

Estequiometria, Bioquímica e Nutrição

O que significa “estequiometria ecológica”?

“Estequiometria”: Padrões de balanço de massa em conversões químicas de diferentes tipos de matéria, as quais têm composição definida.

“Os organismos podem ser considerados como substâncias químicas complexas, evoluídas, que interagem umas com as outras e com o ambiente de forma similar a reações químicas complexas. As interações ecológicas invariavelmente envolvem rearranjos químicos”.

Sterner, R.W., and Elser, J.J., 2002, “Ecological Stoichiometry --- The biology of elements from molecules to the biosphere”, Princeton.

O que significa “limitação”?

Definição operacional: Quando a produção aumenta em proporção a um fator X , diz-se que a produção é limitada por X ; por outro lado a produção pode não ser limitada por X , mas por outros fatores.

Em que contexto este conceito se aplica ao ecossistema marinho?

Produção de biomassa:

- é um processo fisiológico complexo
- regulado por muitos fatores
- alimento é uma das principais influências
- portanto, os fatores relacionados à dieta, nutrição, tomada de alimento, etc, são (como vimos) fundamentais para entender a dinâmica do plâncton heterotrófico.

Limitação por alimento = Limitação pela quantidade de alimento, geralmente quantificada por peso seco ou em C

Limitação nutricional = Limitação pela quantidade de elementos essenciais na dieta, como N e P

Limitação bioquímica = Limitação por um tipo específico de composto orgânico, p.ex., proteínas ou ácidos graxos.

Estes 3 tipos não são mutuamente exclusivos, ao invés disto, são interrelacionados: O alimento proporciona os elementos essenciais na forma de compostos orgânicos. Assim, o significado de limitação deve levar em conta estes vários aspectos em sintonia.

Sterner, R.W., and Elser, J.J., 2002, “Ecological Stoichiometry --- The biology of elements from molecules to the biosphere”, Princeton.

Os organismos podem ser considerados como uma coleção de elementos químicos em proporções específicas.

Homo sapiens:

375,000,000 H: 132,000,000 O: **85,700,000 C**: **6,430,000 N**:
 1,500,000 Ca: **1,020,000 P**: 206,000 S: 183,000 Na: 177,000 K:
 127,000 Cl: 40,000 Mg: 38,600 Si: 2,680 Fe: 2,110 Zn: 76 Cu:
 14 I: 13 Mn: 13 F: 7 Cr: 4 Se: 3 Mo: 1 Co.

1 H Hydrogen 1.0																	2 He Helium 4.0	
3 Li Lithium 6.9	4 Be Beryllium 9.0																	10 Ne Neon 20.2
11 Na Sodium 23.0	12 Mg Magnesium 24.3																	18 Ar Argon 39.9
19 K Potassium 39.1	20 Ca Calcium 40.2	21 Sc Scandium 45.0	22 Ti Titanium 47.9	23 V Vanadium 50.9	24 Cr Chromium 52.0	25 Mn Manganese 54.9	26 Fe Iron 55.9	27 Co Cobalt 58.9	28 Ni Nickel 58.7	29 Cu Copper 63.5	30 Zn Zinc 65.4	31 Ga Gallium 69.7	32 Ge Germanium 72.6	33 As Arsenic 74.9	34 Se Selenium 79.0	35 Br Bromine 79.9	36 Kr Krypton 83.8	
37 Rb Rubidium 85.5	38 Sr Strontium 87.6	39 Y Yttrium 88.9	40 Zr Zirconium 91.2	41 Nb Niobium 92.9	42 Mo Molybdenum 95.9	43 Tc Technetium 99	44 Ru Ruthenium 101.0	45 Rh Rhodium 102.9	46 Pd Palladium 106.4	47 Ag Silver 107.9	48 Cd Cadmium 112.4	49 In Indium 114.8	50 Sn Tin 118.7	51 Sb Antimony 121.8	52 Te Tellurium 127.6	53 I Iodine 126.9	54 Xe Xenon 131.3	
55 Cs Cesium 132.9	56 Ba Barium 137.4	57 La Lanthanum 138.9	72 Hf Hafnium 178.5	73 Ta Tantalum 181.0	74 W Tungsten 183.9	75 Re Rhenium 186.2	76 Os Osmium 190.2	77 Ir Iridium 192.2	78 Pt Platinum 195.1	79 Au Gold 197.0	80 Hg Mercury 200.6	81 Tl Thallium 204.4	82 Pb Lead 207.2	83 Bi Bismuth 209.0	84 Po Polonium 210.0	85 At Astatine 210.0	86 Rn Radon 222.0	
88 Ra Radium 226.0	89 Ac Actinium 132.9	90 Th Thorium 232.0	91 Pa Protactinium 231.0	92 U Uranium 238.0														

Fig. 1.1. Distribution in the periodic table of the elements known or believed to be essential for bacteria, plants, or

Para produzir nova biomassa com uma composição elementar característica, um organismo precisa ingerir estes elementos nas proporções corretas.

A limitação da produção portanto depende da:

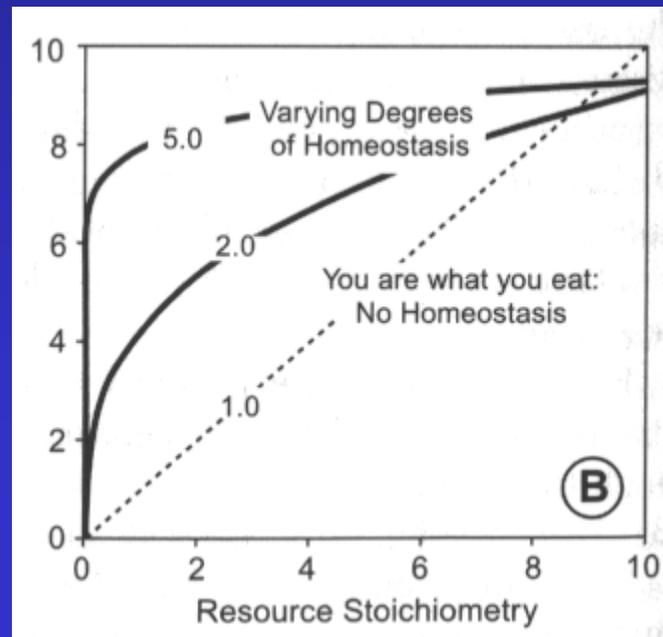
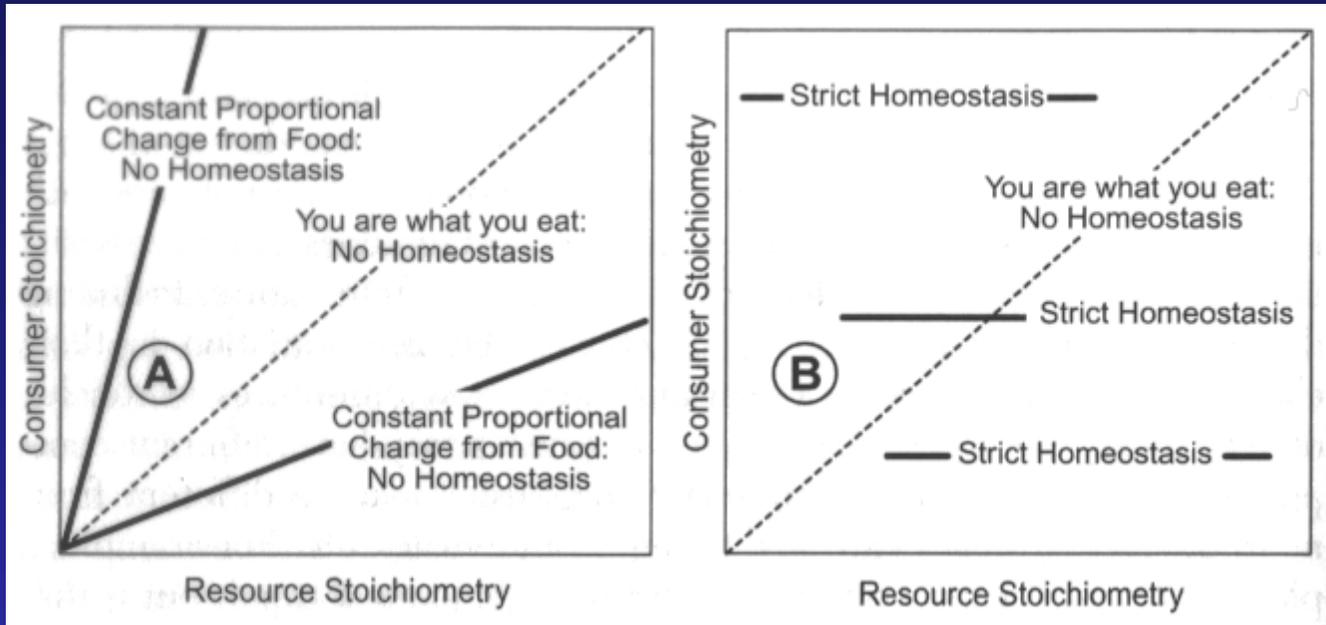
1. Demanda: Quanto de cada elemento é necessário para construir a nova biomassa?
2. Suprimento: Quanto de cada elemento está disponível num dado momento?

Demanda: O quão flexível um organismo pode ser?

1. Homeostase estrita: O organismo mantém a estequiometria elementar de seu corpo constante a despeito da estequiometria elementar do ambiente, incluindo o alimento. (*Você ainda é o que é apesar do que come*)

2. Não-homeostase: A estequiometria elementar do organismo espelha a estequiometria elementar do ambiente, incluindo o alimento. (*Você é o que come.*)

Obviamente, para a vida ser possível, um organismo não pode existir sendo totalmente não-homeostático. Por outro lado, a homeostase estrita pode ser desvantajosa num ambiente variável.



Suprimento:

Quando a estequiometria do recurso se desvia significativamente da estequiometria do consumidor, este será limitado pelo elemento em suprimento relativamente pequeno.

Os estudos atuais centram-se principalmente em C, N, e P. (por que?)

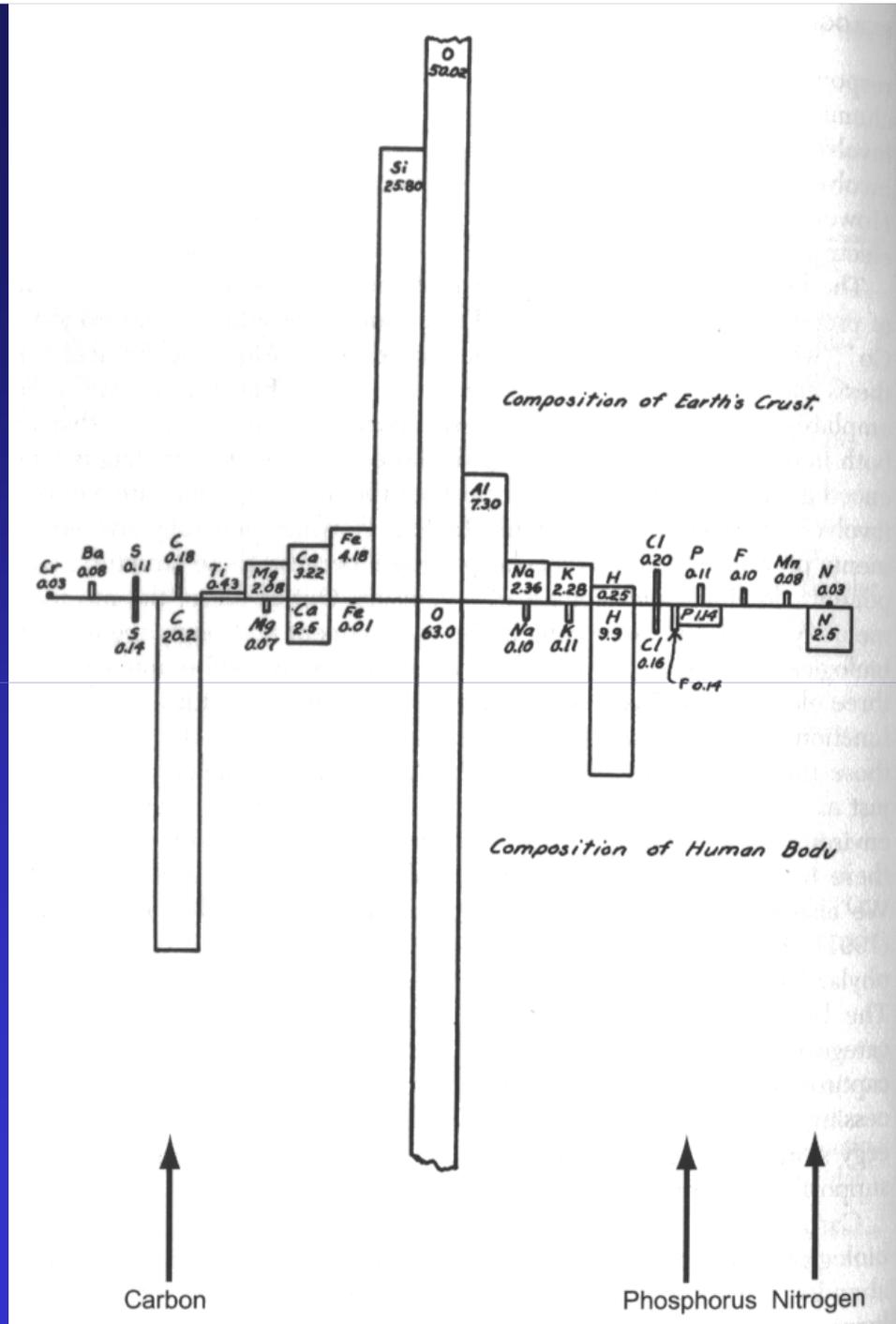
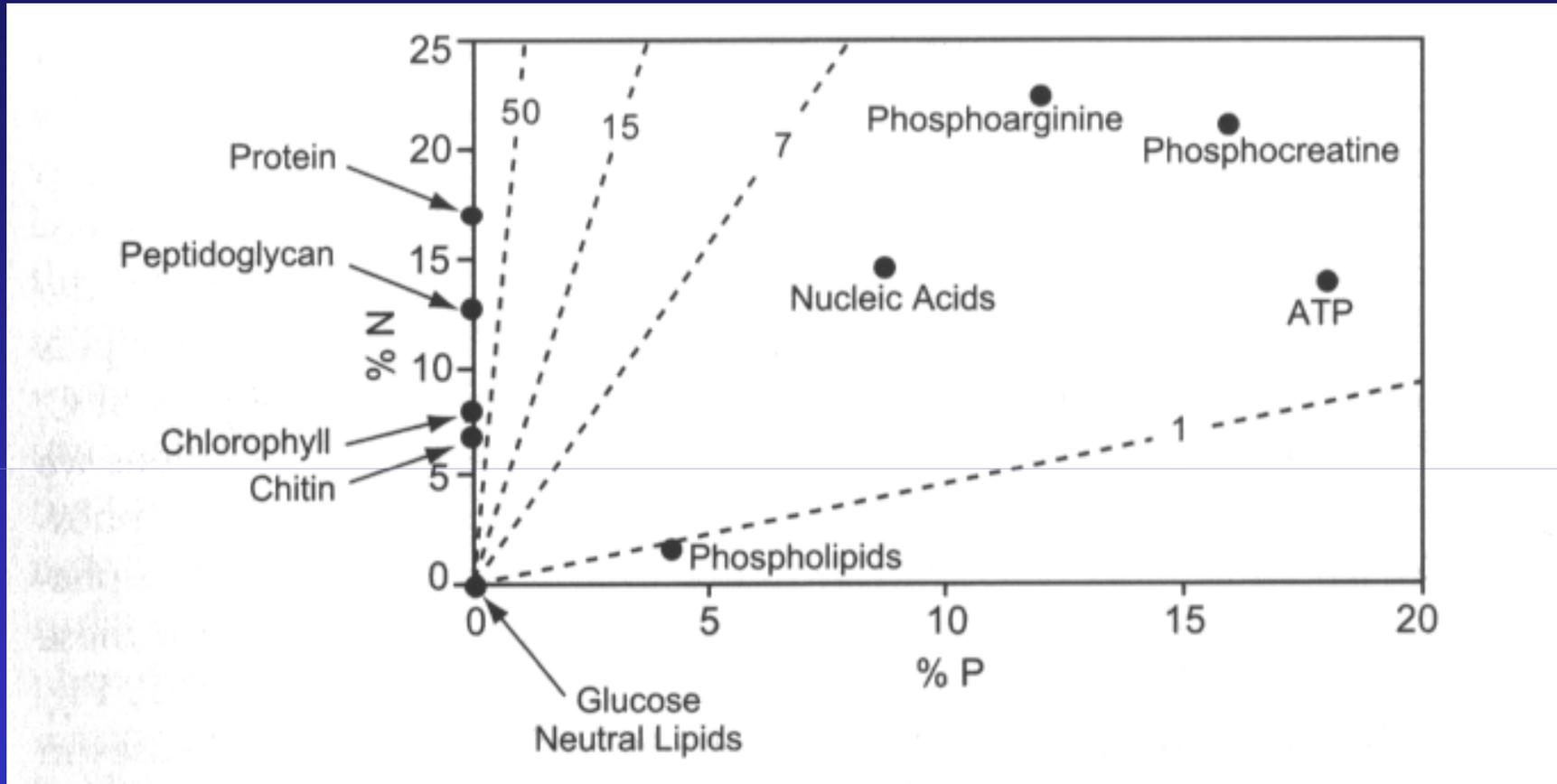
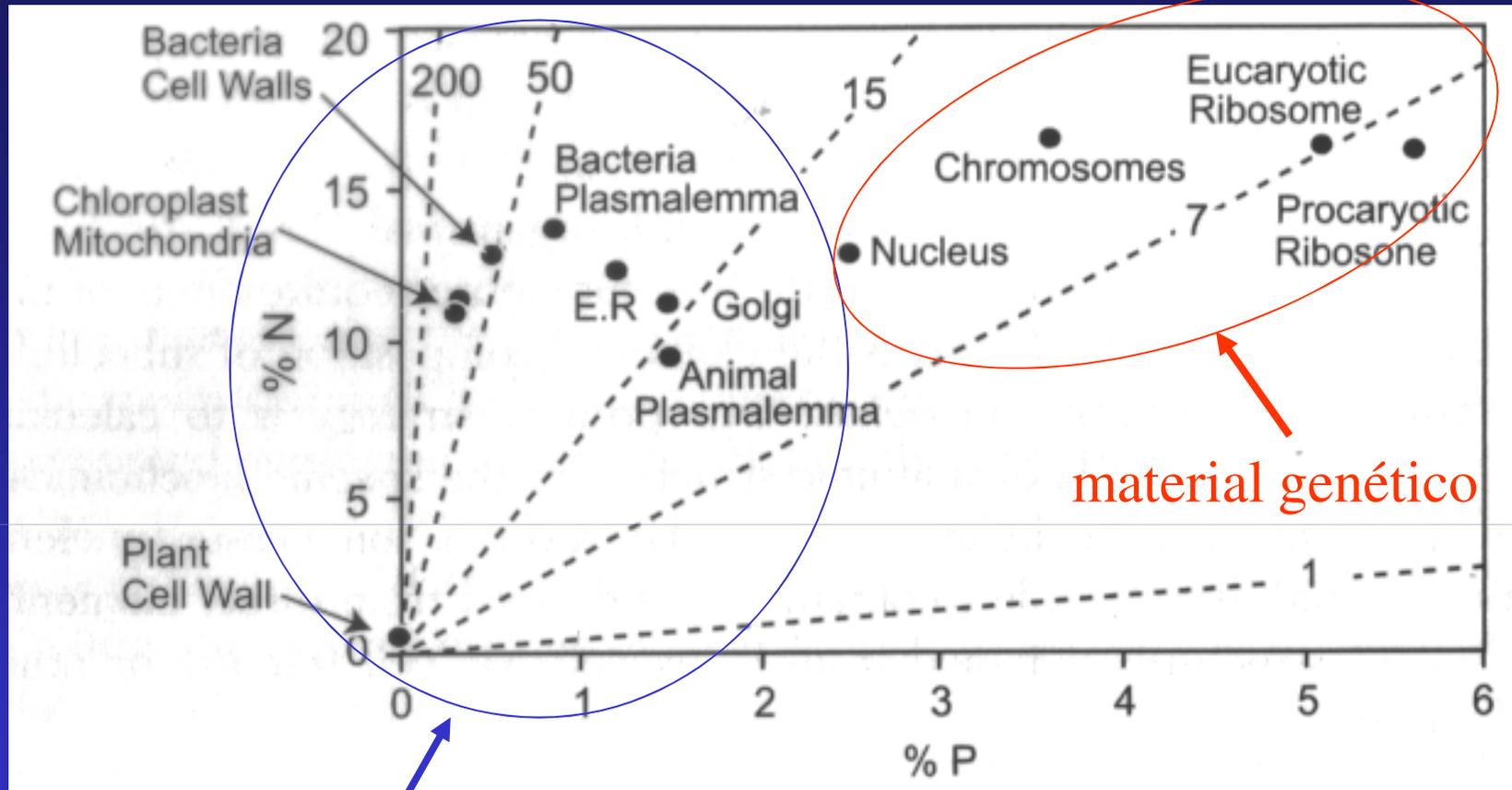


TABLE 2.2

The dominant classes of ubiquitous biological materials that contain C, N, or P. Parentheses indicate that the element indicated is found only in certain forms of the biological material considered

<i>Biological Material</i>	<i>Examples</i>	<i>Functions</i>	<i>Comments</i>
Protein: C, N, (P)	Collagen, RUBISCO	Structure, regulation, communication, metabolism	Average N content of the 20 amino acids in proteins is 17%
Nucleic acids: C, N, P	DNA, mRNA, tRNA, rRNA	Storage, transmission, and expression of genetic information	DNA content is conservative; RNA:DNA is typically greater than 5:1 by mass; rRNA dominates total RNA
Lipids: C, (N), (P)	Phospholipids, neutral lipids	Cell membranes, energy storage	Carbon-rich molecules; phospholipids are relatively minor components of cells (<5% of total mass)
Energetic nucleotides: C, N, P	ATP, phosphocreatine	High-energy carrier or storage molecules	ATP is only approximately 0.05% of invertebrate body mass
Carbohydrates: C, (N)	Glucose, starch, glycogen, cellulose, lignin, chitin, peptidoglycan	Energy storage, structure	Generally lacking in N and P (peptidoglycan and chitin are exceptions but still have relatively low % N)
Pigments: C, N	Chlorophyll	Light absorption	Chlorophyll is 6.5% N
Inorganic materials: C, P	polyphosphate, hydroxyapatite, CaCO ₃	Nutrient and energy storage, mechanical support and protection	In some situations, polyphosphate can be a major storage pool in bacteria, algae, fungi, and some higher plants, but not in metazoans





Material
estrutural

material genético

A produção requer tanto
materiais genéticos quanto
estruturais.

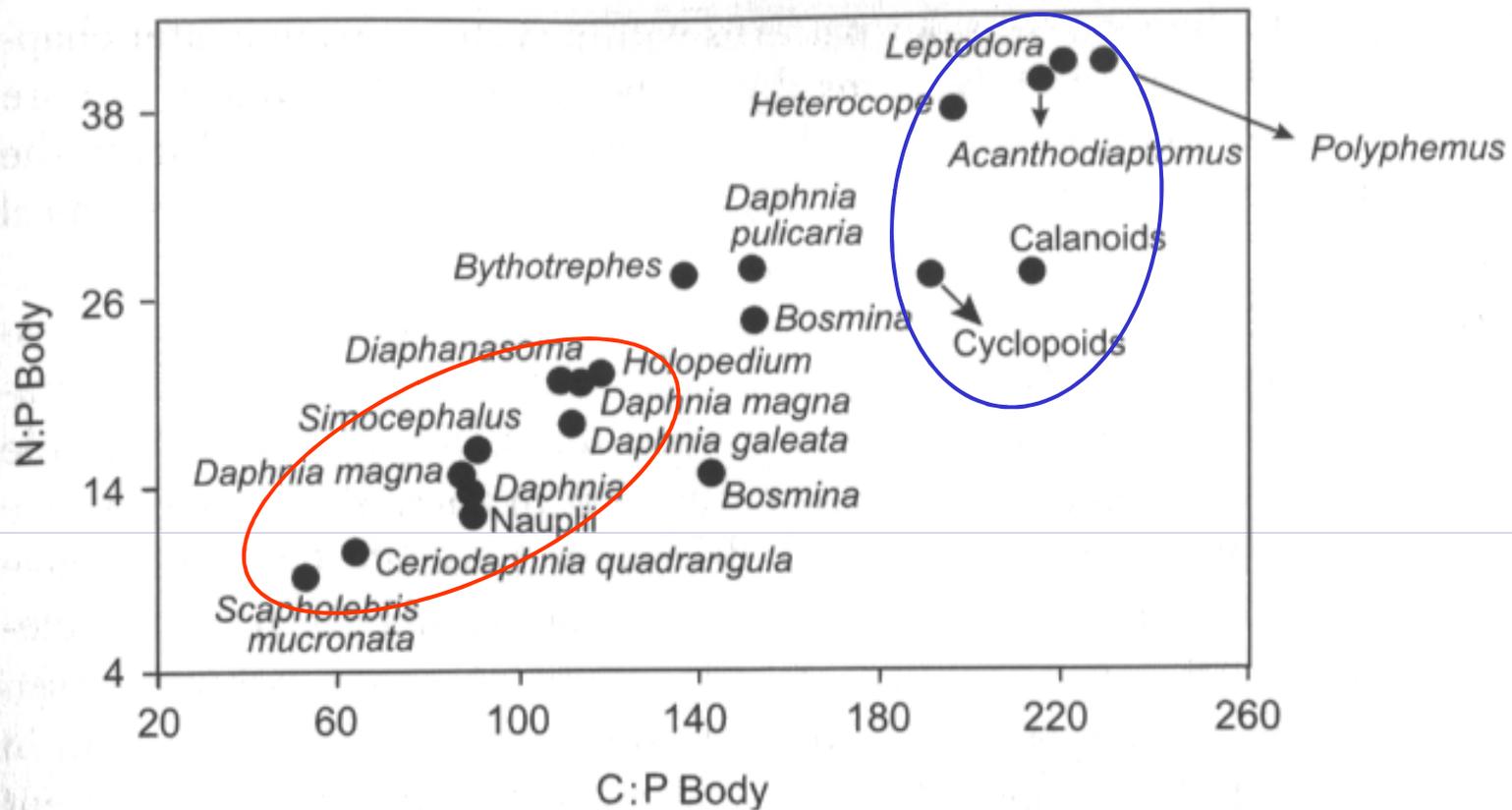
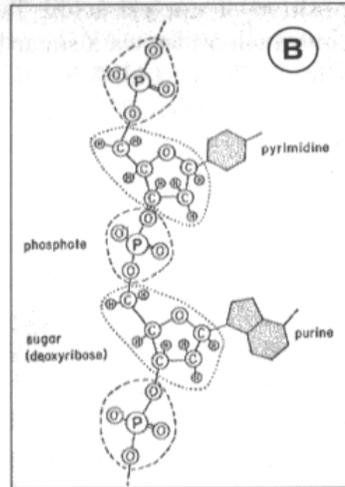
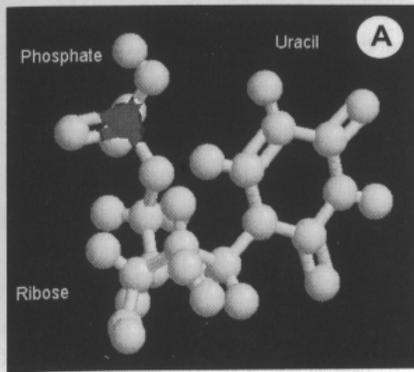
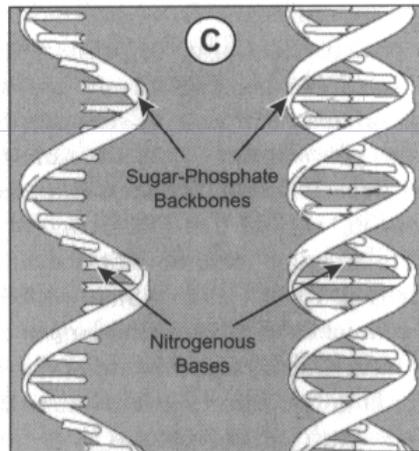


Fig. 4.2. Interspecific variation in the elemental composition of various taxa of freshwater zooplankton (cladocerans: *Bosmina*, *Bythotrephes*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Diaphanasoma*, *Holopedium*, *Polyphemus*, *Scapholeberis*, *Simocephalus*; copepods: others).



Single-Stranded (RNA)
A, G, C, U

Double-Stranded (DNA)
A, G, C, T



Stoichiometry of the Central Dogma

Nucleotides and Nucleic Acids

1 Phosphate : 1 Sugar : 1 Nitrogenous Base

Pyrimidines	Purines
Cytosine - N:P = 3	Adenine - N:P = 5
Uracil - N:P = 2	Guanine - N:P = 5
Thymine - N:P = 2	

DNA Codons

6 Phosphates : Amino Acid
(Double-Stranded)

mRNA Codons

3 Phosphates : Amino Acid
(Single-Stranded)

tRNA

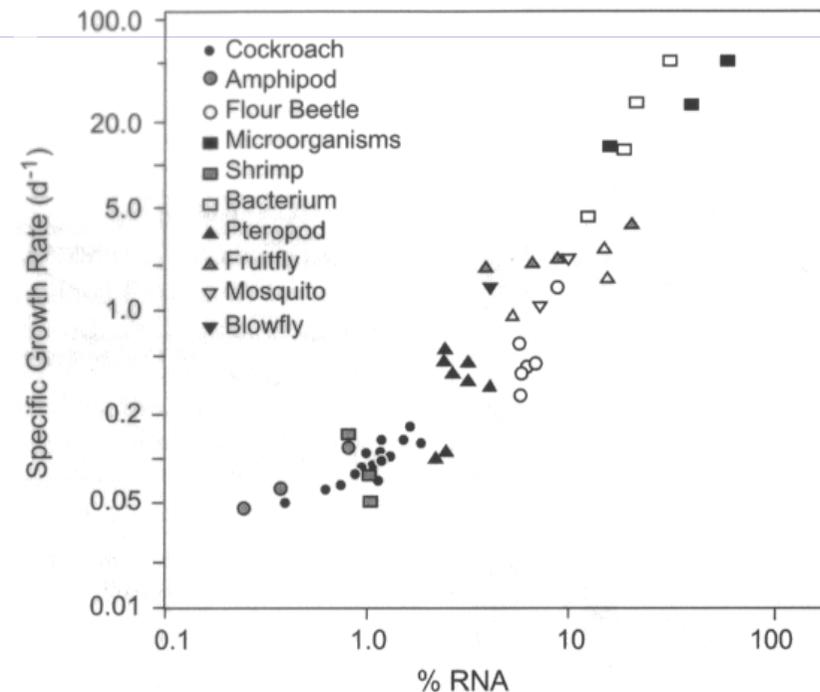
75-95 Phosphates : tRNA

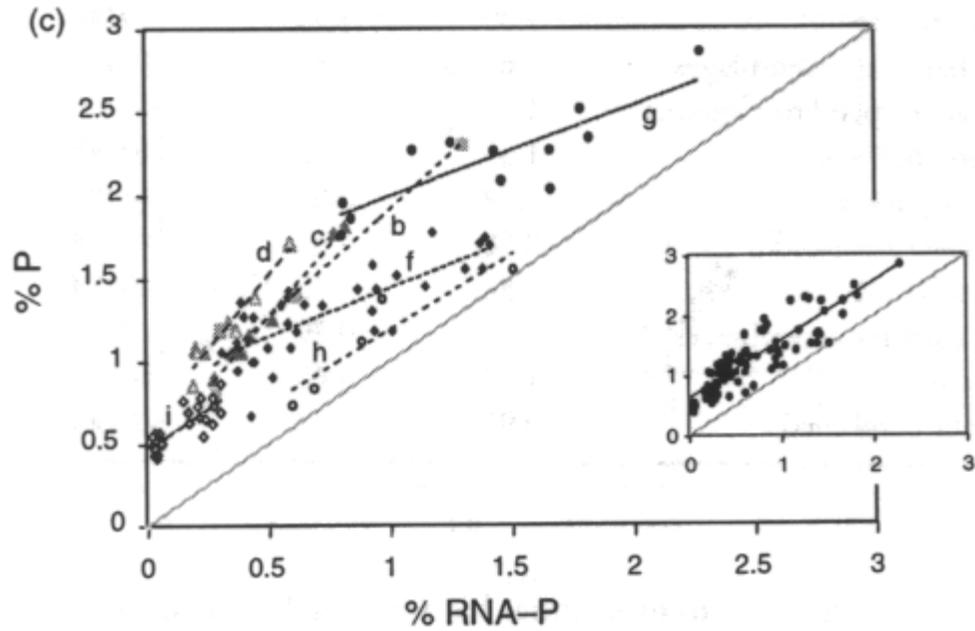
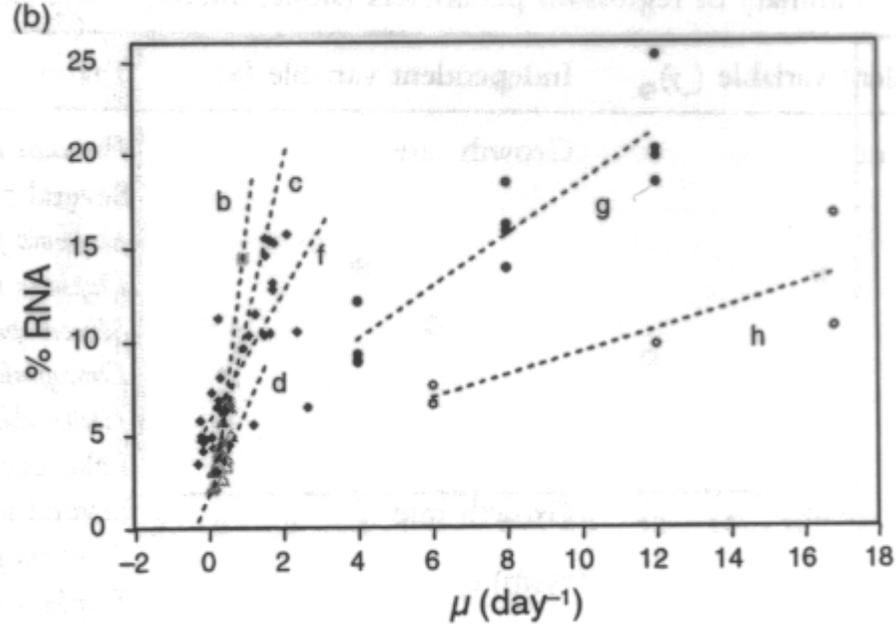
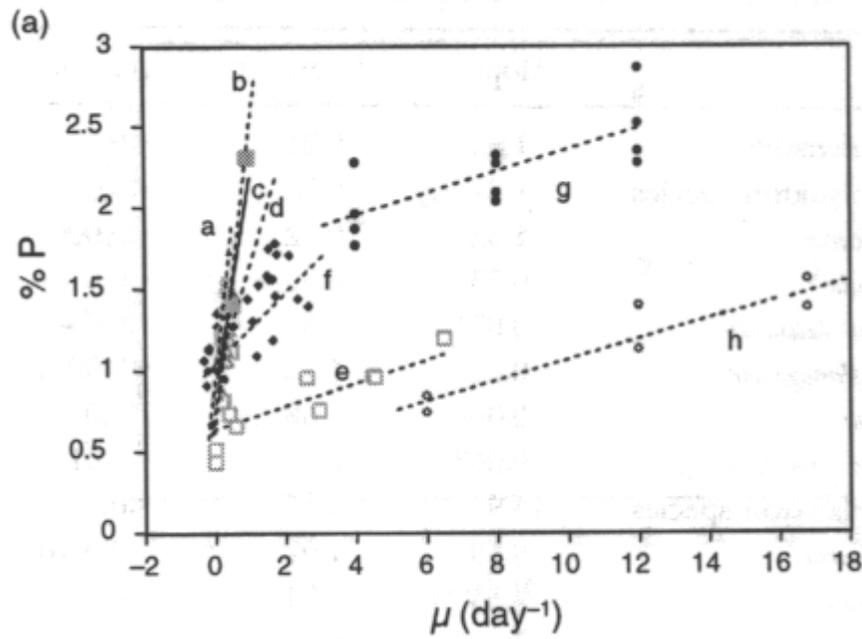
rRNA

~4700 Phosphates : Ribosome

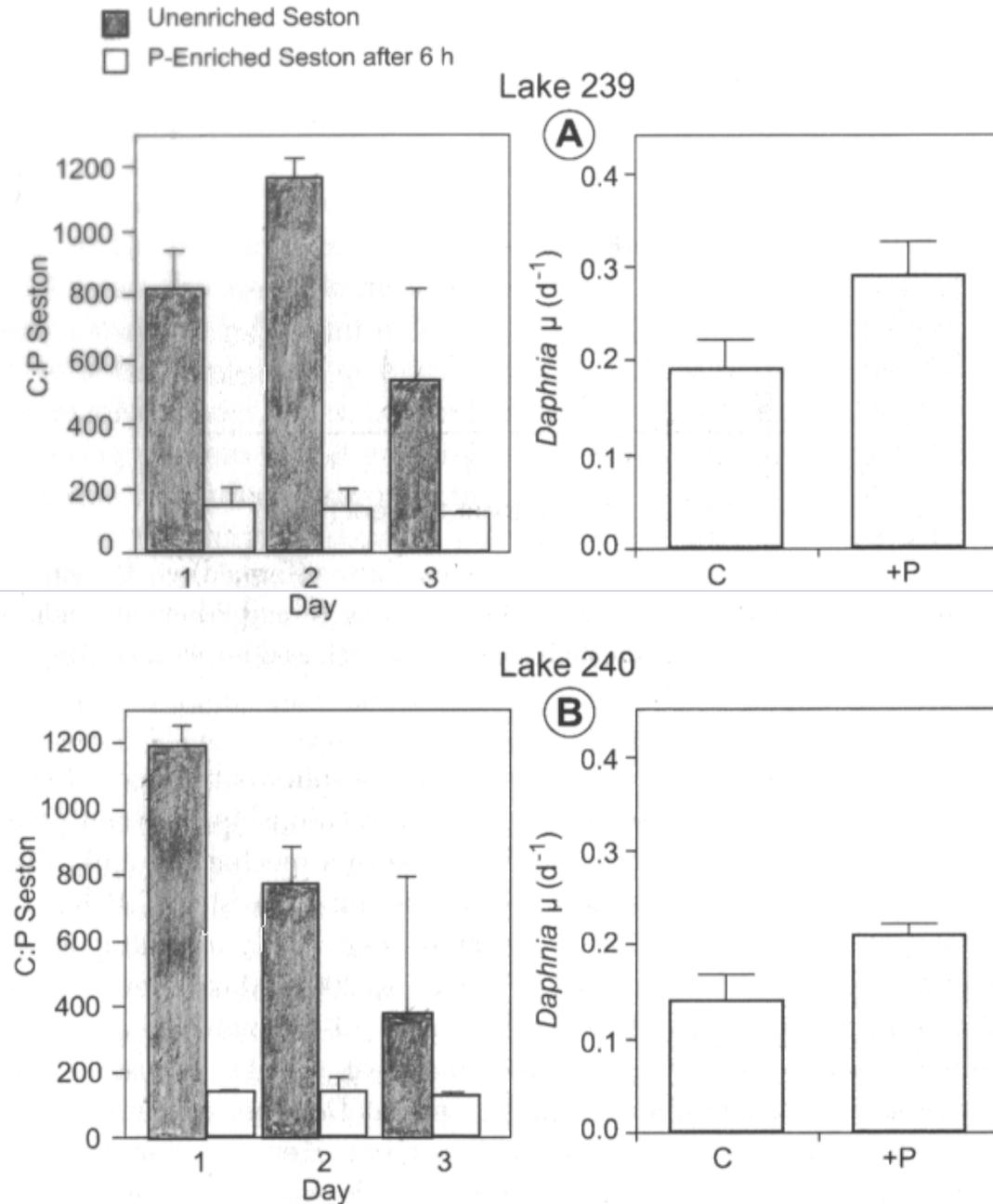
Fig. 2.3. Several representations of the stoichiometry of nucleotides and nucleic acids, emphasizing phosphorus. A. Ball and stick model of a nucleotide (nitrogenous base plus sugar plus phosphate). B. A portion of a single strand of DNA, showing the location of the sugar phosphate backbone relative to the nitrogenous bases. C. Comparison of single-stranded RNA and double-stranded DNA. The sugar:phosphate:base stoichiometry is the same for both. This figure also gives some of the key stoichiometric quantities involved in the DNA-RNA-protein central dogma of molecular biology and highlights the N- and especially P-intensive nature of storing and processing genetic information. Panel B is reprinted from Watson (1968).

- Crescimento e reprodução requerem síntese de RNA
- RNA são moléculas ricas em P
- Alto conteúdo corporal de P significa alto conteúdo de RNA, o que sugere alta taxa de crescimento (como vimos antes)
- **Hipótese da taxa de crescimento**

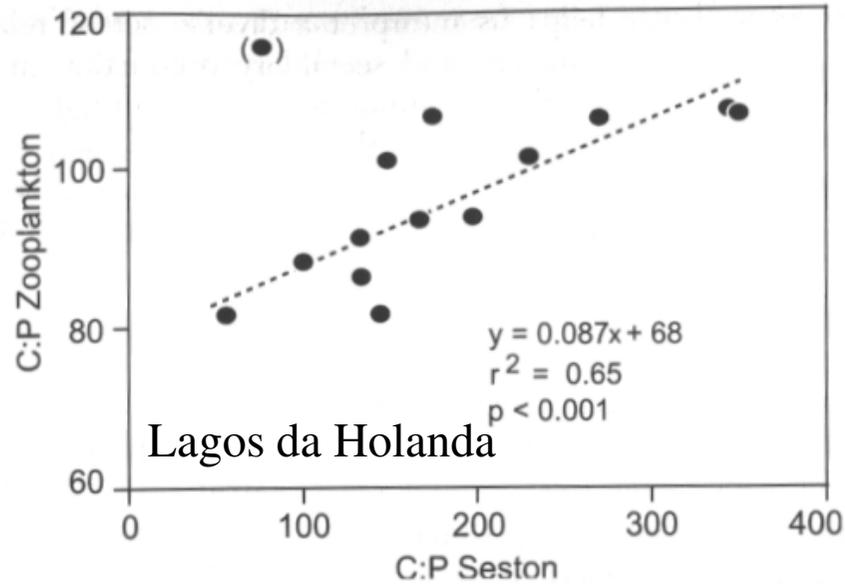




- *Portunus trituberculatus* (a)
- Zooplankton species (b)
- ▲ *Daphnia pulicaria* (c)
- △ *Daphnia galeata* (d)
- *Mixodiaptomus laciniatus* (e)
- *Drosophila melanogaster* (f)
- *Escherichia coli* (g)
- Lake bacteria (h)
- ◇ *Sibinia setosa* (i)



Se a razão X:P do alimento é muito maior do que a razão X:P da biomassa do zooplâncton, espera-se que o crescimento e a produção do zooplâncton seja limitada por P em relação a X.



Consumidores ricos em P

Cons. pobres em P

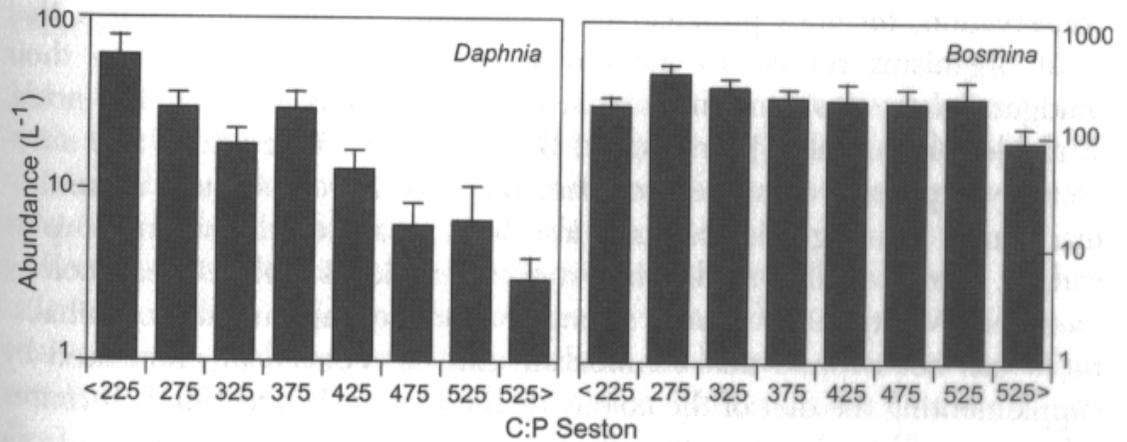


Fig. 5.14. Abundance of P-rich (*Daphnia*) and P-poor (*Bosmina*) zooplankton as a function of seston C:P for three Dutch lakes (note logarithmic scale). Bars show mean abundance ± 1 s.e. within the indicated ranges of seston C:P. The negative relationship for *Daphnia* and lack of relationship for *Bosmina* are consistent with stoichiometric predictions. Based on DeMott and Gulati (1999).

A estequiometria ecológica é interessante porque ...

- É conceitualmente simples: balanço de massa, razões simples
- É operacionalmente simples: analisador C/N, análise padrão de P
- “Moedas” constantes: elementos C, N, P
- Tem aplicações em escalas espaciais, temporais e estruturais amplas

Cuidados ...

- Características bioquímicas vs elementares do alimento
- Síntese de RNA requer P, mas crescimento e produção demandam muito mais do que a síntese de RNA
- Fisiologia do consumidor .. Especialmente o processo de assimilação
- Observações de campo contraditórias
- Ainda poucos dados para sistemas marinhos

Considerando a bioquímica e a fisiologia

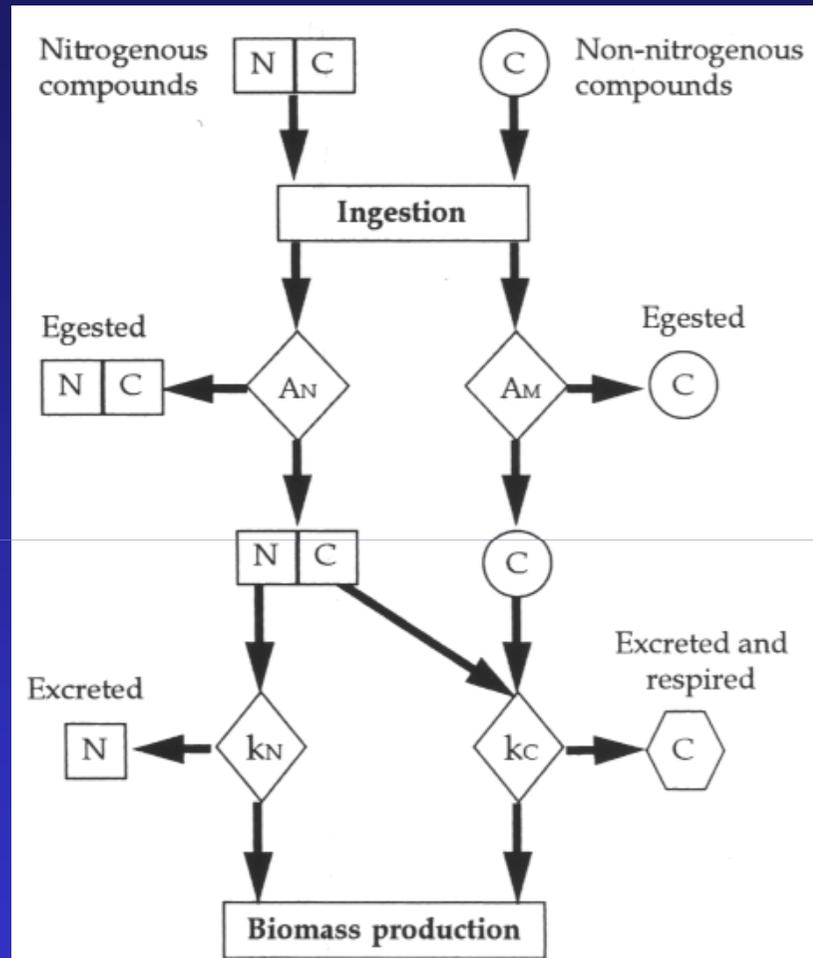


Fig. 2. Schematic diagram of relationship between food biochemistry, food elemental composition and physiology of consumer. N = nitrogen; C = carbon; A_N = assimilation efficiency for nitrogenous compounds; A_M = assimilation efficiency for non-nitrogenous compounds; k_N = net growth efficiency for nitrogen; k_C = net growth efficiency for carbon. Idea from Anderson and Hessen (1995). Tang & Dam (1999) *Oikos* 84:537-542

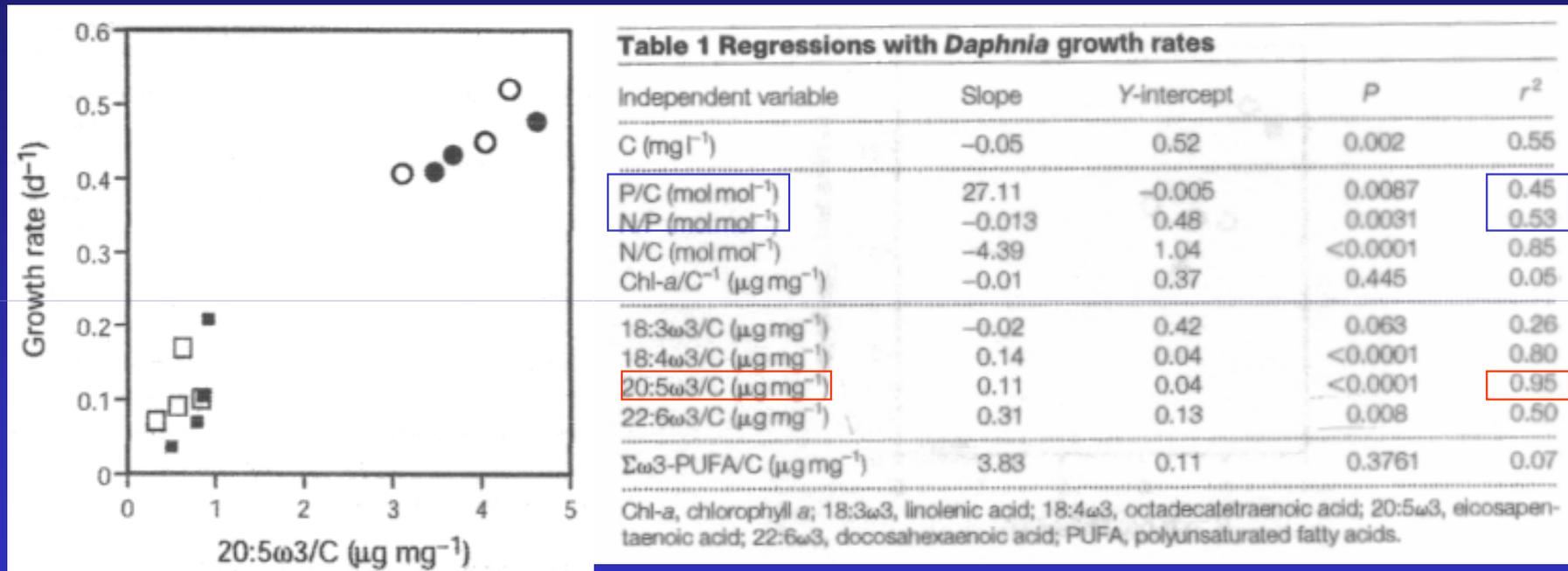
Na natureza os substratos alimentares não existem como elementos, mas sempre como compostos mais complexos.

Como um elemento é processado por um consumidor é ditado pela bioquímica dos compostos nos quais o elemento está presente.

O carbono estrutural (p.ex., sob a forma de celulose) é assimilado com baixa eficiência. Portanto, um alto conteúdo de carbono no seston não garante um suprimento adequado de carbono para os consumidores.

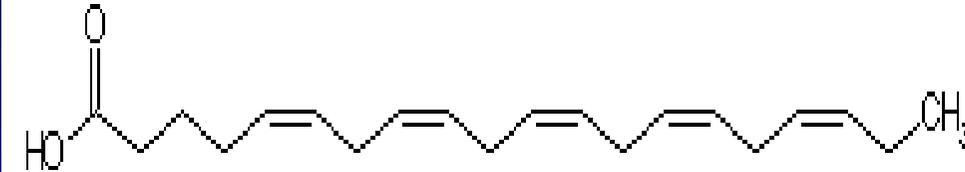
Considerando observações de campo

Müller-Navarra et al. (2000). Um ácido graxo altamente não saturado prediz a transferência de carbono entre produtores primários e secundários. *Nature* 403: 74-77.



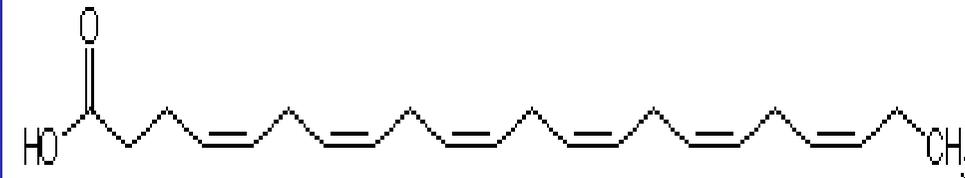
Ácidos graxos específicos podem explicar melhor as taxas observadas de crescimento do que as razões elementares no alimento.

Ácidos graxos de cadeia longa n-3 polinsaturados (n-3 PUFA)



Ácido Eicosapentanóico (20:5) (EPA)

- Crescimento e desenvolvimento de organismos marinhos



Ácido Docosahehexanóico (22:6) (DHA)

- Produção de ovos no zooplâncton

Fontes de (n-3) PUFA

- Fitoplâncton

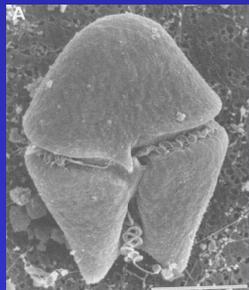
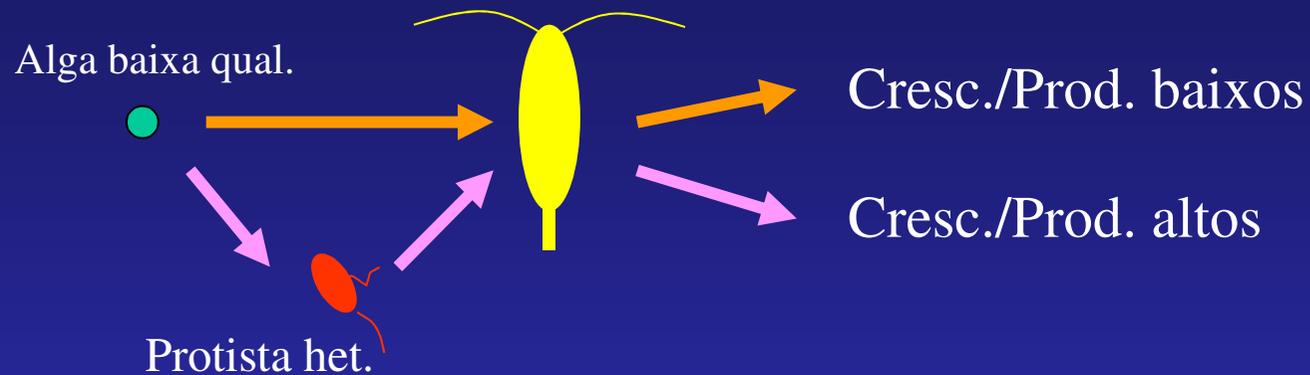
Ácido graxo	Bacillariophyceae	Chrysophyceae	Xanthophyceae	Dinophyceae	Cryptophyceae	Chlorophyceae	Prasinophyceae	Rhodophyceae
EPA 20:5 (n-3)	9.5	15.1	21.8	7.4	13.8		7.5	17.4
DHA 22:5 (n-3)	1.4	11.2	3.0	25.4			1.4	

Sargent (1976). Dados em porcentagem de peso

% ration	Hetero. protist	Zooplankton	Region	Period	Reference
7.3–74	Dino., Ciliates	Mixed copepods	South Georgia (Antarctic)	Austral summer	Atkinson (1994)
16–100	Ciliates	Mixed copepods	Oregon coast (USA)	Non-bloom	Fessenden & Cowles (1994)
3–41	Mixed	<u>Acartia tonsa</u>	Terrebonne Bay (USA)	Year-round	Gifford & Dagg (1988)
11–59	Dino., Ciliates	<u>Neocalanus plumchrus</u>	Subarctic N. Pacific	June	Gifford & Dagg (1991)
20–75	Dino., Ciliates	<u>Calanus</u> spp.	Greenland	Post-bloom	Levinsen et al. (2000)
90	Ciliates	<u>Oithona</u> spp.	Ross Sea	Austral summer	Lonsdale et al. (2000)
<1–10	Aloricate ciliates	<u>Acartia clausi</u> , <u>Centropages hamatus</u>	Temperate coastal waters	Summer	Tiselius (1989)
>50	Ciliates, Nano.	Mixed copepods	Subantarctic (New Zealand)	Aug–Oct	Zeldis et al. (2002)

A composição do “seston” pode não ser um indicador confiável da qualidade de alimento para o zooplâncton. Além disto, processos trofodinâmicos podem alterar a bioquímica do alimento para os consumidores.

Modificação trófica da qualidade do alimento por protistas heterotróficos



Gyrodinium dominans

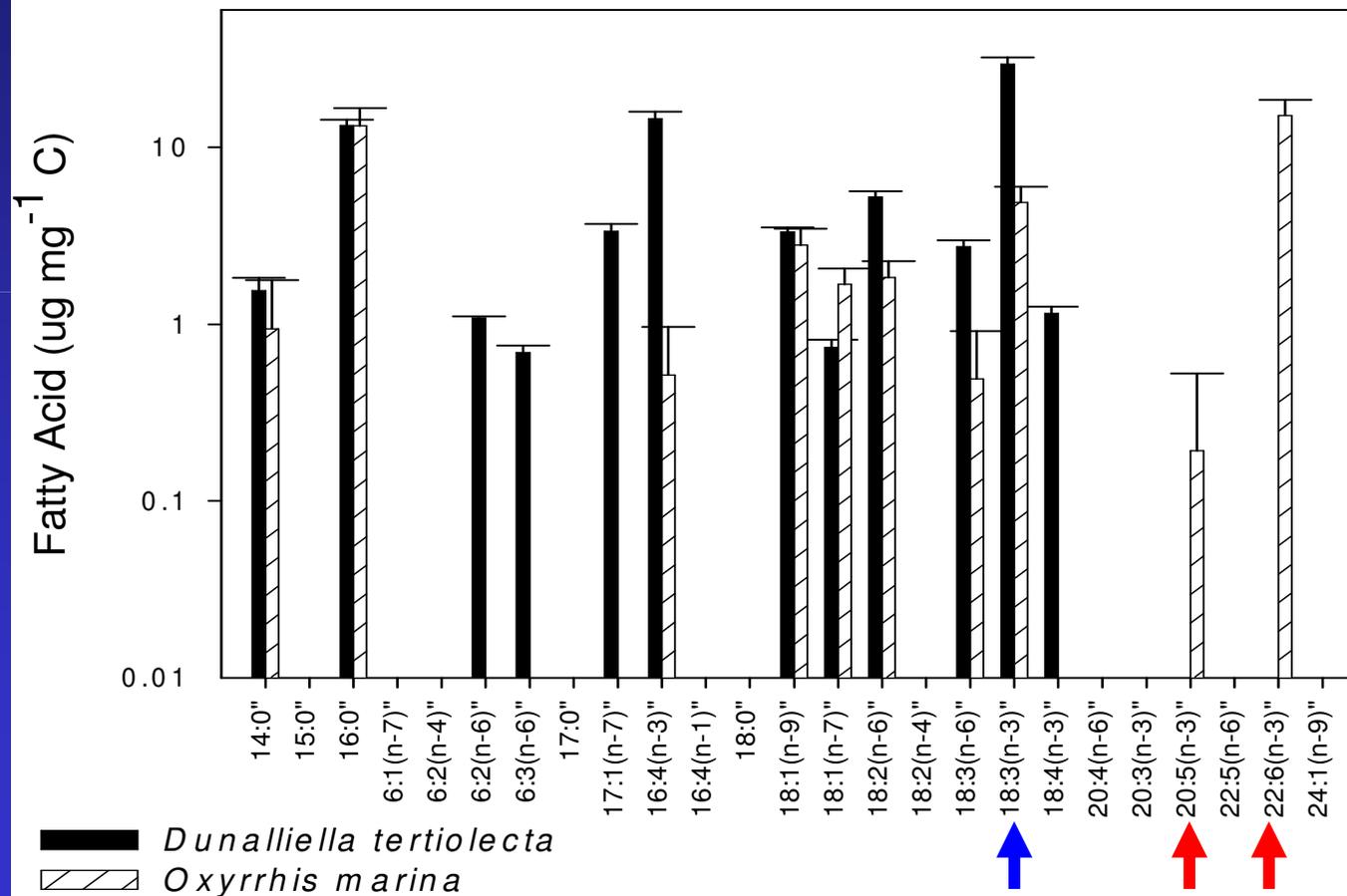


Oxyrrhis marina

Como níveis tróficos intermediários, os protistas heterotróficos podem modificar ou aumentar o suprimento de nutrientes essenciais em direção ao topo da cadeia alimentar.

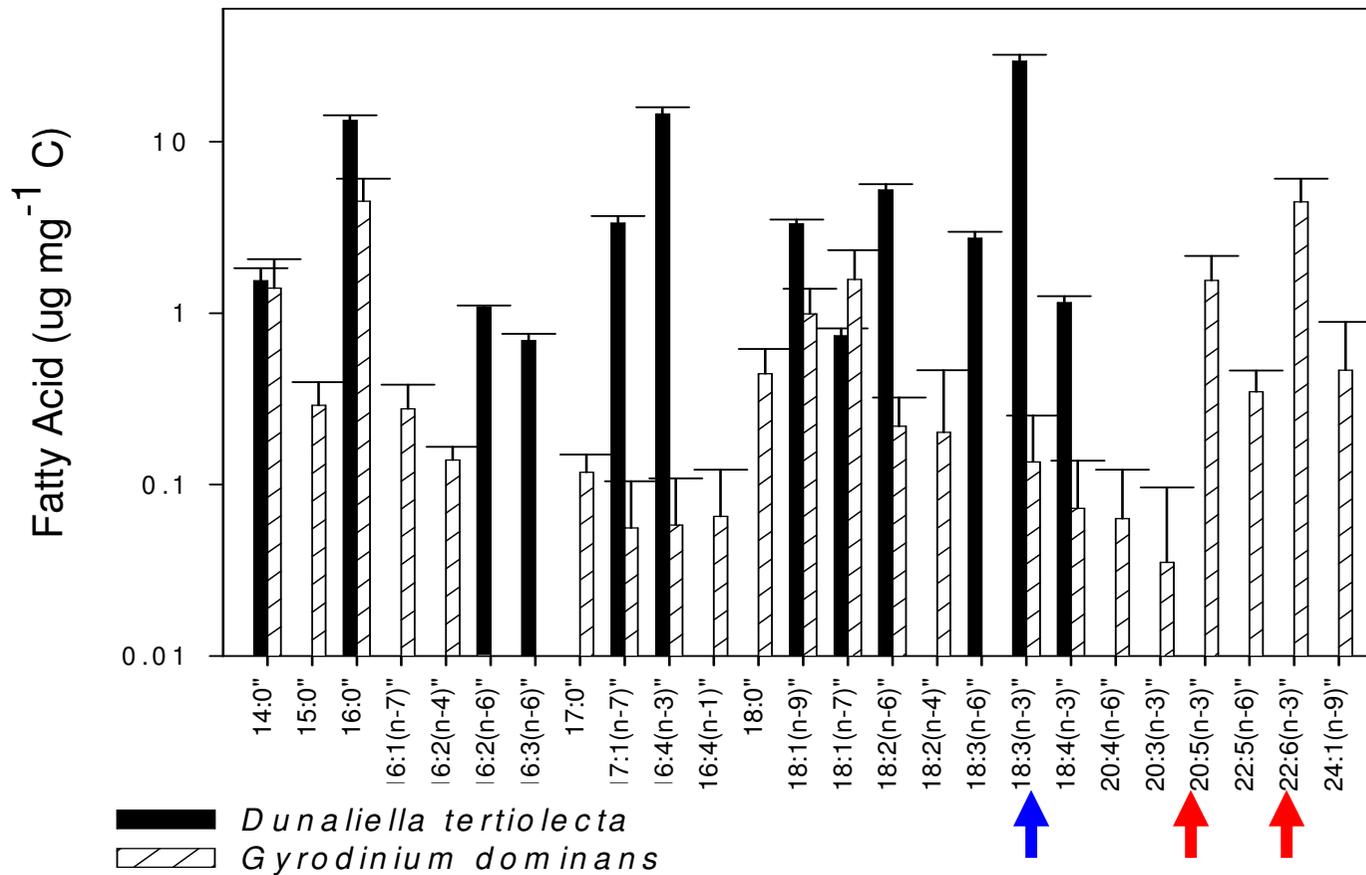
Perfis de ácidos graxos: Protozoários e algas como alimento

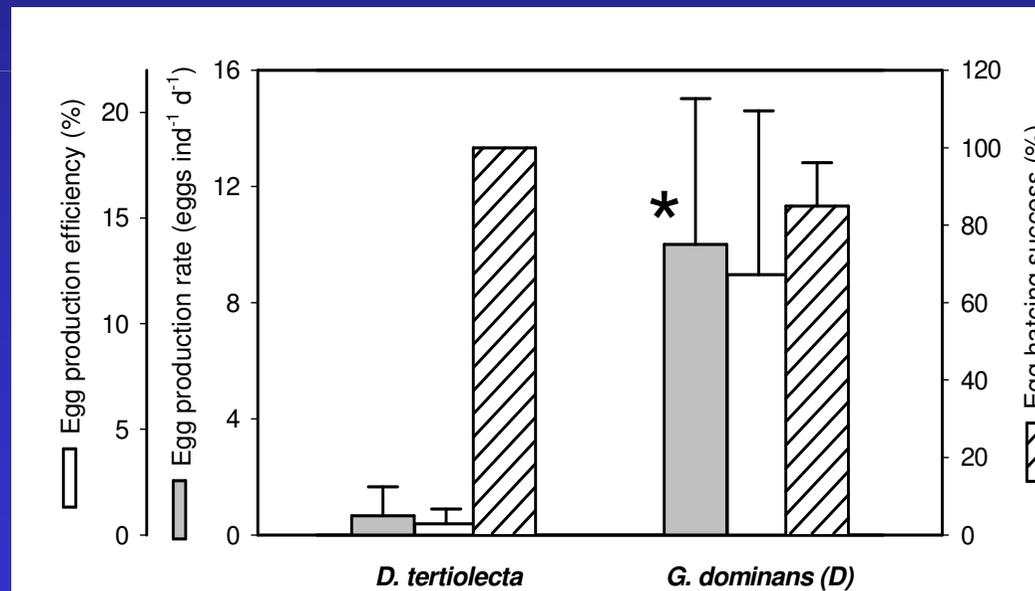
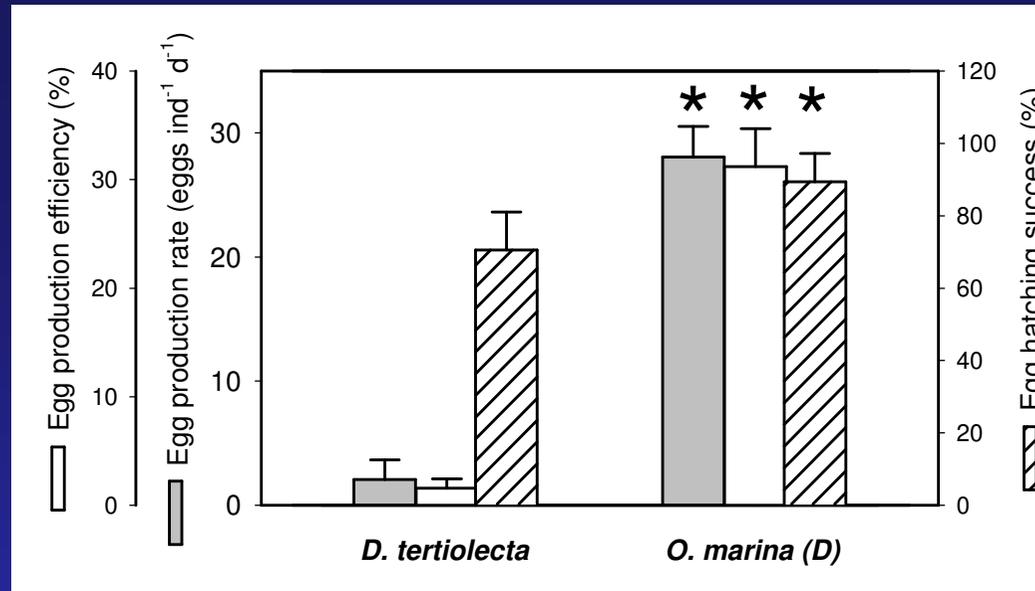
A. Veloza; dados ñ publ.



Perfis de ácidos graxos: Protozoários e algas como alimento

A. Veloza; unpubl. data





Estequiometria elementar	Bioquímica
Pequeno número de elementos: C, N, P	Grande número de compostos bioquímicos. Muitos permanecem não testados.
As principais “moedas” permanecem constantes no sistema: C, N, P	As formas químicas podem mudar de um nível trófico para outro. Muitos dos caminhos metabólicos permanecem desconhecidos
Procedimentos analíticos relativamente simples	Procedimentos analíticos complexos e caros.
Pode ser fácil de relacionar com ciclos de nutrientes e outros processos ecossistêmicos	Processos bioquímicos específicos ocorrem no nível orgânico. Difícil de extrapolar para o nível ecossistêmico.