

EVOLUÇÃO DO SEXO EM PLANTAS

Fotos e ilustrações cedidas pelos autores

Bases moleculares para formação dos órgãos sexuais em plantas

Estrutura das flores angiospermas

As plantas superiores são divididas em dois grandes grupos, principalmente por características de seus órgãos sexuais: nas gimnospermas, os óvulos são nus, enquanto que nas angiospermas, eles estão protegidos pe-

onde se encontram os carpelos, que protegem os óvulos (Figura 1).

Recentemente o desenvolvimento floral tem sido objeto de um grande número de pesquisas e as bases moleculares que determinam a diferenciação de cada órgão floral começam a ser conhecidas. Esses estudos têm sido realizados principalmente com

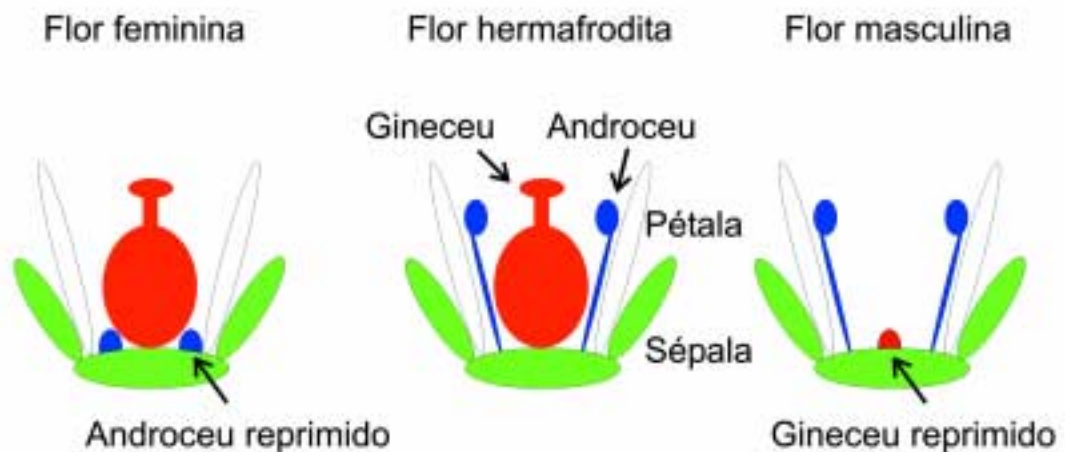


Figura 1: Esquema da estrutura das flores angiospermas. As flores femininas possuem a parte masculina (androceu) reprimida. Ao contrário, as flores masculinas possuem a parte feminina (gineceu) reprimida. Na flor hermafrodita, os órgãos sexuais masculinos e femininos são funcionais

Tamara C. Fonseca, Dra.
Instituto de Zootecnia, Centro de Zootecnia
Diversificada
tfonseca@izsp.br

Marcelo Carnier Dornelas, PhD
Escola Superior de Agricultura "Luiz de
Queiroz", Depto. de Ciências Florestais
mcdornel@esalq.usp.br

los carpelos, no gineceu (Figura 1). As espécies de plantas angiospermas são maioria em número e apresentam uma arquitetura floral bastante característica. Os órgãos florais são arranjados concentricamente em verticilos. O verticilo mais externo é composto de sépalas. A seguir, mais internamente, encontra-se o verticilo das pétalas, envolvendo o verticilo que contém os órgãos sexuais masculinos, os estames. No centro da flor está o quarto verticilo,

duas plantas-modelo: *Arabidopsis thaliana* (uma planta da família da mostarda) e *Antirrhinum majus*, conhecida popularmente como boca-de-leão. Essas duas plantas possuem flores hermafroditas, ou seja, possuem órgãos reprodutivos masculinos e femininos funcionais na mesma flor. No entanto, nem todas as plantas angiospermas possuem flores hermafroditas. Aproximadamente 10% das espécies angiospermas desenvolvem

flores unissexuadas (Lebel-Hardena-ck & Grant, 1997). Esse atributo pode ter evoluído para promover os cruzamentos e, em alguns casos, parece permitir uma melhor alocação dos recursos para otimizar a reprodução.

Bases moleculares da determinação do sexo (o modelo ABC)

Há evidências de que o mecanismo controlador da diferenciação dos órgãos florais obedeça a um modelo que inclui interações moleculares entre fatores de transcrição (Coen & Meyerowitz, 1991; Figura 3). Segundo esse modelo, denominado “modelo ABC”, a presença de fatores do tipo A na região mais externa do meristema floral determina a diferenciação das sépalas. No verticilo adjacente, a interação entre fatores do grupo A com fatores do tipo B, induz a produção de pétalas. No terceiro verticilo, a presença dos fatores B e C determinam a diferenciação de estames. No centro da flor, a presença do fator C, sozinho, confere a formação dos carpelos (Figura 3). Em *Arabidopsis*, já foram identificados mutantes para os genes

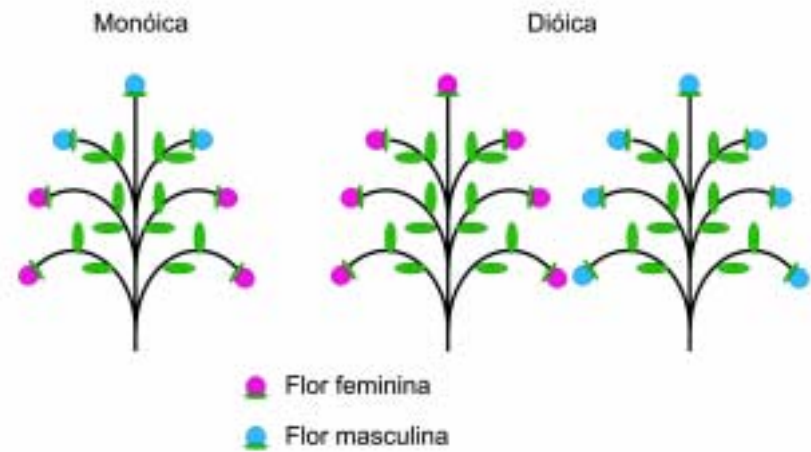


Figura 2: Espécies monóicas possuem tanto flores femininas como flores masculinas numa mesma planta (por exemplo, o milho). Espécies dióicas possuem flores masculinas e femininas em indivíduos diferentes

que codificam cada um desses fatores (veja Dornelas 2000). Assim, como predito pelo modelo, o mutante para o fator C, denominado *agamous*, não apresenta órgãos sexuais (Figura 4), uma vez que, tanto os órgãos masculinos quanto os femininos, necessitam do fator C para a sua diferenciação. Isso indica a importância dos genes deter-

minantes da função C na evolução da reprodução sexuada em plantas.

Já os mutantes para o fator B, como *apetala3* de *Arabidopsis* (Figura 4), apresentam apenas a formação de órgãos sexuais femininos, uma vez que é necessária a combinação das funções B e C para a diferenciação dos estames.

A presença ou a ausência da função B é, portanto, o mecanismo que determina o sexo presente na flor: na ausência da função B, apenas órgãos sexuais femininos são produzidos e, na sua presença, há a produção de ambos os tipos de órgãos sexuais. Isso implica a indução da expressão da função B também no quarto verticilo; onde, normalmente, há apenas a expressão da função C, órgãos sexuais masculinos seriam produzidos em substituição aos órgãos femininos. Dessa forma uma flor díclina masculina seria obtida. Essa hipótese foi comprovada com a obtenção de plantas transgênicas de *Arabidopsis* que expressam genes da função B também no quarto verticilo (Kriizek & Meyerowitz, 1996). Esse seria um indício de que são necessários poucos genes para transformar uma flor monóclina em uma flor díclina.

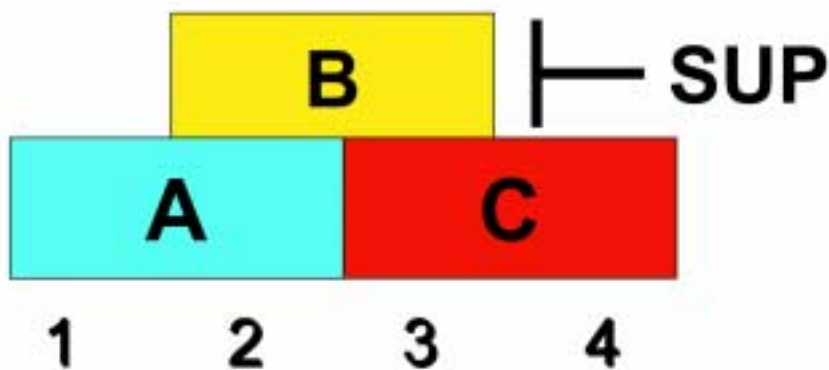


Figura 3: Modelo ABC do controle molecular do desenvolvimento floral e controle da expressão da função B pelo gene SUPERMAN (SUP). A presença do fator A no verticilo 1 determina a presença de sépalas. A combinação dos fatores A e B no segundo verticilo determina a presença de pétalas. A expressão dos fatores B e C no verticilo 3 determina a diferenciação de órgãos sexuais masculinos, os estames. A presença do fator C no quarto verticilo determina a formação do gineceu, a parte feminina da flor. O produto do gene SUP inibe a “invasão” do quarto verticilo pelo fator B, criando um equilíbrio entre a quantidade de células que participarão na diferenciação de órgãos masculinos ou femininos

Evolução dos genes MADS e evolução do sexo em plantas

Praticamente todos os fatores de transcrição do modelo ABC pertencem a uma única família multigênica, deno-



Figura 4. Mutantes florais de *Arabidopsis* quanto à determinação do sexo. **A:** A flor do tipo selvagem é hermafrodita. **B:** Mutante *agamous*. Há apenas a formação de sépalos e pétalas. **C:** Mutante *apetala3*. Essa flor é funcionalmente feminina. **D:** Mutante *superman*. Essa flor é funcionalmente masculina

minada MADS. É, portanto, evidente que a evolução das seqüências dos genes codificadores dos fatores de transcrição do tipo MADS deve estar intimamente relacionada com a evolução do mecanismo molecular da determinação do sexo em plantas.

Genes MADS já foram clonados de vários organismos eucariotos (Theissen et al., 2000). Essa é uma evidência de que o último ancestral comum entre os eucariotos já possuía pelo menos um gene MADS. No entanto, enquanto nas plantas os genes MADS foram recrutados para o controle da diferenciação celular, nos outros organismos eles possuem funções diferentes (Theissen et al., 2000).

Em briófitas, homólogos dos genes MADS são responsáveis pela especificação das células gametofíticas (Hasebe et al., 1998). Assim, mesmo em vegetais inferiores, os genes MADS já possuem uma função relacionada com o controle da reprodução. Estima-se que as funções B e

C tenham surgido antes da divergência entre gimno- e angiospermas, uma vez que homólogos funcionais de *AGAMOUS* (função C) e de *APETALA3* (função B) já foram clonados em *Pinus* (Mouradov et al., 1999). A expressão dos homólogos de *AGAMOUS* em gimnospermas indica que eles estão relacionados com a diferenciação tanto dos cones masculinos quanto dos cones femininos. Já a expressão dos homólogos de *APETALA3* é exclusiva dos cones masculinos, indicando que o controle da expressão do sexo pela função B é conservada evolutivamente em gimno- e angiospermas (Mouradov et al., 1999).

A função A não está relacionada com a determinação do sexo (Theissen et al., 2000). Os genes MADS que realizam essa função ainda não foram identificados em gimnospermas e, provavelmente, surgiram apenas recentemente, durante a divergência das angiospermas.

Papel do gene SUPERMAN na expressão do sexo

Como mencionado anteriormente, a extensão espacial da expressão da função B durante o desenvolvimento inicial do meristema floral determinará o número de células recrutadas para a formação dos órgãos sexuais masculinos. O responsável pela contenção da expressão dos genes da função B em *Arabidopsis* é o fator de transcrição SUPERMAN (SUP; Sakai et al., 1995). O produto do gene *SUP* inibe a expressão de *PISTILLATA* e *APETALA3* (Função B) no quarto verticilo. Dessa forma, mutantes *superman* apresentam uma expressão anormal dos genes da Função B na região central do meristema floral. Como consequência, a flor de um mutante *superman* produz um gineceu rudimentar, pois parte do verticilo dos carpelos é convertida em estames e é, assim, uma flor essencialmente masculina (Figura 4). Isso implicaria que a expressão diferenciada do gene *SUP* poderia controlar a extensão da expressão do sexo masculino. Uma diminuição da concentração de transcritos *SUP* acarreta uma maior produção de órgãos masculinos em detrimento do número de órgãos femininos. Dessa maneira, pode-se ter flores monóclinas, díclinas masculinas ou femininas, apenas pelo controle da expressão do gene *SUP*.

Há indicações de que o mecanismo de modulação molecular da expressão dos genes da função B pelo gene *SUP* seja conservada evolutivamente, uma vez que homólogos funcionais de *SUP* já foram clonados em outras plantas (Kobayashi et al., 1998).

Aplicações biotecnológicas do controle do sexo em plantas

Atualmente, com o crescimento do número de espécies vegetais que estão sendo alvo de seqüenciamento, a manipulação da expressão de genes pela tecnologia dos transgênicos abre um enorme leque de possibilidades do controle da expressão do sexo em plantas. Há um grande interesse em se obter plantas macho-estéreis em um grande número de espécies, onde programas de melhoramento envolvem a

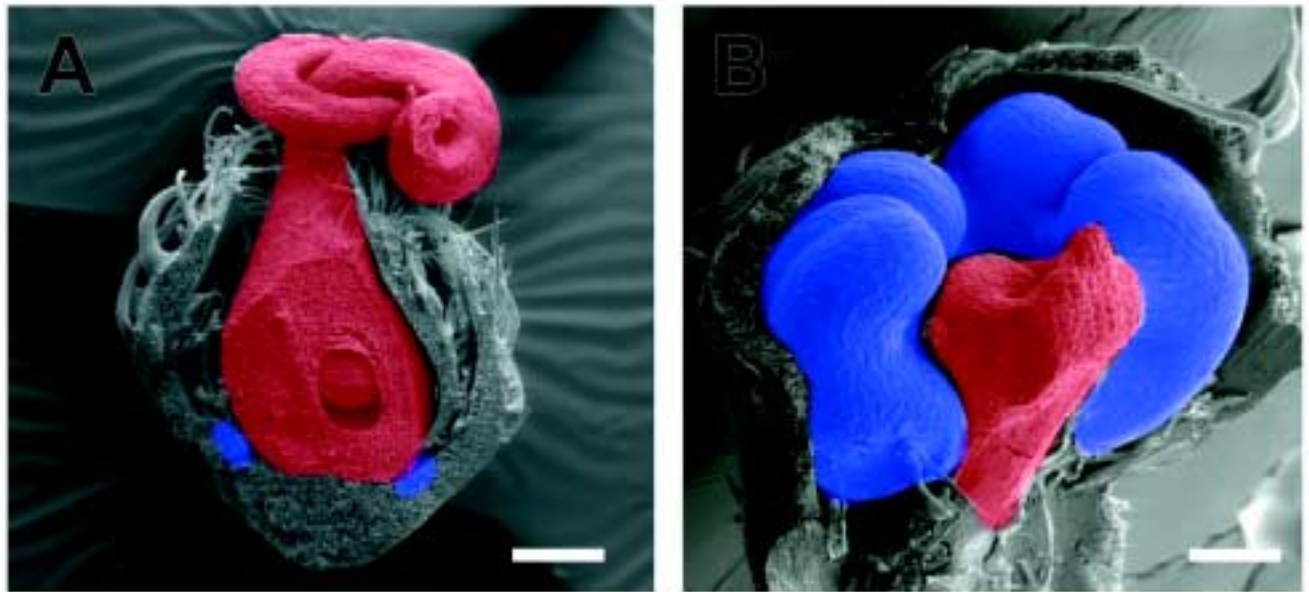


Figura 5: Flores de amoreira (*Morus* sp.) vistas em microscopia eletrônica de varredura. As partes masculina (vermelho) e masculina (azul) de cada flor foram coloridas por computador. **A:** Flor feminina: os órgãos masculinos são reprimidos e não se desenvolvem. **B:** Flor masculina: os órgãos femininos são abortados durante as fases iniciais de seu desenvolvimento. Barras: **A:** 300µm; **B:** 200µm

obtenção de híbridos. Em plantas monóicas com flores díclinas, há, na maior parte dos casos, um interesse no aumento da proporção de flores femininas em relação ao número de flores masculinas, para a maior produção de frutos e/ou grãos. Flores ornamentais para corte possuem um tempo de vaso mais prolongado se seus órgãos sexuais forem removidos manualmente (Shibuya et al., 2000). Assim, flores que naturalmente produzam apenas sépalas e pétalas teriam um interesse comercial maior. Há casos em que a substituição dos verticilos contendo estames e carpelos por verticilos contendo pétalas supernumerárias é uma vantagem estética. Nesse caso, essas plantas deveriam ser forçosamente reproduzidas vegetativamente.

Há casos ainda de plantas que são exclusivamente dióicas e onde a obtenção de autofecundação é impossível, como a amoreira (Figura 5). Nesse caso, a manipulação da expressão de homólogos de *SUPE*/ou dos genes da função B permitiriam a obtenção de plantas monóicas para fins de melhoramento, permitindo a introgressão de genes de interesse. Pesquisas nesse sentido estão sendo realizadas atualmente em nossos laboratórios.

Referências:

- Bawa, KS (1980) Evolution of dioecy in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Sys* 11:15-39.
- Coen, ES and Meyerowitz, EM (1991) The war of whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353:31-37
- Dornelas, MC (2000) Construindo flores, o controle molecular da arquitetura floral. *Biotecnologia* 12: 44-46
- Hasebe, M; Wen, CK; Kato, M; Banks JA. (1998) Characterization of MADS homeotic genes in the fern *Ceratopteris richardii*. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 95:6222-6227.
- Krizek, BA; Meyerowitz, EM (1996) The *Arabidopsis* homeotic genes APETALA3 and PISTILLATA are sufficient to provide the B class organ identity function. *Development* 22:11-22.
- Kobayashi, A; Sakamoto, A; Kubo, K; Rybka, Z; Kanno, Y; Takatsuji, H (1998) Seven zinc-finger transcription factors are expressed sequentially during the development of anthers in petunia. *Plant J.* 13:571-576.
- Label-Hardenack, S.; Grant, S.R. (1997) Genetics of sex determination in flowering plants. *Trends in Plant Sciences* 2:130-136.
- Mena, M et al. (1996) Diversification of C-function activity in maize flower development. *Science* 274:1537-1540.
- Mouradov, A., Hamdorf, B., Teasdale, R.D., Kim, J.T., Winter, K.U., Teissen, G (1999) A DEF-GLO-like MADS-box gene from a gymnosperm *Pinus radiata* contains an ortholog of angiosperm B class floral homeotic genes. *Dev. Genet.* 25:245-252.
- Sakai, H; Medrano, LJ and Meyerowitz, EM (1995) Role of *SUPERMAN* in maintaining *Arabidopsis* floral whorl boundaries. *Nature* 378:199-203.
- Sherry, RA; Eckard, KJ and Lord, EM (1993) Flower development in dioecious *Spinacia oleraceae* (Chenopodiaceae). *Am. J. Bot.* 80:283-291.
- Shibuya K, Yoshioka T, Hashiba T, Satoh S. (2000) Role of the gynoeceum in natural senescence of carnation (*Dianthus caryophyllus* L.) flowers. *J Exp Bot.* 51:2067-2073.
- Thomson, JD and Barret, SC (1981) selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants *Am. Nat.* 118:443-449. ♣