



METABOLISMO RELACIONADO COM A FISIOLOGIA DOS ESTÔMATOS

Fernanda Ventorim Pacheco¹, Luiz Eduardo Santos Lazzarini², Ivan Caldeira Alvarenga¹

¹ Pós-doutorandos no programa de Plantas Medicinais, Aromáticas e condimentares da Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, MG

² Professor Substituto, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Escola Agrícola de Jundiaí, Rodovia RN 160, Km 03 s/n Distrito de, Macaíba - RN, 59280-000.

Email: luizlazzarini@outlook.com

Recebido em: 15/05/2021 – Aprovado em: 15/06/2021 – Publicado em: 30/06/2021
DOI: 10.18677/EnciBio_2021B14

RESUMO

Os estômatos são estruturas epidérmicas que desempenham papel fundamental nas plantas e estão relacionados com as trocas gasosas. Os movimentos estomáticos regulam a entrada de CO₂ atmosférico para a fotossíntese e a saída de água via transpiração, sendo importantes na regulação da eficiência do uso da água (razão entre a assimilação de CO₂ e a perda de água via transpiração). Desta forma, é responsável pela eficiência do processo fotossintético e conseqüentemente da produção vegetal. O mecanismo de funcionamento dos estômatos foi sendo elucidado com o avanço das pesquisas, principalmente relacionados aos fatores que controlam os movimentos estomáticos. Entre os fatores externos que controlam os movimentos estomáticos são citados o déficit hídrico, mediado pelo ácido abscísico, elicitores, intensidades e espectros de luz entre outros. Além disso, a anatomia dos estômatos permite uma rápida resposta ao estímulo, de modo a manter os processos fisiológicos ajustados a novas condições. Hormônios, sinalizadores químicos, pigmentos, carboidratos, enzimas, peptídeos são responsáveis pela regulação dos estômatos no interior das plantas. O entendimento do funcionamento do mecanismo de regulação estomática, tanto do ponto de vista externo como metabólico e fisiológico, permite que sejam promovidas condições adequadas de crescimento e desenvolvimento vegetal. Também auxilia no desenvolvimento de variedades geneticamente modificadas. Assim, a presente revisão teve por objetivo levantar informações sobre o controle da abertura e fechamento estomático, de modo a dar um panorama geral e um aprofundamento sobre o tema.

PALAVRAS CHAVE: Células-guardas, elicitores, luz e estresse hídrico.

METABOLISM RELATED TO STOMATIC PHYSIOLOGY

ABSTRACT

Stomata are epidermal structures that play a fundamental role in plants and are related to gas exchange. Stomatal movements regulate the entry of atmospheric CO₂ for photosynthesis and the exit of water via transpiration, being important in regulating the efficiency of water use (ratio between the assimilation of CO₂ and the loss of water via transpiration). In this way, it is responsible for the efficiency of the photosynthetic process and, consequently, of plant production. The functioning mechanism of the stomata has been elucidated with the advance of research, mainly related to the factors that control stomatal movements. Among the external factors that control stomatal movements are the water deficit, mediated by abscisic acid, elicitors, intensities and light spectral, among others. In addition, the stomata anatomy allows a quick response to the stimulus, in order to keep the physiological processes adjusted to the new conditions. Hormones, chemical signals, pigments, carbohydrates, enzymes, peptides are responsible for the regulation of stomata inside plants. Understanding the functioning of the stomatal regulation mechanism, both from an external, metabolic and physiological point of view, allows adequate conditions for plant growth and development to be promoted. It also assists in the development of genetically modified varieties. Thus, the present review aimed to gather information about the control of stomatal opening and closing, in order to give a general overview and an in-depth look at the topic.

KEYWORDS: Guard Cells, elicitors, light, water stress.

INTRODUÇÃO

Os estômatos são estruturas epidérmicas especializadas que regulam as trocas gasosas entre a planta e o meio ambiente (MARCED; RENZAGLIA, 2017). Eles são compostos por duas células principais que delimitam uma fenda (a fenda estomática) na região central, por meio da qual ocorre a comunicação do interior do órgão com o ambiente externo (PAUTOV *et al.*, 2021). Os estômatos são bastante sensíveis às variações climáticas, podendo alterar a sua morfologia. A estrutura estomática possui comportamento dinâmico podendo levar ao aumento ou diminuição na resistência a passagem de gases por meio do controle do potencial hídrico das células-guardas (BARBOSA *et al.*, 2019).

O termo estômato vem da palavra de origem grega *estorna*, que significa boca, e por isso deveria ser usado para designar apenas a abertura ou fenda estomática. Entretanto, é empregado para definir o conjunto das células-guardas (oclusivas, estomáticas) e a fenda (ostíolo). Podem também ser chamadas de complexo estomático ou aparelho estomático (APPEZZATO-DA-GLÓRIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2006; HE ; LIANG 2018)

Por ser a estrutura de trocas gasosas e transpiração, os estômatos estão diretamente relacionados à produtividade das plantas, pois são os locais de trocas gasosas para a respiração e a fotossíntese, além de serem também os locais onde ocorre a difusão de vapores d'água na transpiração (BARBOSA *et al.*, 2019). Assim, conhecer a fisiologia é de extrema importância para o manejo das plantas cultivadas e

para o entendimento das diferentes espécies vegetais em seus ecossistemas (KIMURA *et al.*, 2020).

ESTRUTURA ESTOMÁTICA

O estômato pode desenvolver-se entre as células comuns da epiderme ou entre as células subsidiárias, cujo número e disposição são variáveis. As células subsidiárias são apenas aquelas que circundam o estômato e que são claramente diferentes das demais células epidérmicas. As células subsidiárias podem estar ou não relacionadas ontogeneticamente com as células estomáticas (APPEZZATO-DA-GLÓRIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2006). As células estomáticas são normalmente reniformes, com exceção das Poaceae (Gramineae), que apresentam forma de halteres. São as únicas células epidérmicas que sempre contêm cloroplastos. De modo geral, as paredes das células estomáticas apresentam espessamento típico, mais acentuado nas proximidades da fenda. Este espessamento está relacionado ao fenômeno de abertura e fechamento da fenda e varia de acordo com a espécie (CASTRO *et al.*, 2009).

Seções transversais à região mediana das células estomáticas revelam que as paredes anticlinais adjacentes à fenda estomática (ostíolo) são proeminentes e que as paredes periclinais externas podem espessar-se de forma a dar origem a pequenas projeções – as cristas estomáticas. Quando há projeções nas paredes periclinais internas e externas, formam-se duas câmaras: uma frontal, sobre o ostíolo, e outra posterior a este. Internamente ao estômato, as células do parênquima clorofiliano delimitam amplo espaço intercelular - a câmara subestomática -, que se comunica com os espaços intercelulares do mesófilo (CASTRO *et al.*, 2009).

Os estômatos podem ser classificados quanto à origem, número e forma das células subsidiárias. Quando as células subsidiárias têm a mesma origem das células estomáticas, o estômato é denominado mesógeno; quando têm origem de células protodérmicas adjacentes à célula-mãe do estômato, é chamado de perígeno, e quando a origem é mista, o estômato é denominado mesoperígeno (APPEZZATO-DA-GLÓRIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2006).

A porção da parede que circunda o poro (parede ventral) é espessada, podendo atingir até 5 μm de espessura, diferentemente das células típicas da epiderme, que apresentam paredes de 1 a 2 μm . A parede dorsal, aquela em contato com as células subsidiárias, é mais fina. Associado ao espessamento parcial da parede encontra-se o alinhamento de suas microfibrilas de celulose, estas dispostas radialmente aos poros no caso dos estômatos elípticos, ou obliquamente ao eixo da parede espessada nas extremidades das células-guardas, no caso das Poaceae. As células-guardas apresentam cloroplastos e mitocôndrias (PIMENTA, 2004).

Os estômatos regulam a condutância difusiva foliar, e assim influenciam a perda de água e o ganho de carbono. Os estômatos respondem neutralizando as alterações impostas pelo balanço entre o suprimento de água e a demanda evaporativa. Por exemplo, uma redução na umidade atmosférica resulta numa perda de *status* do potencial hídrico; entretanto os estômatos respondem reduzindo a abertura do poro estomático, que restringe a perda de água. Além disso, há várias evidências que sugerem que as células-guardas dos estômatos respondem por *feedback* negativo (SANTOS FEITOSA *et al.* 2016; TAIZ *et al.* 2017).

A troca dos gases é primariamente por difusão, mas a concentração do gradiente e o fluxo associado estão na direção oposta. A epiderme das folhas é coberta por uma camada de cera, a cutícula, que é uma efetiva barreira para as difusões de água e gás carbônico, uma vez que a difusão de água e de gás carbônico ocorre através de uma mesma trajetória (através do poro estomático) (CABRERA *et al.*, 2021).

Em sua trajetória da folha para a atmosfera, a água é tensionada do xilema para as paredes celulares do mesófilo, de onde evapora para os espaços intercelulares da folha. O vapor de água então sai da folha por meio do poro estomático. A água move-se nessa trajetória predominantemente por difusão. Assim, o movimento de água é controlado pelo gradiente de concentração de vapor de água. A diferença de concentração de vapor d'água é expressa como $C_{wv(folha)} - C_{wv(ar)}$. A concentração de vapor d'água do ar ($C_{wv(ar)}$) pode ser prontamente medida, mas a da folha ($C_{wv(folha)}$) é mais difícil de ser determinada (TAIZ *et al.*, 2017).

O déficit de pressão de vapor é definido pela diferença entre a saturação de pressão de vapor na folha e a pressão de vapor real de água exterior à folha. Assim o déficit de pressão de vapor é a força motriz para a transpiração (movimento da água no interior da folha para o exterior). Quanto maior o déficit de pressão de vapor, mais água sai da folha. Se a difusão de água da folha é mais alta que a taxa de absorção de água no solo a planta inteira pode entrar em estresse hídrico. Por isso, as plantas precisam regular a abertura dos estômatos para evitar a desidratação com o aumento do déficit de pressão de vapor, especialmente quando esse for alto (SANTOS *et al.*, 2018; BRUM *et al.*, 2018; RODRIGUEZ-ZACCARO; GROOVER, 2019).

Antes de considerar aspectos específicos da biologia estomática é importante refletir sobre o impacto dos estômatos a nível global. Embora a área total dos poros estomáticos possa ser de apenas 5% da superfície de uma folha, a taxa de perda de vapor de água pode atingir até 70%. A difusão de gás carbônico na folha durante a fotossíntese e a difusão externa de vapor de água são ambos controlados pela abertura e fechamento dos estômatos, apesar da taxa de difusão de vapor de água ser de 1,6 vezes maior do que a de gás carbônico (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003).

Um fator importante a governar a perda de água pelas folhas é a resistência à difusão na rota da transpiração, que consiste de três componentes variáveis: a resistência associada à difusão pelo poro estomático, a resistência estomática foliar (r_s) e a resistência causada pela camada de ar parado junto à superfície foliar, por meio da qual o vapor tem de se difundir para alcançar o ar turbulento da atmosfera. Essa segunda resistência, r_b , é chamada de resistência da camada limítrofe. A espessura da camada limítrofe é determinada, sobretudo, pela velocidade do vento. Quando o ar que circunda a folha encontra-se muito parado, a camada de ar parado junto à superfície foliar pode ser tão espessa que se torna a principal barreira à perda de vapor de água pela folha. Aumentos nas aberturas estomáticas sob tais condições têm pouco efeito na taxa de transpiração. Quando a velocidade do vento é alta, o ar em movimento reduz a espessura da camada limítrofe na superfície da folha, reduzindo a resistência dessa camada. Sob tais condições, a resistência estomática controlará em grande parte a perda de água da folha (TAIZ *et al.*, 2017).

Quando a água é abundante, a solução funcional para o problema é a regulação temporal da abertura estomática, abertas durante o dia, fechadas a noite. À noite,

quando não há fotossíntese e, assim, nenhuma demanda por gás carbônico dentro da folha, a abertura estomática mantém-se pequena, impedindo perda desnecessária de água. Como exemplo, em uma manhã ensolarada, quando há água abundante e a radiação solar incidente nas folhas favorece alta atividade fotossintética, a demanda por gás carbônico dentro da folha é alta e os poros estomáticos estão amplamente abertos, diminuindo a resistência estomática à difusão do gás carbônico. Por outro lado, quando a água é menos abundante, os estômatos abrirão menos ou até mesmo permanecerão fechados em uma manhã ensolarada. Mantendo seus estômatos fechados sob condições de seca, a planta evita a desidratação. Os valores para $(C_{wv(folha)} - C_{wv(ar)})$ e para r_b não são prontamente suscetíveis ao controle biológico. Entretanto, a resistência estomática (r_s) pode ser regulada pela abertura e pelo fechamento do poro estomático. Tal controle biológico é exercido por um par de células epidérmicas especializadas, as células-guardas, que circundam o poro estomático (TAIZ *et al.*, 2017).

A eficiência da planta em moderar a perda de água, ao mesmo tempo em que permitem absorção suficiente de gás carbônico para a fotossíntese pode ser avaliada por um parâmetro definido como razão de transpiração. Esse valor é definido como a quantidade de água transpirada dividida pela quantidade de dióxido de carbono assimilado pela fotossíntese ($\frac{E}{A}$). Para plantas C_3 , 600 moléculas de água são perdidas por moléculas de CO_2 fixado, ao passo que as plantas C_4 perdem cerca de 100 moléculas de água e as plantas CAM perdem apenas 10 moléculas de água (TAIZ *et al.*, 2017; HARTZELL *et al.*, 2021).

MECANISMO DE ABERTURA E FECHAMENTO ESTOMÁTICO

As células-guardas podem ser alteradas: a sua extensibilidade membranar e, conseqüentemente, o seu turgor e volume. O ostíolo se fecha, com a diminuição do turgor das células-guardas, e se abre, com o aumento do turgor; isto ocorre em função de sinais externos ou internos. Existe uma sintonia entre as células-guardas e as células subsidiárias. Quando as células subsidiárias aumentam seu turgor, as células-guardas o diminuem e vice-versa, com trocas de metabólitos para manter este processo interativo (XU *et al.*, 2021).

A principal característica que distingue o complexo estomático é o par de células-guardas que funcionam como uma válvula operada hidraulicamente. A mudança de forma das células-guardas como consequência da absorção e perda de água acarreta alterações nas dimensões do poro. Quando as células-guardas estão túrgidas, os estômatos encontram-se abertos e, quando flácidas, os estômatos estão fechados. O controle da abertura estomática é primordial para a manutenção da taxa fotossintética máxima. A alta taxa fotossintética deve estar relacionada a mínima taxa de transpiração, ou seja, a prioridade da planta é manter a máxima fotossíntese, com menor perda de água possível (ROUX; LEONHARDT, 2018; MONTILLET *et al.*, 2021).

O potencial hídrico da planta (ψ_w) é uma medida da energia livre da água podendo ser utilizado para determinar o estado hídrico das células, tecidos, órgãos e planta (LAMBERS, *et al.*, 1998). Por definição, o ψ_w da água pura é igual a zero, uma vez que a diferença entre o potencial químico de uma substância em um dado estado e o potencial químico da mesma substância em um estado padrão ($\mu_w - \mu_w^*$) é zero. Isso não quer dizer que a atividade química da água nessas condições seja também zero;

ao contrário, ela é bastante alta, pois, quando pura, a água tem grande capacidade de reação. Tendo a água livre um $w = 0$, usado apenas como referência; na maioria dos casos o w dentro das células é negativo (CORREIA, 2014).

O w indica quanto à energia livre de um sistema difere daquele do estado de referência (PIMENTA, 2004). As moléculas que compõem uma substância contêm energia nos seus átomos e ligações químicas, as quais podem ser trocadas com o meio através de movimento, reações químicas ou irradiação. Esta troca de energia resulta num rearranjo da estrutura química ou moléculas da substância, e este rearranjo requer gasto de energia. Portanto, uma fração da variação de energia do processo é gasta no rearranjo e outra é gasta na troca com o meio. Esta energia gasta no rearranjo é chamada de entropia, e a energia trocada, que pode produzir trabalho, é chamada de energia livre (THELLIER; RIPOLL, 1992). Todos os seres vivos, incluindo as plantas, requerem uma adição contínua de energia livre para manterem e repararem suas estruturas altamente organizadas, assim como para crescerem e se reproduzirem (TAIZ *et al.*, 2017).

O potencial químico (μ) é uma maneira termodinâmica de descrever quantitativamente a energia livre associada com a capacidade de uma substância realizar trabalho. Como qualquer outra substância, a água move-se de uma região de maior para outra de menor potencial químico. A adição de solutos nas células-guardas tende a diminuir a atividade da água (a_w), causa aumento da pressão osmótica (π ou s), e diminui o potencial químico (μ) (PIMENTA, 2004). No tecido vegetal, em condições isotérmicas, este potencial pode ser determinado pelo somatório de seus componentes; potencial de pressão (p) e potencial osmótico (s). Assim $w = p + s$ em que p representa a pressão de turgescência e s mostra as contribuições dos solutos (LAMBERS *et al.*, 1998).

O s tem valor negativo, pois expressa o efeito dos solutos dissolvidos principalmente nos vacúolos, que reduzem a atividade das moléculas da água. O somatório dos componentes do potencial hídrico celular é normalmente um número negativo, exceto para a célula plenamente túrgida, quando o w torna-se zero. Assim, quando os tecidos vegetais estão em equilíbrio com a solução do meio, a w é zero ($w = 0$); se a célula vacuolada está totalmente túrgida, $p = s$ e, portanto, $w = 0$ (MARENCO; LOPES, 2009).

O potencial osmótico ou potencial de soluto (s), representa o efeito de solutos dissolvidos sobre o potencial hídrico. Os solutos reduzem a energia livre da água por diluição desta. Esse é primariamente um efeito de entropia; ou seja, a mistura de solutos e água aumenta a desordem do sistema e, portanto, reduz a energia livre. Isso significa que o potencial osmótico é independente da natureza específica do soluto. Para soluções diluídas de substâncias indissociáveis, como a sacarose, o potencial osmótico pode ser estimado pela equação de Van't Hoff ($s = -RTc_s$) onde R é a constante dos gases, T é a temperatura absoluta e c_s é a concentração de solutos da solução, expressa como osmolalidade (moles de solutos totais dissolvidos por litro de água [mol L^{-1}])). O sinal negativo indica que os solutos dissolvidos reduzem o potencial hídrico da solução em relação ao estado de referência da água pura (TAIZ *et al.*, 2017). Em quaisquer condições que não haja soluto, como a água pura, o w é zero (PIMENTA, 2004).

Um outro componente que deve ser levado em consideração no cálculo do potencial hídrico é o potencial matricial (ψ_m). Na célula vegetal e no tecido vegetal de forma geral, o ψ_m tem um papel análogo ao exercido pela pressão hidrostática (P) e, portanto, não deve ser adicionado como um componente separado no cálculo do potencial hídrico (LAMBERS *et al.*, 1998). Porém, este é mais significativo em sementes secas colocadas para germinar, quando a absorção inicial de água é principalmente definida pelas forças matriciais (MARENCO; LOPES, 2009).

A maneira mais simples e direta para a planta controlar a abertura estomática é através de mudanças ativamente mediadas pela pressão osmótica das células-guardas. Estas alterações no conteúdo osmótico das células-guarda altera a pressão osmótica das células-guardas (ψ_g) e também o potencial hídrico da célula guarda ψ_g , causando o movimento da água para dentro ou para fora das células-guardas. O volume resultante dessas alterações são traduzidas por propriedades das paredes das células-guardas (elástica) em variações na pressão de turgor. O fluxo de água é interrompido quando a pressão de turgor das células-guarda muda o suficiente para trazer o seu potencial hídrico ao estado de equilíbrio entre as células-guardas e o apoplasto (OLIVEIRA *et al.*, 2017).

As alterações no conteúdo osmótico das células-guardas alteram a pressão osmótica, e conseqüentemente no potencial hídrico, causando o movimento da água para dentro ou para fora. As alterações no volume celular estão relacionadas às propriedades elásticas da parede das células-guardas, alterando a pressão de turgor. Um complexo sinal de transdução de sinal controla o conteúdo osmótico das células-guardas por modulação da atividade da bomba de prótons, que regula a troca de íons ativos, por regulação dos canais de íons e poros no plasmalema e tonoplasto, que regula a permeabilidade das células aos osmólitos e por produção intracelular de osmólitos como o malato e a sacarose (PRIDGEON; HETHERINGTON, 2021; MORETTI *et al.*, 2021).

O status hídrico das células-guardas, bem como a pressão de turgor controla a condutância estomática e responde diretamente as variações do suprimento e demanda hidráulica. Este efeito hidropassivo não explica a maioria dos aspectos das respostas hidráulicas dos estômatos (PRIDGEON; HETHERINGTON, 2021). Buckley *et al.* (2003) derivaram o modelo para gs baseada na hipótese da osmorregulação. Segundo estes, nas células-guardas ocorre a entrada de íons de potássio e cloreto e a síntese de malato. Estes íons são importantes solutos osmoticamente ativos. O conteúdo de potássio é elevado nas células-guardas quando os estômatos estão abertos e diminui quando fechados; a magnitude da elevação varia entre as espécies.

Durante a abertura, maiores quantidades de potássio movem-se das células subsidiárias e epidérmicas para dentro das células-guardas. O fluxo de K^+ para o interior das células-guardas é possibilitado pela ativação, com gasto de ATP, de uma bomba de prótons H^+ -ATPase localizada na membrana plasmática. Essa bomba é estimulada pela atividade fotossintética dos cloroplastos. A extrusão de prótons que ocorre pela atividade da H^+ -ATPase leva a uma diferença de potencial elétrico através da membrana plasmática das células-guardas; essa diferença pode atingir até 50 mV. Com a saída de prótons ocorre também um gradiente de pH de cerca de 0,5 a 1 unidade. A hiperpolarização da membrana gerada pela bomba de prótons é o que

possibilita a absorção passiva de íons potássio, por causar a abertura de canais de potássio regulados por voltagem (PIMENTA, 2004).

O fechamento estomático é induzido pela redução da pressão de turgor, causada pelo massivo efluxo de K^+ e ânions da célula. A abertura de canais de efluxo de K^+ requer uma despolarização de longa duração da membrana plasmática, a qual parece ser desencadeada por dois fatores: uma despolarização transiente da membrana plasmática induzida pelo ácido abscísico (ABA), acoplada a um aumento de cálcio citosólico. Ambas as condições são necessárias para abrir canais iônicos (TAIZ *et al.*, 2017).

A abertura prolongada desses canais iônicos de baixa e alta velocidade permite que grandes quantidades de íons Cl^- e malato²⁻ escapem da célula, reduzindo os seus gradientes eletroquímicos. O interior da célula é carregado negativamente, impelindo, assim, o Cl^- e malato²⁻ para fora da célula. O exterior da célula possui concentrações de Cl^- e malato²⁻ carregados negativamente o que promove uma intensa despolarização da membrana, desencadeando a abertura dos canais de efluxo do K^+ dependentes de voltagem (TAIZ *et al.*, 2017).

O ABA estimula o aumento da concentração do Ca^{2+} citosólico pela indução tanto do influxo através de canais na membrana plasmática, quanto da liberação do cálcio no interior do citosol a partir de compartimentos internos, como o vacúolo central (SCHROEDER *et al.*, 2001). A liberação do cálcio das reservas intracelulares, podem ainda ser mediada, por vários mensageiros secundários, incluindo o inositol 1,4,5-trifosfato (IP3), o ADP-ribose cíclico (ADPRc), bem como o próprio aumento (induzido pelo cálcio) da liberação do Ca^{2+} . O ABA também estimula a síntese do óxido nítrico (NO) nas células-guardas, o qual induz o fechamento estomático de forma dependente do ADPRc, indicando que o NO é um mensageiro secundário inicial dessa via de resposta (ZHANG *et al.*, 2017). Alguns trabalhos têm mostrado que o NO é um essencial sinalizador intermediário na indução ao ABA (ZHANG *et al.*, 2017; PRIDGEON; HETHERINGTON, 2021).

A teoria de que a quebra do amido contribui para o aumento da pressão osmótica nas células-guardas em consequência da formação de açúcares tem sido substituída pelo conceito de que a hidrólise do amido pode prover os ânions orgânicos associados com o aporte de potássio. Quando a célula fica túrgida, a parede anticlinal afastada da fenda dilata-se em direção à célula anexa, retraindo a parede anticlinal que delimita a fenda, a qual, conseqüentemente, se abre. Ao perder a turgescência, as paredes anticlinais das células estomáticas voltam à posição normal, fechando a fenda (APPEZZATO-DA-GLÓRIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2006).

À medida que a água move-se para as células-guardas, a pressão hidrostática ou pressão de turgidez da célula aumenta. Conseqüentemente, o ψ_w aumenta, e a diferença entre os potenciais hídricos internos e externos ψ_w é reduzida. Em um determinado momento, o ψ_p celular aumenta o suficiente para aumentar o ψ_w . Nesse ponto, o equilíbrio é atingido ($\psi_w = 0$ MPa) e o transporte líquido de água cessa (TAIZ *et al.*, 2017). Segundo Pimenta (2004) quando células flácidas, ou seja, com baixa pressão de turgor, são colocadas em água, no início a absorção é rápida, diminuindo lentamente até chegar ao equilíbrio dinâmico, cessando a absorção de água. Nesse ponto, a energia livre da água fora e dentro da célula é a mesma.

Embora haja uma maior concentração de água livre do lado de fora da célula, o aumento da pressão de turgor no interior da célula vai balancear essa diferença, possibilitando o equilíbrio da célula vegetal com a água pura. O estado de energia livre da água representa o seu potencial químico, que é, na verdade, a força que dirige o movimento da água nas plantas. Toda essa dinâmica também é observada nas células-guardas dos estômatos. A maioria dos aspectos do comportamento a curto prazo em resposta a alterações no balanço hídrico da folha são consistentes com a hipótese do *feedback* hidroativo: um metabolismo mediado pelas respostas das células-guardas ao *status* hídrico (PRIDGEON; HETHERINGTON, 2021).

Desta forma, a abertura dos estômatos ocorre devido à absorção osmótica de água pelas células-guardas, trazendo como consequência um aumento do turgor e da pressão hidrostática (potencial de pressão p). Em vista das propriedades elásticas das paredes, as células-guardas podem, de modo reversível, aumentar o volume de 40 a 100%, dependendo da espécie. A deformação da parede imposta pelo aumento de volume representa o aspecto central do movimento estomático. Se a parede for muito rígida, uma pequena mudança no volume causa uma grande mudança na pressão de turgor. A rigidez da parede pode ser medida pelo coeficiente de elasticidade, simbolizado por ϵ (letra grega epsilon) (PIMENTA, 2004).

O módulo de elasticidade (E) representa as mudanças na pressão de turgor da célula (P) provocadas por mudanças no volume celular (v) com relação a um volume inicial (v_0) (ou seja $E = (P / V) \cdot V_0$). Plantas com células de paredes elásticas apresentam baixos E em razão das variações no volume celular causarem mudanças relativamente pequenas no turgor. Em alguns casos, essas plantas tendem a ser mais tolerantes ao estresse hídrico, pois mudanças significativas no volume celular não causam uma rápida perda no turgor (LAMBERS *et al.*, 1998). Para uma dada abertura estomática, as células-guardas com alto E requer maior pressão de turgor do que uma com baixo E . Consequentemente, as células com baixo E alcançaria um volume mais rapidamente e com menor pressão de turgor (ZHANG *et al.*, 2011).

A parede das células-guardas apresenta grande resistência física e elástica comparada aos outros tipos de células. Algumas enzimas hidrolíticas participam da extensão da parede celular das células-guardas, como por exemplo, a arabinanase que degrada as cadeias de arabinana entre pectinas e são associadas ao aumento da abertura estomática. Durante o movimento estomático, a repetição, extensão e contração das paredes das células-guardas sugerem que as suas paredes funcionam como um mecanismo econômico para poupar tempo e energia (ZHANG *et al.*, 2011). Zhang *et al.* (2011) revelaram a atividade da superexpressão das expansinas, em que estas enzimas decrescem o E dos estômatos e a abertura induzida pela acidificação coincide com a ativação da expansiva pH-dependente.

RESPOSTAS ESTOMÁTICAS AO ESTRESSE HÍDRICO

As alterações no *status* hídrico do solo afetam o controle da abertura e fechamento estomático. Quando o potencial hídrico do solo (g_s) declina por alguns dias, frequentemente não ocorrem alterações no potencial hídrico foliar (CAI *et al.*, 2017). Contudo, com o avanço de dias sob baixa disponibilidade hídrica, se inicia um mecanismo de sinalização localizado nas raízes, que produz o ácido abscísico (ABA) e

o exporta para as folhas durante a transpiração. O ABA afeta diretamente as células-guardas por induzir o efluxo osmótico e, portanto, perda no turgor e redução da abertura estomática (TAIZ *et al.*, 2017). Assim, as raízes das plantas percebem a secagem do solo, e transmite este sinal químico para a parte aérea para regular a fisiologia estomática (TAKAHASHI; SHINOZAKI, 2019).

Segundo Tardieu e Davies (1992; 1993), as respostas estomáticas ao ABA do xilema são diretamente afetadas pelo estado hídrico da folha, alterando a sensibilidade das células-guardas ao ABA. Reduções muito pequenas no potencial hídrico foliar ($< -0,06$ MPa), valor abaixo do normalmente encontrado em planta no seu ambiente de crescimento, são suficientes para potencializar a resposta dos estômatos ao ABA. Kudoyarova *et al.* (2011) estudaram o possível envolvimento do ABA no controle das relações hídricas em condições de aumento da demanda evaporativa. O aquecimento do ar em 3°C aumentou a condutância estomática e as taxas de transpiração das plantas de trigo com uma perda temporária do conteúdo relativo de água (RWC) e cessação imediata da extensão da folha. No entanto, ambos RWC e extensão foram recuperados dentro de 30 minutos, embora a transpiração tenha se mantido elevada. A restauração da hidratação das folhas e crescimento foram possíveis devido ao aumento da condutividade hidráulica, após o aumento da temperatura do ar. Isso foi atribuído ao fechamento dos estômatos em que a transpiração diminuiu, aumentando assim os potenciais de água do xilema e permitindo que as células das folhas pudessem ser reidratadas.

O aumento da biossíntese e subsequente ação do hormônio ABA é a chave da resposta da planta ao déficit hídrico. O ABA inicia o processo fechando os estômatos, resultando em uma maior conservação da água. A sinalização intracelular pela qual o ABA afeta as células-guardas, resultando no fechamento dos estômatos são complexos (QU *et al.*, 2019). O ABA está envolvido nos efeitos fisiológicos de curto prazo (fechamento estomático), bem como nos processos de longo prazo do desenvolvimento (maturação de sementes) (YE *et al.*, 2017). Respostas fisiológicas de curto prazo envolvem frequentemente alterações no fluxo de íons através da membrana, assim como podem envolver a regulação de alguns genes, enquanto que os processos de longo prazo envolvem inevitavelmente maiores alterações no padrão da expressão de genes (MAHMOOD *et al.*, 2020). As vias de transdução de sinal, que amplificam o sinal primário gerado quando o hormônio se liga a seu receptor, são necessárias para os efeitos do ABA, tanto em curto quanto em longo prazo (TAIZ *et al.*, 2017).

Santos Feitosa *et al.* (2016) e Pessoa *et al.* (2017) relataram que houve redução da condutância estomática de *Sesamum indicum* e *Handroanthus impetiginosus* quando submetidas a estresse hídrico. Em contrapartida Padilha *et al.* (2016), não observaram diferença significativa na condutância estomática de *Jatropha curcas* L. aos 14 dias após emergência cultivada sob diferentes regimes hídricos. Desta forma, o efeito do estresse hídrico na condutância estomática pode ter uma relação direta com a severidade do estresse e o tipo de resposta que controla a abertura e fechamento estomático. O tipo de resposta que controla a abertura e fechamento estomático é específico e envolve diferentes formas de sinalização.

RESPOSTAS ESTOMÁTICAS À LUZ

A luz é o sinal ambiental dominante que controla os movimentos estomáticos em folhas de plantas em condições hídricas adequadas. Os estômatos abrem à medida que aumentam os níveis de luz que chegam à superfície foliar e fecham quando estes decrescem (TAIZ *et al.*, 2017). Estudos realizados com *Ilex paraguariensis* mostraram maior abertura estomática em sistemas agroflorestais devido a maior incidência de luz quando comparada a ambiente florestal (RIBEIRO *et al.*, 2020). Além disso, o espectro azul também proporciona um aumento considerável na abertura estomática (KINOSHITA; SHIMAZAKI, 1999). Desta forma, a luz está relacionada à abertura estomática tanto quantitativamente como qualitativamente.

Os estômatos se abrem tanto em resposta à luz azul quanto em resposta à luz vermelha. Ambas atuam como um sinal específico e estimulam o processo fotossintético nas células-guardas. Todavia, a luz azul, em uma base quântica, é 20 vezes mais eficiente na abertura estomática quando comparada à luz vermelha (SHIMAZAKI *et al.*, 2007). Adicionalmente, em certas espécies a luz azul precisa ser combinada à luz vermelha para promover o controle da abertura e fechamento estomático mais eficiente (LAZZARINI *et al.*, 2017).

Diferentemente de outras respostas à luz azul, como os tropismos, a resposta na abertura estomática estimulada por esta é reversível, rápida, ocorre durante toda a vida da planta e envolve apenas um único tipo de célula que é a célula-guarda. A luz azul promove um incremento na abertura estomática por ativar as H⁺ATPases presentes na membrana plasmática das células-guardas. O mecanismo pelo qual a luz azul ativa as bombas H⁺ATPases permanece desconhecido. Contudo, existem evidências de que a luz promove a ativação dessas bombas a partir de fosforilação (TAIZ *et al.* 2017). Em estudos realizados com protoplastos de células-guardas de *Vicia* verificaram uma fosforilação reversível promovida pela luz azul nos C-terminais dos resíduos de treonina e serina nas bombas de H⁺ATPases (KINOSHITA; SHIMAZAKI, 1999).

A estimulação dessas bombas proporciona uma hiperpolarização do potencial de membrana com a simultânea acidificação do apoplasto. A hiperpolarização cria um gradiente de elétrons que fornece a força motriz para a absorção de K⁺ e conseqüentemente ativa canais de íon seletivo de K⁺ na membrana da célula guarda através do qual ocorre seu influxo. A extrusão H⁺ também é presumida ser crucial para a absorção de Cl⁻, o qual é captado por meio de um processo de cotransporte H⁺/Cl⁻ (SHIMAZAKI *et al.*, 2007). Esta evidência de que a saída de H⁺ e conseqüentemente a acidificação do apoplasto promove a abertura estomática já é verificada inclusive em estudos de ação de herbicidas (SILVEIRA *et al.*, 2020).

Fisiologicamente dois mecanismos de transporte têm sido propostos para explicar o efluxo de H⁺ das células-guardas em situações naturais. Um destes é pela estimulação da H⁺ATPases pela luz azul e o outro é pela estimulação de uma cadeia redox, ambos residentes na membrana da célula-guarda. Medições eletrofisiológicas têm mostrado que a luz azul estimula uma corrente através da membrana que, energeticamente, só poderia resultar de um processo ativo de transporte, tais como o efluxo de H⁺ mediado por H⁺ATPases (ASSMANN *et al.*, 1985).

Trabalhos realizados a partir de receptores de elétrons exógenos, detectados na membrana das células-guardas, forneceram evidência de que o efluxo de H⁺, estimulado

pelas H⁺-ATPase em resposta a luz azul, foram reduzidos (GAUTIER *et al.*, 1992). Tal resultado indica que há uma cadeia redox na membrana plasmática que modula a atividade da H⁺-ATPase após o estímulo da luz azul. Os influxos dos íons de K⁺ e de Cl⁻ nas células-guardas promovem uma diminuição do potencial osmótico dessas células e conseqüentemente uma diminuição do potencial hídrico. Desta forma, como já discutido em tópicos acima, ocorre à entrada de água nessas células proporcionando a abertura (TAIZ *et al.* 2017).

Os comprimentos de onda no vermelho e o azul também estimulam a abertura estomática indiretamente. Essa resposta se deve ao fato de que esses comprimentos de onda são propícios para o processo fotossintético por serem absorvidos pela clorofila. Estudos realizados em *Solanum lycopersicum*, *Cucumis sativus* e *Capsicum annum* e *Plectranthus amboinicus* indicaram que houve redução de crescimento dessas espécies quando cultivadas apenas sob luz monocromática azul (SNOWDEN *et al.*, 2016; NOGUCHI; AMAKI, 2016). Além disso, a luz está diretamente relacionada com a formação das membranas dos tilacoides (LAZZARINI *et al.* 2017). Como também está implicada no aumento da atividade da enzima PEP carboxilase, que produz o oxalacetato, que pode ser convertido a malato, aumentando a acumulação desses ácidos orgânicos nas células-guardas (TAIZ *et al.* 2017). A PEP carboxilase aparentemente não é regulada diretamente pela luz, mas pelo aumento de K⁺ no citosol e alcalinização do citosol em resposta ao efluxo de H⁺ (ASSMANN, 1993). Sob certas condições também, a luz azul estimula a produção de sacarose (TALBOTT; ZEIGER, 1998).

Estudos realizados com mudas de *Vicia faba* submetidas à luz azul e vermelha, foi observado que sob luz azul, o conteúdo de malato de células-guardas aumentou cerca de 173% do nível inicial durante os primeiros 30 minutos de abertura e caiu com a continuação da abertura. Enquanto isso, os níveis de sacarose aumentaram continuamente, chegando a 215% do nível inicial após duas horas. Por outro lado a hidrólise do amido e seus produtos como a maltose e maltotriose permaneceram elevados em todos os momentos. Sob luz vermelha, células-guardas mostraram um pequeno aumento em relação aos ácidos orgânicos ou os níveis de maltose, enquanto os níveis de sacarose aumentaram para 208% do nível inicial após duas horas. Estes resultados suportam a hipótese de que a qualidade da luz modula os mecanismos alternativos de acumulação osmótica nas células-guardas, inclusive a absorção de potássio, a produção de açúcar fotossintético e a degradação do amido (TALBOTT; ZEIGER, 1993).

A identidade do soluto responsável pela osmorregulação da célula-guarda foi objeto de estudo e discussão por muitos anos. A princípio acreditava-se que o amido era o principal responsável (hipótese do amido-açúcar). Posteriormente, essa hipótese foi substituída pelas evidências de que a osmorregulação era mediada pelo K⁺ e seus contra-íons. Estudos sugerem que esta osmorregulação é governada tanto pelos íons de K⁺ como pela produção e degradação da sacarose nas células-guardas. Aparentemente, estes dois solutos predominam sob a regulação osmótica em separado, sendo variável ao longo do dia. Em folhas intactas, abrindo no início de um ciclo diário é suportado pelo K⁺ e seus contra-íons, malato²⁻ e Cl⁻. Na segunda metade

do ciclo diário, o conteúdo K^+ nas células-guardas diminui drasticamente e a sacarose torna-se o soluto dominante (TALBOTT; ZEIGER, 1998).

Resultados recentes indicam que a degradação da sacarose é na realidade um dos mecanismos responsáveis por induzir a abertura dos estômatos. Freire *et al.*, (2021) estudando plantas transgênicas de *Nicotiana tabacum* antisense para o gene sacarose sintase 3 (StSUS3) de batata sob o controle do promotor KST1 específico de estômatos verificaram que o transgene inserido (StSUS3) reduziu a expressão da isoforma NtSUS2 de tabaco, que, por consequência, alterou substancialmente o metabolismo de células-guardas. Além disso, as plantas diminuíram a condutância estomática e taxas de transpiração da planta inteira indicando um fechamento estomático regulado pela degradação de sacarose. Contudo, estudos realizados por Lima *et al.* (2019) mostraram que a relação da sacarose com a abertura estomática está mais relacionada com a velocidade do controle de abertura e fechamento dos estômatos em angiospermas. Mas, as implicações funcionais dessa variação na predominância osmorregulatória ainda precisam ser elucidadas.

FOTORECEPTORES DE LUZ AZUL NAS CELULAS-GUARDAS

Como discutido no tópico anterior, tanto a luz vermelha como a luz azul controlam a abertura e fechamento estomático. Esses comprimentos de onda podem ser absorvidos pela clorofila presentes nas células-guardas. De fato, na maioria das espécies, as células-guardas são as únicas células epidérmicas que contêm cloroplastos. Assim, a clorofila é apontada como um fotorreceptor à luz que medeia as respostas estomáticas, principalmente aquelas relacionadas com a luz vermelha (ROELFSEMA *et al.*, 2002; LAZZARINI *et al.*, 2017). No entanto, estudos recentes também têm mostrado que componentes e atividade fisiológicas das células do mesófilo também podem estar relacionados a esse controle da abertura e fechamento dos estômatos mediado pela luz (DALOSO *et al.*, 2017).

A maior eficiência quântica de luz azul sobre a luz vermelha no estímulo a abertura estomática sugere que células-guardas também possuem um fotorreceptor específico para a luz azul (ASSMANN, 1993; ZEIGER; ZHU, 1998). Devido as suas propriedades, os criptocromos são propostos como fotorreceptores de luz azul em plantas superiores (WANG *et al.*, 2020). Estudos com mutantes de CRY1 e CRY2 apresentaram alongamento do caule e mediado pela luz azul e luz verde, mas essa influência da luz azul está relacionada com a presença de fotorreceptores (ZHANG *et al.*, 2020). Além disso, também tem sido constatado uma participação de fototropinas no controle da abertura e fechamento estomático relacionado à luz. Segundo Wang *et al.* (2020) a presença de fototropinas é essencial para uma rápida abertura estomática e a manutenção da abertura exige as fototropinas e os criptocromos.

As zeaxantinas também participam do controle da abertura estomática. O espectro de absorção de zeaxantina correlaciona razoavelmente com o espectro de ação para a célula-guarda em resposta a luz azul. Além disso, existe uma correlação entre os níveis de zeaxantina nas células-guardas e a extensão da abertura estomática proporcionada pela luz azul. Segundo estudos realizados por Zeiger e Zhu (1998), o DTT, um agente redutor que impede a conversão de violaxantina, também inibe a abertura estomática em resposta a luz azul. Estes resultados sugerem que a magnitude da resposta de luz

azul não necessariamente se correlaciona com a concentração de qualquer carotenoide. Assim, não existe uma conclusão definitiva sobre a natureza do fotorreceptor presente nas células-guardas e que promova a sensibilidade a luz azul.

OUTROS FATORES QUE CONTROLAM AS RESPOSTAS ESTOMÁTICAS

Outros fatores como o aumento de gás carbônico (CO₂) atmosférico ou oriundo da respiração no mesófilo foliar, os elicitores induzidos por microrganismos patogênicos, as espécies reativas de oxigênio e altas concentrações dos poluentes atmosféricos como o ozônio (O₃) e o dióxido de enxofre (SO₂) também promovem diferentes respostas estomáticas (SCHROEDER *et al.*, 2001). Estudos realizados comprovaram que os íons de Ca⁺² e as espécies reativas de oxigênio (EROS) funcionam como sinalizadores na transdução de sinais do metil jasmonato em células-guardas durante o fechamento estomático (EISENACH; ANGELI, 2017).

O íon Ca²⁺ tem uma importante função na transdução de sinal nas células-guardas dos estômatos. Ele está presente em baixas concentrações citosólicas e desempenha papel vital na sinalização celular, e quando em excesso no apoplasto interfere no funcionamento dos estômatos. A *Lonicera confusa* secreta íons de cálcio pelos ostíolos quando se desenvolve em um ambiente rico com alta disponibilidade de Cálcio. Esta resposta é um mecanismo de defesa usado para que o cálcio não interfira na sinalização do fechamento estomático. A excreção de cálcio pelos estômatos ou armazenado em tricomas ou até mesmo em glândulas de folhas maduras podem manter o cálcio em um nível adequado nas células-guardas (WU *et al.*, 2011).

Bittelli *et al.* (2001) observaram que quando se aplicava quitosana (um elicitor) em folhas de *Capsicum sp.* em casa de vegetação, ocorreu uma redução no consumo de água em relação ao tratamento controle (sem aplicação de quitosana). Segundo esses autores, a quitosana induziu o fechamento dos estômatos através da diminuição de íons de potássio nas células-guardas. Também já foi verificado através de estudos com mutantes que não produzem ácido salicílico que esse fechamento estomático proporcionado pela quitosana é dependente desse hormônio vegetal (PRODHAN *et al.*, 2017).

Outra substância que atua no processo de abertura e fechamento estomático é o peróxido de hidrogênio. Ele medeia através de um receptor (HPCA1) presentes nas células-guardas a ativação de canais de Ca²⁺, levando ao fechamento estomático (WU *et al.*, 2020). Silva *et al.* (2019) constataram que a aplicação exógena de peróxido de hidrogênio em mudas de graviola atenuaram os efeitos deletérios do estresse salino na condutância estomática e assimilação de CO₂ pelas folhas. Fato este que está relacionado a essa sinalização mediada pelo peróxido de hidrogênio.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estômatos são estruturas especializadas das plantas, que estão envolvidas nas trocas gasosas. Essas estruturas são diretamente influenciadas por fatores endógenos e exógenos ao vegetal, tendo destaque a influencia exógena proporcionada pelas condições hídricas, luminosas e de outros fatores impostas a planta ao longo do seu desenvolvimento.

Compreender a regulação da abertura e fechamento estomático de plantas é crucial para a produção vegetal e o desenvolvimento de novas variedades com aspectos resistentes a condições ambientais mais amplas. Visto que essas estruturas estão diretamente atreladas à produtividade vegetal. Portanto, é necessário um incentivo maior nos estudos sobre como os fatores ambientais afetam as características relacionadas aos estômatos, e as respostas fisiológicas de cada espécie.

REFERÊNCIAS

- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia Vegetal**. 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2006. 438p.
- ASSMANN S. M.; SIMONCINI L.; SCHROEDER J. I. Blue light activates electrogenic ion pumping in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. **Nature**, v.318, p. 285–287, 1985. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/318285a0>
- ASSMANN, S. M. Signal transduction in guard cells. **Annual Review of Cell Biology**, v. 9, p. 345–375, 1993. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.cb.09.110193.002021>
- BARBOSA, L. C.; PORTO, S. M.; BERTOLDE, F. Z.. Análise estomática de duas espécies arbóreas nativas de Mata Atlântica. **Revista PINDORAMA**, v. 8, n. 8, p. 1-9, 2019. Disponível em: <http://www.publicacoes.ifba.edu.br/index.php/Pindorama/article/view/589>.
- BITTELLI, M.; FLURY, M.; CAMPBELL, G.S.; NICHOLS, E. Reduction of transpiration through foliar application of chitosan. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 107, n. 3, p. 167-175, 2001. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(00\)00242-2](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(00)00242-2)
- BRUM, M.; GUTIÉRREZ, L. J.; ASBJORNSEN, H.; LICATA, J.; PYPKER, T.; SANCHEZ, G.; OIVEIRA, R. S. ENSO effects on the transpiration of eastern Amazon trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 373, n. 1760, p. 20180085, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0085>
- BUCKLEY, T. N.; MOTT, K. A.; FARQUHAR, G. D. A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, p. 1767–1785, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01094.x>
- CABRERA, J. C. B.; HIRL, R. T.; SCHÄUFELE, R.; MACDONALD, A.; SCHNYDER, H. Stomatal conductance limited the CO₂ response of grassland in the last century. **BMC biology**, v. 19, n. 1, p. 1-14, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12915-021-00988-4>
- CAI, S.; CHEN, G.; WANG, Y.; HUANG, Y.; MARCHANT, D. B.; WANG, Y.; et al., ; Evolutionary conservation of ABA signaling for stomatal closure. **Plant Physiology**, v. 174, n. 2, p. 732-747, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.16.01848>

CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos**. Lavras: UFLA, v. 9, n. 4, 2009.

CORREIA, S. Potencial hídrico. **Revista de Ciência Elementar**, v. 2, n. 1, 2014. Disponível em: <http://doi.org/10.24927/rce2014.003>

DALOSO, D. M.; MEDEIROS, D. B.; DOS ANJOS, L.; YOSHIDA, T.; ARAÚJO, W. L., FERNIE, A. R. Metabolism within the specialized guard cells of plants. **New Phytologist**, v.216, n.4, p.1018-1033, 2017. Disponível em: doi: 10.1111/nph.14823. Epub 2017 Oct 6. PMID: 28984366.

EISENACH, C.; DE ANGELI, A. Ion transport at the vacuole during stomatal movements. **Plant physiology**, v. 174, n. 2, p. 520-530, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.17.00130>

FREIRE, F. B. S.; BASTOS, R. L.; BRET, R. S.; CÂNDIDO-SOBRINHO, S. A.; MEDEIROS, D. B.; ANTUNES, W. C.; DALOSO, D. M. Mild reductions in guard cell sucrose synthase 2 expression leads to slower stomatal opening and decreased whole plant transpiration in *Nicotiana tabacum* L. **Environmental and Experimental Botany**, v. 184, p. 104370, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104370>

GAUTIER, H.; VAVASSEUR, A.; LASCEVE, G.; BOUDET, A. M. Redox processes in the blue light response of guard cell protoplasts of *Commelina communis* L. **Plant Physiol**, v.34, p.34–38, 1992. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.98.1.34>

HARTZELL, S.; BARTLETT, M. S.; INGLESE, P.; CONSOLI, S.; YIN, J.; PORPORATO, A. Modelling nonlinear dynamics of Crassulacean acid metabolism productivity and water use for global predictions. **Plant, Cell & Environment**, v. 44, n. 1, p. 34-48, 2021. Disponível em: DOI: 10.1111/pce.13918

HE, J.; LIANG, Y. K. **Stomata**. In eLS; JohnWiley & Sons, Ltd: Chichester, UK, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026526>

HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**. v. 424, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature01843>

KIMURA, H.; HASHIMOTO-SUGIMOTO, M.; IBA, K.; TERASHIMA, I.; YAMORI, W. Improved stomatal opening enhances photosynthetic rate and biomass production in fluctuating light. **Journal of experimental botany**, v. 71, n. 7, p. 2339-2350, 2020. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa090>

KINOSHITA, T.; SHIMAZAKI, K. Blue light activates the plasma membrane H⁺-ATPase by phosphorylation of the C-terminus in stomatal guard cells. **The Embo Journal**, v. 18, 1999. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/emboj/18.20.5548>

KUDOYAROVA, G.; VESELOVA, S.; HARTUNG, W.; FARHUTDINOV, R.; VESELOV, D.; SHARIPOVA, G. Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporative demand. **Planta**, v. 233, p. 87-94, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1286-7>

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F. S.; PONTS, T. L. **Plant physiological ecology**. Berlin, Heidelberg, New York: 1998. 540 p.

LAZZARINI, L. E. S.; PACHECO, F. V.; TORRES, S.; SOARES, J. D. R. Uso de diodos emissores de luz (led) na fisiologia de plantas cultivadas – revisão. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 16, n. 2, p. 137-144, 2017. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.18188/1983-1471/sap.v16n1p137-144>

LIMA, V. F.; ANJOS, L.; MEDEIROS, D. B.; CÂNDIDO SOBRINHO, S. A.; SOUZA, L. P.; GAGO, J.; FERNIE, A. R.; DALOSO, D. M. The sucrose to malate ratio correlates with the faster CO₂ and light stomatal responses of angiosperms compared to ferns. **New Phytologist**, v.223, p.1873-1887, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.15927>

MAHMOOD, T.; KHALID, S.; ABDULLAH, M.; AHMED, Z.; SHAH, M. K. N.; GHAFOR, A.; DU, X. Insights into drought stress signaling in plants and the molecular genetic basis of cotton drought tolerance. **Cells**, v. 9, n. 1, p. 105, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/cells9010105>

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia Vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. 3 ed. Viçosa, MG, Ed. UFV, 2009.

MARCED, A.; RENZAGLIA, K. S. Structure, function and evolution of stomata from a bryological perspective. **Bryophyte Diversity and Evolution**, v. 39, n. 1, p. 7-20, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.11646/bde.39.1.4>

MONTILLET, J. L.; RONDET, D.; BRUGIÈRE, S.; HENRI, P.; RUMEAU, D.; REICHHELD, J. P.; COUTÉ, Y.; LEONHARDT, N.; REY, P. Plastidial and cytosolic thiol reductases participate in the control of stomatal functioning. **Plant, Cell & Environment**, v. 44, n. 5, p. 1417-1435, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/pce.14013>

MORETTI, L. G.; CRUSCIOL, C. A. C.; BOSSOLANI, J. W.; CALONEGO, J. C.; MOREIRA, A.; et al.; Beneficial microbial species and metabolites alleviate soybean oxidative damage and increase grain yield during short dry spells. **European Journal of Agronomy**, v. 127, p. 126293, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2021.126293>

NOGUCHI, A.; AMAKI, W. Effects of light quality on the growth and essential oil production in Mexican mint. **Acta Hort.** 1134, p. 239-244, 2016. Disponível em: [10.17660/ActaHortic.2016.1134.32](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2016.1134.32)

OLIVEIRA, H. P.; RIBEIRO, T. B.; MACHADO, A. S.; DE OLIVEIRA SILVA, L.; OLIVEIRA JÚNIOR, A. R. Respostas fisiológicas de forrageiras ao déficit hídrico e baixas temperaturas. **Nutritime Revista Eletrônica, on-line**, Viçosa, v.14, n.5, p.7008-7014, set/out, 2017.

PADILHA, N. D. S.; SILVA, C. J. D.; PEREIRA, S. B.; SILVA, J. A. N. D.; HEID, D. M.; et al., Crescimento inicial do pinhão-manso submetido a diferentes regimes hídricos em latossolo vermelho distrófico. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 2, p. 513-521, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.5902/1980509822752>

PAUTOV, A.; BAUER, S.; IVANOVA, O.; KRYLOVA, E.; YAKOVLEVA, O.; et al., ; Stomatal rings: structure, functions and origin. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 195, n. 3, p. 357-379, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa096>

PESSOA, J. L.; FREIRE, A. L. O.; COSTA, A. S. Gas exchange of *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC) Mattos plants under water stress and rehydration. **Revista de Ciências Agroveterinárias (Journal of Agroveterinary Sciences)**, v. 16, n. 3, p. 269-276, 2017. Disponível em: [10.5965/223811711632017269](https://doi.org/10.5965/223811711632017269)

PIMENTA, J. A. Relações Hídricas. In: KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, pág. 11 a 16, 2004.

PRIDGEON, A. J.; HETHERINGTON, A. M. ABA signalling and metabolism are not essential for dark-induced stomatal closure but affect response speed. **Scientific reports**, v. 11, n. 1, p. 1-12, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84911-5>

PRODHAN, M. Y.; NAKAMURA, M. I. T., MUNEMASA, S., NAKAMURA, Y., MURATA, Y. Chitosan signaling in guard cells requires endogenous salicylic acid. **Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry**, v.81, n.8, p.1536–1541, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/09168451.2017.1332979>

QU, X.; CAO, B.; KANG, J.; WANG, X.; HAN, X.; JIANG, W., SHI, X.; ZHANG, L.; CUI, L.; HU, Z.; ZHANG, Y.; WANG, G. Fine-tuning stomatal movement through small signaling peptides. **Frontiers in plant science**, v. 10, p. 69, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00069>

RIBEIRO, L.; CATEN, A.; JUNIOR, P. C. F. Plasticidade fenotípica de caracteres morfofisiológicos e reflexão espectral de folhas de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. **Enciclopédia Biosfera**, v. 17, n. 31, 2020. Disponível em: [10.18677/EnciBio_2020A16](https://doi.org/10.18677/EnciBio_2020A16)

RODRIGUEZ -ZACCARO, F. D.; GROOVER, A. Wood and water: How trees modify wood development to cope with drought. **Plants, People, Planet**, v. 1, n. 4, p. 346-355, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ppp3.29>

ROELFSEMA, M. R. G.; HANSTEIN S.; FELLE, H. H.; HEDRICH R. CO₂ provides an intermediate link in the red light response of guard cells. **The Plant Journal**, v. 32, n. 1, p. 65-75, 2002. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01403.x>

ROUX, B.; LEONHARDT, N. The Regulation of Ion Channels and Transporters in the Guard Cell. **Advances in Botanical Research**, v. 87, p. 171-214, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2018.09.013>

SANTOS FEITOSA, S.; ALBUQUERQUE, M. B.; OLIVEIRA, A. P.; PEREIRA, W. E.; BRITO NETO, J. F. Fisiologia do *Sesamum indicum* L. sob estresse hídrico e aplicação de ácido salicílico1. **Irriga**, v. 21, n. 4, p. 711, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.15809/irriga.2016v21n4p711-723>

SANTOS, V. A. H. F. D.; FERREIRA, M. J.; RODRIGUES, J. V. F. C.; GARCIA, M. N.; CERON, J. V. B.; NELSON, B. W.; SALESKA, S. R. Causes of reduced leaf level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. **Global change biology**, v. 24, n. 9, p. 4266-4279, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/gcb.14293>

SCHROEDER, J. L.; ALLEN, G. J.; HUGOUVIEUX, V.; KWAK, J. M.; WANER, D. Guard cell signal transduction. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**. V. 52, p. 627-658, 2001. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.627>

SHIMAZAKI, K. I.; DOI, M.; ASSMAN, S. M.; KINOSHITA, T. Light regulations of stomatal movement. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 58, p. 219-247, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105434>

SILVA, A. A.; LIMA, G. S. D.; DE AZEVEDO, C. A.; VELOSO, L. L.; GHEYI, H. R.; SOARES, L. A. D. A. Salt stress and exogenous application of hydrogen peroxide on photosynthetic parameters of sour sop. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 23, n. 4, p. 257-263, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v23n4p257-263>

SILVEIRA, R. R., SANTOS, M. V., DOS SANTOS, J. B., FERREIRA, E. A., & DA SILVA, L. D. The effect of spray solution storage time on nicosulfuron efficacy applied in *Urochloa brizantha* cv. Marandu. **Research, Society and Development**, v. 9, n. 7, p. e778974713-e778974713, 2020

SNOWDEN, M.C.; COPE, K.R.; BUGBEE, B. Sensitivity of seven diverse species to blue and green light: Interactions with photon flux. **PloSone**, San Francisco, v.11, n.10, p.e0163121, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163121>

TAKAHASHI, F.; SHINOZAKI, K. Long-distance signaling in plant stress response. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 47, p. 106-111, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.10.006>

TALBOTT, L. D.; ZEIGER, E. Sugar and Organic Acid Accumulation in Guard Cells of *Vicia faba* in Response to Red and Blue Light. **Plant Physiology**, v. 102, p. 1163-1169, 1993. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.102.4.1163>

TALBOTT, L. D.; ZEIGER, E. The role of sucrose in guard cell osmoregulation. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, pp. 329–337, 1998. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/23695966>

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia vegetal e desenvolvimento vegetal**. 6ªed. Porto Alegre: Editora Artmed, 2017.

TARDIEU, F.; DAVIES, W. J. Stomatal response to ABA is a function of current plant water status. **Plant Physiology**, 98:540-545, 1992. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.98.2.540>

TARDIEU, F.; DAVIES, W. J. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. **Plant Cell Environ.** 16:341-349, 1993. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00880.x>

THELLIER, M.; RIPOLL, C. **Bases thermodynamiques de la biologie cellulaire** Masson, Paris, 1992.

ZEIGER, E.; ZHU, J. Role of zeaxanthin in blue light photoreception and the modulation of light-CO₂ interactions in guard cells. **Journal of Experimental Botany**, p. 433-442, 1998. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/23695976>

ZHANG, XIU-QING; WEI, PENG-CHENG; XIONG, YAN-MEI; YANG, Y; CHEN, J; WANG, XUE-CHEN. Overexpression of the Arabidopsis α -expansin gene AtEXPA1 accelerates stomatal opening by decreasing the volumetric elastic modulus. **Plant Cell Reports**, v. 30, p. 27-36, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00299-010-0937-2>

ZHANG, T. Y.; LI, F. C.; FAN, C. M.; LI, X.; ZHANG, F. F.; HE, J. M. Role and interrelationship of MEK1-MPK6 cascade, hydrogen peroxide and nitric oxide in darkness-induced stomatal closure. **Plant Science**, v. 262, p. 190-199, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.06.010>

ZHANG, X.; BISBIS, M.; HEUVELINK, E.; JIANG, W.; MARCELIS, L.F.M. Green light reduces elongation when partially replacing sole blue light independently from cryptochrome 1a. **Research Square**; 2020. DOI: 10.21203/rs.3.rs-53294/v1.

WANG, F.; ROBSON, T. M.; CASAL, J. J.; SHAPIGUZOV, A. , APHALO, P. J. Contributions of cryptochromes and phototropins to stomatal opening through the day. **Functional Plant Biology**, v.47, n.3, p.226-238, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1071/FP19053>

WU, G.; LI, M.; ZHONG, F.; FU, C.; SUN, J.; YU, L. *Lonicera confusa* has an anatomical mechanism to respond to calcium-rich environment. **Plant Soil**, v. 338, p. 343–353, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0549-1>.

WU, F.; CHI, Y.; JIANG, Z.; XU, Y.; XIE, L.; et al.; Hydrogen peroxide sensor HPCA1 is an LRR receptor kinase in *Arabidopsis*. **Nature**, v.578, p.577–581, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2032-3>

XU, B.; LONG, Y.; FENG, X.; ZHU, X.; SAI, N.; et al.; GABA signalling modulates stomatal opening to enhance plant water use efficiency and drought resilience. **Nature communications**, v. 12, n. 1, p. 1-13, 2021.

YE, Y.; ZHOU, L.; LIU, X.; LIU, H.; LI, D.; CAO, M.; ZHAO, Y. A novel chemical inhibitor of ABA signaling targets all ABA receptors. **Plant Physiology**, v. 173, n. 4, p. 2356-2369, 2017.