

Síntese de Amido e Sacarose:

- **Sacarose:**

- principal forma de carboidrato translocada no floema (açúcar não-redutor)

- **Amido:**

- reserva estável e insolúvel de carboidrato armazenado em plastídeos

- Amido e Sacarose \Rightarrow sintetizados a partir de trioses fosfato (Ciclo de Calvin)

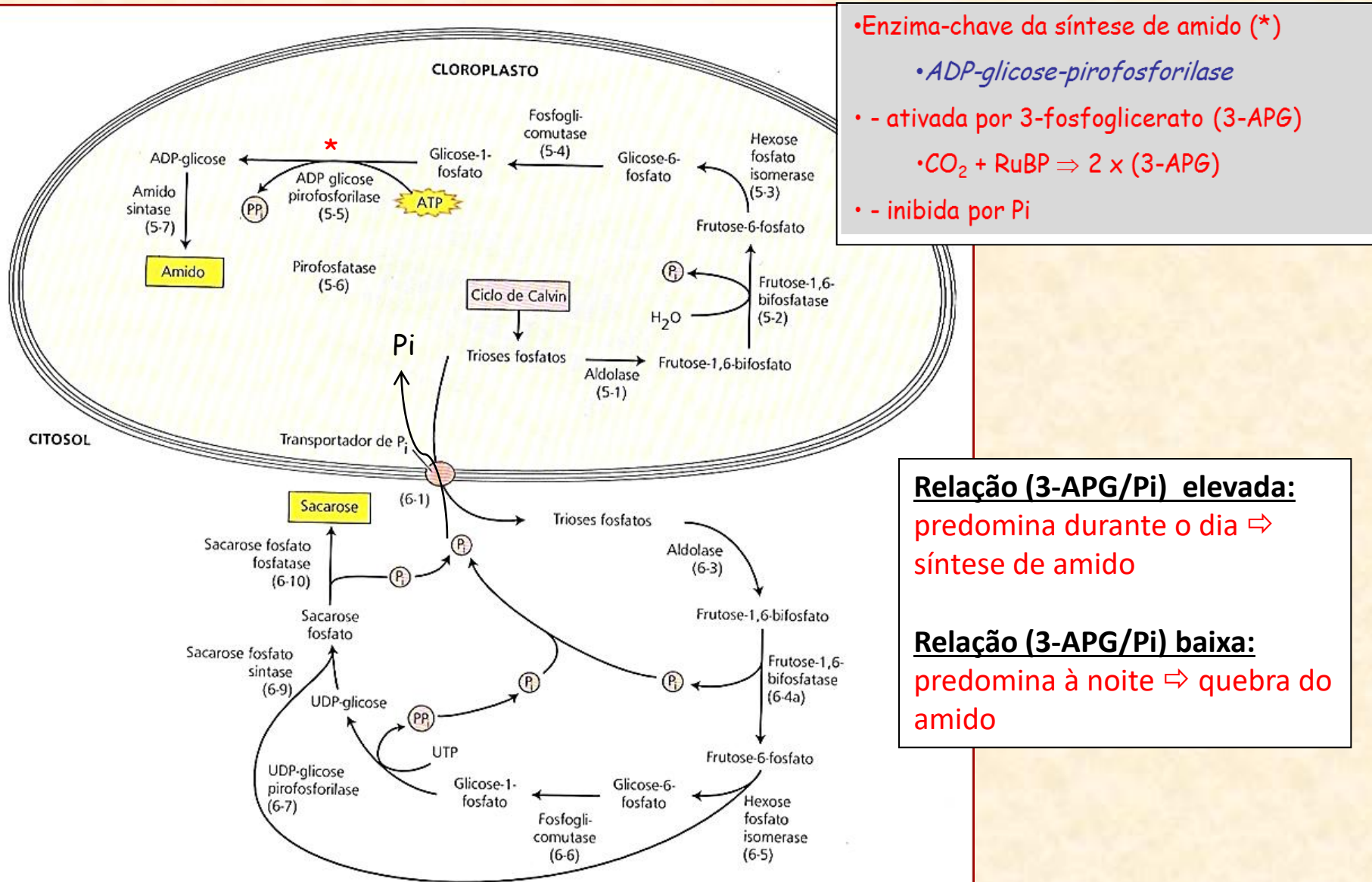
- **Síntese do Amido:**

- Cloroplastos (**etapas sucessivas**: iniciação; alongamento; ramificação; terminação)

- triose fosfato (3-PGAlD e DHAP) \Rightarrow aldolase \Rightarrow frutose-1,6-bifosfato \Rightarrow frutose-6-P-fosfatase \Rightarrow frutose-6-fosfato \Rightarrow hexose-fosfato-isomerase \Rightarrow glicose-6-fosfato \Rightarrow fosfoglicico-mutase \Rightarrow glicose-1-fosfato;
- **glicose-1-fosfato** \Rightarrow ADP-glicose pirofosforilase \Rightarrow **ADP-glicose** (açúcar nucleotídeo)
 - ADP-glicose pirofosforilase: (enzima chave da biossíntese de amido)

- **Final:**

- porção glicose da **ADP-glicose** é transferida à extremidade não-redutora (carbono 4) da *glicose* terminal da cadeia de amido em formação pela enzima amido-sintase (promove o alongamento da cadeia de amilose);
- A ramificação da amilose ocorre pela ação da enzima ramificadora pela inserção de uma ligação α -1,4 glucano em um carbono **6** de uma molécula de glicose.



- Enzima-chave da síntese de amido (*)
 - *ADP-glicose-pirofosforilase*
- - ativada por 3-fosfoglicerato (3-APG)
 - $\text{CO}_2 + \text{RuBP} \Rightarrow 2 \times (3\text{-APG})$
- - inibida por Pi

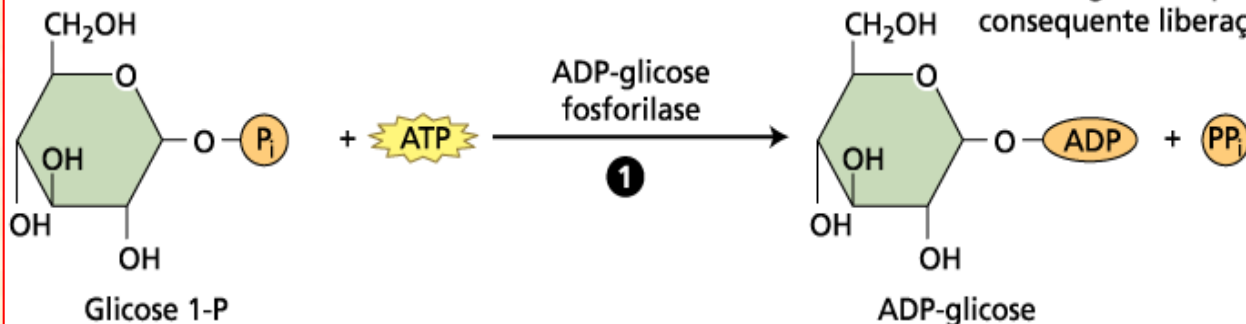
Relação (3-APG/Pi) elevada:
predomina durante o dia \Rightarrow síntese de amido

Relação (3-APG/Pi) baixa:
predomina à noite \Rightarrow quebra do amido

FIGURA 8.14 A síntese de amido e a sacarose são processos competidores que ocorrem no cloroplasto e no citosol, respectivamente. Quando a concentração de P_i citosólico é alta, a triose fosfato do cloroplasto é exportada para o citosol através de um transportador de P_i em troca de P_i, e a sacarose é sintetizada. Quando a concentração citosólica de P_i é baixa, a triose fosfato é retida dentro do cloroplasto, e o amido é sintetizado. Os números junto às setas remetem às Tabelas 8.5 e 8.6.

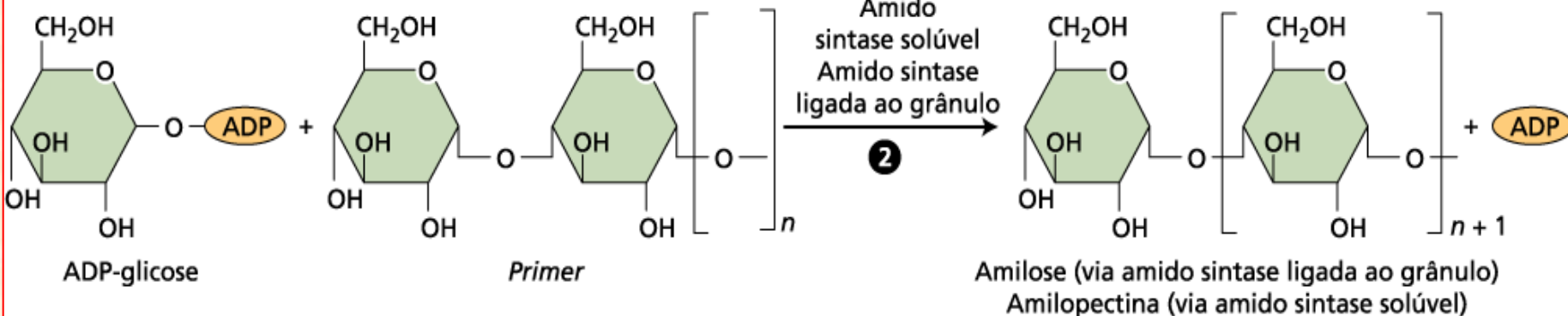
Síntese do Amido

Biossíntese de ADP-glicose



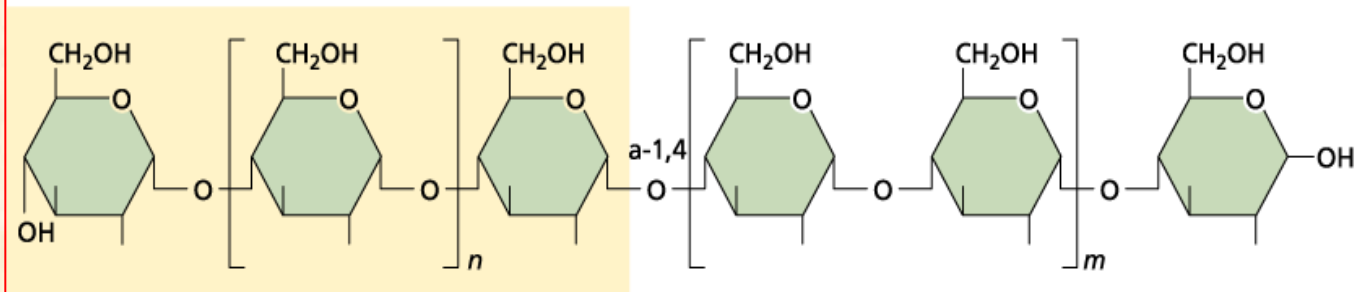
A enzima ADP-glicose pirofosforilase catalisa a formação de ADP-glicose a partir de ATP e glicose 1-fosfato com a consequente liberação de pirofosfato

Alongamento do amido

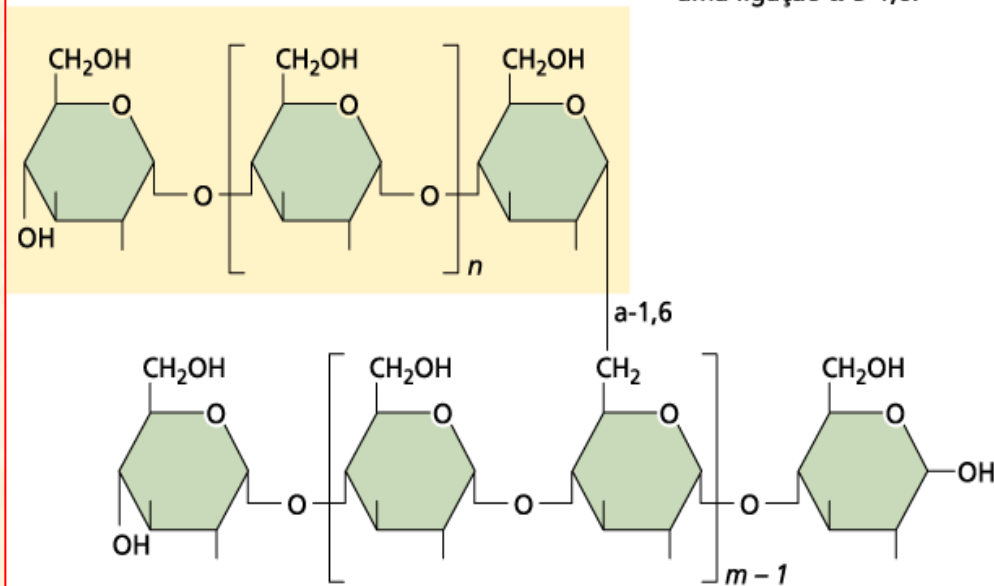


Amido sintases transferem a porção glicosil da ADP-glicose para a extremidade não redutora de um iniciador (*primer*) preexistente de glucano α -D-1,4, mantendo a configuração anomérica da glicose na ligação glicosídica.

Ramificação do amido



3 Enzima de ramificação



Enzimas de ramificação clivam as ligações α -D-1,4 e transferem o oligossacarídeo liberado para um glucano linear, formando uma ligação α -D-1,6.

FIGURA 8.15 A rota de síntese do amido: alongamento e ramificação do amido. A biossíntese do amido nas plantas é um processo complexo que inclui a biossíntese de um açúcar nucleotídeo ADP-glicose, a formação do iniciador (*primer*), alongamento do glucano ligado linearmente α -D-1,4, e várias reações de ramificação. O primeiro passo empenhado na biossíntese do amido é a formação da ADP-glicose (reação 1). O próximo passo é a adição

anômérica da glicose na ligação glicosídica.

sucessiva, pelo amido sintase, de porções glicosil por meio de ligações α -D-1,4 que alongam o polissacarídeo (reação 2). Existem múltiplas isoformas de amido sintase (ver texto para detalhes). A rota biossintética para a formação do iniciador (*primer*) permanece indefinível. Finalmente, enzimas de ramificação catalisam a formação de pontos de ramificação dentro das cadeias de glucanos (reação 3).

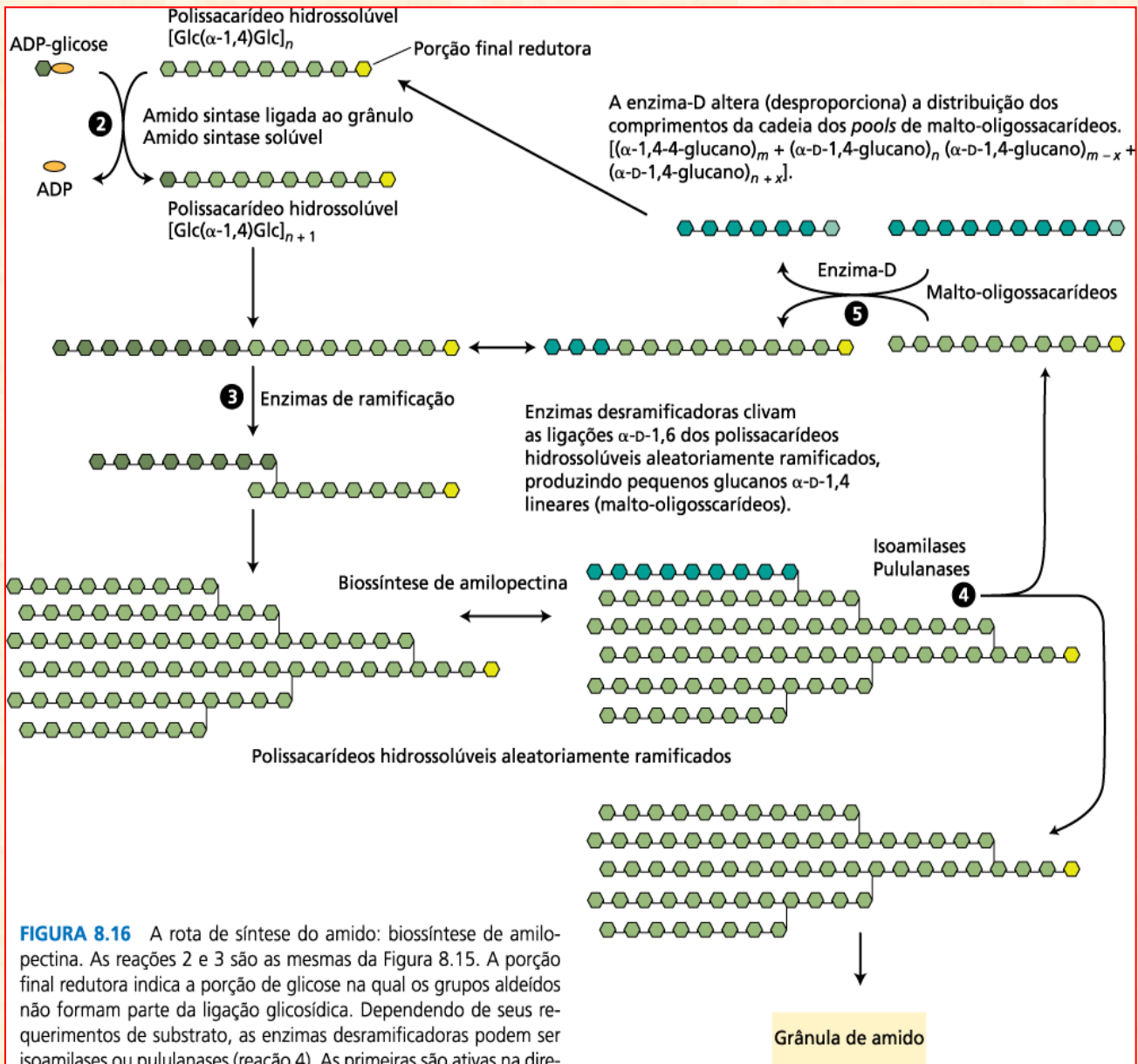


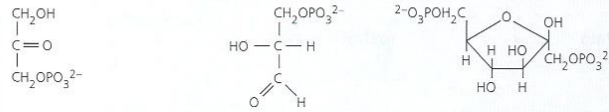
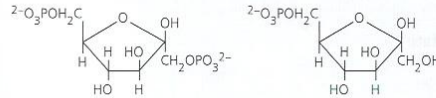
FIGURA 8.16 A rota de síntese do amido: biossíntese de amilopectina. As reações 2 e 3 são as mesmas da Figura 8.15. A porção final redutora indica a porção de glicose na qual os grupos aldeídos não formam parte da ligação glicosídica. Dependendo de seus requerimentos de substrato, as enzimas desramificadoras podem ser isoamilases ou pululanases (reação 4). As primeiras são ativas na direção dos ramos de amilopectina frouxamente espaçados, enquanto a última exibe alta atividade na direção dos ramos de polímero glucano estreitamente espaçados. Os malto-oligosacáridos liberados podem, por sua vez, constituir iniciadores (*primers*) adequados para as amido sintases ligadas aos grânulos (reação 2) ou servir como substrato para a enzima desproporcionante (enzima-D; reação 5). Em essência, a enzima-D catalisa a clivagem e a subsequente transferência

TABELA 8.5

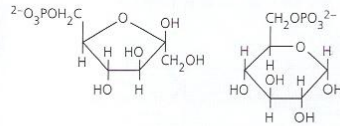
Reações da síntese do amido no cloroplasto a partir da triose fosfato

1. *Frutose-1,6-bifosfato aldolase*

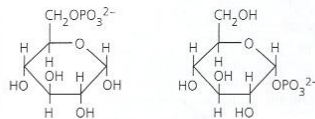
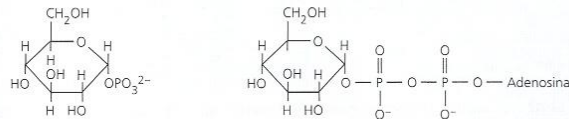
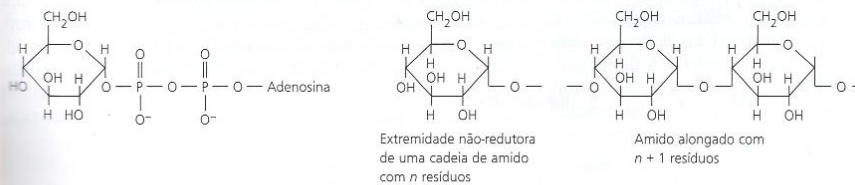
Diidroxiacetona-3-fosfato + gliceraldeído-3-fosfato → frutose-1,6-bifosfato

2. *Frutose-1,6-bifosfatase*Frutose-1,6-bifosfato + H₂O → frutose-6-fosfato + P_i3. *Hexose fosfato isomerase*

Frutose-6-fosfato → glicose-6-fosfato

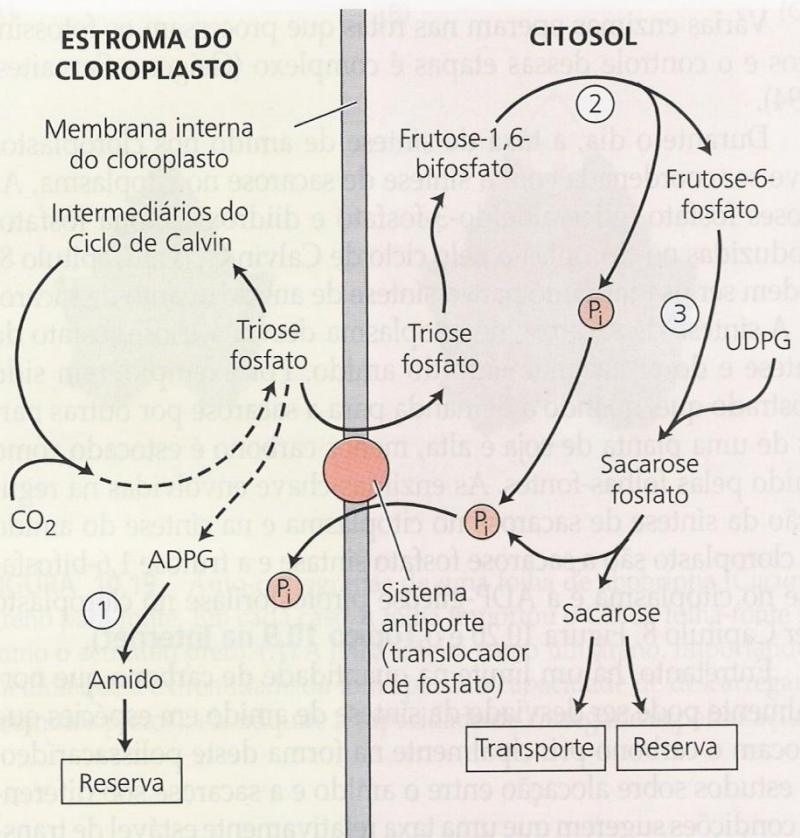
4. *Fosfoglicomutase*

Glicose-6-fosfato → glicose-1-fosfato

5. *ADP-glicose pirofosforilase*Glicose-1-fosfato + ATP → ADP-glicose + PP_i6. *Pirofosfatase*PP_i + H₂O → 2 P_i + 2 H⁺7. *Amido sintase*ADP-glicose + (1,4-a-D-glicosil)_n → ADP + (1,4-a-D-glicosil)_{n+1}

Notas: A reação 6 é irreversível e "desvia" a reação precedente para a direita.

P_i e PP_i significam respectivamente, fosfato inorgânico e pirofosfato.



Pouco Pi ⇒ predomina síntese de amido

Muito Pi ⇒ predomina síntese de sacarose

FIGURA 10.20 Um esquema simplificado para a síntese de amido e sacarose durante o dia. A triose fosfato, formada no ciclo de Calvin, pode ser utilizada na formação de amido no cloroplasto ou transportada para o citosol em troca de fosfato inorgânico (Pi), via translocador de fosfato na membrana interna do cloroplasto. A membrana externa do cloroplasto é permeável a moléculas e foi omitida aqui para simplificar o esquema. No citosol, a triose fosfato pode ser convertida em sacarose para sua estocagem no vacúolo ou para transporte. As enzimas-chave envolvidas são a amido sintetase (1), frutose-1,6-bifosfatase (2) e a sacarose fosfato sintase (3). A segunda e a terceira enzimas, juntamente com a ADP-glicose pirofosforilase, a qual forma a glicose adenosina difosfato (ADPG), são enzimas reguladas na síntese de amido e sacarose (ver Capítulo 8). UDPG, glicose uridina difosfato (Preiss, 1982).

Quebra do Amido nas Folhas

Durante o dia a **sacarose** flui continuamente a partir do **citossol** das folhas para os **tecidos drenos**, enquanto o **amido** se acumula nos **cloroplastos**. À noite o conteúdo de **amido** nos cloroplastos cai para sustentar a exportação de **sacarose** para outros órgãos.

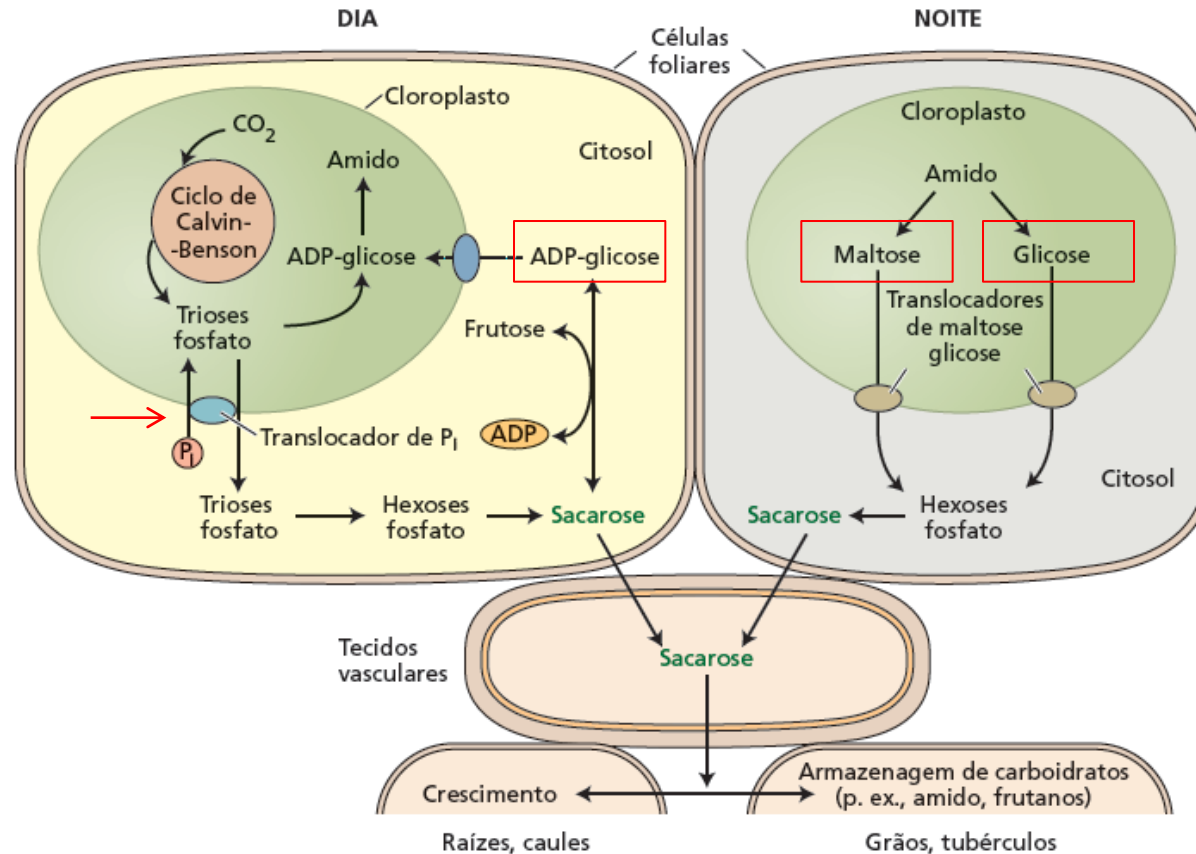


Figura 8.14 Mobilização do carbono em plantas terrestres. Durante o dia, o carbono assimilado fotossinteticamente é utilizado para a formação de amido no cloroplasto ou é exportado para o citossol para a síntese de sacarose. Estímulos externos e internos controlam a partição entre amido e sacarose. Trioses fosfato do ciclo de Calvin-Benson podem ser utilizadas para (1) a síntese de ADP-glicose (o doador de glicosil para a síntese do amido) no cloroplasto ou (2) a translocação para o citossol para a síntese de sacarose. Durante a noite, a clivagem das ligações glicosídicas do amido libera maltose e glicose, que fluem através do envoltório do cloroplasto para suplementar o *pool* de hexoses fosfato e contribuir para a síntese de sacarose. O transporte através do envoltório do cloroplasto, rea-

lizado por translocadores para fosfato, maltose e glicose, transmite informações entre os dois compartimentos. Como consequência da síntese diurna e da degradação noturna, os níveis de amido do cloroplasto são máximos durante o dia e mínimos durante a noite. Esse amido de transição serve como a reserva de energia noturna que proporciona um suprimento adequado de carboidratos para as plantas terrestres, e também como uma válvula de escape diurna que aceita o excesso de carbono quando a assimilação fotossintética de CO₂ prossegue mais rapidamente do que a síntese de sacarose. Diariamente, a sacarose liga a assimilação de carbono inorgânico (CO₂) nas folhas à utilização de carbono orgânico para o crescimento e a armazenagem em partes não fotossintetizantes da planta.

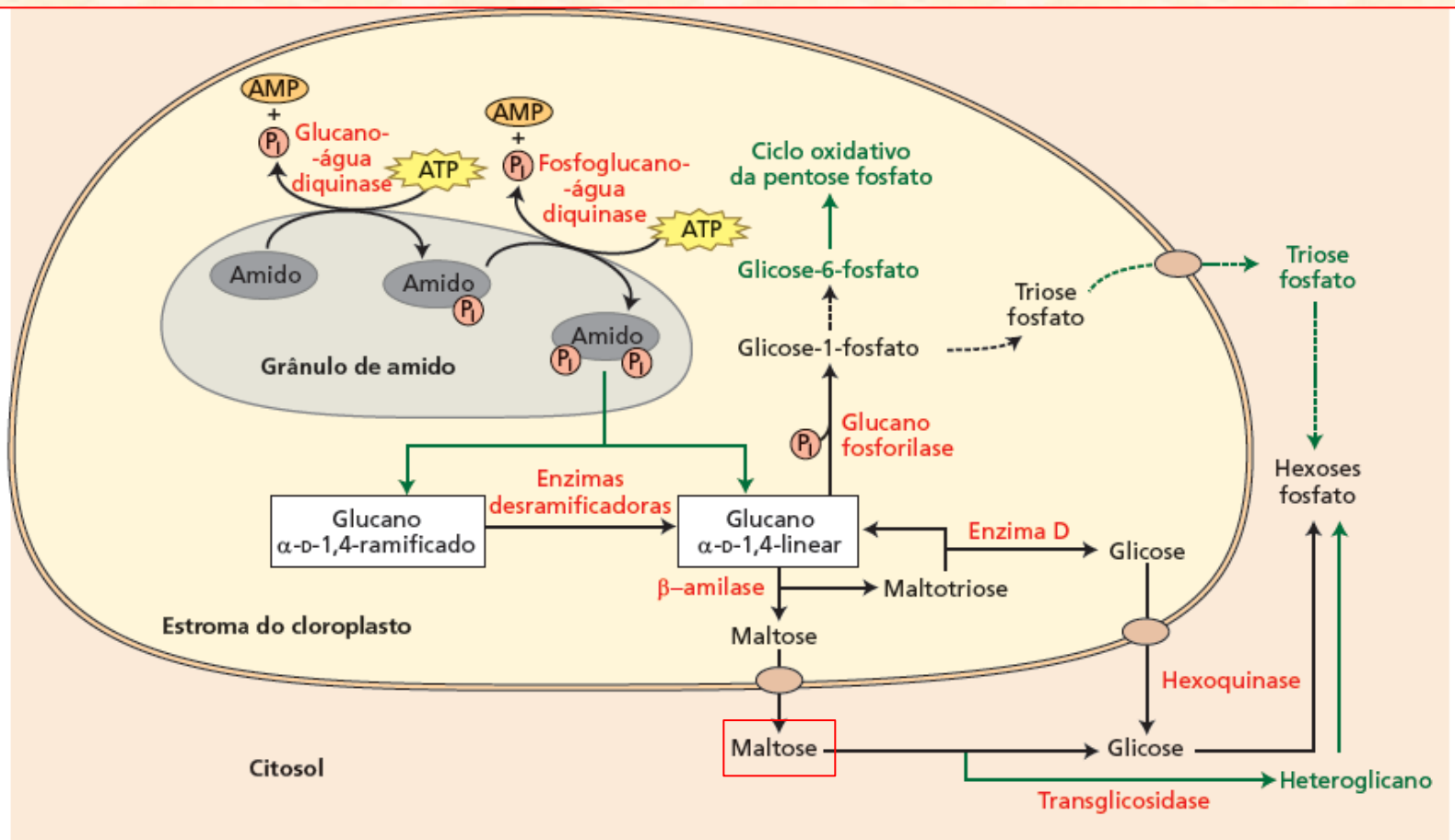
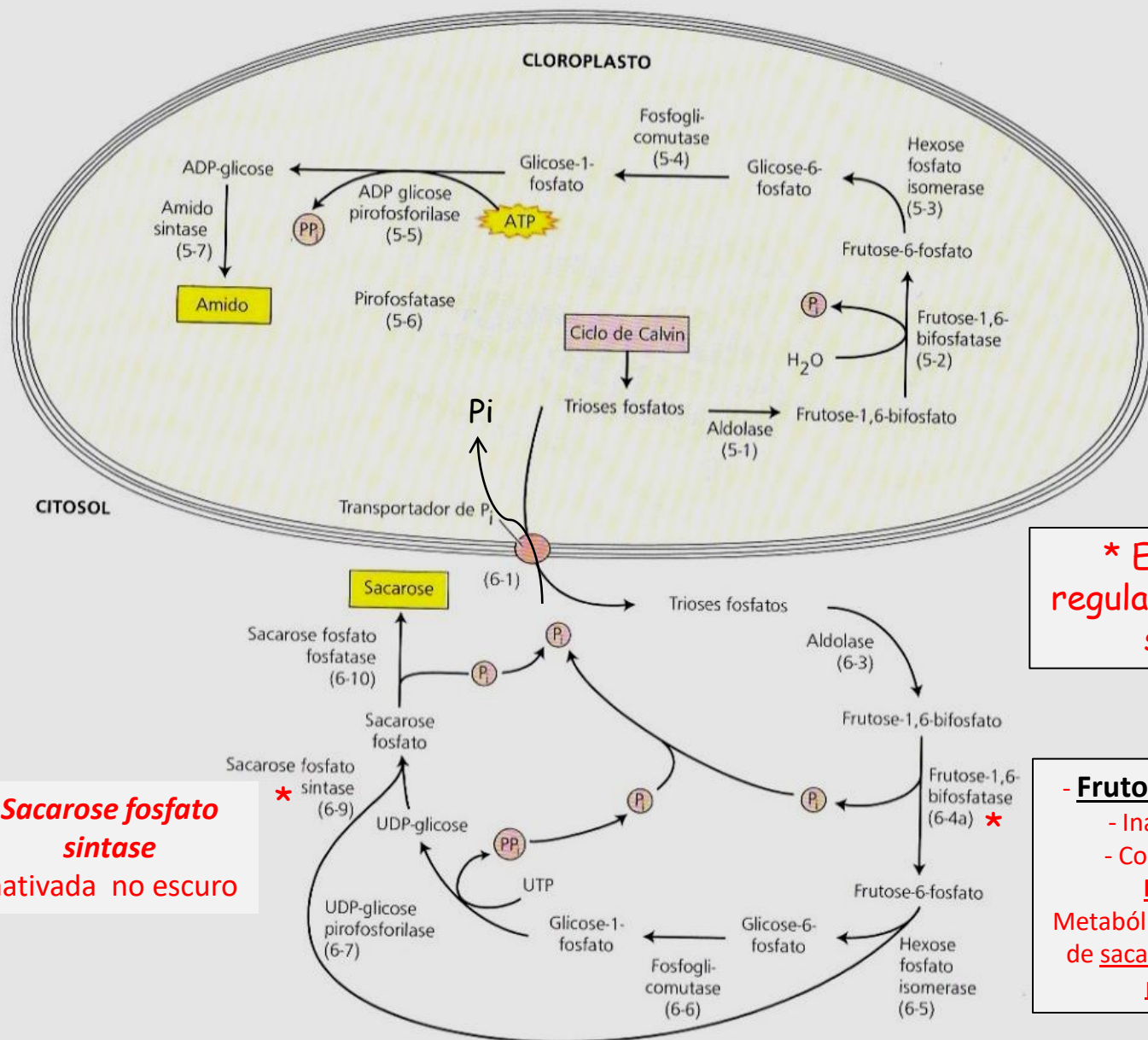


Figura 8.17 Degradação noturna do amido em folhas de *Arabidopsis*. A liberação de glucanos solúveis do grânulo de amido durante a noite requer a fosforilação *a priori* do polissacarídeo via glucano-água diquinase e fosfogluco-água diquinase. Nesse estágio, as enzimas desramificadoras transformam o amido ramificado em glucanos lineares, que, por sua vez, podem ser convertidos em maltose via β -amilase catalisada pela β -amilase do cloroplasto. A maltotriose residual é transformada em maltopentaose e glicose pela enzima D. A maltopentaose produzida é adequada para a hidrólise pela β -amilase do cloroplasto, enquanto a glicose pode ser exportada para o citosol. Em condições de estresse, a clivagem

fosforolítica dos glucanos α -D-1,4 catalisada pela glucano fosforilase do cloroplasto produz glicose-1-fosfato, que pode ser clivada a triose fosfato e trocada por fosfato ou incorporada ao ciclo oxidativo das pentoses fosfato. Dois transportadores no envoltório do cloroplasto, um para maltose e outro para glicose, facilitam o fluxo de produtos da degradação do amido para o citosol. A utilização de maltose no citosol da folha prossegue via uma transglicosidase que transfere uma porção glicosil a um heteroglicano e simultaneamente libera uma molécula de glicose. A glicose citosólica pode ser fosforilada pela hexoquinase a glicose-6-fosfato para incorporação ao *pool* de hexoses fosfato.

• Biossíntese da Sacarose:

- Ocorre no citossol a partir de *triose fosfato* (3-PGald e DHAP)
- 3-PGald e DHAP: são transformados em **frutose-1,6-bifosfato** pela ação da *aldolase*;
- **frutose-1,6-bifosfato**: produz **frutose-6P** pela ação da *frutose-1,6-bifosfatase*
 - **frutose-6P** origina **glicose-1-fosfato** pela ação da *fosfoglicomutase*
 - **glicose-1-fosfato**:
 - » convertida a **UDP-glicose** pela *UDP-glicose fosforilase*
- Duas reações consecutivas completam a síntese da sacarose:
 - Primeiro:
 - *sacarose-6-fosfato sintetase*:
 - » catalisa a reação da **UDP-glicose** com a **frutose-6-fosfato**
 - » produz **sacarose-6-fosfato** e **UDP**
 - Posteriormente:
 - *sacarose-6-fosfato fosfatase* (*fosfo-hidrolase*):
 - » remove o *fosfato* da **sacarose-6-fosfato**
 - » produz **sacarose**



*** Enzimas que regulam a síntese de sacarose**

Sacarose fosfato sintase
Inativada no escuro

- Frutose-1,6-bifosfatase:

- Inativada no escuro
- Controla os níveis de **F-2,6-Bifosfato**

Metabólito determina a síntese de sacarose ou de substratos para a glicólise

FIGURA 8.14 A síntese de amido e a sacarose são processos competidores que ocorrem no cloroplasto e no citosol, respectivamente. Quando a concentração de Pi citosólico é alta, a triose fosfato do cloroplasto é exportada para o citosol através de um transportador de Pi, em troca de Pi, e a sacarose é sintetizada. Quando a concentração citosólica de Pi é baixa, a triose fosfato é retida dentro do cloroplasto, e o amido é sintetizado. Os números junto às setas remetem às Tabelas 8.5 e 8.6.

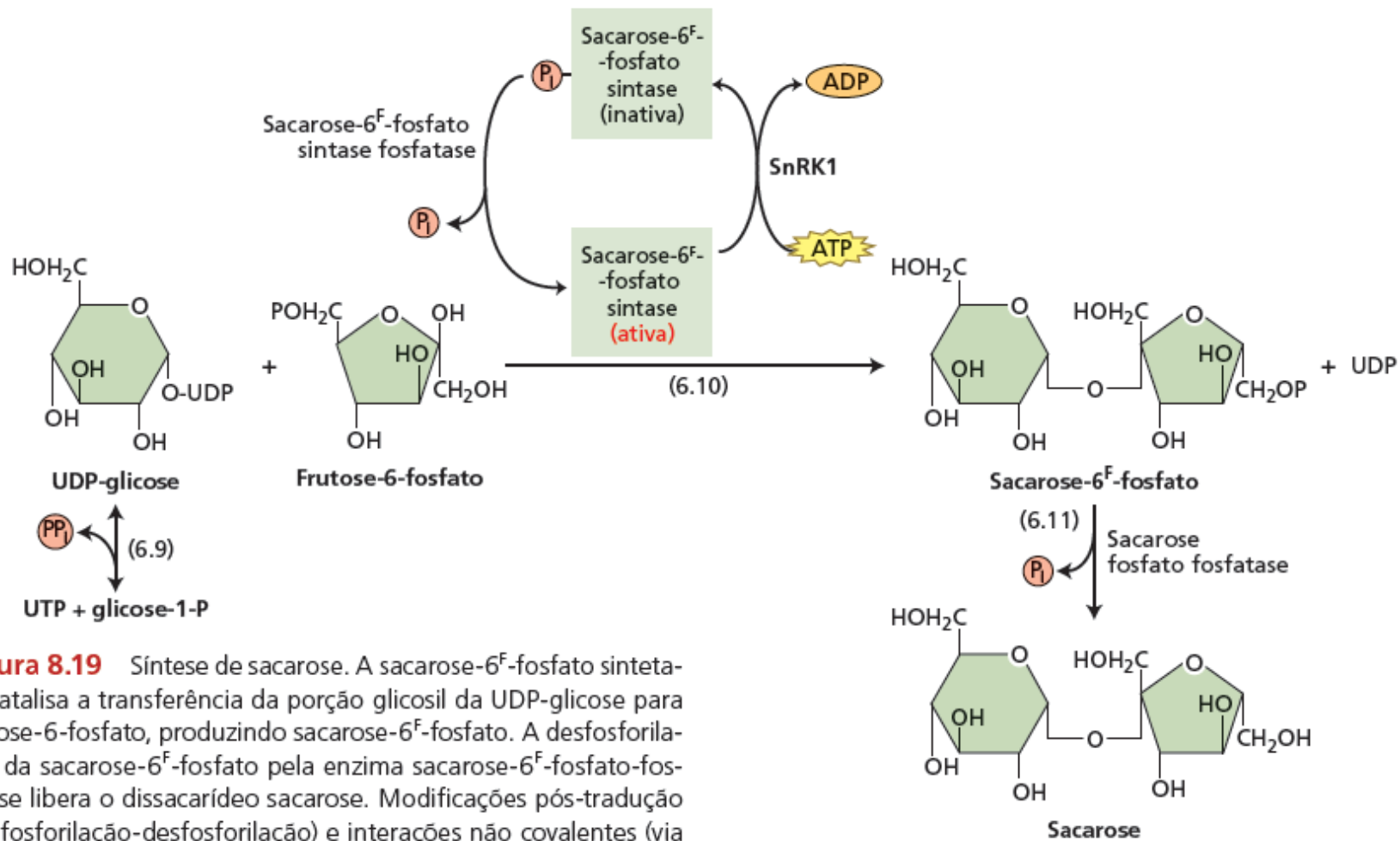


Figura 8.19 Síntese de sacarose. A sacarose-6^F-fosfato sintetase catalisa a transferência da porção glicosil da UDP-glicose para frutose-6-fosfato, produzindo sacarose-6^F-fosfato. A desfosforilação da sacarose-6^F-fosfato pela enzima sacarose-6^F-fosfato-fosfatase libera o dissacarídeo sacarose. Modificações pós-tradução (via fosforilação-desfosforilação) e interações não covalentes (via efetores alostéricos) regulam a atividade da sacarose-6^F-fosfato sintase. A fosforilação de um resíduo de serina específico na enzima pela ação em concerto de ATP e de uma quinase específica, SnRK1, produz uma enzima inativa. A liberação do fosfato da sacarose-6^F-fosfato-sintase fosforilada por uma sacarose-6^F-fosfato-sintase-fosfatase específica recupera a atividade basal. (A notação 6^F na sacarose-6^F-fosfato indica que essa sacarose é fosforilada no carbono 6 da porção frutose.) Ver Tabela 8.6 para a descrição das reações numeradas.

Níveis aumentados de **hexoses fosfato** e diminuídos de **fosfato** no citossol, causados por altas taxas de fotossíntese, aumentam a síntese de sacarose.

TABELA 8.6

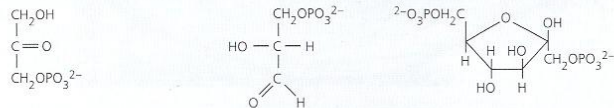
Reações da síntese da sacarose no citosol a partir da triose fosfato

1. *Transportador Fosfato/triose*
Triose fosfato (cloroplasto) + P_i (citosol) → Triose fosfato (citosol) + P_i (cloroplasto)

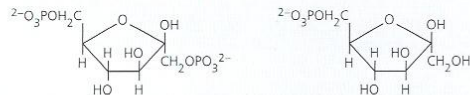
2. *Triose fosfato isomerase*
Diidroxiacetona-3-fosfato → gliceraldeído-3-fosfato



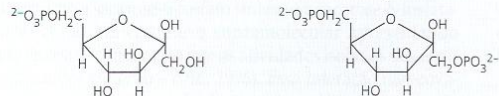
3. *Frutose-1,6-bifosfato aldolase*
Diidroxiacetona-3-fosfato + gliceraldeído-3-fosfato → frutose-1,6-bifosfato



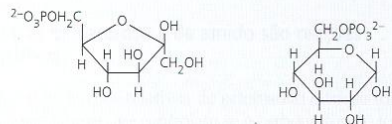
4a. *Frutose-1,6-bifosfatase*
Frutose-1,6-bifosfato + H₂O → frutose-6-fosfato + P_i



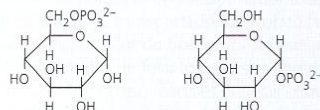
4b. *Fosfofrutoquinase ligada ao PP_i*
Frutose-6-fosfato + PP_i → frutose-1,6-bifosfato + P_i



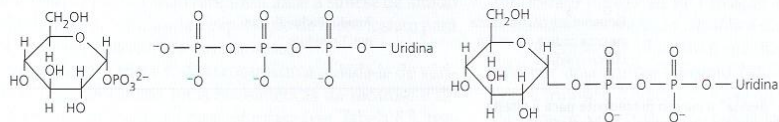
5. *Hexose fosfato isomerase*
Frutose-6-fosfato → glicose-6-fosfato



6. *Fosfoglicomutase*
Glicose-6-fosfato → glicose-1-fosfato

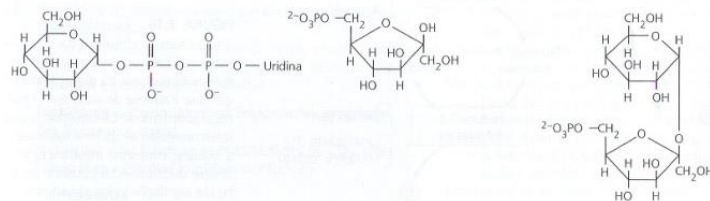


7. *UDP-glicose pirofosforilase*
Glicose-1-fosfato + UTP → UDP-glicose + PP_i

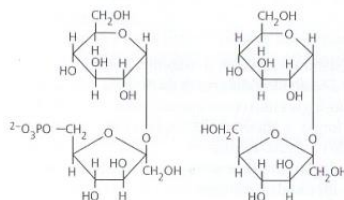


8. *Pirofosfatase*
PP_i + H₂O → 2 P_i + 2 H⁺

9. *Sacarose fosfato sintase*
UDP-glicose + frutose-6-fosfato → UDP + sacarose-6-fosfato



10. *Sacarose fosfato fosfatase*
Sacarose-6-fosfato + H₂O → sacarose + P_i



Notas: A reação 1 acontece na membrana interna do envoltório do cloroplasto. As reações 2 a 10 acontecem no citosol. A reação 8 é irreversível e "move" a reação precedente para a direita.

P e PP significam fosfato inorgânico e pirofosfato, respectivamente.

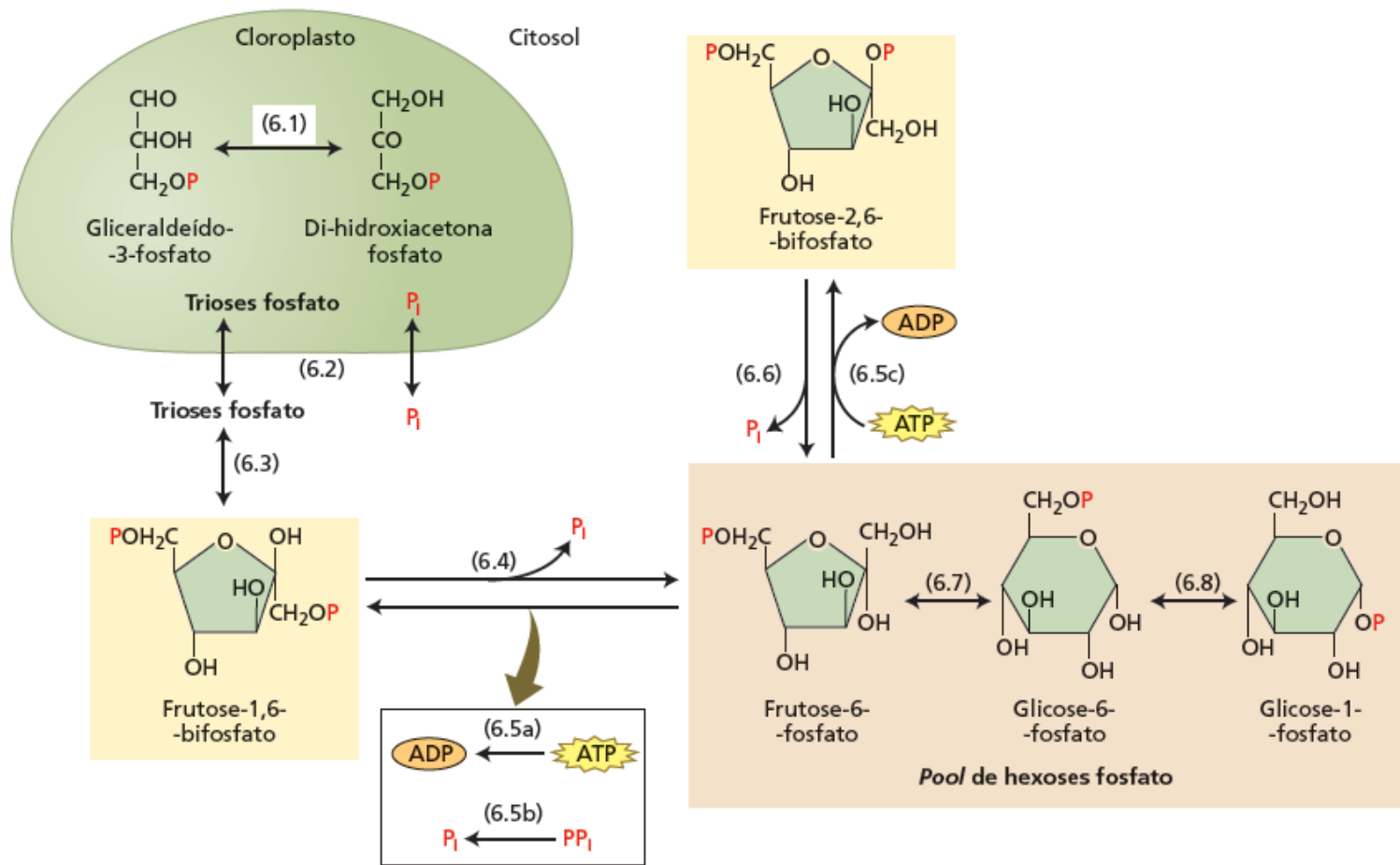
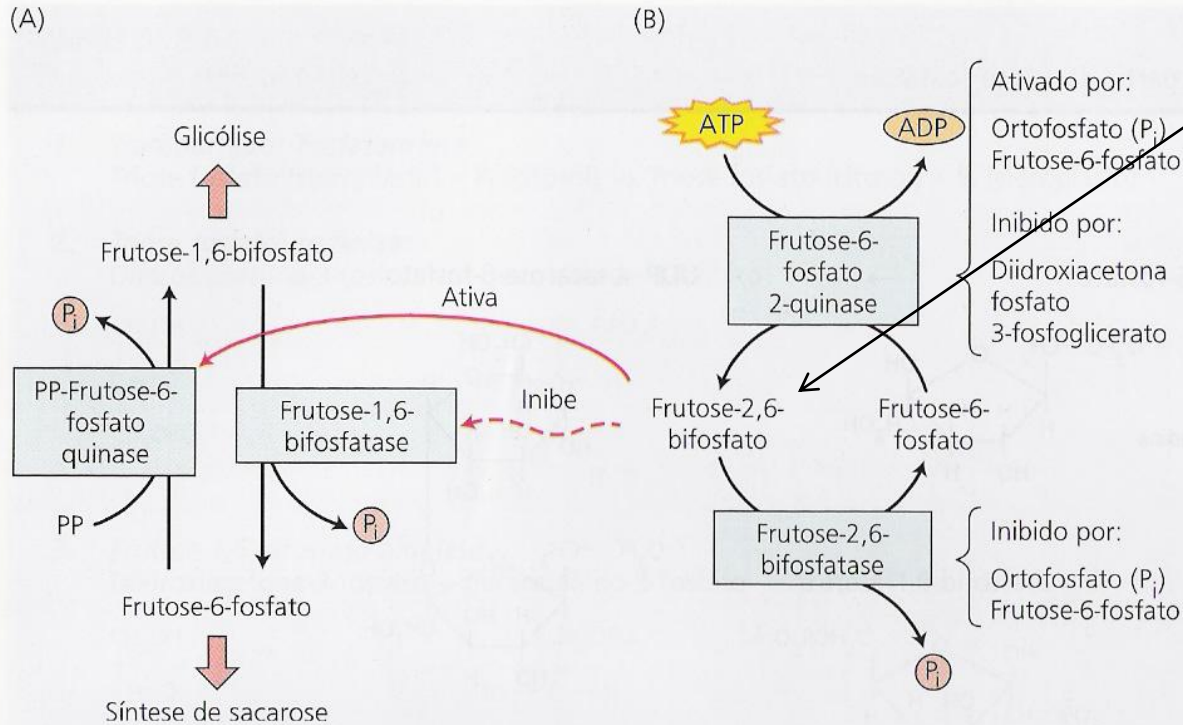


Figura 8.18 Interconversão de hexoses fosfato. A frutose-1,6-bifosfato, formada a partir das trioses fosfato pela ação da aldolase, é clivada na posição do carbono 1 pela frutose-1,6-bifosfatase citosólica, que difere estrutural e funcionalmente de sua contrapartida do cloroplasto. A frutose-6-fosfato constitui o substrato inicial para três transformações. *Primeiro*, plantas terrestres empregam duas diferentes reações de fosforilação da frutose-6-fosfato na posição do carbono 1 do anel de furanose: a clássica fosfofrutoquinase dependente de ATP (ver glicólise no Capítulo 12) e uma fosfofrutoquinase dependente de pirofosfato que catalisa a fosforilação rapidamente reversível da frutose-6-fosfato utilizando

pirofosfato como substrato. *Segundo*, a frutose-6-fosfato 2-quinase catalisa a fosforilação dependente de ATP da frutose-6-fosfato a frutose-2,6-bifosfato; por sua vez, a frutose-2,6-bifosfato fosfatase catalisa a hidrólise da frutose-2,6-bifosfato, liberando o grupo fosforil e novamente produzindo frutose-6-fosfato. *Terceiro*, a hexose fosfato isomerase e a glicose-6-fosfato isomerase, respectivamente, favorecem a isomerização da frutose-6-fosfato a glicose-6-fosfato e da glicose-6-fosfato a glicose-1-fosfato. Coletivamente, frutose-6-fosfato, glicose-6-fosfato e glicose-1-fosfato constituem o *pool* de hexoses fosfato. Ver Tabela 8.6 para uma descrição das reações numeradas.

Regulação da Síntese ou da Quebra da Sacarose



Frutose-2,6-BiFosfato :

- Triose-P/Pi alta (luz): inibe a síntese de **Frutose-2,6-BiFosfato** ⇒ estímulo à síntese de sacarose;

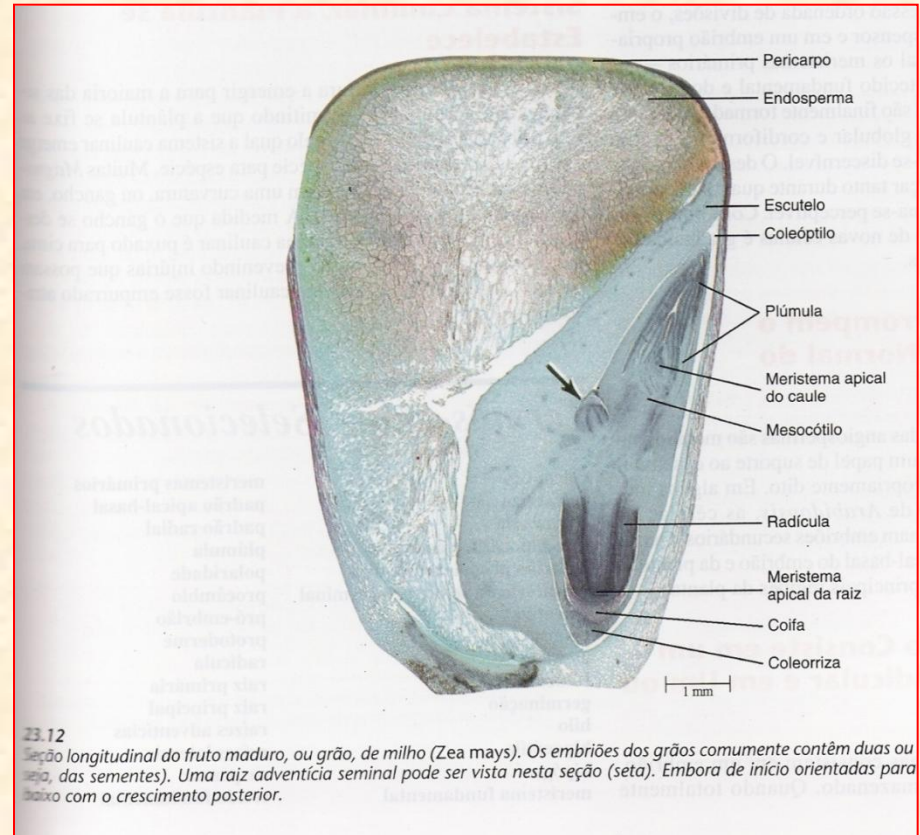
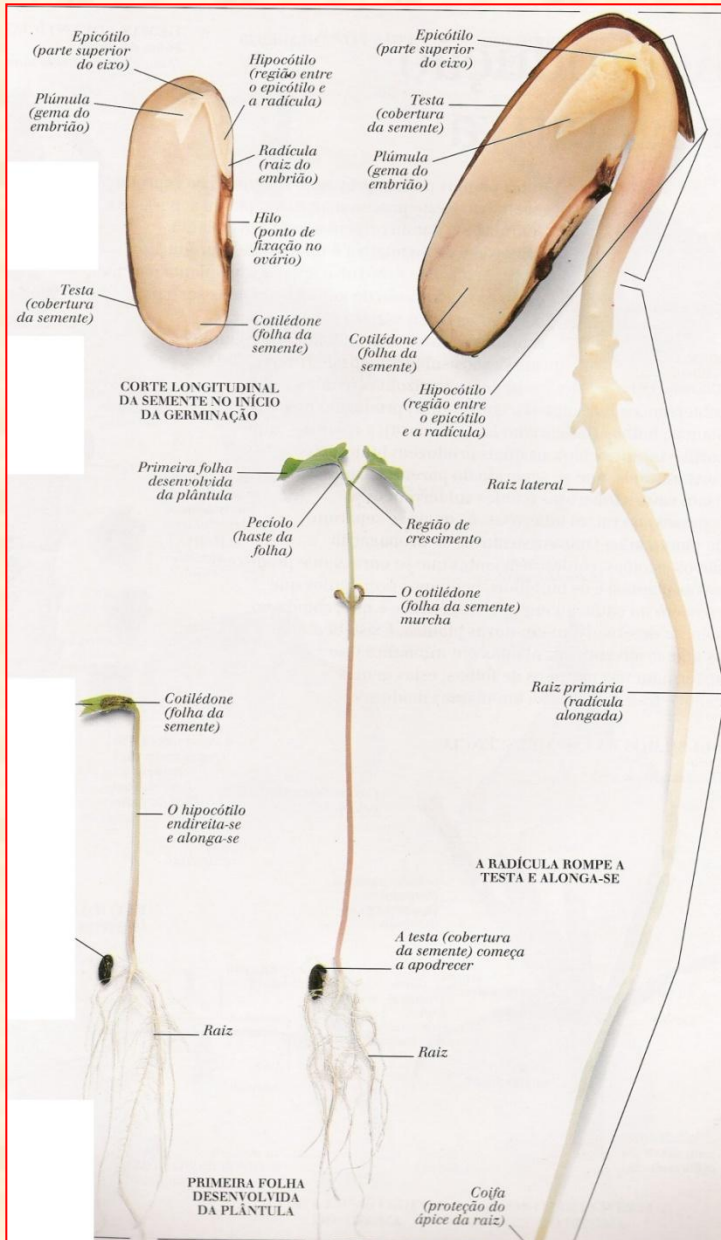
- Triose-P/Pi baixa (escuro) ⇒ ↑ F-2,6-BiFosfato ⇒ reduz síntese de sacarose

FIGURA 8.16 Regulação da interconversão citosólica da frutose-6-fosfato e frutose-1,6-bifosfato. (A) Os metabólitos-chave na alocação entre glicólise e síntese de sacarose. O metabólito regulador frutose-2,6-bifosfato regula a interconversão ao inibir a fosfatase e ativar a quinase, conforme mostra a figura. (B) A síntese de frutose-2,6-bifosfato está sob rígida regulação pelos ativadores e inibidores mostrados na figura.

À noite: pouco 3-PGA_{1d} / DHAP / 3-APG e muito Pi

Ocorre inibição da síntese de sacarose e estímulo à via glicolítica (substrato respiratório)

Quebra do Amido nas Sementes:



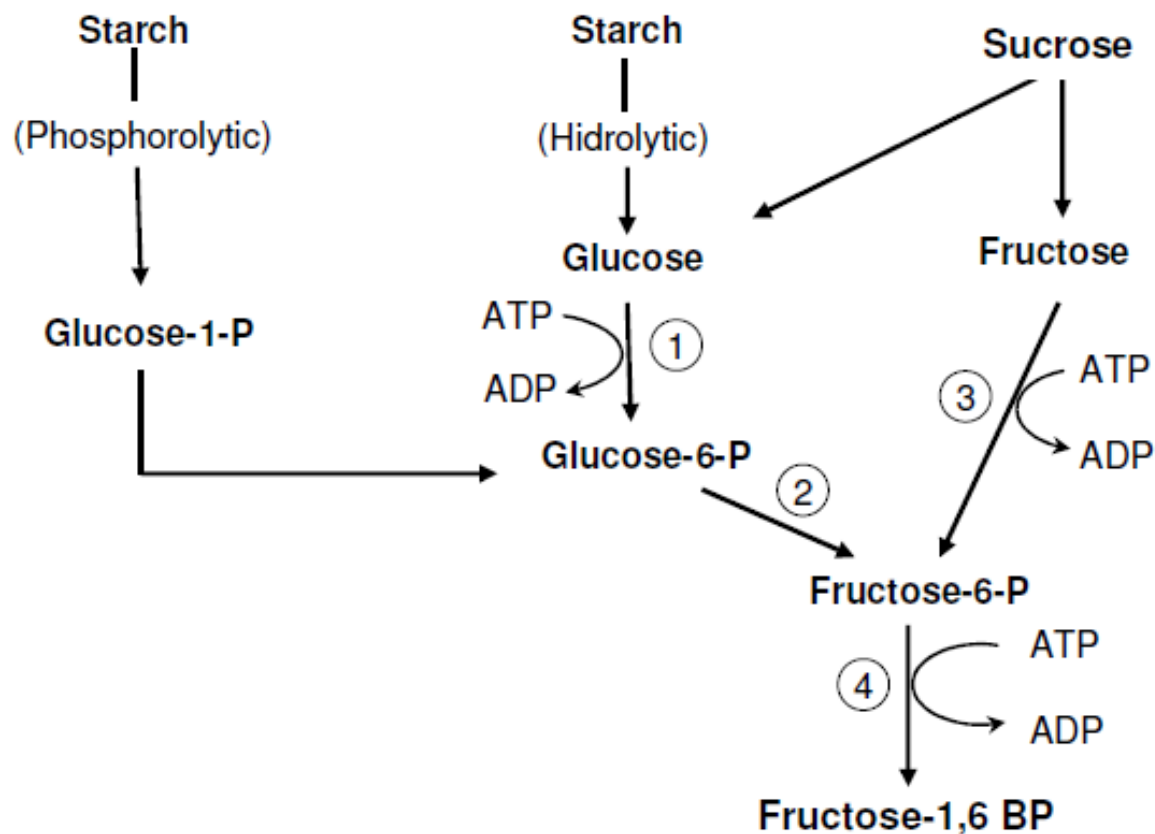
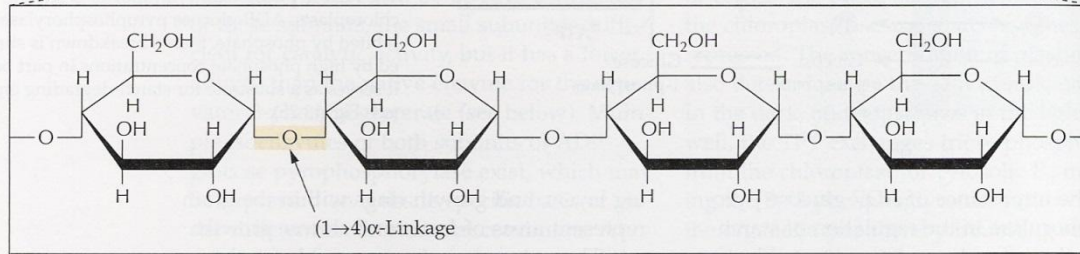
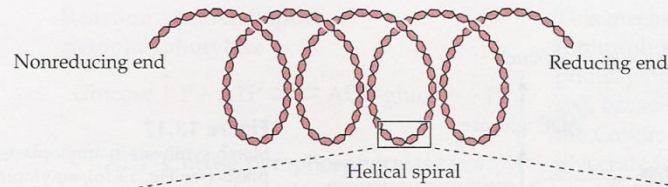


Figura 1 – Primeira etapa da glicólise, produzindo 2 Frutose-1,6-bisfosfato a partir de sacarose. Enzimas: (1) hexoquinase, (2) isomerase da hexosefosfato, (3) frutoquinase e (4) fosfofrutoquinase (Hopkins, 2000).

Amylose



Amylopectin

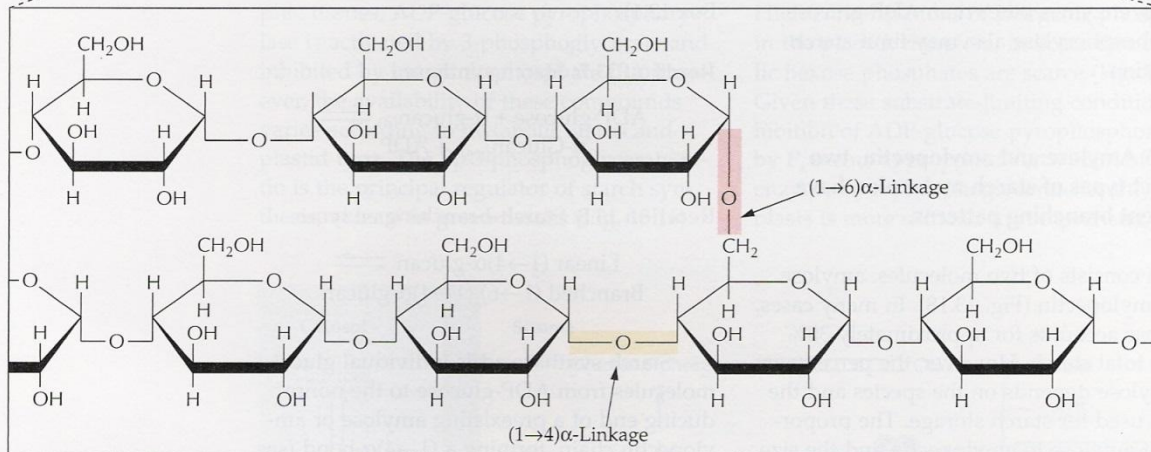
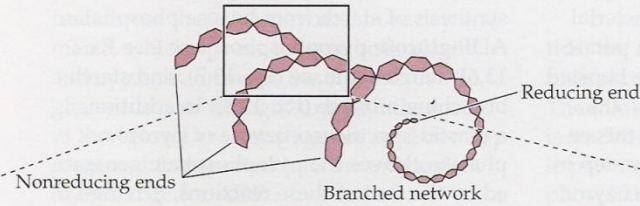
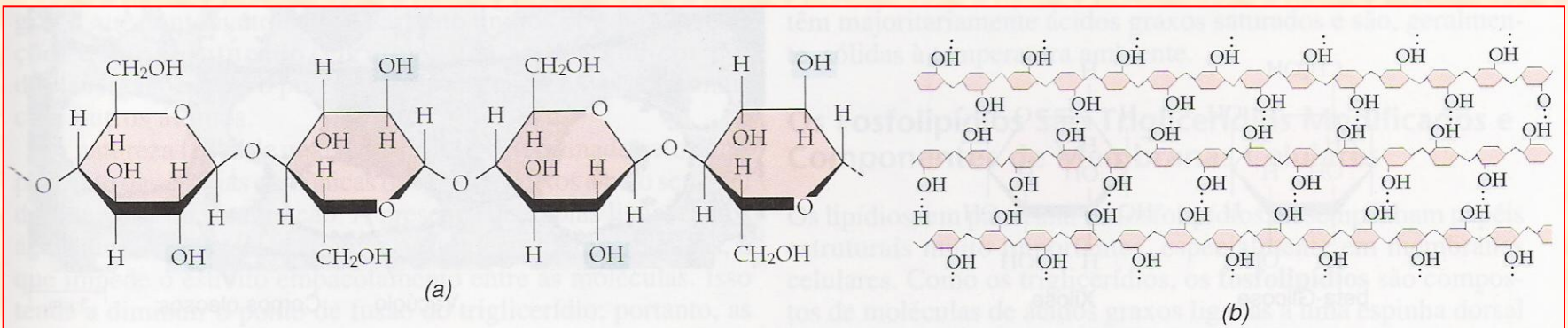


Figure 13.18

Structures of amylose and amylopectin. Starch contains α -amylose, long, unbranched chains of (1→4) α -linked glucose units, and amylopectin, which is branched by (1→6) α -linkages. Branch points in

amylopectin are separated by an average of 20–30 glucose residues. Diagrammatic representations of the two molecules are shown.



2.5

(a) A celulose lembra o amido por consistir em monômeros de glicose unidos por ligações 1,4. No entanto, a celulose consiste em monômeros de beta-glicose, enquanto o amido possui monômeros de alfa-glicose. (b) As moléculas de celulose, reunidas em feixes que formam microfibrilas, são importantes componentes estruturais da parede celular vegetal. Os grupos -OH (em azul), que se projetam de ambos os lados da cadeia de celulose, formam pontes de hidrogênio (linhas tracejadas) com os grupos -OH das cadeias vizinhas, resultando em microfibrilas formadas por moléculas de celulose paralelas com pontes de hidrogênio cruzadas. Compare a estrutura da celulose com a do amido na Fig. 2.4.

- **Enzimas hidrolíticas:**

- quebram as moléculas de amido utilizando água como agente
- principal via de quebra do amido nos cereais
 - trigo, cevada, etc.
- Início do processo:
 - *embebição*
 - aumento na *respiração* do embrião
 - ativação da produção de *giberelinas* (**GA₁**, principalmente)
 - tecidos do *embrião* quanto nos do *escutelo*
 - giberelinas:
 - ativam a síntese *de novo* de enzimas hidrolíticas
 - substratos
 - » aminoácidos armazenados na camada de aleurona das sementes

- **Principais enzimas hidrolíticas:**

- *α-amilase*
- *β-amilase*
- *enzima desramificadora* (enzima D)
- *α-glicosidase* (maltase)

- *Fosforilase do amido* (Enzima fosforolítica)

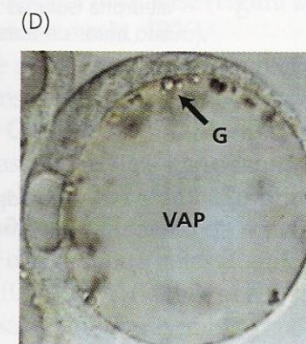
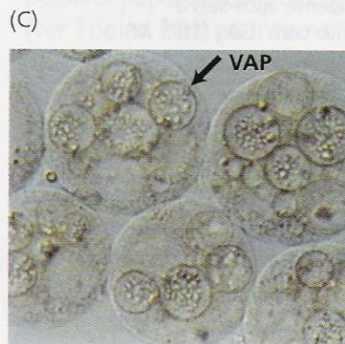
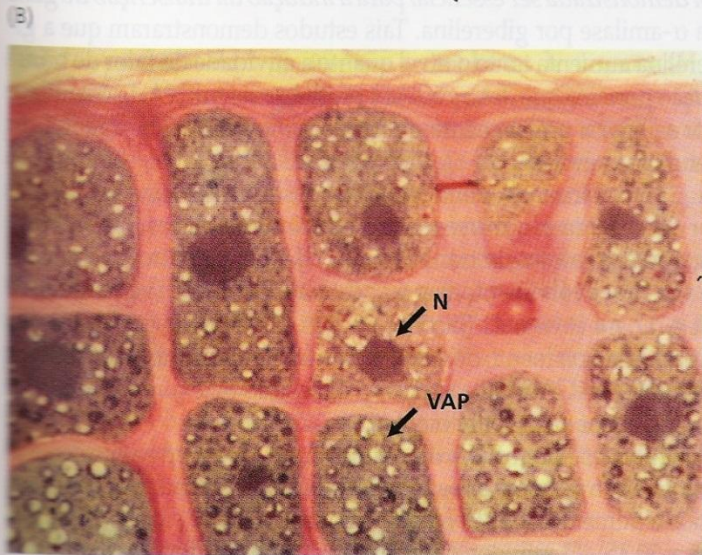
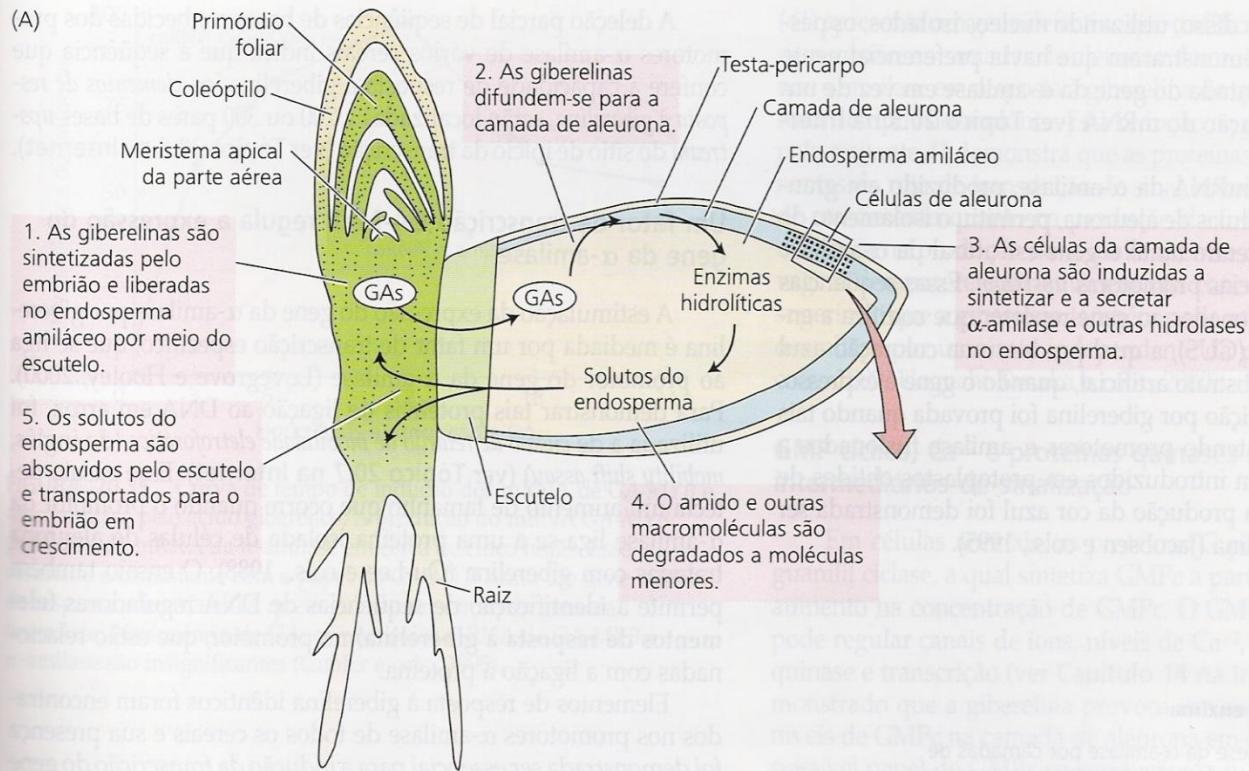
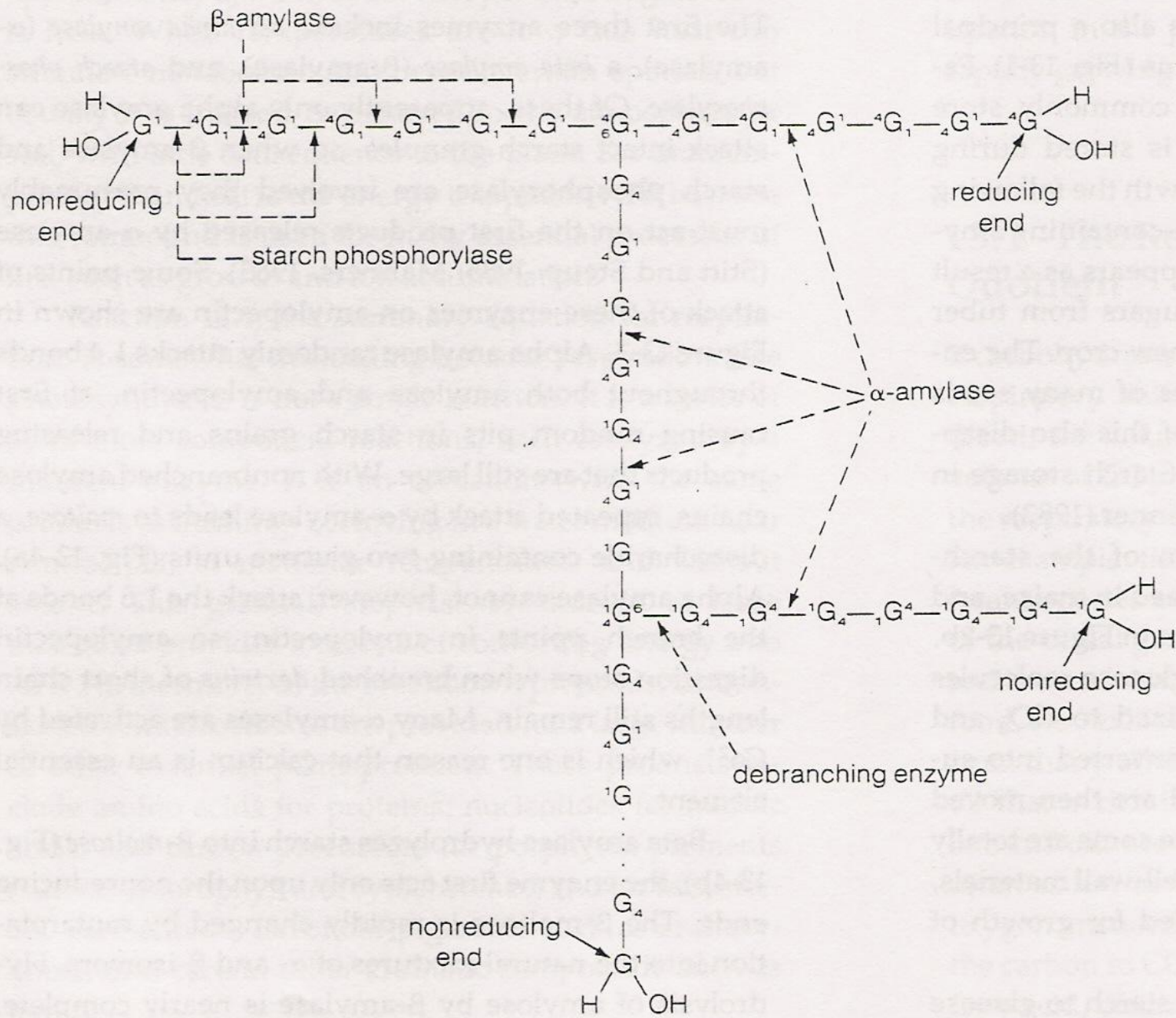
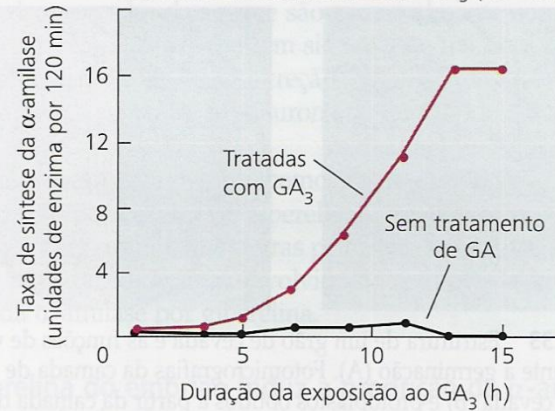


FIGURA 20.33 Estrutura de um grão de cevada e as funções de vários tecidos durante a germinação (A). Fotomicrografias da camada de aleurona de cevada (B) e protoplastos obtidos a partir da camada de aleurona de cevada nos estádios inicial (C) e tardio (D) de produção de amilase. As vesículas de armazenamento de proteínas (VAP) podem ser visualizadas em cada célula. G = fitina globóide; N = núcleo (fotografias de Bethke e cols., 1997, cedidas por P. Bethke).



(A) Síntese da enzima

A síntese da α -amilase por camadas de aleurona isoladas é evidente após seis a oito horas de tratamento com GA_3 ($10^{-6} M$).



(B) Síntese do mRNA

Um aumento induzido por giberelina do mRNA da α -amilase a ser traduzido precede em várias horas a liberação desta enzima das células de aleurona.

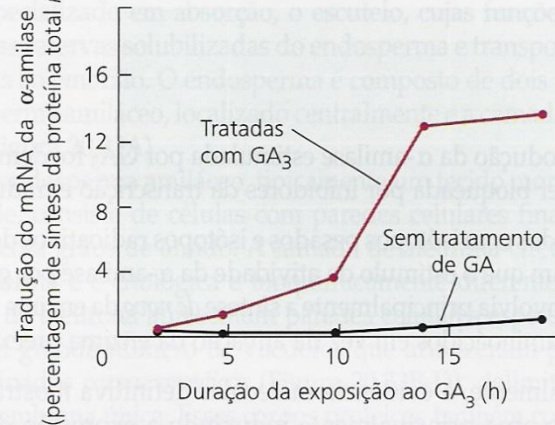
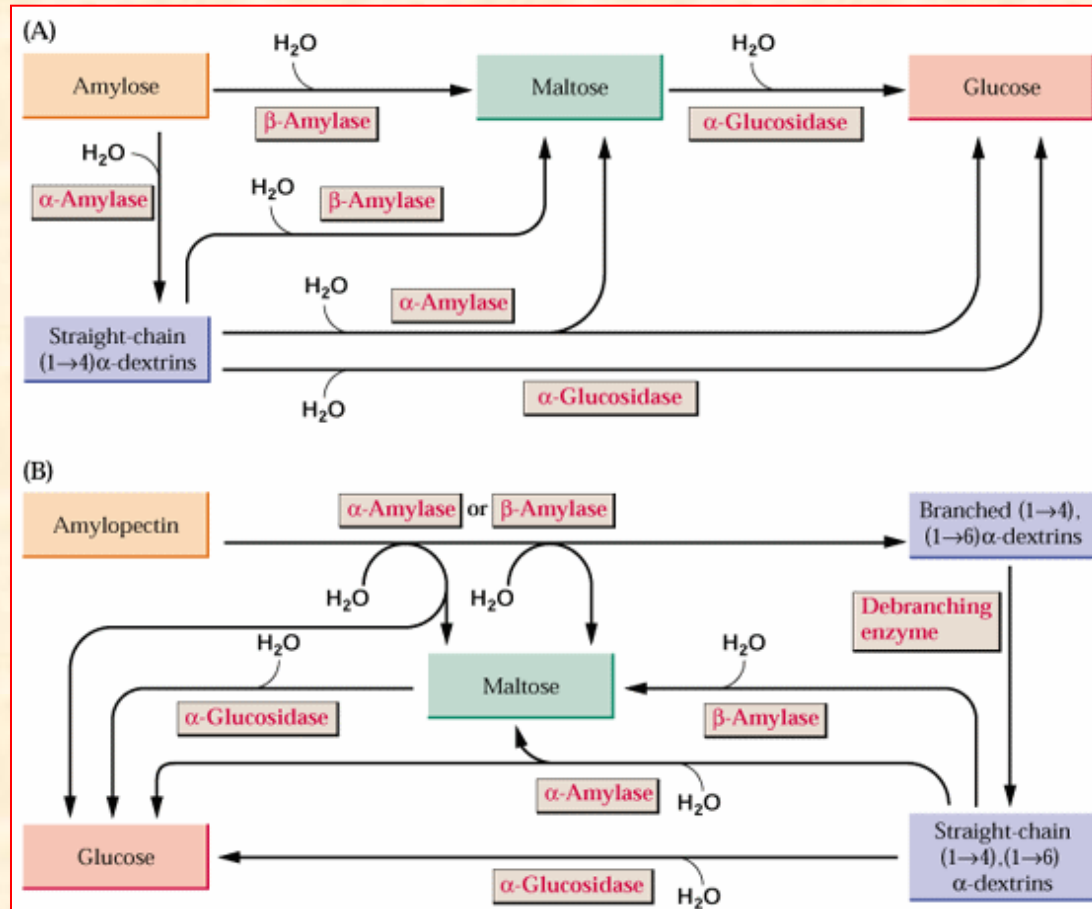


FIGURA 20.34 Efeitos da giberelina na síntese da enzima e do mRNA. Nesse caso, o mRNA da α -amilase foi medido pela produção *in vitro* dessa enzima como uma porcentagem de proteína total produzida (Higgins e cols., 1976).

Quebra do Amido em Plantas (detalhes):



Degradação hidrolítica do amido

- ***α -amilase:***

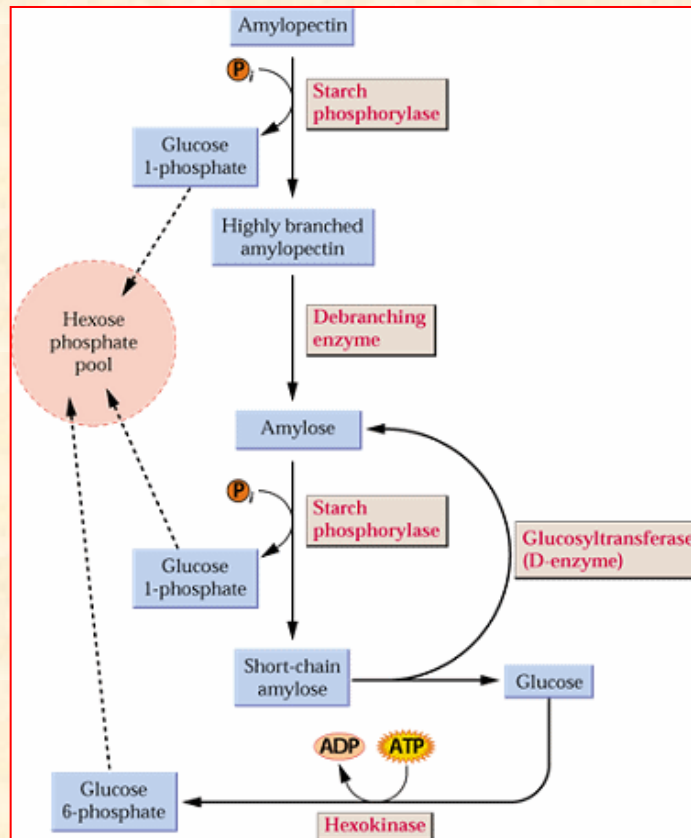
- não é pré-existente em sementes “secas”
- sintetizada *de novo* após a embebição
- primeira enzima a atuar quebra do amido
 - única que consegue quebrar moléculas de amido intactas
- *endoamilase:*
 - atua no interior da molécula do amido
- quebra somente as *ligações do tipo α -1,4*
- não atua nas extremidades
 - *não atua* nos pontos de *ramificação* (ligações α -1-6)
- ação isolada da *α -amilase:*
 - não consegue quebrar toda a molécula de amido
 - produtos \Rightarrow glicose, maltose e dextrinas

- ***β -amilase:***
 - também não se encontra presente em sementes “secas”
 - sintetizada *de novo sob estímulo hormonal*
- ***exoamilase:***
 - atua de fora para dentro da molécula do amido
 - a partir da penúltima ligação
 - não atuando na última ligação
- **quebra somente as ligações do *tipo α -1,4***
 - não atuando nos pontos de ramificação
- **ação conjunta com a *α -amilase:***
 - melhora a quebra da molécula de amido
 - também não consegue quebrar toda a molécula
- **produtos da ação conjunta com a *α -amilase :***
 - glicose, maltose e moléculas menores de dextrinas

- ***Enzima Desramificadora (Enz. D):***
 - também não é encontrada em sementes “secas”
 - sintetizada *de novo* sob estímulo hormonal
- *α-amilase* e da *β-amilase* \Rightarrow α -1,4
- *enzima D* \Rightarrow ligações α -1,6
 - pontos de ramificação
 - torna moléculas de amido lineares
- produtos da ação das três enzimas:
 - moléculas de glicose e de maltose

- ***maltase (α -glicosidase):***
 - não é encontrada em sementes “secas”
 - sintetizada *de novo*:
 - sob estímulo hormonal
- atuação específica:
 - quebra da maltose
 - ligações α -1,4
 - produtos:
 - duas moléculas de *glicose*

- **Ação conjunta das enzimas hidrolíticas:**
 - quebra do amido
 - produção de moléculas de glicose
 - Glicose \Rightarrow transformada em sacarose
 - **sacarose:**
 - substrato para a *glicólise* \Rightarrow *C. krebs* \Rightarrow *CTE*
 - crescimento do embrião
 - ruptura do tegumento e das camadas de solo
 - desenvolvimento de numa nova planta



Degradação fosforolítica do amido

- Enzima fosforolítica:

- *Fosforilase do amido:*

- participa da quebra das moléculas de amido
 - não é pré-existente nas sementes “secas”
 - *exoamilase:*
 - atua nas extremidades da molécula
 - somente em ligações do tipo α -1,4
 - produto da sua ação catalítica:
 - *glicose-6P*
 - » principal substrato da Rota das Pentoses Fosfato (RPF)