

## Respiração

Catarina Moreira

Moreira, C. (2013), Revista de Ciência Elementar, 1(01):0007

Conjunto das vias catabólicas, a partir das quais os organismos obtêm energia a partir da oxidação de uma molécula orgânica sendo o aceitador final de elétrons e prótons uma molécula inorgânica externa. Na respiração a glicose é o substrato mais comum. Os organismos oxidam a glicose na presença de oxigênio de acordo com a seguinte reação:



As vias metabólicas associadas à respiração ocorrem nas células das plantas e dos animais, gerando cerca de 38 moléculas de ATP por cada molécula de glicose oxidada. Nem toda a energia produzida é aproveitada, apenas cerca de metade é conservada sob a forma de energia química (ATP) e o resto é libertado sob a forma de calor.

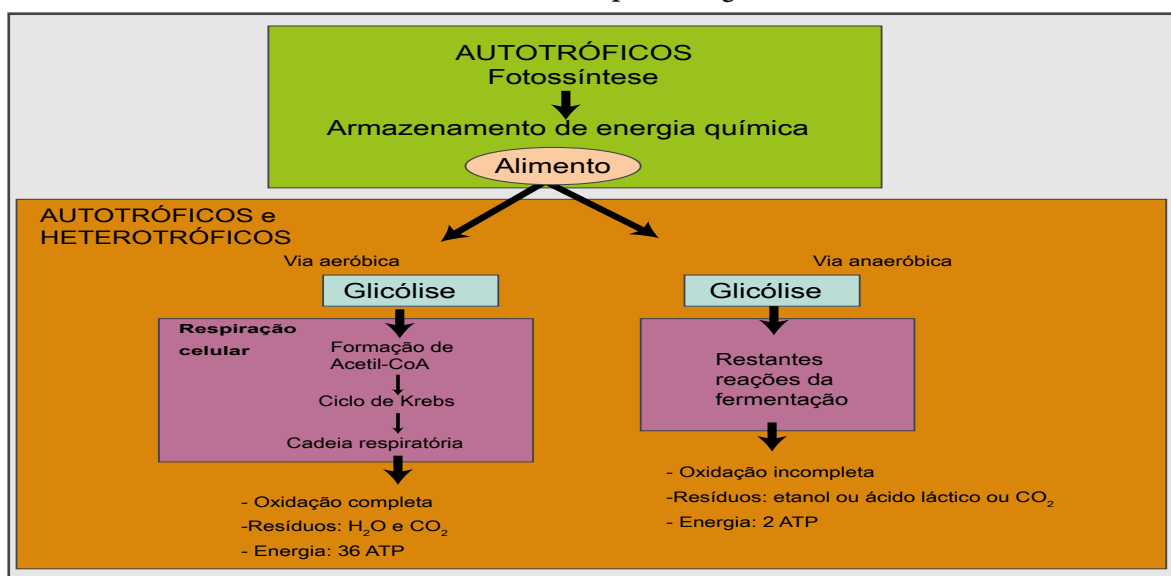
Nas células eucariotas as necessidades energéticas são maiores, e a presença de organelos como as mitocôndrias permitem uma oxidação completa do ácido pirúvico obtido na glicólise, originando compostos mais simples (água e dióxido de carbono) com libertação de energia. Esta via metabólica ocorre na presença de oxigênio e denomina-se respiração aeróbia.

O metabolismo aeróbico é bastante mais eficiente do

ponto de vista energético que o metabolismo anaeróbico, partilham as primeiras reações da glicólise e depois o metabolismo aeróbico continua a degradação do ácido pirúvico através do ciclo de Krebs e da fosforilação oxidativa, que decorre nas mitocôndrias das células eucariotas e no citoplasma das células procariotas.

A degradação oxidativa completa da glicose pode ser compartimentada em quatro etapas bioquímicas principais: a glicólise, a formação do acetil-CoA, o ciclo de Krebs (ciclo do ácido cítrico ou dos ácidos tricarbóxicos) e a cadeia transportadora de elétrons onde se dá a fosforilação oxidativa. Durante a respiração um composto orgânico (geralmente açúcar) é completamente oxidado formando  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$ . Na respiração aeróbia, o oxigênio molecular,  $\text{O}_2$  serve como aceitador final de elétrons. Na respiração anaeróbia, o aceitador final de elétrons pode ser o  $\text{NO}_3^-$  (ião nitrato),  $\text{SO}_4^{2-}$  (ião sulfato),  $\text{CO}_2$  ou fumarato. Se o substrato oxidado durante a respiração for uma proteína então forma-se também amónia.

As bactérias, ao contrário das cianobactérias e dos eucariotas, possuem vias metabólicas alternativas à oxidação da glicose: a via oxidativa da pentose fosfato e a via de Entner-Doudoroff. Aqui apenas iremos reportar a glicólise.



Etapas da respiração aeróbia:

redução de  $2 \text{ NAD}^+$  em  $\text{NADH} + \text{H}^+$ . A glicólise pode ser dividida em dois grupos de reações:

**Glicólise**

Via metabólica comum a todos os seres vivos consiste na oxidação incompleta da glicose em piruvato e ocorre no citosol de eucariotas e procariotas. A glicólise ocorre na presença ou ausência de oxigénio. Consiste em 10 reações que convertem a molécula de glicose com 6 átomos de carbono (6C) em duas moléculas de piruvato com 3C, com produção de 2 ATPs e

- **fase de ativação**, em que é fornecida energia da hidrólise do ATP à glicose para que se torne quimicamente ativa e se dê início à sua degradação;
- **fase de rendimento**, em que a oxidação dos compostos orgânicos permite aproveitar energia libertada para a produção de ATP.

As primeiras 5 reações são endoenergéticas, isto é, consomem energia.

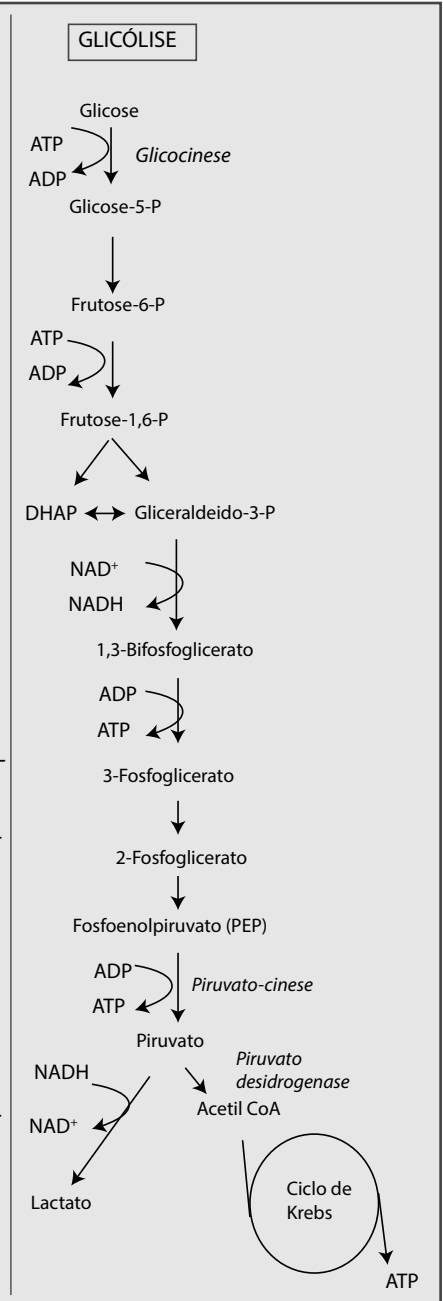
1. o ATP transfere um grupo fosfato (P) para a glicose 6C, formando a glicose 6-P
2. a glicose 6-P sofre um rearranjo da molécula, originando o isómero frutose 6-P
3. outro ATP transfere um P para frutose 6-P originando a frutose 1,6-P (ou frutose difosfato)
4. a molécula de frutose sofre rearranjo molecular (o anel benzeno abre) e a frutose 1,6-P origina duas moléculas diferentes de 3 carbonos – fosfato de diidroxiacetona e gliceraldeído 3P (ou ácido fosfoglicérico)

5. a fosfato de diidroxiacetona sofre um rearranjo estrutural e forma-se o seu isómero, o ácido fosfoglicérico

Resultado desta fase: 2 moléculas de ácido fosfoglicérico, 2 moléculas  $\text{NADH} + 2 \text{ H}^+$

As seguintes 5 reações ocorrem em duplicado a partir das 2 moléculas de ácido fosfoglicérico

6. o ácido fosfoglicérico é oxidado, formando o 1,3 – bifosfoglicerato (conversão de um açúcar num ácido) e um  $\text{NADH} + \text{H}^+$  - é nesta reação de fosforilação do substrato com fosfato inorgânico paralelamente com a oxidação e redução do NAD que resulta um ganho energético para a célula
  7. o 1,3 – bifosfoglicerato cede o grupo fosfato a 1 ADP, formando ATP e 3 – fosfoglicerato
  8. o grupo fosfato muda de local ao nível molecular no 3 – fosfoglicerato formando 2 – fosfoglicerato
  9. o 2 – fosfoglicerato perde uma molécula de  $\text{H}_2\text{O}$ , formando o fosfoenolpiruvato (PEP)
  10. o PEP cede um P ao ADP, formando ATP e piruvato
- Resultado desta fase: 2 moléculas de piruvato, 2  $\text{H}_2\text{O}$  e 4 ATPs



**Formação do Acetil-coenzima A (AcetilCoA)**

Na presença de oxigénio, o piruvato entra na mitocôndria, e é oxidado formando um composto de 2 carbonos, o acetato, com libertação de energia e  $\text{CO}_2$ . Durante este processo o acetato liga-se a uma coenzima – **coenzima A (CoA)** – formando o acetil-coenzima A.

Os 3 passos:

1. piruvato é oxidado e forma acetato com libertação de  $\text{CO}_2$
2. a energia libertada na oxidação do piruvato é armazenada na reação de redução do  $\text{NAD}^+$  a  $\text{NADH} + \text{H}^+$
3. a molécula de acetato combina-se com a coenzima



A formando o acetil-coenzima A.

### Ciclo de Krebs

O ciclo de Krebs é o conjunto de reações que conduz à oxidação completa da glicose. Ocorre na matriz da mitocôndria dos eucariontes e no citoplasma dos procariontes. Os principais reagentes do ciclo de Krebs são o acetato na forma de acetil-CoA, água e transportadores de elétrons. As reações são catalisadas por enzimas donde se destacam as descarboxilases (catalisadores das descarboxilações) e as desidrogenases (catalisadores das reações de oxidação-redução que conduzem à formação de NADH).

Cada molécula de glicose conduz à formação de duas moléculas de piruvato, que originam duas moléculas de acetil-CoA, dando início a dois ciclos de Krebs. Por cada molécula de glicose degradada, resultam no final do ciclo de Krebs:

- 6 moléculas de NADH

- 2 moléculas de  $FADH_2$
- 2 moléculas de ATP
- 4 moléculas de  $CO_2$

### Reações do Ciclo de Krebs

O acetilCoA com dois carbonos no seu grupo acetato reage com o oxaloacetato (ácido com 4 carbonos) formando um composto de 6 carbonos, o ácido cítrico (citrato). As seguintes reações catalizadas por várias enzimas irão continuar a degradação do ácido cítrico até à formação de uma nova molécula de 4 carbonos, o oxaloacetato. Esta nova molécula de oxaloacetato vai reagir com outro acetilCoA e assim sucessivamente. Os reagentes iniciais e os produtos intermédios e finais permitem a manutenção e continuação do ciclo, com reciclagem de compostos que serão úteis mais tarde no ciclo. Os compostos intermediários do ciclo de Krebs podem ser utilizados como precursores em vias biossintéticas, por exemplo, o oxaloacetato e o  $\alpha$ -cetogluturato irão formar aminoácidos, respetivamente o aspartato e o glutamato.

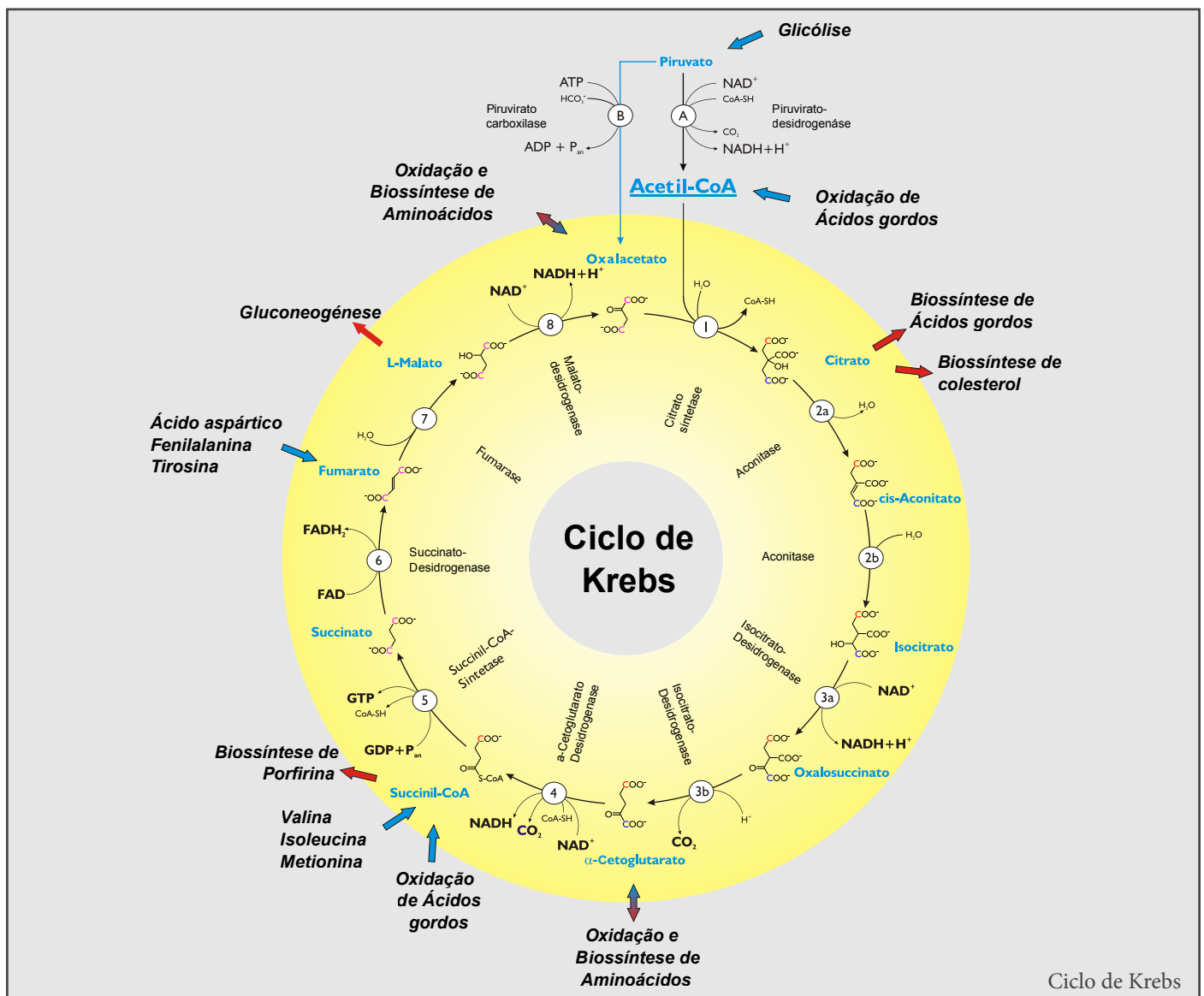


Tabela resumo do ciclo de Krebs (adaptada da wikipedia)

	Substrato/Coenzima	Enzima	Tipo de reação	Produtos
1	Oxaloacetato + acetilCoA + H <sub>2</sub> O	Citrato sintase	condensação	Ácido cítrico + CoA-SH
2	Ácido cítrico	Acotinase	Desidratação/hidratação	Isocitrato + H <sub>2</sub> O
3	Isocitrato + NAD <sup>+</sup>	Isocitrato desidrogenase	Oxidação	Oxalosucinato + NADH + H <sup>+</sup>
4	Oxalosucinato + H <sup>+</sup>	Isocitrato desidrogenase	Descarboxilação	α-cetogluturato + CO <sub>2</sub>
5	α-cetogluturato + NAD <sup>+</sup> + CoA-SH	α-cetogluturato desidrogenase	Descarboxilação oxidativa	Succinil-CoA + NADH + H <sup>+</sup> + CO <sub>2</sub>
6	Succinil-CoA + GDP + P <sub>i</sub>	Succinil-CoA sintetase	Fosforilação ao nível do substrato	Sucinato + CoA-SH + GTP
7	Sucinato + ubiquinona + FAD	Sucinato desidrogenase	Oxidação	Fumarato + ubiquinol + FADH <sub>2</sub>
8	Fumarato + H <sub>2</sub> O	fumarase	Hidratação	Malato
9	L-malato + NAD <sup>+</sup>	Malato desidrogenase	Oxidação	Oxaloacetato + NADH + H <sup>+</sup>

O oxaloacetato produzido no ciclo de Krebs pode reiniciar um novo ciclo.

**Cadeia respiratória ou transportadora de elétrons e fosforilação oxidativa**

As moléculas de NADH e FADH<sub>2</sub> resultantes do ciclo de Krebs (pela redução, respetivamente, de NAD<sup>+</sup> e FAD) transportadoras de elétrons e prótons (e<sup>-</sup> e H<sup>+</sup>), são oxidadas nas reações finais da respiração celular, e os elétrons e prótons são captados pelo oxigénio, aceitador final.

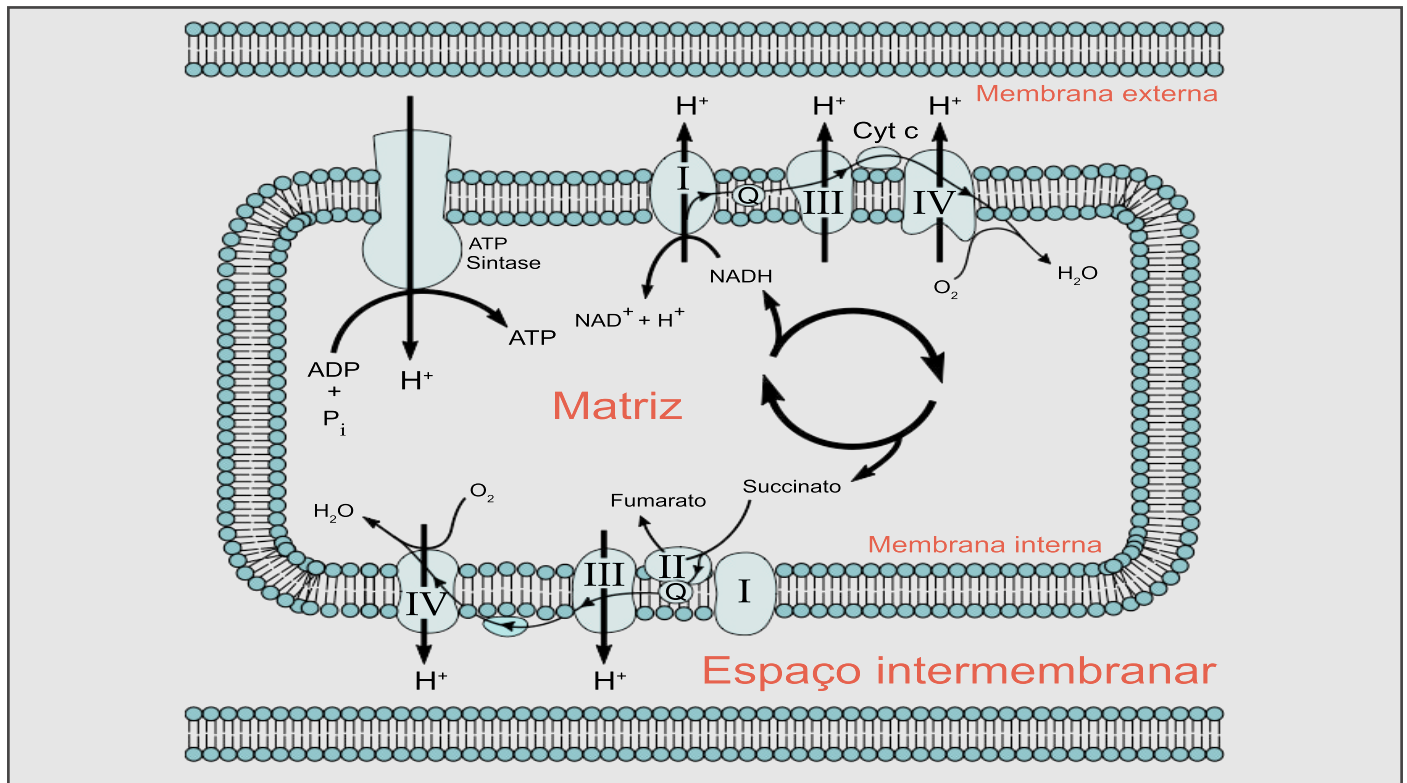
Esta última fase é tripartida:

1. os elétrons passam por uma série de proteínas transportadoras de elétrons – cadeia respiratória – que se encontram na membrana interna da mi-

tocôndria.

2. o fluxo de elétrons ao longo da cadeia respiratória provoca o transporte ativo de prótons ao longo da cadeia através da membrana interna da mitocôndria.
3. os prótons regressam à matriz mitocondrial por difusão – quimiosmose – e, simultaneamente, o ADP sofre uma fosforilação oxidativa formando ATP.

A cadeia transportadora de elétrons contém 3 grandes complexos proteicos na membrana interna da mitocôndria; uma pequena proteína – o citocromo c; e um componente não proteico – a ubiquinona (Q).



1. O  $\text{NADH} + \text{H}^+$  cede elétrons à ubiquinona (Q) numa reação catalisada pela enzima NADH-Q reductase.
2. a citocromo reductase transfere os elétrons da ubiquinona para o citocromo c
3. do citocromo c os elétrons passam para o oxigénio numa reação catalisada pela citocromo oxidase.

Por cada par de elétrons transportado na cadeia respiratória provenientes de  $\text{NADH} + \text{H}^+$  até ao aceitador final, o oxigénio, formam-se 3 ATPs.

Durante o transporte de elétrons os  $\text{H}^+$  são transportados contra gradiente de concentração através da membrana interna da mitocôndria do interior para o exterior, o espaço intermembranar da mitocôndria. O aumento de concentração de  $\text{H}^+$  no espaço intermembranar irá promover a difusão dos protões

de volta ao interior da mitocôndria, através de canais proteicos específicos, as sintetases de ATP, promovendo a fosforilação do ADP em ATP.

**Materiais relacionados disponíveis na Casa das Ciências:**

1. [Catabolismo](#), quais as fases do catabolismo?
2. [Ciclo de Krebs: Reações energéticas na mosca tsé-tsé](#), as reações energéticas na mosca tsé-tsé em voo e em repouso
3. [Glicólise](#), como se dá a degradação da glicose na célula
4. [Respiração celular \(Cadeia transportadora de elétrons\)](#), veja co que ocorre dentro da mitocôndria na respiração celular
5. [ATP Sintase e os gradientes biológicos](#), como se faz o ATP na célula(!)

**Autor**

Catarina Moreira

Doutoramento em Biologia pela Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa

**Editor**

José Feijó

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