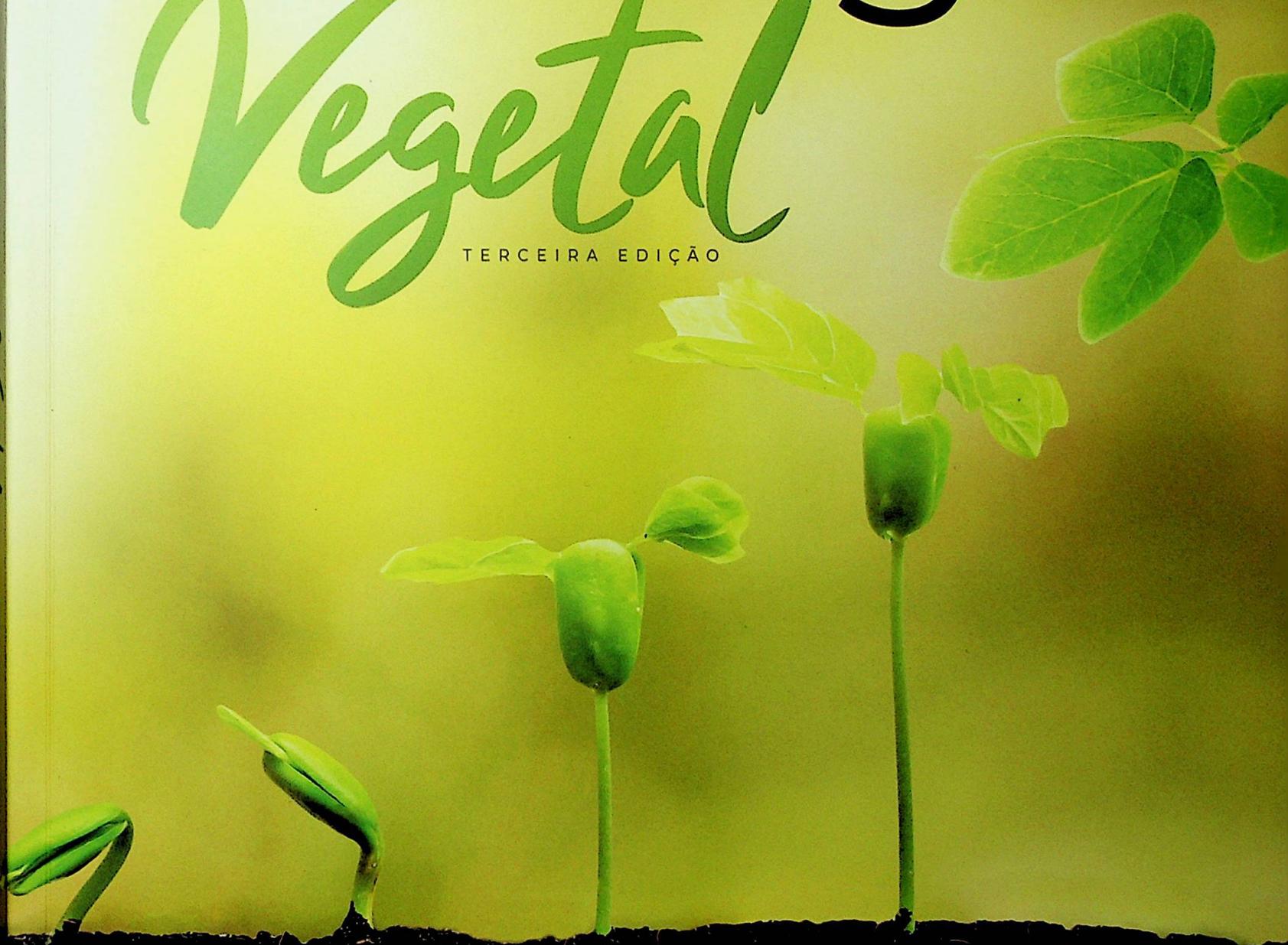


GILBERTO BARBANTE KERBAUY

Fisiologia *Vegetal*

TERCEIRA EDIÇÃO



ATENÇÃO

Devido à pandemia em que o país se encontra e seguindo Diretrizes adotadas pela Universidade de São Paulo, as Bibliotecas da USP estão fechadas por tempo indeterminado, não sendo possível a utilização dos exemplares físicos disponíveis no acervo da Biblioteca do IB/USP.

Para atender demandas específicas e não prejudicar as atividades em sala de aula, este material foi digitalizado com autorização do autor da obra, para uso exclusivamente na disciplina “Forma e Função do Desenvolvimento Vegetal”.

De acordo com a lei de Direitos Autorais (Lei 9.610, de 1998), não é permitida a reprodução deste material.

Serviço de Biblioteca do IB/USP

Julho, 2020



Movimentos em Plantas

Arthur G. Fett-Neto • Alfredo Gui Ferreira

Introdução

A capacidade das plantas fanerogâmicas de movimentar-se é pequena e, em geral, passiva, como em muitas plantas aquáticas flutuantes não fixas. Os movimentos, quando existentes, restringem-se a órgãos como ramos, raízes, flores ou folhas.

As respostas podem ser orientadas ou não em relação ao estímulo, denominadas, respectivamente, tropismos e nastismos. Pode haver crescimento, ou seja, aumento de tamanho e/ou número de células, sendo nesse caso irreversível, ou apenas variação de turgor, quando é reversível. Em um mesmo organismo, podem ocorrer respostas trópicas e/ou násticas independentes ou associadas (Tabela 16.1).

As plantas recebem estímulos do ambiente e são induzidas a respostas por meio de *receptores ou sensores* que sofrem alterações e conduzem a mudanças metabólicas. Assim, três etapas dos movimentos podem ser estabelecidas:

- **Percepção:** detecção de estímulo ambiental. Por exemplo, qual pigmento absorve a luz que causa o fototropismo, ou o que, nas células ou nos tecidos, percebe a gravidade? Por vezes, esses tipos de pergunta são de difícil elucidação, porque órgãos, como folhas, raízes e caules, conseguem responder a mais de um tipo de estímulo
- **Transdução:** como o estímulo migra por dentro da célula? Qual *senal* é enviado? Quais são as mudanças bioquímicas e biofísicas que ocorrem em resposta ao estímulo? Mensageiros químicos e mudanças de potencial elétrico são integrantes plausíveis nas respostas a essas perguntas
- **Respostas:** como a planta reage ao estímulo? O que realmente acontece durante o movimento? Muitas explicações para o movimento das plantas, que pareciam coerentes há décadas, hoje são contestadas, especialmente em nível celular e molecular.

Tropismos

Fototropismo

A luz determina a direção do movimento. Como as plantas, em sua maioria, reagem à luz, o fototropismo é largamente distribuído no reino vegetal. Esse fenômeno era denominado anteriormente heliotropismo, resposta à luz provinda do Sol.

Charles Darwin (1880), o mesmo que formulou a teoria da evolução das espécies, observou que, em alpiste (*Phalaris canariensis*), o coleóptilo (folha primordial das gramíneas) se orientava em relação a um estímulo continuado de luz difusa,

porém tal não acontecia se a ponta fosse seccionada ou recoberta por um anteparo opaco. Quando o recobrimento era feito abaixo da ponta, o fototropismo ainda era observado (Figura 16.1). No entanto, uma vez aumentada a intensidade luminosa, a *percepção* também ocorria fora do ápice, ou seja, este último é mais sensível, respondendo mesmo em intensidade luminosa baixa.

Isso remete à questão de relação entre dose e resposta, aplicando-se a *lei da reciprocidade*, segundo a qual a resposta é proporcional à duração da exposição e à energia ou ao fluxo fotônico (taxa de fluência). Então, o fluxo e a duração criam uma reciprocidade entre si; um aumentando, o outro pode diminuir. Isso parece ser verdadeiro para a resposta de primeira ordem (resposta inicial, mais efêmera), dentro de certos limites. As respostas de curvatura de segunda ordem (que surgem após exposições mais prolongadas) são mais duradouras e dependem da duração e da taxa de fluência de forma cumulativa. Esse padrão gera uma curva característica de resposta (curvatura) fototrópica em relação à exposição luminosa direcional em coleóptilos de aveia (Figura 16.2).

Quase simultaneamente, Cholodny, com ápices de raízes, e Went, com ápices de coleóptilos, constataram que essas regiões meristemáticas afetavam a manifestação fototrópica que ocorria na região posterior de alongamento. Dessa forma, a hipótese de Cholodny-Went postula que a iluminação unilateral induz a redistribuição da auxina endógena nas proximidades do ápice. Essa assimetria na distribuição da auxina é mantida, nessas condições, no transporte basípeto desse fitormônio, observado na região de alongamento. As células do lado sombreado receberiam mais auxina, estimulando o crescimento na parte aérea e causando sua inibição nas raízes, presumivelmente em virtude de diferenças de sensibilidade (disponibilidade de receptores de auxina, como TIR1 – ver Capítulo 9) desses órgãos ao fitormônio. Alternativamente, propôs-se que, no lado mais iluminado, haveria maior destruição das auxinas por AIA-oxidases, que seriam fotodependentes. Uma segunda hipótese alternativa foi aquela sugerida por A.R. Blaauw, propondo que a produção ou liberação de um inibidor de crescimento no lado mais iluminado limitaria ou impediria o crescimento celular. Concebida mais ou menos na mesma época da teoria de Cholodny-Went, esta última hipótese recebeu apoio de poucos adeptos. No final da década de 1980, foi retomada por alguns autores, os quais sustentam haver um gradiente entre a parte iluminada e a menos iluminada, com maior concentração de inibidores de crescimento

Tabela 16.1 Sinopse dos movimentos em plantas.

Fenômeno	Características
Tropismos: movimento orientado à direção do estímulo na planta	
Fototropismo	Resposta de crescimento diferencial a estímulo de luz fornecido unidirecionalmente. Pode ser positivo ou negativo
Escototropismo	Orientação de crescimento em direção ao lado menos iluminado (sombreado)
Gravitropismo (geotropismo)	Orientação de crescimento em resposta à força da gravidade terrestre. Pode ser positivo ou negativo
Diagravitropismo	Orientação da resposta de crescimento em ângulo de 90° em relação ao estímulo
Plagiogravitropismo	Orientação da resposta de crescimento em ângulo > 0° e < 90° em relação ao estímulo
Tigmotropismo	Resposta de crescimento diferencial orientada pelo contato físico
Hidrotropismo	Resposta de crescimento orientada em relação ao gradiente de umidade
Quimiotropismo	Resposta de crescimento em relação ao gradiente de alguma substância química
Autotropismo	Resposta proprioceptiva de crescimento ereto dos caules
Fonotropismo	Resposta de crescimento de raízes em direção a uma fonte sonora
Nastismos: movimento de reação não orientado ao estímulo	
Epinastia	Crescimento maior na parte superior do órgão, provocando uma curvatura para baixo
Hiponastia	Crescimento maior na parte inferior do órgão, provocando curvatura para cima
Termonastia	Movimento em resposta a variações de temperatura
Hidronastia	Enrolamento de órgãos em resposta à falta de água
Nictinastia	Respostas de variação de turgor em resposta a transições de luz-escuro, que provocam encurvamento das folhas, por exemplo
Tigmonastia	Resposta a um estímulo mecânico de modo não orientado

(p. ex., ácido abscísico, *cis*-xantoxina) no lado mais iluminado em espécies como girassol e rabanete. Em cuidadosos experimentos, Briggs *et al.* mostraram, repetindo alguns estudos de Went, que, em coleóptilos de milho, aconteciam dois fenômenos na distribuição da auxina:

- Havia distribuição assimétrica do fitormônio, se o ápice não fosse totalmente isolado
- A quantidade total de fitormônio no lado mais iluminado, comparada com a da parte menos iluminada, era a mesma, se o ápice fosse totalmente fendido (Figura 16.3).

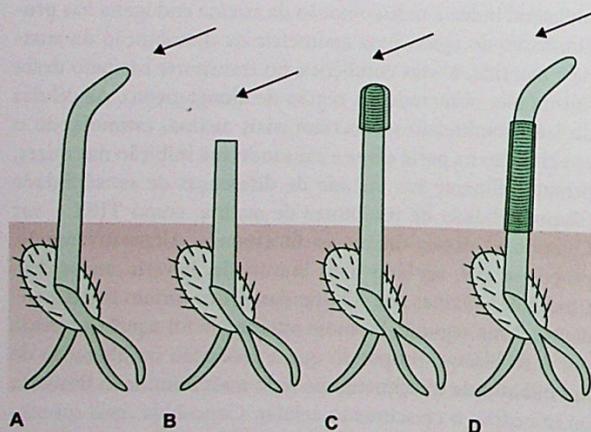


Figura 16.1 Fototropismo em coleóptilos de aveia desenvolvidos no escuro e depois iluminados lateralmente, conforme a seta. As plantas com ápice cortado ou coberto (B e C) permaneceram retas, e aquelas mantidas intactas (A) ou com seus ápices expostos (D) curvaram-se em direção à luz.

Demonstraram, ainda, que a iluminação na faixa do comprimento de onda azul, a mais eficiente para as respostas fototrópicas, poderia ser compensada pela colocação de um bloco de ágar com auxina do lado não iluminado (Figura 16.4).

Os fotorreceptores responsáveis pela percepção de luz na resposta fototrópica são as fototropinas. Essas flavoproteínas são serina/treonina cinases fotorreceptoras associadas à membrana plasmática. Têm como característica estrutural principal a presença de dois domínios proteicos denominados LOV (motivo proteico comum em proteínas reguladas por luz, oxigênio e voltagem), os quais se ligam à flavina mononucleotídeo (FMN). Portanto, cada molécula de fototropina apresenta dois cromóforos iguais de FMN. A faixa principal de absorção de luz pelas fototropinas é o azul/UVA (320 a 500 nm). Cada domínio LOV desempenha funções distintas na regulação da ativação do fotorreceptor.



Figura 16.2 Curva típica de resposta à fluência para o fototropismo em coleóptilos de aveia iluminados unilateralmente com luz azul.

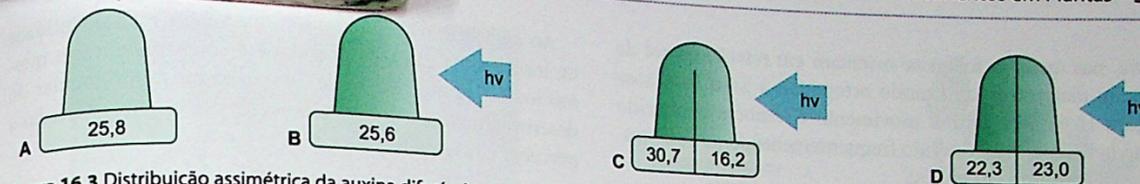


Figura 16.3 Distribuição assimétrica da auxina difusível em ápices de coleóptilos excisados de milho após a estimulação fototrópica. A e B. Ápices - controles intacts. C. Ápice parcialmente fendido, isolado por lâmina de vidro, no qual apenas muito próximo ao ápice havia sido mantida a continuidade do tecido. D. Ápice totalmente fendido e isolado pela barreira. Os números indicam a quantidade relativa de auxina coletada nos blocos de ágar depois de 3 h, com base no bioensaio de grau de curvatura do ápice de aveia.

A indução de atividade de fototropina cinase pelo domínio LOV2 se dá por meio de modificações estruturais acionadas por luz, as quais envolvem uma alfa-hélice conservada, denominada Ja. A autofosforilação de fototropinas ocorre em múltiplos resíduos aminoácidos de serina de modo fluência-dependente. Essa fosforilação parece desempenhar papel na sinalização, na dessensitização ou na realocação do fotorreceptor.

O mecanismo da resposta fototrópica parece envolver uma sequência que se inicia com a absorção de luz, principalmente pela FMN do domínio LOV2, seguida de um rearranjo da hélice Ja e da ativação do domínio cinase C-terminal, o que conduz à autofosforilação do fotorreceptor e, possivelmente, à fosforilação de outros substrato(s) proteico(s). Em seguida, ocorreria a ativação de canais de cálcio (Stoelzle *et al.*, 2003) e modificação do citoesqueleto, resultando na realocação de transportadores de efluxo de auxina do tipo PIN (Blakeslee *et al.*, 2004). Essa situação conduziria a um maior acúmulo de auxina na parte sombreada do caule, resultando em um crescimento diferencial em direção à luz. Um diagrama do mecanismo hipotético da resposta fototrópica está representado na Figura 16.5.

Há duas fototropinas em *Arabidopsis thaliana* e ambas atuam na resposta fototrópica. Além desse tipo de resposta, as fototropinas participam da regulação de abertura estomática por luz azul, da expansão de cotilédones e folhas, dos movimentos de cloroplastos (espalhamento horizontal para otimizar interceptação de luz sob baixa irradiância) e, possivelmente, movimentos de orientação foliar em resposta à luz azul, porém não relacionados com controle circadiano (Christie,

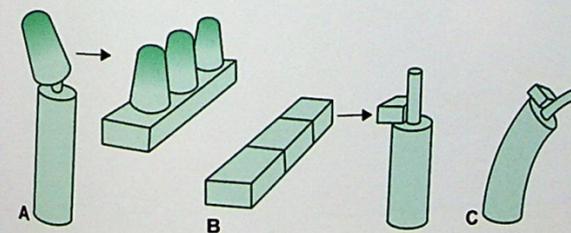


Figura 16.4 Experimentos de F. Went. A. As extremidades dos coleóptilos foram removidas e colocadas por 1 h sobre blocos de ágar. B. Após a retirada dos ápices de coleóptilos, o ágar foi cortado em pequenos pedaços e colocado assimetricamente sobre o coleóptilo não induzido. C. Curvatura do ápice para o lado oposto ao pedaço de ágar. Os experimentos foram conduzidos no escuro, e a curvatura do coleóptilo decapitado deu-se à semelhança daqueles intactos iluminados lateralmente. Conclusão a que Went chegou: era químico o fator que provocava o encurvamento que se acumulava no lado oposto ao iluminado.

2007). Fototropina 1 ainda está envolvida na inibição do crescimento do hipocótilo e na desestabilização de alguns RNAm induzidos por luz. Fototropina 2 participa da resposta de empilhamento de cloroplastos para evitar dano fotooxidativo em razão de alta irradiância. De maneira geral, as fototropinas têm o importante papel de controlar diversas funções que otimizam as respostas fotossintéticas das plantas.

Embora as respostas fototrópicas da parte aérea sejam semelhantes entre gramíneas e várias dicotiledôneas, observou-se que, em pepino, havia respostas quando irradiado com luz vermelha, sugerindo uma mediação, nesse caso, pelo fitocromo. Em *Arabidopsis*, fitocromos também parecem influenciar a curvatura fototrópica. É interessante observar que na pteridófito *Adiantum* (avenca) existe um pigmento fotorreceptor misto, denominado neocromo, que reúne um cromóforo fitocromobilina e dois FMN, além de domínio N-terminal fotorreceptor similar ao fitocromo e C-terminal com domínio serina/treonina cinase semelhante ao das fototropinas (Christie, 2007).

Caldas *et al.* (1997), no Brasil, estudaram a posição dos folíolos da Fabaceae *Pterodon pubescens* em relação à luz solar. Verificaram que, em ambiente de cerrado da região tropical, onde há forte estresse pela alta insolação, os folíolos assumiam uma posição para-fototrópica (posição paralela à radiação), diminuindo, assim, os efeitos da alta irradiação. Esse movimento envolve a variação de turgor das células motoras na base dos pecíolos e/ou folíolos. O para-fototropismo não é normalmente observado em plantas como algodão, soja, alfafa e

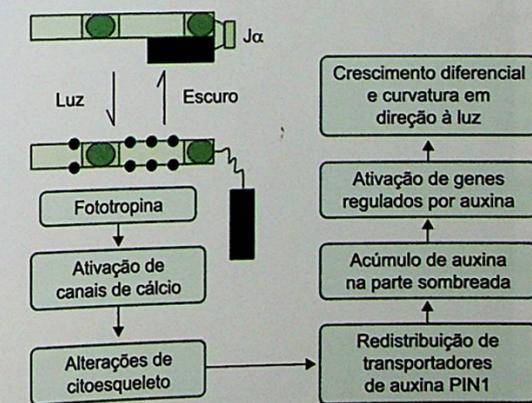


Figura 16.5 Mecanismo simplificado provável do fototropismo em caules. No diagrama de fototropina, os cromóforos de flavina estão representados por elipses nos domínios LOV, o domínio C-terminal com atividade de cinase é a porção sólida após a hélice J (Ja), e os pontos verde-escuros correspondem aos sítios de fosforilação.

malva, nas quais as folhas se orientam em relação ao sol de maneira diafototrópica, ficando ortogonais à fonte luminosa (Figura 16.6). Este último movimento é também conhecido como heliotropismo (referido frequentemente como *solar tracking* na literatura em inglês).

Outro interessante tropismo é observado em plantas jovens de *Monstera gigantea*, planta hemiepífita do interior de matas. Inicialmente, a parte aérea apresenta orientação em direção ao local menos iluminado, normalmente em virtude do sombreamento de um tronco próximo. Isso aparentemente é um fototropismo negativo, que desaparece quando a planta já cresceu o suficiente para ter início o apoio sobre o tronco. Daí em diante, há uma espécie de reversão, e a parte aérea de *M. gigantea* assume o fototropismo positivo usual na parte aérea das plantas-suporte. Esse comportamento é também denominado escototropismo (do grego *skotos*, penumbra; *trope*, direcionamento).

Gravitropismo

Trata-se da resposta de crescimento na qual a planta se orienta em relação ao vetor *gravidade* (anteriormente denominada geotropismo).

Em geral, as raízes orientam-se positivamente em relação ao estímulo *gravidade*, permitindo a ancoragem da planta ao solo e facilitando a absorção de água e sais minerais. A parte aérea responde negativamente ao estímulo, tornando possível a captura de energia radiante de forma mais eficiente, importante para a fotossíntese e o controle de outros processos de desenvolvimento.

Há órgãos como estolões, rizomas e galhos laterais que crescem em ângulo reto à força da gravidade, sendo denominados diagravitrópicos (Figura 16.7). Órgãos que crescem em ângulos diferentes de 0° ou 90°, como muitas raízes secundárias, são chamados plagiogravitropicos (Figura 16.8).

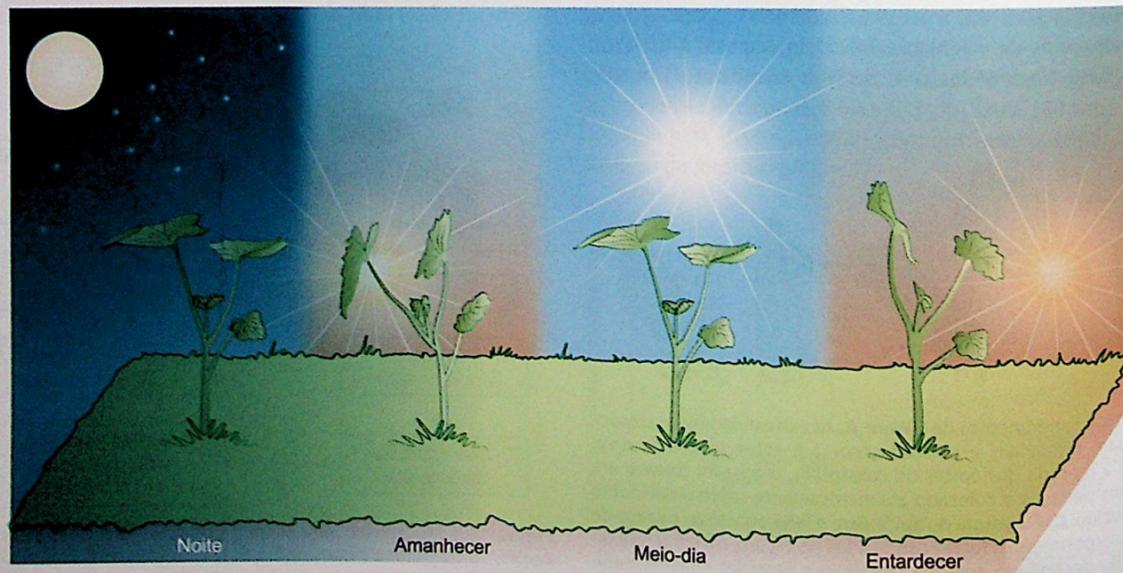


Figura 16.6 Orientação das folhas de malva em relação à posição do sol durante um dia. O limbo posiciona-se de modo que receba os raios solares o mais ortogonalmente possível. Nas regiões tropicais, o comportamento pode ser distinto (em virtude da alta intensidade luminosa).

Ao contrário da temperatura, dos ventos e da quantidade de insolação, a força da gravidade é constante em um mesmo local. Assim, trata-se de um balizador muito regular do desenvolvimento, e as plantas encontram-se bem adaptadas a perceber e reagir a esse estímulo.

Raízes

Percepção

Os estatólitos, descritos inicialmente para os crustáceos, foram identificados em plantas como grãos de amido em amiloplastos na coifa junto ao ápice meristemático das raízes. Os grãos sedimentariam com as membranas no lado inferior das células (estatócitos), e esse seria o sinal gravimétrico para o desenvolvimento. Isso explicaria as observações feitas anteriormente por Darwin de que raízes com pontas seccionadas não respondiam à força da gravidade. Essa teoria foi contestada mais tarde, pois, em plantas deixadas no escuro, nas quais o amido era consumido, ainda assim ocorriam reações gravitrópicas. Em mutantes de *Arabidopsis* deficientes na formação de grãos de amido, observaram-se reações à força da gravidade, embora em intensidade menor, graças ao movimento dos cloroplastos.

A estimulação gravitacional é o produto da intensidade do estímulo pelo tempo de aplicação:

$$D = t \times a$$

Em que:

- D: estímulo gravitacional ou dose
- t: tempo em segundos
- a: aceleração da massa pela gravidade em gramas.

A dose limiar depende da temperatura; dessa forma, para coleótilos de aveia, a dose a 27°C é de 120 g.s., enquanto, à temperatura de 22°C, é de 240 g.s. Outros parâmetros

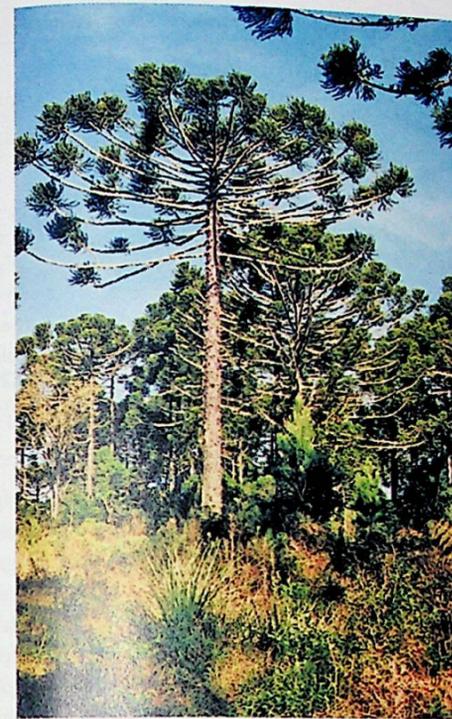


Figura 16.7 *Araucária angustifolia* no sul do Brasil, na qual se pode observar o diagravitrópismo dos galhos. Imagem cedida por R. Zandavalli.

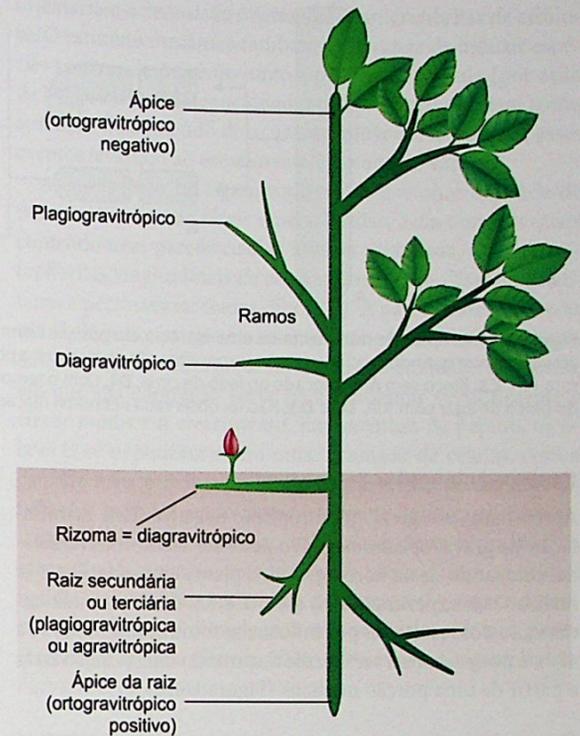


Figura 16.8 Tipos de respostas gravitrópicas em plantas.

interessantes quando se definem gravior estímulos são tempo de apresentação, tempo de reação e intensidade limiar.

A duração mínima do estímulo para induzir a curvatura consiste no tempo de apresentação. O tempo de apresentação também é função da temperatura, pois a 30°C é muito mais curto que a 10°C. Em temperaturas mais baixas, a viscosidade do protoplasma é maior, dificultando a sedimentação dos estatólitos. Não deve ser confundida com o tempo de reação, pois, até haver a transdução da sequência de sinais, pode ocorrer um tempo bem maior. Para o coleótilo de milho, o tempo mínimo de apresentação foi de 9 s, mas o início visível da curvatura só se iniciou após 210 s. A intensidade limiar varia de planta para planta e de órgão para órgão. As raízes são cerca de 10 vezes mais sensíveis que a parte aérea.

Transdução e resposta

Foi proposto que o gravitropismo positivo apresentado pela maioria das raízes está vinculado à distribuição de um inibidor, o qual se torna mais concentrado do lado inferior da raiz. Dois fitormônios ocupam papel de destaque nessa proposta: AIA e ABA. Embora ABA possa inibir o crescimento das raízes, a concentração necessária encontrada experimentalmente foi de 100 a 1.000 vezes maior que aquela nas raízes que respondem à força da gravidade. Outros pesquisadores sugerem uma interação entre AIA e ABA. Porém, as evidências mais fortes apontam para AIA, que, nas raízes, funcionaria como inibidor do crescimento do lado inferior. A remoção da ponta da raiz, com colocação de um bloco de ágar contendo AIA no lado inferior da raiz posicionada horizontalmente, provoca encurvamento semelhante ao da raiz intacta (Figura 16.9). O

lado superior da raiz intacta, depois de a planta permanecer certo tempo na posição horizontal, é mais ácido que o lado inferior, e sabe-se que o crescimento de paredes depende de uma maior acidez, na qual está envolvido o efeito da auxina em concentrações estimulatórias. Há também evidências de que na porção inferior gravior estimulada das raízes, concentrações mais elevadas de auxina estão associadas à alcalinização do apoplasto, contribuindo para menor crescimento (Harmer e Brooks, 2018).

Além do gradiente diferencial de auxina, Ca^{2+} parece estar envolvido nas respostas gravitrópicas. Usando Ca^{2+} radioativo, evidenciou-se que havia maior concentração desse íon no lado inferior, e, além disso, a adição de EDTA (*ethylenediamine tetraacetic acid*; em português, ácido etileno-diamino tetra-acético), que sequestra íons Ca^{2+} , nulifica a resposta gravitrópica. Da mesma forma que os blocos com auxina colocados assimetricamente substituem a ponta da raiz seccionada, ágar com íons de Ca^{2+} pode provocar o mesmo efeito. A explicação proposta é de que os estatólitos depositados sobre as membranas, como as do retículo endoplasmático, a plasmática e mesmo as dos vacúolos, causariam um rearranjo do citoesqueleto e a abertura de canais de cálcio no tonoplasto e no retículo endoplasmático, causando a entrada de grande quantidade desse íon no citoplasma. O cálcio poderia complexar-se à calmodulina e alterar a atividade de cinases e fosfatases, além de causar redistribuição de transportadores de efluxo de auxina. Isso provocaria um maior acúmulo de auxina na porção inferior da raiz, promovendo a curvatura da ponta da raiz para baixo por crescimento inibido na parte inferior, mas não na parte superior.

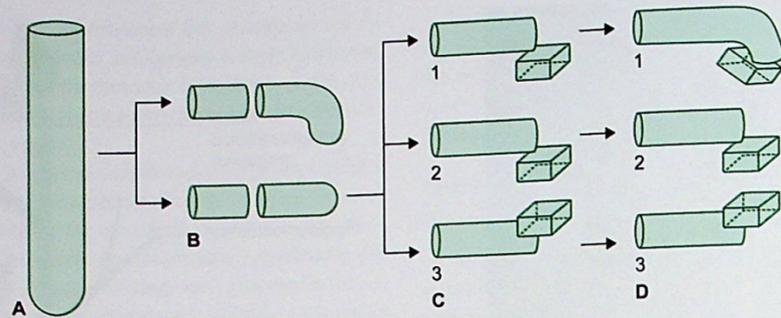


Figura 16.9 A. Ápice de raiz intacta de uma plântula em posição normal vertical. B. Colocada na posição horizontal, quando intacta, apresenta gravitropismo; quando seccionada, não o apresenta. C1. Raízes com a ponta seccionada na qual se adicionou um bloco de agar com AIA. C2. Agar sem AIA. C3. Bloco sem AIA colocado no lado de cima. D1. Com o tempo, ocorre curvatura da raiz, apesar de seccionada, pela adição assimétrica do bloco de agar com AIA. D2 e D3. Não foi observada nenhuma reação.

Caules e coleótilos

Apresentam, em geral, gravitropismo negativo. Essa manifestação de gravitropismo negativo pode ser facilmente verificada, colocando-se na horizontal uma planta envasada. Deve-se realizar esse experimento no escuro, a fim de evitar o mascaramento dos resultados por influências fototrópicas. Após 24 a 48 h, é possível observar o caule assumindo uma posição ereta a partir de uma porção mediana (Figura 16.10).

Percepção

Nos caules, os lados de percepção e resposta são os mesmos. Isso é verdadeiro para coleótilos, hipocótilos e caules adultos, mesmo quando da remoção do ápice. De fato, no tecido parenquimático perivascular encontram-se grãos de amido que desempenham um papel de estatólitos, sendo células desse tecido os estatócitos do sistema. No tecido perivascular dos coleótilos e dos hipocótilos, também podem ser encontrados esses estatócitos.

Transdução e respostas

Auxinas se moveriam para a parte inferior do caule colocado na posição horizontal, promovendo o crescimento



Figura 16.10 Gravitropismo em plântulas de milho (*Zea mays*) colocadas, aos 4 dias de idade, na posição horizontal por 3 h. Na parte aérea, observa-se o gravitropismo negativo, enquanto, na raiz, é positivo.

nesse lado, à similaridade do modelo de Cholodny-Went. Porém, há críticos a essa interpretação, já que as respostas são muito rápidas para haver tempo para a migração do fitormônio, e nem sempre parece que se estabeleceriam gradientes entre a parte superior e a inferior. Uma das explicações encontradas é de que o gradiente se estabeleceria nos tecidos epidérmicos, mais sensíveis às auxinas, pouco influenciando os tecidos das camadas mais internas, o que dificultaria a detecção dos gradientes. Outra coincidência em favor das auxinas reside no fato de que, usando-se inibidores de transporte de auxinas, o crescimento foi inibido e não houve respostas gravitrópicas. Há evidências de que outros fitormônios, como giberelinas e etileno, poderiam estar envolvidos no processo. Assim, tecidos tratados com AVG (amino-etoxivinilglicina), inibidor de produção de etileno, não apresentaram respostas gravitrópicas negativas. No entanto, respostas ao etileno não são gerais e não puderam ser evidenciadas em hipocótilos de tomateiro.

Há evidências experimentais de que poderia haver mais sensibilidade ou maior quantidade de receptores capazes de ligar auxina na parte inferior do caule deitado que na parte superior; além disso, Ca^{2+} seria mais abundante na parte superior, onde inibiria o crescimento. Um mecanismo similar ao descrito para o gravitropismo de raízes, envolvendo deposição de estatólitos, rearranjo de citoesqueleto, abertura de canais de cálcio, atividade de cinases e fosfatases, redistribuição de transportadores de efluxo de auxina e acúmulo desta na parte inferior, operaria na resposta gravitrópica de caules. Porém, possivelmente por diferenças de sensibilidade à auxina entre caules e raízes, as respostas gravitrópicas negativas em um caule acontecem por um maior crescimento das células no lado inferior, em razão da maior acidificação local do apoplasto, enquanto as do lado superior não crescem ou até mesmo são moldadas pela distensão e mudança de direção do crescimento do caule. Em caules lenhosos, que têm restrições de crescer por alongamento, verificou-se que a redistribuição de auxina também é responsável pelas respostas gravitrópicas, as quais parecem depender de crescimento radial assimétrico para o caule se mover contra a gravidade (Harmer e Brooks, 2018). Um resumo do possível mecanismo gravitrópico é apresentado na Figura 16.11.

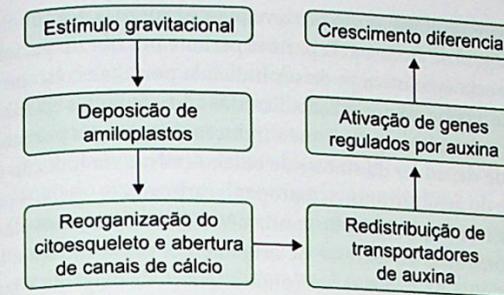


Figura 16.11 Sequência simplificada provável de eventos do gravitropismo em plantas.

Outros tropismos

Tigmtotropismo

São respostas de crescimento orientadas pelo contato, especialmente evidentes em gavinhas de chuchu e outras cucurbitáceas ou de videiras (Figura 16.12). No lado tocado, o crescimento é reduzido, mas continua do lado oposto, fazendo com que a gavinha se enrole em torno do suporte. É possível que a reação também envolva auxinas e Ca^{2+} . Estudos usando plantas de ervilha e *Bryonia dioica* com aplicação de auxinas, agentes modificadores de microtúbulos e ionóforos, bem como envolvendo análises de auxinas endógenas, levaram à proposição de um mecanismo para o tigmtotropismo (Engelberth, 2003). Segundo esse modelo, o estímulo mecânico do contato com o suporte causaria uma deformação da parede celular e do citoesqueleto, conduzindo a uma despolarização de membrana, mediada por microtúbulos via interface microtúbulos-membrana plasmática. Subsequentemente, a liberação de cálcio para o citoplasma, em conjunto com um aumento no teor de auxinas ativas, promoveria a expansão celular. Os microtúbulos, por interação com o complexo da celulose sintase,



Figura 16.12 Gavinhas de *Cucumis anguria*. A curvatura foi causada por diferentes taxas de crescimento entre os lados interno e externo da gavinha, provocando o enrolamento do órgão.

orientariam a deposição diferencial de microfibrilas de celulose. O estímulo mecânico também seria capaz de induzir espécies reativas de oxigênio junto à periferia da célula (por ação de NAD(P)H oxidases acionadas por proteínas G), bem como aumento no conteúdo de açúcares solúveis. Associados, esses eventos levariam ao crescimento em volta do suporte.

A base celular do tigmtotropismo de gavinhas depende de fitas ou cilindros de fibras especializadas, cada uma das quais contendo uma parede celular interna gelatinosa, rica em microfibrilas longitudinais de celulose, bem como arabinogalactanas e pectinas associadas (fibras G). A parede externa dessas células lignifica progressivamente com o crescimento helicoidal. Esse tipo de fibra já foi caracterizado em lenho de tensão, em que sua contração serve para reorientar verticalmente e elevar ramos em crescimento. Em gavinhas de pepino, as fibras G se organizam como uma bicamada de células, com a camada mais próxima ao limite côncavo interno da volta da hélice da gavinha sendo mais fortemente lignificada. Essa estrutura possibilita contração diferencial dessa bicamada na formação da gavinha, uma vez que a camada com as células lignificadas internas seria mais compressível e capaz de encolher mais que a camada externa, possivelmente por perda diferencial de água (Smyth, 2016). Dessa forma, a gavinha encurvaria e, na sequência, enrolaria.

Hidrotropismo

Resposta a gradiente de água observável em raízes, particularmente de plantas lenhosas arbóreas, as quais investem mais fitomassa no crescimento de raízes localizadas em regiões do solo no qual o potencial hídrico é menos negativo, ou seja, onde é mais fácil a absorção de água para funcionamento da planta, respondendo às perdas hídricas (ver Capítulo 1). Embora o transporte lateral de auxina possa fazer parte da resposta hidrotrópica em algumas plantas, em outras, incluindo *Arabidopsis thaliana*, esse envolvimento não é apoiado por evidências sólidas. Uma participação relevante de ABA no processo tem sido relatada, uma vez que componentes de sinalização desse fitormônio são necessários para hidrotropismo normal. Esse processo implicaria a promoção da divisão e expansão celular de tecidos corticais na zona de alongamento da raiz, causada por baixas concentrações de ABA (Harmer e Brooks, 2018).

Quimiotropismo

Exemplo típico é o crescimento do tubo polínico em direção ao óvulo nas flores, processo induzido por arabinogalactanos, glicoproteínas e lipoproteínas, além de um potencial eletroquímico produzido por íons K^+ e da participação de gradientes de óxido nítrico e Ca^{2+} . A real natureza desse quimiodirecionamento a partir do ovário ainda é controversa, mas certamente essencial para o fenômeno da fertilização.

Autotropismo

Plantas conseguem perceber a deformação de órgãos e alterar seu crescimento a fim de recuperar o crescimento ereto. Durante o fototropismo ou gravitropismo, a curvatura inicial ao longo de todo o órgão é seguida de um período de realinhamento

vertical basípeto, de modo que o descurvamento ocorre partindo do ápice e a curvatura acaba por permanecer somente na base do órgão. Esse movimento pode ser qualificado como proprioceptivo, ou seja, que envolve a percepção ou sensibilidade da posição, do peso e da distribuição do corpo da planta e de suas partes. Estudos envolvendo auxina radioativamente marcada indicaram que o autotropismo não depende de uma redistribuição lateral de auxina. A curvatura local parece ser percebida por um mecanismo dependente de actinmiosina, presumivelmente em fibras longas do xilema que apresentam filamentos de actina distribuídos ao longo de seus eixos, de modo a ativar canais iônicos mecanossensíveis que levariam ao crescimento diferencial (Harmer e Brooks, 2018).

Fonotropismo

Corresponde ao crescimento de raízes na direção de uma fonte sonora. Há poucos dados sobre esse tipo de tropismo, mas um estudo em *Arabidopsis thaliana* descreveu as etapas iniciais do fenômeno com algum detalhamento. Exposição das plantas a ondas sonoras (200 Hz) por 2 semanas induziu crescimento de raízes em direção à fonte sonora. Em poucos minutos, as ondas sonoras causaram um aumento de Ca^{2+} citosólico, produção de espécies reativas de oxigênio (EROS) e efluxo de K^+ (Rodrigo-Moreno *et al.*, 2017). O valor adaptativo desse processo ainda é incerto, mas propôs-se que pode estar envolvido em detecção e aproveitamento de fontes de água distantes (p. ex., riachos e cachoeiras) e talvez contribuir na dinâmica de arquitetura do sistema radical, uma vez que ápices de raízes de milho emitem estalos regulares durante o crescimento.

Nastismos

Nastismos ou nastias são movimentos vegetais desencadeados por estímulos ambientais (muitas vezes interagindo com o relógio circadiano), nos quais a direção do estímulo não determina a direção do movimento. A direção do movimento é determinada principalmente pela anatomia das partes que se movem, e não pela natureza e pela direção do estímulo. Os nastismos podem envolver mudanças elásticas ou plásticas nas paredes celulares dos tecidos em movimento. Mudanças plásticas constituem crescimento diferencial (irreversível) e serão consideradas sucintamente neste capítulo. Mudanças elásticas consistem em alterações reversíveis de turgor em células especializadas, como as células motoras que formam os pulvinos.

Além de serem subdivididos em movimentos por crescimento diferencial ou por variações de turgor, os nastismos podem se classificar quanto à natureza do estímulo desencadeador. Os principais tipos de nastismos causados por crescimento diferencial são epinastia, hiponastia e termonastia. Os principais tipos de nastismos causados por variações de turgor são nictinastia, hidronastia e tigmonastia.

Epinastia e hiponastia

Epinastia corresponde ao movimento de curvatura de um órgão para baixo, causado por uma taxa de crescimento maior em seu lado superior que no lado inferior. Geralmente, observa-se a epinastia em pecíolos e folhas cujas extremidades se curvam para o solo. Embora não se trate de uma resposta à

gravidade, epinastias são provavelmente causadas por um fluxo desigual de auxina pela parte superior e inferior do pecíolo. A resposta epinástica pode ser induzida por altas concentrações de auxina ou por etileno. Estudos com mutantes epinásticos de tomateiro sugerem que a indução de epinastia por auxina pode depender da síntese de etileno (talvez via indução da sintase do ácido amino-ciclopropano carboxílico - ACC - por auxina; ver Capítulo 9). Epinastia é bastante comum em plantas submetidas ao estresse de alagamento; nessa situação, há acúmulo de ACC nas raízes (onde a tensão de oxigênio é baixa), o qual é transportado para a parte aérea (onde condições aeróbicas são normais) e convertido em etileno pela oxidase do ACC. O etileno produzido na parte aérea contribui para epinastia de folhas e pecíolos (ver Capítulo 13). A resposta reversa à epinastia, a hiponastia (i. e., curvatura de órgãos para cima em virtude de uma taxa maior de crescimento na parte inferior do órgão), ocorre com menos frequência e pode ser induzida por giberelinas.

Termonastia

Trata-se de um movimento repetitivo acionado por diferenças de temperatura. Esse tipo de nastismo, embora repetitivo, tem caráter permanente e resulta da alternância de crescimento diferencial nas duas superfícies dos órgãos envolvidos. Termonastia pode ser observada na abertura e no fechamento de flores de certas espécies, como a tulipa, e os órgãos envolvidos são os componentes do perianto. A redução de temperatura acelera o crescimento da face inferior da tépala, e o crescimento da face superior não se altera, ocasionando o fechamento da flor. Com o aumento de temperatura, a situação se inverte, causando abertura floral. Termonastia pode também ser observada em folhas de algumas espécies perenes, como é o caso do enrolamento foliar induzido por baixas temperaturas em *Rhododendron* spp., uma possível vantagem para fotoproteção sob essas condições ambientais (Die *et al.*, 2017). Os movimentos de abertura e fechamento de algumas flores parecem ser desencadeados por alterações na disponibilidade de luz, sendo também conhecidos como fotonastias. As flores da vitória-régia (*Victoria amazonica*) abrem-se à noite e voltam a se fechar ao amanhecer, possivelmente por um mecanismo de crescimento diferencial. Nastismos resultantes de crescimento diferencial, mas de caráter repetitivo, como abertura e fechamento de flores, podem ser causados não só por fatores externos, mas também por influência do relógio circadiano endógeno. Os nastismos observados na abertura e no fechamento de flores possivelmente desempenham papel adaptativo na preservação de estruturas florais e na eficácia de polinização.

Hidronastia

Corresponde ao dobramento ou enrolamento de folhas em resposta à falta de água (estresse hídrico). Esse nastismo é bastante comum em espécies de gramíneas crescendo em ambientes abertos e tem a importante função de minimizar a transpiração foliar, reduzindo a superfície de exposição ao ar seco e à insolação, complementando o papel do fechamento dos estômatos. Esse movimento é também importante na redução da fotoinibição da fotossíntese causada por alta intensidade

luminosa (p. ex., fotoxidção de antenas fotossintéticas). O mecanismo do movimento hidronástico consiste na perda diferencial de água em células foliares especiais dotadas de paredes celulares mais finas, as células buliformes. Essas células geralmente se localizam na epiderme adaxial (superior), onde se apresentam uniformemente distribuídas ou predominando ao longo do eixo central das folhas (Figura 16.13).

Como as células buliformes têm paredes pouco espessas e cutículas finas, perdem água por transpiração mais rapidamente que as outras células epidérmicas. À medida que a pressão de turgor diminui nas células buliformes, a manutenção da pressão de turgor nas células da face abaxial (inferior) da folha causa o enrolamento ou dobramento foliar (Figura 16.13).

Nictinastia

A nictinastia (do grego *nyktos*, noite; *nastos*, fechamento), um dos nastismos mais bem estudados, refere-se a folhas que assumem uma posição noturna diferente daquela apresentada durante o dia (movimentos de “sono”), em resposta à luz. Em geral, durante o dia, as folhas ou folíolos estão em posição horizontal ou “aberta” e, à noite, assumem uma posição próxima da vertical ou “fechada”. Esse fenômeno pode ser facilmente observado em algumas espécies com folhas compostas, como *Leucaena leucocephala* (leucena), *Senna macranthera* (manduirana), *Albizia julibrissin* e *Samanea saman*. As duas últimas espécies têm sido modelos experimentais bastante estudados. Outro modelo experimental no estudo da nictinastia muito familiar é *Phaseolus vulgaris* (feijoeiro), cujas folhas primárias exibem marcados movimentos de “sono” (Figura 16.14 A).

O significado adaptativo dos movimentos nictinásticos não é claro, mas pode estar relacionado com a minimização da percepção de eventuais estímulos luminosos noturnos (p. ex., a luz refletida pela lua cheia), os quais podem perturbar

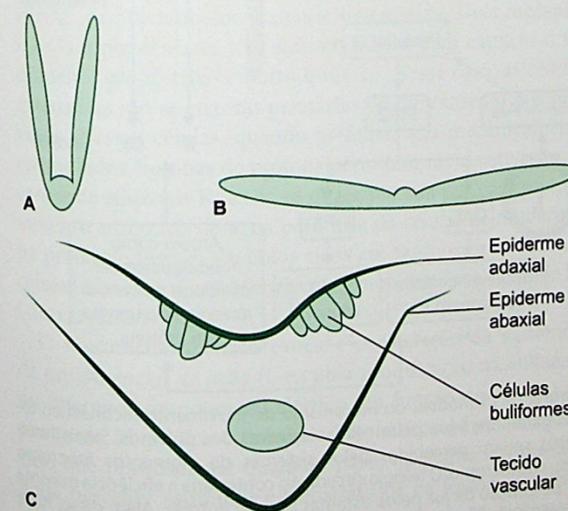


Figura 16.13 Hidronastia em folha de gramínea. A. Posição dobrada (células buliformes murchas). B. Posição expandida (células buliformes túrgidas). C. Esquema de corte transversal de folha mostrando a posição das células buliformes com distribuição na epiderme adaxial ao longo do eixo central do órgão.

a mensuração fotoperiódica do tempo necessário para florir. Há também a sugestão de que, enquanto a posição foliar diurna maximiza exposição à luz, a posição noturna minimizaria a perda de calor.

A observação e o estudo dos movimentos nictinásticos são bastante antigos, tendo sido registrados por Plínio na antiga Grécia, Lineu e Darwin. Em condições constantes de luz e temperatura, movimentos nictinásticos forneceram as primeiras evidências da existência de um relógio circadiano endógeno nos organismos, com os registros de De Mairan, Monceau e Candolle nos séculos 17 e 18. Os trabalhos clássicos de Bünning nas décadas de 1920 e 1930 utilizaram movimentos nictinásticos de feijoeiro para estudar o relógio circadiano (Figura 16.14 C). O mecanismo básico desses movimentos, no entanto, só foi esclarecido principalmente na década de 1980, tendo sido reexaminado mais recentemente por diversos autores.

Todos os movimentos nictinásticos ocorrem em razão de mudanças reversíveis de turgor nos pulvinos (Ishimaru *et al.*, 2012). Pulvinos são bases espessadas das folhas, geralmente cilíndricas na forma, com superfícies enrugadas e grande quantidade de parênquima, que, por variações de turgor em células de faces opostas (adaxial e abaxial), permitem o dobramento e o consequente movimento foliar (Figura 16.14 B). Em folhas compostas de Leguminosae, além do pulvino principal na base do pecíolo, há pulvinulos ou pulvinos secundários na base dos folíolos. Os pulvinos apresentam tecido vascular central, com xilema e floema circundados por esclerênquima. O tecido vascular no pulvino assume arranjo compacto e linear, possivelmente aumentando a flexibilidade da região. Em volta do tecido vascular central, está o parênquima, cujas células mais externas têm paredes elásticas finas, sendo capazes de sofrer grandes alterações quanto a forma e tamanho, possibilitando o movimento foliar. Essas células são chamadas células motoras.

As células motoras dividem-se em flexoras e extensoras. As células extensoras são aquelas que ganham turgor durante a abertura (posição diurna) e o perdem durante o fechamento das folhas (posição de “sono” ou noturna). Já as células flexoras perdem turgor durante a abertura e o ganham durante o fechamento das folhas. A posição adaxial ou abaxial de células flexoras e extensoras varia conforme as folhas; na posição noturna fechada (vertical), movem-se para cima (p. ex., pulvinos secundários de *Cassia*) ou para baixo (p. ex., pulvinos de feijoeiro). Neste último caso (folhas fecham movendo-se para baixo), as células flexoras são adaxiais (parte superior do pulvino), e as células extensoras, abaxiais (parte inferior do pulvino).

O modelo do mecanismo de ganho e perda de água pelas células motoras é semelhante ao das células-guarda nos estômatos. As células motoras aumentam de turgor quando prótons são bombeados para fora das células (apoplasto) por próton-ATPases, criando um gradiente de prótons e um desvio do potencial de membrana para valores mais negativos (hiperpolarização). Isso faz com que se abram canais de entrada de K^+ , pelos quais esse íon entra nas células. Influxo de Cl^- para compensação de carga também se dá em razão do gradiente de concentração de H^+ . Com a redução do potencial hídrico das células motoras em função do aumento de solutos osmoticamente ativos dentro delas, ocorre entrada de água e

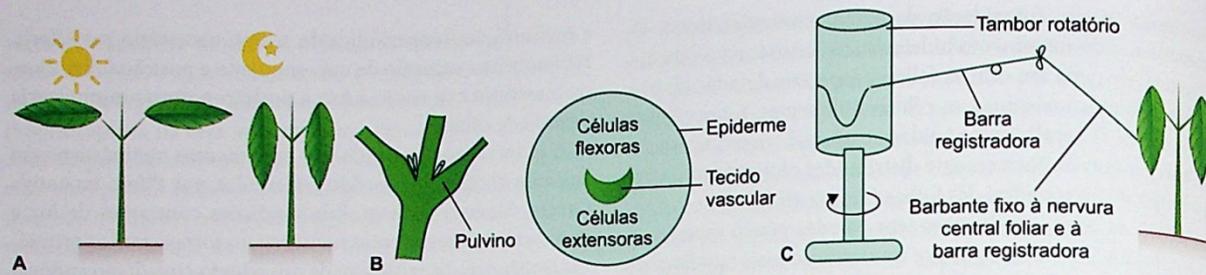


Figura 16.14 Nictinastia em folhas primárias de feijoeiro. **A.** Posição foliar horizontal diurna e vertical noturna. **B.** Pulvinos na base dos pecíolos. Os pulvinos são os órgãos responsáveis pelo movimento foliar. Corte transversal esquemático de um pulvino foliar mostrando a localização das células motoras e do cilindro vascular. **C.** Cinógrafo: aparelho com tambor rotatório acoplado a um relógio mecânico para registro de movimentos foliares sob controle do relógio circadiano em condições ambientais constantes (de curso livre, ver Capítulo 17). Foi usado por Erwin Bünning, na Alemanha, nas décadas de 1920 e 1930.

as células motoras tornam-se túrgidas. A perda de turgor pelas células motoras resulta da liberação para o apoplasto de K^+ e Cl^- , com simultânea captação de H^+ . A abertura dos canais de extrusão de K^+ parece ser causada por captação de Ca^{2+} e/ou extrusão de Cl^- , que promovem despolarização da membrana, bem como por ação de algumas cinases.

Os movimentos nictinásticos ocorrem em resposta a variações de luz e por influência do relógio circadiano. Como se dá o acoplamento desses estímulos ao movimento de íons e à consequente mudança de turgor nas células motoras? Estudos com diferentes qualidades de luz indicam que os comprimentos de onda relevantes para o movimento nictinástico são aqueles na faixa do vermelho, vermelho-extremo e azul. Isso sugere o envolvimento dos fotorreceptores fitocromo e/ou criptocromo no processo. É importante notar que o efeito da luz parece se diferenciar em células flexoras e extensoras; por exemplo, a transição luz-escuro ativa a bomba de prótons e a consequente captação de potássio em células flexoras (que devem ficar túrgidas para fechamento foliar noturno), enquanto a mesma transição inativa a bomba de prótons em células extensoras (que devem ficar flácidas para fechamento foliar noturno). Por sua vez, em pulvinos inteiros de *Samanea*, demonstrou-se que um breve pulso de luz branca causa um aumento na concentração de inositol fosfato, acompanhado por um decréscimo em fosfatidil inositol. Esses dados, em conjunto com outras observações sobre cascatas de sinalização e de investigações sobre mecanismo estomático, levaram à proposição do modelo descrito a seguir e esquematizado na Figura 16.15.

A luz seria percebida por fitocromo e criptocromo. A absorção de luz pelo cromóforo causaria uma mudança conformacional na apoproteína do fotorreceptor, a qual interagiria possivelmente com proteínas G (proteínas ligadoras de GTP). As proteínas G ativadas estimulariam a ação de fosfolipase C, enzima que degrada fosfatidil inositol bifosfato (PIP₂), gerando inositol trifosfato (IP₃) e diacilglicerol (DAG). DAG poderia aumentar a atividade de proteínas-quinases, as quais, por fosforilação (que geralmente promove mudanças conformacionais), modulariam a atividade de canais iônicos ou da próton-ATPase. IP₃ poderia também atuar como agente modulador dos canais iônicos ou da bomba de prótons, promovendo a liberação de cálcio do vacúolo para o citosol. O efeito

do relógio circadiano no movimento nictinástico dá-se provavelmente como regulador da capacidade de percepção da luz pelos fotorreceptores, controlando quando é ou não permitido perceber a luz com eficiência máxima (ver Capítulo 17). Outra forma de controle do relógio circadiano no movimento nictinástico parece ser a expressão circadiana e regulada por luz dos genes codificadores de canais de potássio em células dos pulvinos (Moshelion *et al.*, 2002).

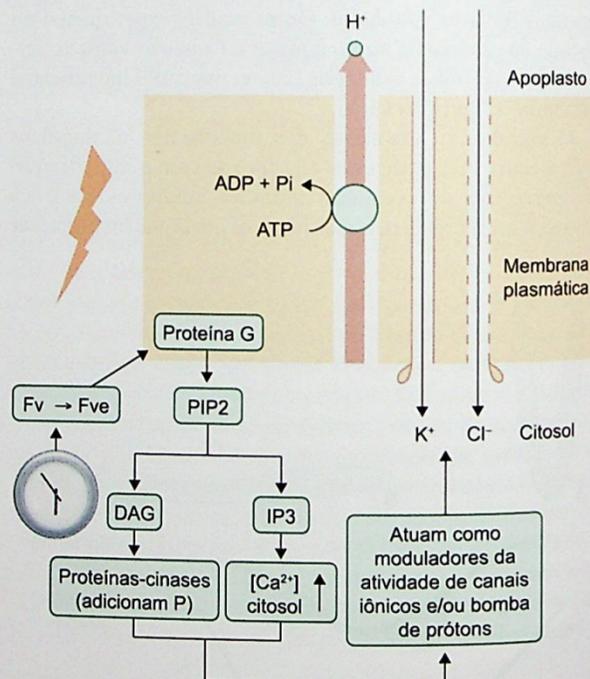


Figura 16.15 Modelo do mecanismo de movimento nictinástico foliar: ganho de água pelas células motoras dos pulvinos. Sinais luminosos seriam percebidos pelos sistemas de pigmentos fitocromo e/ou criptocromo. O relógio circadiano controlaria a eficiência máxima de percepção de luz pelos sistemas fotorreceptores. Além disso, luz e relógio circadiano controlariam a expressão de genes codificadores de canais de potássio. Uma cascata de transdução luminosa, envolvendo proteínas G e metabolismo de fosfatidil inositol, resultaria em ativação de proteínas-quinases, e aumento na concentração citosólica de cálcio. Esses dois fatores, por sua vez, modulariam a atividade de bombas e canais iônicos, causando movimento de água e alteração de turgor.

A anatomia de pulvinos de nove espécies de leguminosas de cerrado, as quais apresentam movimentos násticos classificados como rápidos ou lentos, foi examinada (Rodrigues e Machado, 2007). A presença de uma endoderme delimitada nessas estruturas apresentou diferentes características em plantas com esses dois tipos de respostas násticas. Embora em todas as espécies tenham sido observados grãos de amido nessa região dos pulvinos, somente nas espécies de movimentos lentos os pulvinos apresentaram cristais de oxalato de cálcio.

Tigmonastia

Trata-se de um movimento nástico em resposta a estímulos mecânicos, também referido em alguns textos como *sismomonastia*. É bastante evidente em algumas espécies de Leguminosae – Mimosoideae, muitas das quais também apresentam nictinastia. O exemplo mais conhecido é o da espécie tropical *Mimosa pudica*, a planta sensitiva ou dormideira. Mediante estímulo de toque, agitação, estímulos elétricos ou extremos de temperatura, folhas e folíolos rapidamente se fecham. Uma peculiaridade importante desse caso refere-se à rapidez de resposta e à capacidade de transmissão do estímulo por meio da planta. Mesmo quando apenas um folíolo é estimulado, ocorre o fechamento de folíolos não estimulados diretamente. Outra peculiaridade interessante é que o fechamento das folhas parece ser uma resposta de “tudo ou nada”, ou seja, não há uma relação óbvia entre a intensidade do estímulo e a eficácia da resposta. O significado adaptativo desse tipo de resposta não é bem conhecido, mas sugere-se que o movimento das folhas espante insetos herbívoros. Outra proposição é de que o fechamento das folhas, em resposta a ventos de regiões áridas onde muitas dessas plantas habitam, evite perda excessiva de água.

O mecanismo de dobramento das folhas envolve perda de água de células motoras nos pulvinos em decorrência da saída de potássio, à semelhança do que foi descrito para a nictinastia. A capacidade de transmissão do estímulo tigmonástico em *M. pudica* tem sido bastante investigada. Dois mecanismos complementares têm sido propostos para explicar o fenômeno: um elétrico e outro químico. Nesse caso, as células extensoras são as efetoras primárias do dobramento dos pulvinos. Nessas células, quando as folhas são mecanicamente estimuladas, bombas de prótons permitem rápida ativação de canais de efluxo de K^+ e Cl^- , os quais, por sua vez, causam movimento osmótico de água para fora da célula, de modo que há perda de turgor. Vacúolos ricos em taninos presentes nas células extensoras armazenam Ca^{2+} para regular o fluxo de K^+ (Guo *et al.*, 2015).

O mecanismo elétrico evoca a constatação da existência de uma *potencial de ação* (i. e., uma modificação na voltagem ou diferença de potencial elétrico em função do tempo) na planta de *M. pudica* estimulada. De fato, está bem estabelecido que praticamente qualquer parte da planta em questão pode perceber estímulos e transmiti-los na forma de pulsos elétricos aos pulvinos. Os potenciais de ação de *M. pudica* são semelhantes aos encontrados em células nervosas de animais, porém muito mais lentos (velocidades de cerca de 2 cm por segundo), enquanto, em células nervosas, os potenciais de ação propagam-se a dezenas de metros por segundo). Em plantas, os

tubos de elemento crivado e parênquima vascular (células de parênquima conectadas por plasmodesmas) parecem funcionar como condutos de transmissão do sinal. O aparecimento do potencial de ação está correlacionado com rápida captação de prótons pelas células, sugerindo sua responsabilidade pela despolarização das membranas. Acredita-se que, quando o potencial de ação atinge os pulvinos, há rápida liberação de potássio e açúcares no apoplasto, causando perda de água pelas células motoras e o consequente encurvamento das folhas. Há também fragmentação de filamentos de actina além das mudanças hidroelásticas nos pulvinos durante o dobramento do pecíolo (Volkov *et al.*, 2010).

O mecanismo químico da resposta tigmonástica de *Mimosa pudica* e de outras poucas espécies desse gênero é importante para a transmissão do potencial de ação de um folíolo a outro. As primeiras evidências para a existência de um componente químico na resposta tigmonástica foram obtidas por Ubaldo Ricca, no início do século 20. Ricca demonstrou que um caule cortado e reconectado por um tubo fino de vidro com água permitia a transmissão da resposta tigmonástica a folíolos localizados no lado oposto do tubo. As substâncias responsáveis pela transmissão são hoje conhecidas como turgorinas e podem causar respostas elétricas que viajam na sua frente, de um folíolo a outro, em células de parênquima. Turgorinas foram isoladas de diversas plantas que exibem movimentos nictinásticos e tigmonásticos, e sua atividade é testada em bioensaios com folhas de *M. pudica* mantidas em solução. As turgorinas extraídas de diversas plantas e purificadas revelaram ser glicosídeos de compostos fenólicos, principalmente de ácido gálico. As turgorinas mais ativas são o beta-D-glicosídeo-6-sulfato de ácido gálico e o beta-D-glicosídeo-3,6-dissulfato de ácido gálico. Sugeriu-se que as turgorinas apresentam algumas características de fitormônios que atuam como controladores do turgor de células motoras dos pulvinos. As turgorinas são ativas em concentrações bastante baixas (10^{-5} a 10^{-7} M), podem ser translocadas (pelo menos em alguns casos) e existem possíveis proteínas receptoras desses compostos (p. ex., na face externa da plasmalema de *M. pudica*). Alguns autores sugerem uma analogia das turgorinas com o neurotransmissor acetilcolina, pois ambos geram potenciais de ação. A atividade de turgorinas poderia ser controlada por hidrólise da metade glicosídica, pois os produtos resultantes são inativos no bioteste.

As plantas carnívoras dos gêneros *Drosera* e *Dionaea* (família Droseraceae) representam exemplos de movimentos em resposta a estímulos mecânicos usados na captura de insetos e outros pequenos artrópodes para suplementação de nutrientes como nitrogênio e fósforo. No caso de *Drosera*, as folhas têm numerosos pelos glandulares multicelulares, nas extremidades dos quais é secretado um líquido viscoso com enzimas digestivas. O toque e a movimentação de um inseto na extremidade dos pelos, por exemplo, causam uma série de potenciais de ação que se propagam ao longo destes e, ao atingirem as células da base, causam o dobramento dos pelos. Os pelos da parte periférica da folha tendem a dobrar-se para o centro desta, carreando o inseto para o meio da folha. Uma vez preso, o inseto é digerido e absorvido ao longo de vários dias.

Em *Dionaea*, a folha é modificada em uma estrutura bilobada, com lobos unidos pela veia central e munida de excrescências semelhantes a espinhos ao longo das bordas. Quando pelos epidérmicos sensoriais são estimulados, os lobos foliares se fecham rapidamente (em cerca de meio segundo), prendendo o inseto. Se há movimento adicional, os lobos foliares se aproximam ainda mais, e o inseto passa a ser digerido por enzimas secretadas pela folha. Nesse processo de percepção de estímulos subsequentes, fatores químicos chamados de TCF (*trap-closing factors*, fatores de fechamento de armadilha) seriam importantes, os quais parecem incluir jasmonatos e polissacarídeos bioativos (Ueda *et al.*, 2010). Jasmonatos também têm papel na secreção de enzimas digestivas, conseguindo produzir esse efeito mesmo na ausência de estímulo mecânico. ABA e déficit hídrico, por sua vez, diminuem a sensibilidade da armadilha foliar a estímulos mecânicos (Guo *et al.*, 2015). Completada a digestão da presa, a folha reabre (geralmente após vários dias). A estimulação mecânica dos pelos sensoriais é seguida pelo aparecimento de potenciais de ação que se propagam entre as células dos lobos foliares.

Essa tigmomastia pode ser interpretada e descrita por um modelo de curvatura hidroelástica. O modelo pressupõe que as armadilhas de *Dionaea* apresentam elasticidade de curvatura, consistindo de camadas hidráulicas (conjuntos de células) internas e externas nas quais diferentes pressões hidrostáticas podem se desenvolver. As curvaturas principais naturais seriam determinadas pelo estado hidráulico de duas camadas da planta, que, por sua vez, são definidas por suas diferentes pressões hidrostáticas. Essas duas camadas hidráulicas (interna e externa) podem mudar rapidamente em resposta à estimulação dos pelos sensoriais. O estímulo mecânico aciona certos canais iônicos, gerando potenciais de recepção e ação, promovendo o fluxo de água entre as camadas hidráulicas. Essa mudança rápida associada ao transporte de água entre as camadas parece também ser mediada por aquaporinas (canais de água nas membranas) (Guo *et al.*, 2015). Outra hipótese, um pouco mais antiga, mas não descartada, sugere que os potenciais de ação gerados pelo estímulo mecânico levariam à extrusão de prótons e à acidificação das paredes das células do lado externo (inferior) das folhas, causando sua flacidez, captação de água apoplástica, expansão do lado externo e, por conseguinte, fechamento da armadilha.

Referências bibliográficas

- Blakeslee JJ, Bandyopadhyay A, Peer WA, Makam SN, Murphy A. Relocalization of the PIN1 auxin efflux facilitator plays a role in phototropic responses. *Plant Physiology*. 2004;134:28-31.
- Caldas LS, Luttge U, Franco AC, Haridasan M. Leaf heliotropism in *Pterodon pubescens*, a woody legume from the Brazilian cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 1997;9(1):1-7.

- Christie JM. Phototropin blue-light receptors. *Annual Review of Plant Biology*. 2007;58:21-45.
- Die JV, Arora R, Rowland LJ. Proteome dynamics of cold-acclimating *Rhododendron* species contrasting in their freezing tolerance and thermonasty behavior. *PLoS One*. 2017;12:e0177389.
- Engelberth J. Mechanosensing and signal transduction in tendrils. *Advances in Space Research*. 2003;32:1611-9.
- Guo Q, Dai E, Han X, Xie S, Chao E, Chen Z. Fast nastic motion of plants and bioinspired structures. *Journal of Royal Society Interface*. 2015;12:20150598.
- Harmer SL, Brooks CJ. Growth-mediated plant movements: hidden in plain sight. *Current Opinion in Plant Biology*. 2018;41:89-94.
- Ishimaru Y, Ueda M, Hamamoto S, Uozumi N. Ion channel-related regulatory mechanism on plant nyctinastic movement. In: Volkov AG, editor. *Plant electrophysiology*. Heidelberg: Springer; 2012. p. 125-42.
- Moshelion M, Becker D, Czempinski K, Mueller-Roeber B, Attali B, Hedrich R, et al. Diurnal and circadian regulation of putative potassium channels in a leaf moving organ. *Plant Physiology*. 2002;128:634-42.
- Rodrigo-Moreno A, Bazihizina N, Azzarello E, Masi E, Tran D, Bouteau, F et al. Root phototropism: early signalling events following sound perception in *Arabidopsis* roots. *Plant Science*. 2017;264:9-15.
- Rodrigues TM, Machado SR. The pulvinus endodermal cells and their relation to leaf movement in legumes of the Brazilian cerrado. *Plant Biology*. 2007;9:469-77.
- Smyth DR. Helical growth in plant organs: mechanisms and significance. *Development*. 2016;143:3272-82.
- Stoelzle S, Kagawa T, Wada M, Hedrich R, Dietrich P. Blue light activates calcium-permeable channels in *Arabidopsis* mesophyll cells via the phototropin signaling pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2003;100:1456-61.
- Ueda M, Tokunaga T, Okada M, Nakamura Y, Takada N, Suzuki R, et al. Trap-closing chemical factors of the Venus Flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis). *ChemBioChem*. 2010;11:2378-83.
- Volkov AG, Foster JC, Baker KD, Markin VS. Mechanical and electrical anisotropy in *Mimosa pudica* pulvini. *Plant Signaling and Behavior*. 2010;5:1211-21.

Bibliografia

- Christie JM. Phototropin blue-light receptors. *Annual Review of Plant Biology*. 2007;58:21-45.
- Guo Q, Dai E, Han X, Xie S, Chao E, Chen Z. Fast nastic motion of plants and bioinspired structures. *Journal of Royal Society Interface*. 2015;12(110):0598.
- Hangarter RP. *Plants-In-Motion* [homepage]. [Acesso em 28 fev 2019] Disponível em: <http://plantsinmotion.bio.indiana.edu/>.
- Harmer SL, Brooks CJ. Growth-mediated plant movements: hidden in plain sight. *Current Opinion in Plant Biology*. 2018;41:89-94.
- Mancuso S, Shabala S. *Rhythms in plants: dynamic responses in a dynamic environment*. 2. ed. Heidelberg: Springer; 2015. 404 p.
- Smyth DR. Helical growth in plant organs: mechanisms and significance. *Development*. 2016;143:3272-82.
- Takada N, Kato E, Yamamura S, Ueda M. A novel leaf-movement inhibitor of a nyctinastic weed, *Sesbania exaltata* Cory, designed on a naturally occurring leaf-opening substance and its application to a potential, highly sensitive herbicide. *Tetrahedron Letters*. 2002;43:7655-8.