

O gene *qSH1* e a domesticação do arroz



**Rhewter Nunes^{1,2}, Stela Barros Ribeiro^{1,2}, Ivone de Bem Oliveira^{1,2},
Isabela Pavanelli de Souza^{1,2}, Mariana Pires de Campos Telles^{2,3},
Alexandre Siqueira Guedes Coelho^{1,2}**

¹ Laboratório de Genética e Genômica de Plantas, Escola de Agronomia,
Universidade Federal de Goiás (UFG), Goiânia, GO, Brasil

² Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, Escola de Agronomia,
Universidade Federal de Goiás (UFG), Goiânia, GO, Brasil

³ Escola de Ciências Agrárias e Biológicas, Pontifícia Universidade Católica de Goiás (PUC-GO)
e Laboratório de Genética & Biodiversidade, Instituto de Ciências Biológicas,
Universidade Federal de Goiás (UFG), Goiânia, GO, Brasil

Autor para correspondência: tellesmpc@gmail.com

Palavras-chave: alelos, controle genético, diversidade genética, genótipo, SNP

Diversos fatores genéticos estão envolvidos na variação e, conseqüentemente, estão relacionados com o processo de domesticação que deu origem a muitas plantas utilizadas atualmente na agricultura. Essas variações podem estar associadas a genes específicos envolvidos no processo de domesticação. Neste artigo apresentamos o gene *qSH1* (*seed shattering*), que está envolvido no controle genético do degrane das sementes do arroz possibilitando discutir como uma pequena variação pode estar relacionada com o processo de domesticação de uma espécie vegetal e, além disso, também discorrer sobre a estrutura e o papel desse gene no arroz e importância do mesmo para as populações humanas.

COMO SURTIU A RELAÇÃO ENTRE HOMENS E PLANTAS?

Um dos eventos mais importantes que levou o homem pré-histórico a conseguir se estabelecer, dando origem a uma sociedade complexa, envolvendo grande número de pessoas, foi a mudança em seu hábito de adquirir recursos para a sobrevivência. Há mais de 10 mil anos, as populações humanas dependiam de recursos provenientes da caça de animais selvagens e da coleta de frutos, raízes e folhas das plantas que ocupavam os ambientes em que as populações se encontravam. Por possuírem esse hábito, foram considerados caçadores-coletores e, provavelmente, apresentavam comportamento nômade para encontrar uma nova área com recursos a cada vez que os recursos da área ocupada naquele momento se exauriam.

Vivendo dessa forma, o tamanho das populações humanas era limitado pela restrição de recursos existentes nas regiões onde elas se encontravam. Nessas condições, a seleção de alimentos melhores devia ser inexistente, uma vez que todos os recursos encontrados eram necessários para a alimentação do grupo. Em determinado momento da evolução humana, tornou-se possível observar e compreender a forma pela qual as plantas originavam-se e qual era a relação entre a semente e a existência de novas fontes de alimento. Naquela época, a espécie humana passou a aplicar o conhecimento dessas observações da natureza para plantar o que poderia ser utilizado para sua própria alimentação, surgindo os primórdios da agricultura.

A agricultura permitiu que as populações humanas não mais necessitassem migrar para adquirir novos alimentos e pudessem se estabelecer em regiões mais propícias ao cultivo. Em decorrência desse processo, a espécie humana passou a ter uma relação mais direta com as plantas, num processo de **coevolução**. Na origem da agricultura, a religiosidade provavelmente deve ter tido um papel importante, pois o homem primitivo acreditava que ao “doar” parte dos alimentos para a terra, alguma divindade iria recompensá-lo com mais suprimentos.

Em decorrência, também aconteceria um reflexo na qualidade dos alimentos cedidos, uma vez que, quanto melhor fosse a “doação” (sementes plantadas), melhor seria a “recompensa” (colheita). Naquele momento, o homem iniciou um processo de **seleção artificial** para características que acreditava serem melhores, que eram desejáveis, modificando de forma profunda e definitiva o genoma das plantas sob cultivo ao longo das gerações.

DOMESTICAÇÃO: UM PROCESSO DE COEVOLUÇÃO

Ainda que, provavelmente, o processo de escolha das melhores características das plantas, provavelmente, tenha surgido por motivos religiosos, indiretamente, acabou se tornando um fator seletivo determinante. Desde então, a espécie humana vem selecionando plantas que se enquadram melhor em um **ideótipo**. As características selecionadas muitas vezes foram diferentes daquelas mais vantajosas à sobrevivência e propagação das plantas em condições naturais. Nesse sentido, a seleção artificial muitas vezes foi realizada em antagonismo à ação da **seleção natural**, fazendo com que, ao se aproximar do ideótipo estabelecido pela espécie humana, o genoma das plantas cultivadas se distanciasse de seus **parentais selvagens**. A esse processo de modificação genética do genoma de uma espécie, por seleção natural, dá-se o nome de domesticação.

No que se refere às plantas, desde que o homem passou a cultivá-las e, conseqüentemente, selecioná-las deu-se início ao processo de domesticação. A domesticação é um fenômeno que deve ser interpretado como um processo de coevolução, nesse caso, entre a espécie humana e as plantas cultivadas. A espécie humana selecionou e utilizou as plantas para seu proveito, desse modo elas foram beneficiadas com a disponibilidade regular de água e nutrientes, o controle de pragas e doenças, a eliminação de plantas invasoras e com o auxílio na propagação. A domesticação resulta de um processo cooperativo em que seu ápice se dá na total dependência de uma das espécies envolvidas em relação à outra.

Seleção artificial: processo de seleção conduzido pelo ser humano. Geralmente são realizados cruzamentos controlados que produzem populações segregantes nas quais são selecionados indivíduos ou famílias com características desejáveis.

Ideótipo: forma ideal de planta para determinado ambiente e objetivo de cultivo.

Seleção natural: processo em que pela maior viabilidade e fecundidade de determinados indivíduos, em decorrência da sua maior adaptação a determinada condição ecológica, a frequência de descendentes destes indivíduos é aumentada ao longo das gerações.

Parental selvagem: unidade taxonômica que possui uma relação de parentesco com outra que passou pelo processo de domesticação ou que tem sido utilizada para o cultivo.

Coevolução: evolução simultânea e interdependente, entre duas ou mais espécies, decorrente das interações ecológicas que ocorrem entre elas, fazendo com que a evolução de uma das espécies envolvidas esteja parcialmente dependente da evolução que ocorre na outra espécie.

A DOMESTICAÇÃO REQUER VARIÇÃO GENÉTICA

O processo de selecionar materiais que melhor se enquadram em um ideótipo somente foi (e é) possível graças à variação genética que existe naturalmente nesses organismos.

Essa variação, em conjunto com a variação ambiental (e o efeito conjunto de ambas), é responsável por gerar a diversidade morfológica que pode ser observada em qualquer ser vivo. No que se refere ao processo de domesticação de plantas, a existência de variação permitiu que a espécie humana optasse por utilizar aquelas que mais se aproximassem do ideótipo estabelecido. A espécie humana teve um papel expressivo na evolução de determinadas espécies, por ser naturalmente curioso e ficar atento a características distintas das diferentes espécies de plantas. Modificações morfológicas aberrantes que surgiram ocasionalmente nas plantas, que muitas vezes seriam pouco vantajosas em condições naturais, chamaram a atenção e foram propagadas sob condições de cultivo.

Hábito de crescimento:

caráter morfoagronômico, determinado pelo crescimento do ramo principal e pelo florescimento da planta.

A utilização da variação morfológica na busca por um ideótipo a ser cultivado envolveu o acúmulo de características agronomicamente favoráveis denominadas de traços de domesticação que, em conjunto, são denominadas de síndromes de domesticação. Essas síndromes podem variar de espécie para espécie, mas geralmente incluem certos fenótipos como, por exemplo, a perda de dormência, o aumento no tamanho das sementes, o aumento do tamanho dos frutos e o **hábito de crescimento** determinado. Uma espécie interessante para se compreender as síndromes de domesticação é o girassol (*Helianthus annuus*). O parental selvagem do girassol era arbustivo e possuía múltiplas flores pequenas espalhadas por toda a planta. O processo de domesticação fez com que o girassol cultivado viesse a ter um porte mais ereto e uma única flor grande e no ápice do corpo da planta. As mudanças ocorridas na morfologia do girassol apresentam uma forte relação com o ideótipo de uma planta cultivada pelo homem.



COMO SE DÁ A VARIAÇÃO EM NÍVEL DE DNA?

A variação morfológica dos organismos está associada à variação na sequência do DNA. Essa variação pode ocorrer em um ou poucos nucleotídeos ou chegar a alterar a estrutura e o número de cromossomos nas diferentes espécies. Essas variações são chamadas pelos geneticistas de polimorfismos e têm origem em mutações que ocorrem com o processo de divisão celular. Quando estão relacionadas a um evento de

alteração morfológica de uma determinada espécie, elas são denominadas de polimorfismos causais.

Em relação ao nucleotídeo, esses polimorfismos podem ser consequência da substituição de um único nucleotídeo por outro – SNP (do inglês: *Single Nucleotide Polymorphism*), ou ainda, pela perda ou ganho de alguns nucleotídeos – InDel (do inglês: *Insertion or Deletion*). Uma representação gráfica da ocorrência de um SNP e de um InDel pode ser observada na Figura 1.

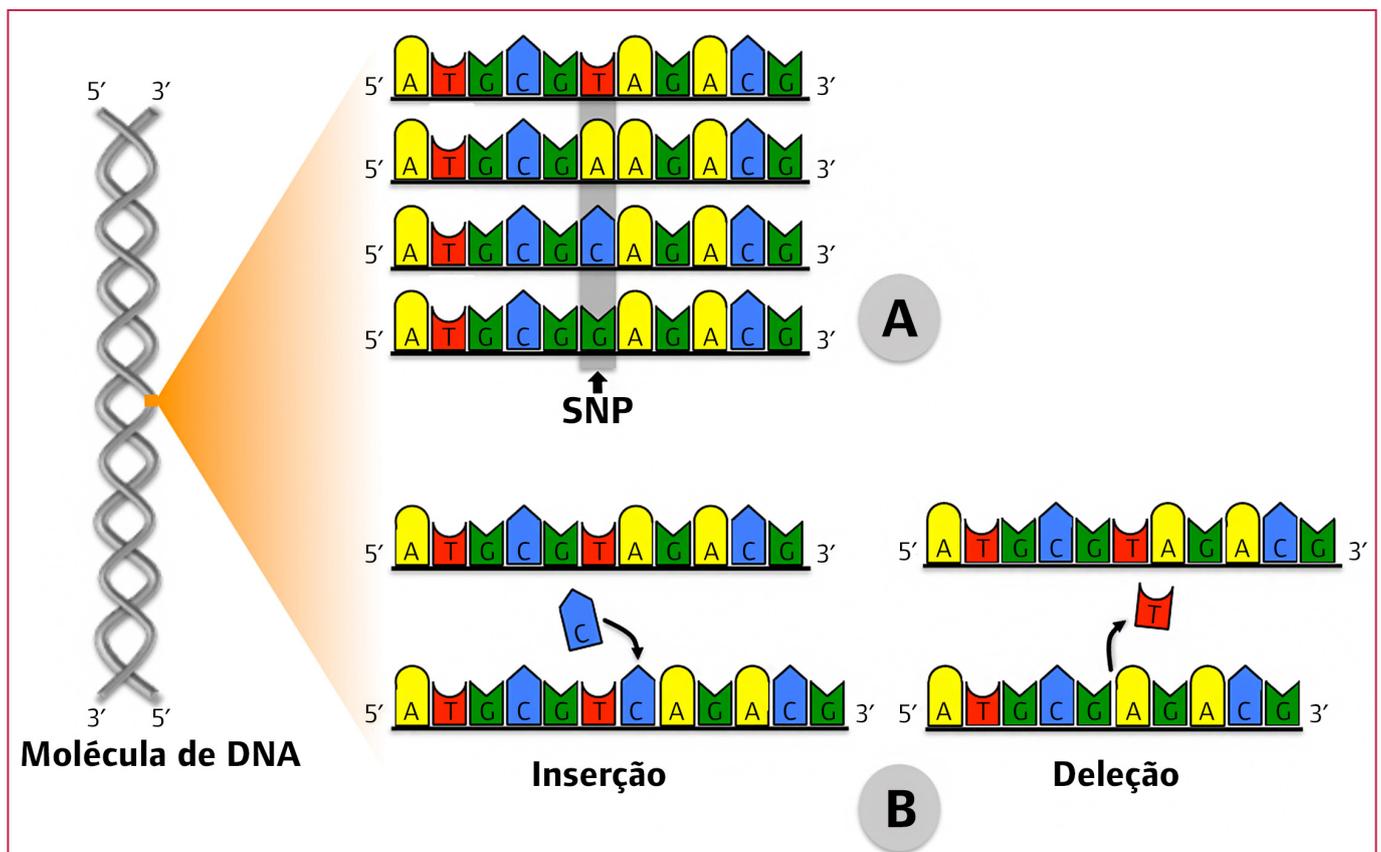


Figura 1. Representação das mutações que podem ocorrer na molécula de DNA relacionadas a um ou poucos nucleotídeos: A) SNP – substituição de uma base nitrogenada por outra (Timina, Adenina, Citosina ou Guanina, em fundo cinza) e B) InDel – representado pela inserção de uma base C (esquerda) ou pela deleção de uma base T (direita).

O GENE *qSH1* DE ARROZ (*Oryza sativa*)

Dentre as plantas cultivadas, os cereais se destacam quanto ao seu consumo pela espécie humana desde as populações mais primitivas. Dentre as plantas pertencentes a

esse grupo (e que são consumidas mundialmente) pode-se citar a aveia, o trigo, o milho, a cevada e o arroz. Estes cereais foram domesticados a partir de espécies de gramíneas silvestres. Provavelmente, um dos passos iniciais na domesticação dessas espécies foi a redução do desprendimento dos grãos quan-



Degrane: queda natural dos grãos de uma planta que ocorre quando se alcança a maturação.

Lócus: local específico no cromossomo onde determinado gene ou alelo é encontrado.

QTLs: Lócus que participam do controle genético de caracteres quantitativos. Identificados pela associação do polimorfismo de marcadores genéticos à variação observada na expressão fenotípica do caractere quantitativo. Corresponde à região do DNA cujo polimorfismo está relacionado à variação de um fenótipo.

Varietades: em agronomia, refere-se às populações, geralmente melhoradas, que diferem entre si em caracteres de importância agrônômica.

do maduros (**degrane**). A liberação dos grãos maduros gera uma queda na eficiência do processo de colheita e, conseqüentemente, é uma característica não desejada para uma planta cultivada.

Muito provavelmente, o início da seleção para a redução do degrane ocorreu de forma inconsciente, pois os grãos que caíam com o amadurecimento não eram colhidos e, conseqüentemente, não eram utilizados para o plantio. Essa seleção “inconsciente” provocou um aumento da frequência de alelos associados à permanência do grão maduro na planta, ou seja, alelos desfavoráveis ao degrane, em populações de cereais que eram cultivadas pelo homem. A redução do degrane em cereais é um bom exemplo do efeito do processo de domesticação, pois exemplifica as alterações genéticas geradas pelo homem nessas plantas em decorrência da seleção artificial, deixando sinais ou síndromes de domesticação das espécies cultivadas.

Em se tratando do arroz cultivado (*Oryza sativa*), a perda do degrane foi um dos eventos mais importantes que ocorreram durante o processo de domesticação da espécie. Um estudo publicado na revista científica Science

em 2006 por Konishi e colaboradores, detectou que cinco regiões no genoma de arroz eram responsáveis por controlar o caráter de degrane da espécie. Essas regiões encontradas no genoma de arroz são chamadas **lócus** de caracteres quantitativos (**QTLs** – do inglês: *Quantitative Trait Loci*). Eles são assim chamados, pois cada uma dessas regiões (lócus) possui uma parcela de contribuição na variação fenotípica do caráter degrane em arroz. Esses QTLs foram identificados em uma população de plantas de arroz derivada do cruzamento entre duas **variedades** de arroz, denominadas *Kasalath* e *Nipponbare*. A variedade *Kasalath* pertence à subespécie de arroz *Oryza sativa* subsp. *indica* e costuma apresentar degrane relativamente forte. Contrariamente, a variedade *Nipponbare*, que pertence à subespécie *Oryza sativa* subsp. *japonica*, normalmente não apresenta essa característica.

Todos os cinco QTLs identificados na população resultante da mistura de *Nipponbare* e *Kasalath* demonstraram contribuir para a redução do degrane em arroz. Eles foram identificados em cinco diferentes cromossomos da população em estudo. Em três QTLs, lo-

calizados nos cromossomos 1, 2 e 5, os alelos de redução de degrane são oriundos da variedade *Nipponbare*. Para os outros dois, localizados nos cromossomos 11 e 12, os alelos de redução de degrane foram identificados na variedade *Kasalath*. Esse resultado, inicialmente, sugeriu que a redução do degrane pode ter ocorrido de forma independente nas subespécies de *O. sativa* subsp. *indica* e *O. sativa* subsp. *japonica*, já que ambas possuem QTLs relacionados com esse caráter.

Pedicelo: estrutura da planta responsável pela sustentação de um determinado órgão e condução de seiva para ele.

Um dos QTLs identificados, denominado de gene *qSH1* (*seed shattering*) está localizado no cromossomo 1 e explicou sozinho 68,6% da variação fenotípica total observada para degrane, na população de arroz avaliada. Assim, ele é o principal QTL envolvido no controle do caráter de degrane em arroz. Além disso, foi observado que indivíduos da variedade *Nipponbare* que tinham o *qSH1* proveniente da variedade *Kasalath* apresentavam a formação de uma **zona de abscisão completa** entre o **pedicelo** e a espiguetas na base da semente de arroz, ou seja, apresentavam um fenótipo de perda de sementes (degrane).

ORFs: do inglês *Open Reading Frames*, correspondem às sequências de DNA contidas entre os códons de iniciação e terminação que são lidas pelo maquinário genético para a produção do mRNA.

Foi realizado um mapeamento genético da região que inclui o gene *qSH1* e nela foi observada um SNP em uma região de 612 pb entre dois dos **marcadores moleculares** (*qSH1-F* e *qSH1-H*), utilizados na identificação de QTLs. Uma predição de genes feita para o local do gene *qSH1* nos genomas das variedades *Nipponbare* e *Kasalath* mostrou não haver distinção entre as **ORFs** na região onde ocorre esse SNP. Entretanto, a uma distância de 12kb desse SNP foi encontrada uma ORF de um gene de arroz **ortólogo** ao gene *REPLUMLESS* (*RPL*) de *Arabidopsis*. O gene *RPL* codifica uma proteína chamada *BELL1-type* e está envolvido na deiscência dos frutos de *Arabidopsis*.

Espiguetas: unidade básica da inflorescência de uma gramínea (planta que pertence à família Poaceae).

Acredita-se que, assim como o gene *RPL* em *Arabidopsis*, o gene *qSH1* pode ter relação com o desenvolvimento das **espiguetas** e com a formação da camada de abscisão, de modo que a ocorrência de mutações nas ORFs pode ter provocado anomalias durante o desenvolvimento do arroz cultivado. A proteína *BELL1-type* de *Arabidopsis* é um fator de transcrição putativo, ou seja, existem evidências de que essa proteína atue no controle da expressão gênica. As análises realizadas neste estudo mostram que o SNP encontrado pode ter causado a perda da expressão do **mRNA** no gene *qSH1*. Além disso, acredita-se que este SNP poderia ter sobrevivido ao processo de domesticação do arroz.

O GENE *qSH1* DE ARROZ: CARACTERIZAÇÃO

O gene *qSH1* encontra-se no cromossomo 1 de arroz, apresentando o comprimento de 3893 bases. Este gene possui quatro éxons e três íntrons. Todos os éxons juntos possuem um comprimento total de 1839 bases, sendo o último deles o maior, com 807 bases (Figura 2).

Zona de abscisão: região especializada na planta, em que mudanças químicas e físicas facilitam a ruptura e liberação de determinadas estruturas (como ocorre, por exemplo, na queda de folhas, i.e. na abscisão foliar).

Marcadores moleculares:

todo e qualquer fenótipo molecular oriundo de um gene expresso, como no caso de isoenzimas, ou de um segmento específico de DNA (correspondente a regiões expressas ou não do genoma).

Regiões ortólogas:

Regiões genômicas que compartilham um ancestral comum e são derivadas de um evento de especiação. A função das mesmas é geralmente preservada durante a evolução.

mRNA: molécula de RNA responsável pelo transporte da informação genética do núcleo para os ribossomos, na realização da síntese de proteínas.

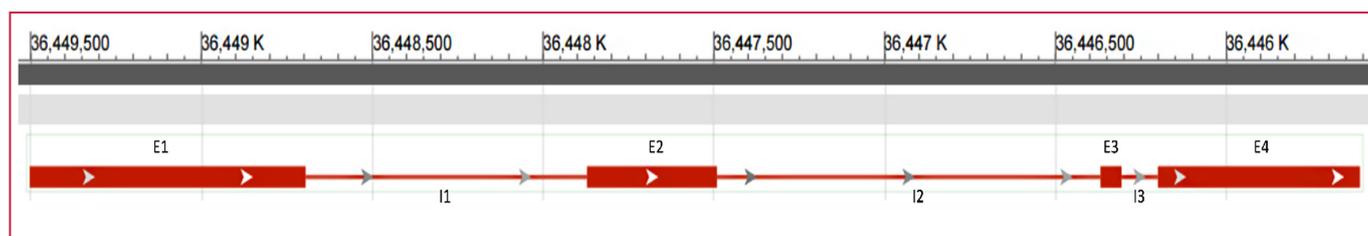


Figura 2.

Representação gráfica do gene *qSH1* em arroz (*Oryza sativa*). A faixa cinza escura representa o cromossomo 1 desta espécie e possibilita a visualização da região em que o gene *qSH1* (em vermelho) se localiza. Os retângulos vermelhos representam os quatro exões deste gene (E1, E2, E3 e E4) e as linhas entre eles representam os íntrons (I1, I2 e I3) (Fonte: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/?term=qSH1>).

Um SNP localizado na região 5' do gene, a 12Kb da região de código, está relacionado ao fenótipo de degrane. Indivíduos que apresentam a variante **T** (Timina) exibem um

fenótipo de degrane das sementes no arroz enquanto que os que possuem a variante **G** (Guanina) apresentam um fenótipo de não-degrane (Figura 3).

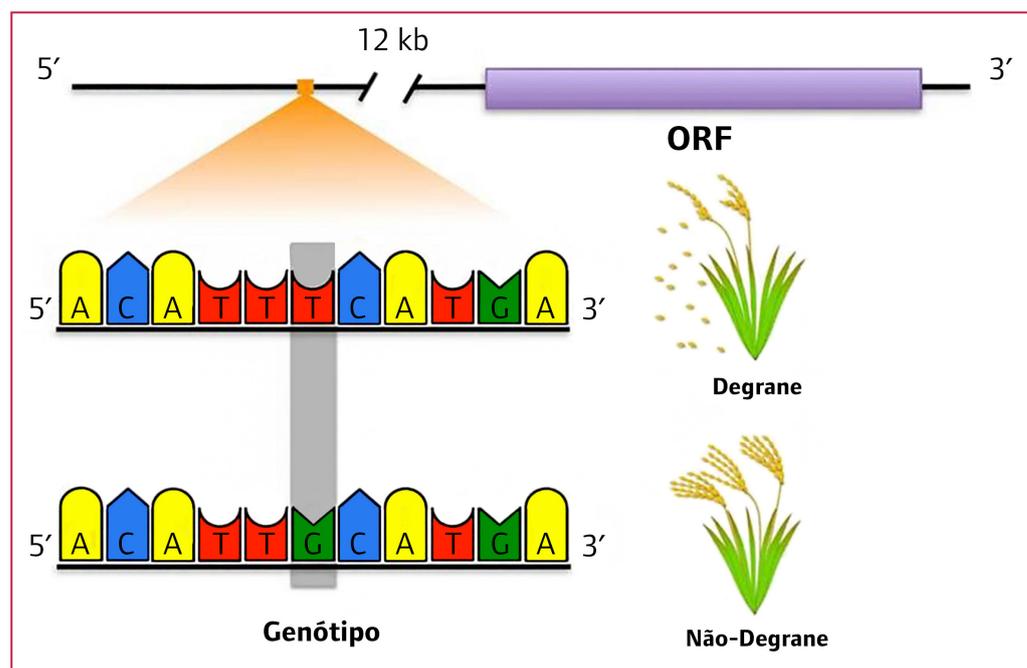


Figura 3.

Representação do SNP no genoma do arroz em que o alelo T está relacionado ao degrane e o alelo G ao não-degrane das sementes. Este SNP ocorre a 12 Kb de distância do ponto de início da transcrição do gene alvo (ORF).

Para verificar como o SNP permaneceu na região do gene *qSH1* durante a domesticação, foram analisadas outras diversas plantas de arroz. Os resultados revelaram que o SNP estava altamente associado ao grau de degrane entre cultivares de *O. sativa* subsp. *japonica*, sugerindo que este grupo havia sido alvo de seleção artificial para o hábito de não-degrane durante a domesticação do arroz. Com relação às cultivares de *O. sativa* subsp. *indica* testadas, estas apresentaram uma alta taxa de degrane, e continham a versão funcional do gene em seus genomas.

Por meio da análise da região do genoma onde se encontra o gene *qSH1*, o SNP identificado pode ser atribuído a uma mutação que ocorreu em populações domesticadas, e não em populações silvestres, da subespécie *O. sativa* subsp. *japonica*. No processo hipo-

tético de evolução do gene *qSH1*, a distribuição do SNP revelou um forte sinal de seleção artificial durante a domesticação do arroz, uma vez que o alelo do SNP está associado à expressão do gene *qSH1*.

PARA SABER MAIS

BARBIERI, R. L. *Origem e Evolução de Plantas Cultivadas*. Embrapa Informação Tecnológica; Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2008.

HARLAN, J. R. *Crops and Man*. Madison, Wisconsin, American Society of Agronomy, 1975.

KONISHI, S.; IZAWA, T.; LIN, S. Y.; EBANA, K.; FUKUTA, Y.; SASAKI, T.; YANO, M. An SNP Caused Loss of Seed Shattering During Rice Domestication. *Science*, v. 312, n. 5778, p. 1392-1396, 2006.