

### 9.1 Os plastídios são as organelas mais características da célula vegetal

Os **plastídios** são organelas encontradas exclusivamente nas células vegetais. Os mais comuns e de maior importância biológica são os **cloroplastos** (Figura 1.7), que, juntamente com as mitocôndrias, constituem a engrenagem bioquímica encarregada de realizar as transformações energéticas necessárias para manter as funções das células. Os cloroplastos utilizam a energia eletromagnética derivada da luz solar e convertem-na em energia química por meio de um processo denominado **fotossíntese**. Ao utilizar essa energia somada ao  $\text{CO}_2$  atmosférico, sintetizam diversos tipos de moléculas, algumas das quais servem de alimento para as próprias plantas e para os organismos heterótrofos herbívoros (ver *Seção 1.4*) (Figura 1.2).

Os cloroplastos caracterizam-se por ter pigmentos (clorofilas, carotenoides); e, conforme já foi dito, neles ocorre a fotossíntese. Por meio desse processo, produzem oxigênio e também a maior parte da energia química utilizada pelos organismos vivos. A vida é mantida graças aos cloroplastos. Sem eles, não haveria plantas nem animais, pois os animais se alimentam do que é produzido pelos vegetais; assim, pode-se dizer que cada molécula de oxigênio usada na respiração e cada átomo de carbono presente em seus corpos passaram alguma vez por um cloroplasto.

Além dos cloroplastos, existem outros plastídios com pigmentos denominados, de modo genérico, **cromoplastos**. Nas pétalas, nos frutos e nas raízes de algumas plantas superiores existem cromoplastos amarelos ou alaranjados. Em geral, eles têm menor quantidade de clorofila e, portanto, menor atividade fotossintética. A cor vermelha do tomate maduro deve-se aos cromoplastos, cujo pigmento vermelho denominado licopeno pertence ao grupo dos carotenoides. Nas algas vermelhas, existem cromoplastos que contêm, além da clorofila e dos carotenoides, um pigmento vermelho e um pigmento azul, a ficoeritrina e a ficocianina, respectivamente.

As células vegetais contêm também plastídios incolores. São denominados **leucoplastos** e encontrados tanto nas células embrionárias quanto nas células dos órgãos das plantas que não recebem luz. Os plastídios das células dos cotilédones e dos esboços foliáceos do caule são inicialmente incolores, mas, com o passar do tempo, armazenam clorofila e adquirem a cor verde característica dos cloroplastos. Entretanto, as células diferenciadas têm leucoplastos verdadeiros que nunca se tornam verdes. Alguns leucoplastos – denominados **amiloplastos** – produzem e armazenam grânulos de amido; não têm ribossomos, tilacoides e pigmentos e são muito abundantes nas células das raízes e dos tubérculos.

### 9.2 As características dos cloroplastos variam de acordo com os tipos de células

Os cloroplastos estão localizados principalmente nas células do mesófilo, tecido encontrado nas folhas das plantas superiores e nas algas. Cada célula contém um número considerável de cloroplastos, de forma esférica, oval ou discoidal. Seu tamanho varia consideravelmente, mas, em média, seu diâmetro é de 4 a 6  $\mu\text{m}$ . Essa medida costuma ser constante para cada tipo de célula, mas é muito maior nas células poliploides do que nas diploides. Em geral, nas plantas que crescem na sombra, os cloroplastos são maiores e mais ricos em clorofila.

O número de cloroplastos mantém-se relativamente constante nos diversos vegetais. As algas costumam ter somente um cloroplasto e de grande volume. Nas plantas superiores existem entre 20 e 40 cloroplastos por célula. Nas folhas de algumas espécies foram calculados cerca de 400.000 cloroplastos por  $\text{mm}^2$ . Se seu número é insuficiente, aumentam por divisão; se é excessivo, são reduzidos por degeneração.

Em cloroplastos isolados de espinafre foram verificadas alterações de formato e volume por ação da luz. Quando iluminados, o volume diminui acentuadamente, mas esse efeito é reversível.

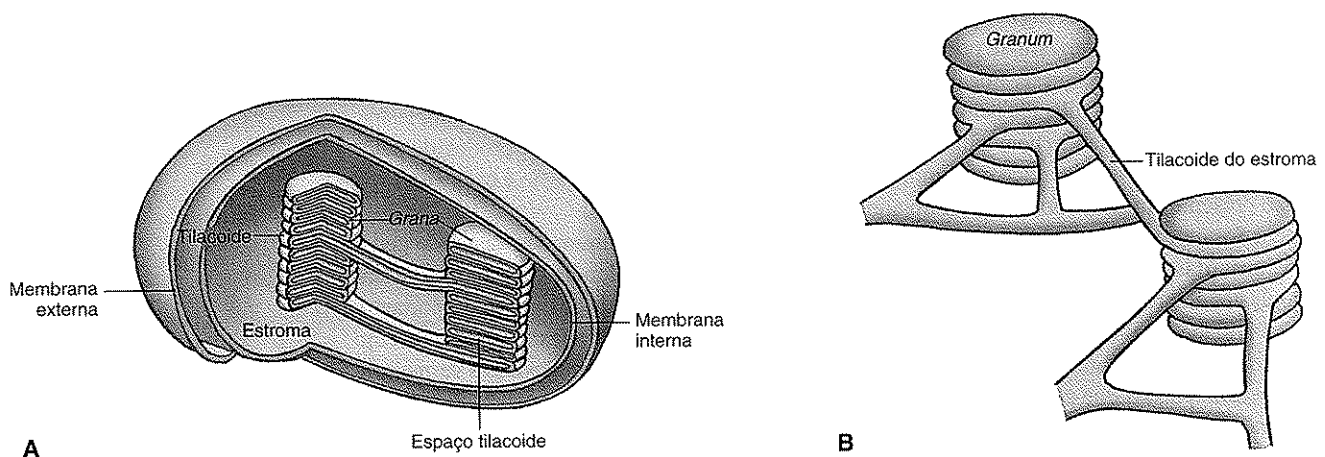
### 9.3 A estrutura dos cloroplastos inclui o envoltório, o estroma e os tilacoides

O cloroplasto tem três componentes principais: o envoltório, o estroma e os tilacoides (Figura 9.1).

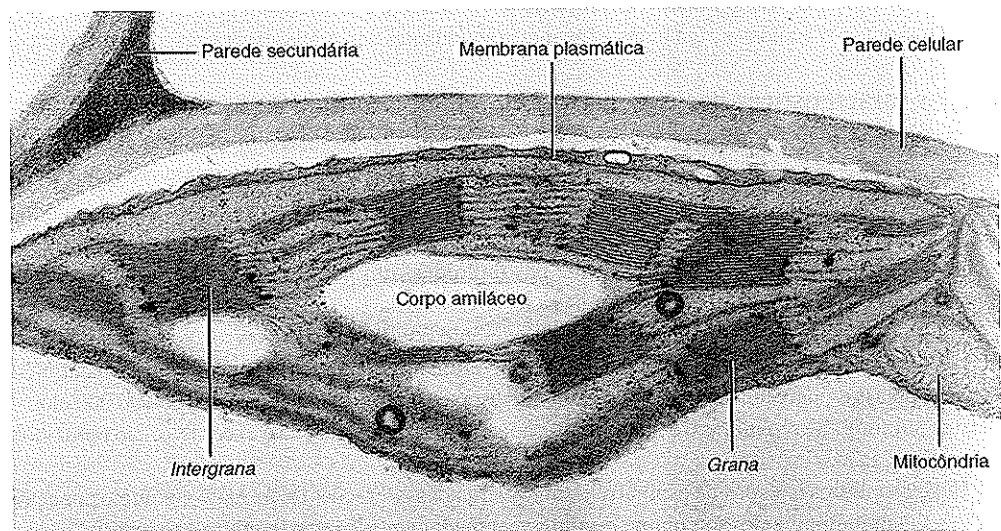
O **envoltório** dos cloroplastos apresenta duas membranas – uma externa e outra interna –, por meio das quais ocorrem os intercâmbios moleculares com o citosol. No cloroplasto maduro, diferentemente de seu precursor, não é observada continuidade entre a membrana interna e os tilacoides. Nenhuma das membranas tem clorofila, mas elas apresentam coloração amarelada devido a pigmentos carotenoides. Contêm somente 2% das proteínas do cloroplasto.

O **estroma** representa a maior parte do cloroplasto e nele são encontrados os tilacoides. É composto, principalmente, de proteínas. Contém DNA e também RNA, que atuam na síntese de algumas das proteínas estruturais e enzimáticas do cloroplasto. No estroma, ocorrem a fixação do  $\text{CO}_2$  – ou seja, a produção de carboidratos – e também a síntese de alguns ácidos graxos e proteínas.

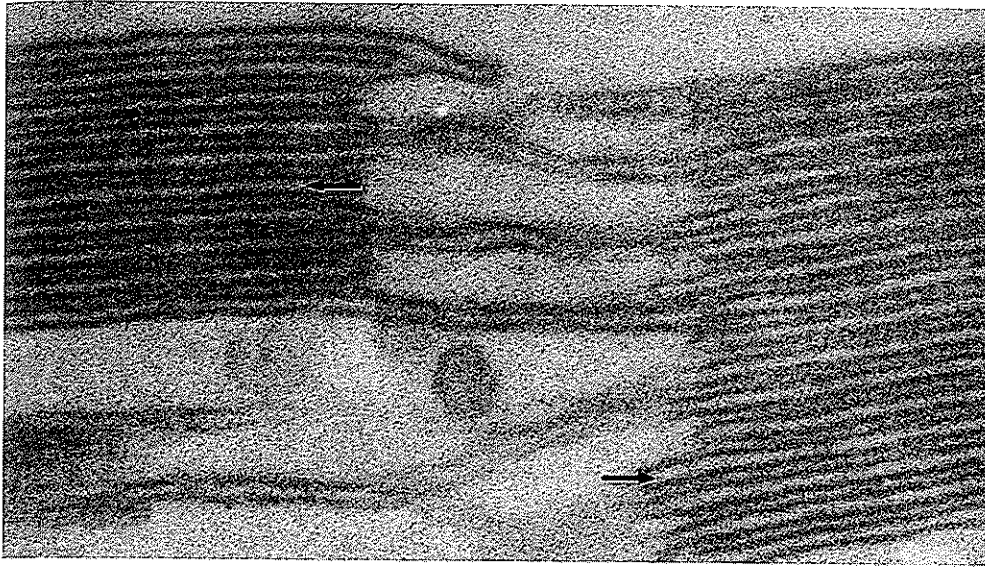
Os **tilacoides** são vesículas achatadas agrupadas de modo semelhante a pilhas de moedas. Cada pilha de tilacoides recebe o nome de **granum** (plural: **grana**), e os elementos que formam as pilhas são denominados **tilacoides dos grana** ou **intergrana** (Figuras 9.1 e 9.2). Há, também, tilacoides que atravessam o estroma e ligam dois **grana** entre si; chamados de **tilacoides do estroma** (Figuras 9.1, 9.2 e 9.3). No entanto, a descrição anterior não é totalmente verdadeira, pois existem tilacoides pequenos – com um diâmetro médio de  $1\ \mu\text{m}$  (a maioria dos tilacoides dos **grana**) – e tilacoides grandes e alongados, compartilhados por dois **grana**. Nestes, são distinguidas três partes: duas extremidades que aparentam ser tilacoides dos **grana** e um segmento intermediário que corresponde ao tilacoide do estroma.



**Figura 9.1** A. Esquema tridimensional do cloroplasto, com seus principais componentes. B. Esquema tridimensional de dois grana e de tilacoides que atravessam o estroma do cloroplasto.



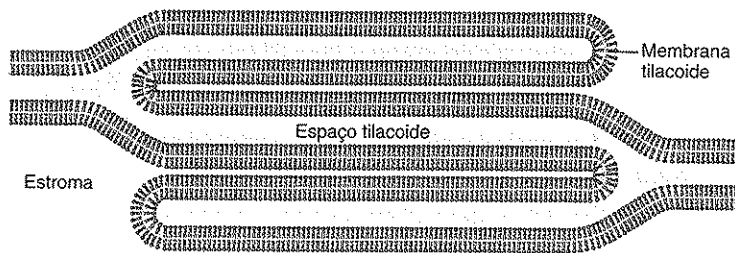
**Figura 9.2** Eletromicrografia do cloroplasto. Trata-se de um corte longitudinal que apresenta os grana e os tilacoides do estroma (*intergrana*). (Cortesia de M. Cresti e M. Wurtz.)



**Figura 9.3** Eletromicrografia do cloroplasto que apresenta dois *grana* e os tilacoides do estroma que os conectam. As setas apontam a cavidade do compartimento membranosos dos *grana*, ou seja, o espaço tilacoide. 240.000X. (Cortesia de I. Nir e D. C. Pease.)

A parede dos tilacoides – denominada **membrana tilacoide** – é uma bicamada lipídica repleta de proteínas e de outras moléculas, quase todas relacionadas com as reações químicas da fotossíntese. Essa parede separa o compartimento dos tilacoides – ou seja, o **espaço tilacoide** – do estroma. Algumas evidências parecem indicar que, direta ou indiretamente, os lumens de todos os tilacoides estão interconectados, e dessa maneira, existiria somente um espaço tilacoide (Figura 9.4).

Portanto, o cloroplasto apresentaria três compartimentos: o intermembranoso (entre a membrana externa e a membrana interna), o estroma (entre a membrana interna e a membrana tilacoide) e o espaço tilacoide. Mais adiante, será descrito que, do ponto de vista funcional, o espaço tilacoide equivale à matriz mitocondrial.



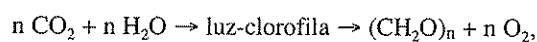
**Figura 9.4** Esquema que ilustra a continuidade do espaço tilacoide e como se encontra separado do estroma.

## Fotossíntese

### 9.4 Na fotossíntese a energia luminosa é convertida em energia química

A **fotossíntese** é uma das funções biológicas fundamentais das células vegetais. Por meio da **clorofila** contida nos cloroplastos, os vegetais verdes são capazes de absorver a energia que a luz solar emite como fótons e transformá-la em energia química. Esta se acumula nas ligações químicas entre os átomos das moléculas alimentícias, produzidas com a participação do  $\text{CO}_2$  atmosférico. Na *Seção 8.15* foi analisada a fosforilação oxidativa que ocorre na mitocôndria, por meio da qual a energia contida nas substâncias alimentícias é processada. A fotossíntese é, de certa maneira, um processo inverso, de modo que os cloroplastos e as mitocôndrias têm muitas semelhanças estruturais e funcionais.

Na fotossíntese, a principal reação é:



que consiste na combinação de  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$  para formar carboidratos com liberação de  $\text{O}_2$ .

Calcula-se que cada molécula de  $\text{CO}_2$  da atmosfera incorpora-se a um vegetal a cada 200 anos, e que o  $\text{O}_2$  do ar é renovado pelas plantas a cada 2.000 anos. Sem plantas, não existiria  $\text{O}_2$  na atmosfera terrestre e a vida seria quase impossível.

Vale lembrar que, na reação ocorrida na fotossíntese,  $\text{H}_2\text{O}$  é doadora de  $\text{H}_2$  ( $e^-$  e  $\text{H}^+$ ) e de  $\text{O}_2$ , enquanto  $\text{CO}_2$  atua como receptor de  $\text{H}_2$ .

Os carboidratos produzidos pela fotossíntese são sacarídeos solúveis que circulam pelos diferentes tecidos da planta ou permanecem armazenados nos **grãos de amido** nos cloroplastos (Figura 9.2) ou, mais frequentemente, nos amiloplastos. Além disso, como corolário de diversas reações que envolvem a participação de diferentes sistemas enzimáticos, o material surgido da fotossíntese pode ser convertido – geralmente fora dos plastídios – em um polissacarídeo estrutural ou em lipídios ou proteínas da planta.

### 9.5 A clorofila é um pigmento que pode ser estimulado pela luz

A luz visível corresponde a uma pequena parte do espectro de radiação eletromagnética total e compreende os comprimentos de onda de 400 a 700 nm. A energia contida nesses comprimentos é transmitida por meio de unidades denominadas **fótons**. Um fóton contém um *quantum* de energia. Isso pode ser expresso pela equação elaborada por Max Planck em 1900:

$$E = \frac{hc}{\lambda}$$

em que  $h$  é a constante de Planck ( $1,585 \times 10^{34}$  cal/s),  $c$  é a velocidade da luz ( $3 \times 10^{10}$  cm/s) e  $\lambda$  é o comprimento de onda da radiação. Dessa equação, deduz-se que os fótons com comprimentos de onda mais curtos têm maior energia.

Os pigmentos como a clorofila estão particularmente adaptados para serem estimulados pela luz. Dessa maneira, os fótons absorvidos pela clorofila excitam alguns elétrons que, ao se deslocarem da órbita de seus átomos, adquirem um nível maior de energia, ou seja, um alto potencial de transferência. Essa energia pode ser dissipada na forma de calor ou de radiação luminosa (fluorescência), ser transferida de uma molécula a outra por ressonância ou converter-se em energia química. Na fotossíntese, predominam os dois últimos processos.

### 9.6 A fotossíntese compreende reações fotoquímicas e reações no escuro

A fotossíntese compreende uma série complexa de reações, algumas das quais ocorrem exclusivamente devido à luz e outras, em sua ausência (algumas destas podem acontecer também quando há luz). São denominadas, respectivamente, reações luminosas (ou fotoquímicas) e reações no escuro.

Nas fases finais das **reações fotoquímicas**, é produzido NADPH (a partir de  $\text{NAD}^+$ ,  $e^-$  e  $\text{H}^+$ ) e ATP (a partir de ADP e fosfato). Ambos os processos são semelhantes aos que ocorrem normalmente nas mitocôndrias. Na fotossíntese, a formação de ATP é conhecida pelo nome de fotofosforilação.

Convém lembrar que, na fosforilação oxidativa, nas mitocôndrias, o fluxo de elétrons parte da NADH (ou  $\text{FADH}_2$ ) até o  $\text{O}_2$  e é produzida  $\text{H}_2\text{O}$  (ver Seção 8.17). Na fotossíntese ocorre o inverso, pois os elétrons fluem de  $\text{H}_2\text{O}$ , previamente dissociada em  $\text{O}_2$ ,  $\text{H}^+$  e  $e^-$ , até a NADPH.

As **reações no escuro** completam o ciclo fotossintético e a energia contida nos ATP e nas NADPH é aproveitada pela célula vegetal para elaborar diversas moléculas alimentícias com o  $\text{CO}_2$  capturado da atmosfera.

### 9.7 Há diversos tipos de clorofilas

As reações fotoquímicas ocorrem na membrana tilacoide, cuja bicamada lipídica contém uma série de complexos proteicos transmembranosos, alguns associados a pigmentos. Estes são responsáveis pela captura da energia luminosa solar. Existem diversos tipos – cada um deles capaz de absorver uma gama particular de comprimentos de onda do espectro luminoso.

Entre os pigmentos destacam-se as **clorofilas**, moléculas assimétricas que contêm uma cabeça hidrofílica integrada por quatro anéis pirrólicos unidos por um átomo de magnésio e uma cauda hidrofílica (fitol) ligada a um dos anéis (Figura 9.5).

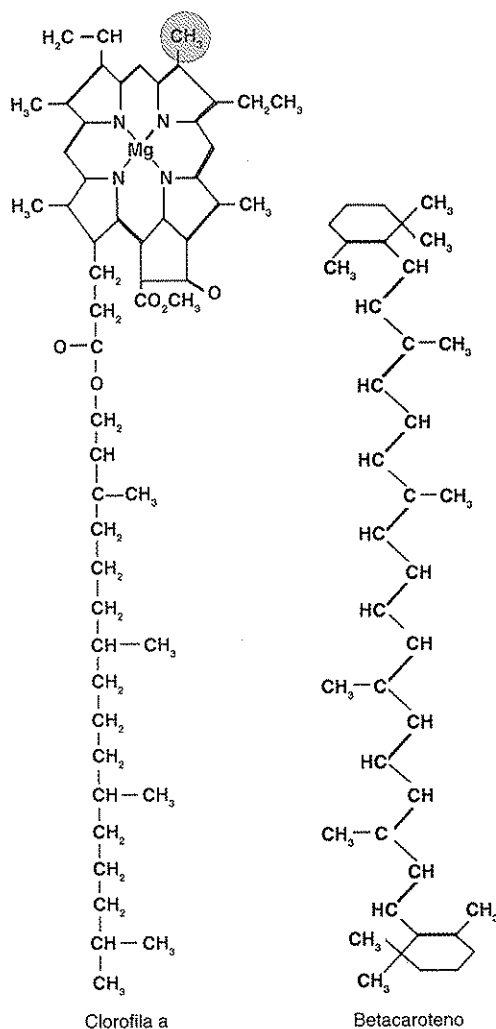


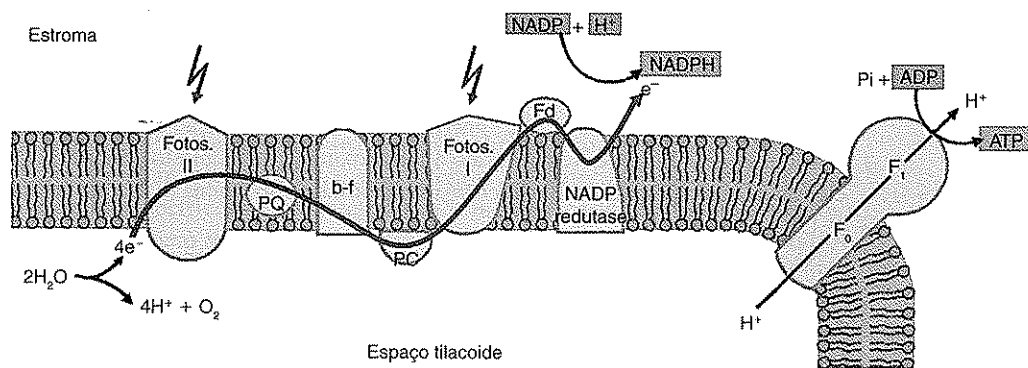
Figura 9.5 Estrutura química da clorofila (observe o grupo  $\text{CH}_3$  circulado) e do betacaroteno.

Outros pigmentos presentes na membrana tilacoide são os **carotenoides** (xantofilas e carotenos) (Figura 9.5), que permanecem ocultos pela cor verde da clorofila. No outono, ela diminui e, então, aparecem as cores amarelas, alaranjadas e vermelhas dos carotenoides.

Existem dois tipos de clorofila, identificados com as letras a e b. Na **clorofila b**, um grupo  $-CHO$  substitui um  $-CH_3$  da clorofila a (marcado com um círculo na Figura 9.5). Por outro lado, existem diversos tipos de **clorofila a**, caracterizados por suas composições químicas, seus espectros de absorção da luz e suas funções. Destacam-se três: uma muito abundante, responsável pela captura da energia luminosa, e outras duas especiais – em menor número – denominadas  $P_{680}$  e  $P_{700}$  ( $P$  de pigmento; o número identifica o comprimento de onda que cada pigmento absorve com maior eficiência).

### 9.8 Os complexos moleculares responsáveis pelas reações fotoquímicas localizam-se na membrana dos tilacoides

Assim como na membrana interna das mitocôndrias existem cadeias transportadoras de elétrons onde ocorre a fosforilação oxidativa; na membrana tilacoide dos cloroplastos também existem **cadeias de complexos moleculares**, que são responsáveis pelas reações fotoquímicas. Cada uma das cadeias é integrada pelas ligações que serão mencionadas na ordem em que são ativadas (Figura 9.6).



**Figura 9.6** Estrutura molecular da membrana tilacoide. A linha espessa representa o fluxo de elétrons através da cadeia de complexos moleculares. A energia luminosa é captada pelo fotossistema II. Ocorre a fotólise de  $H_2O$  no interior do tilacoide e os elétrons são transferidos à plastoquinona ( $PQ$ ). Os elétrons passam, então, ao complexo b-f e, em seguida, à plastocianina ( $PC$ ). Esta os transfere ao fotossistema I, que absorve a luz. Assim, os elétrons são transportados à ferredoxina ( $Fd$ ) e à NADP redutase, que reduz a  $NADP^+$  a  $NADPH$ . O acúmulo de prótons ( $H^+$ ) no interior do tilacoide cria um gradiente com relação ao estroma, de modo que os  $H^+$  saem por meio da ATP sintase e o ATP é produzido. (Cortesia de L. Bogorad; adaptada.)

**Fotossistema II.** É um complexo molecular que tem duas partes bem-definidas, a **antena**, voltada ao estroma e responsável pela captura da luz, e o **centro de reação**, voltado ao espaço tilacoide. A antena é semelhante a um funil e sua parede é composta por aglomerados de proteínas e pigmentos, especialmente clorofila a, clorofila b e carotenoides. O centro de reação contém diversas proteínas associadas a moléculas de clorofila do tipo  $P_{680}$ .

**Complexo b-f.** Este complexo contém uma proteína de 17 kDa associada aos citocromos b e f, e uma proteína com um centro Fe-S.

**Fotossistema I.** É um complexo molecular que, do mesmo modo que o fotossistema II, tem uma **antena** captadora de energia luminosa, integrada por proteínas, clorofila a, clorofila b e carotenoides, e um **centro de reação**, composto por proteínas e moléculas de clorofila do tipo  $P_{700}$ .

**NADP redutase.** Este complexo reduz a  $NADP^+$  retirada do estroma e a converte em  $NADPH$ . Os  $H^+$  necessários para redução pertencem ao estroma.

Podem ser observados na Figura 9.6 que, entre esses complexos, existem várias moléculas intermediárias:

- (1) A **plastoquinona**, entre o fotossistema II e o complexo b-f (equivalente à ubiquinona das mitocôndrias)
- (2) Uma pequena proteína denominada **plastocianina**, entre o complexo b-f e o fotossistema I
- (3) A **ferredoxina**, entre o fotossistema I e a NADP redutase.

### 9.9 A membrana dos tilacoides tem ATP sintase

Nas imediações das cadeias responsáveis pelas reações fotoquímicas encontra-se a **ATP sintase**, que, como na mitocôndria, tem uma porção transmembranosa  $F_0$ , pela qual passam os prótons, e uma porção  $F_1$ , que produz ATP a partir de ADP e fosfato (ver *Seção 8.16*). A porção  $F_1$  está voltada ao estroma do cloroplasto (Figura 9.6).

### 9.10 Os fótons estimulam as clorofilas dos fotossistemas II e I

Quando um fóton estimula uma molécula de clorofila, um de seus elétrons é retirado de sua órbita molecular e transferido a outra de maior energia.

No caso das clorofilas situadas na antena do fotossistema II, a energia do elétron energizado é transferida por ressonância a um dos elétrons da clorofila  $P_{680}$ , localizada, conforme vimos, no centro de reação. O novo elétron energizado abandona o fotossistema II e passa ao seguinte elo da cadeia de reações fotoquímicas, a plastoquinona. Enquanto isso, por meio de uma reação química ainda não muito compreendida (na qual atuam átomos de manganês), duas moléculas de  $H_2O$  situadas no espaço tilacoide são clivadas e produzem  $4 H^+$ ,  $4 e^-$  e uma molécula de  $O_2$ . Cada um desses elétrons dirige-se ao centro de reação do fotossistema II e substitui o que saiu da clorofila  $P_{680}$ , transferido, conforme vimos, à plastoquinona.

A seguir, o  $e^-$  passa da plastoquinona ao complexo b-f, no qual parte de sua energia é utilizada para transportar um  $H^+$  ao espaço tilacoide, contra o gradiente eletroquímico (esse  $H^+$  é acrescentado aos produzidos pela quebra do  $H_2O$ ). O  $e^-$ , com potencial energético menor, passa do complexo b-f à plastocianina e desta ao fotossistema I. Para explicar seu destino, vejamos as reações que ocorrem no fotossistema I.

Pela ação da luz, ocorrem processos equivalentes aos registrados no fotossistema II, com as seguintes particularidades: (1) o  $e^-$  energizado no centro de reação correspondente à clorofila  $P_{700}$  (e não à  $P_{680}$ ); (2) este  $e^-$  é transferido à ferredoxina (e não à plastoquinona) e é substituído pelo elétron de baixo potencial energético proveniente da plastocianina (e não da quebra da molécula de  $H_2O$ ).

O  $e^-$  transferido à ferredoxina, que, como acabamos de ver, foi consideravelmente revitalizado, deixa essa molécula transportadora e entra na NADP redutase, na qual parte de sua energia é utilizada para reduzir uma  $NADP^+$  a NADPH na face da membrana tilacoide voltada ao estroma. Nesse processo, é utilizado um  $H^+$  do estroma.

A última etapa das reações fotoquímicas corresponde à formação de ATP a partir de ADP e fosfato, ou seja, à **fosforilação**. Esta ocorre na ATP sintase, que, com sua porção  $F_0$ , possibilita o deslocamento passivo dos  $H^+$  do espaço tilacoide ao estroma. Durante esse deslocamento, a energia próton-motora contida nos  $H^+$  é cedida à porção  $F_1$  da ATP sintase que utiliza essa energia para sintetizar ATP (Figura 9.6).

Por meio da fosforilação, os vegetais verdes podem produzir uma quantidade de ATP 30 vezes maior do que a obtida em suas mitocôndrias. Por outro lado, as células vegetais têm muito mais cloroplastos do que mitocôndrias.

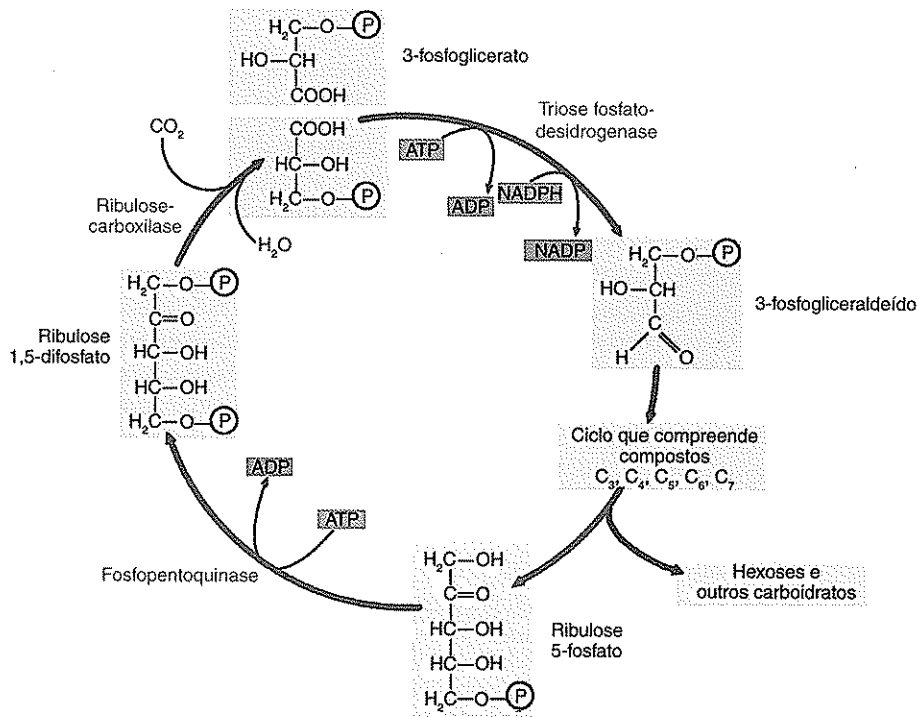
São necessários 8 fótons para liberar 2 moléculas de  $O_2$  (e mais  $8 e^-$  e  $8 H^+$ ) de  $H_2O$ . Quando a energia dos fótons é transferida aos  $e^-$ , a NADP redutase produz 2 NADPH, enquanto o gradiente de  $H^+$ , também consequência da energia produzida pelos elétrons, possibilita a síntese de 3 ATP.

### 9.11 As reações no escuro ocorrem no estroma do cloroplasto

Nas reações fotossintéticas que acontecem no escuro, as moléculas de ATP e NADPH – produzidas pelas reações fotoquímicas – proporcionam a energia necessária para sintetizar carboidratos a partir de  $CO_2$  e  $H_2O$ . Esta síntese ocorre no estroma do cloroplasto por meio de uma série de reações químicas denominadas **ciclo de Calvin** ou **ciclo  $C_3$** , nas quais atuam diversas enzimas localizadas no estroma.

Observa-se na Figura 9.7 que a reação inicial por meio da qual  $CO_2$  e  $H_2O$  entram no ciclo de Calvin é catalisada pela enzima ribulose 1,5-difosfato carboxilase. Trata-se de uma enzima de grande tamanho (500 kDa) que se calcula representar, aproximadamente, a metade das proteínas do estroma.

Por ação dessa enzima, 6 ribuloses 1,5-difosfato (são pentoses) ligam-se a 6  $CO_2$  e são produzidas 12 moléculas de 3-fosfoglicerato. A seguir, estas 12 trioses são fosforiladas com fosfatos fornecidos por outras tantas moléculas de ATP, produzindo 12 moléculas 1,3-difosfoglicerato. Cada uma dessas moléculas, de três carbonos, perde um fósforo e tem a capacidade

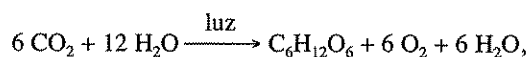


**Figura 9.7** Ciclo de Calvin (ou C<sub>3</sub>) da fotossíntese, no qual o CO<sub>2</sub> é reduzido e são sintetizados carboidratos.

de aceitar H<sup>+</sup> e e<sup>-</sup> da NADPH, convertendo-se em 3-fosfogliceraldeído. Duas das 12 moléculas de 3-fosfogliceraldeído abandonam o ciclo e convertem-se na matéria-prima a partir da qual – por meio de enzimas específicas – são sintetizados os monossacarídeos, os ácidos graxos e os aminoácidos que compõem as moléculas estruturais e alimentícias da célula vegetal. As 10 moléculas restantes de 3-fosfogliceraldeído são reduzidas a 6 moléculas de ribulose 1,5-difosfato. Estas são fosforiladas (com fosfatos provenientes de outros tantos ATP) a 6 ribuloses 1,5-difosfato, com as quais é iniciada – enquanto houver CO<sub>2</sub> – outra volta do ciclo de Calvin.

### 9.12 A fotossíntese produz água, oxigênio e hexoses

O balanço químico da fotossíntese é:



que representa um acúmulo de 686.000 calorias por mol. Essa energia é fornecida por 12 moléculas de NADPH e 18 de ATP, que contêm 750.000 calorias. Assim, a eficiência alcançada pelo ciclo fotossintético chega a 90%.

Conforme vimos, os fótons absorvidos pela clorofila e outros pigmentos são primeiramente convertidos em energia química sob a forma de ATP e NADPH. Durante essa fase fotoquímica, H<sub>2</sub>O perde seu O<sub>2</sub>, que é liberado à atmosfera como um produto secundário. A redução do CO<sub>2</sub> ocorre no escuro (não necessariamente), sempre que houver ATP e NADPH. Os produtos dessa fase são hexoses, a partir das quais, em outros locais da célula, são produzidos diversos tipos de carboidratos, lipídios e proteínas.

### 9.13 Nas plantas tropicais ocorre um ciclo C<sub>4</sub>

O ciclo de Calvin é realizado nos vegetais superiores, mas, em algumas células de plantas tropicais, existe um ciclo cujo produto não é o 3-fosfoglicerato; mas, uma molécula de 4 carbonos, o oxalacetato. Uma das primeiras reações desse ciclo consiste na ligação do CO<sub>2</sub> com uma molécula de três carbonos, o fosfoenolpiruvato. A enzima atuante é a fosfoenolpiruvato carboxilase e o produto é o citado oxalacetato. Este é convertido em malato, que se dirige às células da planta que realizam o ciclo de Calvin. Nelas, o malato perde um CO<sub>2</sub> – que entra no ciclo de Calvin – e se transforma em piruvato. Este composto de três carbonos retorna às primeiras células, nas quais é convertido em fosfoenolpiruvato e dá início a um novo ciclo C<sub>4</sub>.



## Biogênese dos cloroplastos

### 9.14 Os plastídios desenvolvem-se a partir de proplastídios

Os plastídios desenvolvem-se a partir de estruturas precursoras denominadas **proplastídios**, encontrados nas células vegetais não diferenciadas. De acordo com o tipo de célula, os proplastídios convertem-se em leucoplastos – sem pigmentos – ou em cromoplastos, entre os quais estão os cloroplastos. O desenvolvimento dos cloroplastos está ilustrado na Figura 9.8.

A primeira estrutura a aparecer é o proplastídio de formato discoidal, com diâmetro de aproximadamente  $1\ \mu\text{m}$  e parede composta por duas membranas. Com a luz, a membrana interna do proplastídio cresce e emite vesículas – em direção ao estroma –, que logo se tornam achatadas. Estes são os futuros tilacoides, que, em algumas regiões, se empilham para formar os *grana*. No cloroplasto maduro, os tilacoides não estão conectados com a membrana interna, mas os *grana* permanecem unidos entre si pelos tilacoides do estroma.

Se uma planta é colocada em local pouco iluminado, ocorre um fenômeno denominado **etiolação**, em que as folhas perdem sua cor verde e as membranas dos tilacoides sofrem desorganização. O conjunto de membranas passa a formar os **corpos prolamelares**, os quais adquirem disposição em forma de grades. Nas bordas desses corpos aparecem aderidas membranas de tilacoides jovens, que não têm atividade fotossintética.

O cloroplasto, após esta conversão dos tilacoides, passa a ser denominado **etioplasto**. Uma vez que as plantas etioladas são expostas à luz, os tilacoides ressurgem e as membranas do material prolamelar são utilizadas para sua organização.

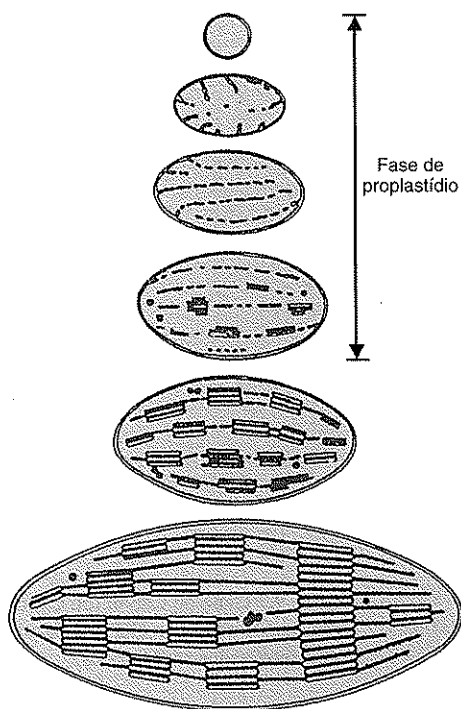


Figura 9.8 Origem e desenvolvimento dos plastídios devido à luz.

### 9.15 O cloroplasto comporta-se como uma organela semiautônoma

Do mesmo modo que as mitocôndrias, os proplastídios e os cloroplastos multiplicam-se por **fissão binária** (ver Seção 8.23), processo que exige o crescimento de proplastídios e cloroplastos preexistentes que devem duplicar seu tamanho. Esse crescimento, o mesmo que ocorre nos proplastídios antes de converterem-se em cloroplastos maduros, requer a síntese dos componentes proteicos normais da organela. Nesta síntese atuam dois sistemas genéticos, um próprio do cloroplasto e o nuclear.

Os cloroplastos contêm DNA, RNA e os demais componentes atuantes na síntese proteica. Entretanto, a maioria de suas proteínas provém do citosol, de modo que são codificadas por genes nucleares. Por essa razão, os cloroplastos são semiautônomos e dependem da cooperação de dois sistemas genéticos, um próprio e exclusivo da organela organoide e outro pertencente a toda a célula.

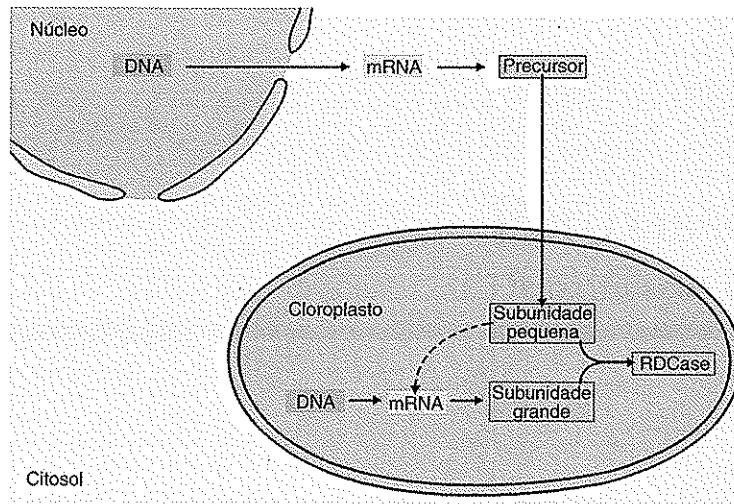
Os cloroplastos têm **DNA circular** com aproximadamente  $45\ \mu\text{m}$  de comprimento e 135.000 pares de bases (a maioria das sequências de seus genes já é conhecida). Além disso, contêm também ribossomos pequenos, que representam até 50% dos ribossomos totais das células fotossintéticas. Estima-se que cerca de 10% das proteínas do cloroplasto são sintetizadas na organela e as restantes – ou seja, a maioria – são retiradas do citosol.

Uma das enzimas que participa da elaboração de sacarídios a partir de  $\text{CO}_2$  – a **ribulose 1,5-difosfato carboxilase** (Figura 9.7) – representa cerca de 50% das proteínas solúveis totais encontradas nos cloroplastos; portanto, pode ser considerada a proteína mais abundante da natureza. Tem duas subunidades, uma de alto peso molecular (de cerca de 400 kDa) e outra menor (de cerca de 100 kDa).

A subunidade maior é codificada por genes do DNA do cloroplasto, enquanto a parte menor é codificada por genes nucleares (Figura 9.9). A parte menor é sintetizada no citosol (em ribossomos livres) sob a forma de uma molécula precursora que ingressa no estroma do cloroplasto e aí é clivada até alcançar seu tamanho definitivo. O envoltório do cloroplasto tem receptores que reconhecem os peptídios-sinal das proteínas que devem incorporar-se à organela. No caso da subunidade menor da ribulose 1,5-difosfato carboxilase, logo após ingressar no cloroplasto, seu peptídi-sinal é removido por uma protease presente no envoltório da organela e a subunidade é liberada no estroma.

A Figura 9.9 resume um modelo que explica a síntese das duas subunidades da ribulose 1,5-difosfato carboxilase em proporções equimoleculares. O modelo sugere que a subunidade menor controla o ritmo sintético da subunidade maior, com a qual logo é associada para formar a enzima ativa.





**Figura 9.9** Modelo proposto para a síntese da enzima ribulose 1,5-difosfato carboxilase (*RDCase*). (De P. E. Highfield e R. J. Ellis.)

### 9.16 O cloroplasto derivaria de uma simbiose

O cloroplasto seria o resultado de uma simbiose entre um microrganismo autótrofo (uma bactéria) capaz de captar energia luminosa e uma célula hospedeira heterótrofa (eucarionte). Ainda que essa hipótese simbiótica seja atraente, vimos que o cloroplasto tem em seu DNA uma quantidade de informação genética que apenas lhe possibilita codificar 10% de suas proteínas, além dos RNA ribossômicos, mensageiros e transportadores utilizados na síntese dessas proteínas. Assim como na mitocôndria (ver *Seção 8.25*), a maioria dos componentes do cloroplasto é elaborada de modo dependente dos genes nucleares.

### Bibliografia

- Anderson J.M. (1986) Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 37:93.
- Barber J. (1987) Photosynthetic reaction centers: a common link. *TIBS* 12:321.
- Bjorkman O. and Berry J. (1973) High-efficiency photosynthesis. *Sci. Am.* 229 (4):80.
- Cramer W.A., Widger W.R., Hermann R.G. and Trebst A. (1985) Topography and function of thylakoid membrane proteins. *TIBS* 10:125.
- Fromm P. (1996) Structure and function of photosystem I. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 6:473.
- Iwata S. and Barber J. (2004) Structure of photosystem II and molecular architecture of the oxygen-evolving center. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 14:447.
- Knaff D.B. (1989) Structure and regulation of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase. *TIBS* 14:159.
- Krauss N. et al. (1993) Three-dimensional structure of system I of photosynthesis at Å resolution. *Nature* 361:326.
- Prince R.C. (1996) Photosynthesis: the Z-scheme revised. *TIBS* 21: 121.
- Soll J. and Schleiff E. (2004) Protein import into chloroplasts. *Nature Rev. Mol. Cell Biol.* 5:198.
- Stowell M.H.B. et al. (1997) Light-induced structural changes in photosynthetic reaction center: implications for mechanism of electron-proton transfer. *Science* 276:812.
- Stryer L. (1988) *Biochemistry*, 3rd Ed. W.H. Freeman & Co, New York.
- Youvan D. and Marrs B.L. (1987) Molecular mechanisms of photosynthesis. *Sci. Am.* 256:42.