

UNIDADE X – FITOCROMO E FOTOMORFOGÊNESE

1. INTRODUÇÃO
2. DESCOBERTA DO FITOCROMO
3. NATUREZA QUÍMICA DO FITOCROMO
4. DISTRIBUIÇÃO (ESPÉCIES, TECIDOS E CÉLULAS) E FOTOCONVERSÃO
5. RESPOSTAS FISIOLÓGICAS CONTROLADAS PELO FITOCROMO
 - 5.1. RESPOSTAS DE BAIXA FLUÊNCIA
 - 5.1.1. GERMINAÇÃO DE SEMENTES
 - 5.1.2. DESENVOLVIMENTO DA PLÂNTULA
 - 5.1.3. POTENCIAL DE MEMBRANA E DISTRIBUIÇÃO DE ÍONS
 - 5.1.4. RESPOSTAS FOTOPERÓDICAS
 - 5.2. RESPOSTAS DE MUITO BAIXA FLUÊNCIA
 - 5.3. RESPOSTAS DE ALTA IRRADIÂNCIA
6. FITOCROMO SOB CONDIÇÕES NATURAIS

INTRODUÇÃO

A luz está relacionada ao crescimento vegetal controlando vários processos fisiológicos, tais como:

- **Fotossíntese** (azul e vermelho);
- **Fototropismo** (azul);
- **Abertura estomática** (azul e vermelho);
- **Fotomorfogênese** (UV-B, UV-A, azul, vermelho e vermelho-distante).

O efeito da radiação luminosa (280 a 800 nm) no desenvolvimento das formas e estruturas do vegetal (morfogênese controlada pela luz, que é independente da fotossíntese) é denominado de **FOTOMORFOGÊNESE**.

As primeiras observações foram feitas em abóbora por Julius von Sachs (1882):

“Plântulas que crescem no escuro adquirem uma aparência característica” (caules finos, rudimentares e alongados e folhas amareladas).

Sachs denominou esta síndrome de doença do estiolamento.

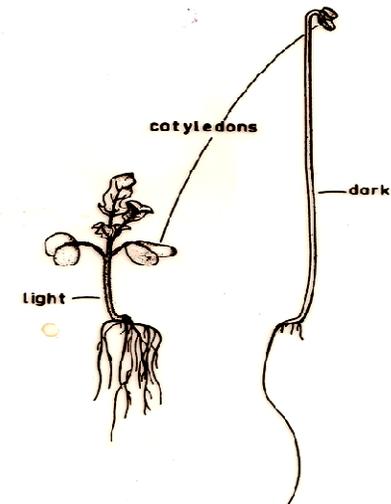
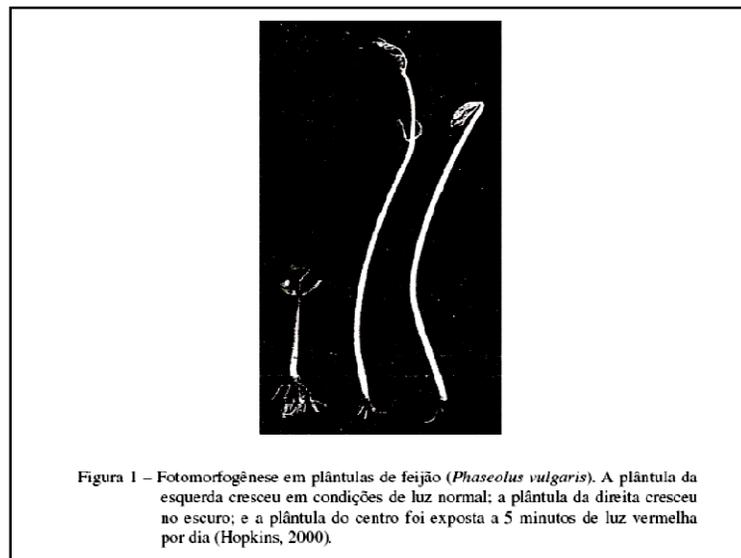
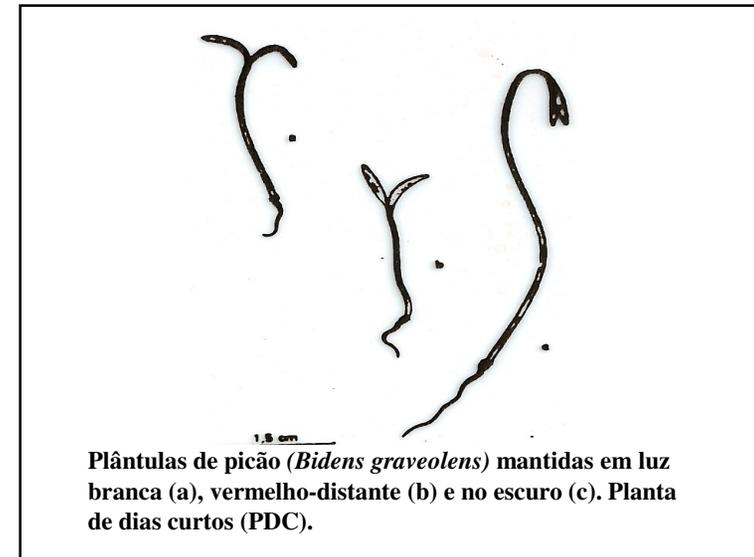
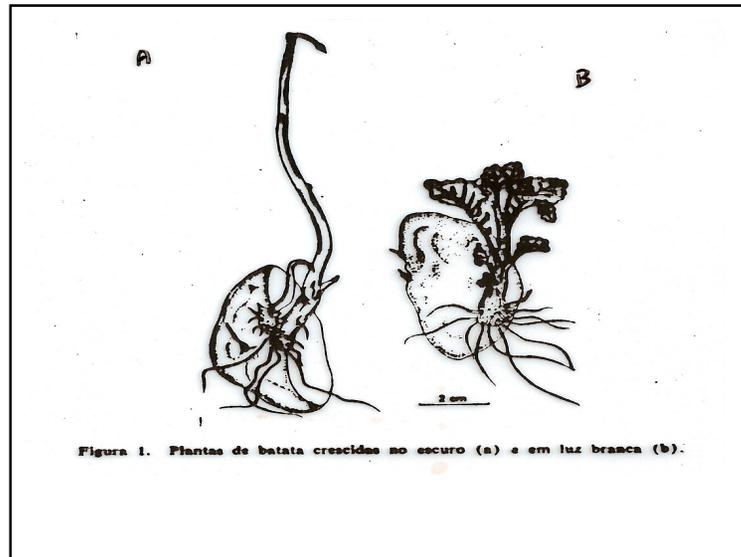


Fig. 169. These two mustard seedlings (*Sinapis alba*) have the same chronological age and are virtually identical genetically. The differences in morphogenesis are due to light. The drawings emphasize the fact that light causes the cotyledons to develop from storage organs (right) to photosynthetically active leaves (left). Unlike for instance castor bean endosperm, the mustard cotyledon is not devoid of function after depletion of lipid and protein reserves, since in the light it expands, becomes green and persists as a photosynthetic organ.



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

- **FITOCROMO** - Absorve luz nas regiões do azul, vermelho e vermelho-distante;
- **CRIPTOCROMO** - Flavoproteína que absorve luz nas regiões do ultravioleta (UV-A, 320-400 nm) e do azul.
- **FOTORRECEPTORES UV-B** - Compostos que absorvem luz na região do ultravioleta (280-320 nm).

- **obs 1:** Estes fotorreceptores controlam vários processos morfogênicos:
 - germinação de sementes;
 - desenvolvimento da planta;
 - formação de flores e sementes.
- **obs 2:** O fitocromo é o fotorreceptor mais importante nas plantas vasculares;
- **obs 3:** Alguns efeitos da luz azul são mediados pelo fitocromo, porém, a luz vermelha é de 50 a 100 vezes mais efetiva que a luz azul.

Histórico sobre a descoberta do fitocromo

- Criação (1945) em Beltsville, Maryland, EUA, de um laboratório para estudar a fotomorfogênese, especialmente o fotoperiodismo [Borthwick (botânico), Parker (fisiologista) e Hendricks (físico-químico)]. Após, associaram-se a este grupo Eben e Vivian Toole (especialistas em sementes) e Siegelman, Butler e Norris (bioquímicos).

As principais contribuições foram a:

- Determinação do espectro de ação (indução e inibição) da germinação e da floração em PDL e PDC (1952);

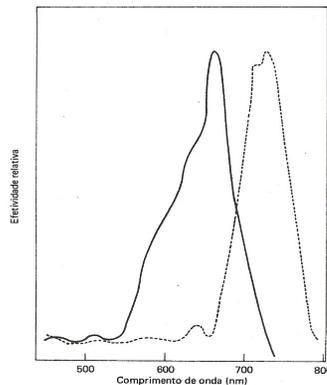
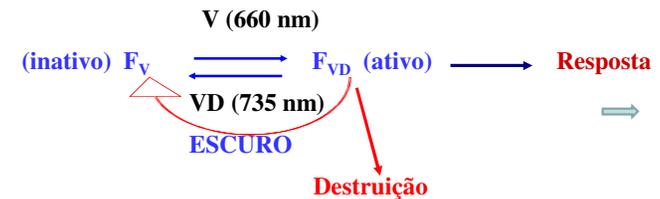


Figura 7. Espectro de ação para a indução (linha cheia) e inibição (linha pontilhada) de floração de planta de dia longo mantida em noite longa interrompida por um lampejo.

- Demonstração da reação reversível (1952);



- Universalidade de várias respostas fotomorfogênicas (1952-1959);
- Descrição das propriedades fisiológicas, isolamento e caracterização do fotorreceptor – fitocromo (1959 e 1960).

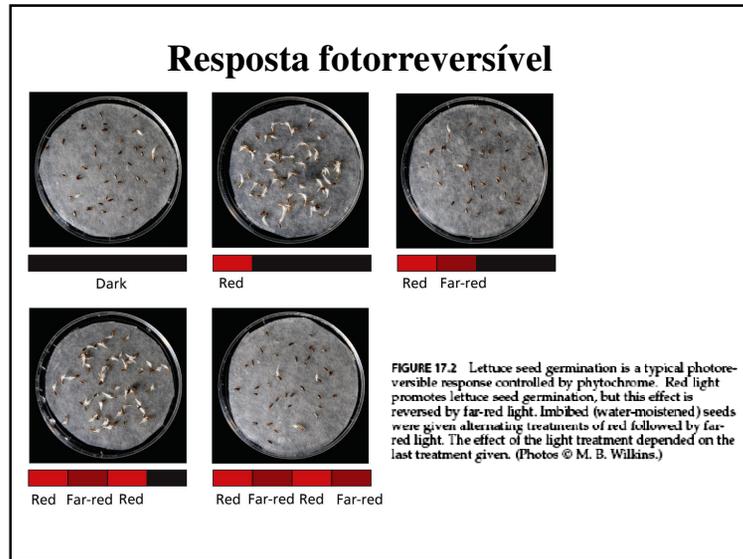
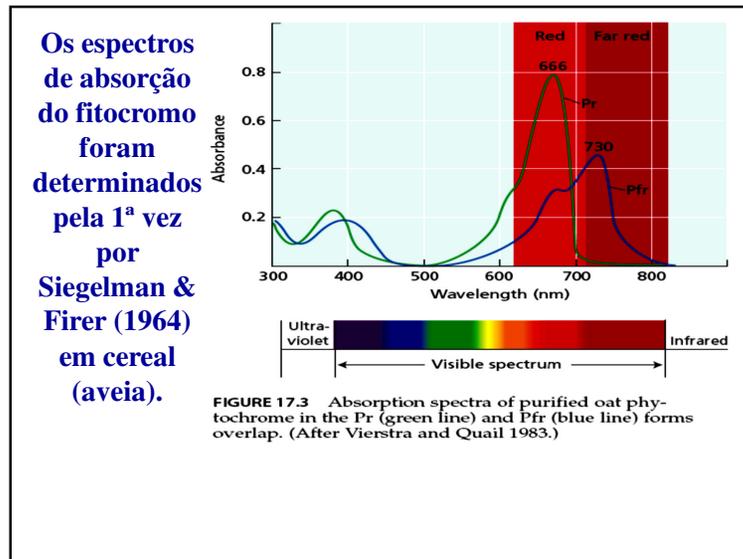


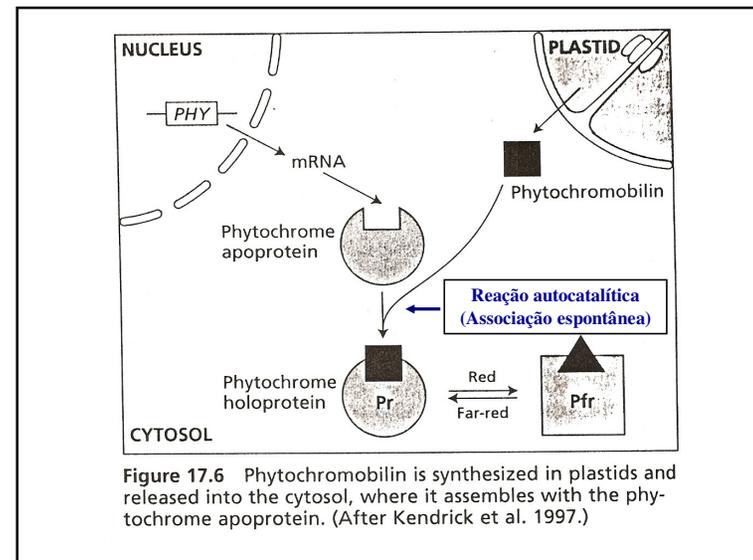
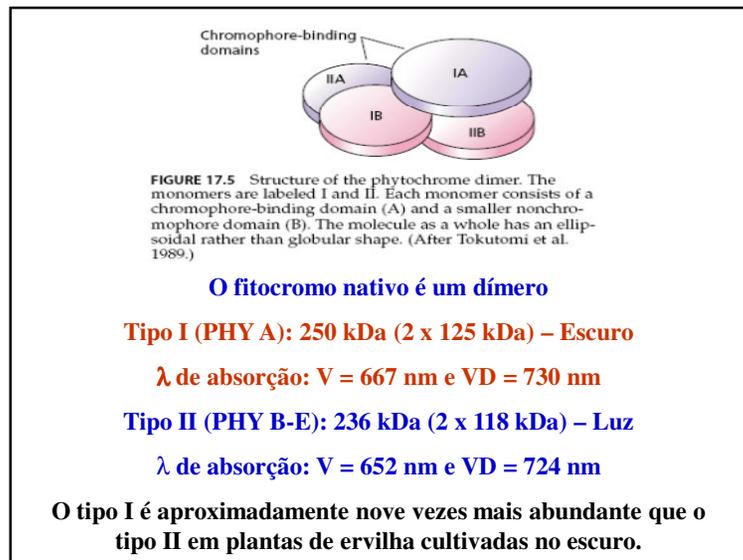
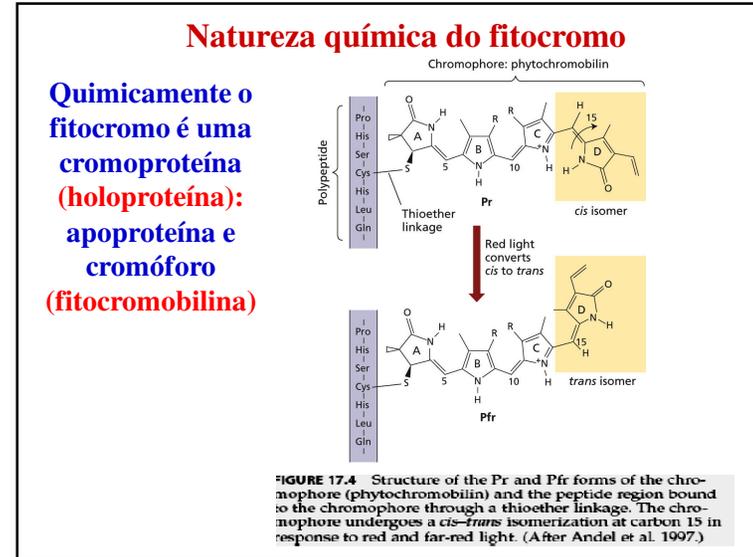
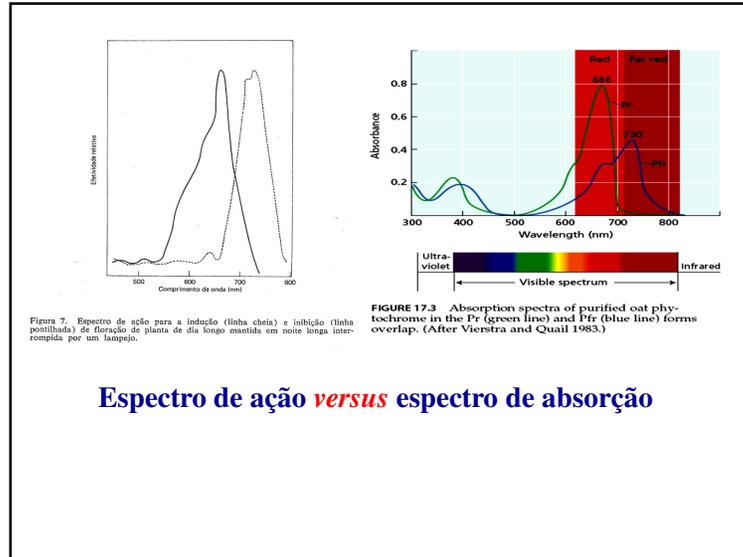
TABLE 17.1
Typical photoreversible responses induced by phytochrome in a variety of higher and lower plants

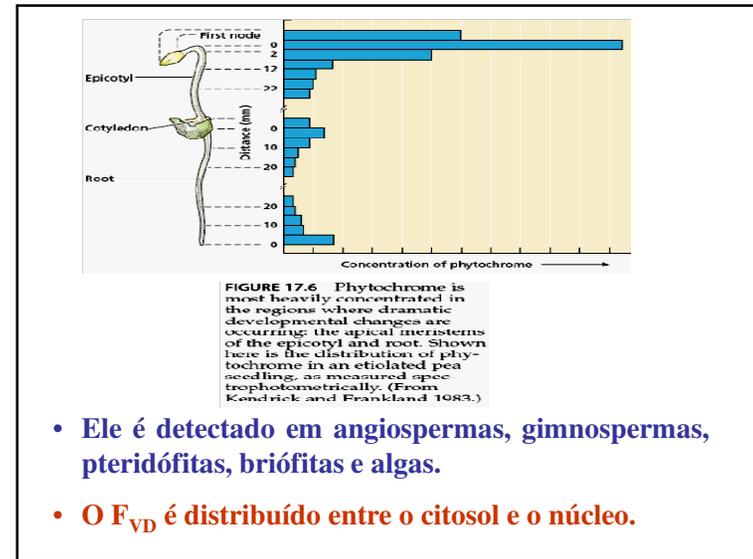
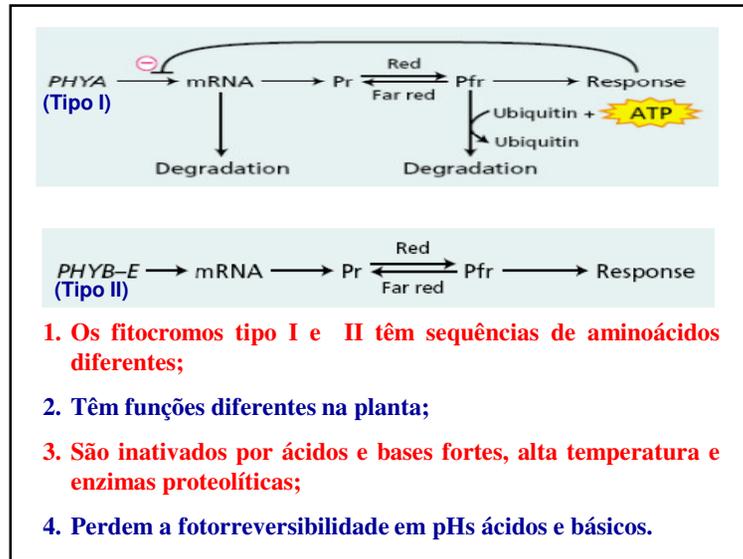
Group	Genus	Stage of development	Effect of red light
Angiosperms	<i>Lactuca</i> (lettuce)	Seed	Promotes germination
	<i>Avena</i> (oat)	Seedling (etiolated)	Promotes de-etiolation (e.g., leaf unrolling)
	<i>Sinapis</i> (mustard)	Seedling	Promotes formation of leaf primordia, development of primary leaves, and production of anthocyanin
Gymnosperms	<i>Pisum</i> (pea)	Adult	Inhibits internode elongation
	<i>Xanthium</i> (cocklebur)	Adult	Inhibits flowering (photoperiodic response)
Gymnosperms	<i>Pinus</i> (pine)	Seedling	Enhances rate of chlorophyll accumulation
Pteridophytes	<i>Onoclea</i> (sensitive fern)		Young gametophyte
Promotes growth			
Bryophytes	<i>Polytrichum</i> (moss)	Germeling	Promotes replication of plastids
Chlorophytes	<i>Mougeotia</i> (alga)	Mature gametophyte	Promotes orientation of chloroplasts to directional dim light



Por que diz-se que o fitocromo é o pigmento da fotomorfogênese?

1. **Devido às similaridades entre o espectro de ação da resposta biológica e o espectro de absorção do fitocromo;**
2. **Porque a reversibilidade do pigmento *in vitro* coincide com a reversibilidade dos processos fisiológicos *in vivo*.**





ESTADO FOTOESTACIONÁRIO
(FOTOEQUILÍBRIO)

Red light \rightleftharpoons Pr \rightleftharpoons Pfr \rightleftharpoons Far-red light

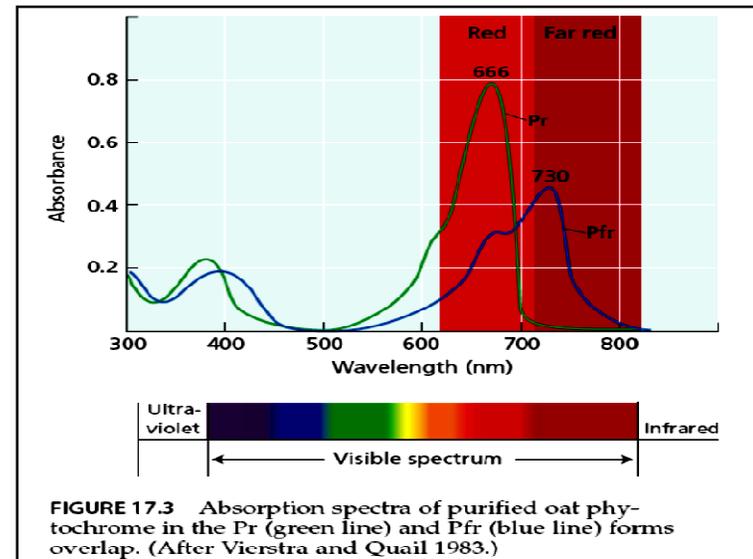
Fotoequilíbrio (ϕ)

$\phi = F_{VD} / F_V + F_{VD} = F_{VD} / F_{total}$

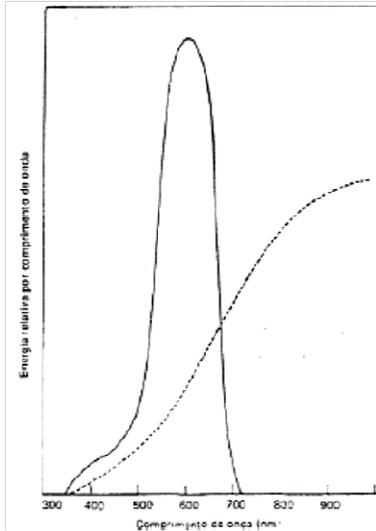
Para o V $\Rightarrow \phi = 0,85$;

Para o VD $\Rightarrow \phi = 0,03$;

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



Distribuição espectral da radiação de lâmpadas fluorescentes (linha cheia) e incandescentes (linha pontilhada).



Existem duas interpretações para as respostas fotomorfogênicas com base no requerimento de energia.

1. O único pigmento responsável pela absorção da luz na fotomorfogênese é o fitocromo, que age em função da fluência da luz incidente (mol de fótons m^{-2}). (Irradiância = Velocidade da fluência, mol de fótons $m^{-2} s^{-1}$).

❖ Resposta de fluência muito baixa (VLFR) (10^{-4} a $0,05 \mu mol m^{-2}$).

Ex: estimula o crescimento do coleótilo e inibe o crescimento do mesocótilo de aveia estiolada;

❖ Resposta de fluência baixa (LFR) (1 a $10^3 \mu mol m^{-2}$).

Ex: germinação de sementes fotoblásticas, floração e a maioria das respostas fotomorfogênicas;

❖ Resposta de alta irradiância (HIR) ($> 10 mmol m^{-2} s^{-1}$), sendo a resposta proporcional ao tempo de exposição, dentro de certa faixa de amplitude).

Ex: síntese de antocianinas, inibição do alongamento do hipocótilo de plântulas (mostarda, alface e petúnia), indução da floração (hyosciamus), abertura do gancho plumular de alface e crescimento de cotilédones de mostarda.

2. Além do fitocromo, o criptocromo (CRY1 e CRY2) seria, na fotomorfogênese, o pigmento responsável pelas reações de alta irradiância no azul e UV-A.

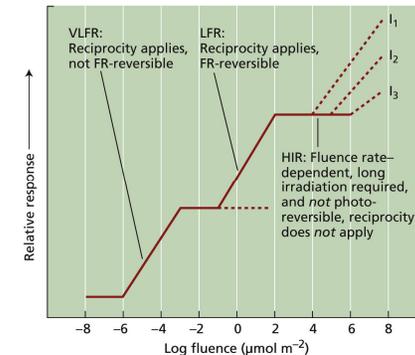


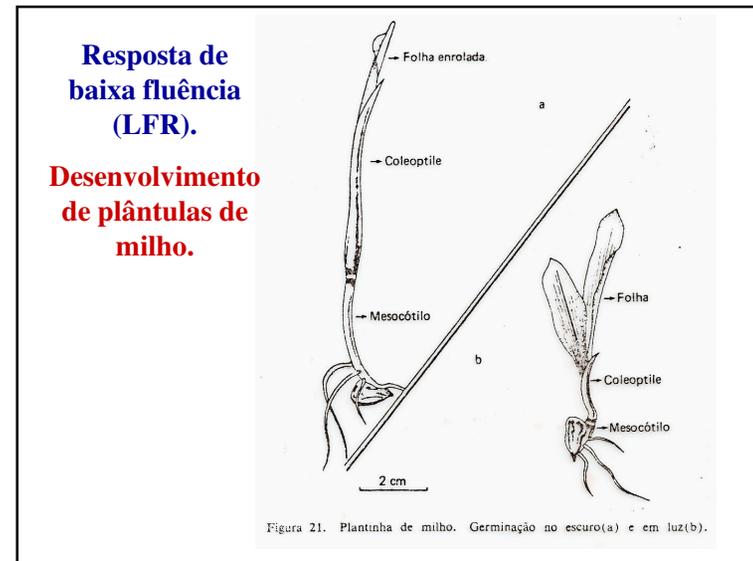
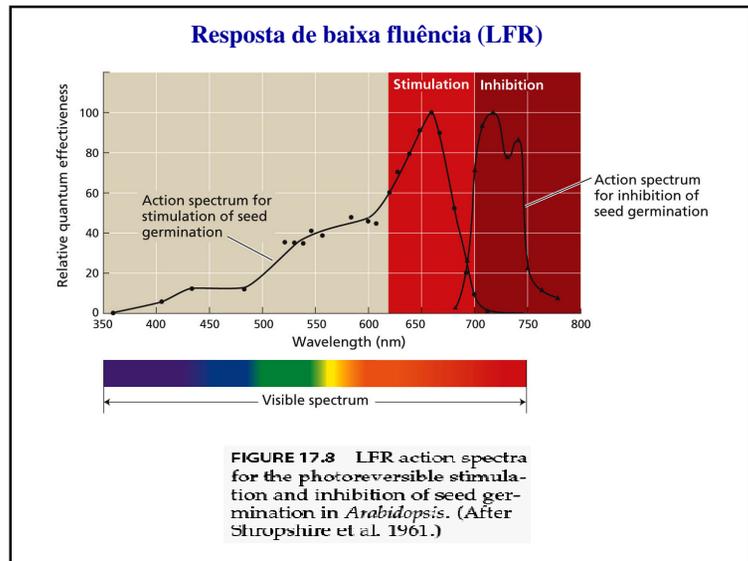
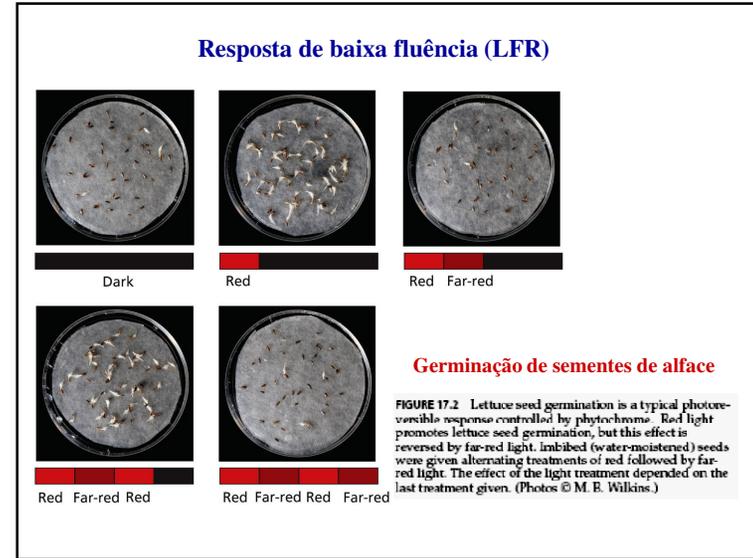
FIGURA 17.4 Três tipos de respostas do fitocromo, baseadas nas suas sensibilidades à fluência. As magnitudes relativas das respostas representativas estão apresentadas no gráfico em relação as fluências crescentes de luz vermelha. Curtos pulsos de luz ativam as VLFR e LFR. Visto que as HIR são também proporcionais à irradiância, os efeitos de três irradiâncias diferentes fornecidas continuamente são ilustrados ($I_1 > I_2 > I_3$) (Brigs et al. 1984).

TABLE 17.4
Comparison of the very-low-fluence (VLFR), low-fluence (LFR), and high-irradiance responses (HIR)

Type of Response	Photoreversibility	Reciprocity	Peaks of action spectra ^a	Photoreceptor
VLFR	No	Yes	Red, Blue	phyA, phyE ^b
LFR	Yes	Yes	Red, far red	phyB, phyD, phyE
HIR	No	No	Dark-grown: far red, blue, UV-A Light-grown: red	Dark-grown: phyA, cryptochrome Light-grown: phyB

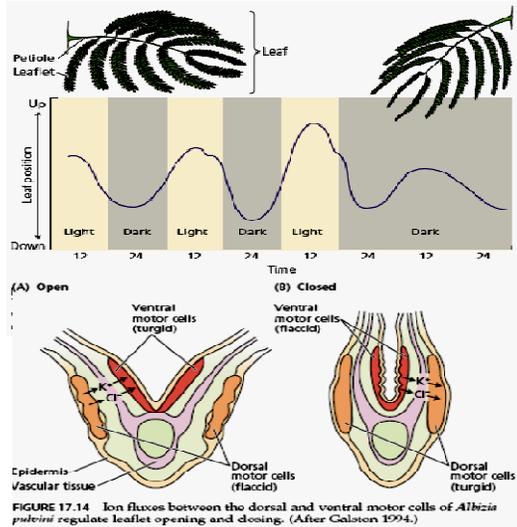
^a phyE is required for seed germination but not for other VLFR responses mediated by phyA.

Lei da reciprocidade de Bunsen & Roscoe (1850)



Resposta de baixa fluência (LFR).

Fluxo de íons regula a abertura e fechamento dos folíolos de *Albizia pulvini* (espécie nictinástica).



Resposta de baixa fluência (LFR)

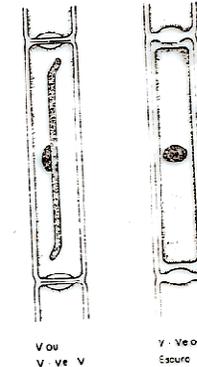


Figura 22. Movimento do cloroplasto em *Mougeotia* (seg. Rawitscher, modificado.)

Resposta de alta irradiância (HIR) para a inibição do alongamento de hipocótilo de plantas de alfaca crescendo no escuro.

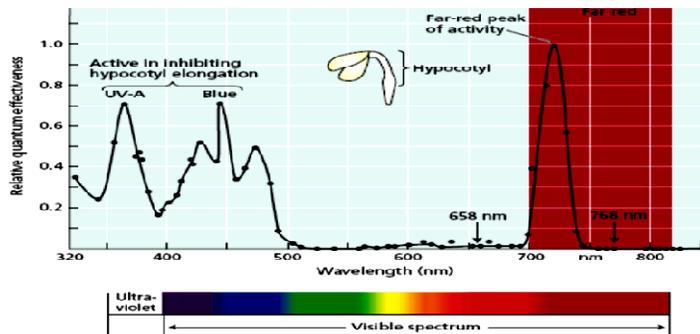


FIGURE 17.9 HIR action spectrum for the inhibition of hypocotyl elongation of dark-grown lettuce seedlings. The peaks of activity for the inhibition of hypocotyl elongation occur in the UV-A, blue, and far-red regions of the spectrum. (After Hartmann 1967.)

Resposta de alta irradiância (HIR) para a inibição do alongamento do hipocótilo de plantas de mostarda crescendo na presença de luz branca.

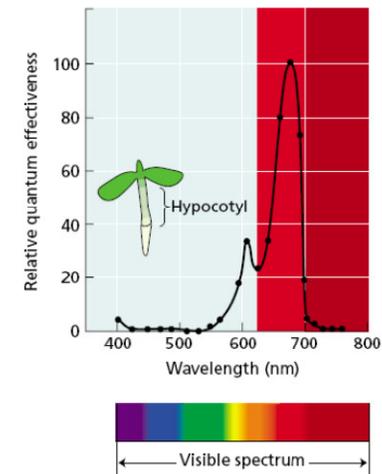


FIGURE 17.10 HIR action spectra for the inhibition of hypocotyl elongation of light-grown white mustard (*Sinapis alba*) seedlings. (After Beggs et al. 1980.)

Fitocromo sob condições naturais

Até agora foram discutidas as respostas reguladas pelo fitocromo estudadas em **laboratório**. Entretanto, o fitocromo tem função ecológica importante em plantas crescendo no ambiente natural.

O fitocromo permite que as plantas se adaptem às alterações nas condições de luminosidade.

A presença de um pigmento reversível V/VD nas plantas verdes, sugere que estes comprimentos de onda da luz fornecem informações que ajudam as plantas a se ajustarem ao ambiente.

A razão entre a luz vermelha (V) e vermelho-distante (VD) varia bastante de acordo com o ambiente, por exemplo:

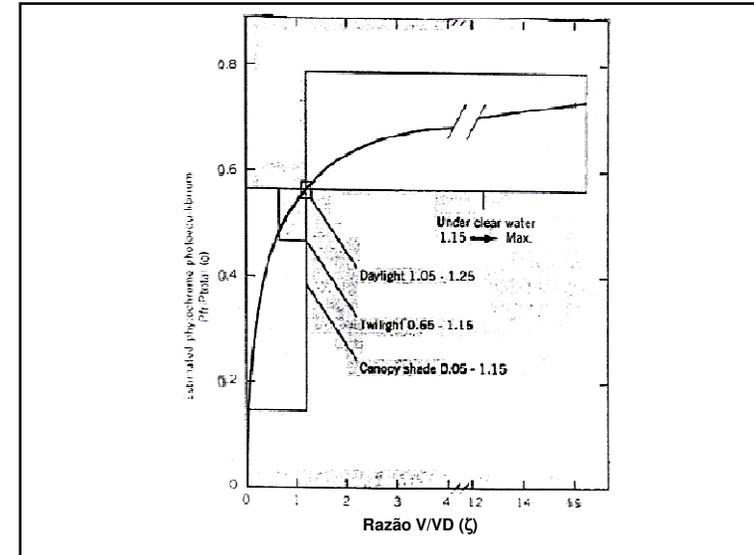
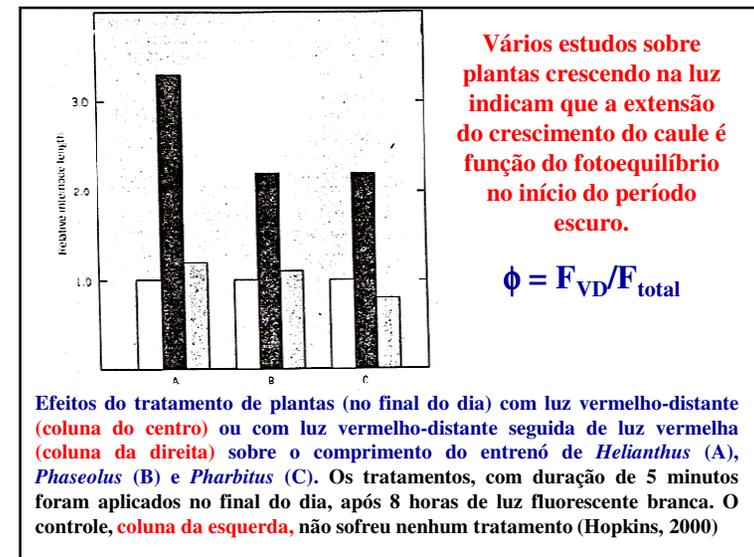
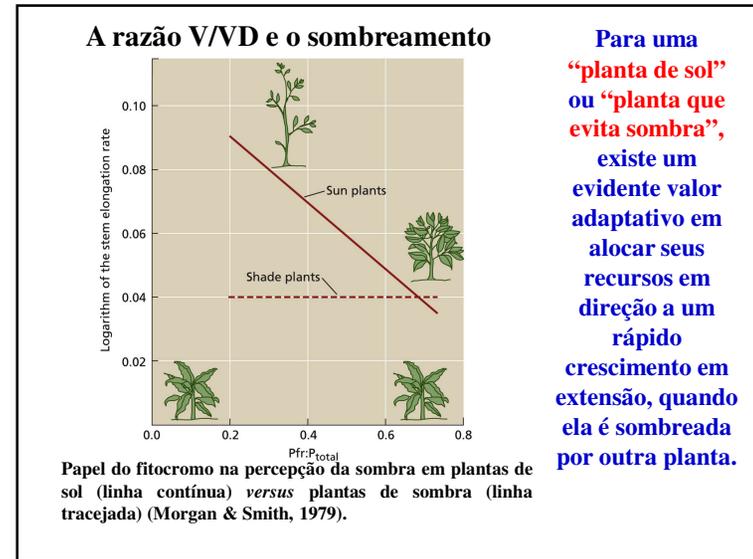
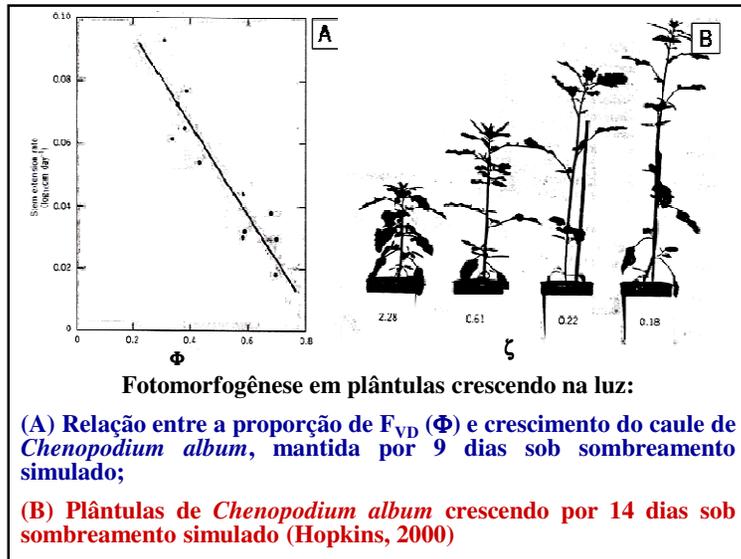


Tabela 2 – Valores aproximados da relação V/VD para a luz filtrada por diferentes tipos de vegetação (Hopkins, 2000)

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





MECANISMO DE AÇÃO DO FITOCROMO

RESPOSTA FINAL:

RESPOSTAS RÁPIDAS:

- Movimento de cloroplasto e de folíolos que envolvem a ativação de ATPase e fluxo de íons.

RESPOSTAS LENTAS:

- Envolve a fotomorfogênese.

GENES DE RESPOSTA PRECOCE:

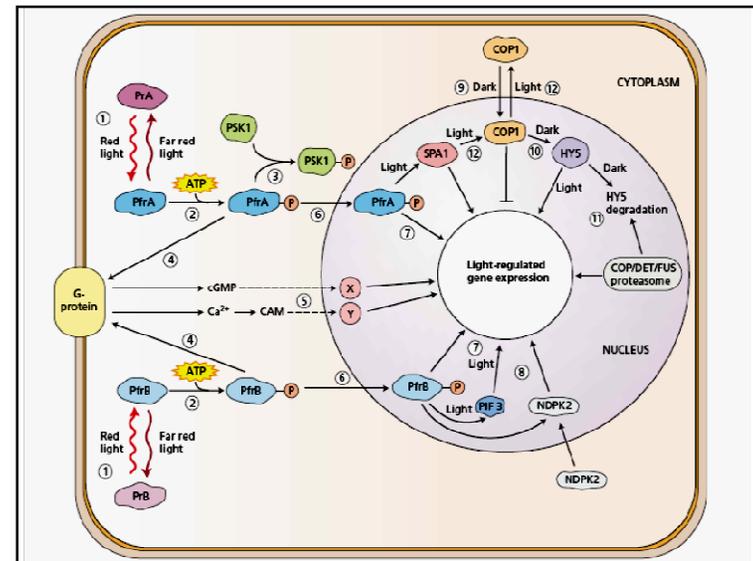
GENES DE RESPOSTA TARDIA:

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

Requer mudanças na expressão de genes, que podem ser:

Fatores de transcrição presentes

Fatores de transcrição ausentes (necessita sua expressão)



1. A luz vermelha converte PrA e PrB em suas formas Pfr;
2. As formas Prf do fitocromo phyA e phyB podem se autofosforilar;
3. PfrA ativado fosforila a substrato 1 da quinase do fitocromo (PSK1);
4. PfrA e PfrB ativados podem interagir com proteínas-G;
5. cGMP, calmodulina (CAM) e cálcio (Ca^{2+}) podem ativar os fatores de transcrição (X e Y);
6. PfrA e PfrB ativados entram no núcleo;
7. PfrA e PfrB podem regular a transcrição diretamente ou por meio da interação com o fator 3 de interação com o fitocromo (PIF3);
8. O nucleosídeo difosfato quinase 2 (NDPK2) é ativado por PfrB;
9. No escuro, COP1 (fotomorfogênese constitutiva 1) entra no núcleo e reprime os genes regulados pela luz;
10. No escuro, COP1, uma ligase E3, ubiquitina o HY5;
11. No escuro, HY5 (fator de transcrição de leucina) é degradado com o auxílio do complexo proteossômico COP/DET/FUS;
12. Na luz, COP1 interage diretamente com SPA1 e é exportado para o citoplasma.