

UNIDADE X
FOTOMORFOGÊNESE

FOTOMORFOGÊNESE

1. INTRODUÇÃO

A luz é um importante fator que controla o crescimento e o desenvolvimento da planta. A principal razão para isso é claro, é que a luz é responsável pela fotossíntese. Porém, outros efeitos da luz sobre o desenvolvimento da planta e que são completamente independentes da fotossíntese, também ocorrem. Muitos desses efeitos controlam a aparência da planta, isto é, o seu desenvolvimento estrutural ou morfogênese. O controle da morfogênese pela luz é conhecido como FOTOMORFOGÊNESE.

Para que a luz possa controlar o desenvolvimento da planta, ela inicialmente deve ser absorvida. A percepção do sinal luminoso requer um pigmento que absorva a luz e torne-se fotoquimicamente ativo, funcionando como um fotorreceptor. Este fotorreceptor, pela absorção seletiva de luz de diferentes comprimentos de onda, interpreta a informação na forma de uma ação primária. Esta ação primária pode envolver uma mudança na conformação de uma proteína, uma reação redox ou outra forma de transdução química. Independente da natureza do evento primário, a absorção da luz pelo fotorreceptor inicia uma cascata de eventos bioquímicos conhecida como cadeia de transdução e amplificação de sinal, a qual produz a resposta final (note que a seqüência é semelhante ao modo de ação proposto para os hormônios. A diferença é que o hormônio se liga a um receptor específico na membrana da célula alvo enquanto, nas respostas fotomorfofogenéticas, a molécula ativa é o próprio fotorreceptor).

As respostas fotomorfofogenéticas em plantas parecem estar sob o controle de três fotorreceptores:

- Fitocromo – Apresenta absorção no azul bem como na região do espectro correspondente ao vermelho e vermelho distante (ou vermelho extremo);
- Criptocromo – Pigmento que absorve a luz azul e ultravioleta (UV-A, 320 a 400 nm). Esse pigmento parece ser importante em Criptógamas;
- Fotorreceptor de UV-B – São compostos que absorvem radiação ultravioleta na faixa de 280 a 320 nm.

O fitocromo e outros fotorreceptores controlam vários processos morfogenéticos tais como a germinação de sementes e o desenvolvimento da plântula e culminando com a formação de novas flores e sementes. O fitocromo é o fotorreceptor mais importante nas plantas vasculares. Alguns efeitos da luz azul são mediados pelo fitocromo, porém, a sua fotoconversão pela luz vermelha (vermelho, **V** e vermelho distante, **VD**) é de 50 a 100 vezes mais efetiva que a luz azul. **Nesta unidade estudaremos os efeitos do fitocromo sobre o desenvolvimento da planta.**

2. DESCOBERTA DO FITOCROMO

Alguns efeitos fotomorfofogenéticos podem ser facilmente notados comparando-se plântulas crescendo na luz com plântulas crescendo no escuro (Figura 1). As plântulas crescendo no escuro são estioladas. Algumas diferenças causadas pela luz são visíveis:

- A produção de clorofila é promovida pela luz;
- A expansão da folha é promovida pela luz;

- O alongamento do caule é inibido pela luz;
- O desenvolvimento da raiz é promovido pela luz.

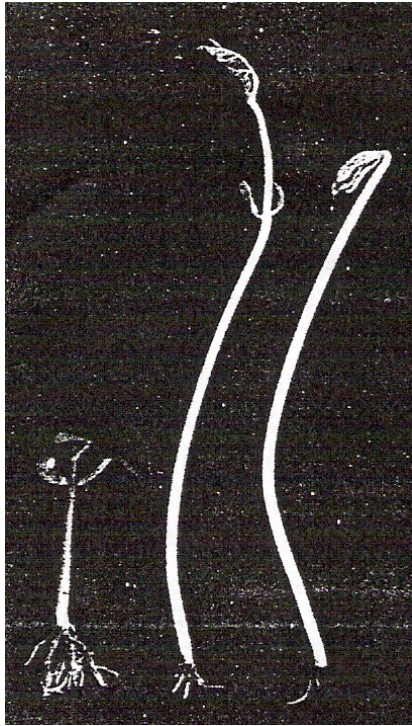


Figura 1 – Fotomorfogênese em plântulas de feijão (*Phaseolus vulgaris*). A plântula da esquerda cresceu em condições de luz normal; a plântula da direita cresceu no escuro; e a plântula do centro foi exposta a 5 minutos de luz vermelha por dia (Hopkins, 2000).

As características de plântulas crescendo no escuro são vantajosas se considerarmos, por exemplo, o processo de germinação. A plântula germinando precisa atingir a fonte de luz para se tornar fotossinteticamente ativa e, conseqüentemente, autotrófica. Nesse processo, como a germinação ocorre no escuro, as reservas do endosperma (ou cotilédones) são utilizadas principalmente para o alongamento do caule com pouco “investimento” na produção de folhas e de raízes. Isso tudo permite maximizar a possibilidade de sucesso no estabelecimento da plântula.

As grandes diferenças na forma e no crescimento de plantas desenvolvidas na luz e no escuro têm fascinado botânicos e fisiologistas por séculos. No entanto, pouco progresso para o entendimento desse fenômeno foi alcançado até o início da década de 1950. Nesse período, H. A. Borthwick, um botânico, S. B. Hendricks, um físico-químico, e outros colaboradores começaram um estudo do **Espectro de Ação** (um gráfico que mostra a efetividade da qualidade da luz sobre um determinado processo, plotado como uma função do comprimento de onda) para diversos fenômenos como: germinação de sementes de alface, alongamento do caule de ervilha e controle fotoperiódico do florescimento. Uma excitante observação foi a similaridade do espectro de ação, com picos no vermelho (promoção da resposta) e no vermelho distante (inibição da resposta), indicando a existência de um fotorreceptor comum para os processos estudados.

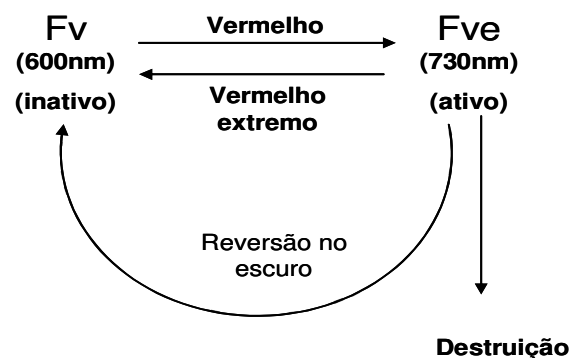
Mais notável, no entanto, foi a descoberta da fotorreversibilidade, uma resposta potencializada pela luz vermelha poderia ser inibida se o tratamento com luz vermelha fosse seguido imediatamente pela luz vermelha distante.

Tabela 1 – Fotorreversibilidade na germinação de sementes de alfaca

Irradiação ¹	% de Germinação (após 48 horas no escuro)
V (1 minuto)	88,0
V (1 minuto), VD (3 minutos)	22,0
V (1 minuto), VD (3 minutos), V (1 minuto)	84,0
V (1 minuto), VD (3 minutos), V (1 minuto), VD (três minutos)	18,0

Note que a inibição da germinação sempre ocorre quando a última fonte de luz é o vermelho distante (VD).

Borthwick, Hendricks e seus colaboradores encontraram similar fotorreversibilidade pelas luzes vermelha e vermelha distante, no controle do florescimento e no alongamento do caule. A partir dessas observações, esses pesquisadores propuseram a existência de um novo sistema de pigmentos, o qual ficou posteriormente conhecido como FITOCROMO. Segundo eles, o pigmento hipotético poderia existir em duas formas: uma forma com absorção no vermelho (Fv) e outra com absorção no vermelho extremo (F_{VD}). A absorção de luz vermelha pelo Fv poderia convertê-lo para a forma F_{VD} e vice-versa.



Os pesquisadores foram também capazes de prever algumas características do hipotético pigmento:

Primeira – O fato de que as sementes e plântulas crescendo no escuro respondiam inicialmente à luz vermelha, e não ao vermelho distante, seria um indicativo de que o pigmento era sintetizado na forma Fv, o qual acumulava-se no escuro. Além disso, o fitocromo vermelho (Fv) seria estável e provavelmente inativo;

Segunda – Como a luz vermelha promovia a germinação e outros processos, o fitocromo vermelho distante (F_{VD}) seria, provavelmente, a forma ativa. Por outro lado, o F_{VD} seria aparentemente instável e, assim, poderia ser revertido no escuro para a forma Fv, numa reação dependente de temperatura. Deve-se salientar que as duas formas de fitocromo estão sujeitas à degradação química irreversível, sendo que a taxa de degradação do F_{VD} (mais instável) é cerca de 100 vezes maior que a taxa de degradação do Fv (mais estável);

Terceira – O pigmento estaria presente em muito baixas concentrações, visto que ele não poderia ser “visto” em plântulas crescendo no escuro, as quais são livres de clorofila. Os

pesquisadores sugeriram que o pigmento agiria cataliticamente e seria, provavelmente, uma proteína.

Todas essas predições foram, posteriormente, comprovadas.

A predita mudança de absorvância (vermelho para vermelho distante) durante a fotorreversibilidade, foi demonstrada em plântulas de milho crescendo no escuro por Butler et al. (1959). Pouco tempo depois, Siegelman & Firer (1964), usando técnicas de purificação de proteínas disponíveis na época, isolaram e purificaram o pigmento de plântulas de cereais crescendo no escuro. Eles demonstraram a fotorreversibilidade do fitocromo “in vitro” bem como os espectros de absorção das duas formas do pigmento (F_V e F_{VD}) purificadas. Nos anos seguintes, se demonstrou a ampla distribuição do fitocromo em algas, briófitas e plantas superiores.

Algumas linhas de evidências agora confirmam que o fitocromo em plântulas verdes é distinto daquele de plântulas crescendo no escuro. O fitocromo de tecidos de aveia crescendo na luz é ligeiramente menor (118 kDa) do que o da mesma espécie crescendo no escuro (124 kDa). O primeiro também apresenta picos máximos de absorção em 652 e 724 nm, os quais são ligeiramente menores do que os do segundo (667 e 730 nm). O fitocromo de plantas crescendo na luz é também mais estável do que o fitocromo de plântulas crescendo no escuro.

A forma do fitocromo que predomina nas plântulas crescendo no escuro é referida como Tipo I, enquanto a forma do fitocromo encontrada nas plantas verdes é conhecida como Tipo II. Esse último parece existir em múltiplas formas.

OBS: NO caso de algumas figuras, a legenda está em inglês.

F_V (fitocromo vermelho) = Pr (phytochrome red); V (luz vermelha) = R (red)

F_{VD} (fitocromo vermelho distante) = Pfr (phytochrome far-red)

VD (vermelho distante ou vermelho extremo) = Fr (far red)

3. NATUREZA QUÍMICA DO FITOCROMO

O fitocromo é uma cromoproteína, consistindo de um cromóforo e uma apoproteína (porção protéica de uma cromoproteína). O cromóforo é uma cadeia aberta tetrapirrólica, sendo os quatro anéis denominados de A, B, C e D (Figura 2). O anel A do cromóforo é covalentemente ligado à apoproteína através de uma ligação tioéter a um resíduo de cisteína. As propriedades fotoquímicas do fitocromo resultam da complexa interação entre o cromóforo e a apoproteína. Estudos sobre as propriedades fotoquímicas do fitocromo, em plântulas crescendo no escuro, indicam que ele apresenta uma absorção máxima em 667 nm para a forma de fitocromo vermelho (F_V) e em 730 nm para a forma vermelho distante (F_{VD}).

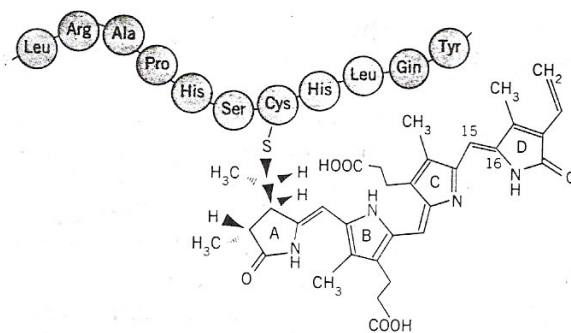


Figura 2 – Provável estrutura do cromóforo do fitocromo e sua ligação à apoproteína (Hopkins, 2000)

O fitocromo parece existir *in vivo* como um dímero, com um cromóforo para cada monômero. Massas moleculares para monômeros nativos variam de 120 (Zucchini) a 127 kDa (milho). A massa molecular do fitocromo de aveia, o qual tem sido mais extensivamente estudado, é de 124 kDa (em plantas estioladas). Alguns resultados experimentais têm indicado que o pigmento é fortemente associado com membranas celulares. No entanto, os estudos com fitocromo de aveia mostraram que a proteína é relativamente hidrofílica, a qual é mais consistente com o modelo de uma proteína globular solúvel do que uma proteína intrínseca de membrana.

Como mencionado anteriormente, é geralmente aceito que o fitocromo vermelho (Fv) é biologicamente inativo e que a formação do Fve inicia uma ativa resposta fisiológica. A questão que surge naturalmente concentra-se nas diferenças estruturais entre Fv e F_{VD} e se essas diferenças explicam a atividade biológica. Infelizmente, a exata natureza da fototransformação não é clara, embora se acredite que tanto o cromóforo como a apoproteína devam sofrer mudanças de conformação.

Após a absorção da luz, o fitocromo vermelho (Fv) sofre uma isomerização *cis-trans* pela rotação em torno da dupla ligação entre os átomos de carbono 15 e 16, entre os anéis C e D (Figura 3). Esta mudança resulta em uma conformação mais estendida do tetrapirrólo, o que é consistente com a observação de que o cromóforo é mais acessível às sondas químicas quando o fitocromo está na forma de Fve (mais instável).

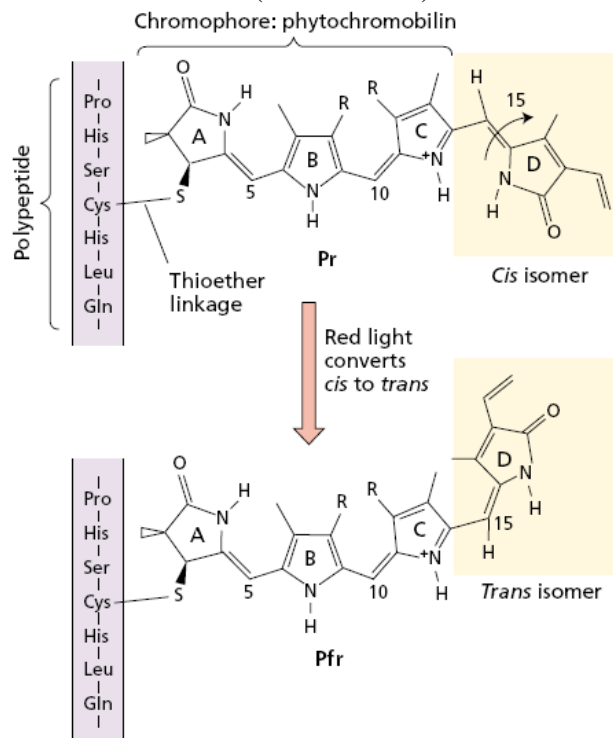


Figura 3 – Estrutura dos fitocromos, mostrando a isomerização *cis-trans* que é associada à interconversão de Fv e Fve pela luz vermelha e vermelha distante (Taiz & Zeiger, 1998).

Algumas linhas de evidências indicam que a proteína também sofre mudanças conformacionais. Estudos bioquímicos têm mostrado que as mudanças na conformação induzidas pela luz parecem ocorrer no grupo amino terminal da proteína. Além disso, os fitocromos Fv e F_{VD} diferem em suas susceptibilidades à proteases, indicando possíveis alterações na conformação da proteína induzidas pela luz.

4. DISTRIBUIÇÃO (ESPÉCIES, TECIDOS E CÉLULAS) E FOTOCONVERSÃO.

O fitocromo tem sido encontrado em algas, briófitas e possivelmente em todas as plantas superiores, onde ele executa significantes papéis na bioquímica, no crescimento e no desenvolvimento. O fitocromo está presente na maioria dos órgãos de todas as plantas estudadas, inclusive nas raízes. No entanto, ele é mais abundante em tecidos jovens (Figura 4). Nas células o fitocromo parece estar localizado no citosol e também em algumas organelas. Em todas as plantas, o fitocromo é sintetizado inteiramente como fitocromo vermelho (Fv). Aparentemente, nenhum Fve pode ser sintetizado no escuro.

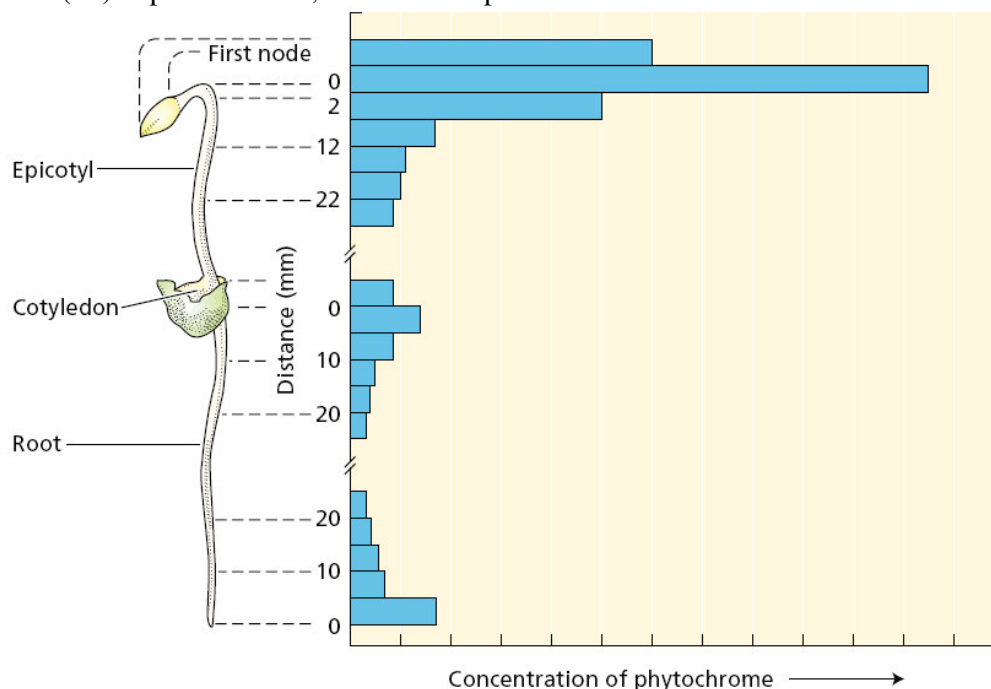


Figura 4 – Distribuição de fitocromo em plântulas estioladas de ervilha. Note que as maiores concentrações de fitocromo ocorrem nos ápices, tanto na raiz como na parte aérea (Taiz & Zeiger, 1998)

Um dado interessante é que o F_{VD} também absorve, embora menos eficientemente do que o F_v , a luz em 666 nm (vermelho). De maneira similar, o F_v também absorve um pequeno montante de luz vermelho distante (730 nm). Pelo fato dos dois espectros de absorção (F_v e F_{VD}) se somarem (Figura 5), é impossível a conversão de 100% do pigmento para uma única forma, mesmo quando usamos luz “pura” no vermelho ou vermelho extremo.

Na prática, irradiação com luz visível de suficiente fluência, estabelece um fotoequilíbrio (Φ), um estado no qual ambas as formas, F_v e F_{VD} , estão presentes.

$$\Phi = F_{VD} / F_{Tot}$$

Em que: F_{Tot} é o fitocromo total ou a soma de F_v e F_{VD} . O fotoequilíbrio estabelecido pela luz vermelha (660 nm) é 0,8. Esse resultado indica que aplicação de luz vermelha converte oitenta por cento do F_v para F_{VD} . Já o fotoequilíbrio estabelecido pela luz vermelha distante (730 nm) é 0,03. Esse último resultado indica que aplicação de luz vermelha distante

converte 97% do F_{VD} para F_v . O fotoequilíbrio estabelecido pela luz solar é de 0,6. E, o fotoequilíbrio estabelecido pela luz azul é 0,4.

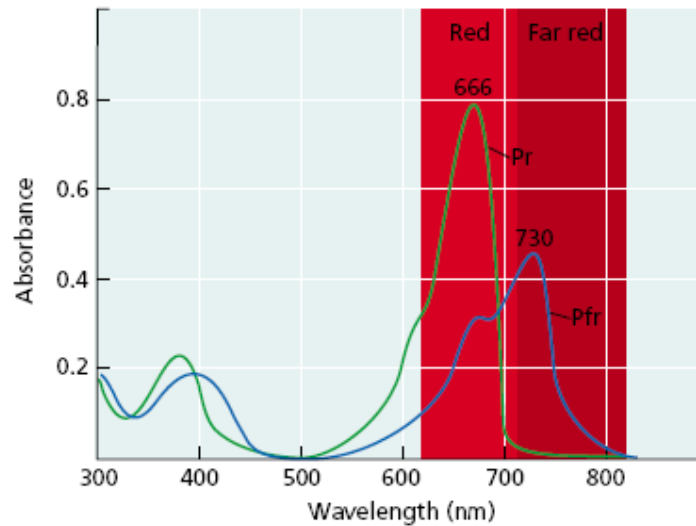


Figura 5 – Espectros de absorção do fitocromo vermelho e do fitocromo vermelho extremo (Taiz & Zeiger, 1998).

OBS: As lâmpadas fluorescentes brancas são ricas em radiação no vermelho (Figura 6). Isso produz alta relação luz vermelha/luz vermelha distante ($V/V_D = 2,28$) que produz um aumento no fotoequilíbrio, ou seja, favorece a formação do fitocromo ativo F_{ve} . As lâmpadas incandescentes, ao contrário, produzem pouco vermelho e muita radiação vermelha distante.

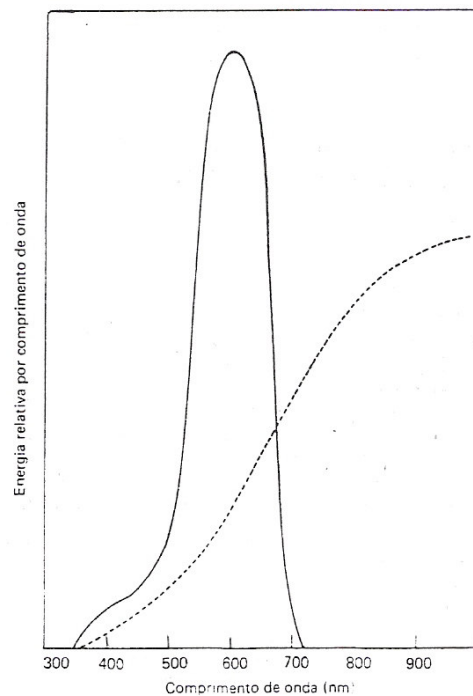


Figura 6 – Distribuição espectral da radiação de lâmpadas fluorescentes (linha cheia) e incandescentes (linha pontilhada) (Ferri, 1985).

5. RESPOSTAS FISIOLÓGICAS CONTROLADAS PELO FITOCROMO

Os efeitos mediados pelo fitocromo são convenientemente agrupados em três categorias com base no seu requerimento de energia ou FLUÊNCIA (número de fótons por unidade de área). As clássicas respostas fotorreversíveis (vermelho – vermelho extremo) descobertas por Hendricks, Borthwick e seus colaboradores são conhecidas agora como Respostas de Baixa Fluência (LFRs). Os requerimentos de fóton-fluência para as LFRs variam de 10^{-1} a 10^2 $\mu\text{mol m}^{-2}$ de luz vermelha. Já as respostas de muito baixa fluência (VLRs), como o nome indica, são induzidas por muito menores níveis de luz, da ordem de 10^{-6} a 10^{-3} $\mu\text{mol m}^{-2}$ de luz vermelha. As reações de alta irradiância (HIRs) requerem contínuas irradiações, usualmente com luz vermelha distante ou azul, por algumas horas ou mais e são dependentes da taxa de fluência real (Figura 7).

As respostas de baixa fluência (LFRs) e as respostas de muito baixa fluência (VLRs) seguem a lei de Bunsen-Roscoe da reciprocidade (Figura 7). Nestes casos, a resposta poderá ser a mesma, tanto para uma breve exposição à luz clara como para uma longa exposição à luz difusa, desde que o produto do Tempo x Taxa de Fluência de Fótons sejam os mesmos.

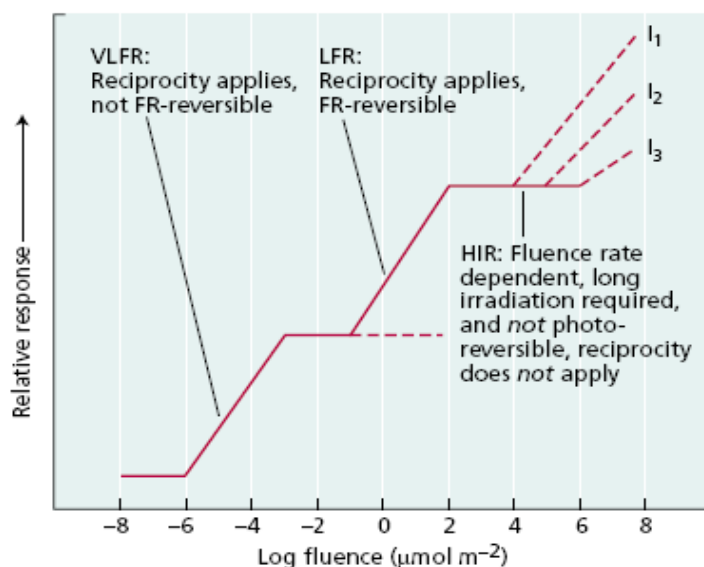


Figura 7 – Os três tipos de respostas ao fitocromo, baseados no seu requerimento de fluência (Taiz & Zeiger, 1998)

a) Respostas de baixa fluência (LFRs – Low Fluence Responses)

- **Germinação de sementes**

As sementes em que a luz estimula o processo de germinação são conhecidas como fotoblásticas positivas. Aquelas cuja germinação é inibida pela luz são fotoblásticas negativas. Muitas outras, incluindo a maioria das espécies cultivadas, não são afetadas pela luz, ou seja, elas germinam na luz ou no escuro.

Sementes, tais como as de alface, podem requerer somente breve exposição à luz, medida em segundos ou minutos (Tabela 1), enquanto outras podem requerer algumas horas ou mesmo dias de constantes ou intermitentes irradiação. Em todos os casos, o pigmento responsável parece ser o fitocromo. Quando a luz requerida é de baixa fluência e as respostas são fotorreversíveis (ver Tabela 1), as respostas são classificadas como LFRs.

- **Desenvolvimento da plântula**

Plântulas crescendo no escuro mostram excessivo alongamento do caule, as folhas permanecem pequenas (principalmente nas dicotiledôneas), os cloroplastos não se desenvolvem completamente e não ocorre síntese de clorofila. Após a iluminação com luz de baixa fluência, a taxa de crescimento do caule diminui (Figura 1), as folhas se expandem (principalmente em dicotiledôneas), os cloroplastos se desenvolvem a partir de etioplastos e as folhas tornam-se verdes com o acúmulo de clorofila. No caso de gramíneas, se observa inibição do crescimento do entrenó, inibição do crescimento do coleóptilo e promoção do desenrolamento das folhas. Note que nos dois casos, o fitocromo inibe o crescimento do caule ($F_v \rightarrow F_{vD}$, que inibe o crescimento).

A significância ecológica destas respostas não é difícil para perceber. No escuro, as reservas limitadas da semente são usadas para o crescimento em extensão do eixo, maximizando a possibilidade da plúmula, composta de folhas jovens, alcançar a luz e ser capaz de realizar a fotossíntese antes que as reservas sejam exauridas.

- **Potencial de membrana e distribuição de íons**

Mudanças no potencial de membrana são fenômenos eletroquímicos, relacionados ao movimento de íons através da membrana plasmática. O potencial transmembranar modulado pelo fitocromo tem sido mostrado em uma variedade de tecidos, em estudos conduzidos em alguns laboratórios. Os resultados não são completamente consistentes, porém, em muitos casos, a luz vermelha induz a despolarização da membrana dentro de cinco a dez segundos após o tratamento. Um subsequente tratamento com vermelho distante causa um lento retorno para a polaridade normal.

Uma correlação entre fitocromo e movimento de íons tem sido demonstrada em folhas que apresentam movimentos nictinásticos (dramático movimento nástico dependente de mudanças de turgescência das células). Plantas que mostram esse tipo de comportamento apresentam uma zona expandida na base da folha, o pulvino. O pulvino força o movimento da folha, alterando a sua forma como resultado da mudança diferencial de volume de suas células no lado inferior e superior.

As mudanças no volume das células do pulvino estão relacionadas com a rápida redistribuição de solutos, principalmente, K^+ , Cl^- e malato⁻². Muitas evidências sugerem que o fitocromo induz o enrolamento da folha pela regulação da bomba primária de prótons (H^+ -ATPase) e pela regulação de canais de K^+ nas células nos lados inferior e superior do pulvino.

- **Respostas fotoperiódicas**

A inibição do florescimento em plantas de dias curtos (PDC), pela interrupção do período noturno, foi um dos primeiros processos fisiológicos que se mostrou estar sob o controle do fitocromo. Em muitas plantas de dias curtos, a interrupção do período noturno somente é efetiva quando a dose de luz vermelha é suficiente para fotoconverter o fitocromo vermelho (F_v) para o vermelho distante (F_{ve}). Uma subsequente exposição das plantas à luz vermelha distante, a qual fotoconverte o fitocromo ativo (F_{ve}) para a forma inativa (F_v), restaura a resposta do florescimento.

A reversibilidade do vermelho e vermelho distante têm sido demonstrados, também, em algumas plantas de dias longos (PDL). Nestes casos, a interrupção do período noturno pela luz vermelha promove o florescimento e uma subsequente exposição ao vermelho distante previne a resposta (Veremos fotoperiodismo na unidade XI).

b) Respostas de muito baixa fluência (VLFRs – Very Low Fluence Responses)

Alguns estudos têm indicado que plântulas crescendo no escuro são capazes de responder a níveis muito baixos de luz. A luz vermelha, por exemplo, promove um aumento na sensibilidade de plântulas de cereais a um subsequente estímulo fotoperiódico. Porém, a fluência da luz vermelha requerida para saturar a resposta foi, pelo menos, 100 vezes menor do que a requerida para induzir uma mensurável conversão de F_v para F_{vD} .

Em plântulas de aveia foi estimada que menos de 0,01% de F_{vD} foi requerido para elicitar a inibição do alongamento do mesocótilo. Visto que a luz vermelha distante, que poderia normalmente reverter os efeitos da luz vermelha, converte 97% do F_{vD} para a forma F_v , em torno de 3% do fitocromo permanece na forma ativa (F_{vD}). Essa percentagem seria mais que suficiente para induzir as VLFRs. Estas respostas, portanto, não são fotorreversíveis. O espectro de ação das VLFRs exhibe picos nas regiões do azul e do vermelho. O pico no vermelho sugere que o fitocromo é o fotorreceptor para as VLFRs. O pigmento responsável pelo pico no azul pode ser tanto o fitocromo como o criptocromo.

c) Reações de alta irradiância (HIRs – High Irradiance Responses)

No ambiente natural, as plantas são expostas a longos períodos de luz do sol em altas taxas de fluência. Sob tais condições, caracterizadas pela relativamente alta energia por longo período de tempo, o programa morfogênético alcança a expressão máxima e respostas, tais como a expansão foliar e a inibição do alongamento do caule são mais impressionantes. Estas respostas são conhecidas como reações de alta irradiância (HIRs).

As reações de alta irradiâncias mostram as seguintes características:

A completa expressão da resposta requer prolongada exposição a altas irradiâncias;

A magnitude da resposta é uma função da taxa de fluência e da duração (não seguem a lei da reciprocidade);

Em contraste com as LFRs, as HIRs não são fotorreversíveis.

As HIRs têm sido implicadas em um grande número de respostas que também são qualificadas como LFRs, incluindo: crescimento do caule, expansão foliar e germinação de sementes. Por exemplo, a supressão da germinação em sementes fotoblásticas negativas, tal como em aveia, requer geralmente longo tempo de exposição em alta fluência. Neste caso, as luzes vermelhas distante e azuis são mais efetivas.

As HIRs diferem das LFRs por exibirem diferentes espectros de ação, dependendo da espécie e das condições de crescimento. Em plantas crescendo no escuro as HIRs mostram picos no vermelho distante e nas regiões correspondentes ao azul e UV-A do espectro. Nestes casos, é possível que pelo menos dois fotorreceptores estejam envolvidos: o fitocromo e um fotorreceptor azul-UV-A. Em plantas crescendo na luz, em geral, o espectro de ação das HIRs exhibe um pico bem maior no vermelho, similar ao espectro de ação das LFRs (estímulo), exceto que as HIRs não são fotorreversíveis.

6. FITOCROMO SOB CONDIÇÕES NATURAIS

A maioria das informações à cerca do fitocromo é derivada de estudos com plântulas estioladas (crescendo no escuro), as quais são sujeitas a breves irradiações com luz vermelha ou vermelha extremo. Porém, é óbvio que, exceto em condições de laboratório, as plantas não crescem em uma caixa escura com ocasionais “flashes” de luz vermelha ou vermelha distante.

Quando sementes germinantes alcançam a superfície do solo, a luz pode converter uma grande proporção do Fv para a forma F_{VD}, o qual pode inibir o crescimento do caule, evitando o estiolamento. Porém, a luz do sol também contém comprimentos de onda na faixa do vermelho distante, ou seja, parte do fitocromo ativo (F_{VD}) pode ser convertida para a forma inativa (Fv). Isto aumenta a questão de como o fitocromo funciona, e se de fato ele tem algum papel, em plantas verdes que são expostas à luz contínua (dia) em altas taxas de fluência.

Muitos estudos sobre plantas crescendo na luz indicam que a extensão do crescimento é determinada pelo fotoequilíbrio (F_{VD} / F_{Tot}). Uma dessas observações foi obtida em estudos com *Phaseolus*, *Helianthus* e *Pharbitus*, manipulando-se a fonte de luz no final do fotoperíodo (Figura 8). Quando se aplicavam 5 minutos de luz vermelha no final do fotoperíodo, a qual estabelece uma alta proporção de F_{VD} no começo do período de escuro, resultou numa forte inibição do crescimento do caule. Quando o tratamento era com luz vermelha distante (converte o F_{VD} para Fv) o caule crescia consideravelmente, ou seja, ocorria o estiolamento (Figura 8). Esses resultados parecem indicar que o crescimento do caule foi determinado pela proporção do F_{VD} presente no começo do período de escuro.

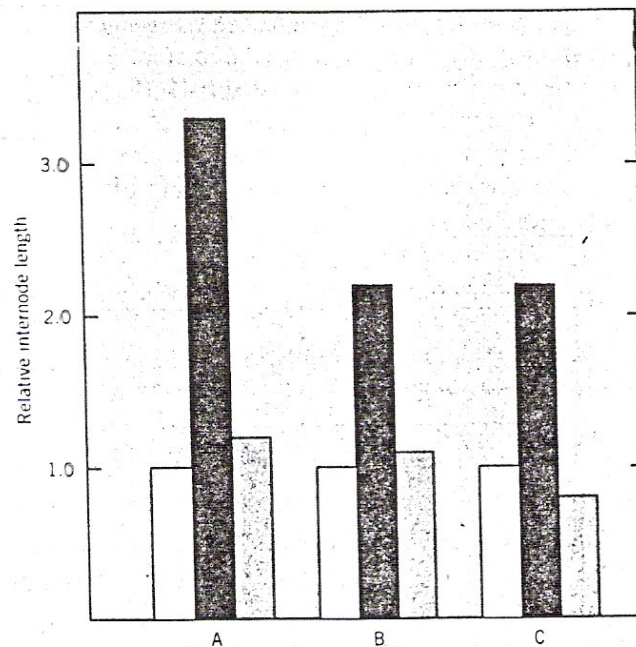


Figura 8 – Efeitos do tratamento de plantas (no final do dia) com luz vermelha distante (coluna do centro) ou com luz vermelha distante seguida de luz vermelha (coluna da direita) sobre o comprimento do entrenó de *Helianthus* (A), *Phaseolus* (B) e *Pharbitus* (C). Os tratamentos, com duração de 5 minutos foram aplicados no final do dia, após 8 horas de luz fluorescente branca. A coluna da esquerda, o controle, não sofreu nenhum tratamento (Hopkins, 2000)

OBS: Vale salientar que existem alterações consideráveis na distribuição do espectro de luz ao longo do dia. Assim, tanto ao nascer do dia quanto no pôr do sol, se observa um decréscimo na relação V/VD, quando comparada com os valores obtidos ao meio dia. Ou seja, um decréscimo na relação V/VD pode diminuir o fotoequilíbrio (diminuindo a concentração do F_{VD}) e favorecer o estiolamento.

Experimentos tais como o descrito acima tem despertado a atenção para o comportamento do fitocromo em plantas verdes e sobre os possíveis papéis do fitocromo nas estratégias de sobrevivência de plantas. A maioria desses estudos se relaciona ao crescimento de plantas sob florestas ou plantações (sombreadas), visto que nestas condições se observa uma alteração na qualidade da luz (além da diminuição na quantidade de luz). A radiação no interior das florestas é marcadamente deficiente em luz vermelha e azul, as quais são absorvidas em grandes quantidades pelas clorofilas e outros pigmentos (fotossíntese). Isto influencia a relação luz vermelha/luz vermelha distante (V/VD). Em geral, essa relação para a luz do sol não filtrada é de 1,05 a 1,25. O valor de V/VD em áreas sombreadas é reduzido, sendo que o grau de redução pode depender do tipo e da densidade da vegetação (Tabela 2).

Tabela 2 – Valores aproximados da relação V/VD para a luz filtrada por diferentes tipos de vegetação (Hopkins, 2000)

Tipo de Cobertura Vegetal	V/VD
Trigo	0,50
Milho	0,20
Mata de carvalho	0,12 a 0,17
Floresta Tropical	0,22 a 0,30

A queda na relação V/VD pode provocar grandes alterações na proporção de Fve (Figura 9). Neste caso, é possível que o fitocromo atue como um excelente sensor da qualidade de luz nas áreas sombreadas.

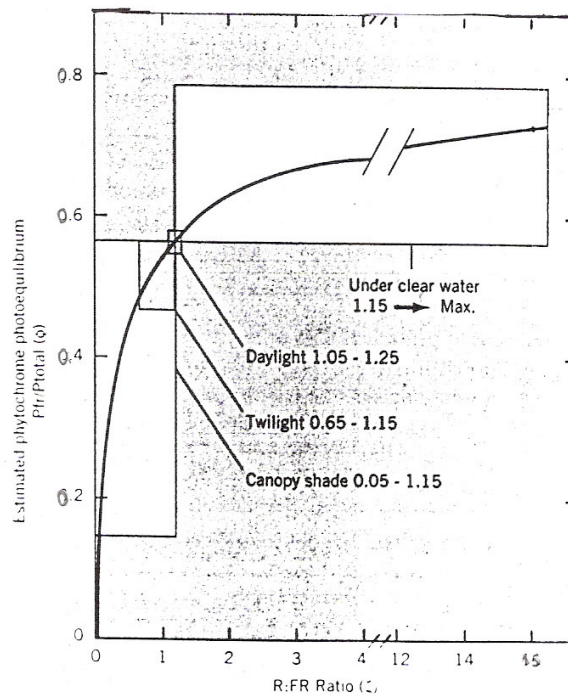


Figura 9 – A influência da relação V/VD sobre o fotoequilíbrio do fitocromo (Hopkins, 2000)

Existem agora boas evidências de que as plantas podem, de fato, detectar essas diferenças entre luz na região sombreada (no interior da vegetação) e a luz não filtrada pela vegetação (no topo das copas das plantas). Este sombreamento pode ser reproduzido em laboratório ou câmara de crescimento, adicionando além de uma lâmpada fluorescente branca ($V/VD = 2,28$), várias quantidades de luz vermelha distante ao longo do dia. Isto é feito sem alterar a taxa de radiação fotossinteticamente ativa (PAR). As diferenças no crescimento e morfogênese são atribuídas ao fotoequilíbrio do fitocromo, o qual pode ser estimado pela relação V/VD de cada tratamento. Os resultados indicam que quanto maior a relação V/VD (Figura 10B) ou quanto maior o fotoequilíbrio (Figura 10A) menor será o crescimento. Ou seja, maior relação V/VD implica em maior proporção do fitocromo na forma ativa (F_{VD}), o qual inibe o crescimento. De modo contrário, nas áreas sombreadas, onde a relação V/VD é baixa, ocorre uma menor proporção do F_{VD} , e as plantas tendem ao estiolamento.

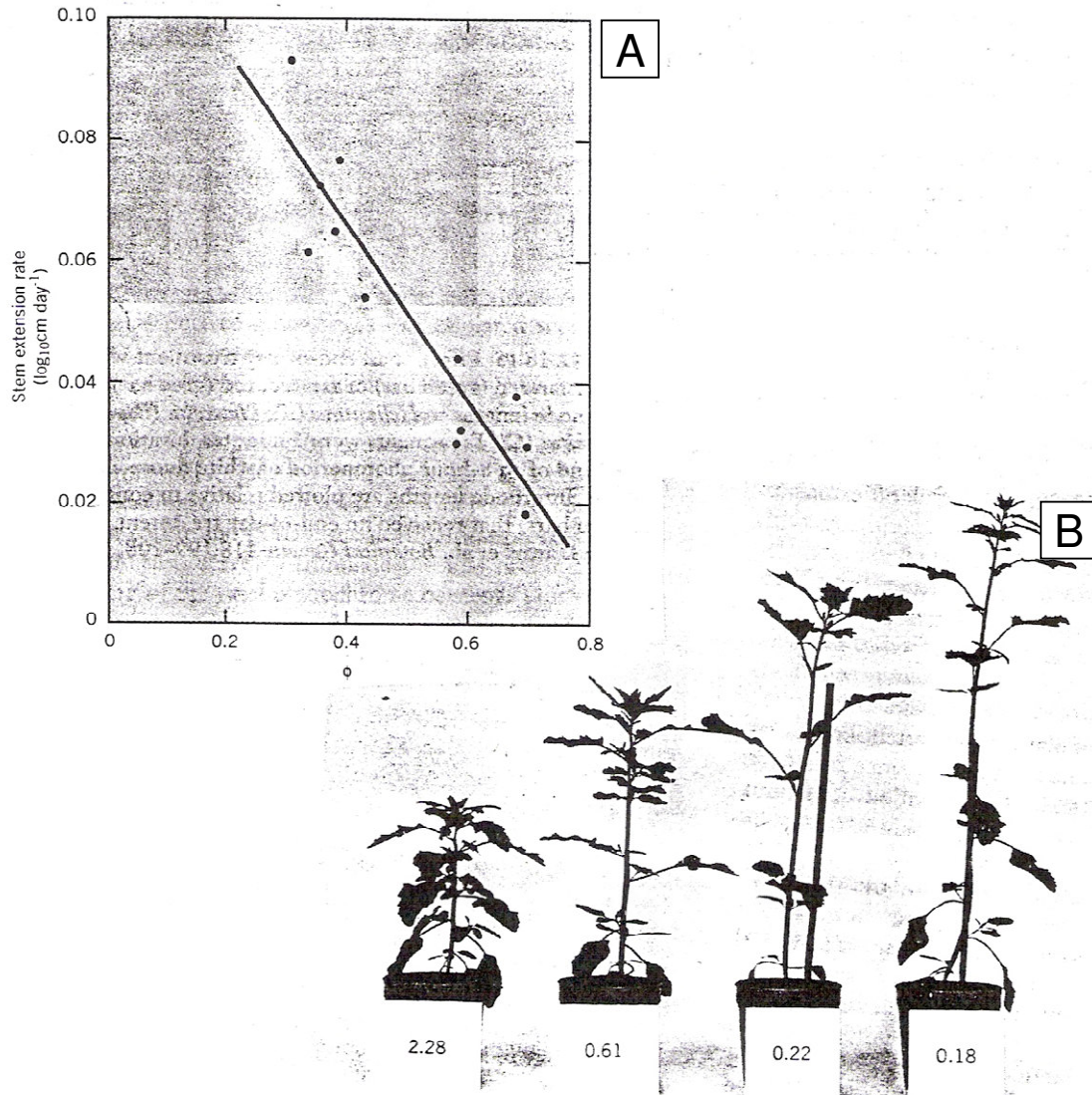


Figura 10 – Fotomorfogênese em plântulas crescendo na luz. (A) Relação entre a proporção de F_{VD} (Φ) e crescimento do caule de *Chenopodium album*, mantida por 9 dias sob sombreamento simulado; (B) Plântulas de *Chenopodium album* crescendo por 14 dias sob sombreamento simulado (Hopkins, 2000)

BIBLIOGRAFIA

FERRI, M. G. (Coord.) **Fisiologia Vegetal, volumes 1. e 2.** 2nd ed. São Paulo: EPU, 1985, 361p.

HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology.** 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000, 512p.

SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. **Plant Physiology.** 4th ed. California: Wadsworth Publishing Company, Inc., 1991, 682p.

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Plant Physiology.** 1st ed. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1991, 559p.

ESTUDO DIRIGIDO Nº 11

ASSUNTO: FOTOMORFOGÊNESE

- 1 – Cite exemplos de processos biológicos que dependem da luz.
- 2 – Defina espectro de absorção e espectro de ação.
- 3 – Dê as características do fitocromo.
- 4 – Esquematize a fotoconversão do fitocromo, identificando a forma ativa que provoca a resposta biológica.
- 5 – Defina fotoequilíbrio. Como se comporta o valor do fotoequilíbrio nas seguintes situações:
 - Luz vermelha
 - Luz vermelha distante
 - Luz fluorescente branca
 - Em áreas sob cobertura vegetal
- 6 – Classifique as respostas controladas pelo fitocromo, com base na taxa de fluência de fótons requerida.
- 7 – Qual a influência do fitocromo no desenvolvimento de plântulas?
- 8 – A germinação de sementes fotoblásticas positivas ocorre com a participação do fitocromo. Explique como isso ocorre.