

## UNIDADE XIX - Ácido abscísico: Um hormônio de maturação de sementes e resposta ao estresse

1. Introdução
2. Ocorrência, estrutura química e medição do ABA
3. Biossíntese, metabolismo e transporte do ABA
4. Rotas de transdução de sinal do ABA
5. O ABA regula a expressão gênica
6. Efeitos do ABA na fisiologia e no desenvolvimento

### Introdução

A extensão e a periodicidade do crescimento das plantas são controlados por ações ordenadas de reguladores positivos e negativos. O exemplo mais óbvio de regulação para o não crescimento é a dormência de sementes e de gemas (uma característica adaptativa que retarda o crescimento até que as condições sejam favoráveis).

Por vários anos, os fisiologistas de plantas suspeitaram que a dormência de gemas e de sementes era causada por compostos inibidores. Eles tentaram isolar e caracterizar estes compostos de vários tecidos de plantas, especialmente de gemas dormentes.

Esses experimentos levaram à identificação de um grupo de compostos inibidores de crescimento, incluindo uma substância conhecida como *dormina*, purificada a partir de folhas de falso-plátano coletadas no início do outono quando as árvores entram em dormência.

Uma vez descoberto que a *dormina* era quimicamente idêntica a uma substância que promovia a abscisão de frutos do algodoeiro, a *abscisina II*, o composto foi renomeado como ácido abscísico (ABA), em alusão ao seu suposto envolvimento com o processo de abscisão.

O ABA é atualmente reconhecido como um importante hormônio que regula o crescimento e o fechamento estomático, em especial quando a planta está sob estresse ambiental.

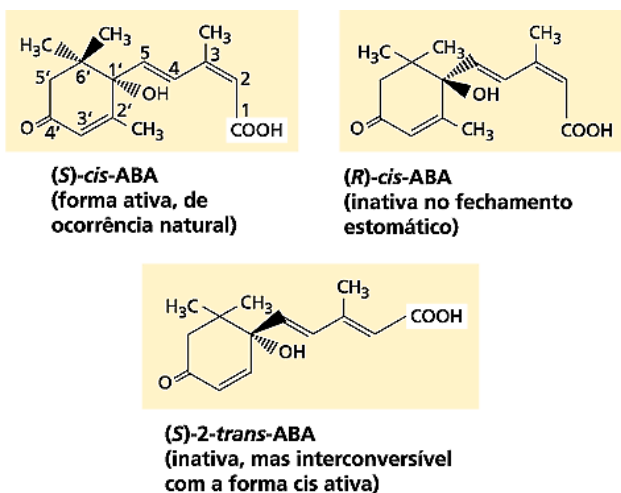
Outra função importante é regular a maturação e a dormência de sementes.

O efeito do ABA na abscisão permanece controverso: em muitas espécies, o ABA parece promover a senescência (os eventos que precedem a abscisão), mas não a própria abscisão.

## Ocorrência, estrutura química e medição do ABA

- O ABA está presente em todas as plantas vasculares e musgos, mas não em hepáticas;
- Vários gêneros de fungos produzem o ABA como metabólito secundário;
- Em plantas, o ABA é detectado na maioria dos tecidos desde a coifa até a gema apical;
- O ABA é sintetizado em quase todas as células que contém cloroplastos e outros plastídios;

### Estrutura química do ácido abscísico



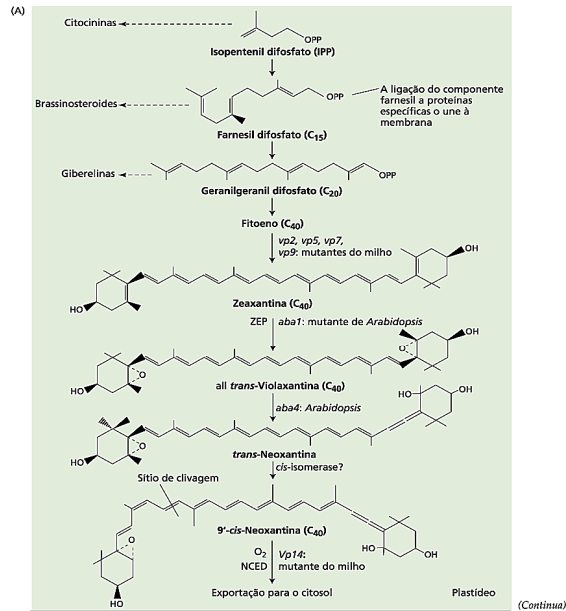
**FIGURA 23.1** Estruturas ativas e inativas do ABA. As estruturas químicas das formas *S* (+, ou no sentido contrário ao movimento dos ponteiros do relógio) e *R* (–, ou no sentido do movimento dos ponteiros do relógio) da forma *cis*-ABA e a forma (*S*)-2-*trans* do ABA. Os números no diagrama do (*S*)-*cis*-ABA identificam os átomos de carbono.

- Para a atividade do ABA, estudos recentes tem mostrado que praticamente **qualquer mudança estrutural na molécula** resulta na perda de atividade.
- Resultados recentes indicam que o ABA é sintetizado a partir de um carotenoide intermediário (9'-*cis*-neoxantina);
- O ABA pode ser inativado tanto por oxidação como por conjugação;
- O enantiômero S é a forma natural. O ABA sintético disponível comercialmente é a mistura de quantidades aproximadamente iguais das formas S e R;
- Em respostas a longo prazo ao ABA, como na maturação de sementes, ambos os enantiômeros são ativos;
- Em outras respostas, como no fechamento estomático, o enantiômero S é mais ativo.
- As técnicas mais utilizadas atualmente para detecção do ABA se baseiam na cromatografia gasosa (detecta [ABA] tão baixa quanto  $10^{-13}$  g) ou na cromatografia líquida de alta eficiência (HPLC). Os imunoenaios são também altamente eficientes.

**Biossíntese e metabolismo do ABA através da rota dos terpenoides.**

**ZEP (epoxidase da zeaxantina): induzida nas sementes e nas raízes sob forte estresse hídrico;**

**NCED: Dioxigenase do 9'-cis-epóxi carotenoide;**

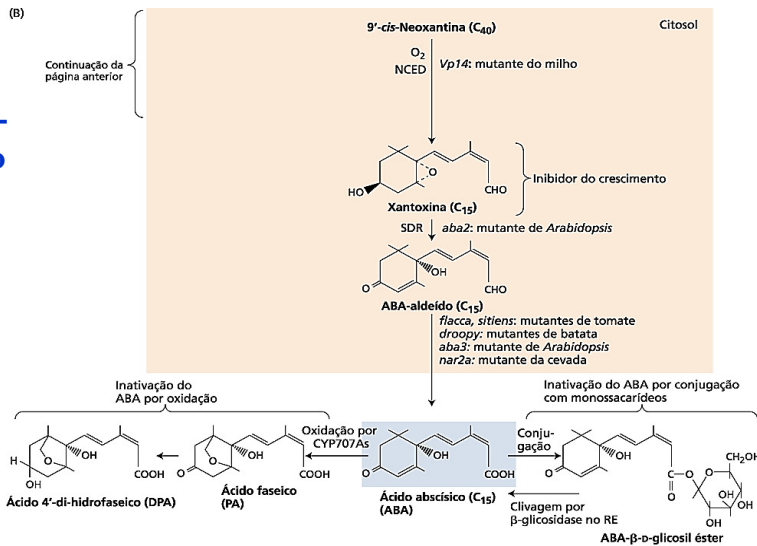


**FIGURA A3.10** Biossíntese e metabolismo do ABA. Em plantas superiores, o ABA é sintetizado via rotas dos terpenoides (ver Capítulo 13), assim como as citocininas, brassinosteroides, e giberelinas (ver Capítulos 21, 24, e 20, respectivamente). Alguns mutantes deficientes em ABA, úteis na elucidação da rota, são mostrados nas etapas em

que são bloqueados. As rotas para o catabolismo do ABA incluem a conjugação para formar ABA-β-o-glicosil éster ou a oxidação para formar ácido fáselico e, então, ácido di-hidrofáselico. NCED, 9'-cis-epoxi-carotenoide dioxigenase; ZEP, zeaxantina epoxidase. A rota ocorre em dois compartimentos, (A) plastídeo; (B) citosol (ver página seguinte).

**SDR: enzima semelhante a desidrogenase/redu-tase codificada pelo locus ABA2 de Arabdopsis;**

**AAO: família de oxidases do abscísico-aldeído diferentemente reguladas (tem Mo como cofator).**

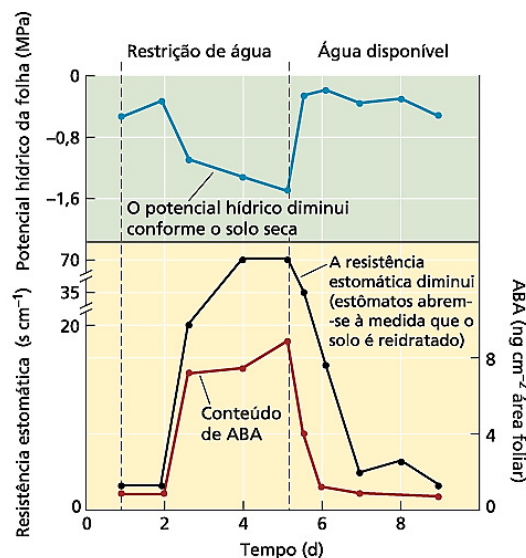


**FIGURA A3.10** (Continuação)

## As concentrações de ABA são altamente variáveis nos tecidos

A biossíntese e as concentrações de ABA podem variar muito em tecidos específicos durante o desenvolvimento ou em resposta às mudanças das condições ambientais.

- Nas sementes em desenvolvimento os níveis de ABA podem aumentar 100 vezes em poucos dias, chegando a quantidades micromolares e, depois, decair a níveis muito baixos à medida que a maturação prossegue.
- Sob condições de estresse hídrico, o ABA nas folhas pode aumentar em 50 vezes dentro de 4 a 8 horas.



**FIGURA 23.4** Alterações no potencial hídrico, na resistência estomática (o inverso da condutância estomática) e na concentração de ABA em milho, em resposta ao estresse hídrico. À medida que o solo seca, o potencial hídrico da folha diminui e o conteúdo de ABA e a resistência estomática aumentam. A irrigação reverteu o processo (de Beardsell e Cohen, 1975).

**O ABA fecha os estômatos em resposta ao estresse hídrico**

**Sob condições de estresse hídrico, o teor de ABA nas folhas pode aumentar em 50 vezes dentro de 4 a 8 horas. E após irrigação, o nível de ABA retorna ao normal no mesmo período de tempo (4 a 8 horas).**

Parte desse aumento é devido à elevação da expressão de enzimas da biossíntese, que dependem especificamente do tecido e da sinalização:

- **a NCED é induzida em todos os tecidos;**
- A ZEP (epoxidase da zeaxantina) é induzida nas sementes e nas raízes sob forte estresse hídrico;
- **as AAOs são diferentemente induzidas em tecidos sob estresse;**
- a SDR é induzida por açúcar, mas não por desidratação.

O mecanismo pelo qual o estresse hídrico é percebido pelas células não foi ainda identificado, mas deve envolver sensores de turgor celular ou sensores osmóticos.

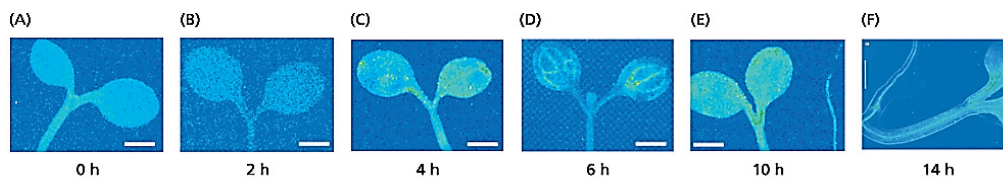
**Assim como em outros hormônios, a concentração de ABA livre no citosol é também regulada pela degradação, compartimentalização, conjugação e pelo transporte.**

- O ABA citosólico aumenta durante o estresse hídrico como resultado de sua síntese nas folhas, redistribuição nas células do mesófilo, importação das raízes e movimentação a partir de outras folhas. A concentração de ABA diminui após irrigação, devido à sua degradação e à sua exportação das folhas, bem como ao decréscimo da taxa de síntese;
- **Da mesma forma, mudanças nos níveis de ABA em sementes refletem uma alteração no balanço entre síntese e inativação;**
- A inativação do ABA pode ocorrer tanto pela oxidação a ácido faseico (PA) e ácido 4-di-hidrofaseico (DPA), quanto pela conjugação com outra molécula, como um monossacarídeo.

## O ABA é translocado no tecido vascular

O ABA é transportado tanto pelo xilema quanto pelo floema, mas ele é mais abundante na seiva do floema;

Estudos utilizando a ativação de gene-repórter dependente de ABA, a qual reflete a localização de suas concentrações, indicaram que, o ABA acumula-se primeiramente no tecido vascular da parte aérea e somente mais tarde aparece nas raízes e nas células-guardas.



**FIGURA 23.5** Dinâmica de resposta do gene-repórter, dependente do ABA, ao estresse hídrico percebido pela raiz. As raízes das plântulas da linhagem repórter pAtHB6::LUC foram submetidas a estresse hídrico e a emissão luminosa, dependente de luciferase (luz azul e manchas verdes), foi registrada nos tempos indicados. A expressão

dependente do ABA foi observada nos hipocótilos em 2h, nervuras cotiledonares em 4h e a distribuição através dos cotilédones em 6h, mas não apareceu nas raízes antes de 10h. Barras correspondem a 1mm (de Christmann et al., 2005).

Embora a concentração de 3  $\mu\text{M}$  do ABA seja suficiente para fechar os estômatos, nem todo o ABA da corrente xilemática alcança as células-guardas.

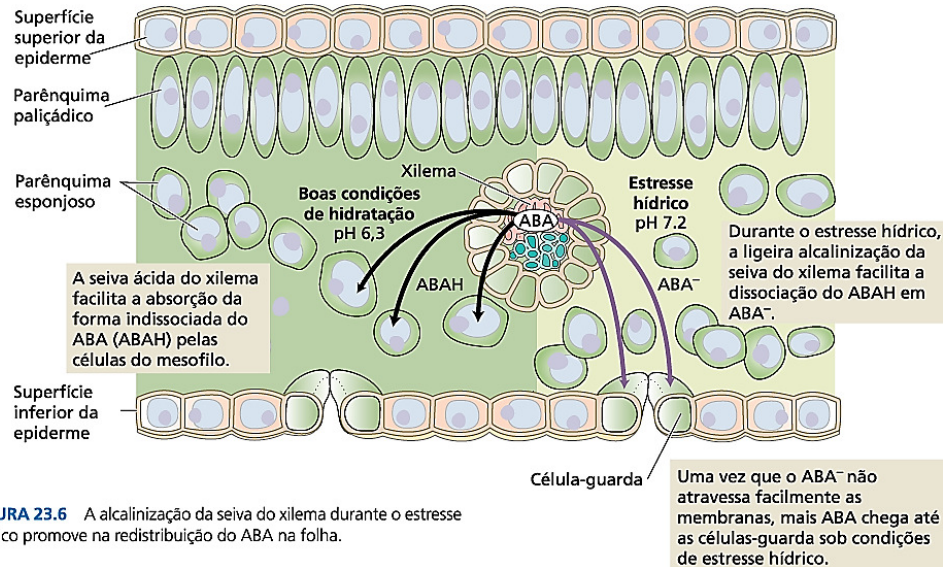
Contudo, durante as etapas iniciais do estresse hídrico, o pH da seiva do xilema torna-se alcalino, aumentando do pH 6,3 para o pH 7,2.

A alcalinização do apoplasto induzido pelo estresse favorece a produção da forma dissociada ABA<sup>-</sup>.

Ao mesmo tempo, o estresse hídrico acidifica o citossol, contribuindo para a liberação do ABA de seus locais de síntese e reduzindo a absorção das células do mesófilo



**As alterações do pH aumentam a quantidade de ABA que chega às células-guardas por meio da corrente de transpiração durante o estresse hídrico**



**FIGURA 23.6** A alcalinização da seiva do xilema durante o estresse hídrico promove a redistribuição do ABA na folha.

**Desta forma, o ABA pode ser redistribuído na folha sem que a sua quantidade total seja aumentada.**

**Por esse motivo, o aumento no pH da seiva do xilema pode funcionar como um sinal adicional das raízes, promovendo o início do fechamento estomático.**

## ROTAS DE TRANSDUÇÃO DE SINAL DO ABA

**Receptores do ABA:** os candidatos a receptores incluem diversas classes de proteínas;

❖ **Sinalizadores secundários** (amplificação): incluem  $Ca^{2+}$ , EROs, nucleotídeos cíclicos e fosfolipídios,  $IP_3$ , NO.

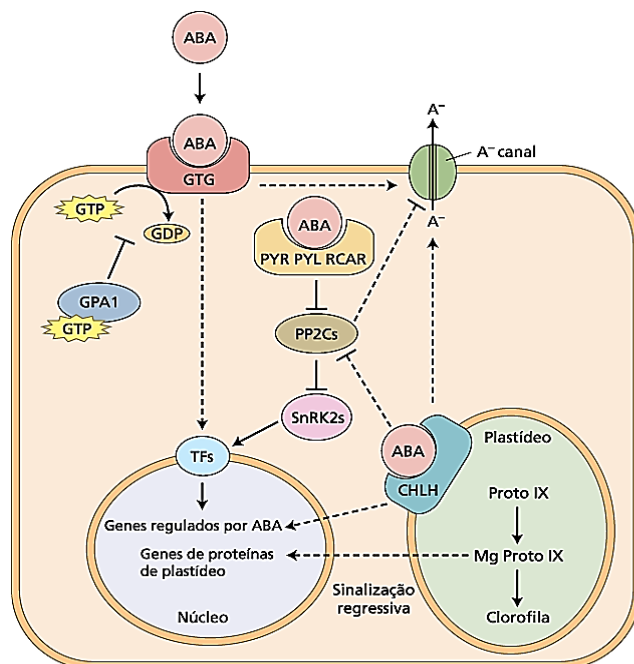
❖ **Tipos de resposta:**

✓ **Respostas rápidas ou de curto prazo:** envolvem alteração no fluxo de íons através das membranas, podendo envolver regulação gênica. **Ex: Fechamento dos estômatos;**

✓ **Respostas lentas ou de longo prazo:** envolvem inevitavelmente grandes mudanças no padrão de expressão gênica: **Ex: Maturação de sementes.**

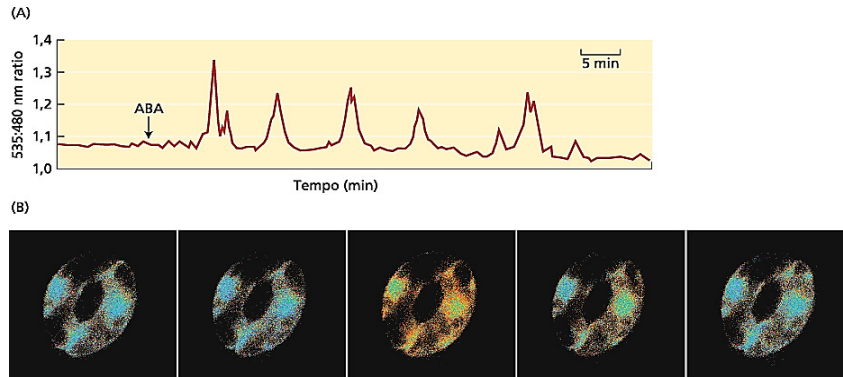
– **Indução** → elementos de resposta ao ABA (ABRE); **Ex: VP1** (atua como repressor da transcrição de genes regulados pelas GA).

– **Repressão** → elementos de resposta ao GA (GARE). **Ex: GA-MYB** (fator de transcrição).



**FIGURA 23.7** Um modelo de interação do ABA com três classes de candidatos a receptores. Os receptores de ABA identificados até o momento estão localizados no plastídeo (CHLH), membrana plasmática (GTG1 e GTG2), citosol e núcleo (PYR/PYL/RCAR). Todos medeiam efeitos do ABA, tanto a expressão gênica quanto o influxo envolvido na regulação estomática (representada, por simplicidade, pelo canal A<sup>-</sup>). Contudo, o cruzamento entre os eventos de sinalização *a jusante* ainda não estão claros. PP2Cs, dado ABI de proteínas fosfatases; SnRKhs, cinases relacionadas a SNF; TFs, fatores de transdução, incluindo fatores de transcrição de ligação a ABRE. Linhas contínuas, interações direta; linhas tracejadas, interações desconhecidas; setas, regulação positiva; barras, repressão.

## A sinalização do ABA envolve tanto rotas dependentes quanto independentes do cálcio



**FIGURA 23.8** O ABA induz oscilações de cálcio em células-guarda de *Arabidopsis*, as quais são detectadas pela expressão transgênica de *yellowameleon*, uma proteína-corante indicadora de cálcio. (A) Repetidas oscilações transitientes do cálcio, induzidas pelo ABA, estão indicadas pelo aumento da taxa de emissão de fluorescência a 535 e 480nm. (B) Imagens de fluorescência pseudocoloridas de células-guarda de *Arabidopsis*; azul, verde, amarelo e vermelho representam o aumento citosólico das concentrações do cálcio (de Schroeder et al., 2001).

**Imagens diretas da oscilação de cálcio sustentam a hipótese de que um aumento no cálcio citosólico, parcialmente obtido das reservas intracelulares, é o responsável pelo fechamento estomático induzido pelo ABA.**

**Embora a resposta do cálcio induzida pelo ABA seja uma característica-chave do modelo atual para o fechamento estomático promovido pelo ABA, ele é capaz de induzir o fechamento estomático mesmo em células-guardas que não apresentam aumento no cálcio citosólico.**

**Isto é, o ABA parece ser capaz de atuar por meio de uma ou mais rotas independentes do cálcio. Por exemplo, o ABA causa a alcalinização do citosol de cerca de pH 7,7 para 7,9, a qual pode levar à ativação de canais de efluxo de  $K^+$  e ao fechamento estomático.**

## O metabolismo de lipídios induzido pelo ABA gera mensageiros secundários

Vários mensageiros derivados de lipídios [os fosfoinosítídeos (InsP<sub>3</sub> e InsP<sub>6</sub>), DAG, esfingosina-1-fosfato (S1P) e o ácido fosfatídico], bem como enzimas que os produzem e os degradam, estão envolvidos em múltiplos circuitos de retroalimentação e rotas que amplificam a sinalização do ABA.

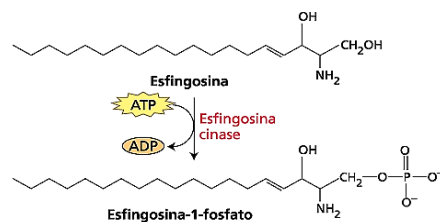


FIGURA 23.9 Ativada pelo ABA, a esfingosina cinase catalisa a fosforilação da esfingosina a esfingosina-1-fosfato.

## Proteínas cinases e fosfatases regulam etapas importantes da sinalização do ABA

Quase todos os sistemas de sinalização biológica envolvem reações de fosforilação e desfosforilação de proteínas em alguma etapa da rota. Assim, a sinalização do ABA não é exceção.

Tanto estudos bioquímicos quanto genéticos identificaram numerosas famílias de proteínas cinases e fosfatases mediando aspectos específicos da sinalização do ABA.

## O ABA regula a expressão gênica

Após os processos iniciais de transdução de sinal do ABA, este causa alterações na expressão gênica.

O ABA regula a expressão de numerosos genes durante a maturação de semente, aclimatação a condições de estresse, como a seca, adaptação a baixas temperaturas e tolerância à salinidade (estresse salino).

Supõe-se que os genes induzidos pelo ABA e pelos estresse contribuam para os aspectos adaptativos da tolerância induzida.

### A ativação gênica pelo ABA é mediada por fatores de transcrição

1. Produção de ABA e de uma diversidade de fatores de transcrição em resposta a sinais do desenvolvimento ou ambientais.

2. A sinalização dependente de fosfolipase D (PLD), a regulação por microRNA (miRNA) e a ativação de muitas cinases estão implicadas na ativação de fatores de transcrição pelo ABA. Os promotores dos genes regulados por ABA possuem diferentes combinações de sítios de reconhecimento (MYBR, MYCR, etc.), que podem se ligar a vários membros das famílias de fatores de transcrição correspondentes. Múltiplos membros de cada classe da família de fatores de transcrição participam da sinalização do ABA.

3. Além de formarem homo e heterodímeros dentro das famílias, alguns desses fatores interagem reciprocamente e com componentes adicionais da maquinaria de transcrição. A combinação específica determina a extensão da ativação ou da repressão de um determinado gene.

4. Alguns genes de fatores de transcrição possuem regulação cruzada e são autorregulados, aumentando, em alguns casos, a resposta do ABA por retroalimentação positiva.

5. Na ausência do ABA, esses fatores de transcrição de ABA (ABI) são degradados via proteassomo.

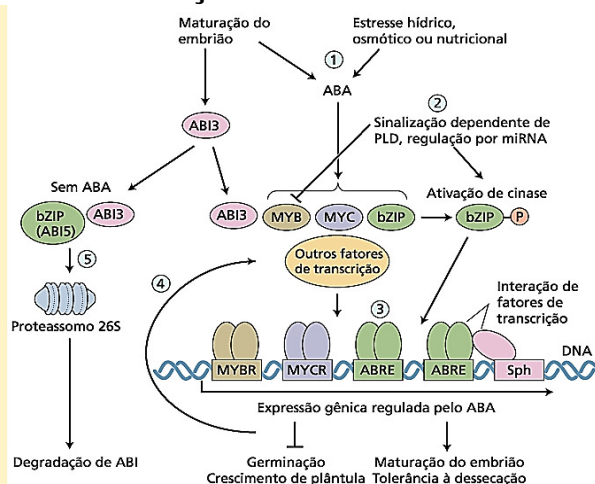


FIGURA 23.10 Mecanismos reguladores e fatores transcripcionais que medeiam a expressão gênica regulada pelo ABA.

## **Efeitos do ABA na fisiologia e no desenvolvimento**

O principal papel do ABA é regular o início e a manutenção da dormência de sementes e de gemas e as respostas do vegetal ao estresse, em particular ao estresse hídrico.

Além disso, o ABA pode influenciar outros aspectos do desenvolvimento vegetal por interação, geralmente como um antagonista, com auxina, citocinina, giberelina, etileno e brassinosteroides.

## **O ABA regula a maturação das sementes**

O desenvolvimento das sementes pode ser dividido em três fases com duração aproximadamente igual:

1. Caracterizada pela divisão celular e diferenciação dos tecidos, o zigoto sofre embriogênese e o tecido do endosperma prolifera;
2. As divisões celulares cessam e compostos de armazenamento são acumulados;
3. O embrião de uma semente “ortodoxa torna-se tolerante à dessecação e a semente desidrata, perdendo mais de 90% de água. Como consequência da desidratação, o metabolismo cessa e a semente entra em um estado quiescente (latência). Em alguns casos, as sementes tornam-se dormentes.

Diferente das sementes quiescentes que germinam após a reidratação, as sementes dormentes necessitam de tratamento adicional ou de sinalização para que a germinação ocorra.

Ao contrário das sementes ortodoxas as sementes recalcitrantes não completam esta fase, apresentando elevado conteúdo de umidade na maturidade e não toleram dessecação.

As duas últimas fases resultam na produção de sementes viáveis e com recursos adequados para sustentar a germinação, bem como a capacidade para retardar a germinação por semanas e até anos antes de reiniciar o crescimento.

O conteúdo de ABA nas sementes é muito baixo no início da embriogênese, atingindo os níveis mais elevados na fase intermediária desse processo e, então diminui gradualmente, reduzindo os níveis à medida que a semente atinge a maturidade.

Portanto, existe um grande pico de acúmulo de ABA na semente, correspondente ao período entre as fases intermediária e tardia da embriogênese.

O balanço hormonal das sementes é complexo devido ao fato de que nem todos os tecidos possuem o mesmo genótipo.

- A testa é originada dos tecidos maternos;
  - O zigoto e o endosperma são originados das plantas parentais.
- O genótipo zigótico controla a síntese do ABA no embrião e no endosperma e é essencial para a indução da dormência;
- O genótipo materno controla o primeiro e principal pico de acúmulo de ABA, auxiliando na inibição da viviparidade na fase intermediária da embriogênese.

### O ABA inibe a germinação precoce e a viviparidade

**FIGURA 23.3** A germinação precoce envolve a germinação de sementes no fruto enquanto estão ainda ligados à planta. A figura apresenta a germinação precoce do mutante *viviparous 14* ABA-deficiente (*vp14*) de milho. A proteína VP14 catalisa a clivagem dos 9-*cis*-epóxi-carotenoides para formar xantoxina, um precursor do ABA (cortesia de Bao Cai Tan e Don McCarty).

**A viviparidade é uma característica de muitas sementes deficientes em ABA.**





## **O ABA promove o acúmulo de reservas nas sementes e a tolerância à dessecação**

**Durante as fases intermediária e tardia da embriogênese, quando os níveis de ABA são mais elevados, as sementes acumulam compostos de reserva que sustentarão o crescimento da plântula.**

**Outra importante função do ABA no desenvolvimento da semente é promover a aquisição de *tolerância à dessecação*.**

**À medida que as sementes em amadurecimento começam a perder água, os embriões acumulam açúcar e as proteínas LEA (*late embryogenesis abundant*); acredita-se que essas moléculas interajam para formar um estado cristalino, envolvido na tolerância à dessecação.**

## **A dormência de sementes pode ser regulada por ABA e por fatores ambientais**

- Durante a maturação da semente, o embrião desseca e entra em uma fase quiescente.**
- A germinação da semente pode ser definida como a retomada do crescimento do embrião da semente madura, que depende das mesmas condições ambientais das quais depende o crescimento vegetativo:**
- a água e o oxigênio devem estar disponíveis, a temperatura deve ser adequada e não devem existir substâncias inibidoras.**

- Em muitos casos, **uma semente viável não irá germinar, mesmo se todas as condições ambientais para o crescimento sejam satisfeitas.**
- Fenômeno denominado de **DORMÊNCIA DE SEMENTES.**
- **A dormência de sementes induz um retardo temporal no processo de germinação, fornecendo um tempo adicional para a dispersão da semente por distâncias geográficas maiores.**
- **A dormência de semente pode ser o resultado da dormência imposta pela testa, da dormência do embrião ou de ambas.**

### TIPOS DE DORMÊNCIA DE SEMENTES

- ❖ **Dormência imposta pela testa ou outros tecidos circundantes (endosperma, pericarpo ou órgãos extraflorais) pode ocorrer pelos seguintes mecanismos:**
  - **Impedimento da absorção de água;**
  - **Restrição mecânica;**
  - **Interferência com as trocas gasosas;**
  - **Retenção de inibidores;**
  - **Produção de inibidores.**

- ❖ **Dormência do embrião (fisiológica ou endógena) devido à presença de inibidores, especialmente ABA, bem como a ausência de promotores, tal como GA. A quebra da dormência é frequentemente associada com a diminuição da relação ABA/GA.**

**Fatores externos liberam a semente da dormência do embrião:**

1. Pós-maturação (necessitam de um tempo em condições secas, após a dispersão para redução da umidade);
2. Resfriamento (estratificação em sementes embebidas);
3. Luz (fotoblastia em sementes embebidas).

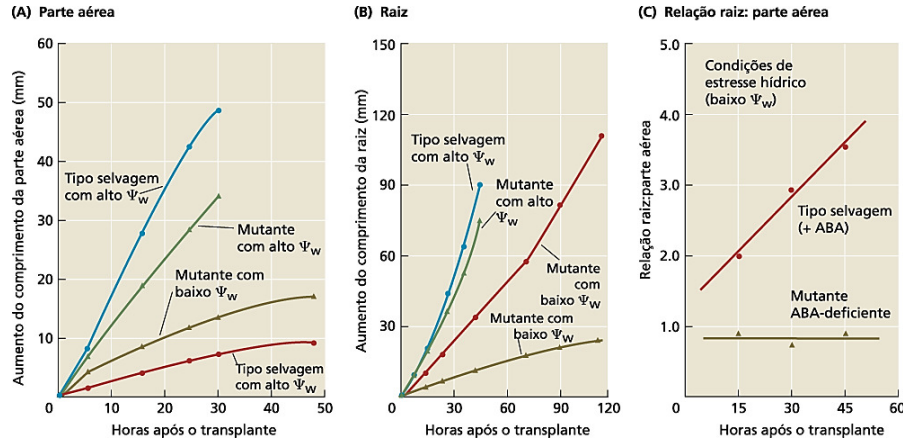
**A dormência da semente é controlada pela razão entre o ABA e GA**

O balanço ABA:GA é tanto ajustado quanto interpretado pela ação de fatores de transcrição.

A promoção da germinação pelo GA requer a destruição de proteínas da família DELLA, que reprimem a germinação, em parte, pelo aumento da expressão de proteínas que promovem a síntese de ABA.

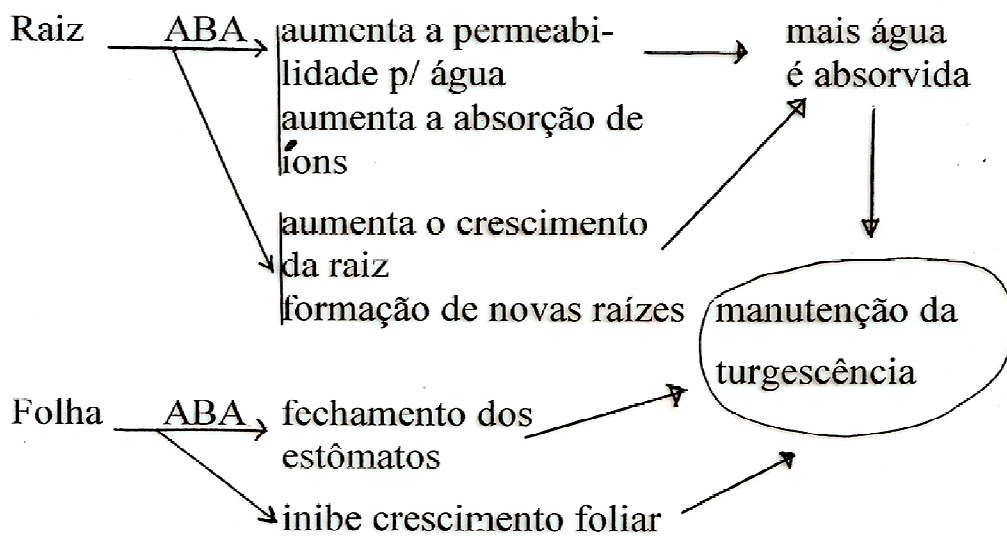
O aumento nos níveis do ABA, então, promove o aumento da expressão de fator(es) de transcrição ABI e de proteínas DELLA que inibem a germinação, gerando um circuito de retroalimentação positiva (Piskurewisk et al., 2008).

**Em baixos potenciais hídricos, o ABA promove o crescimento das raízes e inibe o crescimento da parte aérea.**



**FIGURA 23.11** Comparação do crescimento de partes aéreas (A) e de raízes (B) de plantas normais de milho em comparação com mutantes deficientes em ABA (*viviparous, vp*) cultivadas em vermiculita e mantidas em potencial hídrico alto ( $\Psi_w = -0,03$  MPa) ou em potencial hídrico baixo ( $\Psi_w = -0,3$  MPa em A e  $-1,6$  MPa em B). O estresse hídrico (baixo  $\Psi_w$ ) diminui o crescimento tanto das raízes quanto das partes aéreas, comparado com os controles. (C) Sob condições de estresse hídrico (baixo  $\Psi_w$ , definido como uma leve diferença para parte aérea e raiz), a relação de crescimento da raiz, comparada com a parte aérea, é muito maior quando o ABA está presente (isto é, no tipo selvagem) do que quando ele não está presente (no mutante) (de Saab et al., 1990).

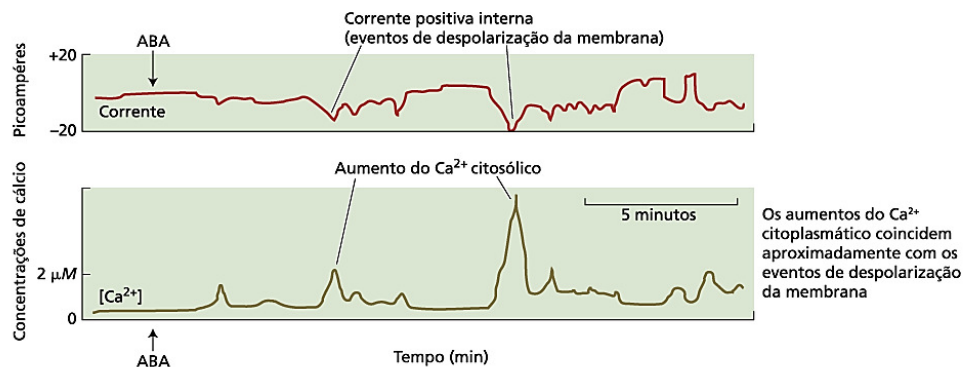
**ABSORÇÃO DE ÁGUA**



## Efeitos do ABA na fisiologia e no desenvolvimento

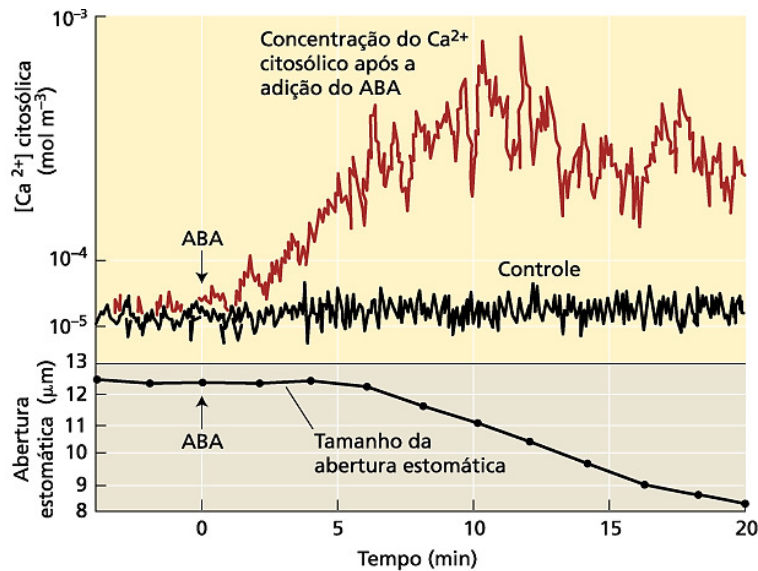
- **Promove a senescência independente do etileno – ABA promove a senescência e pode indiretamente aumentar a [etileno] que estimula a abscisão;**
- **O ABA é acumulado nas gemas dormentes. O avanço no conhecimento do papel desse hormônio na dormência das gemas, o qual se aplica principalmente para lenhosas perenes, encontra-se em atraso pela inexistência de um sistema genético adequado;**
- **O ABA fecha os estômatos em resposta ao estresse hídrico. O esclarecimento do papel do ABA nas respostas ao frio, à salinidade e ao estresse hídrico levou à sua caracterização como um hormônio do estresse.**

## O ABA regula canais de íons da membrana plasmática das células-guardas



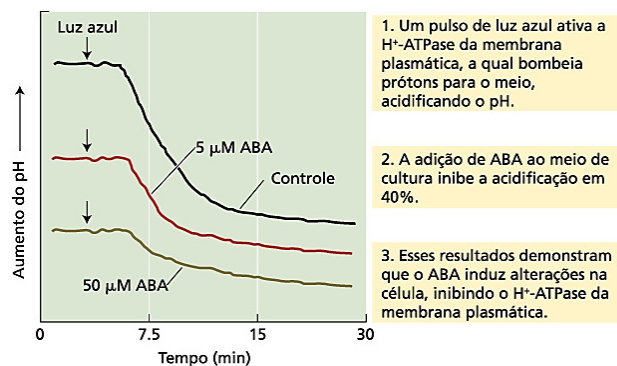
**FIGURA 23.12** Medições simultâneas da corrente positiva interna e aumentos das concentrações do Ca<sup>2+</sup> citoplasmático, ambos induzidos pelo ABA, em uma célula-guarda da fava (*Vicia faba*). A corrente foi medida pela técnica *patch clamp*\*; o cálcio foi medido com o uso de um corante indicador fluorescente. O ABA foi adicionado ao sistema no ponto indicado pela seta, em cada caso (de Schroeder e Hagiwara, 1990).

\* N. de T.: Desenvolvido para células animais, vem sendo utilizada para células vegetais. Por meio de uma leve pressão, um pequeno pedaço da membrana é retirado e fixado no ápice de um eletrodo. Essa técnica permite o estudo de canais iônicos quanto à seletividade, à abertura e ao fechamento, além da capacidade de ativação.

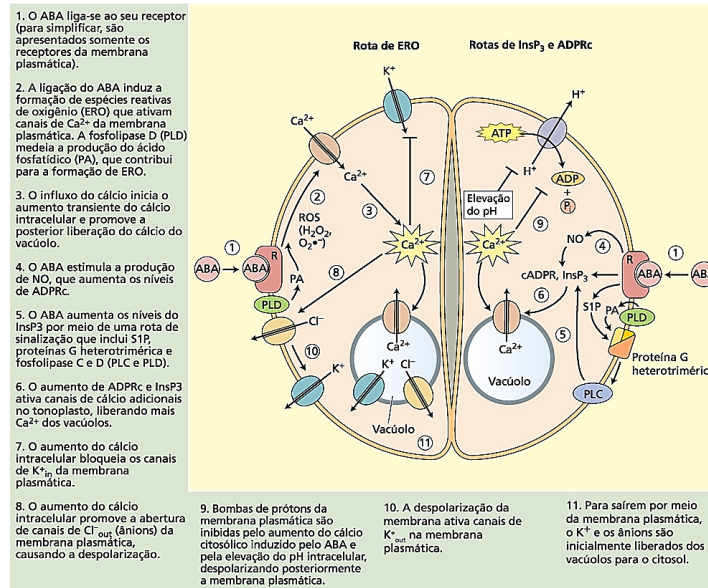


**FIGURA 23.13** Aumento da concentração do  $Ca^{2+}$  citosólico induzido pelo ABA nas células-guarda (painel superior) e da abertura estomática induzida pelo ABA (painel inferior). O aumento do  $Ca^{2+}$  inicia dentro de ~ 3 minutos, seguido pela diminuição da abertura estomática dentro de 5 minutos (de Mansfield e McAinsh, 1990).

## O ABA regula a $H^+$ -ATPase da membrana plasmática das células-guardas



**FIGURA 23.14** Inibição pelo ABA das bombas de prótons em protoplastos de células-guarda estimulada pela luz azul. Os protoplastos de células-guarda, em suspensão, foram incubados sob luz vermelha, sendo o pH do meio de suspensão monitorado com um eletrodo de pH. O pH inicial foi o mesmo em todos os casos (as curvas estão deslocadas para facilitar a visualização) (segundo Shimazaki et al., 1986).



**FIGURA 23.15** Modelo simplificado para a sinalização do ABA em células-guarda. O efeito líquido é a perda de ( $\text{K}^+$ ) e de seu ânion ( $\text{Cl}^-$  ou malato $^{2-}$ ) da célula. ADPRC, ADP-ribose cíclico;  $\text{InsP}_3$  = inositol 1,4,5-trifosfato; NO = óxido nítrico; PA, ácido fosfatídico; PLC, fosfolipase C; PLD, fosfolipase D; R, receptor; ERO, espécies reativas de oxigênio; S1P, esfingosina-1-fosfato.