

Forma e Função do Desenvolvimento Vegetal Estudo dirigido

Aula 9: Fotomorfogênese e Tropismos

GABARITO

1a) A planta em questão é uma planta de sol, que não tolera o sombreamento. Podemos observar que conforme há uma diminuição na proporção de vermelho curto em relação ao vermelho extremo, há também um menor alongamento dos entrenós e pecíolos, além de uma menor expansão das folhas. Enquanto espectros nas faixas do azul e do vermelho curto são utilizados pela planta para a realização da fotossíntese, o vermelho extremo é predominantemente transmitido ou refletido pelos tecidos vegetais. As diferenças fenotípicas observadas na figura, ilustram, portanto, uma resposta adaptativa conhecida como escape do sombreamento (“*shade avoidance*”, em inglês). Do ponto de vista ecofisiológico, a resposta de escape do sombreamento resulta numa canalização dos recursos disponíveis para o ajuste da arquitetura do sistema aéreo de forma que haja uma maximização da interceptação da luz num ambiente sombreado de uma comunidade vegetal. Trata-se de uma resposta dependente da razão entre vermelho e vermelho extremo, portanto, envolve a atuação dos fitocromos. Esses fotorreceptores são compostos por um cromóforo (a fitocromobilina) ligado a uma apoproteína. Os fitocromos são sintetizados na forma inativa, em uma conformação *cis*, a qual permanece no citosol. Ao receber vermelho curto, o cromóforo do fitocromo sofre uma trans-isomerização, convertendo-se ao isômero *trans*, e desencadeando alterações conformacionais na apoproteína e, como isso, temos a ativação desse fotorreceptor. O fitocromo ativo é agora capaz de interagir com proteínas no citosol, que o carregam para o núcleo, onde o fotorreceptor poderá interagir com fatores de transcrição que controlam a expressão de genes relacionados aos eventos fotomorfogênicos típicos de cada fase de desenvolvimento do vegetal.

1b) As plantas de sombra não apresentariam alterações na arquitetura do sistema aéreo em resposta à alteração da razão entre vermelho curto e vermelho extremo.

1c) Do ponto de vista agrônomo, a resposta de escape do sombreamento é particularmente relevante no que tange ao adensamento de indivíduos em condições de plantio. Uma grande parcela das espécies cultivadas pelo homem apresenta respostas fisiológicas típicas de “plantas de sol”. Portanto, quando cultivadas forma muito adensada, estas plantas acabam destinando grande parte da energia para mecanismos de escape ao sombreamento e, conseqüentemente, menos recursos se destinam à produção de frutos e sementes. Portanto, entender e manipular essa resposta fisiológica se torna importante para o ajuste da produtividade sob diferentes condições de adensamento dos indivíduos.

2a) Sob tais condições de enriquecimento da radiação ambiental com vermelho-extremo (VE), mesmo as plântulas que estivessem se estabelecendo em ambientes não sombreados provavelmente apresentariam um fenótipo *estiolado*, caracterizado por: hipocótilos (eudicotiledôneas) e coleótilos (monocotiledôneas) alongados; cotilédones (eudicotiledôneas) e folhas primárias (monocotiledôneas) pouco expandidas; plastídios com reduzido desenvolvimento de seus sistemas internos de membrana; reduzido acúmulo de pigmentos fotossintéticos (plântulas esbranquiçadas) e sistema radicular pouco desenvolvido. Plântulas que estivessem se estabelecendo em ambientes

sombreados também poderiam apresentar uma intensificação do fenótipo estiolado já que a razão entre a abundância de vermelho curto e vermelho extremo poderia ser ainda mais reduzida nesses ambientes.

2b) As fototropinas são os fotorreceptores responsáveis pela indução de respostas fototrópicas, sendo que a luz no comprimento de onda do azul regula esse processo. Portanto, um enriquecimento da radiação ambiental com luz vermelho-extremo (VE) em nada impactaria no fototropismo.

3a) A planta possui células capazes de detectar a direção do vetor gravitacional, as quais possuem amiloplastos (também conhecidos como estatólitos), ou seja, plastos que acumulam amido e cujas densidades são maiores que a do citosol. Dessa forma, como podemos observar na Figura A, os estatólitos se reorganizam na célula segundo a posição em que está a planta, obedecendo a direção do vetor gravitacional, de modo que pressionam o retículo endoplasmático de forma diferencial. Ao comprimirem essa organela, são desencadeadas sinalizações para abertura e fechamento de canais, permitindo a passagem de moléculas sinalizadoras, as quais provocam o reposicionamento de proteínas PIN, resultando em alterações nas direções dos fluxos de auxina, conforme ilustrado na Figura B. Em condições normais, em que a planta está em posição vertical, a auxina é distribuída homoganeamente na raiz (como ilustrado no lado esquerdo da Figura B), porém ao mudarmos a posição da planta, há também uma mudança na distribuição das proteínas PIN. Conforme ilustrado no lado direito da Figura B, se houver um maior acúmulo de proteínas PIN na face basal das células do ápice radicular, teremos maior fluxo de auxina nesta face, resultando num acúmulo desse fitormônio na região basal. Devido à exacerbada sensibilidade das células radiculares à auxina, o alongamento na região basal seria reprimido, enquanto o alongamento na região superior seria promovido, gerando uma curvatura das raízes a favor do vetor gravitacional (gravitropismo positivo).

3b) Comparado aos tecidos do sistema aéreo, as raízes apresentam maior sensibilidade à auxina, portanto seu acúmulo em uma determinada região reprime o alongamento local. Na Figura B, devido à posição horizontal da planta, as auxinas se acumulam na região inferior, fazendo com que o alongamento dessa parte seja menor em relação à parte superior (como indicado pelas setas verdes), o que, por fim, causa a curvatura observada na figura.

3c) Na raiz, as células responsáveis pela percepção da gravidade estão localizadas na columela da coifa. Um experimento possível seria a remoção por microdissecção da coifa e o estudo do desenvolvimento radicular em relação a uma planta controle mantida com a coifa intacta. Caso a planta apresente um crescimento anormal, agravitrópico, poderemos confirmar que as células contidas na coifa são fundamentais para a percepção da gravidade.

4a) A percepção do vetor gravitacional na parte aérea se dá através de amiloplastos (estatólitos) localizados na endoderme do caule. Como o mutante *scarecrow* (*scr*) não possui endoderme diferenciada em seu sistema aéreo, esta região da planta mutante é incapaz de perceber a gravidade e, portanto, seus caules não apresentam resposta gravitrópica.

4b) Durante a resposta gravitrópica, as auxinas são os hormônios que apresentariam distribuição assimétrica nos caules das plantas selvagens, mas não nos caules da

mutante *scarecrow*. O estímulo gravitacional induz a deposição dos amiloplastos, quando presentes (neste caso, apenas nas plantas selvagens), o que resulta na redistribuição de transportadores de auxina (proteínas PIN) e acúmulo desse hormônio na parte inferior do caule causando um maior crescimento do caule no lado inferior, se comparado ao lado superior. O resultado disso é a curvatura do caule para cima (gravitropismo negativo).

4c) Como a percepção do estímulo gravitacional nas raízes depende das células da columela da coifa (e não das células da endoderme), esperaríamos uma resposta gravitrópica no mutante *scr* idêntica àquela observada nas plantas do tipo selvagem.

5a) No primeiro caso (condição controle), verifica-se uma curvatura do ápice do coleóptilo em direção ao estímulo luminoso unidirecional. Em 1880, Darwin constatou que a remoção do ápice do coleóptilo ou a cobertura desta região da plântula com material opaco, ocasionava uma perda da resposta fototrópica, indicando que essa região seria responsável pela percepção da direção do sinal luminoso. Ao recobrir o ápice do coleóptilo com material transparente ou recobrir a região subapical do coleóptilo com material opaco, observa-se que o coleóptilo se curva em direção ao sinal luminoso unidirecional, reforçando, portanto, que somente a região apical seria responsável pela percepção do sinal fototrópico. Em 1913, Boysen-Jensen seccionou ápices de coleóptilos e os recolocou sobre lâminas de gelatina ou de mica, verificando que apenas no primeiro caso (lâmina de gelatina), houve curvatura do coleóptilo em direção à luz. Concluiu, portanto, que algum estímulo de natureza química hidrossolúvel era produzido no ápice, o qual era transportado para a zona de crescimento durante a resposta fototrópica. Mais tarde, descobriu-se que a curvatura do coleóptilo em direção à luz unidirecional, verificada nos experimentos conduzidos por Darwin e Boysen-Jensen, se deve a um crescimento diferencial como consequência de um maior acúmulo de auxinas na parte sombreada do ápice do coleóptilo.

5b) Genes candidatos que seriam possíveis alvos de mutagenese incluem os genes que codificam para as fototropinas (e. g., *PHOT1* e *PHOT2* em *Arabidopsis*) e genes que codificam para as proteínas PIN (e. g., *PIN1*, *PIN2*, *PIN3*, *PIN4* e *PIN7* em *Arabidopsis*). Caso esse mutante não apresente outras alterações fenotípicas além da ausência de respostas fototrópicas, os genes que codificam para as fototropinas seriam candidatos mais prováveis, uma vez que mutações em genes que codificam proteínas PINs provavelmente causariam outras alterações fenotípicas atreladas ao papel central das auxinas no crescimento e desenvolvimento vegetal.