

Guía de Estudio

RESPIRACIÓN

Cátedra de Fisiología Vegetal

*Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y
Agrimensura*

Departamento: Biología

Área: Botánica

*Carreras: Profesorado y
Licenciatura en Biología*

-UNNE-



Katia Zacarías
2015

Corrección: Ing. Agr. María A. Marassi
Profesor adjunto Fisiología Vegetal – FaCENA-UNNE

INDICE

Introducción.....	3
¿Qué es la respiración?.....	4
Reacciones que conforman la respiración.....	5-10
Tasa respiratoria.....	11
Cociente respiratorio y sustratos de la respiración.....	11
Factores que afectan la respiración.....	12-17
Bibliografía.....	18

INTRODUCCIÓN

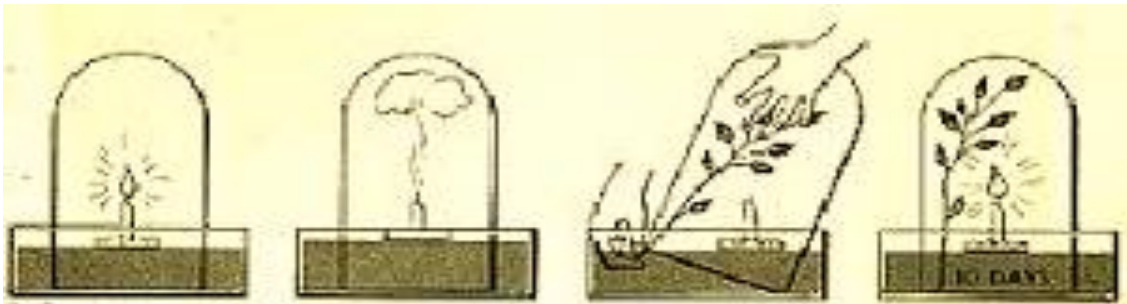
La vida sobre la tierra existe gracias al proceso vital de la respiración, que consiste básicamente en absorber O₂ y eliminar CO₂. Sin embargo, el proceso es mucho más complejo que esto.

Joseph Priestley (1733-1804), químico y naturalista inglés, fue quien realizó experimentos sobre la función del "aire" en la combustión y en la respiración.

Uno de los experimento consistía en colocar un brote de menta dentro de una campana de vidrio con una vela de cera encendida, y en otra campana una vela sin el brote de menta. Y encontró que la vela que se encontraba con la planta permanecía encendida, sin embargo, la vela sola se apagaba. Realizó este experimento varias veces llegando siempre al mismo resultado.

Expresando lo siguiente:

"Me es grato decir que yo he averiguado, accidentalmente, un método para renovar el aire que se ha viciado al arder una vela, y que he descubierto, por lo menos, uno de los métodos que la naturaleza emplea para este fin. Éste es la vegetación."



El proceso primario de la respiración es la movilización de compuestos orgánicos y su oxidación controlada para liberar energía, para el mantenimiento y desarrollo de la planta.

¿QUÉ ES LA RESPIRACIÓN?

La respiración vegetal es el conjunto de reacciones celulares mediante las cuales los carbohidratos sintetizados mediante la fotosíntesis son oxidados a CO₂ y H₂O, y la energía liberada es transformada mayoritariamente en ATP.

La respiración vegetal es un proceso catabólico, un conjunto de reacciones mediante las cuales los azúcares sintetizados durante la fotosíntesis son oxidados a CO₂ y H₂O y la energía liberada es transformado mayoritariamente en ATP, además, como consecuencia de ella, los azúcares son convertidos los esqueletos carbonados que serán las unidades básicas para construir las estructuras vegetales.

Las proteínas y los ácidos grasos también son oxidados, por lo general, en menor medida que los carbohidratos, que son los principales sustratos respiratorios de las plantas.

Ecuación General:



Esta reacción es fuertemente exergónica, parte de la energía se libera como calor por transpiración, y otra queda atrapada en las moléculas de ATP.

La energía obtenida a través de la respiración, almacenada en forma de ATP, es utilizada para el crecimiento de los órganos vegetales y de la planta, el mantenimiento de las estructuras existentes, el transporte de metabolitos e iones, la regeneración de proteínas y los procesos de reparación.

la respiración genera toda una serie de compuestos de carbono intermediarios que son precursores de la síntesis de aminoácidos y compuestos nitrogenados derivados, ácidos grasos y glicerol, porfirinas (clorofila, citocromos) compuestos fenólicos para la síntesis de lignina y polisacáridos para la síntesis de la pared celular.

El conjunto de reacciones que conforman la respiración comprenden; la glucólisis, la vía de oxidación de las pentosas fosfato, la β-oxidación de los ácidos grasos, el ciclo de los ácidos tricarbónicos, la oxidación del poder reductor (principalmente NADH) por la cadena respiratoria mitocondrial y la fosforilación oxidativa de ADP para la génesis de ATP.

REACCIONES QUE CONFORMAN LA RESPIRACIÓN

La primera etapa comprende la **degradación del almidón y la sacarosa** obtenidos durante la fotosíntesis, para formar fructosa-6-fosfato.

El almidón es el producto de reserva de carbono más importante de toda la planta y se almacena en forma de gránulos insolubles en los plastidios (ya sean cloroplastos o amiloplastos). Está formado por unidades de amilosa y amilopectina.

Las enzimas principales encargadas de la degradación del almidón son tres:

- **α -amilasa:** la única que puede atacar los gránulos intactos de almidón.
- **β -amilasa:** degrada cadenas degradadas inicialmente por la α -amilasa.
- **α -glucosidasa:** hidroliza la maltosa producida por las enzimas anteriores en dos moléculas de glucosa.

Existe otro tipo de degradación del almidón conocido como “*degradación fosforilante del almidón*” que tiene lugar cuando la concentración de fosfato inorgánico en los plastidos es alta. La enzima que actúa se llama: *almidón fosforilasa*.

La sacarosa (glucosa + fructosa) también puede dar inicio a la respiración por medio de la hidrólisis realizada por dos enzimas conocidas como la invertasa o la sacarosa sintasa, ya que es el producto fotosintético más utilizado para el transporte de carbohidratos a través de la planta.

GLUCOLISIS

La glucosa proveniente de la hidrólisis tanto del almidón como de la sacarosa, después de convertirse en glucosa-6-fosfato lo que requiere de una molécula de ATP, y pasar por fructosa-6-fosfato, se convierte en dos compuestos de tres carbonos.

Se necesita de una molécula de ATP por cada hexosa que entra en la vía glucolítica, la cual se recupera en las siguientes reacciones de la glucolisis.



En condiciones aeróbicas normales el ácido pirúvico es el sustrato principal del ciclo de Krebs que tiene lugar en la mitocondria.

En condiciones anaeróbicas, el ácido pirúvico se metaboliza mediante el proceso de fermentación. En este proceso se reduce el ácido pirúvico a ácido láctico por la

lactato deshidrogenasa y a etanol por la alcohol deshidrogenasa, siendo la formación de etanol mayor que la de lactato. En ambos casos, se utiliza una molécula de NADH para llevar a cabo la reducción del ácido pirúvico.

La glucolisis, **en las plantas**, también puede terminar en compuestos de 4 carbonos como el malato.

La glucolisis en las plantas está regulada por la concentración en el citosol de Fosfoenol piruvato (PEP), que es inhibidor de la enzima que fosforila a la fructosa.

Tanto el malato como el piruvato son transportados hacia el interior de la mitocondria para formar parte del ciclo de Krebs.

TRANSPORTE DEL PIRUVATO

Los ácidos pirúvico y málico son transportados a la matriz mitocondrial para poder ser utilizados por el ciclo de Krebs. Esto sucede gracias al gradiente protónico existente en la membrana interna de la mitocondria que se utiliza para el transporte simporte de estos ácidos.

LA VÍA DE LAS PENTOSAS FOSFATO

Es una vía alternativa a la glucolisis que en animales esta restringida al citoplasma y en planta puede darse en cloroplastos y en el citosol. Comparte intermediarios con la glucolisis y está estrechamente vinculada a esta.

Está estrechamente relacionada con la vía glucolítica y con la síntesis de ácidos nucleicos, antocianinas, ligninas y ácidos grasos entre otros.

Esta vía genera NADPH el cual es donador de poder reductor para la síntesis de ácidos nucleicos y otros procesos de biosíntesis. Asimismo, esta vía proporciona intermediarios de la vía glucolítica y permite utilizar la glucosa-6-fosfato directamente como fuente de energía.

En el citoplasma la vía de las pentosas fosfato genera NADPH y ribulosa-5-fosfato. El NADPH se utiliza en la biosíntesis reductora y la ribulosa -5-fosfato puede seguir dos caminos: transformarse en xilulosa-5-fosfato ó en ribosa-5-fosfato (precursor de la ribosa y deoxiribosa necesarias para la síntesis de ARN y ADN respectivamente).

Durante los primeros momentos, antes de que el tejido celular se completamente autotrófico, el ciclo de las pentosas fosfatos estaría involucrado en la generación de los intermediarios del ciclo de Calvin.

CICLO DE KREBS

El ácido málico puede pasar directamente a formar parte del ciclo de Krebs o ser oxidado a ácido pirúvico.

Las moléculas de piruvato que resultan de la glucólisis o aquel obtenido a partir del ácido málico, son oxidadas para dar lugar a una molécula de acetil-CoA, una de CO_2 y una de NADH.

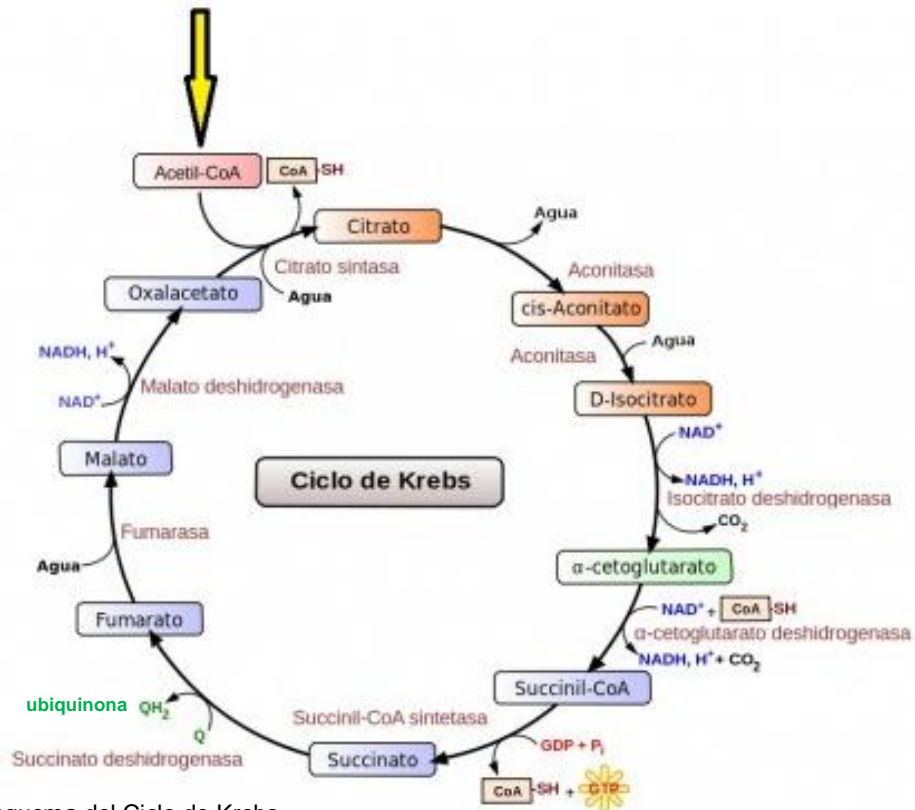


Fig 1 Esquema del Ciclo de Krebs

Todas las enzimas del ciclo de Krebs se encuentran en la matriz mitocondrial excepto la succinato deshidrogenasa que está unida a las membranas mitocondriales.

En resumen, mediante el ciclo de los ácidos tricarboxílicos una molécula de ácido pirúvico se convierte en 2 moléculas de CO_2 , tres moléculas de NADH, una molécula de FADH y una molécula de ATP (GTP), además de reducirse una molécula de ubiquinona.

TRANSPORTE ELECTRONES MITOCONDRIAL

La función principal de la cadena de transporte electrónico es convertir el poder reductor, en forma de NADH y succinato, en moléculas de ATP, a través de un gradiente protónico, para su posterior utilización en otras reacciones celulares.

El transporte electrónico entre los grandes complejos proteicos insertados en la membrana de la mitocondria, se lleva a cabo mediante dos moléculas móviles: la ubiquinona y el citocromo c. (Fig 2)

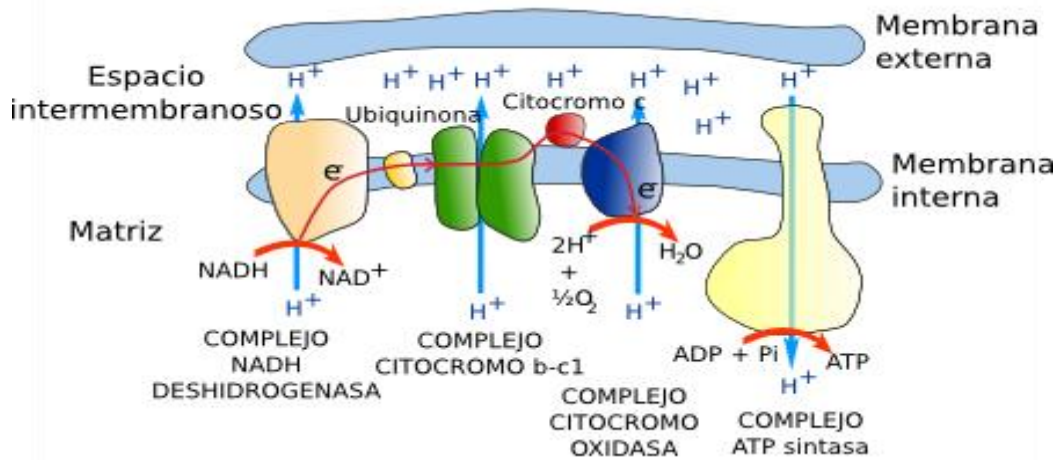


Figura 2 Esquema del transporte de electrones en la membrana mitocondrial (Tomado del Atlas de histología vegetal y animal – Universidad de Vigo - España)

Las moléculas de NADH obtenidas en el ciclo de Krebs son oxidadas por las NADH deshidrogenasas, de las cuales existen varias, pero solo la correspondiente al complejo I esta acoplada al transporte de protones al exterior de la membrana, y en consecuencia, a la síntesis de ATP.

Se considera que por cada 3H^+ translocados de la matriz mitocondrial al espacio intermembranoso, durante el transporte de electrones se producirá una molécula de ATP, gracias a la ATP sintasa que luego de la translocación devuelve los protones a la matriz mitocondrial.

Hay que tener en cuenta que cada NADH obtenido en los procesos anteriores equivale a 3 moléculas de ATP, por el contrario el FADH resultante del ciclo de Krebs equivale a 2 moléculas de ATP.

De esta manera el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones guardan una estrecha relación, ya que el producto principal del ciclo de Krebs (el NADH), es uno de los productos principales de la cadena de transporte de electrones. Además, una de las enzimas del ciclo de Krebs, la succinato deshidrogenasa, se encuentra en la membrana mitocondrial formando parte intrínseca de la cadena de transporte electrónico.

BALANCE DE ENERGÍA.

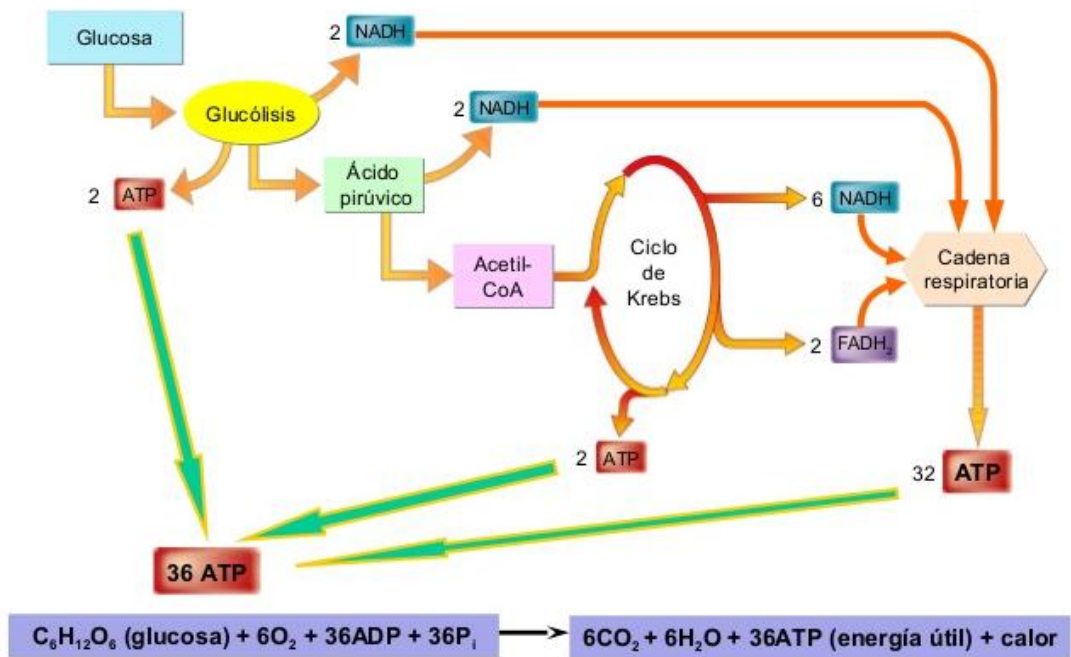


Figura 3: Balance energético de la respiración (Tomado de Nicolas Martin- Metabolismo celular)

TASA RESPIRATORIA DE LAS PLANTAS

Tejidos, órganos o plantas jóvenes en pleno crecimiento, experimentan mayores tasas de respiración. Esta elevada tasa respiratoria es debida a la alta demanda de esqueletos carbonados para crear las nuevas estructuras vegetales. Por lo tanto, cuanto mayor es la demanda energética, mayor será la tasa de respiración en un tejido vegetal.

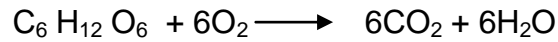
A medida que la planta se desarrolla y envejece, esta demanda se reduce y la tasa de respiración específica también disminuye.

COCIENTE RESPIRATORIO Y SUBSTRATOS DE LA RESPIRACIÓN.

Para conocer que sustrato se está oxidando se utiliza el Cociente Respiratorio que indica el número de moléculas de O₂ necesarias por molécula de CO₂ liberado.

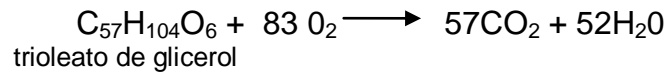
Esta relación se expresa como: $CR = \frac{[CO_2] \text{ producido}}{[O_2] \text{ absorbido}}$

Cuando el carbohidrato se oxida completamente por la relación general



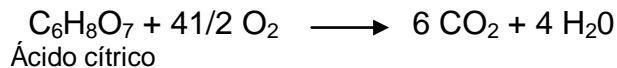
el CR es: $6 \text{ CO}_2 / 6 \text{ O}_2 = 1.$

Cuando se oxidan grasas, proteínas u otros compuestos altamente reducidos el CR es menor que 1, como en el caso de las semillas con reserva lipídica o proteica (*Leguminosas*, *Asteraceas* (girasol)) durante la germinación. Por ejemplo, en la oxidación del trioleato de glicerol



el CR es $57 \text{ CO}_2/83 \text{ O}_2 = \mathbf{0.69}.$

Cuando sirven como substratos de la respiración compuestos que están *parcialmente oxidados*, el CR es mayor que 1, como en la oxidación del ácido cítrico.



el CR es $6 \text{ CO}_2/4,5 \text{ O}_2 = \mathbf{1.33}.$

Así pues, el CR puede dar cierta indicación sobre qué clase de compuestos se oxidan o, al menos, sobre el estado de oxidación del substrato.

Sin embargo, hay ciertas condiciones que producen cambios en el coeficiente respiratorio. Por ejemplo, si se genera un daño en un tejido y ocurre fermentación causa un CR anormalmente alto, en tanto que la oxidación parcial de un substrato pueda dar absorción de O_2 , y liberar cantidades altas de energía pero no CO_2 , lo que causará un CR anormalmente bajo.

FACTORES QUE AFECTAN LA RESPIRACION

La respiración está muy afectada por su relación con los otros procesos metabólicos, los requerimientos generales respecto al crecimiento y desarrollo, la disponibilidad de substratos apropiados y la situación física y fisiológica de la planta. Se los puede dividir en Internos y Externos.

INTERNOS...

➤ DISPONIBILIDAD DE SUSTRATOS

Un incremento en los azúcares disponibles de la fotosíntesis, por lo general, conduce a un aumento en la frecuencia de la respiración. La tasa de respiración

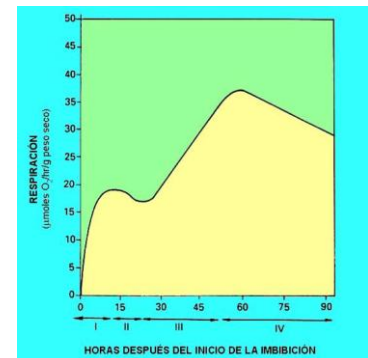
de las hojas de las copas altas será a menudo superior que las hojas de las copas inferiores porque las hojas en las zonas altas producen más azúcar. Debido a que están más expuestas a la luz, aumentando su tasa fotosintética.

➤ EDAD Y TIPO DE TEJIDO

De modo general, los tejidos jóvenes respiran más que los viejos, los tejidos en desarrollo más que los maduros y los tejidos que efectúan otras actividades metabólicas (como absorción de sales o de agua) más que los tejidos en descanso.

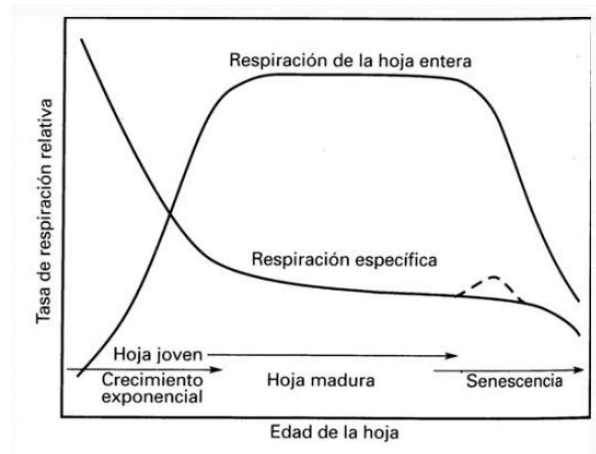
SEMILLAS

La respiración específica de las semillas en estado de latencia es muy baja. Sin embargo, durante la imbibición la tasa respiratoria aumenta rápidamente (I) hasta que se produce una meseta por falta de O_2 , (II) y vuelve a incrementar al emerger la radícula (III) decayendo nuevamente cuando se consumieron todas las reservas de la semilla y la tasa fotosintética de la planta es aun muy baja.



HOJAS

En los tejidos meristemáticos foliares, la respiración puede llegar a consumir hasta el 10% de su biomasa seca en el periodo nocturno. Durante su desarrollo la respiración foliar puede disminuir en más del 60%. En este estadio de máximo desarrollo de la hoja, los procesos respiratorios consumen menos del 1.5% de su peso seco durante la noche. Llegando a la senescencia la respiración disminuye rápidamente. Sin embargo, en algunos casos, se observa un pequeño incremento en la respiración, seguido por una rápida disminución.



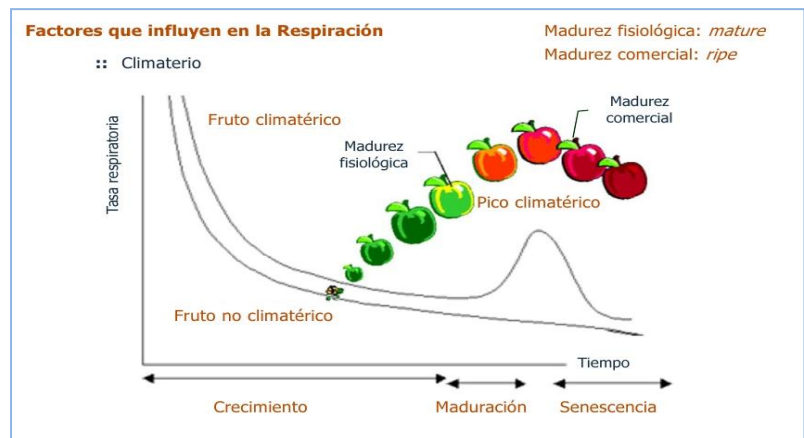
TEJIDOS REPRODUCTIVOS

Se considera que el ápice o primordio floral puede llegar a respirar casi todo el carbono que recibe de la planta. Un caso particular de tejidos reproductores es el del espádice de las aráceas durante el periodo de floración, en estos espádices la respiración específica es una cien mil veces mayor que las semillas y entre diez y cien veces mayor que en las hojas.

FRUTOS

La respiración durante la fase de crecimiento es alta, aunque disminuye rápidamente antes del proceso de maduración. Ciertos frutos carnosos como el plátano o la manzana tienen una respuesta respiratoria durante la maduración conocida como climatérica.

En los frutos climatéricos, al inicio de la maduración la respiración aumenta de forma muy rápida, coincidiendo con aumentos en la producción de etileno que estimula la maduración.

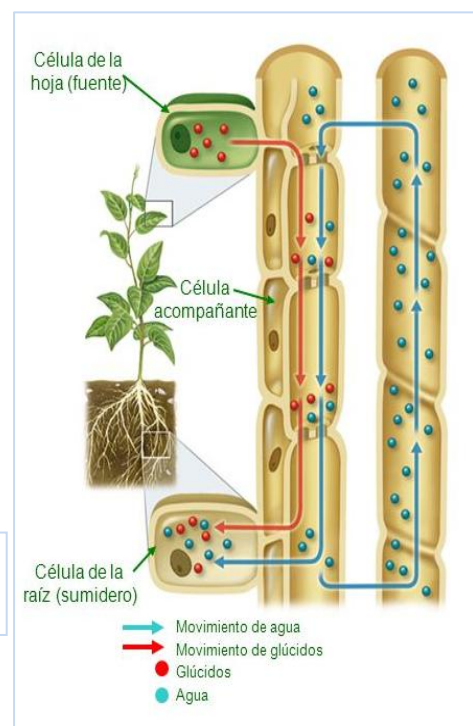


En el caso de los frutos no climatéricos, como es el caso de los cítricos o de la uva, no se observa un aumento respiratorio durante la maduración, la cual es menos sensible a los niveles de etileno.

RAICES

La tasa de respiración de las raíces depende directamente de la disponibilidad de sustrato. Por lo que, es de vital importancia contar con una tasa fotosintética alta. Pues cuanto mayor es la tasa fotosintética, mayor será el aporte de carbohidratos a las partes subterráneas de la planta.

Imágen representando el aporte de carbohidratos a las partes subterráneas de la planta.



➤ HERIDAS Y ESTÍMULOS MECÁNICOS

Se sabe, que la estimulación mecánica de los tejidos de la hoja causa un aumento en la respiración por un tiempo corto, generalmente de unos pocos minutos a una hora.

La clase de estímulo parece ser importante. La compresión o tensión parecen tener poco efecto, doblar la hoja lo tiene más y el cortarla o fracturarla parece estimular al máximo la respiración.

El herir o romper los tejidos estimula la respiración por tres razones.

1. La rápida oxidación de los compuestos fenólicos que tiene lugar cuando la organización que mantiene a estos substratos separados de sus oxidasas, se rompe.
2. Los procesos normales de glicólisis y catabolismo oxidativo que aumentan conforme la disrupción de la célula o células, causa una mayor accesibilidad de los substratos a la maquinaria enzimática de la respiración.
3. Consecuencia general de la herida es la reversión de ciertas células al estado meristemático, seguido por la formación de callo y la "curación" o reparación de la herida. Tales células y tejidos en activo crecimiento tienen tasas respiratorias muy superiores a las de los tejidos maduros o en descanso.

EXTERNOS...

➤ TEMPERATURA

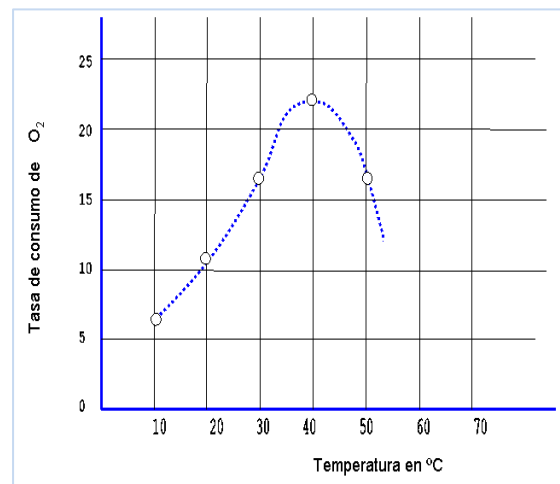
Es uno de los factores abióticos más significativos que afectan la tasa respiratoria, como lo hace con otros procesos enzimáticos.

El efecto de la temperatura se puede cuantificar a través del coeficiente de temperatura, o factor Q_{10} , este refleja los incrementos en la actividad enzimática por cada 10°C de cambio en la temperatura.

Para la mayoría de las plantas y los tejidos, el valor del factor Q_{10} respiratorio varía entre 1.9 y 2.8.

El valor de Q_{10} respiratorio varía sustancialmente a temperaturas extremas, cuando la respiración se mide entre 5 y 30°C .

A temperaturas muy bajas (menores de 5°C , las membranas de los distintos compartimientos celulares pierden fluidez. A temperaturas muy altas (superiores a 40°C) la respiración comienza a ser limitada por la disponibilidad de oxígeno. La solubilidad de oxígeno disminuye a medida que la temperatura aumenta y la difusión de oxígeno dentro del tejido no es suficiente para compensar el incremento de la actividad de las enzimas respiratorias.



A temperaturas superiores a 45°C la respiración decae hasta pararse debido a la desnaturalización de las proteínas y a la pérdida de funcionalidad de las membranas.

➤ AGUA

Es el vehículo natural de sustratos, condiciona la subestructura del citoplasma y su actividad enzimática. El tejido seco tiene una tasa de respiración más baja que el tejido hidratado. A pesar de que la sequía tiene un impacto mucho mayor en el proceso de la fotosíntesis, la falta de disponibilidad de agua también afecta negativamente a la respiración.

➤ OXÍGENO

El oxígeno es el aceptor final de electrones de la cadena de transporte mitocondrial, y como tal, su disponibilidad en el interior del tejido puede limitar la tasa respiratoria. Por ejemplo, en tejidos compactos, como frutos o tubérculos con baja relación superficie volumen, la difusión del oxígeno hacia las células interiores del tejido es lenta respecto a la demanda de oxígeno por parte de las oxidaciones respiratorias. Debido a esto existen diversos mecanismos de adaptación a bajos niveles de oxígeno.

Uno de estos mecanismos es la formación de espacios aéreos o **aerenquimas** en donde la difusión de oxígeno puede ser limitante. La finalidad de los aerenquimas es favorecer el ingreso del oxígeno del suelo o del aire y un rápido traslado hacia las células o zonas que se encuentran en carencia del mismo. En condiciones



extremas, por ejemplo raíces de plantas que viven en terrenos inundados o pantanosos, como es el caso de los arrozales, el intercambio gaseoso entre el aerenquima de las raíces y el aire exterior se realiza a través de los aerenquimas en los tallos.

AERÉNQUIMA DE HOJAS Y TALLO DE ENEA
(*Typha latifolia* L.)

Otra adaptación a bajos niveles de oxígeno es la formación de **neumatóforos** (raíces que crecen por encima de la superficie del agua, recolectando oxígeno del aire y difundiéndolo hacia las raíces que se encuentran sumergidas), como es el caso de los manglares.

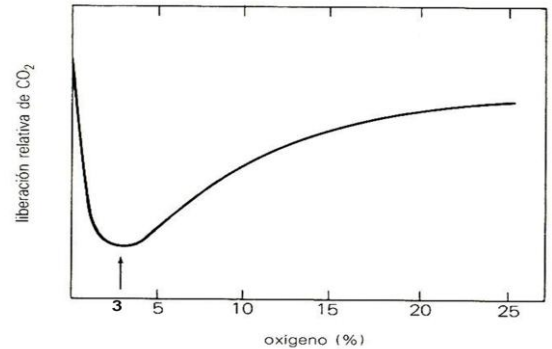


Otras especies responden a condiciones de anoxia radicular formando raíces adventicias a partir de los tallos.

Efecto Pasteur

En 1857 Pasteur advirtió que el proceso metabólico de las levaduras puede ser afectado por el oxígeno: bajo oxígeno favorece la fermentación en tanto que alto oxígeno inhibe la fermentación y estimula la respiración oxidativa y también promueve el uso del carbono de los azúcares para reacciones de síntesis

El efecto Pasteur esta dado por una concentración de O_2 a la cual la intensidad respiratoria se reduce al mínimo y la fermentación también. Estas concentraciones se encuentran entre el 3 y el 5% de O_2 . Esto permite la conservación de alimentos.



➤ **DIOXIDO DE CARBONO**

La respiración puede inhibirse cerca de un 50% a los pocos minutos de aumentar la concentración de dióxido de carbono desde los niveles atmosféricos normales hasta niveles de 1 y 5 % en el aire. Sin embargo, esto se trata de un fenómeno reversible, por lo que la tasa respiratoria recupera su valor original cuando vuelven los valores iniciales de CO_2 .

Este fenómeno sirve para la conservación y el almacenamiento de frutos climatéricos en cámaras antes de su distribución. Al hacerlo no se produce ni etileno, ni aumento climatérico de la respiración, de manera que el proceso de conservación del fruto se retrasa considerablemente.

➤ **Luz**

Afecta de **forma indirecta** la tasa de respiración.

Los productos de la fotosíntesis son necesarios para que se produzca la respiración y como la luz afecta marcadamente a esta, indirectamente afectaría la tasa respiratoria.

➤ **SALES**

Durante la absorción de elementos minerales por las raíces la tasa de respiración aumenta. Se ha ligado este aumento al hecho de que la energía se gasta en absorber sales o iones de forma activa y este requerimiento se enfrenta aumentando la respiración. Este fenómeno es llamado ***respiración salina***.

BIBLIOGRAFÍA

- AZCON BIETO, J. y TALON, M. (2008). Fundamentos de Fisiología Vegetal. 2da edición. Editorial Mc Graw Hill.
- BIDWELL, R.G.S., (1993). Fisiología Vegetal. Primera Ed. en Español, AGT Editor S. A.
- HOPKINS, W.G Y N. P.A. HUNER- (2010) Introduction to Plant Physiology. 4ta edición. Editoriall Wiley - USA
- MONTALDI, E. R. (1980) Metabolismo Energético. En: SIVORI, E.R. MONTALDI y O. CASO: Fisiología Vegetal. Editorial Hemisferio Sur.
- SALISBURY, F. B. y ROSS C. W. (2000). Fisiología de las Plantas 1. Editorial Paraninfo.
- TAIZ. L Y E. ZEIGER. (2002). Plant Physiology. 3ra ed. Editorial Sinauer.