo de Calvin não é a única via para fixação de carbono. O primeiro indício da existência de um mecanismo de transporte de CO₂ veio de estudos com cana-de-açúcar, mostrando que a radioatividade de um pulso de ¹⁴CO₂ aparecia inicialmente em malato e aspartato, que são compostos de quatro carbonos (C₄) e não no 3-fosfoglicerato (KORTSCHACK et al., 1965).

Em algumas plantas da subfamília Panicoideae, como o sorgo (*Sorghum bicolor* L.), o milho, a cana-de-açúcar (Figura 6) e outras, o carbono é incorporado no oxaloacetato, um composto de quatro átomos de carbono, intermediários do ciclo de Krebs (HALL; RAO, 1980).

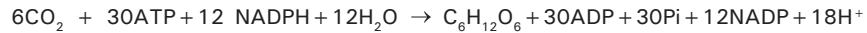
A essência dessa via, é que os compostos em C₄ transportam o CO₂ das células mesofílicas, que estão em contato com o ar, para as células da bainha, que são os locais principais da fotossíntese. O CO₂ é concentrado nas células da bainha à custa de ATP. O piruvato, formado pela descarboxilação de malato nas células envoltória do feixe vascular, é transferido de volta às células mesofílicas, onde ele é convertido em fosfoenolpiruvato por uma reação enzimática incomum, catalisada pela enzima piruvato fosfato diquinase (Figura 7). A via C₄ é fundamentalmente um mecanismo de concentração de CO₂ na bainha perivascular, promovendo o aumento da concentração deste substrato para a enzima rubisco, favorecendo a via C₃ (HELDT; HELDT, 2005). A reação total dessa via é:



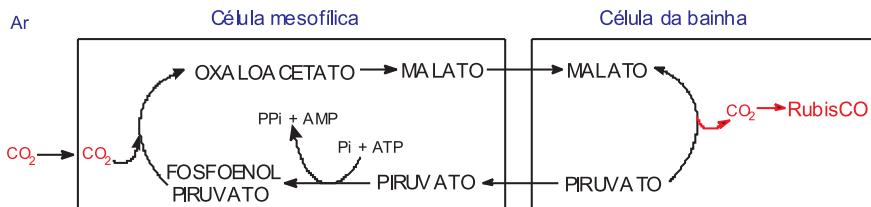
Fig. 6. Cultura de cana-de-açúcar.



Portanto, duas ligações fosfato, ricas em energia, são consumidas no transporte de CO₂ para os cloroplastos das células da bainha. Quando a via em C₄ operam juntos, a reação global é:



Foram consumidos 30 ATP por hexose formada, quando a via em C₄ entrega CO₂ para o ciclo de Calvin, em contraste com 18 ATP por hexoses na ausência da via em C₄. A alta concentração de CO₂ nas células da bainha de plantas C₄, que é devida ao gasto de mais de 12 ATP, é crítica para a sua alta velocidade de fotossíntese, porque o CO₂ também torna mínima a perda de energia causada pela fotorrespiração.

Fig. 7. Princípio do metabolismo C₄. Adaptado de Lehninger (2005).

Portanto, a via C₄ serve para transportar e concentrar o CO₂ na bainha perivascular, onde se dará a sua redução a carboidratos pela via C₃, que é a única via metabólica de síntese de carboidratos. Essa concentração de CO₂ na bainha perivascular aumentará a eficiência de síntese de carboidratos, pois, com alto teor de CO₂, haverá maior atividade carboxilase da rubisco, em detrimento da atividade oxigenase. Há um gasto em torno de cinco ATP e dois NADPH na via C₄, porém o aumento do fluxo de H⁺, via ciclo Q nas plantas C₄, produzirá ATP complementar (FURBANK et al., 1990).

Comparação das Vias C₃ e C₄

No tocante às oleaginosas, em especial as utilizadas para a produção de matéria-prima para energia (biodiesel) com pelo menos 15% de óleo nas sementes e até mais do que isto em proteínas, todas tem metabolismo C₃. Por vários fatores, para produzirem óleo e proteína, estas plantas têm que investir muita energia na forma de ATP. Já as plantas produtoras de açúcar, tais como amido e glicose (milho) e sacarose (cana-de-açúcar) de metabolismo C₄, na produção de energia consomem somente 1/3 de energia, para produzir óleo. Segundo Lawlor (1993), nas reações escuras, a única via metabólica de síntese de açúcares é a via C₃, mesmo em plantas C₄. A via C₄, serve para aumentar a eficiência da via C₃.

A via de assimilação do CO₂ nas plantas C₄ tem um custo energético maior que nas plantas C₃. Para cada molécula de CO₂ fixada na via C₄, uma molécula de fosfoenolpiruvato precisa ser regenerada ao custo de dois grupos fosfato de alta energia do ATP. Assim, as plantas C₄ precisam de um total de cinco moléculas de ATP para fixar uma molécula de CO₂, enquanto nas plantas C₃ gastam apenas três. Portanto, as plantas C₃ só consomem 18 ATP por hexose formada na ausência da fotorrespiração, em comparação com os 30 ATP para as plantas C₄. À medida que a temperatura aumenta, a afinidade da rubisco pelo CO₂ diminui, um ponto de alcance entre 28 e 30°C, onde o ganho em eficiência pela eliminação da fotorrespiração nas plantas C₄ mais do que compensa seu custo energético.

A maior eficiência de carboxilação da PEP-case, em plantas C₄, está principalmente associada à ausência da atividade oxigenase, portanto nas plantas C₄ não há competição entre o CO₂ e O₂. Já a atividade da rubisco é dependente dos teores de CO₂ e de O₂ atmosférico, sendo a fotossíntese C₃, sob intensidades luminosas saturantes, inibida de 20 a 40 % pelo O₂ (BROWN; BYRD, 1993).

Furbank et al. (1990), mostraram que as gramíneas C₄, desenvolvendo-se a 20 ou 30 °C, necessitam em média de 15,9 mol quanta/mol de CO₂ fixado e que as dicotiledôneas C₃, em média 17,5 mol quanta/mol de CO₂ fixado. Nobel (1991) mostra que plantas C₃ a 30 °C necessitam de 18,9 mol quanta/mol de CO₂ fixado, enquanto à temperatura de 20 °C necessitam de 15,4 mol quanta/mol de CO₂ fixado. A diminuição da eficiência quântica das plantas C₃ em temperaturas elevadas é devida principalmente ao aumento da fotorrespiração. Também a diminuição da fotossíntese causada pela temperatura é atribuída à destruição da ultra-estrutura cloroplástica, podendo este efeito ser controlado por reguladores de crescimento (STARCK et al., 1993).

Consumo de nitrogênio para a síntese das enzimas de carboxilação: em folhas C₃, a rubisco equivale a mais de 50 % das proteínas solúveis (GUNASEKERA; BERKOWITZ, 1993), enquanto em folhas C₄, corresponde a 10-25 %. Já a PEP-case, em folhas C₄, corresponde somente a 10 % das proteínas solúveis e a um gasto de, no máximo, 35 % do nitrogênio foliar para síntese das enzimas de carboxilação em plantas C₄; enquanto em plantas C₃, este gasto está em cerca de 50 % do nitrogênio foliar (SINCLAIR; HORIE, 1989).

Nas plantas C₃, devido à liberação de CO₂ fotorrespiratório, o ponto de compensação de CO₂ varia entre 30 e 80 µmol.mol⁻¹. Já na via C₄, onde não existe o efeito inibidor do O₂ sobre a fotossíntese e sobre a enzima de carboxilação, mesmo havendo alguma atividade fotorrespiratória na bainha perivascular, o CO₂ liberado será recapturado pela PEP-case, que tem uma grande afinidade pelo CO₂ (OGREN, 1984). O ponto de compensação em CO₂ de plantas em C₄ se aproxima de zero, pois não há liberação de CO₂ para a atmosfera (PIMENTEL, 1998).

Um aumento da concentração do CO₂ normal, reduz a quantidade de glicolato sintetizado. Como as plantas C₃ possuem somente o ciclo de Calvin, a fotossíntese só assimila CO₂ por este processo, não sendo assim nas plantas C₄, que têm uma via adicional de CO₂ - o fosfoenolpiruvato - que se transforma em malato e aspartato. Estes são responsáveis pelo envio de CO₂ aos cloroplastos das células envoltórias do feixe vascular, tendo sempre altas concentrações do mesmo ainda com seus estômatos fechados; também as células mesofílicas apresentam um número reduzido de peroxissomos, encontrando-se em grande quantidades em células envoltórias do feixe. É por isto, que em plantas C₄, a fotorrespiração é inapreciável, não sendo assim nas C₃, as quais apresentam

grande número de peroxissomos nas células do mesófilo (local onde ocorre a síntese de glicolato), em que as concentrações de CO₂ são baixas e predomina O₂. Ao elevarem-se estas concentrações, esta síntese seria afetada, o que afetaria fotorrespiração, beneficiando assim a fotossíntese e, em consequência, um incremento na produtividade de muitas plantas (MARSCHNER, 1995).

As espécies C₄ têm maior fotossíntese líquida em alta irradiação. Isso ocorre devido ao fato de que a fotorrespiração é um processo quase ausente nestas plantas, ou seja, a fotossíntese líquida não é inibida pela alta concentração de O₂ em altas temperaturas e irradiações. Assim, as plantas C₄ apresentam melhor performance em altas temperaturas e altas irradiações, devido à menor perda de carbono pela fotorrespiração (HELDT; HELDT, 2005).

Plantas C₄ apresentam uma estratégia que envolve a concentração de CO₂, que anula a fotorrespiração. Assim, o CO₂ é usado mais eficientemente e não torna-se limitante em alta irradiação e temperatura. A taxa de fotossíntese líquida 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 (RITCHER, 1993).

O CO₂ perdido pela fotorrespiração anula parcialmente a fixação de CO₂ pela fotossíntese; dependendo da espécie vegetal, a fotorrespiração pode diminuir o rendimento fotossintético de 30 a 50 %. A intensidade da fotorrespiração consegue atingir as plantas C₃; as plantas C₄ possuem vias metabólicas diferentes, estruturas anatômicas especiais que diminuem a força da fotorrespiração (SOMERVILLE; SOMERVILLE, 1984).

Glioxissomos são peroxissomos especializados encontrados em todos os tecidos e em todos os momentos. Eles se desenvolvem em sementes de oleaginosas (C₃) durante a germinação, antes que o vegetal em desenvolvimento adquira a capacidade de sintetizar sacarose por fotossíntese. Em adição às enzimas do ciclo do glioxalato, os glioxissomos também contêm todas as enzimas necessárias para a degradação dos ácidos graxos armazenados nos óleos de sementes oleaginosas. O ciclo do glioxalato é uma via metabólica exclusiva das plantas oleaginosas que permite a conversão de ácidos graxos armazenadas em carboidratos durante a germinação das sementes (HELDT; HELDT, 2005).

As plantas C₄ apresentam uma característica morfológica muito importante: grandes cloroplastos nas bainhas dos feixes em torno das nervuras das folhas.

São mais eficientes no uso da água - 400,0 g de água para produzir 1,0 g de matéria seca ao passo que as C₃ necessitam de 400,0 a 1000,0 g de água para a mesma produção - e não são inibidas por altas concentrações de oxigênio como as plantas C₃. Mas, apesar de o potencial fotossintético nas folhas das plantas C₃ ser menor que o das plantas C₄ - em condições ótimas para ambas -, as plantas C₃ são responsáveis pela maior parte da produção fotossintética mundial, provavelmente porque são mais competitivas nas comunidades mistas, onde existem efeitos de sombreamento, onde a luminosidade, temperatura etc. são médias em vez de extremas (ODUM, 1985).

Enquanto as plantas C₄ têm desempenho constante em temperaturas que variam entre 10 e 40 °C, as C₃ apresentam uma queda linear em desempenho quando se aumenta a temperatura. As C₃ levam vantagem até cerca de 28 °C, mas, as C₄ tem maior eficiência relativa acima de 28 °C, porque não apresentam queda de rendimento em temperaturas mais altas. O fato de as plantas C₄ serem mais eficientes em temperaturas mais altas também permite que seus sistemas de captação de luz possam suportar intensidades luminosas muito maiores. Com isto, enquanto as plantas C₃ saturam em torno de 600 a 800 mmol quanta.m⁻².s⁻¹, as plantas C₄ podem funcionar em intensidades maiores do que 2.000 mmol quanta.m⁻².s⁻¹ (HALL; RAO, 1994). Se considerarmos as intensidades luminosas normalmente encontradas em condições naturais, fica claro que plantas C₃, como as oleaginosas, se adaptam bem a condições mais sombreadas, enquanto as gramíneas C₄ ou bromélias, que crescem em campos rupestres, conseguem se desenvolver melhor em altas intensidades luminosas e em temperaturas elevadas.

A exploração agrícola de uma planta com a via fotossintética C₄ não leva, necessariamente, a uma alta produtividade por área e por tempo, comparando-se a algumas plantas. A cana-de-açúcar (planta C₄) pode produzir até 250 t de colmos. ha⁻¹, porém em, pelo menos, um ano agrícola; a batata (planta C₃) e a beterraba açucareira (planta C₃) produzem até 95 t.ha⁻¹ e 135 t.ha⁻¹, respectivamente, mas apenas em 3 meses (NORMAN et al., 1995). Nem mesmo os valores máximos de taxa de crescimento de cultura, em gramas de matéria seca.m⁻² de solo.dia⁻¹, podem ser atribuídos exclusivamente às plantas C₄, pois Evans (1975) mostrou que plantas C₃ produtoras de óleo como o girassol pode atingir valores de 68 g/m²/dia, e a soja de 17 g/m²/dia, comparado as plantas C₄ produtoras de amido, como o milho (C₄) de 52 g/m²/dia, e sacarose, como a cana-de-açúcar de 38 até 77 g/m²/dia, dependendo do ambiente, cultivar e manejo cultural.

Considerando a produtividade econômica das culturas oleaginosas, como a mamona, cultivar BRS Energia, que tem em média 48 % de óleo em suas sementes e capacidade para produzir 1.800 kg de baga/ha, em 110 dias (média), e a cana-de-açúcar, com ciclo médio de 1,5 ano (como planta precoce) que tem produtividade média de 120 t de colmo/ha (a média equivalente brasileira é de 80 t de colmo/ha).

Fazendo-se os cálculos, tem-se: a) a mamona - 1.800 kg de baga/ha, com 48 % de óleo, corresponde a uma produção de 864 L de óleo/ha, num ciclo de 110 dias - cinco vezes menor que o ciclo da cana-de-açúcar -, o que pode totalizar, teoricamente, em cinco cultivos, uma produção de 4.320 L de óleo/ha (o óleo tem 2,6 mais energia do que o álcool); b) a cana-de-açúcar, em 540 dias (18 meses), produz apenas 9.600 L de álcool.

Em termos energético, a mamona produziria, no mesmo tempo e na mesma área, 11.232 L equivalentes de energia, ou seja, 15 % a mais que a cana-de-açúcar. Desta forma, devem-se levar em consideração os equivalentes energéticos e a produtividade em quantidade/área/tempo com kg/ha/ano.

Conclusões

1. A comparação entre as plantas oleaginosas não pode ser feita de maneira direta com as plantas produtoras de açúcar. As plantas oleaginosas consomem 18 ATP para a formação de hexoses na ausência de fotorrespiração, enquanto as plantas produtoras de açúcar consomem 30 ATP;
2. Para a produção de óleo as plantas consomem cerca de 2,5 mais energia do que o que é gasto para a produção de uma mesma quantidade de açúcar;
3. A maioria das plantas oleaginosas, que são as que apresentam pelo menos 14 % de óleo nas suas sementes, são de metabolismo fotossintético C₃, e assim com elevada taxa de fotorrespiração e baixa produtividade primária;
4. As plantas produtores de açúcares, tais como amido, caso do milho, e sacarose, caso da cana-de-açúcar, são em geral de metabolismo fotossintético eficiente, do tipo C₄.

5. As plantas produtoras de lipídios produzem mais energia ao liberarem a mesma, pois na -oxidação, por exemplo, para cada acetil-CoA, que sai, e que possuem dois carbonos, libera 17 ATP de energia, contra 38 ATP da glicose, sendo que em média um ácido graxo tem 16 carbonos.
6. Na comparação de produtividade econômica entre as plantas C₃ e C₄, oleaginosas e energéticas, respectivamente, deve-se levar o tempo de produção em consideração, quando a produtividade se expressa em kg/ha/tempo.

Referências Bibliográficas

- BASSHAM, J. A.; KRAUSE, G. H. Free energy changes and metabolic regulation in steady-state photosynthetic carbon reduction. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 189, p. 207-221, 1969.
- BEEVERS, H. The metabolic production of sucrose from fat. **Nature**, v. 191, p. 433-436, 1961.
- BROWN, R. H.; BYRD, G. T. Estimation of bundle sheath cell conductance in C₄ species and O₂ insensitivity of photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 103, p. 1183-88, 1993.
- EASTMOND, P.J.; GRAHAM, I.A. Re-examining the role of the glyoxylate cycle in oilseeds, **Trends Plant Science**. v. 6, p. 72, 2001.
- EVANS, L. T. **Crop Physiology**. Cambridge: Cambridge University Press. 1975.
- FRIDLYAND, L. E.; SCHEIBE, R. Regulation of the Calvin cycle for CO₂ fixation as an example for general control mechanisms in metabolic cycles. **BioSystems**, v. 51, p. 79-93, 1999.
- FURBANK, R. T.; JENKINS, C. L. D.; HATCH, M. D. C₄ Photosynthesis: quantum requirement, C₄ acid overcycling and Q-cycle involvement. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 17, p. 1-7, 1990.
- GERHARDT, B. Basic metabolic function of the higher plant peroxisome. **Physiol. Veg.** v. 24, p. 397-410, 1986.
- GOEPFERT, S.; POIRIER, Y. β-Oxidation in fatty acid degradation and beyond. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 10, p. 245-251, 2007.

GUNASEKERA, D.; BERKOWITZ, G. A. Use of transgenic plants with Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase antisense DNA to evaluate the rate limitation of photosynthesis under water stress. **Plant Physiology**, v. 103, p. 629-635, 1993.

HALL, D. O.; RAO, K. K. **Fotossíntese**. São Paulo: Pedagógica e Universitária, 1980. 89 p.

HELDT, H. W.; HELDT, F. **Plant biochemistry**. 3rd. San Diego: Elsevier Academic Press, 2005.

HILTUNEN, J. K.; QIN, Y. Beta-oxidation-strategies for the metabolism of a wide variety of acyl-CoA esters, **Biochim. Biophys. Acta**, v. 1484, p. 117-128, 2000.

KORSTSCHAK, H. P.; HARTT, C. E.; BURR, G. O. Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. **Plant Physiology**, v. 40, p. 209-213, 1965.

KUNAU, W. H.; DOMMES, V.; SCHULZ, H. Beta-oxidation of fatty acids in mitochondria, peroxisomes, and bacteria: a century of continued progress, **Progress. Lipid Research**, v. 34, p. 267-342, 1995.

LAWLOR, D. W. **Photosynthesis: metabolism, control and physiology**. Harlow: Longman Publication, 1993.

LEEGOOD, R. C. Enzymes of the Calvin cycle. In: LEA, P. A. (Ed.). **Methods in plant biochemistry**. London: Academic Press, 1990. p. 15-37.

LEHNINGER, A. L. **Princípios de bioquímica**. São Paulo: Ed Sarvier. 2003.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. San Diego: Academic Press, 1995.

NOBEL, P. S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. New York: Academic Press, 1991.

NORMAN, M. J. T.; PEARSON, C. J.; SEARLE, P. G. E. **The ecology of tropical food crops**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

PÁDUA, H. B. Magnésio & Ferro / Clorofila & Hemoglobina - relações e semelhanças. In: CAVALCANTI, R. **Mitos da Água**. São Paulo: Cultrix. 1998. 264 p.

PISTELLI, L.; RASCIO, N.; DE BELLIS L.; ALPI, A. Localization of e oxidation enzymes in peroxisomes of rice coleoptiles. **Physiology Plant**, v. 76, p. 144-148, 1989.

PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical**. Seropédica: Edur, 1998. 150 p.

POIRIER, Y.; VASILY, A. D.; TUOMO, G. J.; KALERVO, H. Peroxisomal - oxidation - A metabolic pathway with multiple functions, **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1763, p. 1413-1426, 2006.

ODUM, E. P. **Ecologia**. Guanabara: Rio de Janeiro, 1985. 434 p.

OGREN, W. L. Photorespiration: pathways, regulation, and modification. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 35, p. 415-442, 1984.

RICHTER, G. **Métabolisme des végétaux. physiologie et biochimie**. Lausanne Presses polytechniques et universitaires romandes, 1993.

SINCLAIR, T. R.; HORIE, T. Crop physiology & metabolism. leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. **Crop Science**, v. 29, p. 90-98, 1989.

SOMERVILLE, C. K.; SOMERVILLE, S. C. Les photosynthèses des plantes. **La Recherche**, Paris, v. 15, n. 154, 1984.

STARCK, Z.; WAZYNSKA, Z.; KUCEWICZ, O. Comparative effects of heat stress on photosynthesis and chloroplast ultra structure in tomato plants with source-sink modulated by growth regulators. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 15, p. 125-133, 1993.

TOLBERT, A. N. E; OESER, T.; KISAKI, R. H.; HAGEMAN, R. K.; YAMAZAKI, Peroxisomes from spinach leaves containing enzymes related to glycolate metabolism, **Journal Biology Chemical**. v. 243, p. 5179-5184, 1968.

TOLBERT, N. E. Metabolic pathways in peroxisomes and glyoxysomes, **Annual Review Biochemistry**, v. 50, p. 133-157, 1980.

WILSON, E. O. (Ed.) **Biodiversidade**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira. 1988. 657p.



Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento

