

UNIDADE XIV – FITOCROMO E CONTROLE DO DESENVOLVIMENTO PELA LUZ

- 1. Introdução**
- 2. As propriedades fotoquímicas e bioquímicas do fitocromo**
- 3. Características das respostas induzidas por fitocromos**
- 4. Estrutura e função das proteínas do fitocromo**
- 5. Análise genética do funcionamento do fitocromo**
- 6. Especialização do fitocromo**
- 7. Rotas de sinalização dos fitocromos**
- 8. Ritmos circadianos**
- 9. Funções ecológicas**

INTRODUÇÃO

Vocês já se perguntaram por que os brotos de feijão em uma salada têm aquele aspecto?

Os brotos comestíveis (alfafa e feijão) são germinados e cultivados no escuro, onde passam por um tipo especial de desenvolvimento denominado escotomorfogênese.

Essas plântulas estioladas possuem caules alongados e cotilédones dobrados e não conseguem acumular clorofila.

Imagine agora, essas plântulas crescendo no solo, o ramo alongando e empurrando as primeiras folhas delicadas através do solo, utilizando o gancho plumular para abrir caminho.

Quando a plântula emerge do solo e as reservas limitadas de energia dos cotilédones (dicotiledôneas) ou do endosperma (monocotiledôneas) estão esgotadas, ela precisa começar a produzir o seu próprio alimento.

Essa transição da *escotomorfogênese* para a *fotomorfogênese* é um processo extremamente complexo, embora rápido. Minutos após a aplicação de um único flash de luz em uma plântula de feijão cultivada no escuro, ocorrem várias alterações no desenvolvimento:

- Uma redução na taxa de alongamento do caule;
- Iniciação do endireitamento do gancho plumular e
- Início da síntese dos pigmentos característicos das plantas verdes.

Assim, a luz atua como sinal para induzir uma mudança na planta, capacitando-a a capturar a energia luminosa e convertê-la nos compostos necessários para o seu crescimento.

Entre os diferentes pigmentos que podem promover as respostas fotomorfogênicas nas plantas, os mais importantes são aqueles que absorvem a luz vermelha e azul.

Os fotorreceptores de luz azul estão relacionados com as células-guardas e fototropismo.

O fitocromo, pigmento proteico fotorreceptor que absorve luz mais fortemente na região do vermelho e vermelho-distante, mas também absorve luz azul, medeia vários aspectos-chave no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo.

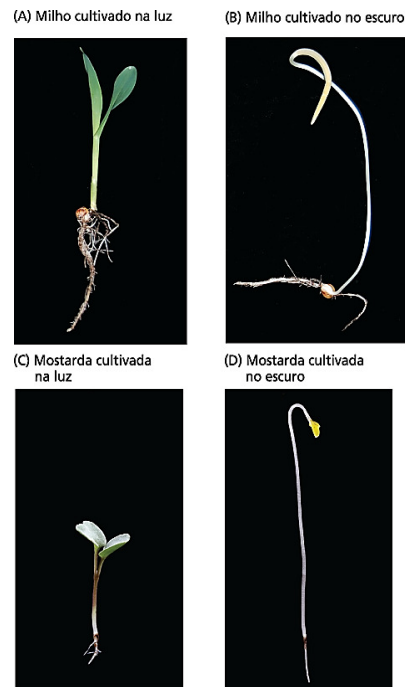


FIGURA 17.1 Plântulas de milho (*Zea mays*) (A e B) e mostarda (*Eruca sp.*) (C e D) cultivadas à luz (A e C) ou no escuro (B e D). Os sintomas de estiolamento no milho, uma monocotiledônea, incluem a ausência de esverdeamento, redução na largura das folhas, falha no desenrolamento das folhas e alongamento do coleóptilo e mesocótilo. Na mostarda, uma dicotiledônia, os sintomas do estiolamento incluem ausência de esverdeamento, tamanho reduzido das folhas, alongamento do hipocótilo e manutenção do gancho plumular (A,B, fotos de plântulas de milho, cortesia de Patrice Dubois; C,D, fotos de plântulas de mostarda por David McIntyre).

Propriedades fotoquímicas e bioquímicas do fitocromo

- As primeiras pistas sobre o papel do fitocromo no desenvolvimento da planta vieram nos estudos iniciados na década de 1930 sobre as respostas morfogênicas induzidas pela luz vermelha, em especial a germinação de sementes.
- Um avanço-chave na história do fitocromo foi a descoberta de que os efeitos da luz vermelha (650 a 680 nm) sobre a morfogênese poderiam ser revertidos por uma irradiação subsequente de luz vermelho-distante (710 a 740 nm), demonstrado pela primeira vez na germinação de sementes.
- Borthwick et al. (1952) demonstraram, em germinação de sementes de alface, que as respostas à luz vermelha e vermelho-distante não são simplesmente opostas; elas são também antagônicas.

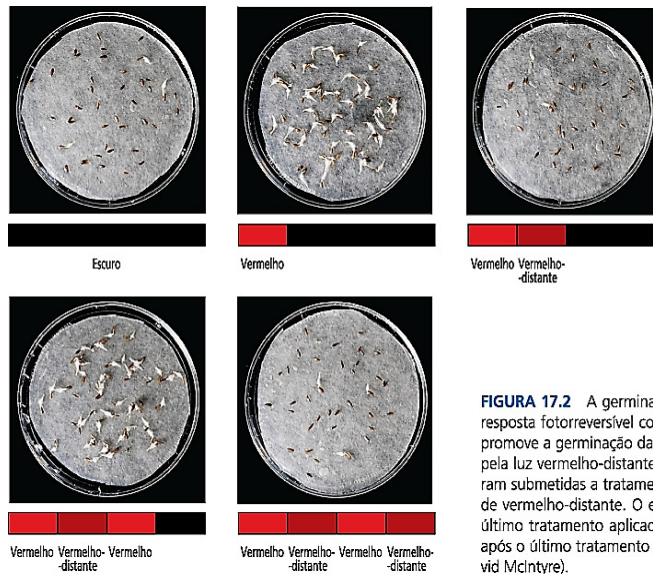


FIGURA 17.2 A germinação de sementes de alface é uma típica resposta fotorreversível controlada pelo fitocromo. A luz vermelha promove a germinação das sementes, porém seu efeito é revertido pela luz vermelho-distante. Sementes embebidas (umedecidas) foram submetidas a tratamentos alternados de luz vermelha seguida de vermelho-distante. O efeito do tratamento de luz depende do último tratamento aplicado. Muito poucas sementes germinaram após o último tratamento com luz vermelho-distante (Fotos de David McIntyre).

TABELA 17.1
Respostas fotorreversíveis típicas, induzidas pelo fitocromo em várias plantas superiores e inferiores

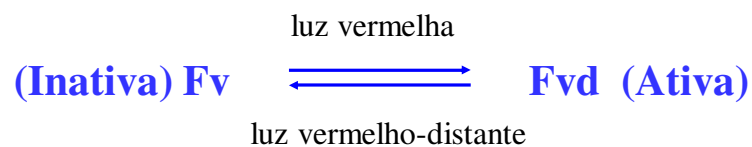
Grupo	Gênero	Estágio de desenvolvimento	Efeito da luz vermelha
Angiospermas	<i>Lactuca</i> (alface)	Semente	Promove a germinação
	<i>Avena</i> (aveia)	Plântula (estiolada)	Promove o desestiolamento (p. ex.: desenrolamento foliar)
	<i>Sinapis</i> (mostarda)	Plântula	Promove a formação do primórdio foliar, desenvolvimento das folhas primárias e produção de antocianinas
	<i>Pisum</i> (ervilha) <i>Xanthium</i> (carrapicho)	Adulto Adulto	Inibe o alongamento do entrenó Inibe o florescimento (resposta fotoperiódica)
Gimnospermas	<i>Pinus</i> (pinheiro)	Plântula	Aumenta a taxa de acúmulo de clorofila
Pteridófitas	<i>Onoclea</i> (sensitiva)	Gametófito jovem	Promove o crescimento
Briófitas	<i>Polytrichum</i> (musgo)	Protonema	Promove a replicação dos plastídios
Clorófitas	<i>Mougeotia</i> (alga)	Gametófito maduro	Promove a orientação dos cloroplastos em relação à luz fraca direcional

- Duas interpretações foram possíveis para esses resultados. Uma se refere à existência de dois pigmentos: um absorvendo luz vermelha e outro, a luz vermelho-distante, atuando de forma antagônica na regulação da germinação das sementes. Por outro lado, pode haver um único pigmento em duas formas interconversíveis: uma que absorve a luz vermelha e outra que absorve a luz vermelho-distante (Borthwick et al., 1952).
- O modelo escolhido – de um só pigmento – era o mais radical dos dois, pois não havia precedente para esse pigmento fotorreversível.
- Em 1959, Butler et al., demonstraram a presença do fitocromo em extratos vegetais pela primeira vez, e suas propriedades fotorreversíveis únicas exibidas *in vitro*, confirmando a previsão.

O fitocromo pode se converter entre as formas Fv e Fvd

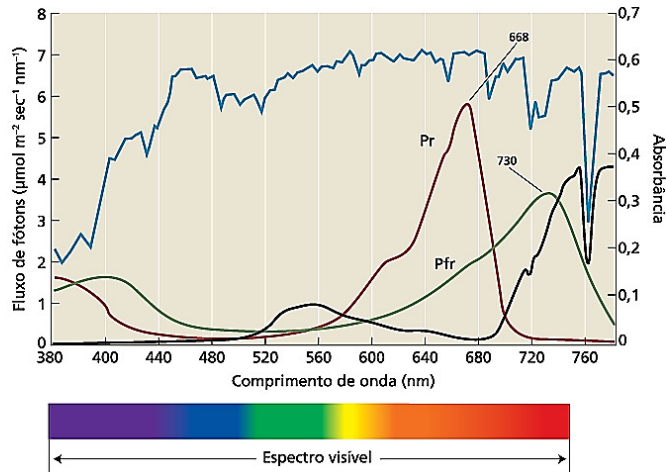
Em plantas cultivadas no escuro ou estioladas, o fitocromo está presente na forma que absorve a luz vermelha (**Fv**). Essa **forma inativa** de coloração azul é convertida pela luz vermelha em uma **forma fisiologicamente ativa** que absorve a luz vermelho-distante (**Fvd**), a qual é azul-esverdeada. O **Fvd** por sua vez pode ser convertido de volta à **Fv** pela luz vermelho-distante.

Conhecida como **fotorreversibilidade**, essa propriedade de conversão/reconversão é o atributo mais marcante do fitocromo, podendo ser expressa como:

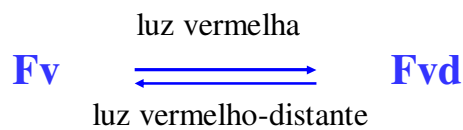


A interconversão das formas **Fv** e **Fvd** pode ser medida *in vitro* e *in vivo*. Muitas das propriedades espectrais como espectro de absorção e fotorreversibilidade, de fitocromos purificados, medidas *in vitro*, são as mesmas *in vivo*.

FIGURA 17.3 Os espectros de absorção de fitocromos purificados de aveia, nas formas Pr (linha vermelha) e Pfr (linha verde), sobrepõem-se. No topo do dossel há uma distribuição relativamente uniforme de luz no espectro visível (linha azul), porém, sob um dossel denso, a maior parte da luz vermelho-distante na maior parte. A linha preta mostra as propriedades espectrais da luz que é filtrada pelas folhas. Assim, as proporções relativas de Pr e Pfr são determinadas pelo grau de sombreamento pelo dossel vegetativo (Por Kelly e Lagrarias, 1985; cortesia de Patrice Dobois).



ESTADO FOTOESTACIONÁRIO (FOTOEQUILÍBRIO)



Fotoequilíbrio (ϕ)

$$\phi = Fvd / Fv + Fvd = Fvd / F_{\text{total}}$$

$$\text{Para a luz vermelha} \Rightarrow \phi = 0,88;$$

$$\text{Para a luz vermelho-distante} \Rightarrow \phi = 0,02;$$

$$\text{Para a luz solar} \Rightarrow \phi = 0,60$$

A Fvd é a forma fisiologicamente ativa do fitocromo

Na maioria dos casos estudados, há uma relação quantitativa entre a magnitude da resposta fisiológica e a quantidade de **Fvd** gerada pela luz, porém não existe essa relação entre a resposta fisiológica e a perda de **Fv**. Evidências desse tipo levaram à conclusão de que a **Fvd** é a **forma fisiologicamente ativa** do fitocromo.

Na natureza, as plantas estão expostas a um espectro de luz muito mais abrangente, e é sob essas condições que o fitocromo necessita operar para regular as respostas de desenvolvimento a alterações no ambiente de luz.

De fato, o dossel pode ter um efeito drástico na qualidade e na quantidade da luz incidente sobre as plantas e folhas subjacentes.

Características das respostas das plantas induzidas pelo fitocromo

SÃO AGRUPADAS EM DOIS TIPOS:

1. Eventos bioquímicos rápidos;
2. Mudanças morfológicas mais lentas, incluindo movimentos e crescimento.

Obs 1: as respostas do fitocromo variam no:

- ❖ **Lag time (período de atraso):** que é o tempo decorrido entre o estímulo e a resposta;
- **Rápido:** 8 min (inibição do alongamento do caule pela luz vermelha);
- **Longo:** várias semanas (floração).
- ❖ **Tempo de escape da fotorreversibilidade** que varia de menos de 1 minuto até horas para diferentes respostas.

As respostas do fitocromo podem ser distinguidas pela quantidade de luz requerida para induzi-las

- A quantidade de luz é referida como a fluência, que é definida como o número de fótons atingindo uma unidade de área de superfície (μmol de *quanta* m^{-2}). **Algumas respostas do fitocromo são sensíveis não somente à fluência, mas também a irradiância ou taxa de fluência (μmol de *quanta* $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).**
- ❖ **FLUÊNCIA MUITO BAIXA (VLFR)** (0,0001 a 0,05 μmol m^{-2}). Ex: estimula o crescimento do coleótilo e inibe o do mesocótilo de aveia estiolada;
- ❖ **FLUÊNCIA BAIXA (LFR)** (1 a 1.000 μmol m^{-2}). Ex: germinação de sementes fotoblásticas, floração e a maioria das respostas fotorreversíveis pela combinação vermelho/vermelho-distante;
- ❖ **IRRADIÂNCIA ALTA (HIR)** (saturam em fluências 100 vezes maiores que as LFR, 100 mmol $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), **sendo a resposta proporcional à irradiância (até que a resposta sature) e à duração.**
 Ex: síntese de antocianinas, inibição do alongamento do hipocótilo de plântulas (mostarda, alface e petúnia), indução do florescimento (*hyosciamus*), abertura do gancho plumular na alface, crescimento de cotilédones na mostarda e produção de etileno no sorgo.

A relação recíproca entre a taxa de fluência e o tempo é conhecida como a lei da reciprocidade formulada por Bunsen & Roscoe (1850)

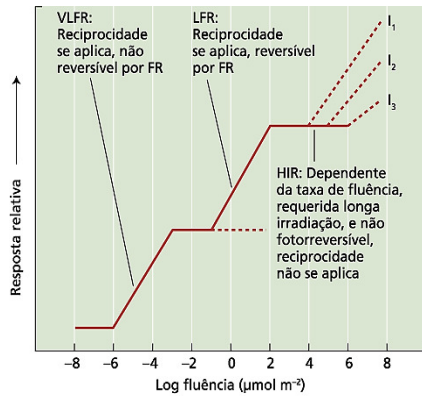


FIGURA 17.4 Três tipos de respostas do fitocromo, baseadas nas suas sensibilidades à fluência. As magnitudes relativas das respostas representativas estão representadas no gráfico em relação às fluências crescentes de luz vermelha. Curtos pulsos de luz ativam as VLFRs e LFRs. Visto que as HIRs são proporcionais à irradiância, bem como à fluência, os efeitos de três irradiâncias diferentes fornecidas continuamente são ilustrados ($I_1 > I_2 > I_3$) (segundo Briggs et al., 1984).

Um breve pulso de luz vermelha induzirá uma resposta, desde que a luz seja intensa o suficiente; por outro lado, uma luz muito fraca irá funcionar se o tempo de irradiação for suficientemente longo. Esta relação recíproca entre a taxa de fluência e o tempo é conhecida como lei da reciprocidade formulada por Bunsen & Roscoe em 1850.

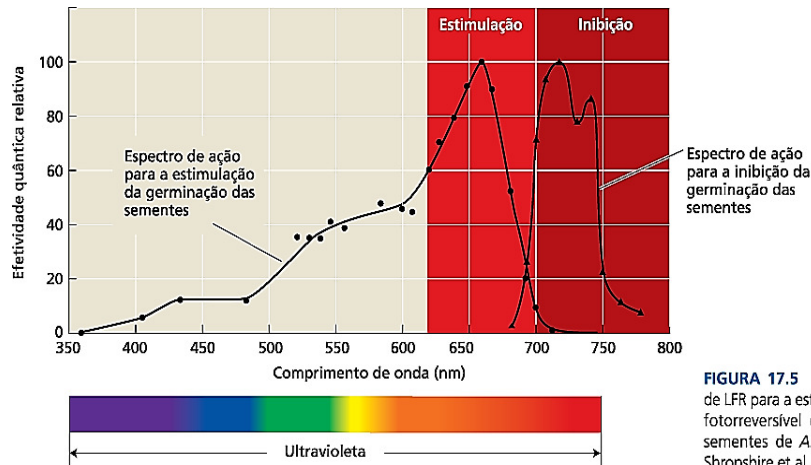


FIGURA 17.5 Espectros de ação de LFR para a estimulação e inibição fotorreversível da germinação de sementes de *A. thaliana* (segundo Shropshire et al., 1961).

Estrutura e função das proteínas do fitocromo

O fitocromo nativo é uma proteína dimérica solúvel com massa molecular de 250 kDa.

Quimicamente ele é uma cromoproteína (holoproteína): apoproteína e cromóforo (um tetrapirrol linear denominado fitocromobilina).

O monômero (125 kDa) é codificado por uma pequena família de genes.

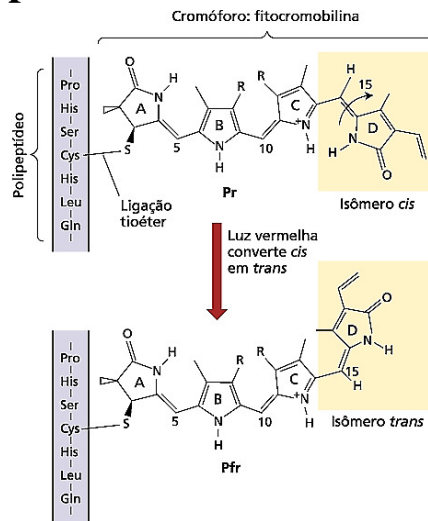


FIGURA 17.6 Estrutura das formas Pr e Pfr do cromóforo (fitocromobilina) e a região do peptídeo ligada ao cromóforo por meio de uma ligação tioéter. O cromóforo é submetido a uma isomerização *cis/trans* no carbono 15, em resposta às luzes vermelha e vermelho-distante (segundo Andel et al., 1997).

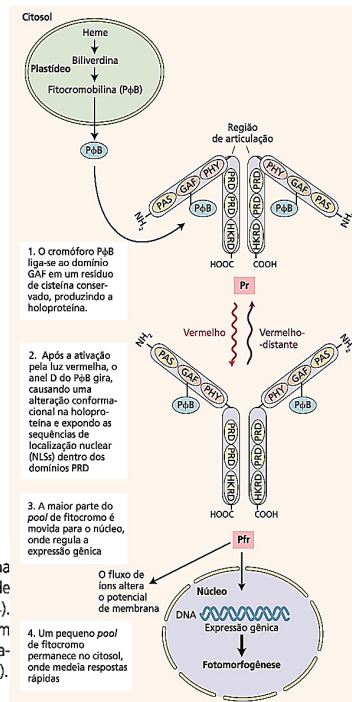
A fitocromobilina é sintetizada no interior dos plastídios.

Ela é exportada para o citosol, onde se liga à apoproteína por meio de uma ligação tioéter a um resíduo de cisteína (domínio GAF).

A montagem da apoproteína com seu cromóforo é autocatalítica.

Uma região de articulação separa as metades N-terminal e C-terminal e tem um papel crítico na conversão da Fv (inativa) para a Fvd (ativa).

FIGURA 17.7 Após a síntese e montagem (1), o fitocromo é ativado pela luz vermelha (2) e migra para o núcleo (3) para modular a expressão gênica. Um pequeno pool de fitocromo permanece no citosol, onde pode regular alterações bioquímicas rápidas (4). Vários domínios conservados dentro do fitocromo são apresentados: PAS, GAF (contém o domínio bilina-liase), PHY, PRD (domínio relacionado ao PAS) e HKRD (domínio relacionado à HIS cinase). P_{6B}, fitocromobilina (segundo Montgomery e Lagarias, 2002).



O fitocromo tem vários domínios funcionais importantes:

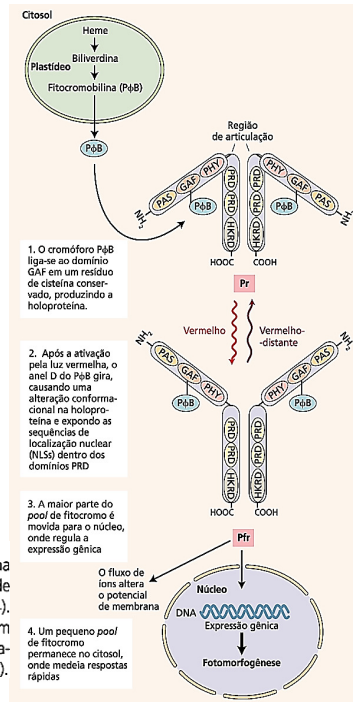
Domínio GAF: necessário para a montagem autocatalítica do cromóforo;

Domínio PHY: estabiliza o fitocromo na forma Fvd;

Domínios PRD: medeiam a dimerização do fitocromo;

Domínio HKRD (no domínio C-terminal): relacionado à histidina cinase, essencial para a autofosforilação.

FIGURA 17.7 Após a síntese e montagem (1), o fitocromo é ativado pela luz vermelha (2) e migra para o núcleo (3) para modular a expressão gênica. Um pequeno pool de fitocromo permanece no citosol, onde pode regular alterações bioquímicas rápidas (4). Vários domínios conservados dentro do fitocromo são apresentados: PAS, GAF (contém o domínio bilina-liase), PHY, PRD (domínio relacionado ao PAS) e HKRD (domínio relacionado à HIS cinase). P₄₆B, fitocromobilina (segundo Montgomery e Lagarias, 2002).



O fitocromo é uma proteína cinase autofosforilante regulada pela luz

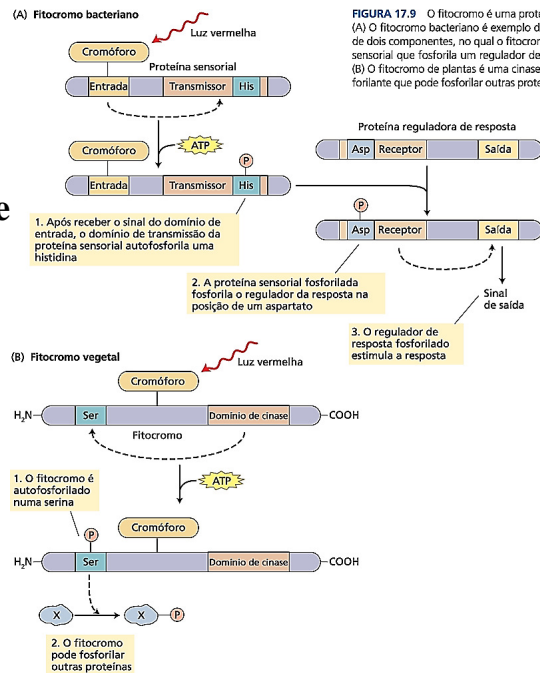
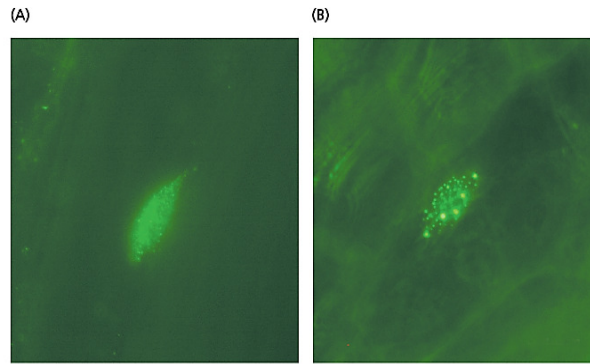


FIGURA 17.9 O fitocromo é uma proteína cinase autofosforilante. (A) O fitocromo bacteriano é exemplo de um sistema de sinalização de dois componentes, no qual o fitocromo atua como uma proteína sensorial que fosforila um regulador de resposta (ver Capítulo 14). (B) O fitocromo de plantas é uma cinase de serina/treonina autofosforilante que pode fosforilar outras proteínas (formas contendo o X).

Fvd é particionado entre o citosol e o núcleo

FIGURA 17.10 Localização nuclear das proteínas de fusão phy-GFP, em células epidérmicas de hipocótilos de *Arabidopsis*. Células de indivíduos transgênicos de *Arabidopsis* expressando phyA-GFP (A) ou phyB-GFP (B) foram colocadas sob luz vermelho-distante contínua (A) ou luz branca (B) e observadas sob um microscópio de fluorescência. Somente os núcleos são visíveis, demonstrando que os tratamentos de luz induzem a acumulação nuclear das proteínas de fusão phy-GFP. Esses resultados indicam uma função para o particionamento nuclear/citoplasmático no controle da sinalização pelo fitocromo. Os menores pontos verdes brilhantes dentro do núcleo em B são chamados "speckles" (pontuações), cuja importância é desconhecida (de Yamaguchi et al., 1999, cortesia de A. Nagatani).



A fisiologia da ação do fitocromo é muito complexa e difícil de explicar com base em um único tipo de fitocromo. Estudos bioquímicos iniciais forneceram indícios de que existem diferentes formas de fitocromo.

Tipo I (*PHYA*): forma fotossensível– Escuro

Obs: na realidade, é a forma Fvd do fitocromo do tipo I que é instável.

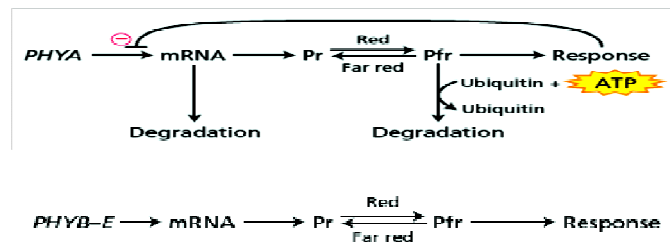
Tipo II (*PHYB, C, D e E*): forma fotoestável– Luz

O tipo I é aproximadamente nove vezes mais abundante que o tipo II em plantas de ervilha cultivadas no escuro. Em plantas de ervilha cultivadas à luz, as quantidades dos dois tipos de fitocromo são quase iguais, indicando que a luz causa a degradação do fitocromo tipo I.

O principal avanço veio com a percepção de que os fitocromos são codificados por uma família de genes (família multigênica) e têm propriedades químicas diferentes.

Em *Arabidopsis*, essa família é formada por cinco membros estruturalmente relacionados: *PHYA*, *B*, *C*, *D* e *E*. Em arroz, existem apenas três genes codificadores para o fitocromo: *PHYA*, *B* e *C*.

A apoproteína (sem o cromóforo) é designada PHY; a holoproteína (com o cromóforo) é designada phy.



Análise genética do funcionamento do fitocromo

Estudos genéticos têm sido valiosos na definição das rotas de transdução de sinal de luz em *Arabidopsis*.

Em um estudo clássico, Marteen Koornneef (Koornneef et al., 1980) mergulhou sementes de *Arabidopsis* em uma solução de etano-metil-sulfonado (EMS), a qual gera mutações pontuais no DNA.

Cruzamentos feitos entre os mutantes com deficiência na percepção da luz ou na resposta, definiram cinco *loci* ou grupos de complementação (*HY1-HY5*), que serviram como base para os estudos de sinalização da luz em *Arabidopsis*.

A clonagem e a análise da sequência dos cinco genes *HY* levaram à identificação de vários componentes da transdução de sinal:

- Genes necessários para a biossíntese do cromóforo do fitocromo (*HY1* e *HY2*);
- O fotorreceptor **PHYB** (*HY3*);
- O criptocromo fotorreceptor de luz azul (*HY4*); e
- Um fator de transcrição induzido pela luz (*HY5*)

Especialização do fitocromo

- O fitocromo **A** medeia respostas à luz vermelho-distante contínua;

O **phy A** funciona como o fotorreceptor primário para VLFR.

Análises genéticas do funcionamento dos fitocromos indicam que a função do **phyA** está restrita aos estágios primários do desenvolvimento, como a germinação de sementes e o desestiolamento da plântula.

Entretanto, experimentos recentes sugerem que isto é mais complexo. Foi demonstrado que o **phyA** atua no controle do florescimento em *Arabidopsis* e arroz (Valverde et al., 2004; Takano et al., 2005).

Assim, é provável que o **phyA** opere ao longo de todo o ciclo de vida da planta e medeia as respostas tanto à luz vermelho-distante como à luz vermelha.

Especialização do fitocromo

- **O fitocromo B medeia as respostas à luz vermelha ou branca contínua;**

A caracterização do mutante *hy3* revelou um papel importante para o phyB no desestiolamento, uma vez que plântulas mutantes cultivadas em luz branca contínua apresentavam hipocótilos longos.

Além de regular as respostas HIR mediadas pelas luzes branca e vermelha, o fitocromo B parece também regular LFRs, como a germinação reversível de sementes.

Como será discutido, o phyB tem um importante papel na regulação das respostas das plantas a tratamentos de sombra. Plantas deficientes em phyB geralmente se parecem com plantas do tipo selvagem que cresceram sob denso dossel da vegetação.

De fato, a mediação das respostas à sombra da vegetação, como o florescimento acelerado e o aumento do alongamento, pode ser um dos papéis ecológicos mais importantes do fitocromo.

Especialização do fitocromo

- Os papéis dos fitocromos C, D e E estão emergindo.

Embora phyA e phyB sejam as formas predominantes do fitocromo em *Arabidopsis*, phyC, phyD e phyE têm funções específicas na regulação das respostas às luzes vermelha e vermelho-distante.

As respostas mediadas por phyD e phyE incluem alongamento dos pecíolos e entrenós e o controle do período do florescimento.

Obs: As interações da família *Phy* são complexas.

Especialização do fitocromo

- As funções dos genes *PHY* se diversificaram durante a evolução.

Embora grande parte de nossa compreensão dos eventos moleculares por trás das respostas do fitocromo tenha sido revelada por meio de estudos com *Arabidopsis*, a família de genes *PHY* está evoluindo rapidamente entre as angiospermas (Mathews e Sharrock, 1997).

Enquanto a maioria das dicotiledôneas possui quatro subfamílias de genes do fitocromo (*PHYA*, *PHYB/D*, *PHYC/F* e *PHYE*), as monocotiledôneas possuem apenas três (*PHYA*, *PHYB* e *PHYC*).

Por meio da duplicação/perda de genes, derivação genética e rápida diversificação da função do gene *PHY*, as redes de transdução de sinal do fitocromo podem ser redesenhadas para atender as necessidades das plantas em diferentes habitats e sob diferentes pressões de seleção.

Somente quando uma detalhada análise genética seja conduzida em uma determinada espécie é que podemos começar a identificar as similaridades e as diferenças nas rotas reguladas pelo fitocromo.

A comparação entre espécies indica que, enquanto o modo de ação de membros da família phy pode ser altamente conservado, os efetores a jusante e, em última análise, as respostas fisiológicas mediadas por esses fotorreceptores podem ser bastante diferentes nos diferentes táxons.

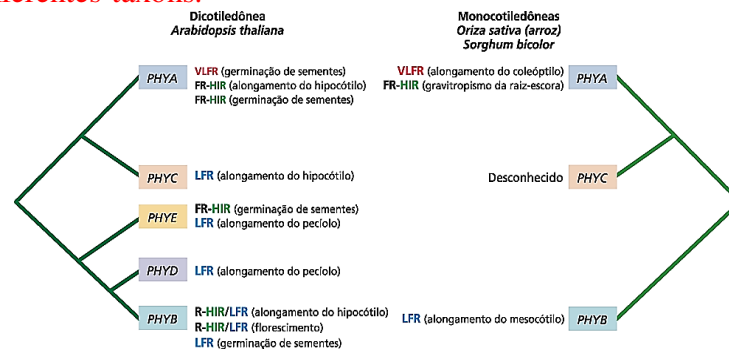


FIGURA 17.12 Diferenças na estrutura e função da família de genes do fitocromo na dicotiledónea *Arabidopsis thaliana* e nas monocotiledóneas *Oriza sativa* e *Sorghum bicolor*. Os genes *PHY* nas monocotiledóneas e dicotiledóneas parecem utilizar os mesmos membros da família de genes para VLFRs, LFRs e HIRs (p. ex., *phyA* é utilizado para FR-HIR). Entretanto, o fenômeno de desenvolvimento que está sendo regulado pode ser bastante diferente (p. ex., germinação versus alongamento do coleóptilo para a VLFR mediada pelo *phyA*). Ver também que as monocotiledóneas não contêm *PHYD* ou *PHYE*.

Rotas de sinalização dos fitocromos

Todas as mudanças nas plantas reguladas por fitocromos iniciam com a absorção da luz pelo pigmento. Após a absorção de luz, as propriedades moleculares do fitocromo são alteradas, o que provoca as mudanças no crescimento, desenvolvimento ou posição de um órgão.

Essas respostas enquadram-se em duas categorias gerais:

- Fluxo de íons, que causam respostas de turgor relativamente rápidas.
- Expressão gênica alterada, que resulta em processos mais lentos e de longo prazo.

RESPOSTA FINAL:

RESPOSTAS RÁPIDAS:

• Movimento de cloroplasto e de folíolos que envolvem a ativação de ATPase e fluxo de íons e regula os potenciais de membrana.

Envolve mudanças na atividade de proteínas (enzimas, bombas, canais, etc.)

RESPOSTAS LENTAS:

• Envolve a fotomorfogênese.

Envolve regulação na expressão de genes, que podem ser:

GENES DE RESPOSTA PRIMÁRIA:

Fatores de transcrição presentes

GENES DE RESPOSTA SECUNDÁRIA:

Fatores de transcrição ausentes (necessita sua expressão)

Análises de microarranjos de DNA revelaram a reprogramação global da expressão gênica que acompanha a transição de desenvolvimento *escotomorfogênico* para *fotomorfogênico*.

Os fatores de interação do fitocromo (PIFs) atuam no início da sinalização phy

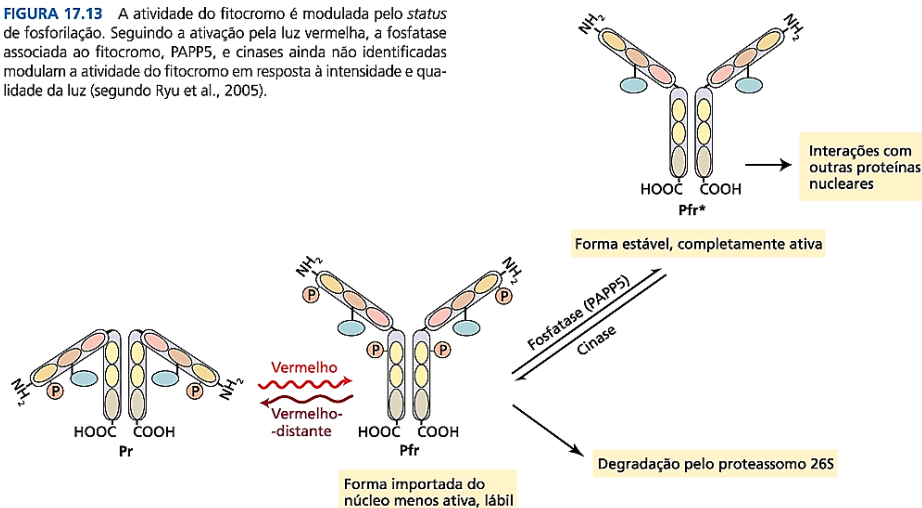
Vários fatores de interação do fitocromo (PIF) foram identificados em Arabidopsis.

Um desses fatores mais extensivamente caracterizados é o PIF3, um fator de transcrição que interage com phyA ou phyB.

Estudos recentes de membros da família PIF indicaram que eles podem atuar primeiramente como um regulador negativo da resposta do fitocromo (Shin et al., 2009; Stephenson et al., 2009). → Ver figura 17.17

O fitocromo associa-se às proteínas cinases e fosfatases

FIGURA 17.13 A atividade do fitocromo é modulada pelo status de fosforilação. Seguindo a ativação pela luz vermelha, a fosfatase associada ao fitocromo, PAPP5, e cinases ainda não identificadas modulam a atividade do fitocromo em resposta à intensidade e qualidade da luz (segundo Ryu et al., 2005).



A expressão gênica induzida pelo fitocromo envolve a degradação de proteínas

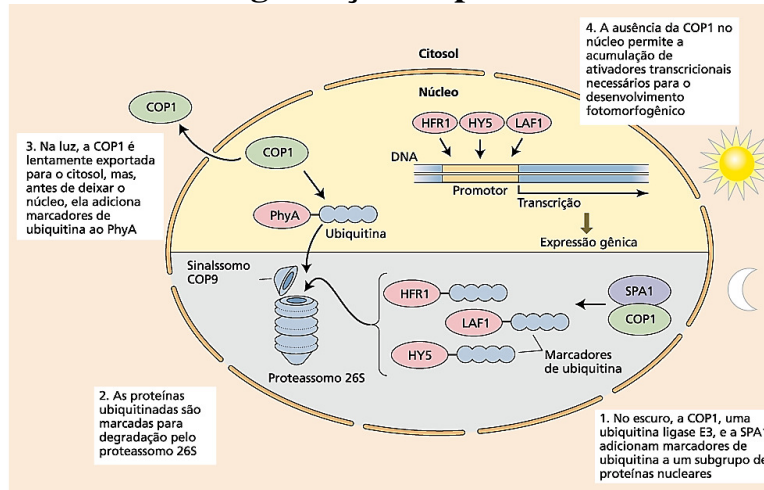


FIGURA 17.14 As proteínas COP regulam a regeneração de proteínas necessárias para o desenvolvimento fotomorfogênico. Durante a noite, a COP1 entra no núcleo, e o complexo COP1/SPA1 adiciona ubiquitina a um subgrupo de ativadores transcricionais. Os fatores de transcrição são, então, degradados pelo complexo sinalossomo COP9-proteossomo. Durante o dia, a COP1 sai do núcleo, permitindo a acumulação dos ativadores transcricionais. As caudas azuis representam os marcadores de ubiquitina nas proteínas destinadas para o complexo sinalossomo COP9 (CSN) que serve como porteiro do proteossomo 26S.

Ritmos circadianos

Vários processos metabólicos nas plantas, como a FS e a RS, exibem um ciclo alternado por fases de alta e baixa atividade, com uma periodicidade de 24 horas, referida como **RITMOS CIRCADIANOS**. Em função da persistência do ritmo na ausência de fatores de controle externos, eles são considerados endógenos.

A natureza endógena dos ritmos circadianos sugere que eles sejam controlados por um regulador interno; esse mecanismo é denominado **OSCILADOR**.

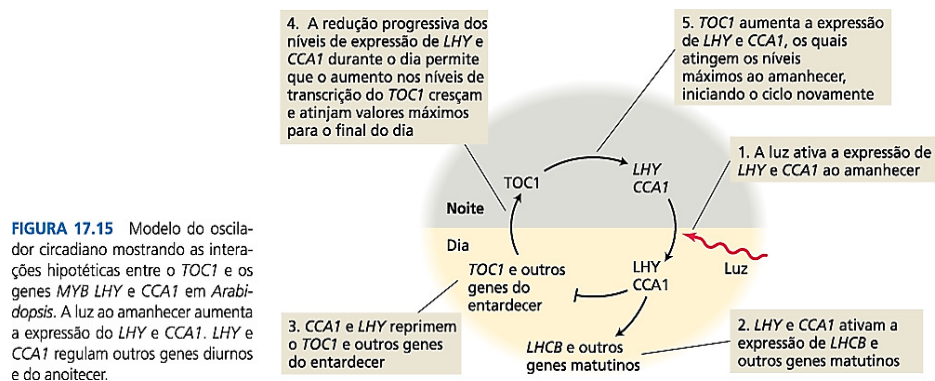
O oscilador endógeno está acoplado a uma diversidade de processos fisiológicos.

Uma característica importante do oscilador é que ele não é afetado pela temperatura, o que permite ao relógio funcionar sob uma variedade de condições climáticas e sazonais. Diz-se que o relógio exibe uma compensação de temperatura.

A luz é um forte modulador de ritmos em plantas. Na natureza, os períodos tendem a ser de 24 horas, devido aos efeitos sincronizantes da luz ao amanhecer, chamados de SINCRONIZAÇÃO.

Uma versão simplificada do relógio de *Arabidopsis* é mostrada a seguir:

O oscilador circadiano envolve uma volta de retroalimentação negativa transcricional



LHY ⇒ Proteína reguladora do tipo MYB (Late elongated Hypocotyls).

CCA1 ⇒ Proteína reguladora do tipo MYB (Circadian Clock-Associated 1).

TOC1 ⇒ Regulador positivo dos genes *LHY* e *CCA1*.

Funções ecológicas do fitocromo

Até agora foram discutidas as respostas reguladas pelo fitocromo estudadas em laboratório. O fitocromo também desempenha papéis importantes nas plantas crescendo no ambiente natural.

O fitocromo permite a adaptação das plantas às alterações na qualidade da luz.

A presença de um pigmento reversível vermelho/vermelho-distante em todas as plantas verdes, sugere que estes comprimentos de onda da luz fornecem informações que ajudam as plantas a se ajustarem ao ambiente.

A razão de luz vermelha (V ou R) para vermelho-distante (VD ou FR) varia extraordinariamente em diferentes ambientes e pode ser definida como:

$$R/FR = \frac{\text{Photon fluence rate in 10 nm band centered on 660 nm}}{\text{Photon fluence rate in 10 nm band centered on 730 nm}}$$

TABLE 17.3
Ecologically important light parameters

	Fluence rate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R:FR ^a
Daylight	1900	1.19
Sunset	26.5	0.96
Moonlight	0.005	0.94
Ivy canopy	17.7	0.13
Lakes, at a depth of 1 m		
Black Loch	680	17.2
Loch Leven	300	3.1
Loch Borralie	1200	1.2
Soil, at a depth of 5 mm	8.6	0.88

Source: Smith 1982, p. 493.

Note: The light intensity factor (400–800 nm) is given as the photon flux density, and phytochrome-active light is given as the R:FR ratio.

^aAbsolute values taken from spectroradiometer scans; the values should be taken to indicate the relationships between the various natural conditions and not as actual environmental means.

A redução da razão V:VD causa alongamento nas plantas de sol

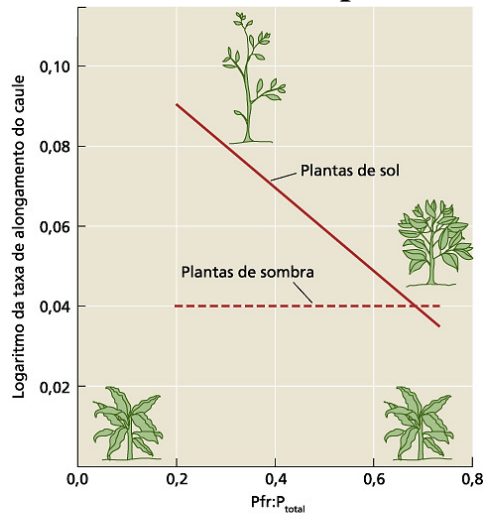


FIGURA 17.16 Os fitocromos parecem ter papel predominante no controle do alongamento do caule em plantas de sol (linha contínua), mas não nas plantas de sombra (linha tracejada) (segundo Morgan e Smith, 1979).

Para uma “planta de sol” ou “planta que evita sombra”, existe um evidente valor adaptativo na alocação de seus recursos em direção a um crescimento mais rápido em extensão, quando ela é sombreada por outra planta.

O preço pago pelo aumento no alongamento dos entrenós é uma redução em área foliar e nas ramificações, mas, ao menos no curto prazo, essa adaptação à sombra do dossel parece funcionar.

Análises genéticas de *Arabidopsis* têm indicado que o phyB desempenha um papel predominante na mediação de muitas respostas de evitação da sombra, mas phyD e o phyE também contribuem, especialmente, ao alongamento do pecíolo. O phyA tem o papel de antagonista das respostas mediadas pelos phyB, D e E.

Evidências para integração de muitas rotas hormonais no controle das respostas de evitamento da sombra estão também emergindo, incluindo as da auxina, giberelina e etileno.

Várias publicações recentes têm sugerido que as proteínas PIF têm papel importante na mediação das respostas à sombra e pelo menos algumas dessas respostas são mediadas pelas rotas sinalizadoras GA.

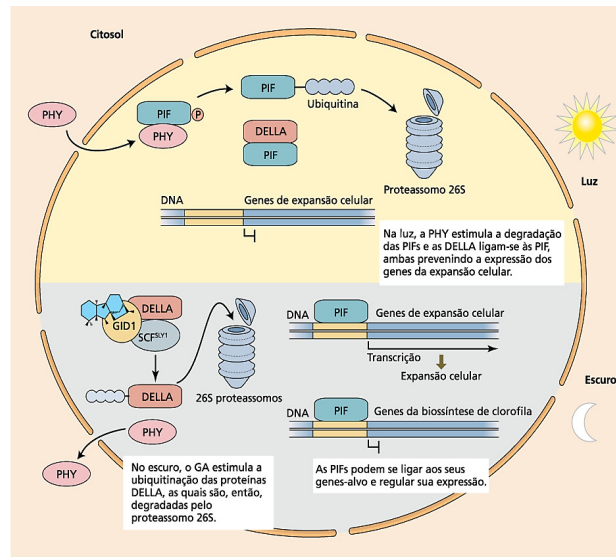


FIGURA 17.17 Convergência da sinalização pela luz e por hormônios. No escuro, o hormônio de promoção do crescimento, ácido giberélico (GA), liga-se ao seu receptor e medeia a ubiquitinação das proteínas DELLA (ver Capítulos 14 e 20). As proteínas DELLA são, então, direcionadas para o proteossomo 26S para degradação. Na ausência das proteínas DELLA, as PIFs podem agir tanto como reguladores positivos e negativos da expressão gênica, provavelmente pela interação com parceiros diferentes, talvez mediados por diferentes elementos reguladores cis a montante (upstream) dos genes-alvo. Na luz, as proteínas DELLA ligam-se às proteínas PIF, evitando sua interação com os genes. As proteínas PHY também visam as proteínas PIF, por meio da fosforilação, levando, eventualmente, à sua ubiquitinação e degradação. Na ausência de proteínas PIF, os genes necessários para a expansão celular não são expressos e o crescimento vegetal é retardado.

Sementes pequenas normalmente necessitam de uma razão V:VD alta para a germinação

Em geral, sementes grandes, as quais possuem amplas reservas para sustentar prolongados períodos de crescimento de plântulas no escuro (sob o solo), não necessitam de luz para a germinação.

Entretanto a luz é necessária para sementes pequenas de muitas espécies herbáceas e campestres, muitas das quais permanecem dormentes, mesmo quando hidratadas, se estão enterradas abaixo da profundidade de penetração da luz.

Mesmo quando essas sementes estão na superfície do solo ou próximas dela, o nível de sombreamento pelo dossel da vegetação provavelmente afetará sua germinação.

A redução das respostas de evitação da sombra pode aumentar a produtividade das culturas

As respostas de evitação da sombra podem ser altamente adaptativas em um ambiente natural para auxiliar as plantas a vencer a competição contra plantas vizinhas, mas, para muitas culturas agrônômicas, a realocação de recursos do crescimento reprodutivo para o vegetativo pode reduzir a produtividade.

Em anos recentes, os ganhos de produtividade em lavouras, como o milho, vieram em grande parte da obtenção de novos cultivares com uma maior tolerância ao adensamento (o qual induz respostas de evitação da sombra), em vez do aumento na produtividade básica por planta.



FIGURA 17.18 Variedades modernas de milho são plantadas em alta densidade. Tradicionalmente, os índios americanos cultivavam o milho em pequenas coxilhas, as quais eram separadas por vários pés (um pé = 33 cm). As plantas eram pequenas e frequentemente produziam múltiplas espigas pequenas. Já os híbridos modernos são plantados à máquina em linhas com pouco espaço entre as plantas (em geral 30.000 a 38.000 plantas/acre). Embora a produtividade por planta não tenha aumentado dramaticamente por muitos anos nos híbridos comerciais, aumentos na produtividade global têm sido continuados, em grande parte devido a uma melhor performance das plantas semeadas em alta densidade. Como mostra esta imagem de um campo de milho típico do Estado de Nova Iorque, as variedades modernas têm folhas eretas que auxiliam na captura da energia solar sob condições de alta densidade (cortesia de T. Brutnell).