



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

Izabella Fontenelle de Andrade

**Alterações Ultraestruturais das Folhas de *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae)
Durante a Tolerância à Dessecação**

**Rio de Janeiro
2018**

Izabella Fontenelle De Andrade

Alterações Ultraestruturais das Folhas de *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae)
Durante a Tolerância à Dessecação

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical) da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre.

Orientadora: Prof^a. Dra. Laura Jane Moreira Santiago – UNIRIO

Co-orientador: Prof. Dr. Ricardo Pereira Louro – UFRJ

Rio de Janeiro

2018

Catalogação informatizada pelo(a) autor(a)

F683 Fontenelle-Andrade, Izabella
Alterações Ultraestruturais das Folhas de
Barbacenia purpurea Hook. (Velloziaceae) Durante a
Tolerância à Dessecação / Izabella Fontenelle-Andrade.
-- Rio de Janeiro, 2018.
121 f

Orientadora: Laura Jane Moreira Santiago.
Coorientador: Ricardo Pereira Louro.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do
Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas, 2018.

1. Pleurostima purpurea. 2. Pecilohídrica. 3.
Subcelular. 4. Inselbergs. I. Moreira Santiago,
Laura Jane, orient. II. Pereira Louro, Ricardo,
coorient. III. Título.

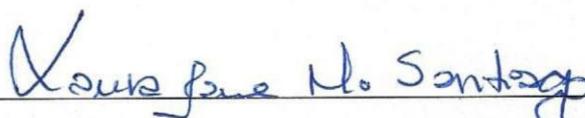
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

**Alterações Ultraestruturais das Folhas de *Barbacenia Purpurea* Hook. (Velloziaceae)
Durante a Tolerância à Dessecação**

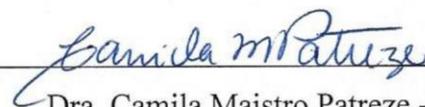
Por

Izabella Fontenelle de Andrade
Dissertação de Mestrado

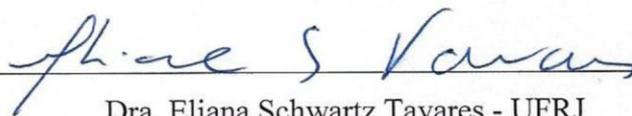
Banca Examinadora



Dra. Laura Jane Moreira Santiago - UNIRIO
(Presidente)



Dra. Camila Maistro Patreze - UNIRIO



Dra. Eliana Schwartz Tavares - UFRJ

Conceito: A

Fevereiro de 2018

AGRADECIMENTO

A dedicação a este trabalho só foi possível graças aos meus familiares que me acolheram com muito amor e conforto. Agradeço a todos os tios e primos, tio Mauri e tia Fátima, Patrícia, Tia Mira e tia Nidinha, tia Joice e tio Hélio, Isis (principalmente pelas caronas até o Fundão), para nomear alguns. Aos meus pais e irmãos queridos, pelo apoio incondicional, sou eternamente grata.

Agradeço a todos os meus amigos que longe ou perto sempre deram bons conselhos e estão sempre disponíveis para ajudar, mesmo que à distância. Especialmente: Ellen, por sempre me incentivar, Vicky e Daniel, pela companhia salvadora, Tuti, Ianna e Bárbara, pelas conversas engrandecedoras, às queridas amigas de Três Corações, Tatá e Fernanda, pela compreensão e a todos aqueles que são minha herança da UNIRIO, que fizeram parte da minha formação e me acompanharam durante todos esses anos.

Ao meu companheiro Luiz, pela paciência e empolgação contagiante. Sua dedicação me inspira diariamente. Muito obrigada por tudo.

Aos meus queridos orientadores, Laura e Ricardo, agradeço por todos estes anos de aprendizado e pela confiança depositada. A dedicação de vocês e amor pelo trabalho sempre serão meu maior incentivo. Nunca conseguirei agradecer suficientemente.

Agradeço ao professor Ulisses Garcia Casado Lins (*in memoriam*) e ao Venício Féo da Veig, do Laboratório de Microscopia Eletrônica, no Instituto de Microbiologia Professor Paulo de Góes (IMPPG), na Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) pela atenção, receptividade e contribuição fundamental para construção deste trabalho. Agradeço também ao Centro Nacional de Biologia Estrutural e Bioimagem (CENABIO), na UFRJ, especialmente a Adélia Mara Belém Lima e Rachel de Pinho Rachid, pela dedicação, carinho e paciência e principalmente pela oportunidade de operar microscópios eletrônicos de transmissão. Por fim, agradeço à CAPES pelo financiamento.

RESUMO

Plantas tolerantes à dessecação são capazes de sobreviver à perda excessiva de água e estão adaptadas às condições inóspitas dos afloramentos rochosos, onde podem atuar como plantas pioneiras. Diante das previsões de mudanças climáticas, o conhecimento sobre as alterações estruturais que ocorrem durante os períodos de dessecação e revivescência das espécies tolerantes e colonizadoras de ambientes adversos é primordial para desenvolver estratégias de conservação e para manutenção destes ecossistemas. Este trabalho tem como objetivo conhecer as alterações ultraestruturais das folhas de *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae), uma espécie pioneira e tolerante à dessecação encontrada nas montanhas rochosas do estado do Rio de Janeiro. Para tanto, plantas de *B. purpurea* com um ano, obtidas a partir de sementes coletadas no Morro da Urca, foram submetidas a desidratação por até 180 dias e reidratação mensal. Para análise de curso de tempo das mudanças estruturais, folhas de cada período de dessecação e reidratação foram fixadas, incluídas em resina e visualizadas ao microscópio óptico e de transmissão. No estado hidratado, as folhas de *B. purpurea* apresentaram células da epiderme e do parênquima com as suas organelas típicas e um único vacúolo central. No parênquima, os cloroplastos evidenciaram tilacóides e grana bem definidos. Entre o primeiro e o sétimo dias de suspensão da irrigação (DSI) não foram observadas alterações estruturais em relação à planta hidratada. No entanto, após 21 DSI as paredes celulares da epiderme e do parênquima formaram dobras, o citoplasma tornou-se plasmolisado, o vacúolo central fragmentou-se, as cristas mitocondriais não foram visualizadas e os plastos do parênquima tornaram-se dessicoplastos. Após submetidas a reidratação, as folhas desidratadas apresentaram recuperação estrutural. Nas folhas com 30 DSI, o início da recuperação ocorreu após 12 horas de reidratação (HR), o que foi observado após 24 HR nas folhas com 60 DSI, enquanto nas folhas com 90 DSI e 120 DSI a recuperação foi observada somente após 48 HR. Nas plantas com 150 DSI, a recuperação foi iniciada após 72 HR e com 180 DSI as folhas não se recuperaram. Estes resultados indicam que o tempo de imposição de seca reduz a velocidade de recuperação da organização celular e estas plantas de *B. purpurea* são tolerantes à dessecação por até 150 dias de suspensão da irrigação.

Palavras-Chave: *Pleurostima purpurea*, Pecilohídrica, subcelular, cloroplastos, dessecação, inselbergs.

ABSTRACT

Desiccation-tolerant plants are able to survive extreme water loss, and are adapted to the inhospitable conditions on rock mountains, where they may act as pioneer plants. Due to climate changes, understanding the structural changes that take place during desiccation and recovery periods of tolerant species colonizing harsh environments is of prime importance to establish strategies on conservation and maintenance of such ecosystems. This work aims to elucidate the ultrastructural changes in leaves of *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae), a pioneer desiccation-tolerant species that occurs on rock outcrops in the state of Rio de Janeiro. For this purpose, one-year-old plants of *B. purpurea*, grown from seeds collected in Morro da Urca, were subjected to dehydration for up to 180 days and rehydrated monthly. For time course analysis of structural changes, leaves from each period of dehydration and rehydration were fixed, embedded in resin and viewed by both optical and electron transmission microscopes. The hydrated leaves of *B. purpurea* showed both epidermal and parenchyma cells with their typical organelles and one central vacuole. In the parenchyma, chloroplasts presented well-defined thylakoids and grana. Between the first and the seventh day of water withholding (DWW), there were no structural alterations compared to the hydrated plant. However, after 21 DWW, the epidermal and parenchyma cells formed folded walls, plasmolyzed cytoplasm, the central vacuole became fragmented, the inner mitochondrial membrane were not observed and in the parenchyma, the plastids became desiccoplasts. The rehydrated leaves recovered their structures. In leaves from 30 DWW, recovery begins after 12 hours of rehydration (HR), which begins after 24 HR in leaves from 60 DWW, while leaves with 90 DWW and 120 DWW recovered only after 48 HR. In plants submitted to 150 DWW recovery starts after 72 HR and after 180 DWW the leaves do not recover upon rehydration. These results indicate that the time of drought imposition reduces the speed of structural cell recovery and that these one-year-old plants of *Barbacenia purpurea* remain viable after 150 days of water withholding.

Key-words: *Pleurostima purpurea*, poikilohydric, subcellular, chloroplasts, desiccation, inselbergs.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Plantas de <i>Barbacenia purpurea</i> Hook. (Velloziaceae) no Monumento Natural do Pão de Açúcar e da Urca, no Rio de Janeiro.....	28
Figura 2. Influência do tempo de dessecação sobre a recuperação das plantas de <i>Barbacenia purpurea</i>	36
Figura 3. Plantas de <i>Barbacenia purpurea</i> hidratadas e durante a desidratação e processos de reidratação entre 30 e 60 dias de suspensão da irrigação (DSI).	47
Figura 4. Plantas de <i>Barbacenia purpurea</i> durante a desidratação e os processos de reidratação entre 90 e 180 dias de suspensão da irrigação (DSI).	48
Figura 5. Anatomia de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> durante a desidratação, em corte transversal.	49
Figura 6. Anatomia de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> no estado dessecado e nas horas iniciais de reidratação, em corte transversal.	50
Figura 7. Anatomia de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> durante a reidratação, em corte transversal.	51
Figura 8. Anatomia de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> nas horas finais de reidratação, em corte transversal.	52
Figura 9. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> no estado hidratado.	53
Figura 10. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 7 dias de suspensão da irrigação.	54
Figura 11. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> 21 dias de suspensão da irrigação.	55
Figura 12. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 30 dias de suspensão da irrigação.	56
Figura 13. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 30 dias de suspensão da irrigação, após 1 hora de reidratação.	57
Figura 14. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 30 dias de suspensão de irrigação, após 2 horas de reidratação.	58
Figura 15. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 30 dias de suspensão da irrigação, após 4 horas de reidratação.	59
Figura 16. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 30 dias de suspensão da irrigação, após 12 horas de reidratação.	60

Figura 17. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> 30 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação.	61
Figura 18. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 30 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação.	62
Figura 19. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 30 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação.	63
Figura 20. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 60 dias de suspensão da irrigação, após 1 hora de reidratação.	64
Figura 21. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 60 dias de suspensão de irrigação, após 2 horas de reidratação.	65
Figura 22. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 60 dias de suspensão da irrigação, após 4 horas de reidratação.	66
Figura 23. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 60 dias de suspensão da irrigação, após 12 horas de reidratação.	67
Figura 24. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 60 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação.	68
Figura 25. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 60 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação.	69
Figura 26. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 60 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação.	70
Figura 27. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 90 dias de suspensão da irrigação, após 1 hora de reidratação.	71
Figura 28. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 90 dias de suspensão da irrigação, após 2 horas de reidratação.	72
Figura 29. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 90 dias de suspensão da irrigação, após 4 horas de reidratação.	73
Figura 30. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 90 dias de suspensão da irrigação, após 12 horas de reidratação.	74
Figura 31. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 90 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação.	75
Figura 32. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 90 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação.	76

Figura 33. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 90 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação.	77
Figura 34. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 120 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação.	78
Figura 35. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 120 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação.	79
Figura 36. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 120 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação.	80
Figura 37. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 150 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação.	81
Figura 38. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 150 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação.	82
Figura 39. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 150 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação.	83
Figura 40. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 150 dias de suspensão da irrigação, após 96 horas de reidratação.	84
Figura 41. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 180 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação.	85
Figura 42. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 180 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação.	86
Figura 43. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 180 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação.	87
Figura 44. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 180 dias de suspensão da irrigação, após 96 horas de reidratação.	88
Figura 45. Ultraestrutura de folhas de <i>Barbacenia purpurea</i> com 180 dias de suspensão da irrigação, após 120 horas de reidratação.	89

SUMÁRIO

1.0. INTRODUÇÃO.....	13
1.1. O FENÔMENO DA DESSECAÇÃO E AS ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA EM PLANTAS.....	13
1.2. A RESPOSTA DE PLANTAS SENSÍVEIS.....	16
1.3. A TOLERÂNCIA À DESSECAÇÃO.....	17
1.3.1. Alterações Estruturais e Fisiológicas em Folhas de Plantas Tolerantes à Dessecação.....	18
1.3.2. O Cloroplasto e a Dessecação.....	19
1.3.3. Tolerância à Dessecação Quanto aos Níveis de Clorofila.....	22
1.3.4. O Processo de Reidratação.....	23
1.4. TOLERÂNCIA CONSTITUTIVA E TOLERÂNCIA INDUTIVA.....	24
1.5. O FENÔMENO DA DESSECAÇÃO E A FLORA DOS INSELBERGS.....	24
1.6. <i>Barbacenia purpurea</i> Hook.....	25
1.7. ESTADO DA ARTE.....	26
2.0. OBJETIVOS.....	29
3.0. MATERIAIS E MÉTODOS.....	30
3.1. COLETA DE AMOSTRAS.....	30
3.2. CULTIVO <i>IN VITRO</i> e <i>IN VIVO</i> DAS PLANTAS.....	30
3.3. EXPERIMENTOS DE TOLERÂNCIA À DESSECAÇÃO.....	31
3.4. FIXAÇÃO DAS AMOSTRAS.....	32
3.5. PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS E GRADES.....	32
4.0. RESULTADOS.....	33
4.1. CARACTERÍSTICAS DAS FOLHAS HIDRATADAS.....	33
4.2. CARACTERÍSTICAS DAS FOLHAS DURANTE A DESIDRATAÇÃO.....	34
4.3. CARACTERÍSTICAS DAS FOLHAS DURANTE OS PROCESSOS DE REIDRATAÇÃO.....	36
4.3.1. Folhas Reidratadas com 30 Dias da Suspensão da Irrigação.....	37

4.3.2. Folhas Reidratadas com 60 Dias da Suspensão da Irrigação	39
4.3.3. Folhas Reidratadas com 90 dias da Suspensão da Irrigação	41
4.3.4. Folhas Reidratadas com 120 Dias da Suspensão da Irrigação	43
4.3.5. Folhas Reidratadas com 150 Dias da Suspensão da Irrigação	44
4.3.6. Folhas Reidratadas com 180 Dias da Suspensão da Irrigação	45
5.0. DISCUSSÃO	90
6.0. CONCLUSÕES	102
7.0. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103

1.0. INTRODUÇÃO

1.1. O FENÔMENO DA DESSECAÇÃO E AS ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA EM PLANTAS

A conquista do ambiente terrestre pelas plantas foi possível graças a estratégias adaptativas, influenciadas pela grande diversidade de variáveis ambientais e flutuações climáticas, que contribuíram para a sobrevivência aos períodos de seca ou de disponibilidade irregular de água durante todo o seu ciclo de vida (PROCTOR e TUBA 2002, GRANT et al. 2017).

Em casos extremos, nos ambientes áridos e quentes, as espécies estão adaptadas às condições de alta evaporação associadas a uma precipitação baixa e irregular (LEAL et al. 2005). Em contraste, algumas espécies vegetais são capazes de sobreviver a temperaturas extremamente reduzidas a 2800 metros acima da superfície do mar (POREMBSKI e BARTHLOTT 2000).

Diante dos efeitos de mudanças climáticas, que devem envolver longos períodos de estiagem e elevação da temperatura média, estima-se que a alteração na distribuição de organismos possa determinar a extinção de espécies da flora e da fauna (WALTHER et al. 2002, ROOT et al. 2003, THOMAS et al. 2004, ANDERSON 2016). Além dos prejuízos à biodiversidade selvagem, as alterações climáticas também deverão afetar a produção agrícola devido à impossibilidade de sobrevivência de algumas espécies mais sensíveis a ambientes hostis, com a possibilidade de uma grave crise no consumo mundial de alimentos (BARTELS e SALAMINI 2001, MESQUITA et al. 2016).

Entre as adaptações que permitem a alguns grupos de plantas sobreviver em ambientes restritos ou severos, três tipos de estratégias são reconhecidos: a fuga, o retardo e a tolerância à seca (BEWLEY 1979, ROSSETTO 1997). A estratégia de sobrevivência da planta por “fuga” ou “escape” da seca é característica das plantas terófitas, que completam seu ciclo de vida rapidamente, encerrando-o com a produção de sementes, que germinarão quando as condições favoráveis forem restabelecidas (RAUNKIAER 1934, CAIN 1950, BEWLEY 1979, FARRANT e MOORE 2011). Também é observada a forma de vida geófitas, que se caracteriza pela senescência das partes aéreas da planta enquanto a parte subterrânea permanece viável durante a estação seca, como ocorre em bulbos, tubérculos ou rizomas (CAIN 1950, ROSSETTO 1997).

A estratégia de “retardo da seca” consiste na proteção através do investimento na formação de estruturas ou mecanismos que dificultam ou impeçam a dessecação. As espécies xerófitas, por exemplo, podem ser revestidas por depósitos de cutícula e ceras epicuticulares impermeáveis (LI et al. 2007, DAWALIBI 2012), e apresentar uma relação inversa entre a espessura da cutícula e a taxa de perda de água (RISTIC e JENKS 2002). Associada a estes componentes também é observada a suculência, a qual pode representar a presença de reserva de água em plantas de ambientes com restrição hídrica (MALES e GRIFFITHS 2017), ou a ocorrência de tricomas, cuja morfologia variada reduz a perda de água pela transpiração, podendo refletir a luz excessiva dependendo de sua posição (ROTH 1984, BOLHÀR-NORDENKAMPF e DRAXLER 1993, ELKAMALI et al. 2016).

Em algumas espécies, a condição de “retardo” deve-se ao dobramento da lâmina foliar, devido à presença de células buliformes na epiderme. Essas células são maiores, quando comparadas às demais células epidérmicas e a perda do seu turgor induz ao dobramento da folha (REDMANN 1985).

Quanto à sua fisiologia, as plantas que apresentam retardamento da seca podem apresentar as três vias fotossintéticas conhecidas como vias C3, C4 e CAM. O mecanismo C3 é menos frequente nas plantas com “retardo”, embora mais comum no reino vegetal e caracterizado pela carboxilação inicial do gás carbônico (CO_2) para formar ácido fosfoglicérico, um ácido com três carbonos, durante o ciclo de Calvin (CERLING et al. 1993). Na via C4, o gás carbônico reage com o fosfoenol piruvato para formar o ácido málico ou ácido aspártico, e nas células da bainha dos feixes ocorre liberação do CO_2 utilizado nas reações do ciclo de Calvin (HATCH 1987). A fotossíntese do tipo C4 permite o uso mais eficiente da água, principalmente devido ao mecanismo de concentração do CO_2 , que atua reduzindo a fotorrespiração, e é mais frequente nos vegetais que evoluíram em ambientes sujeitos a altas temperaturas e irradiação (HATCH 1987, EHLERINGER et al. 1991, SCHULZE et al. 1996, SAGE et al. 2004, WAY et al. 2014). A terceira via fotossintética é representada pelo sistema CAM (*Crassulacean acid metabolism*), frequente nas plantas suculentas de ambientes áridos e caracterizado pela separação temporal entre a realização da fotossíntese e o sequestro do carbono atmosférico. Esta via possibilita uma economia de água através dos estômatos que se abrem durante a noite, capturando o gás carbônico sem que haja perda significativa de água pela transpiração (JEFFREY 1987, PROCTOR e TUBA 2002, BARTLETT et al. 2014).

Na estratégia de “tolerância à seca”, algumas plantas são capazes de suportar uma moderada desidratação, mantendo um elevado conteúdo interno de água (HOEKSTRA et al. 2001), enquanto um outro grupo mais restrito apresenta o mecanismo de tolerância à dessecação. As plantas tolerantes à dessecação quando sofrem uma desidratação intensa, entram em anabiose ou anidrobiose, e são capazes de tolerar a seca extrema, recuperando-se após a reidratação (WALTER 1955, KEILIN 1959, BEWLEY 1979, CROWE et al. 1992, ALPERT 2005).

De uma forma geral, os esporos, grãos de pólen e sementes são resistentes aos períodos de baixa disponibilidade de água, enquanto a parte vegetativa da grande maioria das plantas é sensível (PROCTOR e TUBA 2002). Assim, durante a falta de água, os tecidos e órgãos sensíveis sofrem danos irreversíveis (TOLDI et al. 2009).

A parte vegetativa de representantes das Briófitas, Pteridófitas, e algumas Angiospermas apresentam adaptações que garantem grande tolerância ao estresse hídrico (GAFF 1971, GAFF 1977, RAVEN 1999, PROCTOR e TUBA 2002, FARRANT e MOORE 2011). Em alguns casos, células de determinados órgãos ou tecidos podem sofrer morte celular programada em detrimento do organismo como um todo (ROSSETTO 1992, LIU et al. 2007, WILLIAMS et al. 2015). Em *Eragrostis nidensis*, as plântulas e as folhas externas de plantas com filotaxia em roseta são sensíveis à dessecação, enquanto as sementes e as folhas mais internas são tolerantes (WILLIGEN et al. 2003).

De acordo com as adaptações à oscilação da disponibilidade de água, as plantas podem ser pecilohídricas, ou seja, tolerantes à dessecação e homeohídricas, quando são sensíveis a este estado fisiológico (WALTER 1931, WALTER 1955, RAVEN 1999, PROCTOR e TUBA 2002). O termo pecilohídricas foi inicialmente aplicado aos vegetais criptogâmicos (algas, briófitas, fungos e líquens), primeiros grupos taxonômicos onde a capacidade de tolerância à dessecação foi registrada, enquanto o termo homeohídricas foi utilizado para designar os demais vegetais fanerogâmicos, cuja tolerância não era inicialmente conhecida (WALTER 1955).

A divisão entre pecilohídricas e homeohídricas pode não representar casos opostos, mas sim um gradiente de possibilidades que, em conjunto, conferem uma ou outra condição fisiológica de adaptação. Desta forma, uma planta pode ser homeohídrica e apresentar características pecilohídricas, quando for necessário à sua sobrevivência (PROCTOR e TUBA 2002).

1.2. A RESPOSTA DE PLANTAS SENSÍVEIS

Em plantas sensíveis à dessecação, ou homeohídricas, o estresse causado pela falta de água acelera a senescência e a posterior abscisão das folhas, podendo assim contribuir para a redução de área foliar e consequente redução no gasto energético em condições desfavoráveis (RIVERO et al. 2007, GAUR et al. 2008, MININA et al. 2013).

Morfológicamente, quando expostas à seca, as plantas sensíveis podem apresentar uma torção nas lâminas foliares e mudanças na coloração das folhas (ROSSETTO 1997). A perda de água excessiva dá origem a uma série de danos permanentes às células e aos tecidos, acarretando um estresse mecânico pela saída de água do vacúolo e do citoplasma, e promovendo uma tensão na membrana plasmática, que se rompe causando a morte (DACE et al. 1998, BHATT et al. 2009). No citoplasma são observados vacúolos pequenos e irregulares, a membrana do núcleo pode perder sua integridade e a cromatina pode apresentar áreas de condensação como observado em *Barbacenia gentianoides* (ROSSETTO 1997).

Nestas plantas, os cloroplastos no estado dessecado podem evidenciar contorno íntegro com forma arredondada ou membrana externa rompida, uma vez que não apresentam mecanismos para proteção durante o estresse. Quando íntegros, seus tilacóides permanecem bem definidos e com grana dilatado, como observado em *Barbacenia gentianoides* e *Pisum sativum* (SHERWIN e FARRANT 1996, ROSSETTO 1997). As mitocôndrias podem não sofrer grandes modificações em relação àquelas observadas nas plantas hidratadas ou serem dificilmente identificadas, apresentando cristas reduzidas e pouco desenvolvidas (ROSSETTO 1997).

Durante a desidratação e a reidratação, as folhas de plantas sensíveis apresentam uma forte perda de eletrólitos, indicando que a membrana plasmática das células foi permanentemente afetada durante a seca (SHERWIN e FARRANT 1996, GEORGIEVA et al. 2005). Nestas plantas, a sensibilidade à perda excessiva de água pode reduzir de 30% a 70% o conteúdo de pigmentos fotossintéticos (SHERWIN e FARRANT 1996, GEORGIEVA et al. 2005).

1.3. A TOLERÂNCIA À DESSECAÇÃO

As plantas pecilohídricas, também conhecidas como plantas da ressurreição, possuem capacidade de suportar a perda de 80% a 90% do seu conteúdo relativo de água celular e, posteriormente, retomar o funcionamento normal de suas atividades fisiológicas, com o restabelecimento das condições hídricas favoráveis (WALTER 1931, WALTER 1955, GAFF 1971, GAFF 1972, BEWLEY 1979, TUBA 2008).

A tolerância à dessecação é comum em Briófitas e, menos frequente, em plantas vasculares, grupo no qual existem relativamente poucas Angiospermas com tolerância vegetativa à dessecação, embora estudos recentes indiquem o aumento de representantes com esta característica (GAFF 1971, PROCTOR 1990, OLIVER et al. 2005, MOORE e FARRANT 2015). Em Angiospermas, o caráter pecilohídrico é observado em diferentes famílias, onde se destacam as Scrophulariaceae, Myrothamnaceae, Cyperaceae, Poaceae e Velloziaceae (GAFF 1971, GAFF 1977). As Velloziaceae representam o maior número de espécies tolerantes, principalmente os gêneros *Xerophyta* e *Vellozia* (MEGURO et al. 1977, HALLAM e GAFF 1978a, GAFF 1987, ROSSETTO 1992, ROSSETTO 1997).

Durante a fase de dessecação, algumas substâncias podem ser acumuladas em órgãos específicos, possibilitando a recuperação estrutural e até mesmo o desenvolvimento de folhas novas. Em *Pitcairnia burchellii*, os rizomas acumulam amido durante a dormência, e na gramínea *Oropetium thomaeum*, houve um aumento na estocagem de corpúsculos lipídicos, representando uma provável fonte de energia para o restabelecimento do metabolismo, como ocorre nas sementes em condições de estresse (VANBUREN et al. 2017, VIEIRA et al. 2017a).

O processo de reidratação pode ocorrer de duas formas nas plantas tolerantes, pela via endoídrica, caracterizada pelo fenômeno de reidratação através da absorção da água pelas raízes, e através da via ectoídrica, em que a água retorna à planta através da superfície dos caules e folhas (BUCH 1945, PROCTOR 2000, ZÚÑIGA-GONZÁLEZ et al. 2016). Nas plantas endoídricas o tamanho é considerado um fator limitante, uma vez que a água transportada pelo xilema depende da pressão da raiz e da capilaridade (GAFF 1972, GAFF 1977, SHERWIN et al. 1998, SCHNEIDER et al. 2000, ALPERT 2005). Devido à restrição do deslocamento da água, não são observadas espécies tolerantes com mais de três metros de altura, e possivelmente, esta é uma das razões pela qual não existem

gimnospermas adultas com capacidade de tolerar a dessecação, enquanto as suas sementes possuem essa característica (ALPERT 2005).

1.3.1. Alterações Estruturais e Fisiológicas em Folhas de Plantas Tolerantes à Dessecação

Algumas características são comuns às plantas tolerantes à dessecação, independente da espécie. Entre elas, encontram-se o dobramento ou enrolamento da folha e a perda da coloração verde da lâmina foliar, com a sua substituição pela coloração amarelo-azulada, marrom-amarelada, amarelada ou uma leve coloração esverdeada (HALLAM e GAFF 1978a, HALLAM e GAFF 1978b, ROSSETTO 1992, AIDAR et al. 2017).

Durante a perda de água, são observados diferentes padrões de dobramento ou enrolamento foliar, o que possibilita a redução da interação da luz com as clorofilas, interpretado como uma forma de reduzir a produção de radicais livres prejudiciais à planta (FARRANT 2007, SUGUIYAMA et al. 2016). Formas características de dobramentos podem ser observadas, como folhas que podem se enrolar, dobrar-se sobre o caule ou dobrar-se apenas parcialmente ao longo da nervura central (SHERWIN e FARRANT 1998, FARRANT 2000, FARRANT et al. 2003).

As mudanças ultraestruturais que ocorrem lentamente durante a desidratação da planta são essenciais para a proteção celular durante o processo de dessecação, além de prepará-las para o processo de recuperação após a reidratação (ROSSETTO 1992). Uma dessecação rápida pode ser letal, mesmo para as plantas tolerantes (BEWLEY 1979, MEIRELLES 1990, CRUZ DE CARVALHO et al. 2017).

Nos vegetais, a organização das organelas e o grau de preservação da sua integridade variam de acordo com a espécie e idade da planta (BERGTROM et al. 1982). As folhas desseçadas apresentam células da epiderme e parênquimas clorofilianos com as paredes celulares dobradas como em *Xerophyta viscosa*, *Xerophyta elegans*, *Selaginella lepidophylla*, *Craterostigma wilmsii* e *Xerophyta plicata* (HALLAM e GAFF 1978a, HALLAM e GAFF 1978b, HALLAM e LUFF 1980a, ROSSETTO 1992, PLATT et al. 1997, COOPER e FARRANT 2002) e o citoplasma apresenta-se frequentemente plasmolisado, como ocorre em *Xerophyta viscosa*, *Xerophyta plicata*, *Pitcairnia burchellii* (ROSSETTO 1997, VIEIRA et al. 2017b).

Nas folhas submetidas a dessecação, os vacúolos tornam-se fragmentados, como observado em *Xerophyta viscosa*, *Polytrichum formosum*, *Selaginella lepidophylla*,

Sporobolus stapfianus e em *Craterostigma wilmsii* (PLATT et al. 1997, DALLA VECCHIA et al. 1998, FARRANT 2000, COOPER e FARRANT 2002, PROCTOR et al. 2006). Acredita-se que estes pequenos vacúolos sejam responsáveis por criar uma contrapressão na parede para impedir o colapso e a retração da membrana plasmática (FARRANT 2000). As mitocôndrias podem não sofrer alterações ou apresentar aumento de tamanho, mudanças na matriz e suas cristas podem permanecer visíveis ou pouco definidas (HALLAM e GAFF 1978a, PLATT et al. 1997, DALLA VECCHIA et al. 1998, PROCTOR et al. 2006).

Os feixes vasculares e as bainhas dos feixes podem ser discretamente alterados apresentando retração lateral ou, ocasionalmente, ausência de dobras nas paredes celulares das fibras esclerenquimáticas e dos tecidos vasculares (HALLAM e LUFF 1980a). Em ambos os casos, tais estruturas podem representar uma forma de suporte para a folha durante a dessecação, contribuindo para a rápida recuperação da sua estrutura após a reidratação (HALLAM e LUFF 1980a, MOORE et al. 2006).

Os plastos nas plantas dessecadas apresentam comportamento variado de acordo com a espécie, dependendo do habitat em que ocorrem e da extensão do período de seca (TUBA e LICHTENHALER 2011). Os tilacóides mantêm sua organização estrutural, a exemplo de *Craterostigma wilmsii*, *Myrothamnus flabellifolia*, *Xerophyta elegans* (SHERWIN e FARRANT 1996, ROSSETTO 1997), mas podem sofrer alterações quanto à organização e ao número, como observado em *Polytrichum formosum* e *Xerophyta elegans* onde foram verificados espaços entre suas membranas, além de uma redução no número de plastos (HALLAM e GAFF 1978b, HALLAM e LUFF 1980b, SHERWIN e FARRANT 1996, PROCTOR et al. 2006).

1.3.2. O Cloroplasto e a Dessecação

Nas plantas, a fotossíntese é regulada pelo desenvolvimento e por fatores externos incluindo as situações de estresse (HSIAO 1973, CAEMMERER e FARQUHAR 1981). O processo da fotossíntese ocorre nos cloroplastos, organelas constituídas basicamente por um sistema de lamelas imersas em uma matriz, ou estroma, envolvidos por membrana, apresentando majoritariamente água, enzimas, ácidos nucleicos, pigmentos, lipídios e carboidratos. O sistema lamelar é um complexo de duas membranas lipoprotéicas que se

sobrepõem, formando os tilacóides onde estão contidas as clorofilas e os carotenóides (MENKE 1962).

A disposição dos tilacóides pode alterar de acordo com a espécie e tipo de plasto. Os cloroplastos podem apresentar grana estruturado ou não (MENKE 1962) e no seu estroma podem ser observados grãos de amido e plastoglóbulos, que podem variar de acordo com a espécie, condições ambientais e idade da planta (JENKINS et al. 1993).

Nas membranas dos tilacóides, além das clorofilas, encontram-se enzimas e carotenóides. As moléculas de clorofilas localizam-se próximas às enzimas, de forma a permitir a transferência de energia entre os fotossistemas. Os carotenóides, pigmentos acessórios à fotossíntese, desempenham o papel de pigmento antena, captando comprimentos de onda que não são absorvidos pelas clorofilas e contribuindo para a proteção contra os danos oxidativos (LARSON 1988).

Uma vez que o aparato fotossintético é sensível a danos durante a perda de água, a manutenção de suas características durante a desidratação ou o rápido reparo, após a reidratação, são necessários para a recuperação da atividade fotossintética (DINAKAR et al. 2012). Durante o estresse pela seca, alguns sinais são identificados, resultando na redução da taxa de fotossíntese (SHAO et al. 2008). Inicialmente, sinais de mudanças fisiológicas podem ser percebidos pelo sistema radicular, promovendo a perda de turgor e redução do potencial hídrico nas folhas (REDDY et al. 2004, SHAO et al. 2008). Em seguida, os estômatos se fecham, ocasionando a redução da captação de gás carbônico, e, conseqüentemente, o declínio da atividade de enzimas como a Rubisco, contribuindo, assim, para a redução na taxa de fotossíntese (SCHWAB et al. 1989, REDDY et al. 2004, DINAKAR et al. 2012). No entanto, quando a perda de água é excessiva, os estômatos se abrem novamente, de forma passiva (SCHWAB et al. 1989).

Em algumas espécies tolerantes à dessecação, acredita-se que os níveis de fotossíntese sejam mantidos logo após o fechamento dos estômatos através da assimilação do gás carbônico oriundo da respiração. A manutenção das reações fotoquímicas pode contribuir para uma rápida recuperação, caso a reidratação ocorra em pouco tempo, e só a partir de um período crescente de seca, o aparato fotossintético é danificado (AIDAR et al. 2014).

Algumas plantas tolerantes à dessecação apresentam um tipo diferente de plastos, denominados dessicoplastos, ou xeroplastos, termo proposto para diferenciar os plastos que se recuperam com a reidratação, dos cromoplastos e gerontoplastos, encontrados em

folhas senescentes (TUBA et al. 1993b, ROSSETTO 1997, INGLE et al. 2008). Nestas plantas, ocorre alterações nas estruturas dos plastos, tornando-os arredondados durante a desidratação foliar, e no estroma os tilacóides são substituídos por vesículas, permanecendo não funcionais até que haja reidratação das células. Embora ocorra a perda dos tilacóides com a desorganização das lamelas, a delimitação das membranas externas dos plastos permanece intacta (HALLAM e GAFF 1978a, HALLAM e LUFF 1980a, ROSSETTO 1992, SHERWIN e FARRANT 1996, FARRANT 2000). No processo de formação dos dessicoplastos os grãos de amido podem ser consumidos e o número de plastoglóbulos tende a aumentar (TUBA et al. 1993b, ZHANG et al. 2011).

Os plastos podem apresentar organização variada, de acordo com sua localização em uma mesma folha no estado dessecado. As células do mesófilo podem apresentar tilacóides distribuídos irregularmente pelo estroma, enquanto os plastos da bainha do feixe vascular apresentam o sistema de tilacóides desorganizado (DALLA VECCHIA et al. 1998).

Com base nas mudanças estruturais das vesículas, organização dos tilacóides e síntese de grãos de amido e plastoglóbulos, seis estágios foram caracterizados para a reorganização dos plastos durante a reidratação (INGLE et al. 2008). No primeiro estágio os dessicoplastos possuem numerosas vesículas que podem variar quanto ao tamanho e no segundo, ocorre mudança nas dimensões das vesículas, pela união de um ou mais elementos, apresentando a forma alongada. No terceiro estágio, os cloroplastos têm sua forma alterada, tornando-se alongados, as vesículas unidas formam os tilacóides e tem início a síntese de grãos de amido e no quarto estágio os tilacóides já assumem sua forma característica e os grãos de amido tornam-se maiores e mais numerosos. No quinto e sexto estágios os grana se tornam visíveis e constituídos por 3-4 membranas de tilacóides, que aumentam à medida que a hidratação ocorre. Após a reidratação, o aparelho fotossintético se recupera completamente, retomando a processos fisiológicos como a assimilação do gás carbônico (DINAKAR et al. 2012).

1.3.3. Tolerância à Dessecação Quanto aos Níveis de Clorofila

As plantas pecilohídricas se subdividem em espécies que podem reter ou perder seus pigmentos fotossintéticos durante a dessecação, sendo consideradas homeoclorófitas e peciloclorófitas, respectivamente (TUBA et al. 1998).

As homeoclorófitas são representadas pela maioria das plantas avasculares e pelas vasculares tolerantes à dessecação. A maioria das Pteridófitas e Angiospermas dicotiledôneas são consideradas homeoclorófitas (POREMBSKI e BARTHLOTT 2000). Essa estratégia está relacionada à preservação da integridade do aparato fotossintético nos cloroplastos através de mecanismos de proteção e/ou reparo contra as agressões fotooxidativas (SHERWIN e FARRANT 1998, FARRANT 2000, TUBA e LICHTENHALER 2011, DINAKAR et al. 2012).

As plantas peciloclorófitas perdem sua clorofila enquanto sofrem dessecação e o aparato fotossintético sofre desorganização por não haver investimento de energia na sua preservação. A estratégia peciloclorófitas evoluiu em resposta à alta irradiância em habitats onde a aridez é intermitente e é encontrada na maioria das monocotiledôneas tolerantes à dessecação (TUBA et al. 1994, TUBA et al. 1998, POREMBSKI e BARTHLOTT 2000). A redução da fotossíntese em associação à produção de antioxidantes pode evitar a fotooxidação durante o estresse pela seca (SHERWIN e FARRANT 1998, FARRANT 2000, DINAKAR et al. 2012).

Em algumas plantas como *Xerophyta viscosa*, a concentração de clorofilas pode chegar a níveis quase indetectáveis, enquanto em outras podem variar de 10%, como em *Pitcairnia burchellii* e *Myrothamnus flabellifolia*, a 70% em *Ramonda nathaliae* (SHERWIN e FARRANT 1996, GASHI et al. 2013, VIEIRA et al. 2017a).

Nas plantas peciloclorófitas, a exposição à luz durante a desidratação pode levar à formação de radicais livres na clorofila, causando danos aos tecidos do mesofilo. Em algumas espécies, na presença de luz, grande parte da clorofila é perdida ao longo do processo de desidratação. No entanto, ainda sob a condição de desidratação, a mesma planta colocada no escuro perde apenas a metade da sua clorofila, a exemplo do que foi observado em *Xerophyta humilis* (FARRANT et al. 2003).

Entre as plantas que apresentam dobramento das folhas, quando as lâminas foliares se sobrepõem ao caule observa-se que a clorofila fica restrita às camadas adaxiais do

mesófilo, que se tornam protegidas da exposição à luz, como em *Myrothamnus flabellifolia* (SHERWIN e FARRANT 1996).

A perda das membranas dos tilacóides e dos pigmentos fotossintéticos durante a dessecação é vantajosa para plantas que se desenvolvem em habitats onde a duração do estado dessecado é observada entre seis a dez meses, ou mais. Os longos períodos de seca podem ser limitantes à sobrevivência da maioria das plantas homeoclorófitas, que ocupam ambientes onde os períodos de dessecação são mais curtos. Desta forma, para as peciloclorófitas, é mais vantajoso desmontar todo o aparato fotossintético e reconstituí-lo após a reidratação (TUBA et al. 1994, TUBA e LICHTENTHALER 2011).

As plantas homeoclorófitas, que correspondem à maioria das plantas pecilohídricas, ocorrem preferencialmente em ambientes e superfícies da rocha pouco expostas à irradiação direta, enquanto as peciloclorófitas são capazes de ocupar locais ao menos parcialmente sujeitos à alta irradiância (TUBA et al. 1998, AIDAR 2010).

1.3.4. O Processo de Reidratação

A recuperação do turgor é dependente das dimensões da planta, de modo que plantas herbáceas costumam se tornar túrgidas mais rapidamente, quando comparadas às plantas com caules lenhosos (SHERWIN e FARRANT 1996, ALPERT 2005). Nas espécies tolerantes, pode ocorrer o vazamento de eletrólitos através da membrana plasmática durante a desidratação, com o posterior retorno aos níveis iniciais durante a reidratação, o que indica que as alterações ocorridas nas membranas são reversíveis (SHERWIN e FARRANT 1996, CRUZ DE CARVALHO et al. 2017). No entanto, foi observado que os níveis de vazamento de eletrólitos podem manter-se inalterados durante a desidratação, como ocorre em *Haberlea rhodopensis* (GEORGIEVA et al. 2005).

O tempo de recuperação é variável de acordo com o grupo taxonômico. O processo de recuperação, de um modo geral, é acompanhado por mecanismos fisiológicos como a fotossíntese e a respiração, que normalizam rapidamente (OLIVER et al. 2005). Em Briófitas, onde o início da reidratação é instantâneo, ocorrendo entre 30 e 90 segundos, a recuperação se dá mais rapidamente do que nas angiospermas tolerantes à dessecação (OLIVER et al. 2005, OLIVER e BEWLEY 2010).

A nova síntese dos pigmentos perdidos é iniciada quando as folhas atingem o máximo de reidratação (TUBA et al. 1993b, TUBA et al. 1994, AIDAR et al. 2010). O

tempo de recuperação da clorofila está relacionado com a magnitude da sua perda, ou seja, quanto menor a perda mais rapidamente a condição normal é tomada. Entretanto, de um modo geral, seu restabelecimento ocorre entre 24-120 horas de reidratação (SHERWIN e FARRANT 1996). Os níveis de carotenóides podem aumentar ou diminuir durante a perda de água nas células. A manutenção dos níveis de carotenóides é importante para a planta restabelecer a fotossíntese aos níveis normais, e esta pode ser retomada mesmo antes da recuperação total dos níveis de clorofila (SHERWIN e FARRANT 1996, XU et al. 2008, AIDAR et al. 2017).

1.4. TOLERÂNCIA CONSTITUTIVA E TOLERÂNCIA INDUTIVA

A ocorrência da tolerância à dessecação pode ser considerada verdadeira, ou constitutiva, e modificada, ou indutiva (OLIVER e BEWLEY 2010). A tolerância constitutiva é observada em vegetais que possuem mecanismos concomitantes de proteção celular e de rápida recuperação, a exemplo de algumas Algas, Briófitas e Líquens. Nos vegetais com este tipo de tolerância, não foram registradas mudanças nos padrões de síntese de proteínas durante a desidratação, indicando a ausência de ativação de mecanismos para proteção (OLIVER et al. 2005, OLIVER 2007).

Em contraste, as plantas com tolerância indutiva ou modificada caracterizam-se por apresentar uma taxa de desidratação lenta, resultante da combinação de mecanismos morfológicos e fisiológicos, que retardam a perda de água e permitem o estabelecimento da tolerância (OLIVER et al. 1998). A tolerância indutiva ocorre, principalmente, em vegetais que resistem ao estresse da dessecação somente se a perda de água for lenta, ocorrendo ao longo de 12 horas ou mais, sendo observada principalmente nas Pteridófitas e Angiospermas (FARRANT 2007, OLIVER e BEWLEY 2010). Entre os mecanismos de proteção contra a desidratação das plantas com tolerância modificada, observa-se a proteção celular através de novos padrões de transcrição e síntese de novas proteínas (OLIVER et al. 2005).

1.5. O FENÔMENO DA DESSECAÇÃO E A FLORA DOS INSELBERGS

Os ecossistemas de montanha são mundialmente considerados refúgio da vida silvestre por oferecer abrigo para a vegetação circundante (POREMBSKI et al. 2016).

Tais características as tornam essenciais como fonte de diversidade genética para a recomposição da paisagem local e regional no âmbito urbano e rural.

Os inselbergs são afloramentos rochosos, considerados relevos residuais, que abrigam vegetais extremamente bem adaptados aos solos rasos e a pouca disponibilidade de água, devido à declividade, com características predominantemente xerófitas (AB'SABER 1949; MEIRELLES 1990, POREMBSKI 2007). No sudeste brasileiro, esses afloramentos rochosos são considerados um dos três hot spots da diversidade vegetal de inselbergs em escala global, e encontram-se inseridos na Mata Atlântica, também considerada hot spot da biodiversidade mundial (MYERS et al. 2000, POREMBSKI 2007).

Entre os principais representantes adaptados ao ambiente adverso dos inselbergs neotropicais encontram-se as monocotiledôneas que recobrem as rochas, formando um tapete uniforme, e de um modo geral, apresentam um alto grau de endemismo, a exemplo da família Velloziaceae (MEIRELLES et al. 1999, POREMBSKI 2007).

Em virtude da sua habilidade de sobreviver à dessecação, plantas pecilohídricas desta família podem colonizar as rochas nuas formando moitas e criando ambiente propício a instalação de espécies menos tolerantes. Ao reduzir o estresse ambiental promovido pelas flutuações climáticas que caracterizam os ambientes rochosos, estas espécies exercem um papel fundamental sendo denominadas plantas enfermeiras (MEIRELLES 1990, CONSTANZA et al. 1997, FLORES e JURADO 2003).

1.6. *Barbacenia purpurea* Hook.

Entre as espécies capazes de viver nos ambientes adversos dos inselbergs do sudeste brasileiro encontra-se *Barbacenia purpurea* (CARAUTA e OLIVEIRA 1984, AIDAR et al. 2010), uma espécie rara e endêmica do Brasil, com distribuição particularmente sobre os afloramentos rochosos dos estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais (POREMBSKI e BARTHLOTT 2000, MELLO-SILVA 2015). No Município do Rio de Janeiro, *B. purpurea* distribui-se, principalmente, nos inselbergs das regiões costeiras, entre eles o Complexo do Pão de Açúcar, onde encontra-se localizado o Morro da Urca (Fig. 1A) (MEIRELLES 1990, MEIRELLES et al. 1999).

Barbacenia purpurea Hook. (Fig. 1B) é uma espécie colonizadora, que pode ser encontrada sobre a rocha exposta, de forma isolada ou formando touceiras (Figs. 1C, 1D)

(MEIRELLES et al. 1999). A capacidade de tolerância à dessecação de *B. purpurea* foi inicialmente observada pelo dobramento de suas folhas e coloração alterada para amarelada/parda durante o período de seca em condições naturais, o que a caracteriza como uma espécie peciloclorófito (HAMBLER 1961, MEIRELLES 1990). Devido a suas características de tolerância, esta espécie pode atuar como planta enfermeira, permitindo que espécies sensíveis ocupem posteriormente a superfície rochosa dos inselbergs (FLORES e JURADO 2003). Estudos fisiológicos demonstraram que *B. purpurea* apresenta um eficiente mecanismo de recuperação, ou revivescência, durante o processo de reidratação (MEIRELLES 1990, AIDAR et al. 2010, AIDAR et al. 2014, SUGUIYAMA et al. 2014), tornando-a uma espécie chave no processo de colonização das montanhas rochosas da costa sudeste brasileira. Face a sua importância para a manutenção da integridade desses ecossistemas, o conhecimento sobre a dinâmica dos eventos envolvidos no processo de tolerância à dessecação e os fatores limitantes deste processo podem oferecer referências necessárias para se desenhar estratégias de manejo e conservação destas plantas pioneiras. Além disso, estes dados tornam-se imprescindíveis diante do efeito das mudanças climáticas, com projeção na redução da pluviosidade e aumento da temperatura.

1.7. ESTADO DA ARTE

A tolerância à dessecação vegetativa tem sido descrita para diferentes famílias de Angiospermas, encontradas na maioria dos continentes, com exceção da Antártica (GAFF e OLIVER 2013, MOORE e FARRANT 2015), onde uma grande heterogeneidade de respostas são influenciadas pela idade da planta, o tempo de estresse hídrico e o grupo taxonômico.

Diferenças nos tempos de dessecação foram observadas em plantas cultivadas entre 2 meses a 17 anos de idade, a partir de sementes germinadas (SUGUIYAMA et al. 2014, WILLIAMS et al. 2015), plantas coletadas diretamente no campo (SHERWIN e FARRANT 1998, KRANNER et al. 2002, VELITCHKOVA et al. 2013, BRAUN 2017), ou mesmo folhas destacadas da planta e submetidas a seca individualmente (TUBA et al. 1994, DENG et al. 2003).

Entre as Angiospermas, as eudicotiledôneas podem atingir de 120 dias de tolerância à dessecação, a exemplo de *Mirothamnus flabelifolia* (Myrothamnaceae) (SHERWIN et al.

1998, MOORE et al. 2007, KRANNER et al. 2002) a dois anos, como em *Craterostigma* (Linderniaceae) (BARTELS 2005, GIAROLA et al. 2016). No que se refere as monocotiledôneas, as folhas destacadas de *Xerophyta scabrida* (Velloziaceae) coletadas no campo e armazenadas no estado dessecado permaneceram viáveis após dois anos (TUBA et al. 1994), enquanto plantas adultas de *Barbacenia purpurea* obtidas a partir de sementes coletadas no Morro da Urca, Rio de Janeiro, e cultivadas em câmara de crescimento por oito anos, mantiveram a viabilidade após 42 dias de dessecação (AIDAR et al. 2014).

Apesar dos estudos realizados sobre as plantas adultas de *B. purpurea*, trabalhos sobre os eventos fisiológicos e estruturais envolvidos durante a tolerância a dessecação e as condições limites para esta tolerância durante o estabelecimento das plantas jovens em ambientes adversos é de fundamental importância, uma vez que as fases iniciais de desenvolvimento constituem uma etapa crítica para o sucesso da colonização e ocupação dos afloramentos rochosos. Tais investigações tornam-se mais relevantes no que se refere ao conhecimento sobre a influência da interação entre os diferentes estágios de desenvolvimento e a mudança dos fatores externos na resposta diferencial da tolerância à dessecação.

Com a finalidade de conhecer o comportamento das plantas jovens de *Barbacenia purpurea* sob condições hidratadas e de dessecação, foram realizados estudos de caracterização estrutural e subcelular de plantas cultivadas em câmara de crescimento a partir de sementes coletadas em campo. Após um ano de cultivo, as plantas foram submetidas à seca por até três meses, e reidratadas mensalmente, a partir de um mês da desidratação evidenciando a recuperação da lâmina foliar e a tolerância à dessecação por até 90 dias (FONTENELLE-ANDRADE 2015).

No entanto, as informações sobre o limite de tolerância ao tempo de dessecação e as mudanças subcelulares que caracterizam a perda da capacidade de recuperação celular em períodos prolongados de dessecação na fase jovem desta espécie permanecem desconhecidas.



Figura 1. Plantas de *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae) no Monumento Natural do Pão de Açúcar e da Urca, no Rio de Janeiro. A- Vista geral dos inselbergs do Monumento Natural do Pão de Açúcar e da Urca, B- Moita formada por plantas de *Barbacenia purpurea* sobre a superfície rochosa, C- Detalhe da moita formada por *Barbacenia purpurea*, D- Detalhe da flor de *Barbacenia purpurea*.

2.0. OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo caracterizar as alterações estruturais que ocorrem durante as etapas de desidratação e reidratação que determinam as fases de tolerância e perda de tolerância à dessecação nas folhas de plantas jovens de *Barbacenia purpurea* e identificar o tempo limite para a perda da tolerância.

Objetivos Específicos:

- (1) Submeter as plantas jovens de *B. purpurea* à desidratação e reidratação, aplicando tempos crescentes de exposição à seca
- (2) Identificar os eventos celulares que caracterizam o estado fisiológico das folhas nessas diferentes etapas
- (3) Verificar a influência do tempo de desidratação sobre a capacidade de recuperação
- (4) Identificar as mudanças celulares que caracterizam a perda da capacidade de tolerar a dessecação.

3.0. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. COLETA DE AMOSTRAS

Frutos de *Barbacenia purpurea* Hook. foram coletados aleatoriamente na pista Claudio Coutinho, situada na base do complexo rochoso do Monumento Natural do Pão de Açúcar e Urca (22°56'58.75"S; 43°09'24.36"O), um conjunto de inselbergs do tipo granito- gnaisse localizado próximo à Baía de Guanabara, no Município do Rio de Janeiro. Após a higienização e triagem, as sementes foram estocadas em envelopes de papel de filtro e mantidas a temperatura ambiente por um período de seis meses.

3.2. CULTIVO *IN VITRO* e *IN VIVO* DAS PLANTAS

Para o cultivo *in vitro*, sementes foram obtidas a partir de dez frutos e esterilizadas em fluxo laminar, com hipoclorito de sódio a 5% durante 15 minutos, e lavadas três vezes em água destilada por 15 minutos cada lavagem. As sementes higienizadas foram postas para germinar sobre folha dupla de papel de filtro disposta sobre algodão embebidos com 25 ml de água destilada, em potes de vidro, mantidos em câmara de crescimento, sob temperatura controlada de 25°C e fotoperíodo de 16/8 horas, sob lâmpadas fluorescentes OSRAM 20W/865 luz do dia.

Trinta dias após a germinação, as plântulas resultantes foram transferidas para caixas plásticas (26,2 x 17,7 cm x 8,5 cm) com tampa, contendo terra e areia (1:2) e hidratadas com 100 ml de água destilada. As caixas foram mantidas em câmara de crescimento à temperatura de 25°C e fotoperíodo de 16/8 horas, sob lâmpadas fluorescentes OSRAM 20W/865 luz do dia.

Após três meses de cultivo, as plantas foram transferidas para vasos plásticos (7 cm de diâmetro, 8,5 cm de altura) contendo 200 g da mistura de terra e areia (1:2) e hidratadas com 40 ml de água destilada. Para o estabelecimento deste volume os vasos foram pesados vazios, com terra sem a adição de água e, posteriormente, acrescidos de água até a saturação. Os vasos foram cobertos inicialmente por cúpulas transparentes de plástico (7,5 cm de diâmetro, 9 cm de altura) as quais foram retiradas gradativamente, para aclimação, durante uma semana e mantidos em bandejas plásticas (40 cm x 26 cm), onde foram

colocados 200 ml de água destilada a cada três dias durante sete meses. Este volume permitiu a homogeneização do volume de água em todos os potes.

3.3. EXPERIMENTOS DE TOLERÂNCIA À DESSECAÇÃO

Para a análise de tolerância a dessecação, plantas com cerca de um ano de cultivo apresentando de quatro a cinco folhas foram submetidas aos processos de dessecação e reidratação. Plantas totalmente hidratadas foram mantidas sob a suspensão da irrigação por 7, 21, 30, 60 e 90 dias. Posteriormente, plantas com 30, 60, 90, 120, 150 e 180 dias de suspensão da irrigação (DSI) foram reidratadas e coletadas após 1, 2, 4, 12, 24, 48 e 72 horas de reidratação (HR). Para avaliação da quantidade de água perdida do substrato até a seca total, os potes com o substrato hidratado e desidratado foram pesados a cada ponto de análise.

Nos três últimos grupos de suspensão da irrigação, com 120, 150 e 180 dias, as plantas reidratadas foram coletadas para análise diariamente após 24, 48 e 72 horas de reidratação. As plantas com recuperação mais lenta também foram coletadas após 96 e 120 horas de reidratação. Como controle foram utilizadas plantas não submetidas a suspensão da irrigação. O desenho experimental foi totalmente casualizado com três replicações para cada ponto.

3.4. FIXAÇÃO DAS AMOSTRAS

Para a análise de microscopia, foram utilizadas duas folhas das plantas controle e das plantas obtidas em cada ponto de tratamento. As amostras foram fixadas com paraformaldeído a 4%, glutaraldeído a 2,5% em tampão PIPES a 1,25% ou paraformaldeído a 4%, glutaraldeído a 2,5%, cloreto de cálcio 5mM em tampão cacodilato de sódio a 0,05M. As lâminas foliares foram cortadas imersas em fixador e os fragmentos submetidos a vácuo por cerca de uma hora. Em seguida, as amostras foram lavadas por 20 minutos com os respectivos tampões por três vezes. A pós-fixação foi efetuada em tetróxido de ósmio 1% em tampão correspondente, por duas horas, no escuro. Posteriormente, foram realizadas duas lavagens nos respectivos tampões e as amostras desidratadas em acetona em série ascendente. A infiltração e inclusão foi realizada gradativamente ao longo de três dias empregando-se resina Spurr (SPURR, 1969). Para

inclusão, as amostras foram depositadas em formas de silicone e colocadas na estufa para polimerização a 60°C por 16 horas.

3.5. PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS E GRADES

Os blocos resultantes foram cortados com navalha de vidro ou de diamante (Bosh) em Ultramicrotomo Sorvall, e os cortes semi-finos foram recolhidos em lâminas de vidro, contrastados com azul de toluidina em pH básico e observados em Microscópio Óptico Leica. Os cortes ultra-finos foram recolhidos em grades de cobre com 400 mesh, previamente lavadas em ácido nítrico a 50%. As amostras com os cortes foram, posteriormente, contrastadas por 15 minutos em acetato de uranila a 1% em solução etanólica 100% e em citrato de chumbo por três minutos (REYNOLDS, 1963). As amostras foram observadas nos microscópios eletrônicos de transmissão FEI MORGAGNI 268, ZEISS EM 900, JEOL-1200EX e FEI TECNAI SPIRIT. As micrografias eletrônicas digitais foram capturadas utilizando-se um dispositivo de carga acoplada MegaView e o software iTEM-SIS.

4.0. RESULTADOS

4.1. CARACTERÍSTICAS DAS FOLHAS HIDRATADAS

As folhas de *Barbacenia purpurea* são paralelinérvias e apresentam coloração verde sob condições naturais (Fig. 3A). Em corte transversal a epiderme da lâmina foliar é uniestratificada (Figs. 5A, 5B, 5C), formando uma cutícula delgada em ambas as faces. As células epidérmicas da face adaxial apresentam seu maior diâmetro no sentido periclinal, paredes anticlinais retas e periclinais ligeiramente curvas (Fig. 5B). Na superfície abaxial, as células são isodiamétricas, com paredes anticlinais e periclinais curvas (Fig. 5B). Os estômatos distribuem-se nas superfícies adaxial e abaxial, no mesmo nível das demais células epidérmicas (Figs. 5A, 5B).

As paredes periclinais externas das células epidérmicas da superfície superior apresentam a cutícula mais espessa do que aquelas da superfície inferior. Nos extratos mais externos, pode ser observada uma fina camada elétron-densa que corresponde à cutícula propriamente dita (Fig. 9A). Em ambas as faces, as células epidérmicas apresentam citoplasma pouco diferenciado, plastos em número reduzido e grande quantidade de mitocôndrias (Fig. 9A). O vacúolo é desenvolvido e ocupa a posição central do lúmen celular, acumulando conteúdo granuloso elétron-denso (Fig. 9A).

O parênquima, em secção transversal, é formado por 5-7 estratos de células isodiamétricas com paredes primárias delgadas, sendo as células adjacentes às superfícies adaxial e abaxial com diâmetro inferior ao das células da região mediana do mesófilo foliar (Figs. 5A, 5B). Os espaços intercelulares apresentam as suas maiores dimensões nas regiões adjacentes aos estômatos (Fig. 5B). No parênquima clorofiliano o citoplasma ocupa a região periférica adjacente a parede celular, os cloroplastos apresentam a forma alongada a lenticular, medindo cerca de 5 μm (Figs. 9B, 9C, 9D). Nos cloroplastos, imersos no estroma, os tilacóides e grana são formados por até 15 pilhas de membranas, 2 a 3 grãos de amido bem desenvolvidos, assim como pequenos e raros plastoglóbulos (Figs. 9C, 9D, 9E). As mitocôndrias apresentam a forma circular, com as cristas bem delimitadas, e distribuem-se geralmente próximas aos cloroplastos e peroxissomos (Fig. 9C), a densidade do retículo endoplasmático é reduzida e o núcleo apresenta o nucléolo localizado na porção central (Fig. 9B).

Os feixes vasculares distribuem-se com cerca de 250 μm de distância entre si (Fig. 5C) e encontram-se imersos no parênquima clorofiliano. Também são observadas fibras e uma camada de células parenquimáticas com menor diâmetro e frequência de cloroplastos do que as demais células ordinárias do parênquima clorofiliano (Fig. 9F). As fibras esclerenquimáticas localizam-se junto aos feixes vasculares com parede secundária espessa, pontoações e lúmen reduzido, e encontram-se, principalmente associadas às epidermes adaxial e abaxial, formando uma extensão de bainha, a qual é mais desenvolvida junto à face inferior da folha (Figs. 5C, 9G). Na região do bordo também são observadas fibras esclerenquimáticas.

4.2. CARACTERÍSTICAS DAS FOLHAS DURANTE A DESIDRATAÇÃO

Durante as fases iniciais da desidratação, entre 1 e 14 dias de suspensão da irrigação (DSI), as folhas conservam a coloração verde e a lâmina foliar encontra-se ainda distendida (Figs. 3A, 3B), embora algumas apresentem o ápice foliar ligeiramente seco. Após 14 DSI a lâmina foliar torna-se gradativamente amarelada, e sofre um dobramento no sentido longitudinal a partir do ápice, indicando o início do processo de desidratação.

Após 21 DSI, as folhas tornam-se totalmente amareladas, e dobradas longitudinalmente, com a superfície abaxial sobrepondo-se sobre a adaxial (Fig. 3C). A partir desta etapa, sintomas típicos de desidratação como a coloração pálida e o dobramento completo da lâmina foliar, tornam-se mais evidentes, mantendo este padrão até 180 DSI (Figs. 3D, 3L, 4A, 4E, 4I, 4N).

A organização interna das folhas com 7 DSI (Figs. 5D, 5E, 5F) não apresentam alteração em relação à plantas totalmente hidratadas. No entanto, após 21 DSI são observadas mudanças celulares (Figs. 5G, 5H, 5I) cujas características são mantidas após 30 DSI (Figs. 6A, 6B, 6C) e durante todo o período de dessecação.

O processo de desidratação é lento e gradativo, as folhas com 7 DSI apresentam células epidérmicas inalteradas (Figs. 5D, 5E), quando comparadas às plantas hidratadas, tornando-se colapsadas à medida que as folhas perdem água, e aos 21 DSI formam dobras nas paredes periclinais (Figs. 5G, 5H).

Com 7 DSI, as células parenquimáticas apresentam contorno isodiamétrico e pequenos espaços intercelulares (Figs. 5E). No entanto, à medida que as folhas sofrem

desidratação até 21 DSI, suas paredes tornam-se sinuosas e o citoplasma plasmolisado destacando a membrana plasmática da parede celular (Fig. 5H).

Após 7 DSI, as características subcelulares sofrem alterações quanto à estrutura das paredes celulares e organização das organelas citoplasmáticas. As paredes celulares da epiderme e do parênquima (Figs. 10A, 10B) permanecem semelhantes aos observados nas folhas em estado hidratado, e após 21 dias (Figs. 11A, 11B) apresentam-se onduladas aumentando esta característica até os 30 DSI (Figs. 12A, 12B). O plasmalema adquire um contorno irregular deslocando-se das paredes celulares, acompanhado pelo citoplasma que se torna retraído e localizado na região central das células durante todo o período de dessecação (Figs. 11C, 12C).

O vacúolo, possui conteúdo translúcido, e localiza-se na região central nas plantas hidratadas e à medida que a folha sofre desidratação, esse único vacúolo é fragmentado em numerosas e menores unidades (Figs. 11A, 11B, 12A, 12B, 12D).

Os cloroplastos, nas folhas após 7 DSI, apresentam poucas alterações quando comparadas as folhas hidratadas, permanecem alongados apresentando a forma lenticular (Fig. 10C). Os tilacóides e os grana são pouco diferenciados e os grãos de amido ocorrem em número de 2 a 3, ocupando grande porção do estroma, e os plastoglóbulos ainda permanecem escassos e com dimensões reduzidas (Figs. 10C, 10D, 10E).

Aos 21 DSI, são verificadas profundas alterações nos plastos das células parenquimáticas. O plasto de forma lenticular torna-se arredondado, sofre um aumento de volume e, passa a atingir cerca de 5 μm de diâmetro (Figs. 11C, 11D, 12C, 12D). Internamente apresentam alterações no arranjo das membranas internas, os tilacóides e grana, sofrem dilatações dos espaços internos e forma vesículas sem arranjo e distribuição definida (Figs. 11D, 12E). Estas características permitem diferenciá-los como dessicoplastos.

Por vezes, as mudanças na forma e características dos cloroplastos para dessicoplastos é assincrônica, onde plastos na fase inicial de transformação dos tilacóides em vesículas são observados adjacentes a outros já totalmente diferenciados. Neste processo de transformação dos cloroplastos para dessicoplastos, os grãos de amido podem permanecer durante a transformação ou podem ser consumidos e desaparecer totalmente. De um modo geral, ocorre um aumento no número de plastoglóbulos por dessicoplasto (Figs. 11C, 12D).

As mitocôndrias nas plantas com 7 DSI, em secção transversal, variam da forma circular a alongada (Fig. 10E) e após 21 DSI as cristas mitocondriais tornam-se pouco evidentes (Figs. 11C, 12E). Os peroxissomos, observados geralmente próximos aos plastos e mitocôndrias, possuem a forma esférica e conteúdo é eletrôn-denso (Figs. 12C, 12E).

Nos feixes vasculares, as células do xilema e as células esclerenquimáticas adjacentes aos feixes não sofrem alterações significativas após 7 DSI (Fig. 10F) e 21 DSI (Fig. 11E) com relação ao estado hidratado. As células do floema aos 21 DSI, e 30 DSI, passam a apresentar o citoplasma denso e parcialmente retraído, embora a membrana plasmática esteja pouco plasmolisada (Figs. 11F, 12F).

4.3. CARACTERÍSTICAS DAS FOLHAS DURANTE OS PROCESSOS DE REIDRATAÇÃO

Com o prolongamento do tempo de dessecação, foi observada uma redução no tempo de recuperação das plantas (Fig. 2). Quando submetidas a 30 dias de suspensão da irrigação, 70% das plantas foram capazes de se recuperar. A mesma porcentagem foi observada em plantas após 60 e 90 DSI. Após 120 DSI, foi verificado que apenas 40% das plantas recuperaram suas características. Entre as plantas submetidas a 150 DSI, 37,5%, apresentaram recuperação, e nenhuma planta sobreviveu após 180 DSI.

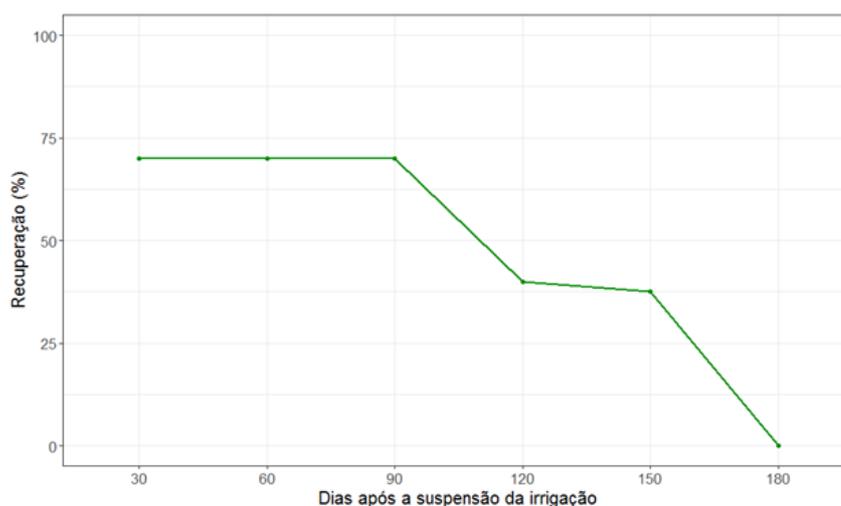


Figura 2. Influência do tempo de dessecação sobre a recuperação das plantas de *Barbacenia purpurea*.

4.3.1. Folhas Reidratadas com 30 Dias da Suspensão da Irrigação

As folhas submetidas a 30 DSI, quando reidratadas apresentaram o tempo de restabelecimento das características morfo-estruturais de forma assincrônica, com plantas iniciando o processo de restabelecimento entre 4 e 8 horas.

Nas primeiras horas (1-2 h) de reidratação (HR) as folhas não apresentaram alterações morfológicas e/ou anatômicas em relação às folhas dessecadas (Figs. 3E, 3F). No entanto, após 4 HR um leve desdobramento da lamina foliar, próximo à bainha, pode ser observado (Fig. 3G). Esse desdobramento é mais pronunciado a partir de 12 HR, quando a coloração passa de amarelado-pálido/bege para a coloração verde amarelado. Após 24 HR as lâminas foliares apresentaram-se distendidas tornando-se verde clara (Fig. 3H). Mais tarde, entre 48 HR e 72 HR a coloração verde torna-se mais acentuada e apenas os ápices foliares mantêm o aspecto desidratado (Figs. 3I, 3J).

Até 4 HR, as paredes anticlinais das células epidérmicas permaneceram inalteradas, com aspecto colapsado (Figs. 6D, 6E, 6G, 6H, 7A, 7B), exceto na região próxima ao feixe vascular, adjacente às fibras esclerenquimáticas, que mantêm as mesmas dimensões das células da folha hidratada (Figs. 6F, 6I, 7C). Com 12 HR, de um modo geral, tem início o processo de recuperação e distensão das paredes celulares (Figs. 7D, 7E, 7F), que continua após 24 HR (Figs. 8A, 8B, 8C) e entre 48 HR e 72 HR as paredes celulares retomaram suas características, assemelhando-se a condição hidratada (Figs. 8D, 8E, 8F).

Ao nível subcelular, o citoplasma destas células epidérmicas, até cerca de 4 HR, permaneceu inalterado, ou seja, deslocado da parede celular, ligado a esta apenas por pequenas projeções (Figs. 13A, 14A, 15A, 15B). Nas folhas com 12 HR foi verificado o estado plasmolisado do citoplasma, e por vezes, este já pode ser observado se distendendo, com a membrana plasmática voltando a localizar-se adjacente a parede celular (Fig. 16A). Entre 24HR e 72 HR as células tornaram-se túrgidas e é observado o processo de fusão de pequenos vacúolos formando um único vacúolo que a partir das 24 HR ocupa a posição central da célula, podendo acumular depósitos de substâncias fenólicas (Figs. 17A, 18A, 19A).

As células parenquimáticas durante as fases iniciais da reidratação até cerca de 4 HR apresentaram as paredes irregulares com dobras que diminuíram gradativamente com a hidratação (Figs. 6E, 6H, 7B), e entre 12 HR (Fig. 7E) e 24HR (Fig. 8B) adquiriram a sua

forma original, tornando-se isodiamétricas, e permanecendo desta forma com 48 HR e até 72 HR (Fig. 8E).

O citoplasma das células do parênquima clorofiliano apresenta o conteúdo denso, independente do estado de hidratação, e os vacúolos ocuparam grandes porções do protoplasto. Nas folhas com 1, 2 e 4 HR, os vacúolos mantiveram-se reduzidos, e em número variável (Figs. 13B, 14B, 15C), como nas plantas dessecadas. Entre 12 e 24 HR, foi iniciada a fusão gradativa dos pequenos vacúolos para formar um grande vacúolo (Figs. 16B, 17B), que nas folhas entre 48 a 72 HR, de um modo geral, tornou-se um único vacúolo central, embora por vezes, pequenos vacúolos fossem observados independente da fase de reidratação celular (Figs. 18B, 19B).

Nas folhas com 30 DSI durante as primeiras horas de reidratação (1, 2 e 4 horas), no parênquima clorofiliano foram observados dessicoplastos de forma circular com numerosas vesículas no seu estroma (Figs. 13C, 13D), principalmente, entre 2 e 4 HR (Figs. 14B, 14C, 14D, 15C). De acordo com a amostra, a partir das 4 HR tem início o processo de transformação dos dessicoplastos em cloroplastos (Fig. 15D). A transformação não é sincrônica, e em algumas células parenquimáticas de plantas com 4HR a 12 HR, podem ser observados plastos em diferentes estádios de diferenciação (Figs. 16E, 16F). Nestes estágios, foram observados grandes dessicoplastos com vesículas características adjacentes a outros plastos onde as vesículas já se fundiram, formando pequenos tilacóides (Figs. 16D, 16E). Nestas etapas, o número de plastoglóbulos dispersos nos estromas foi semelhante ou menor ao encontrado nos dessicoplastos das folhas dessecadas, embora, em maior número do que nas plantas hidratadas.

Entre 12 HR e 24 HR os plastos tornaram-se alongados adquirindo a forma lenticular característica (Figs. 16E, 17D). Este desenvolvimento foi concomitante com a diferenciação das membranas internas em tilacóides, embora nas regiões periféricas de alguns plastos, pequenas vesículas ainda sejam observadas (Figs. 16D, 17E). Nesta etapa, os plastos sofreram decréscimo no número de plastoglóbulos e um número reduzido de pequenos grãos de amido já pode ser visualizado (Figs. 16E, 17B).

Com 24 HR, os tilacóides permaneceram em processo de formação, ocupando toda a extensão da organela (Figs. 17D, 17E) e com 48 HR, apresentaram-se com maior grau de diferenciação quando comparados à fase anterior, e tem início a formação dos grana, embora, com um pequeno número de tilacóides (Fig. 18E). Nas regiões periféricas dos plastos algumas vesículas ainda foram observadas (Figs. 18C, 18D). Os cloroplastos

apresentaram 3-4 grãos de amido, embora, de um modo geral, alguns permaneçam pouco desenvolvidos (Fig. 18C). Após 72 HR, grande parte dos cloroplastos apresentaram semelhança com aqueles observados no estado hidratado (Figs. 19C, 19D, 19E), embora ainda evidenciando um pequeno número de vesículas na região periférica (Fig. 19F). No entanto, foi observado que algumas células podem apresentar plastos com tilacóides pouco reconstituídos ou até mesmo dessicoplastos.

Nas primeiras horas de reidratação, o citoplasma apresentou mitocôndrias sem cristas bem definidas (Figs. 13D, 14C, 15C), e estas começaram a ser observadas entre 12 e 24 HR (Figs. 16C, 16D, 17B), mantendo suas características nas folhas até 72HR (Fig. 19C). Os peroxissomos ocorreram com maior frequência nas folhas totalmente dessecadas, sofrendo decréscimo quanto ao número à medida que sofreram a hidratação.

Durante todo processo de reidratação os feixes vasculares apresentaram poucas alterações (Figs. 6F, 6I, 7C, 7F, 8C, 8F). Com 1 HR as células companheiras do floema apresentaram uma discreta retração do citoplasma (Figs. 13E, 13F), a qual foi menor entre 2 e 4 HR (Figs. 14E, 15F). Com 12 HR, os plastos das células companheiras e/ou parenquimáticas apresentaram 2 a 3 grãos de amido (Fig. 16G) e nestas células, pequenos vacúolos sofreram coalescência à medida que a hidratação foi mais acentuada (Figs. 17F, 18F, 19G). As células do xilema não apresentaram alteração significativa. As fibras esclerenquimáticas adjacentes aos feixes vasculares mantiveram-se aparentemente inalterados durante todo o processo de reidratação (Figs. 15E, 17C, 18F).

4.3.2. Folhas Reidratadas com 60 Dias da Suspensão da Irrigação

Folhas reidratadas com 60 dias de suspensão da irrigação, durante as fases iniciais de reidratação (1, 2 e 4 HR) não apresentaram sinais de restabelecimento, mantendo-se com a lâmina dobrada e coloração amarelo pálido/bege (Fig. 3K). A recuperação das folhas foi observada com 12 HR, quando tem início o desdobramento da base para o ápice e alteração da cor para amarelo esverdeado (Fig. 3L). Com 24 HR, as folhas encontraram-se desdobradas na maior parte do limbo foliar e sua coloração tornou-se verde pálido (Fig. 3M). Com 48 HR, a lâmina foliar sofreu uma maior expansão tornando-se verde, porém com a coloração mais clara que nas folhas completamente hidratadas (Fig. 3N). O restabelecimento da coloração foi observado após 72 HR, embora o ápice foliar, de um modo geral, não tenha se recuperado durante o processo de reidratação (Fig. 3O).

Entre 1 e 4 HR, as paredes das células epidérmicas permaneceram sinuosas e a membrana plasmática e citoplasma se mantiveram na porção central das células (Figs. 20A, 22A). De uma forma geral, as paredes periclinais e anticlinais das células epidérmicas nas folhas entre 24 HR e 72 HR retornaram as suas características iniciais, sem a presença de dobras (Figs. 24A, 25A, 26A).

A partir de 12 HR o citoplasma apresentou expansão deslocando-se para junto da parede celular (Fig. 12A), embora células com alto grau de plasmólise, por vezes, também seja verificada. Na epiderme, as células-guarda das folhas com 48 HR evidenciaram citoplasma denso, mitocôndrias e retículos endoplasmáticos. Os amiloplastos acumularam numerosos grãos de amido de tamanho reduzido e poucos plastoglóbulos (Fig. 25B).

Nas células epidérmicas, entre 1-2 HR, os vacúolos mostraram-se reduzidos (Fig. 20A), e a partir das 4 HR esses pequenos vacúolos sofreram fusão (Fig. 22A), processo que se intensificou a partir das 12 HR (Fig. 23A). Após 24 HR, a fusão dos vacúolos pode ainda não estar completa (Fig. 24A). Entre 48 HR e 72 HR o vacúolo adquiriu o aspecto inicial das folhas hidratadas, onde um único vacúolo central é observado (Figs. 25A, 26A). Nestes vacúolos, compostos fenólicos podem ser visualizados a partir das 12 HR, sem, no entanto, alterar sua quantidade durante todo o processo de hidratação.

Nas células parenquimáticas, durante as horas iniciais de reidratação (1, 2 e 4 horas), as paredes celulares apresentaram dobras em toda sua extensão (Figs. 20B, 21A). A partir de 12 HR observou-se a hidratação das paredes celulares e as dobras tornaram-se reduzidas (Figs. 23B, 23C), e entre 24 HR e 72 HR, as dobras não foram mais observadas (Figs. 24B, 25C).

O citoplasma apresentou-se plasmolisado entre 1 e 2 HR (Figs. 20B, 21A), e com 4 a 12 HR, o protoplasto tornou-se mais túrgido, embora ainda permaneçam espaços entre o plasmalema e a parede celular (Figs. 22B, 22C, 23B, 23C). Entre 48 e 72 HR, a membrana plasmática já se encontra aderida à parede celular, embora nessas fases as paredes ainda mantenham pequenas ondulações (Figs. 25C, 26B, 26C).

Os vacúolos, nas folhas com 1, 2, 4 e 12 HR, apresentaram-se dispersos no citoplasma em pequenas proporções e com dimensões reduzidas (Figs. 20C, 21B, 22B, 23C). Nas células parenquimáticas, o comportamento do vacúolo foi variável entre 24 e 48 HR, com parte das células apresentando numerosos vacúolos, e outras já evidenciando um único vacúolo central (Fig. 24B), processo que foi mais definido nas folhas com 72 HR (Fig. 26B).

Os dessicoplastos nas folhas reidratadas após 60 DSI apresentaram numerosas vesículas e plastoglóbulos dispersos aleatoriamente até 4 HR (Figs. 20D, 21C, 22C, 22D). Em 12 HR o processo de recuperação dos tilacóides é mais evidente, com a fusão de duas ou mais vesículas (Fig. 23D) e com 24 HR os plastos tomaram a forma levemente alongada a lentiforme (Figs. 24C, 24D). Os tilacóides iniciaram sua estruturação, apresentando-se no estágio intermediário de reorganização, onde foram identificados vesículas e pequenos tilacóides em formação (Fig. 24E). Nesta fase, foi iniciada a síntese dos grãos de amido observados ainda em tamanho reduzido (Figs. 24C, 24D).

Entre 48 e 72 HR, os cloroplastos prosseguiram com o processo de reorganização dos tilacóides, e a formação dos grana foi iniciada (Figs. 25C, 25D, 25E, 26C, 26D, 26E, 26F, 26G, 26H), embora ainda sejam observadas poucas vesículas distribuindo-se, principalmente na periferia dos cloroplastos. A partir de 12 HR, o número de plastoglóbulos sofreu decréscimo.

Até às 12 horas HR, as mitocôndrias não apresentaram cristas bem definidas (Figs. 20D, 21C, 23C) sendo observadas com maior frequência após 24 HR, geralmente localizadas próximas aos plastos e aos peroxissomos (Figs. 25C, 25F).

A região dos feixes vasculares permaneceu semelhante ao estado hidratado. Quando observadas, as células companheiras e parenquimáticas do floema variaram quanto ao estágio do processo de plasmólise, com o citoplasma retraído nas folhas entre 1-12 HR (Figs. 20E, 21D, 22E). Com 24 HR, a maior parte destas células adquiriu a sua aparência normal. As células do xilema e as fibras esclerenquimáticas adjacentes aos feixes vasculares não sofreram alteração significativa durante o processo de reidratação (Figs. 23E, 24F, 25G, 26I).

4.3.3. Folhas Reidratadas com 90 dias da Suspensão da Irrigação

As folhas reidratadas com 90 dias de suspensão da irrigação apresentaram as mesmas características morfológicas encontradas em plantas dessecadas, durante as primeiras 12 HR (1, 2, 4 e 12 HR) (Fig. 4A). As folhas com 12 HR ainda apresentaram a coloração amarelada e a partir deste ponto, foi iniciado o desdobramento da lamina foliar, o qual foi mais pronunciado com 24 HR (Fig. 4B). O processo de hidratação com a expansão da lâmina foliar e o aparecimento da coloração esverdeada foi iniciado entre 48 e 72 HR (Figs. 4C, 4D).

Nas células epidérmicas com 1, 2, 4 HR, as paredes celulares permaneceram com dobras (Figs. 27A, 29A) e somente entre 12 e 72 HR recuperaram sua forma inicial (Figs. 30A, 30B, 31A, 32A). O citoplasma permaneceu retraído até 24 HR (Figs. 27A, 28A, 30A, 31A) e com 48 HR embora algumas células ainda mantivessem seu aspecto plasmolisado, outras apresentaram recuperação da sua estrutura normal, com um vacúolo central que restringeu o citoplasma a uma fina camada adjacente à parede celular (Fig. 32A) e que pode estar em processo de fusão mesmo após 72 HR (Fig. 33A).

Nas células parenquimáticas durante as horas iniciais de reidratação (1, 2, 4 e 12 horas) as paredes apresentaram dobras e plasmólise (Figs. 27B, 28A, 28B, 29B, 30C) que diminuíram com 24 HR (Fig. 31B). O conteúdo do citoplasma e o aspecto plasmolisado se mantiveram nas células com 24 HR, embora fosse verificado um aumento no turgor das células com 12 HR (Fig. 30C). Somente após 48 HR, as ondulações nas paredes celulares não foram mais observadas, e as paredes retornaram à aparência da condição hidratada (Figs. 32B, 32C), embora, o citoplasma ainda mantivesse algumas características de células em processo de regeneração. Os vacúolos permaneceram pequenos e numerosos até 24 HR (Figs. 28C, 29C, 30D, 31C) e somente com 48 HR foi evidenciado predominantemente um único vacúolo central, embora células que não recuperaram tais características sejam observadas com 72 HR (Fig. 33B).

Os dessicoplastos permaneceram pouco alterados durante o primeiro dia de reidratação das folhas após 90 DSI (Figs. 27C, 27D, 28C, 28D, 29D, 29E, 30D, 30E, 31C, 31D). Somente após 48 HR os plastos retornaram a forma alongada, e apresentaram a organização de tilacóides (Figs. 32B, 32C, 32D, 32E, 32F), embora as regiões periféricas ocasionalmente possam apresentar inúmeras vesículas (Figs. 32B, 32C, 32E). O início da deposição dos grãos de amido pode ser observado nesta etapa. Até 24 HR o número e tamanho dos plastoglóbulos permaneceram inalterados, sofrendo decréscimo a partir 48 HR podendo, eventualmente, ser observados próximos às regiões periféricas da organela (Fig. 32C). Após 72 HR, os cloroplastos ocuparam a região parietal das células (Figs. 33B, 33C), e apresentaram deposição de grãos de amido enquanto os tilacóides ainda estão em processo de reestruturação (Figs. 33D, 33E).

As mitocôndrias com cristas mitocondriais bem definidas foram observadas somente a partir de 48 HR (Figs. 32B, 32C). Sua distribuição foi preferencialmente próxima aos cloroplastos e peroxissomos. Estes encontraram-se em número reduzido nas

folhas com 48 HR e com 72 HR. Nesta etapa da reidratação, adjacente às paredes celulares o Golgi e o retículo endoplasmático encontraram-se próximos aos plasmodesmas.

Nos feixes vasculares as células do xilema, do floema e as células parenquimáticas não apresentaram mudanças durante as 12 horas iniciais de reidratação mantendo-se com aspecto plasmolisado (Figs. 27E, 27F, 29F, 30F). Entre 24 e 48 HR o citoplasma tornou-se túrgido (Figs. 31E, 32G), embora, ocorram células que não estejam totalmente restabelecidas até 72 HR (Fig. 33F). Com 48 HR, os plastos das células companheiras do floema foram pouco diferenciados.

4.3.4. Folhas Reidratadas com 120 Dias da Suspensão da Irrigação

As folhas reidratadas com 120 dias de suspensão da irrigação apresentaram as características morfológicas observadas nas plantas dessecadas durante as primeiras horas de reidratação (Fig. 4E) e a partir de 24 HR tem início a expansão das folhas próximo à base (Fig. 4F), com a recuperação da coloração esverdeada ocorrendo após 48 HR (Fig. 4G). A cor verde é restabelecida após 72 HR (Fig. 4H), embora com a lâmina foliar ainda não totalmente expandida.

Nas células epidérmicas, as paredes celulares apresentam poucas dobras após 24HR (Fig. 34A), que foram reduzidas com 48HR (Fig. 35A), e as células-guarda, já túrgidas, apresentaram neste estágio plastos com numerosos grãos de amido (Fig. 35B). Após 72 HR, as células da epiderme recuperaram seu aspecto inicial, como nas plantas hidratadas (Fig. 36A). O citoplasma tornou-se mais expandido após 48 HR (Fig. 35A), no entanto mesmo após 72HR, a fusão dos vacúolos não foi completa em algumas células (Fig. 36A).

Nas células parenquimáticas, durante o primeiro dia de reidratação, as paredes apresentaram dobras pouco pronunciadas (Figs. 34B, 34C, 34D) que diminuíram ligeiramente após 48 HR (Fig. 35C). O conteúdo do citoplasma e o aspecto plasmolisado persistiram no parênquima após 24 HR (Figs. 34B, 34C), e o turgor foi mais evidente após 48HR (Figs. 35C, 35D). Somente após 72 HR, as paredes celulares recuperaram sua estrutura na condição hidratada (Fig. 36B), embora o citoplasma ainda mantenha algumas características de células em processo de regeneração. Os vacúolos se mantiveram de pequenos a médios e numerosos de 24 HR a 48HR, e mesmo após 72HR ainda se verificou a fusão dos tonoplastos em algumas células (Figs. 34B, 34C, 35C, 35D, 36B).

Os dessicoplastos estavam presentes nas células após 24 HR (Figs. 34B, 34C, 34D, 34E), e após 48HR foi observado o processo de fusão de vesículas e formação dos tilacóides, e até mesmo deposição de amido, com a recuperação assincrônica pode ser observada (Figs. 35E, 35F, 35G). A deposição dos grãos de amido foi mais evidente após 72 HR, quando, apesar do formato lenticular e alongado da maioria dos plastos, ainda podem ser observadas vesículas na organela e a regeneração dos tilacóides (Figs. 36C, 36D, 36E).

As mitocôndrias permanecem sem cristas distintas após 24 HR (Fig. 34C), e após 48HR podem ser observadas mitocôndrias com as cristas bem definidas, mais frequentemente localizadas próximas aos cloroplastos e peroxissomos (Figs. 35D, 36D).

Nos feixes vasculares, a mudança no turgor das células foi iniciada com 24 HR (Fig. 34F), e elas se tornaram semelhantes às células do estado hidratado após 48HR e 72 HR (Figs. 35H, 36F).

4.3.5. Folhas Reidratadas com 150 Dias da Suspensão da Irrigação

As folhas com 150 DSI, durante o primeiro dia após a reidratação, mantiveram as características da condição dessecada (Fig. 4I). O início da recuperação da lamina foliar foi observada a partir de 24HR, com a expansão da base e alteração da cor para um amarelo esverdeado (Fig. 4J), que aumenta gradualmente até 48 HR (Fig. 4K). Às 72 HR, a lâmina foliar tornou-se predominantemente verde claro (Fig. 4L). Após 96 HR, uma extensão maior do ápice foliar e as folhas mais velhas, de um modo geral, não se recuperaram com a reidratação (Fig. 4M).

Até às 48 horas que sucederam a reidratação a estrutura das células epidérmicas se manteve semelhante ao estado dessecado (Figs. 37A, 38A). As paredes periclinais e anticlinais das células epidérmicas nas folhas entre 72 HR apresentaram-se semelhantes às das células nas condições normais (Fig. 39A), mantendo-se sem dobras, até 96HR, quando o citoplasma também apresentou indícios da recuperação (Fig. 40A).

A partir de 24 HR foi observada a fusão de vacúolos, que ocorreu gradativamente até 96 HR, quando o vacúolo tornou-se único e ocupou a posição central nas células (Figs. 39A, 40A). Em algumas células, os vacúolos apresentaram compostos fenólicos após a fusão.

Nas células do parênquima, as dobras nas paredes permaneceram durante as 48 horas que sucederam a reidratação, assim como a plasmólise (Figs. 37B, 38B). A partir de 72 HR as paredes celulares sofreram hidratação (Fig. 39B) e até 96 HR foi verificada a redução nas dobras das paredes (Figs. 40B, 40C). A aparência plasmolisada ainda foi mantida durante a hidratação, tornando-se menor a partir de 72HR, quando as células se apresentaram mais túrgidas, embora a membrana plasmática não esteja totalmente aderida às paredes celulares em alguns pontos. A recuperação das células parenquimáticas foi mais evidente após 96 HR, quando o núcleo, as mitocôndrias e o Golgi foram observados na porção parietal das células (Figs. 40D, 40E, 40F), embora os vacúolos ainda não tenham se fundido em algumas células.

Os dessicoplastos exibiram numerosas vesículas e plastoglóbulos dispersos aleatoriamente até 48 HR (Figs.37C, 37D, 37E, 37F, 37G, 38C, 38D). Após 72 HR, enquanto os plastos apresentaram-se alongados, outros permaneceram na forma de dessicoplastos (Figs. 39B, 39C, 39D). Na maioria dos plastos, no entanto, foi possível observar o achatamento e a fusão das pequenas vesículas que formam os tilacóides (Fig. 39E). Os plastoglóbulos podem ser encontrados em grupos menores ou ausentes. A recuperação dos plastos foi observada após 96 HR, embora a maioria dos cloroplastos já tenha grande extensão dos tilacóides formados (Figs. 40B, 40C, 40D, 40E), porém com vesículas dispersas nas extremidades da organela (Fig. 40G). Grãos de amido bem desenvolvidos foram encontrados na maioria dos plastos, os quais apresentaram número reduzido de plastoglóbulos.

A região do feixe vascular apresentou células plasmolisadas após 24 HR (Fig. 37H), com aumento de turgor após 48 HR e 72 HR (Figs. 38B, 38E, 39F, 40H).

4.3.6. Folhas Reidratadas com 180 Dias da Suspensão da Irrigação

As plantas submetidas a 180 dias de suspensão da irrigação (DSI) não apresentaram sinais de restabelecimento morfológico após 120 horas de reidratação (HR) (Figs. 4N, 4O, 4P, 4Q, 4R, 4S).

Ao nível subcelular, nas células epidérmicas, até cerca de 96 HR, o citoplasma permaneceu plasmolisado e deslocado da parede celular, apresentando maior ou menor turgor nas diferentes células (Figs. 41A, 42A, 43A, 43B, 44A, 44B). A recuperação das células não foi observada após as 120 HR de reidratação (Fig. 45A).

As células do parênquima clorofiliano apresentaram paredes com dobras em toda sua extensão durante as 72 horas que sucederam a reidratação (Figs. 41B, 41C, 43C). As dobras apresentaram-se mais sutis em algumas folhas, após 96 HR (Figs. 44B, 44D) no entanto, o aspecto geral do citoplasma não apresentou sinais de recuperação mesmo após 120 HR (Figs. 45B, 45C).

Nas folhas com 180 DSI, o parênquima clorofiliano apresentou os dessicoplastos como as organelas melhor identificáveis e em maior frequência. Estes plastos apresentaram forma circular e vesículas dilatadas, podendo acumular grãos amido em algumas células (Figs. 45B, 45E, 45F), e permaneceram com as mesmas características durante as 120 HR (Figs. 41C, 41D, 41E, 42B, 42C, 42D, 42E, 42F, 43D, 43E, 43F, 43G, 44C, 44D, 44E, 44F, 44G, 45C, 45D, 45E, 45F).

Durante todo o processo de reidratação, os feixes vasculares apresentaram poucas alterações (Figs. 41F, 42G, 43H, 44H, 45G), evidenciando células vivas com conteúdo plasmolisado. Nas fibras esclerenquimáticas, as paredes secundárias não sofreram alteração durante o processo de desidratação ou de reidratação (Fig. 42G).

Assim, as folhas das plantas submetidas a 180 dias de suspensão da irrigação não apresentaram características ultraestruturais de recuperação até 120 horas de reidratação.

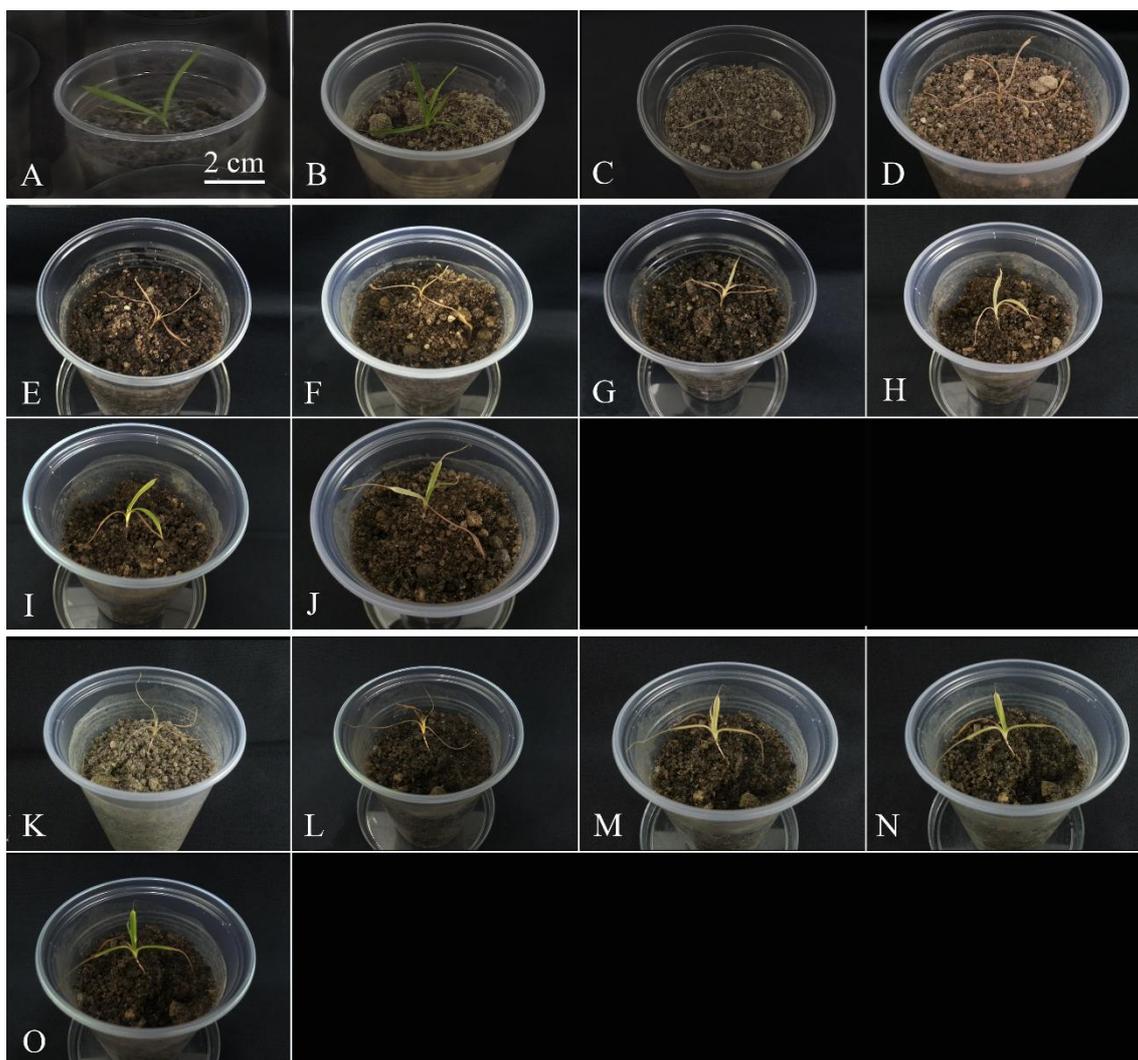


Figura 3. Plantas de *Barbacenia purpurea* hidratada e durante a desidratação e processos de reidratação entre 30 e 60 dias de suspensão da irrigação (DSI). A-Planta hidratada, B-Com 7 dias de suspensão da irrigação (DSI), C-Com 21 DSI, D-Com 30 DSI, E-Com 30 dias de DSI, após 1 hora de reidratação (HR), F-Com 30 DSI, após 2 HR, G-Com 30 DSI, após 4 HR, H-Com 30 DSI, após 24 HR, I-Com 30 DSI, após 48 HR, J-Com 30 DSI, após 72 HR, K-Com 60 DSI, L-Com 60 DSI, após 12 HR, M-Com 60 DSI, após 24 HR, N-Com 60 DSI, após 48 HR, O-Com 60 DSI, após 72 HR.



Figura 4. Plantas de *Barbacenia purpurea* durante a desidratação e os processos de reidratação entre 90 e 180 dias de suspensão da irrigação (DSI). A-Com 90 DSI, B-Com 90 DSI, após 24 horas de reidratação (HR), C-Com 90 DSI, após 48 HR, D-Com 90 DSI, após 72 HR, E-Com 120 DSI, F-Com 120 DSI, após 24 HR, G-Com 120 DSI, após 48 HR, H-Com 120 DSI, após 72 HR, I-Com 150 DSI, J-Com 150 DSI, após 24 HR, K-Com 150 DSI, após 48 HR, L-Com 150 DSI, após 72 HR, M- Com 150 DSI, após 96 HR, N-Com 180 DSI, O-Com 180 DSI, após 24 HR, P-Com 180 DSI, após 48 HR, Q-Com 180 DSI, após 72 HR, R-Com 180 DSI, após 96 HR, S-Com 180 DSI, após 120 HR.

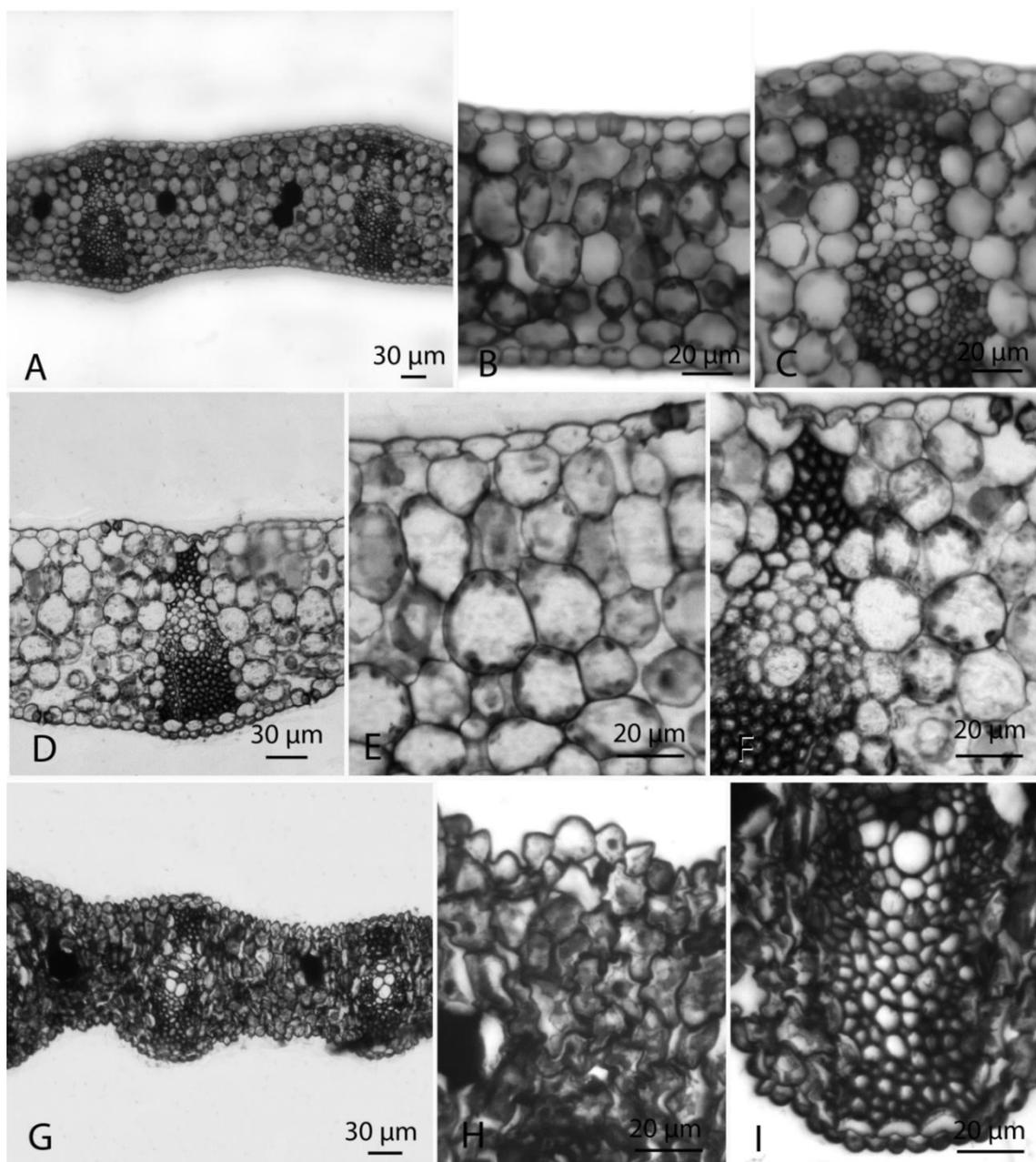


Figura 5. Anatomia de folhas de *Barbacenia purpurea* durante a desidratação, em corte transversal. Respectivamente nas colunas: visão geral da lâmina foliar, das células epidérmicas e parênquima clorofiliano e detalhe da região do feixe vascular. A-C: Planta hidratada, D-F: Após 7 dias de suspensão da irrigação, G-I: Após 21 dias de suspensão da irrigação.

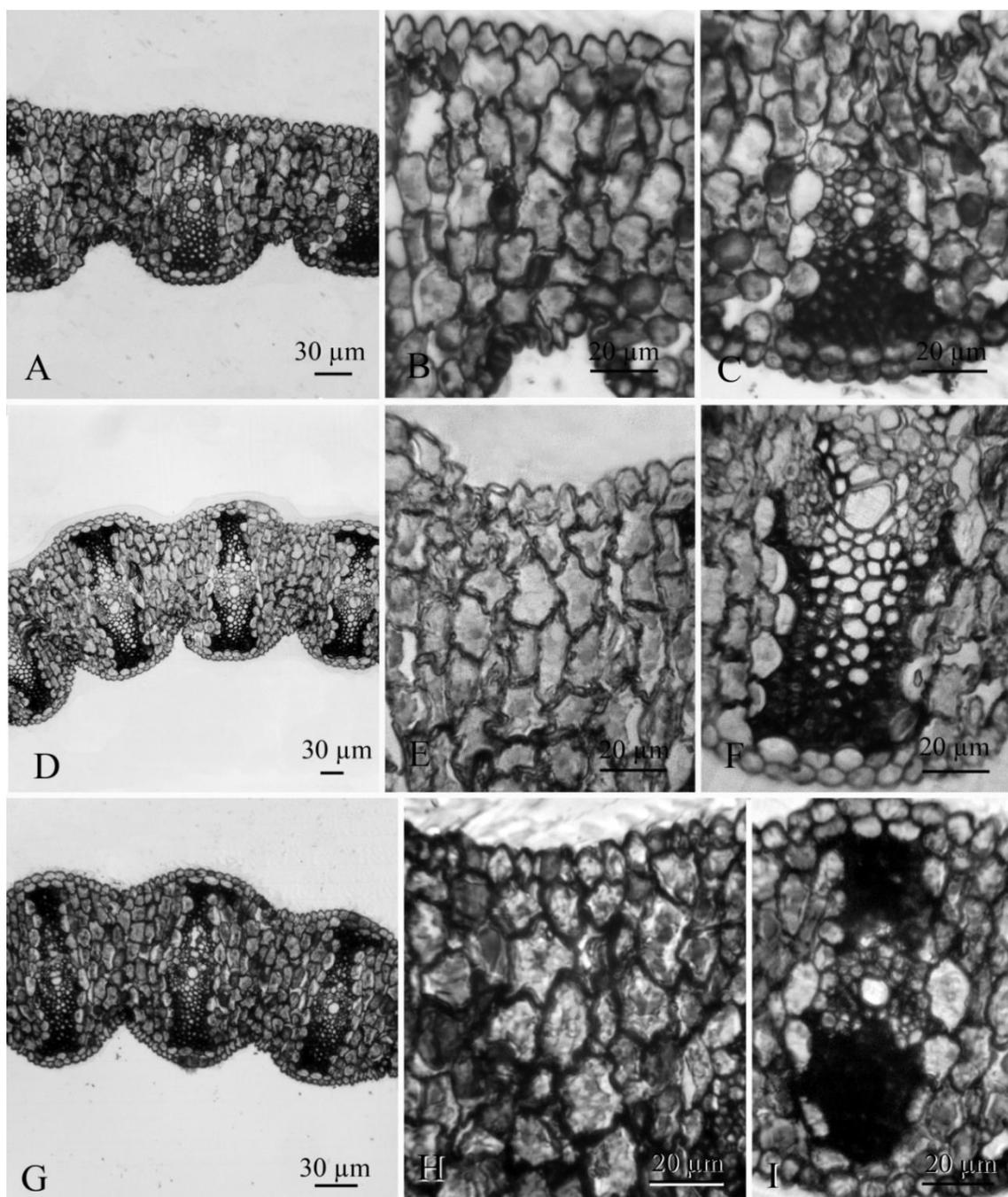


Figura 6. Anatomia de folhas de *Barbacenia purpurea* no estado dessecado e nas horas iniciais de reidratação, em corte transversal. Respectivamente nas colunas: visão geral da lâmina foliar, das células epidérmicas e parênquima clorofiliano e detalhe da região do feixe vascular. A-C: Planta com 30 dias de suspensão da irrigação, D-F: Após 1 hora de reidratação, G-I: Após 2 horas de reidratação.

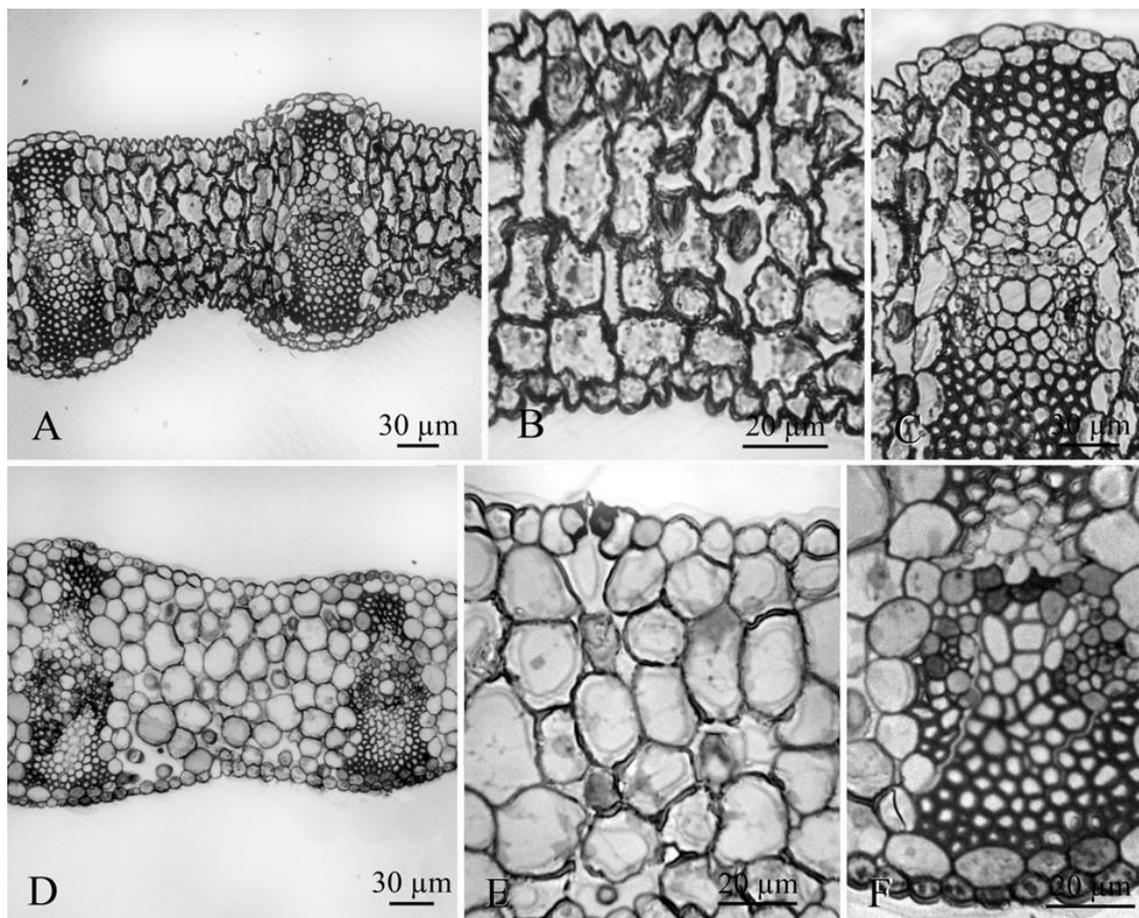


Figura 7. Anatomia de folhas de *Barbacenia purpurea* durante a reidratação, em corte transversal. Respectivamente nas colunas: visão geral da lâmina foliar, das células epidérmicas e parênquima clorofiliano e detalhe da região do feixe vascular. A-C: Planta após 4 horas de reidratação, D-F: Após 12 horas de reidratação.

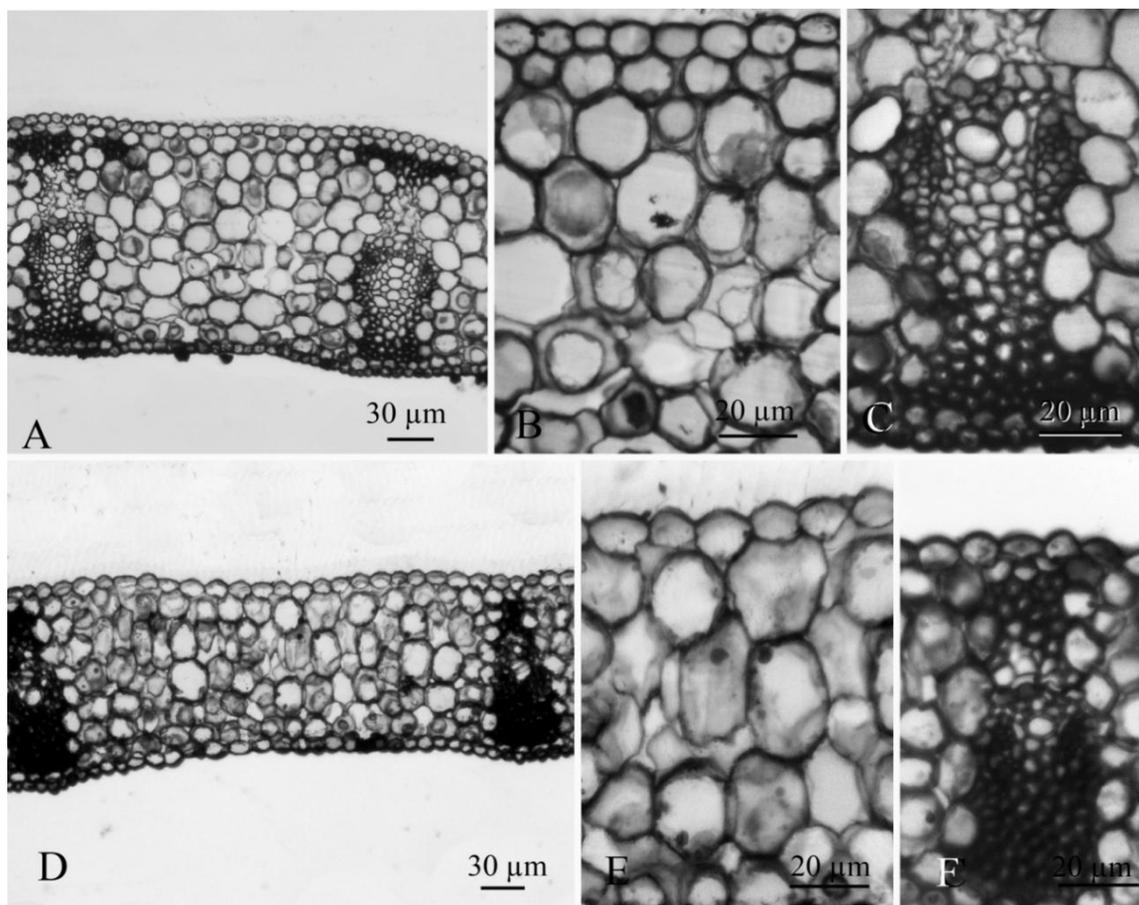


Figura 8. Anatomia de folhas de *Barbacenia purpurea* nas horas finais de reidratação, em corte transversal. Respectivamente nas colunas: visão geral da lâmina foliar, das células epidérmicas e parênquima clorofiliano e detalhe da região do feixe vascular. A-C: Planta após 24 horas de reidratação, D-F: Após 48 horas de reidratação.

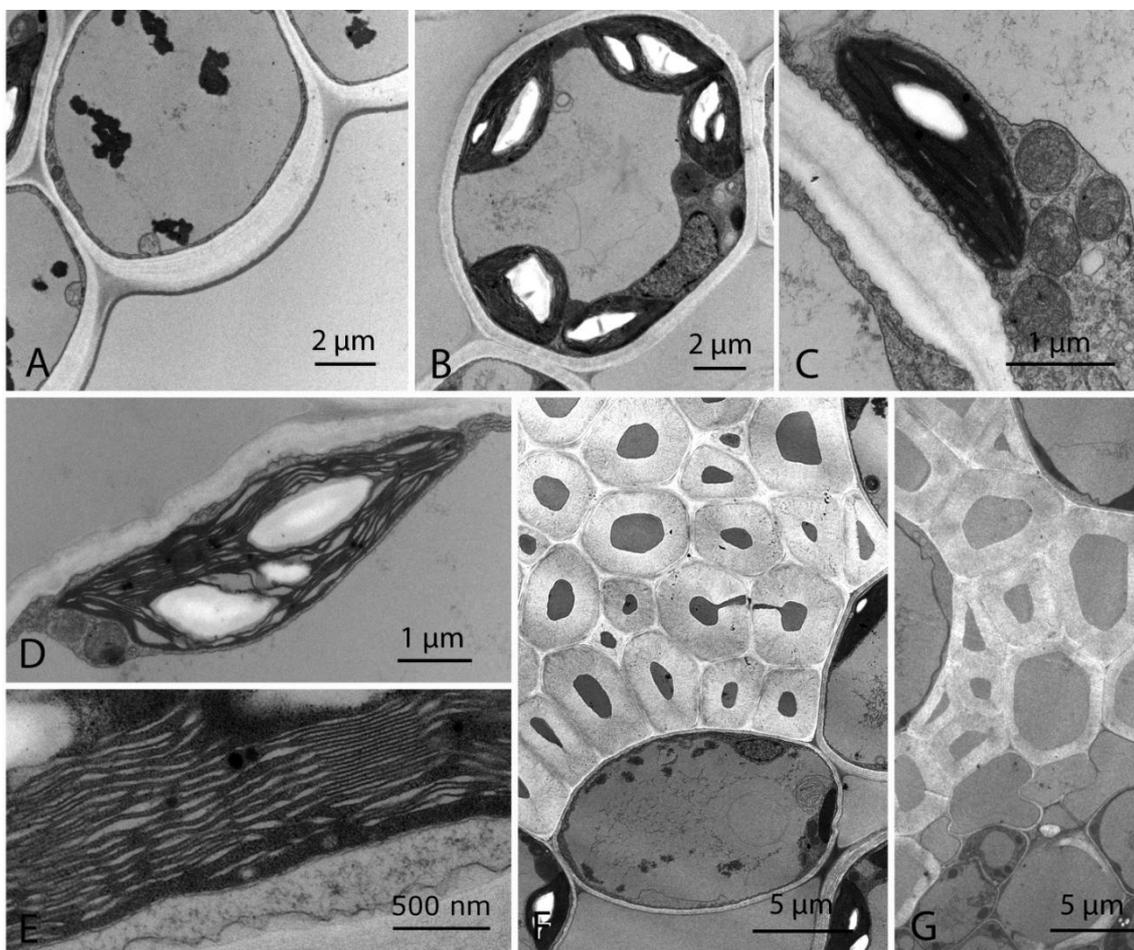


Figura 9. Ultraestrutura de folhas de *Barbacenia purpurea* no estado hidratado. A- Detalhe da epiderme inferior, evidenciando conteúdo fenólico nos vacúolos, B- Célula parenquimática, evidenciando a posição periférica das organelas e grande vacúolo central, C- Cloroplasto e mitocôndrias próximos à parede celular, D- Detalhe de um cloroplasto com grãos de amido desenvolvidos e poucos plastoglobulos, E- Detalhe dos tilacóides e grana do plasto, F- Fibras esclerenquimáticas e parenquimáticas da bainha do feixe vascular, G- Detalhe das células do feixe vascular e fibras adjacentes.

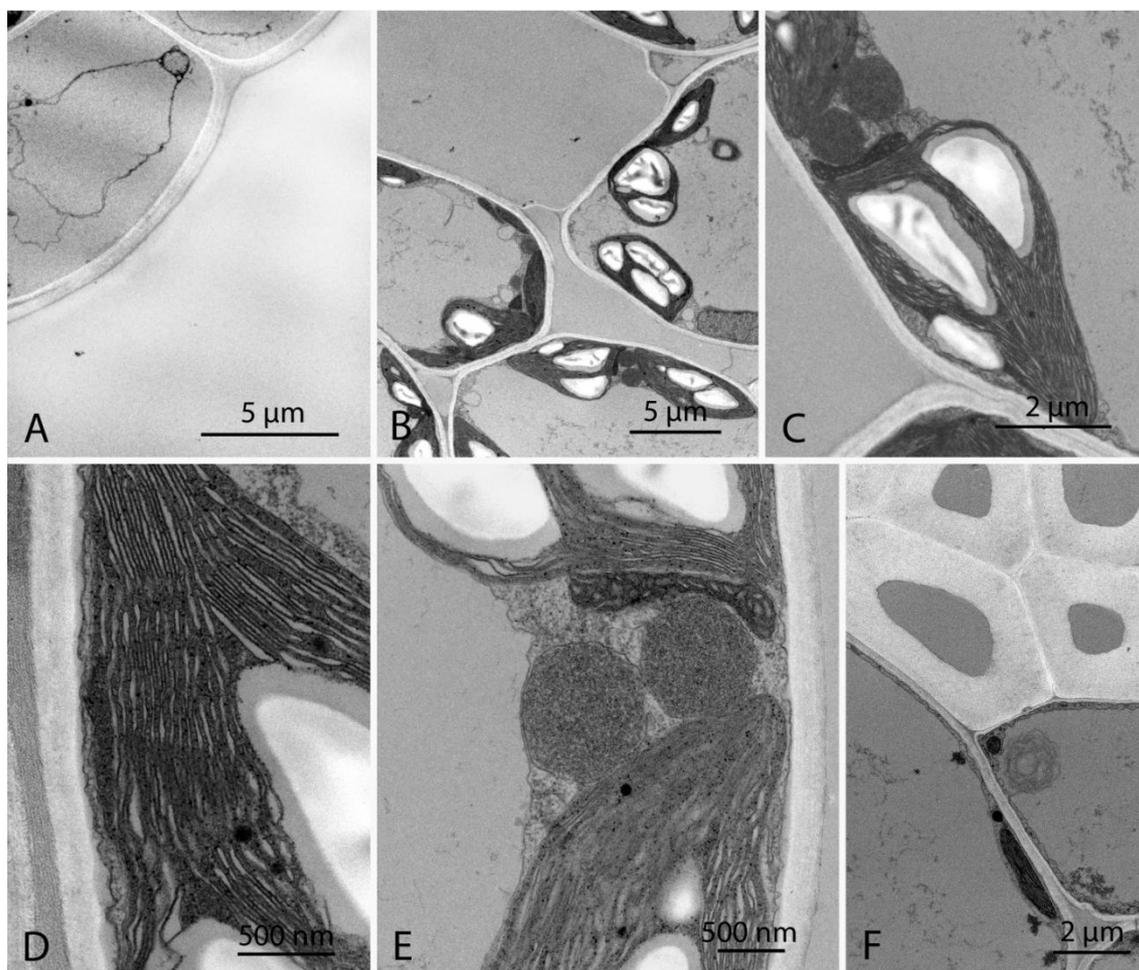


Figura 10. Ultraestrutura de folhas de *Barbacenia purpurea* com 7 dias de suspensão da irrigação. A- Detalhe da epiderme inferior, B- Células parenquimáticas contendo plastos com grãos de amido bem desenvolvidos, C- Cloroplastos das células parenquimáticas e peroxissomos, D- Detalhe da organização do cloroplasto, com tilacóides e grana bem definidos e poucos plastoglobulos, E-Cloroplastos, peroxissomos e mitocôndria com crista bem definida, F-Fibras esclerenquimáticas da região do feixe vascular, adjacentes às células parenquimáticas.

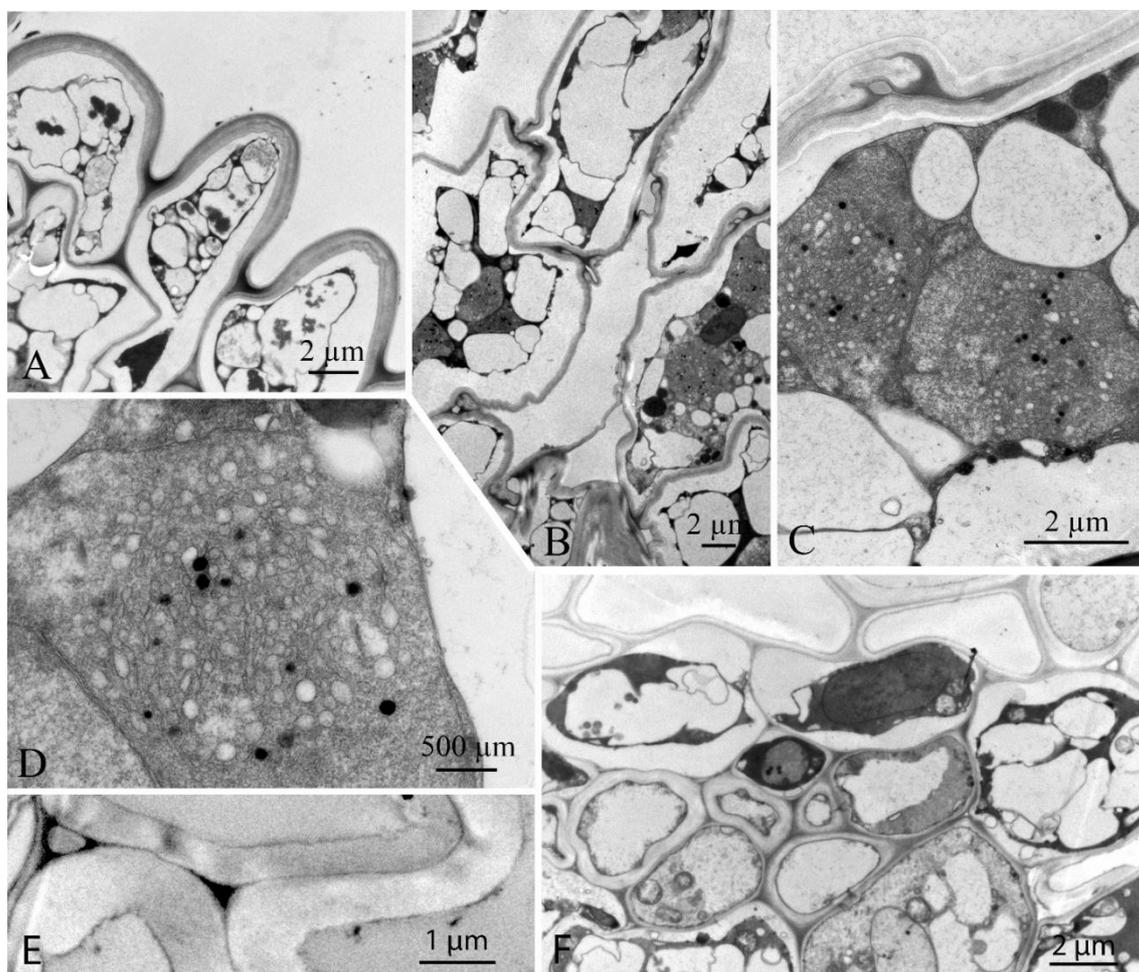


Figura 11. Ultraestrutura de folhas de *Barbacenia purpurea* com 21 dias de suspensão da irrigação. A-Detalhe da epiderme superior, com dobras na parede periclinal externa, evidenciando plasmólise e numerosos vacúolos com conteúdo fenólico, B-Células parenquimáticas com dobras na parede celular e citoplasma plasmolisado, C-Células parenquimáticas evidenciando os numerosos vacúolos e os dessicoplastos, D-Detalhe de um dessicoplasto, com as vesículas e os plastoglóbulo dispersos no estroma, E-Detalhe das paredes secundárias espessas das fibras do esclerênquima, F-Detalhe do feixe vascular, células companheiras e parenquimáticas do floema, com pouca plasmólise.

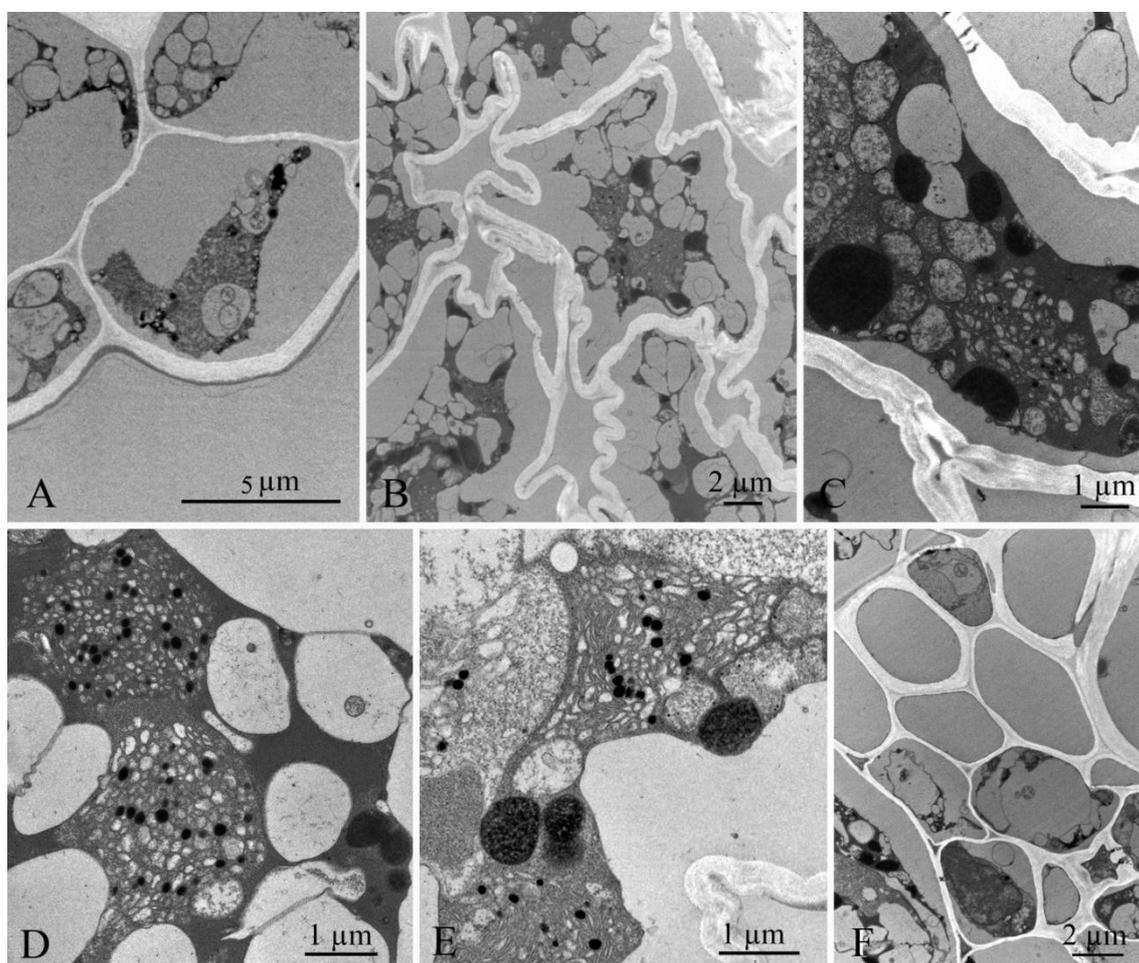


Figura 12. Ultraestrutura de folhas de *Barbacenia purpurea* com 30 dias de suspensão da irrigação. A-Células plasmolisadas da epiderme inferior, B-Células parenquimáticas com dobras nas paredes e plasmólise pronunciada, C- Detalhe de uma célula parenquimática, com pequenos vacúolos, mitocôndrias sem cristas definidas, peroxissomos e dessicoplastos, D-Detalhe de dessicoplastos com numerosos plastoglóbulos e vesículas dispersas pelo citoplasma, E-Detalhe de plastos em estágio intermediário de reorganização das vesículas no estroma, F- Detalhe das células do tecido vascular, com pouca plasmólise.

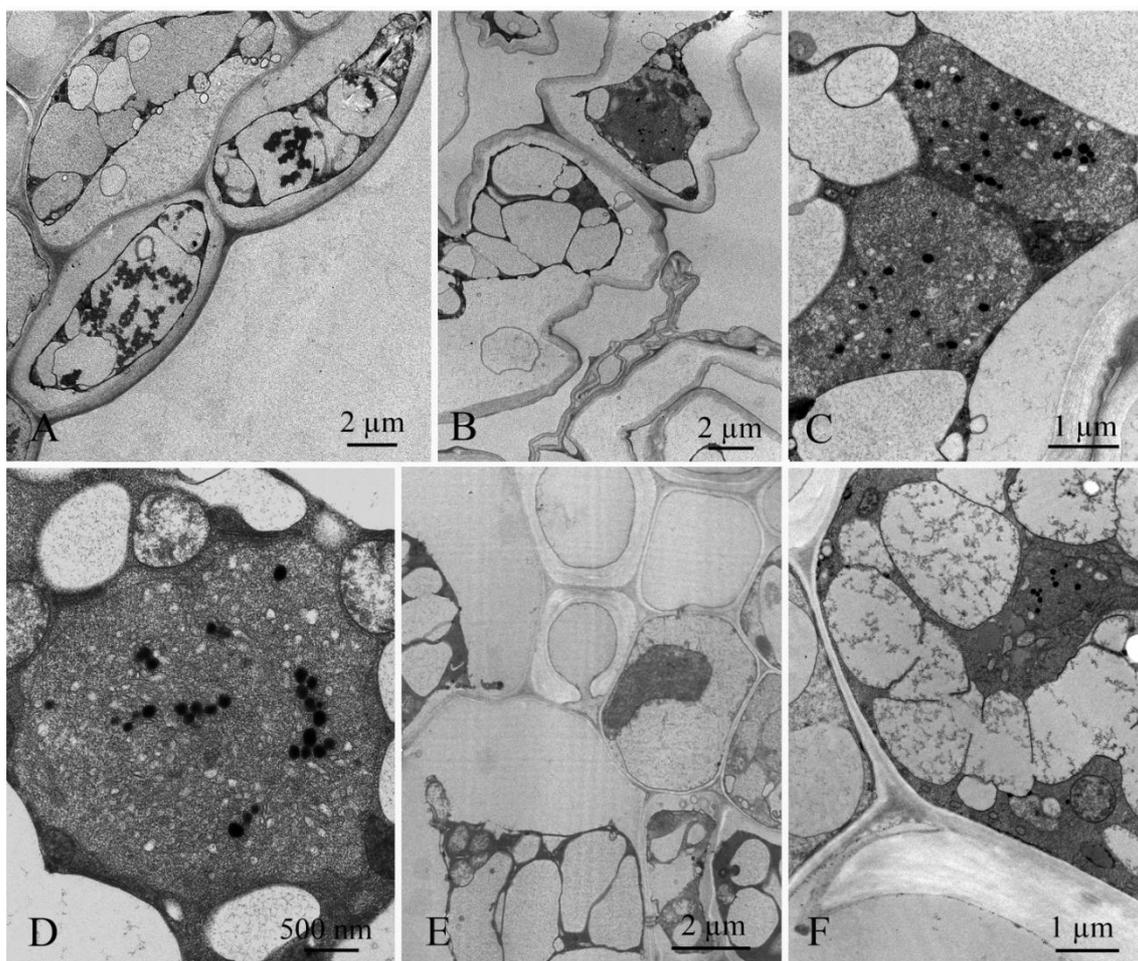


Figura 13. Ultraestrutura de folhas de *Barbacenia purpurea* com 30 dias de suspensão da irrigação, após 1 hora de reidratação. A- Detalhe da epiderme inferior com plasmólise e conteúdo fenólico nos vacúolos, B-Células parenquimáticas apresentando as dobras na parede e numerosos vacúolos no citoplasma plasmolisado, C-Detalhe dos dessicoplastos e do espaço entre a parede celular e a membrana plasmática, D-Detalhe de um dessicoplasto característico, mitocôndrias e pequenos vacúolos, E- Detalhe do feixe vascular, com células do xilema e do floema, F-Detalhe de célula parenquimática do feixe, com presença de vacúolos e dessicoplasto, pouco plasmolisado.

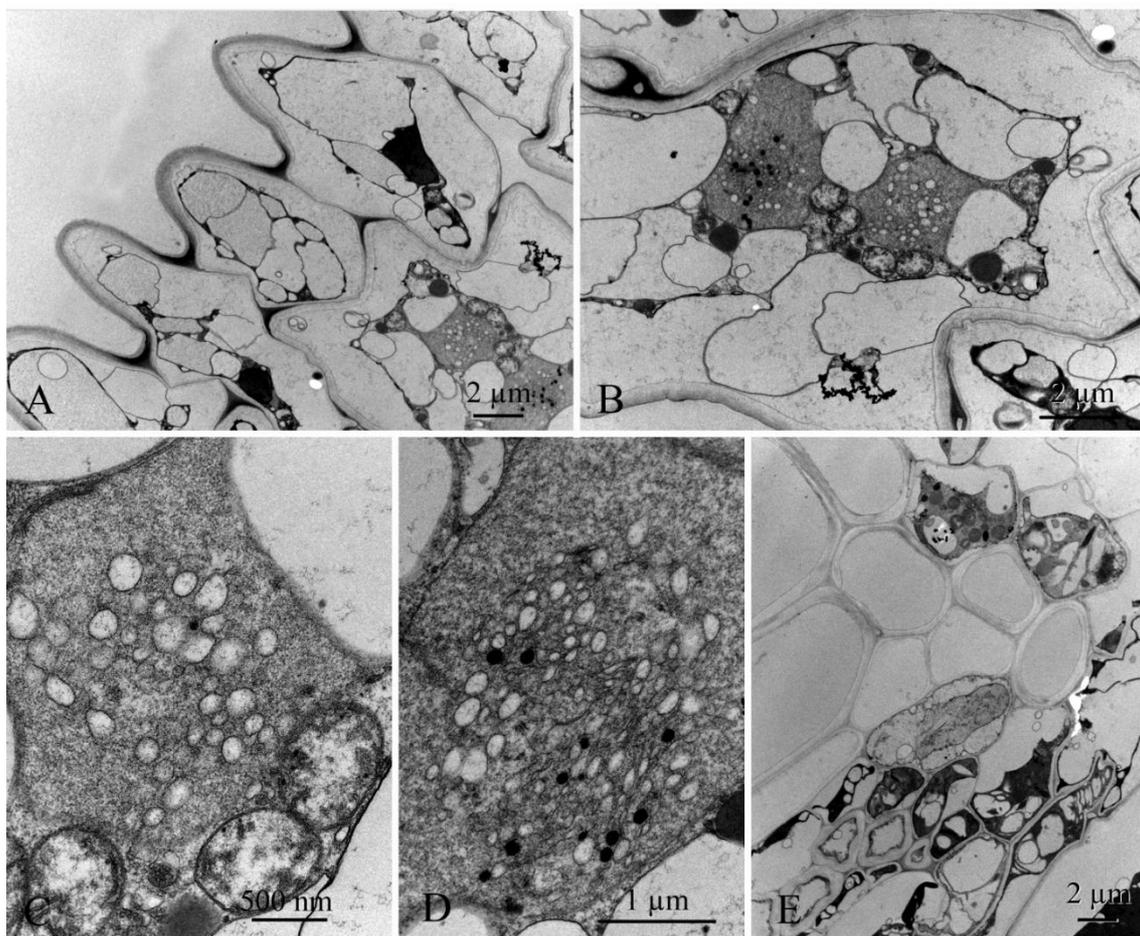


Figura 14. Ultraestrutura de folhas de *Barbacenia purpurea* com 30 dias de suspensão da irrigação, após 2 horas de reidratação. A-Epiderme superior com dobras principalmente nas paredes periclinais externas e plasmolisadas, B-Detalhe de uma célula do parênquima clorofiliano, com grandes espaços entre as paredes e a membrana plasmática, onde se veem vacúolos, mitocôndrias, peroxissomos e dessicoplastos, C e D-Detalhe de dessicoplastos em estágios diferentes de organização interna, F-Células dos tecidos vasculares, apresentando plasmólise em alguns pontos.

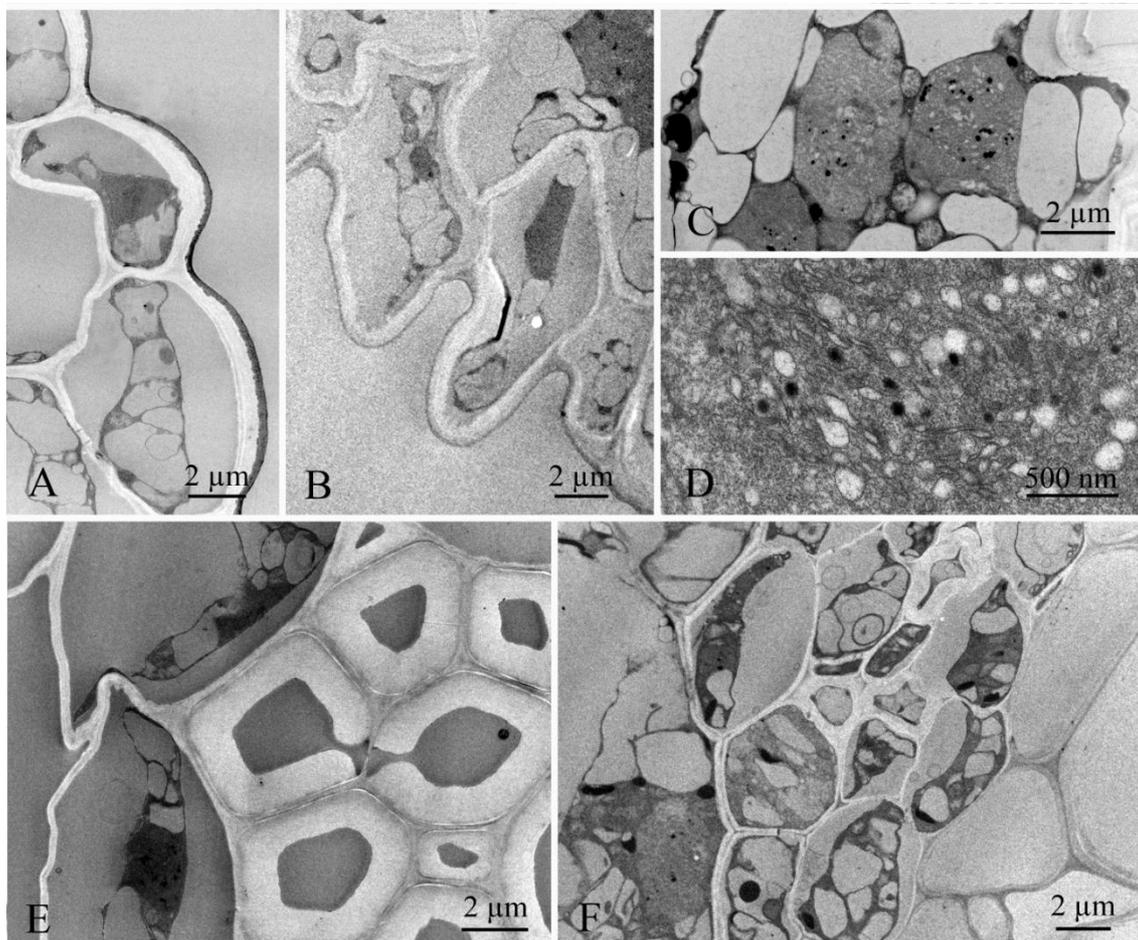


Figura 15. Ultraestrutura de folhas de *Barbacenia purpurea* com 30 dias de suspensão da irrigação, após 4 horas de reidratação. A-Células da epiderme superior, evidenciando a plasmólise, B-Células da epiderme inferior, com maior retração das paredes e plasmólise, C-Detalhe de uma célula do parênquima, evidenciando um grande número de pequenos vacúolos, dessicoplastos e mitocôndrias sem aparente recuperação, D-Detalhe de um dessicoplasto, onde as vesículas apresentam início da fusão para formação dos tilacóides, E-Células esclerenquimáticas com pontoações e células da bainha do parênquima apresentando plasmólise, F-Detalhe da região do feixe vascular, com células do floema plasmolisadas.

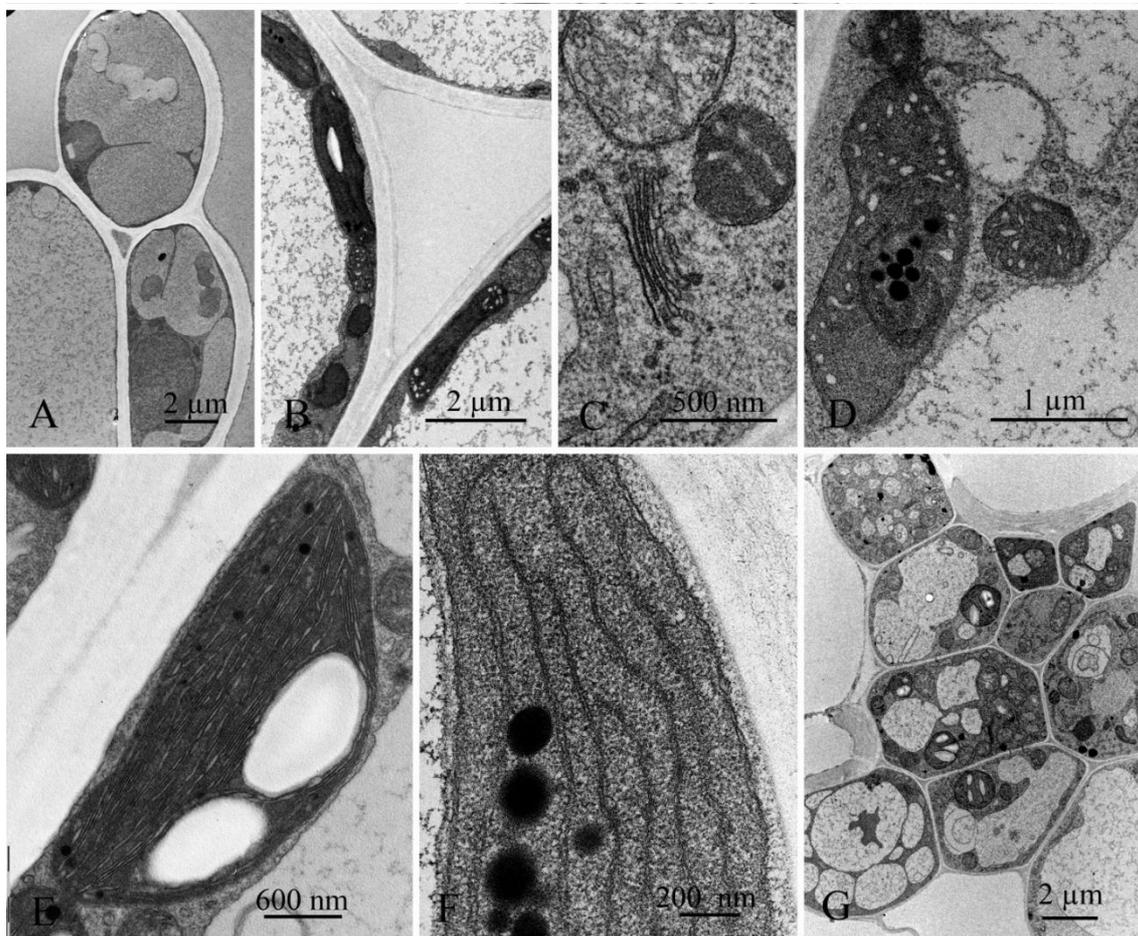


Figura 16. Ultraestrutura de folhas de *Barbacenia purpurea* com 30 dias de suspensão da irrigação, após 12 horas de reidratação. A- Células da epiderme superior, com citoplasma e paredes expandidas e vacúolos em processo de fusão, B-Células parenquimáticas reidratadas, com vacúolo único ou em processo de fusão, evidenciando a posição periférica das organelas, C- Detalhe de mitocôndrias com cristas desenvolvidas e complexo de Golgi, D-Cloroplasto com formato característico, apresentando vesículas periféricas e poucos plastoglóbulos e mitocôndria, E-Cloroplasto com grãos de amido e tilacóides em formação, F-Detalhe dos tilacóides desenvolvidos, com plastoglóbulos e sem grana aparentes, G-Detalhe das células do floema com citoplasma diferenciado e vacúolos em processo de fusão.

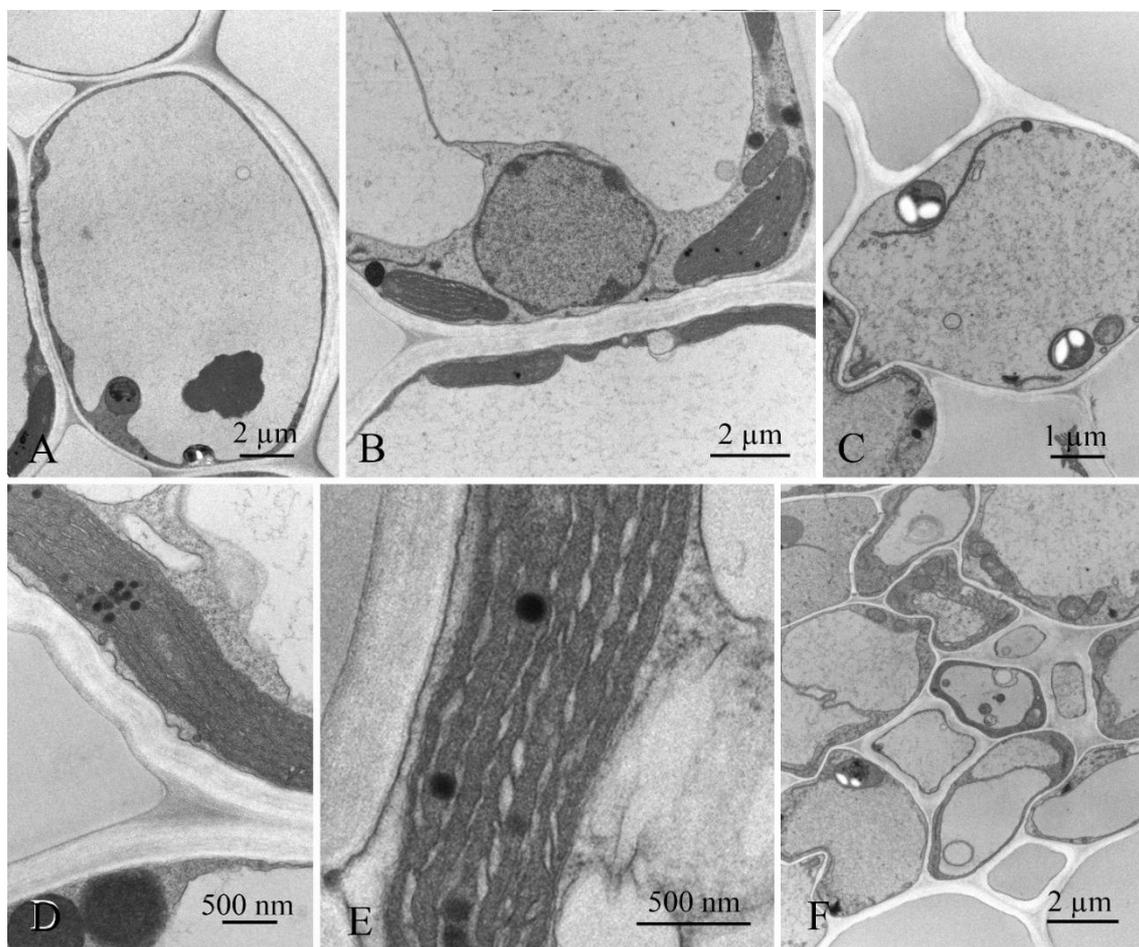


Figura 17. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 30 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação. A-Detalhe de uma célula da epiderme superior, com um único vacúolo e poucas organelas evidentes, B-Detalhe de células do parênquima com paredes sem dobras, apresentando vacúolos em processo de fusão, núcleo proeminente e cloroplastos, C- Detalhe de uma célula do floema, com plastos contendo grãos de amido bem desenvolvidos, D-Detalhe de um cloroplasto alongado, com tilacóides em formação e plastoglóbulos agrupados, e peroxissomos adjacentes à parede, E-Detalhe de um cloroplasto com vesículas em processo de fusão para formação dos tilacóides e início da deposição de amido, F-Região do feixe vascular, com células reidratadas.

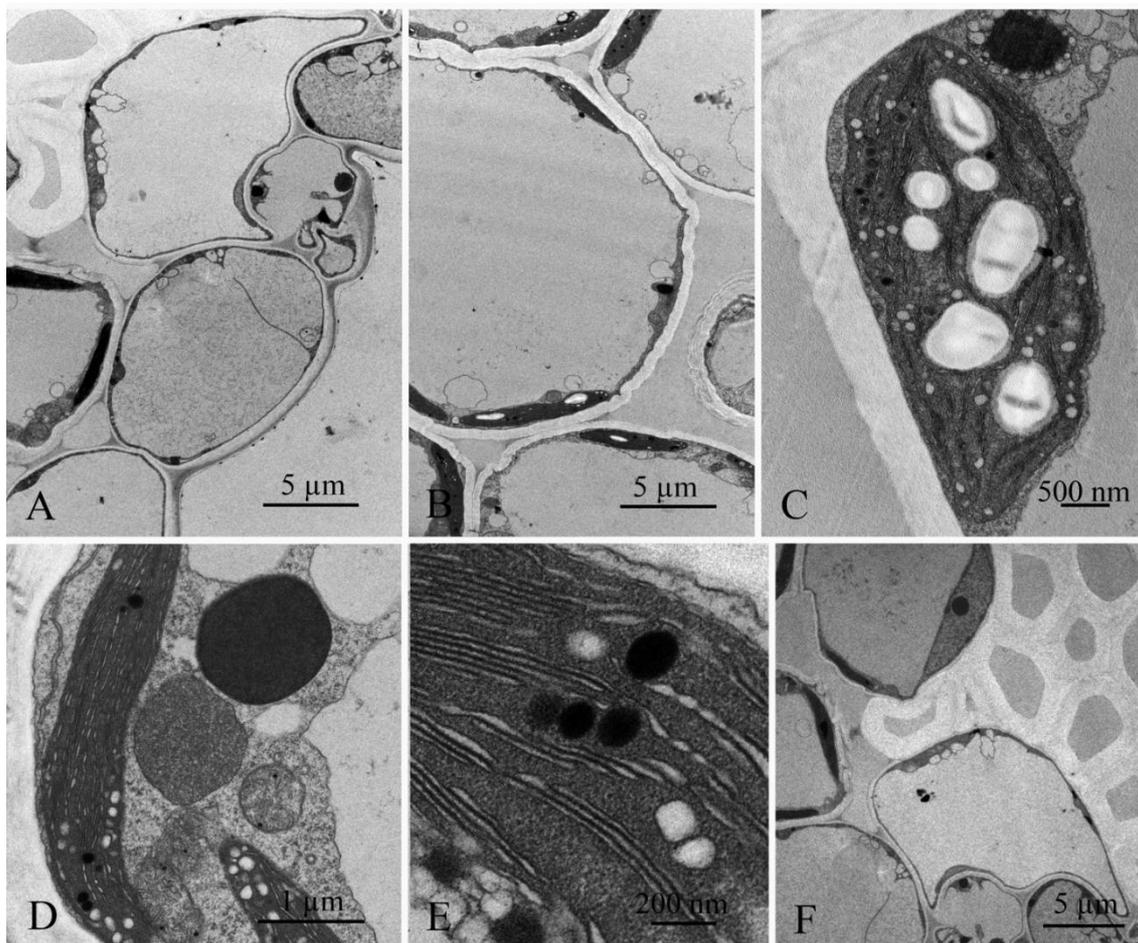


Figura 18. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 30 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação. A-Células da epiderme inferior, com grande vacúolo central e citoplasma periférico, B-Células do parênquima clorofiliano com um grande vacúolo e citoplasma periférico, C-Detalhe de um cloroplasto com tilacóides em formação, vesículas e grãos de amido, D-Cloroplastos em processo de recuperação, próximos a mitocôndrias e peroxissomos, E-Detalhe da formação dos tilacóides, F-Células esclerenquimáticas e do floema.

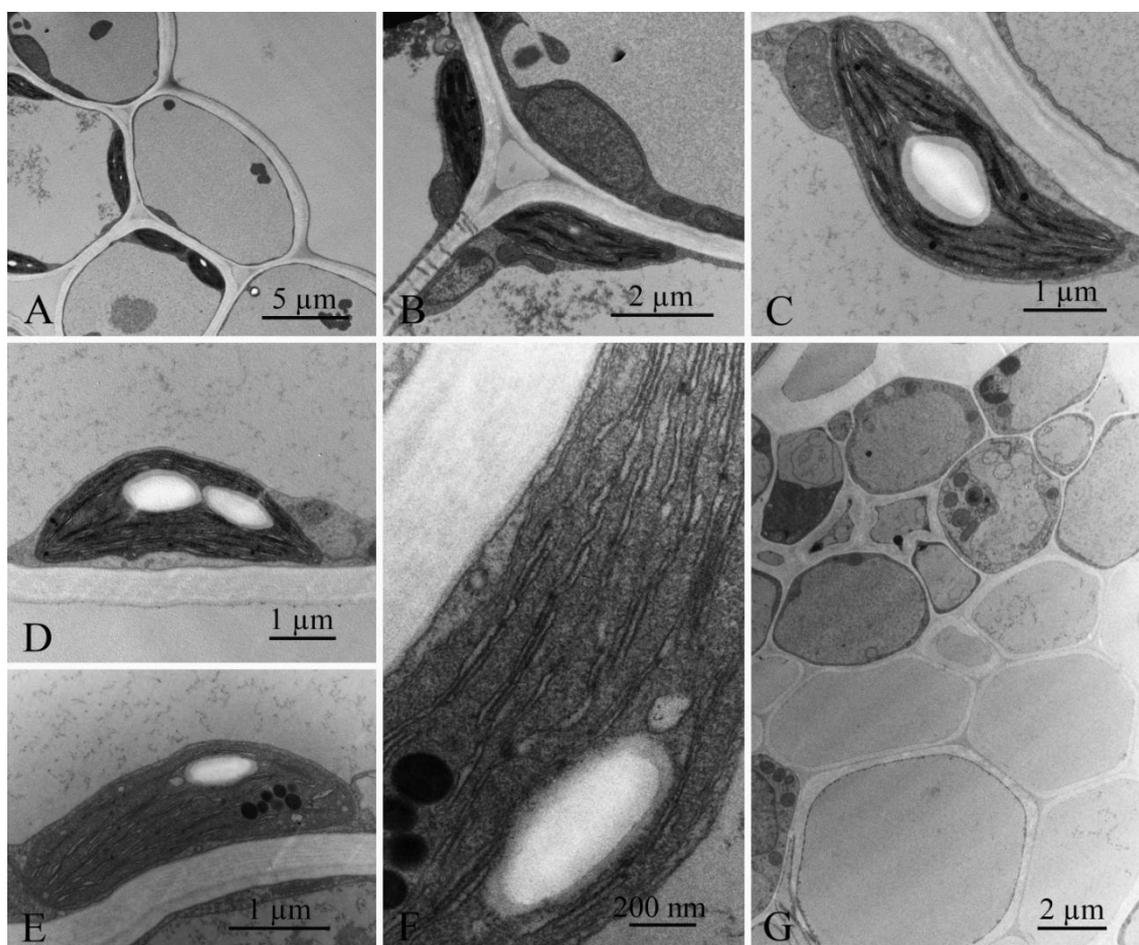


Figura 19. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 30 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação. A-Células túrgidas da epiderme superior, com vacúolo central e organelas em posição periférica, B-Detalhe das paredes do parênquima, sem dobras, com grande vacúolo, cloroplastos, núcleo e mitocôndrias com cristas bem definidas, C, D e E- Cloroplastos com forma lenticular, tilacóides em recuperação e grãos de amido, F-Detalhe de um cloroplasto, com tilacóides em formação, poucos plastoglóbulos agrupados e grão de amido, G-Células do feixe vascular, com conteúdo túrgido.

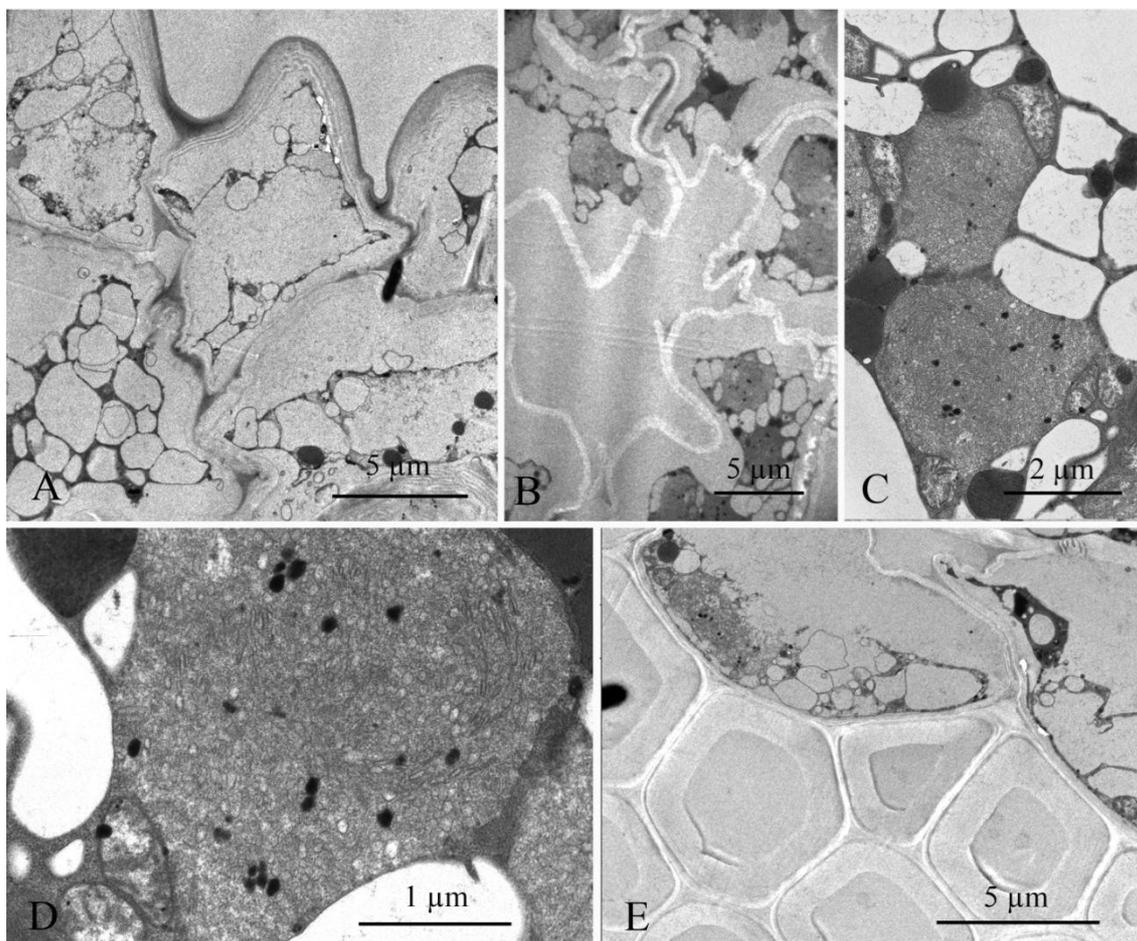


Figura 20. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 60 dias de suspensão da irrigação, após 1 hora de reidratação. A-Células da epiderme superior, com dobras nas paredes e plasmólise, B-Células parenquimáticas com dobras evidentes nas paredes e citoplasma retraído, C-Detalhe de uma célula parenquimática, com vacúolos numerosos, peroxissomos e dessicoplastos, D-Detalhe de um dessicoplasto com vesículas e plastoglóbulos dispersos no estroma e de mitocôndrias sem cristas definidas, E-Células esclerenquimáticas e parenquimáticas do feixe vascular.

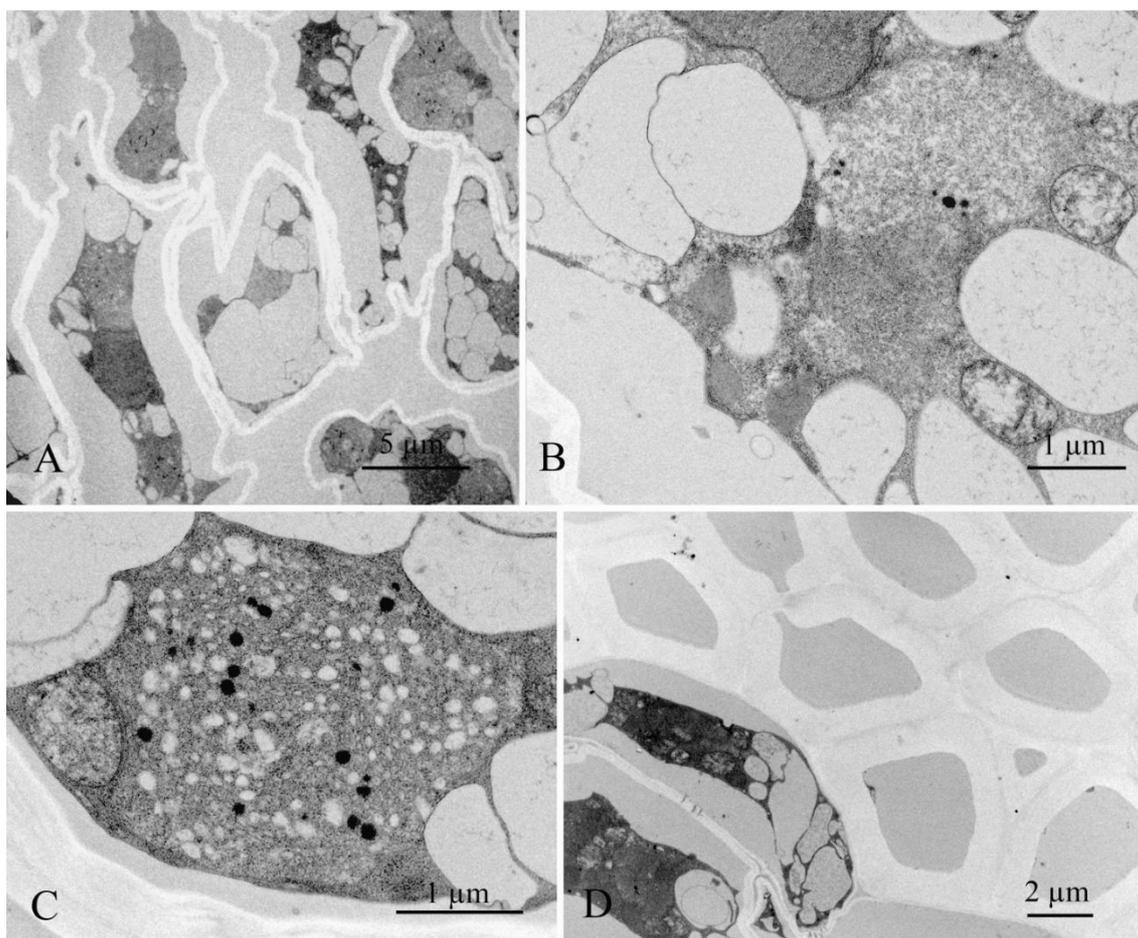


Figura 21. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 60 dias de suspensão da irrigação, após 2 horas de reidratação. A-Células parenquimáticas sem recuperação aparente, com dobras nas paredes e plasmólise, B-Detalhe de uma célula parenquimática, C-Detalhe de um dessicoplasto, com muitas vesículas e plastoglóbulos dispersos no estroma, adjacente a uma mitocôndria, D-Células esclerenquimáticas com pontoações e células parenquimáticas plasmolisadas.

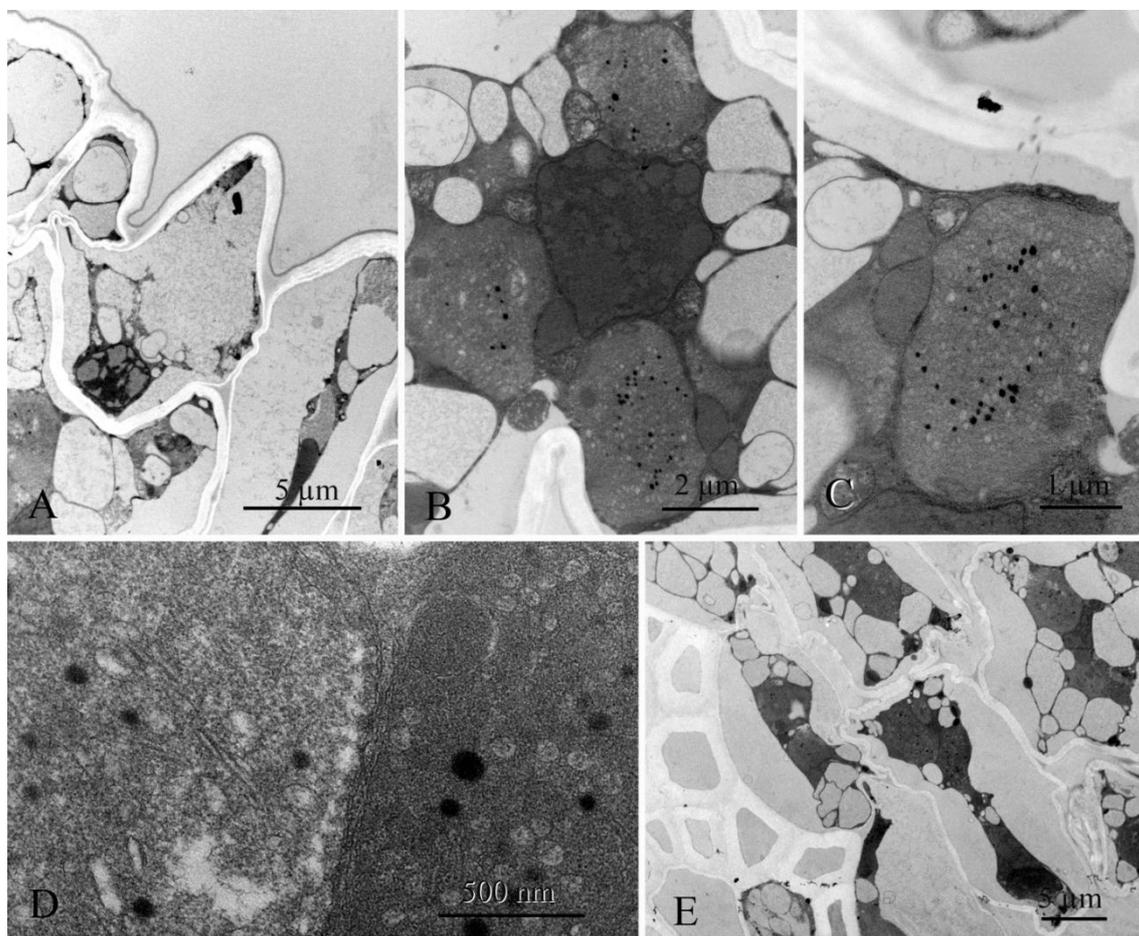


Figura 22. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 60 dias de suspensão da irrigação, após 4 horas de reidratação. A-Células da epiderme superior, com paredes retraídas e plasmólise, B-Detalhe de uma célula parenquimática com dobras na parede celular, núcleo, vacúolos pequenos, mitocôndrias sem cristas aparentes e dessicoplastos, C-Detalhe de um dessicoplasto com muitos plastoglóbulos, D-Detalhe de dessicoplastos em organização interna, E-Detalhe de fibras da região do feixe e células parenquimáticas plasmolisadas.

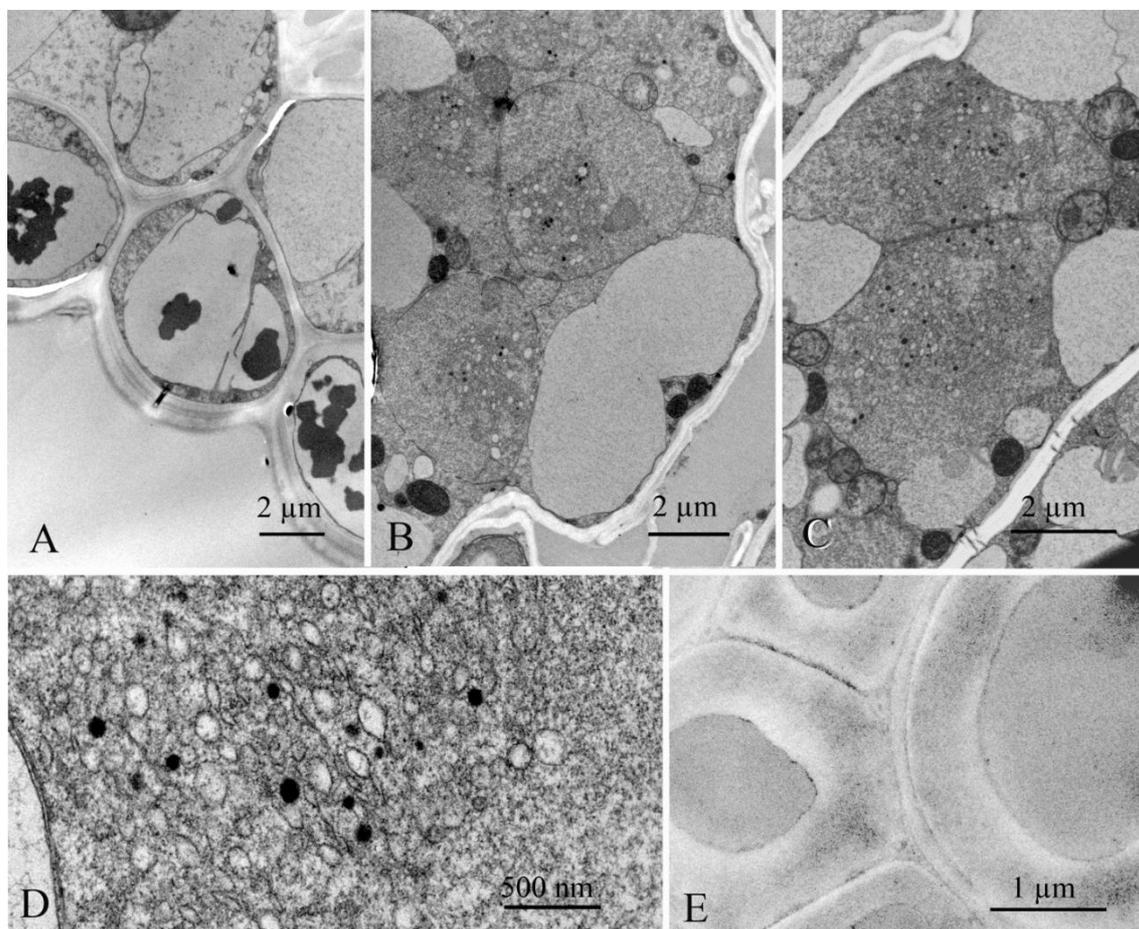


Figura 23. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 60 dias de suspensão da irrigação, após 12 horas de reidratação. A-Células da epiderme inferior, com citoplasma hidratado e conteúdo fenólico nos vacúolos, B e C-Detalhe de células parenquimáticas com dobras na parede, porém sem plasmólise, com vacúolos maiores, peroxissomos, mitocôndrias e dessicoplastos evidentes no citoplasma, D-Detalhe do estroma de um dessicoplasto, com vesículas e plastoglóbulos, E-Detalhe das fibras esclerenquimáticas da região dos feixes vasculares.

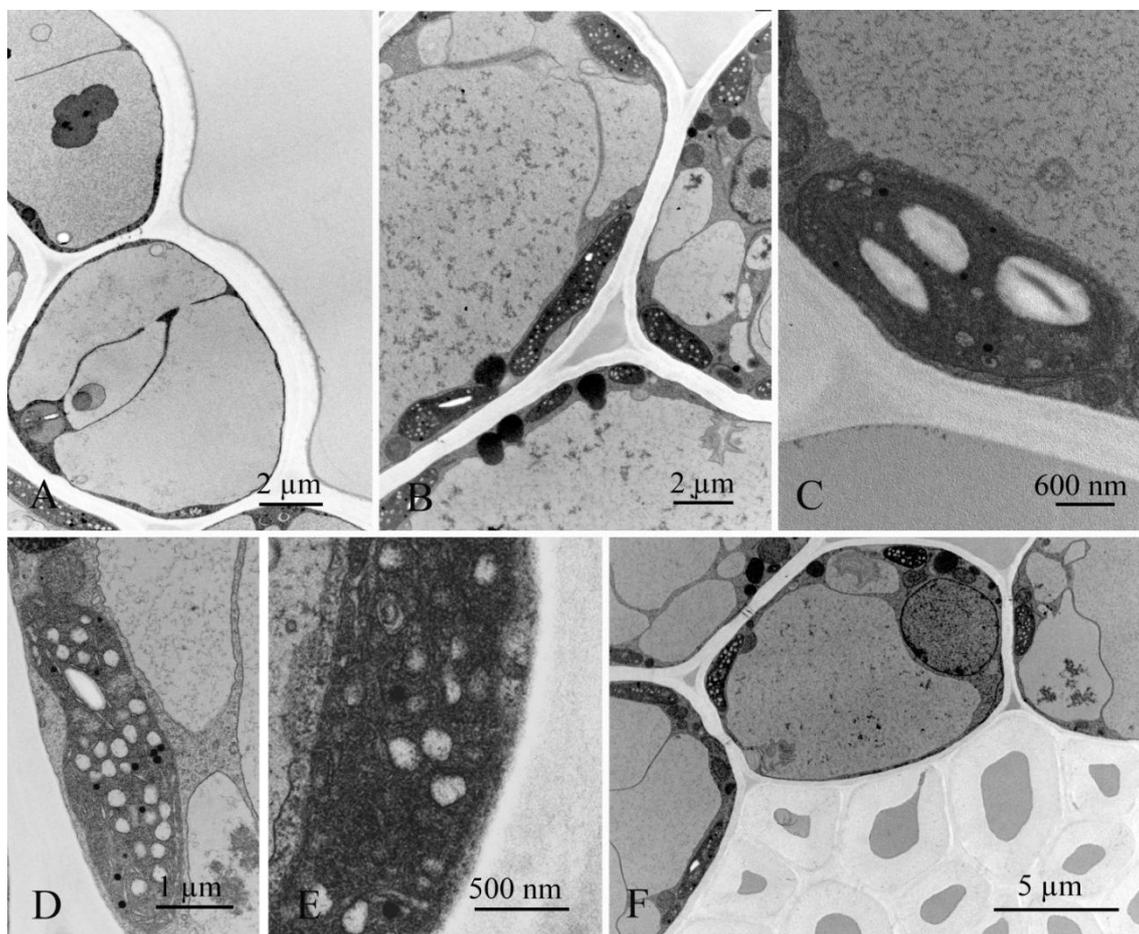


Figura 24. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 60 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação. A-Células da epiderme superior, com fusão de vacúolos e citoplasma predominantemente periférico, B-Células parenquimáticas sem dobras, com organelas periféricas, núcleo com nucléolo evidente e número reduzido de vacúolos, C, D e E-Detalhe de cloroplastos com forma característica, formação dos tilacóides, vesículas dispersas no estroma e início da deposição de amido, F-Fibras esclerenquimáticas e células parenquimáticas em recuperação.

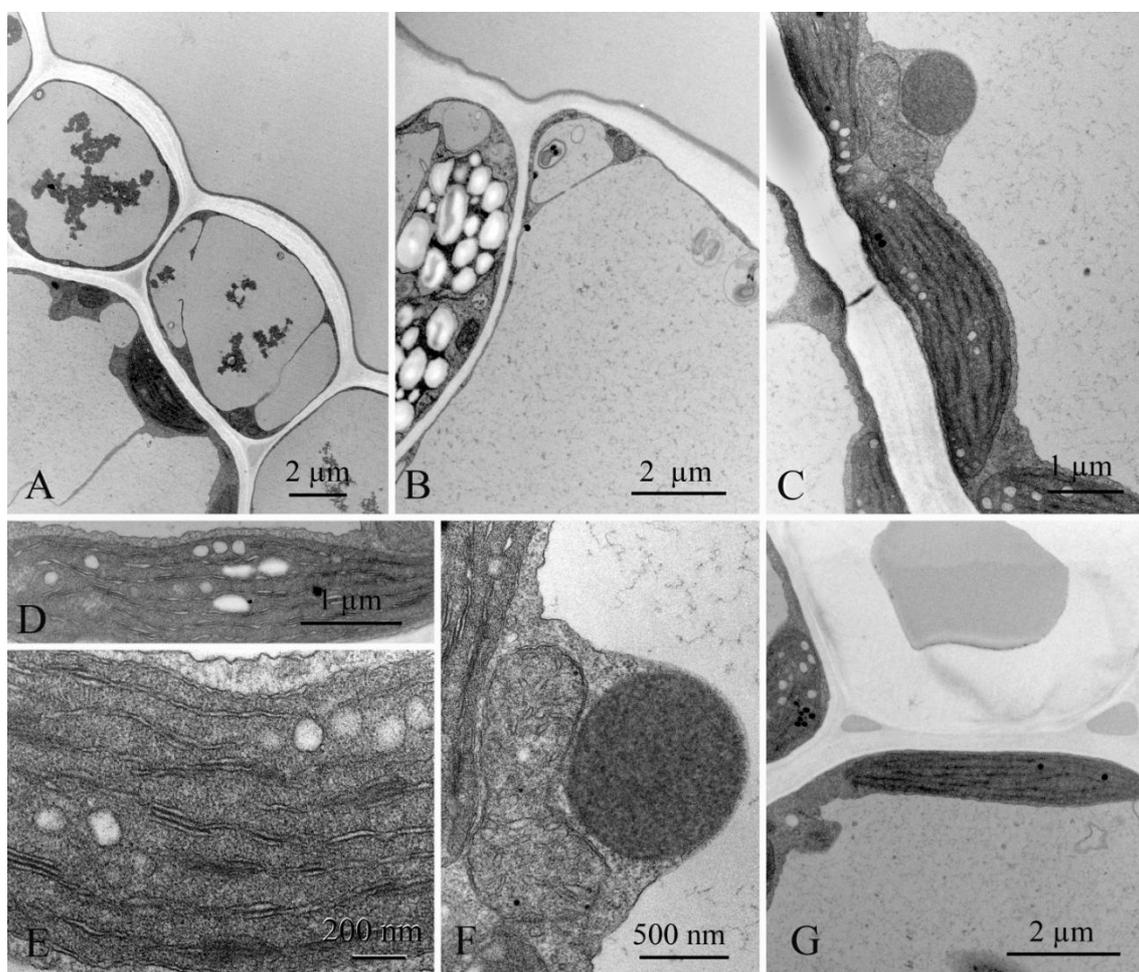


Figura 25. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 60 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação. A-Detalhe da epiderme superior, evidenciando conteúdo fenólico nos vacúolos, B-Célula-guarda do estômato, com plastos ricos em grãos de amido, C- Células parenquimáticas evidenciando a posição periférica dos cloroplastos, D e E-Detalhe da formação dos tilacóides e dos grana nos cloroplastos, F-Detalhe de uma mitocôndria com cristas mitocondriais definidas e de um peroxissomo, G-Detalhe das células parenquimáticas circundando o feixe vascular, com cloroplastos apresentando tilacóides em formação e presença de plastoglóbulos.

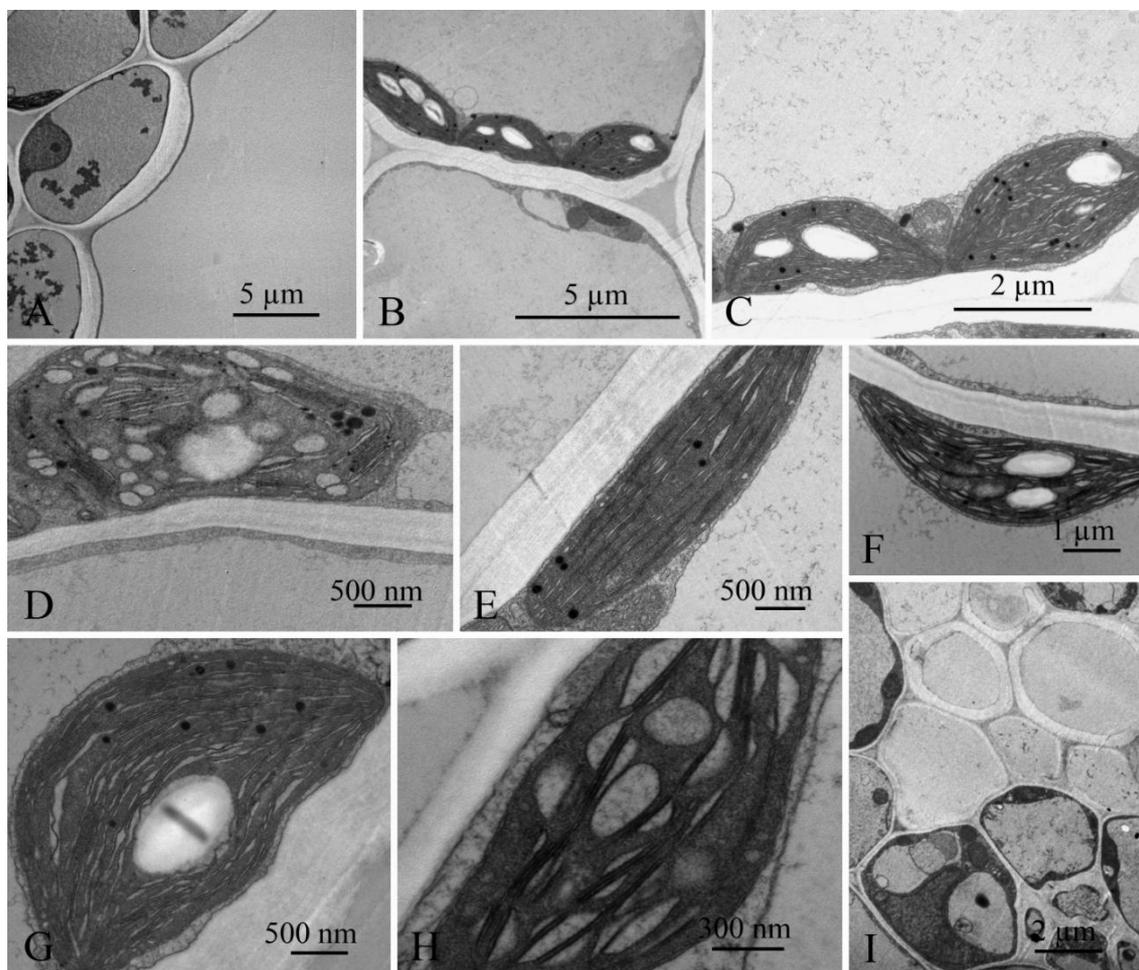


Figura 26. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 60 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação. A-Células túrgidas da epiderme inferior, com vacúolo central, B-Células parenquimáticas, com predomínio de vacúolo único e organelas periféricas, C-Cloroplastos e mitocôndrias, D-Plasto em recuperação, com vesículas dilatadas, E, F, G e H-Cloroplastos com formato lenticular ou alongado, grande extensão dos tilacóides reconstituídos e deposição de amido, I-Detalhe das células do feixe vascular, com aspecto túrgido e em recuperação.

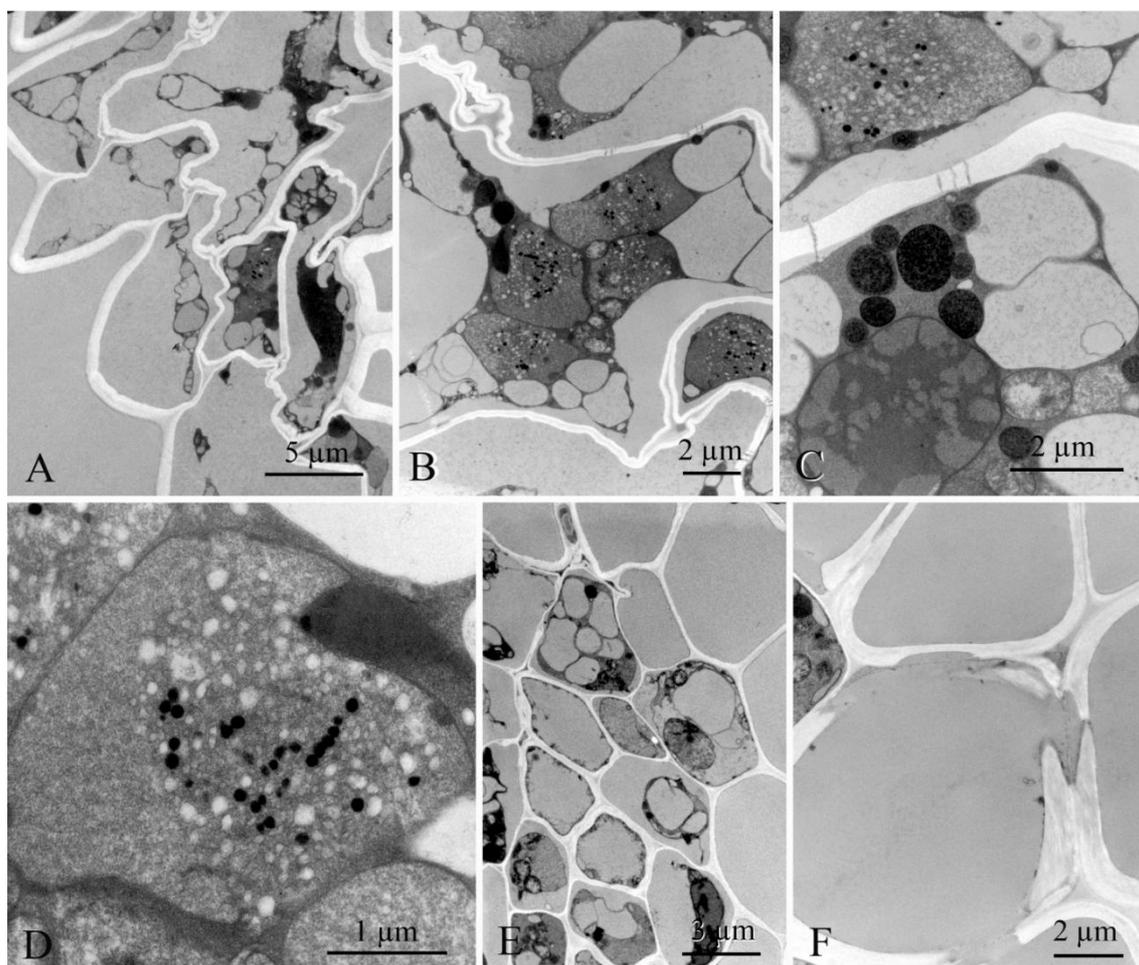


Figura 27. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 90 dias de suspensão da irrigação, após 1 hora de reidratação. A-Células da epiderme inferior, com retração das paredes e plasmólise acentuada, B-Células parenquimáticas com dobras nas paredes e grandes espaços entre a parede e a membrana plasmática, C-Detalhe de células parenquimáticas com núcleo, numerosos vacúolos, peroxissomos, mitocôndrias e dessicoplasto, D-Detalhe de um dessicoplasto, com numerosas vesículas e plastoglóbulos dispersos no estroma, E-Células do floema no feixe vascular, com plasmólise, F-Detalhe das células do xilema com pontoações.

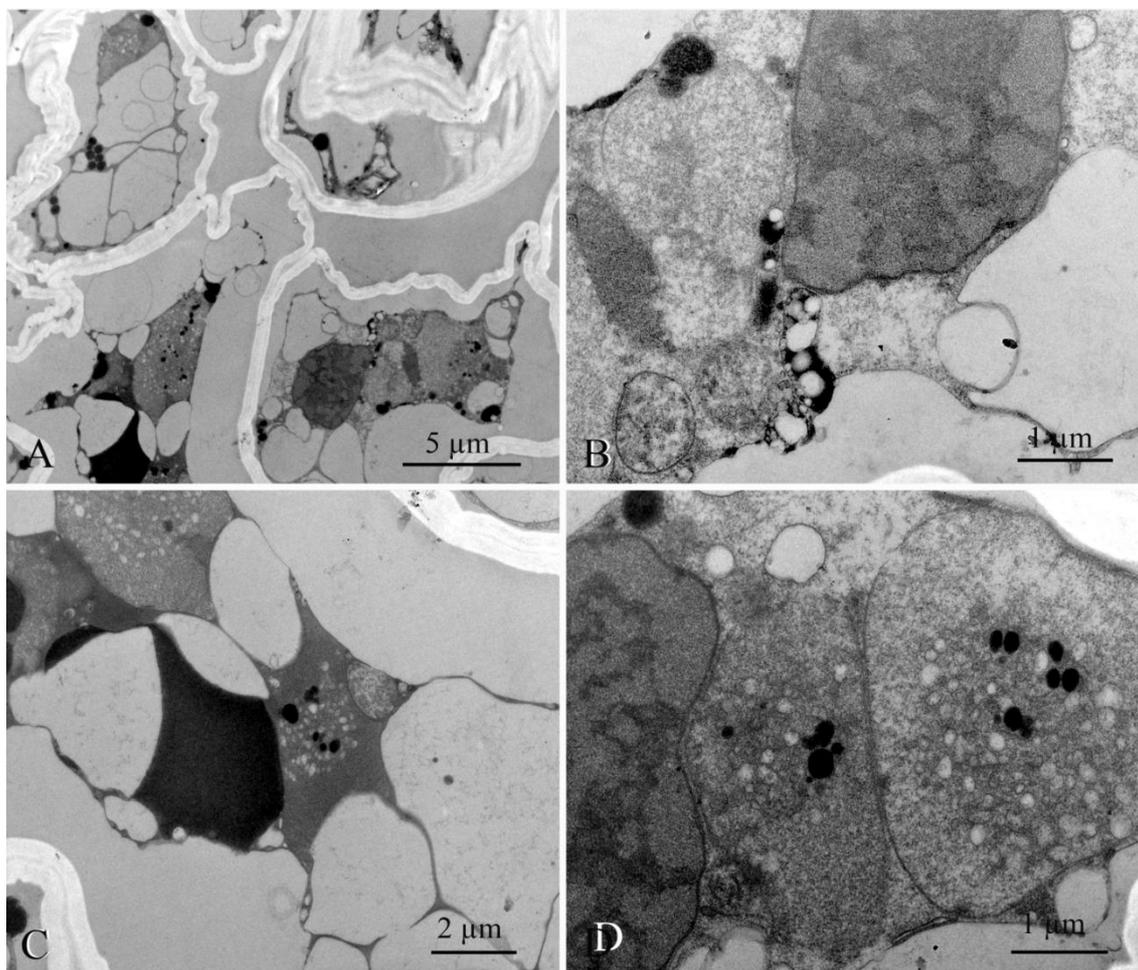


Figura 28. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 90 dias de suspensão da irrigação, após 2 horas de reidratação. A-Células parenquimáticas com dobras nas paredes e plasmólise acentuada, B-Vacúolos, mitocôndrias sem cristas definidas e núcleo em célula parenquimática, C-Detalhe de células parenquimáticas, com grandes espaços entre as paredes e as membranas plasmáticas e dessicoplastos, D-Dessicoplastos, com poucos plastoglóbulo agrupados e vesículas dispersas pelo estroma.

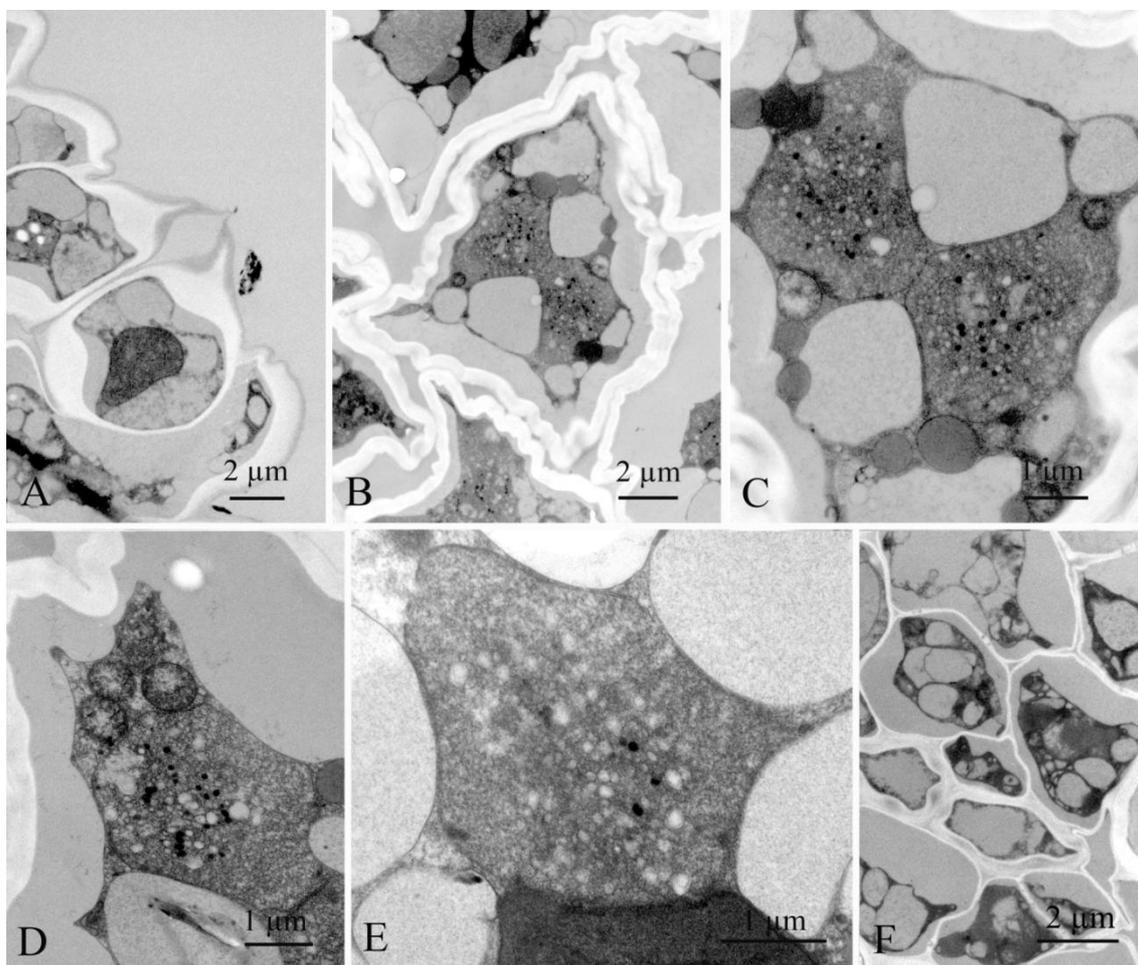


Figura 29. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 90 dias de suspensão da irrigação, após 4 horas de reidratação. A-Detalhe da epiderme superior, evidenciando células-guarda com conteúdo plasmolisado, B-Células parenquimáticas com dobras e plasmólise, C e D-Detalhe de células parenquimáticas, com dessicoplastos com numerosos plastoglóbulos dispersos, adjacentes a mitocôndrias sem cristas evidentes, E-Detalhe de um dessicoplasto, F-Detalhe de células do floema com plasmólise e contendo numerosos vacúolos.

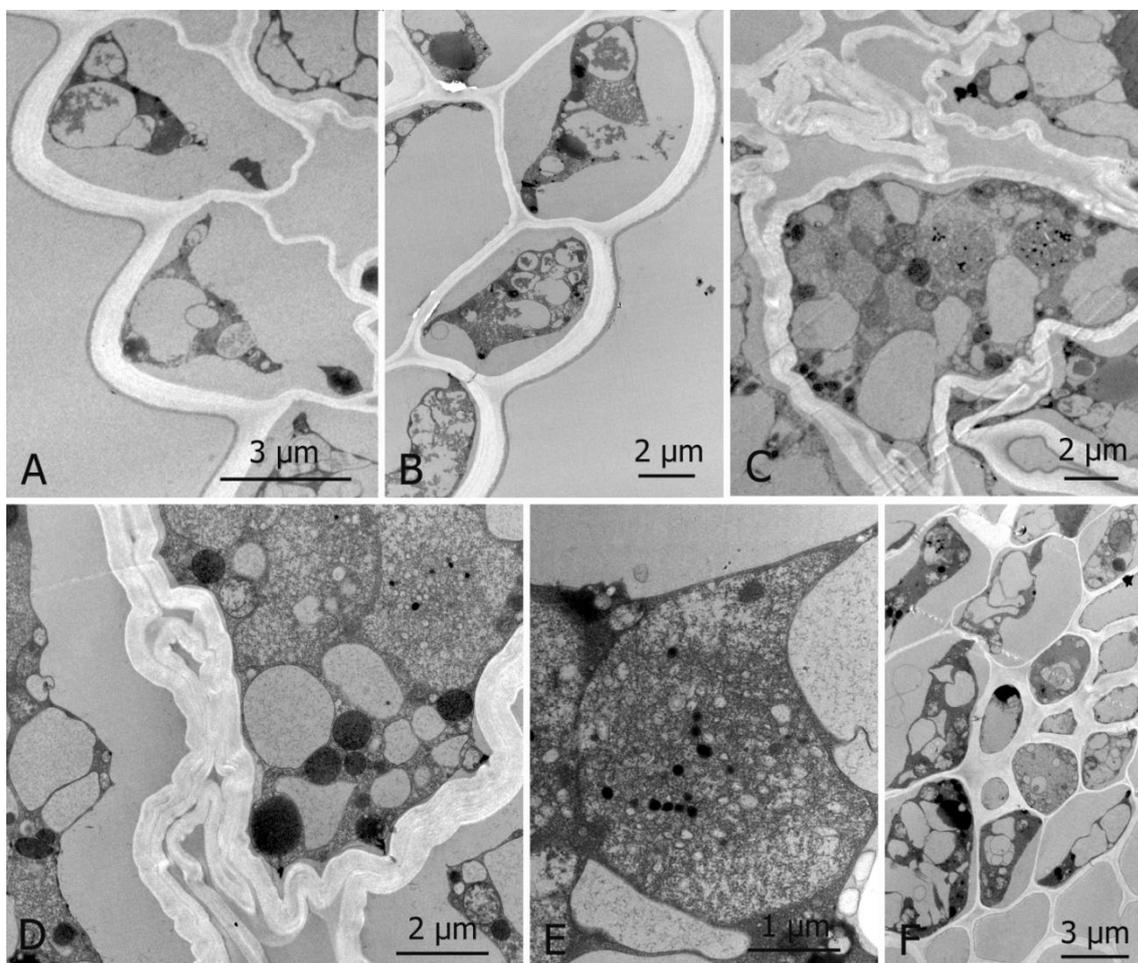


Figura 30. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 90 dias de suspensão da irrigação, após 12 horas de reidratação. A-Células da epiderme superior, com plasmólise e dobras na parede periclinal interna, B-Células da epiderme inferior, com conteúdo plasmolisado, C- Células do parênquima com dobras nas paredes, porém com pequenos espaços entre a parede e a membrana, D-Detalhe de uma célula parenquimática, com numerosos vacúolos, peroxissomos, mitocôndrias sem cristas definidas e dessicoplastos, E-Detalhe de um dessicoplasto, F-Detalhe do feixe vascular, com algumas células plasmolisadas.

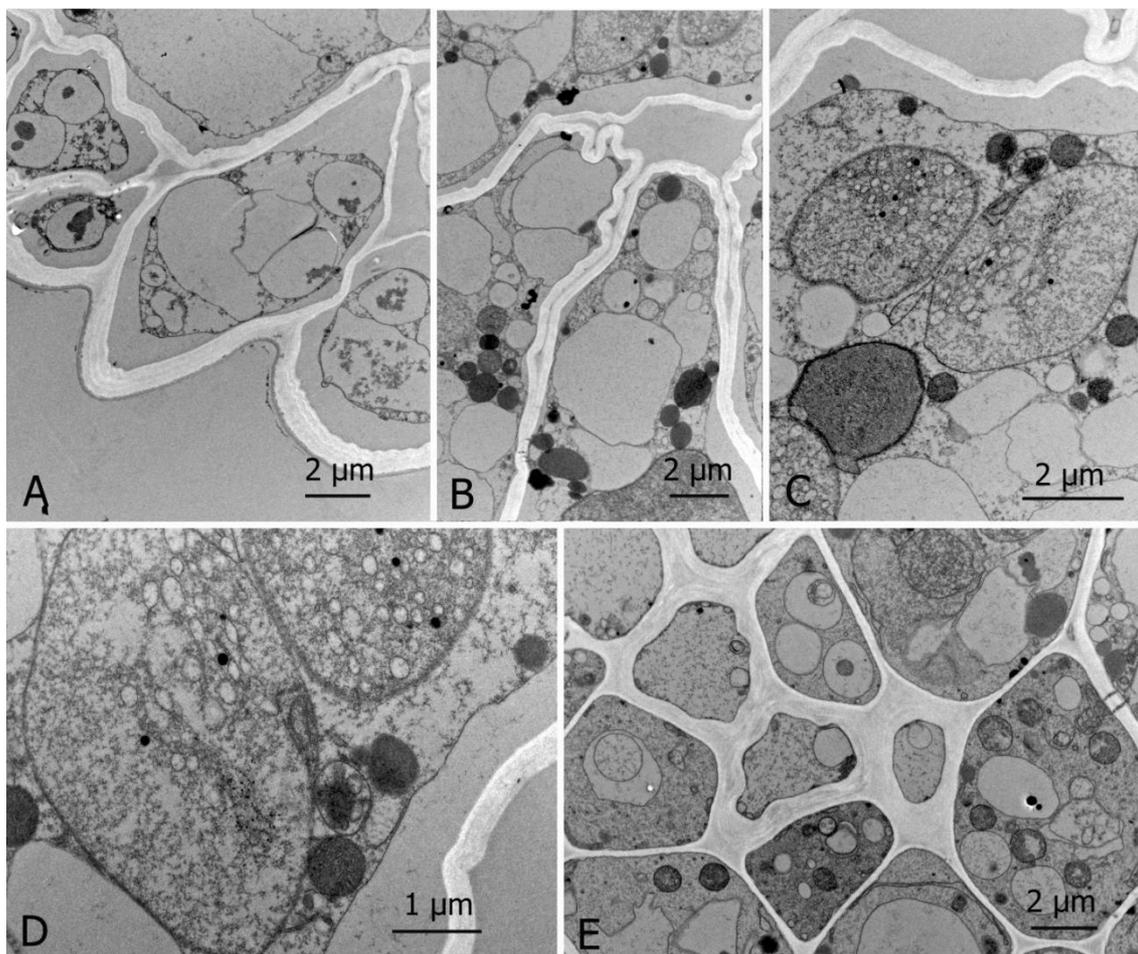


Figura 31. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 90 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação. A-Células da epiderme inferior, com plasmólise, B-Células parenquimáticas com poucas dobras na parede e muitos vacúolos no citoplasma, C-Detalhe de uma célula parenquimática com espaço reduzido entre a parede celular e a membrana, com vacúolos, peroxissomos e dessicoplastos evidentes, D-Detalhe dos dessicoplastos com poucas vesículas e plastoglóbulos aparentes, E-Células do floema, com citoplasma reidratado e organelas em recuperação.

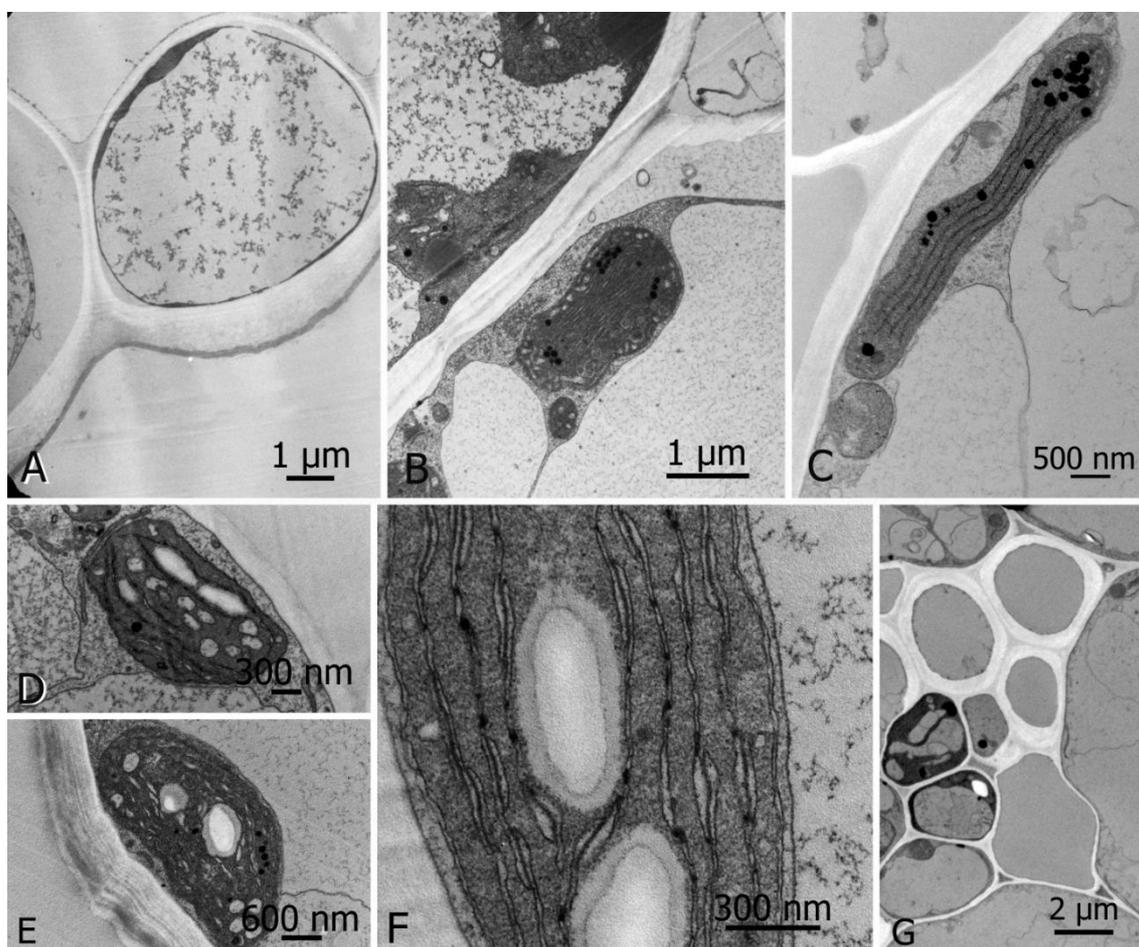


Figura 32. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 90 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação. A-Detalhe das células da epiderme inferior, B e C-Células parenquimáticas com paredes sem dobras, com grandes vacúolos em fusão, e plastos em diferentes estágios de recuperação, D e E-Chloroplastos com tilacóides em formação, vesículas, poucos plastoglóbulos e início da deposição de amido, E-Detalhe de um cloroplasto com tilacóides em formação, I- Células da região do feixe vascular com aparência hidratada.

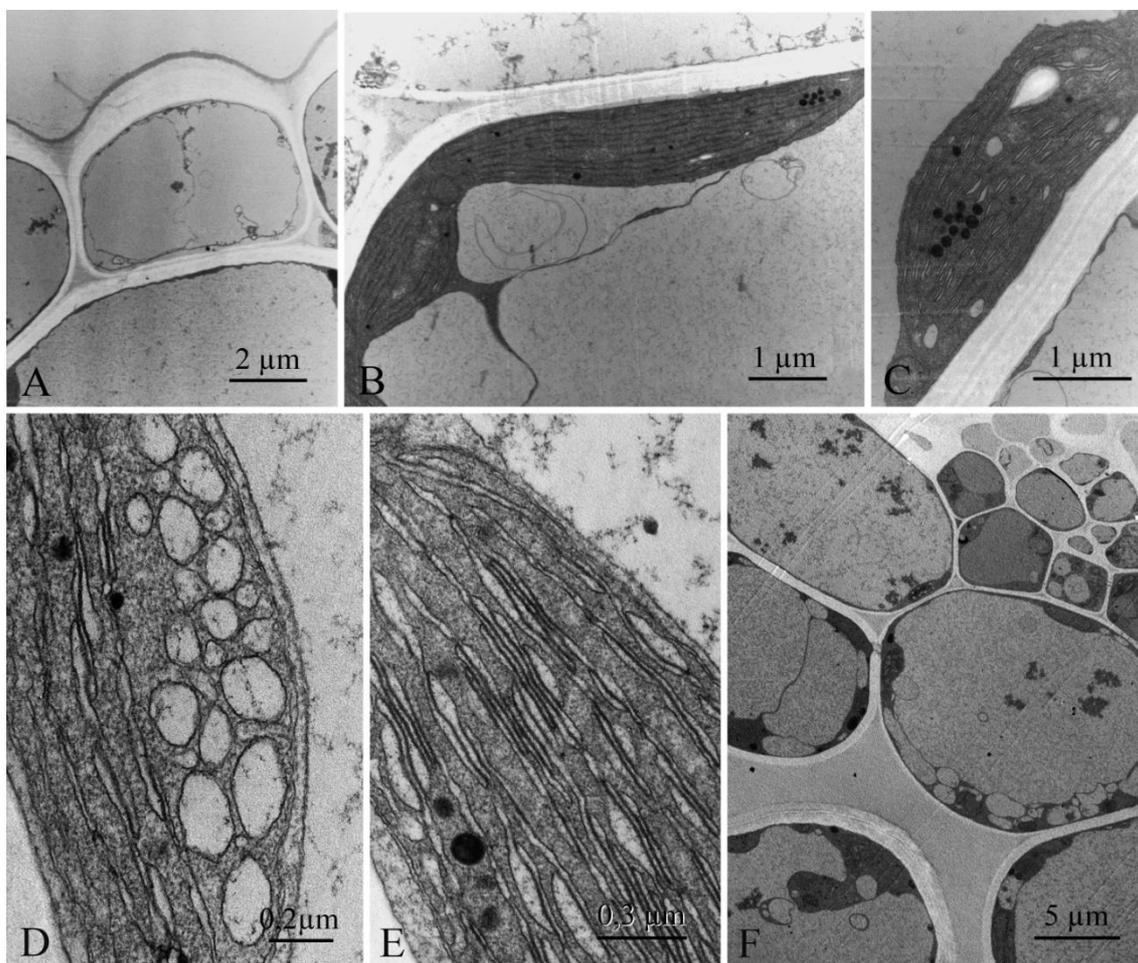


Figura 33. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 90 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação. A-Células da epiderme superior, com vacúolos em fusão e citoplasma e paredes expandidos, B-Vacúolos em fusão em uma célula parenquimática, evidenciando a posição periférica dos cloroplastos, C, D e E-Cloroplastos em recuperação, apresentando fusão de vesículas, poucos plastoglóbulos agrupados e grão de amido, F-Células parenquimáticas próximas ao feixe vascular, com células túrgidas e em recuperação.

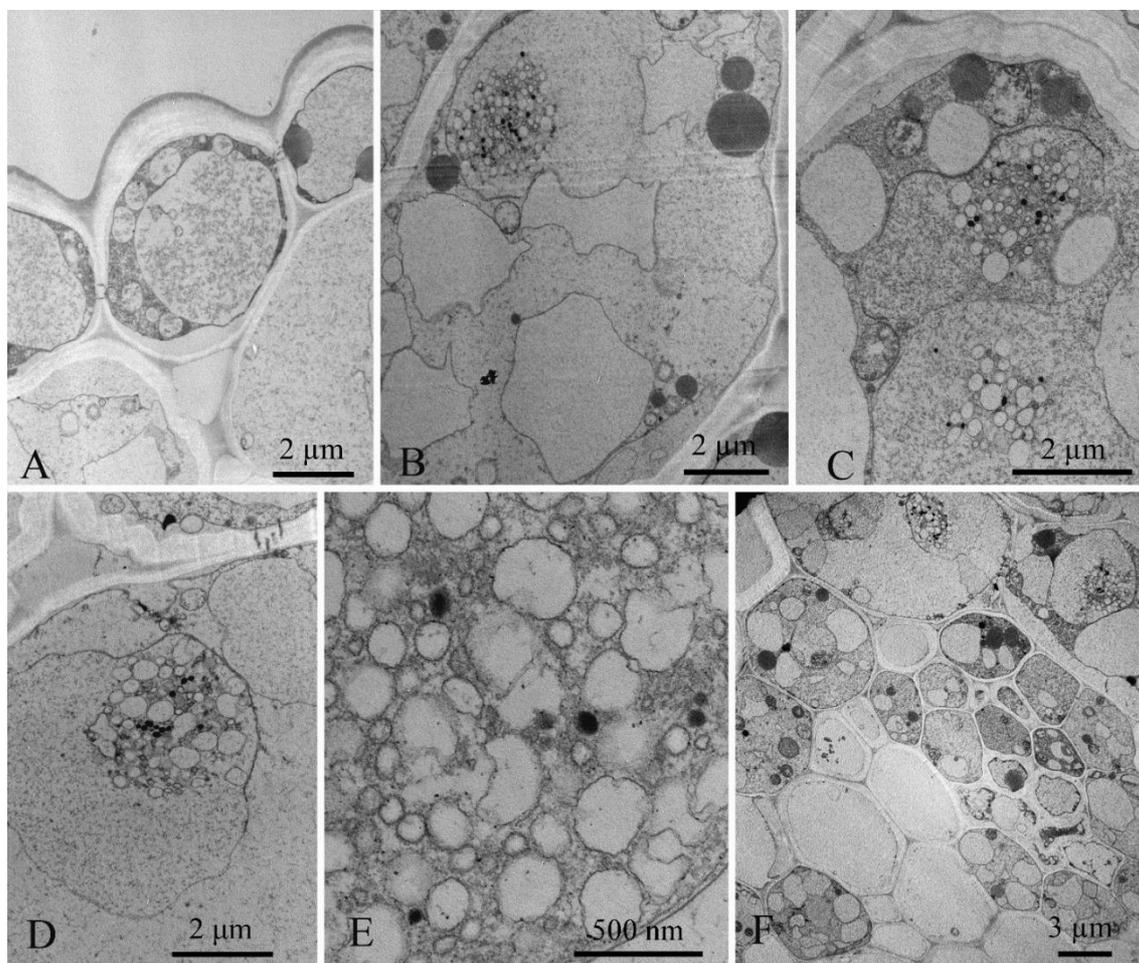


Figura 34. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 120 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação. A-Células da epiderme superior, com aspecto túrgido e pouca plasmólise, com dobras na parede, B e C-Detalhe das células do parênquima, com citoplasma hidratado, paredes sinuosas, numerosos vacúolos, dessicoplastos e mitocôndrias sem cristas aparentes, D-Dessicoplasto com formato arredondado e muitas vesículas dispersas no estroma, E-Detalhe de um dessicoplasto com vesículas e plastoglóbulos, F-Região do feixe vascular, apresentando células túrgidas e em recuperação.

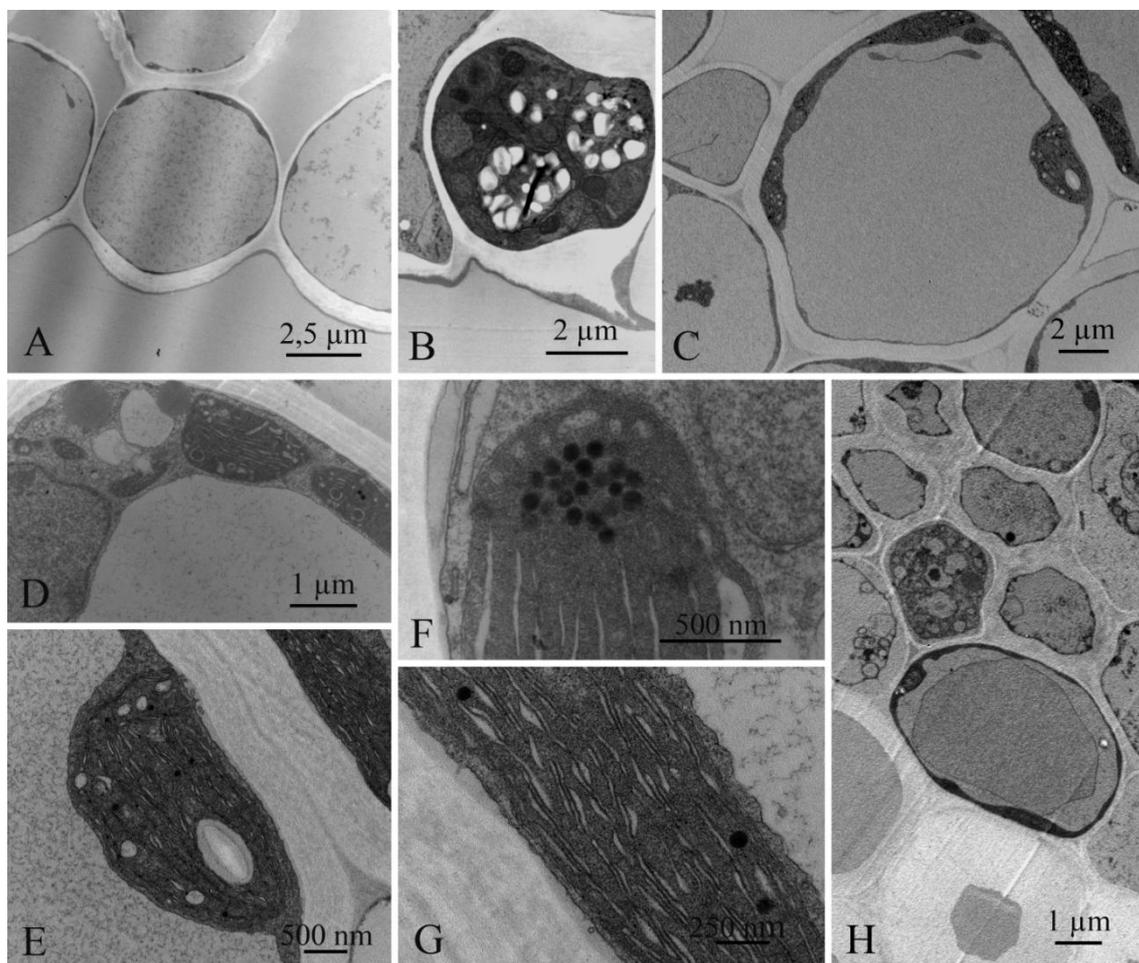


Figura 35. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 120 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação. A-Células da epiderme inferior, com membrana aderida às paredes e citoplasma hidratado, B-Detalhe de célula-guarda da epiderme, com plastos contendo grãos de amido desenvolvidos, C e D- Células parenquimáticas, com vacúolo central e plastos em diferentes estágios de recuperação, E-Cloroplasto apresentando tilacóides e vesículas na extremidade, com grão de amido, F e G-Detalhe de cloroplastos com tilacóides em formação e plastoglóbulo agrupados, H-Fibras esclerenquimáticas e células do floema com protoplasto hidratado.

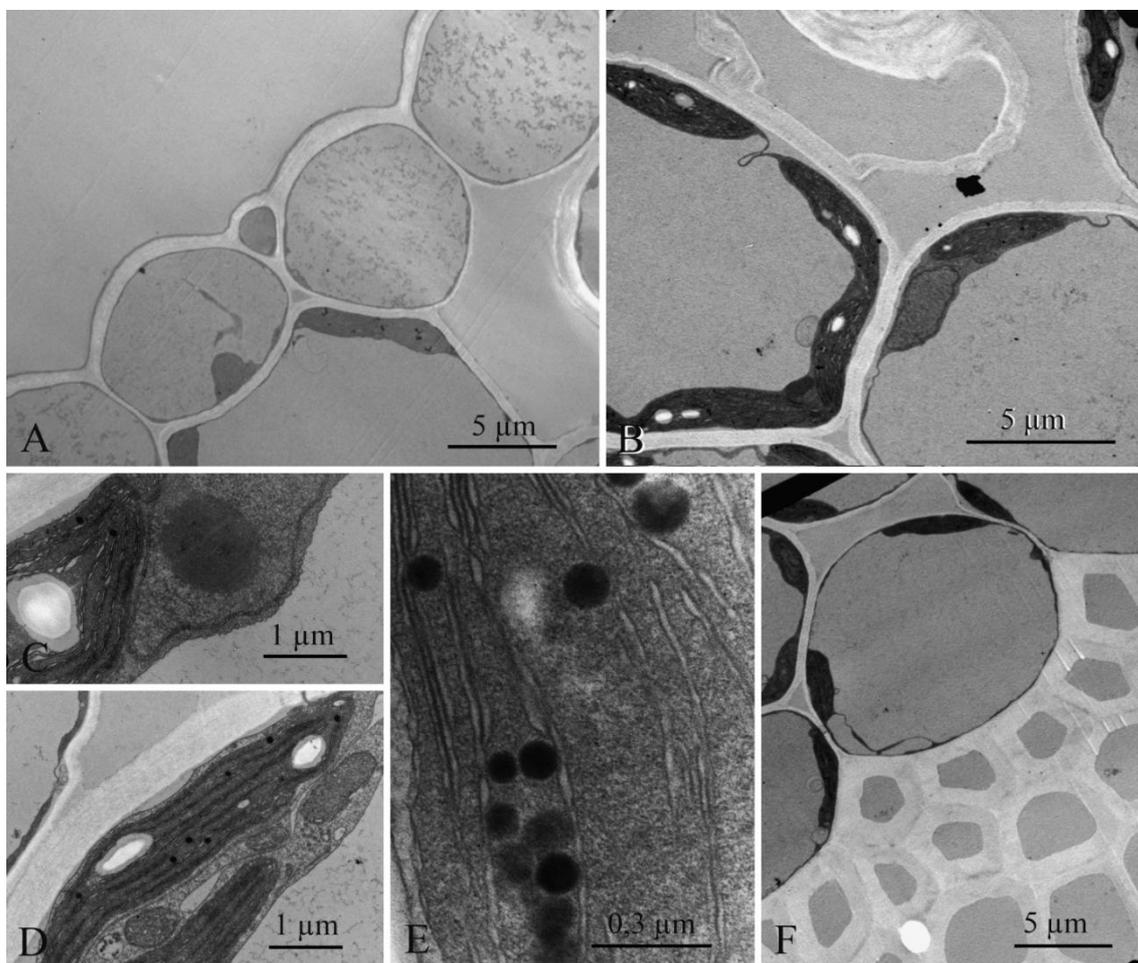


Figura 35. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 120 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação. A-Células da epiderme superior, apresentando único vacúolo que ocupa grande volume celular, B-Células do parênquima, com paredes e citoplasma expandidos e organelas ocupando a periferia das células, C-Núcleo com nucléolo em evidência e cloroplasto com grão de amido bem desenvolvido, D-Cloroplastos alongados, com tilacóides formados e algumas vesículas visíveis no estroma, próximos à mitocôndrias com cristas bem definidas, E-Detalhe de tilacóides e grana em formação, com plastoglóbulo em número reduzido, F-Células parenquimáticas e fibras esclerenquimáticas adjacentes ao feixe vascular.

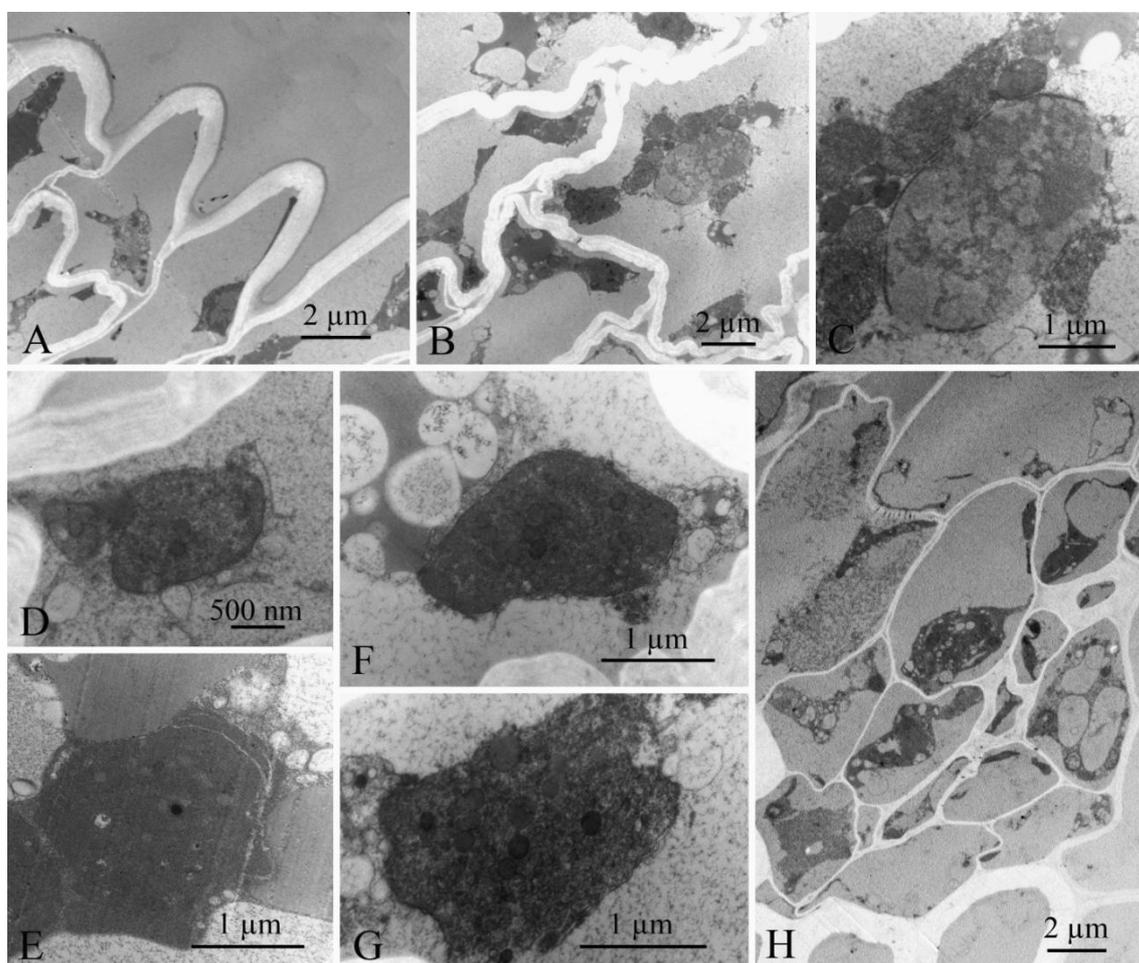


Figura 37. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 150 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação. A-Células plasmolisadas da epiderme inferior com paredes sinuosas, B-Células parenquimáticas plasmolisadas com muitas dobras nas paredes celulares, C-Detalhe do núcleo e mitocôndrias sem cristas aparentes, D, E, F e G-Detalhe de dessicoplastos com vesículas e plastoglóbulos dispersos pelo estroma, H-Células do deixe vascular apresentando plasmólise e fibras esclerenquimáticas.

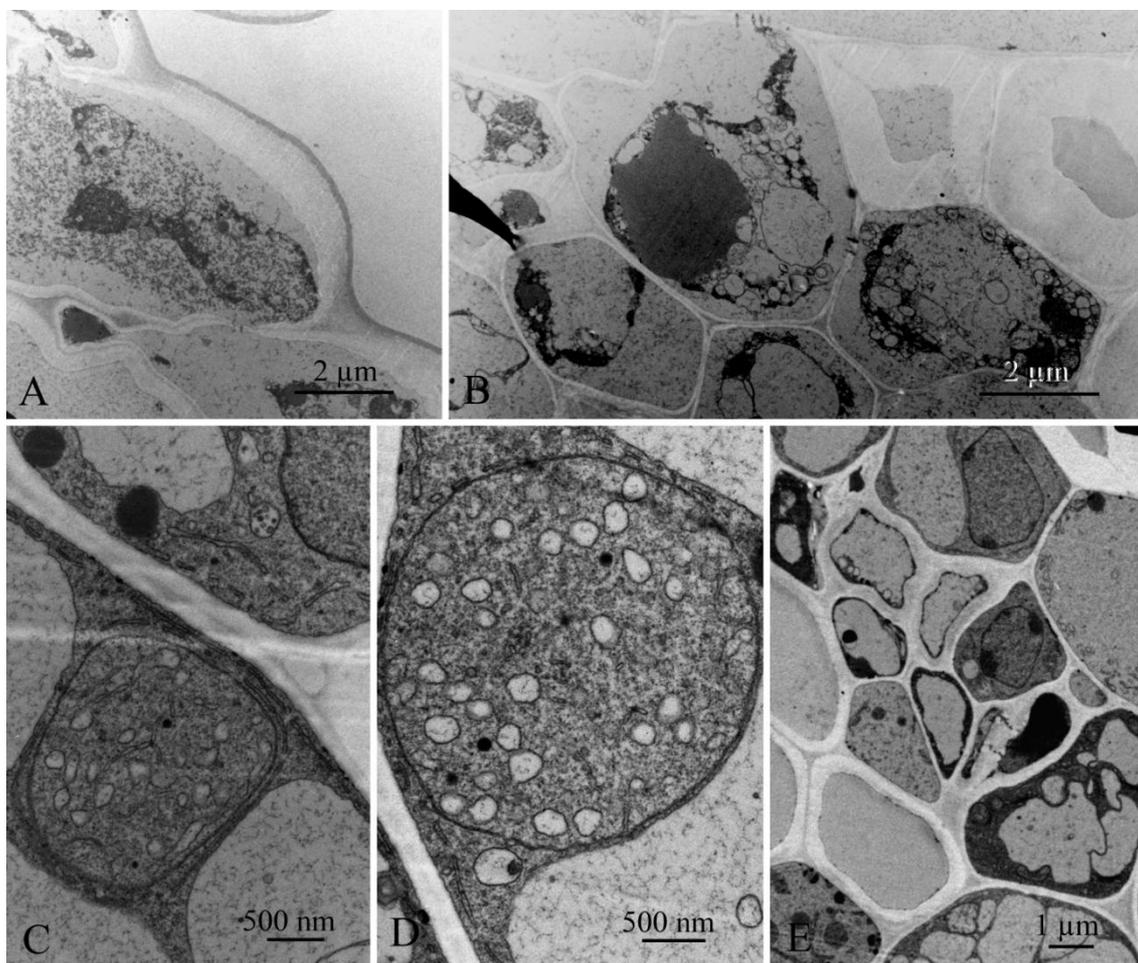


Figura 38. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 150 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação. A-Células da epiderme inferior, com plasmólise e dobras na parede, B-Fibras esclerenquimáticas e células do feixe vascular com vacúolos pequenos e plasmólise, C-Detalhe de dessicoplasto com vesículas iniciando a sua fusão em célula do parênquima com citoplasma reidratado, retículo e peroxissomos evidentes, D-Detalhe de um dessicoplasto, E-Células do floema com citoplasma em recuperação.

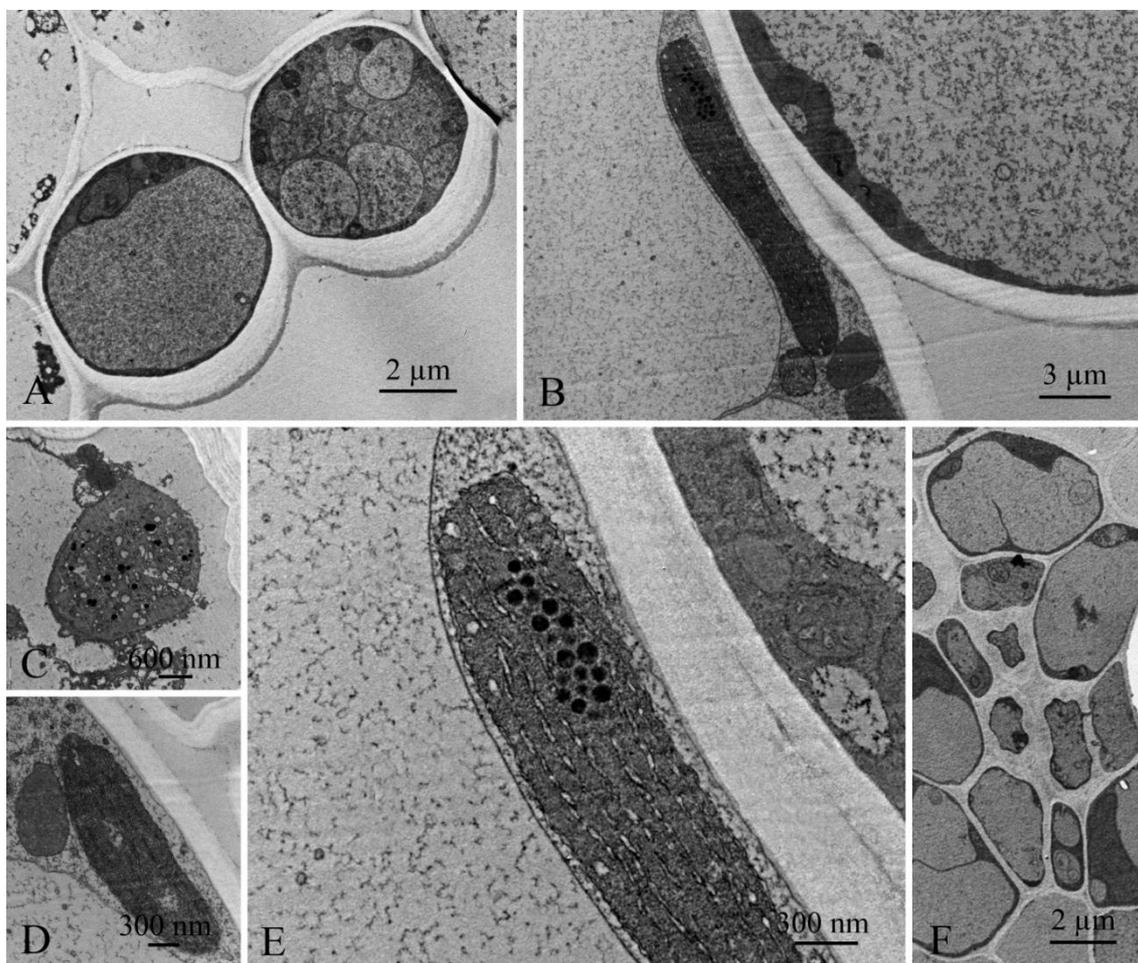


Figura 39. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 150 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação. A-Células epidérmicas com paredes sem dobras e citoplasma reidratado apresentando vacúolos em fusão ou vacúolo único e com organelas restritas à periferia celular, B-Detalhe de células do parênquima, sem plasmólise, com predomínio de um vacúolo central e cloroplastos e mitocôndrias próximos à parede sem dobras, C-Dessicoplasto com vesículas e muitos plastoglóbulo, D-Cloroplasto com parte dos tilacóides regenerados e mitocôndria com cristas evidentes, E-Detalhe de um cloroplasto com vesículas se achatando formando os tilacóides e plastoglóbulo agrupados, F-Células do floema túrgidas com fusão de vacúolos.

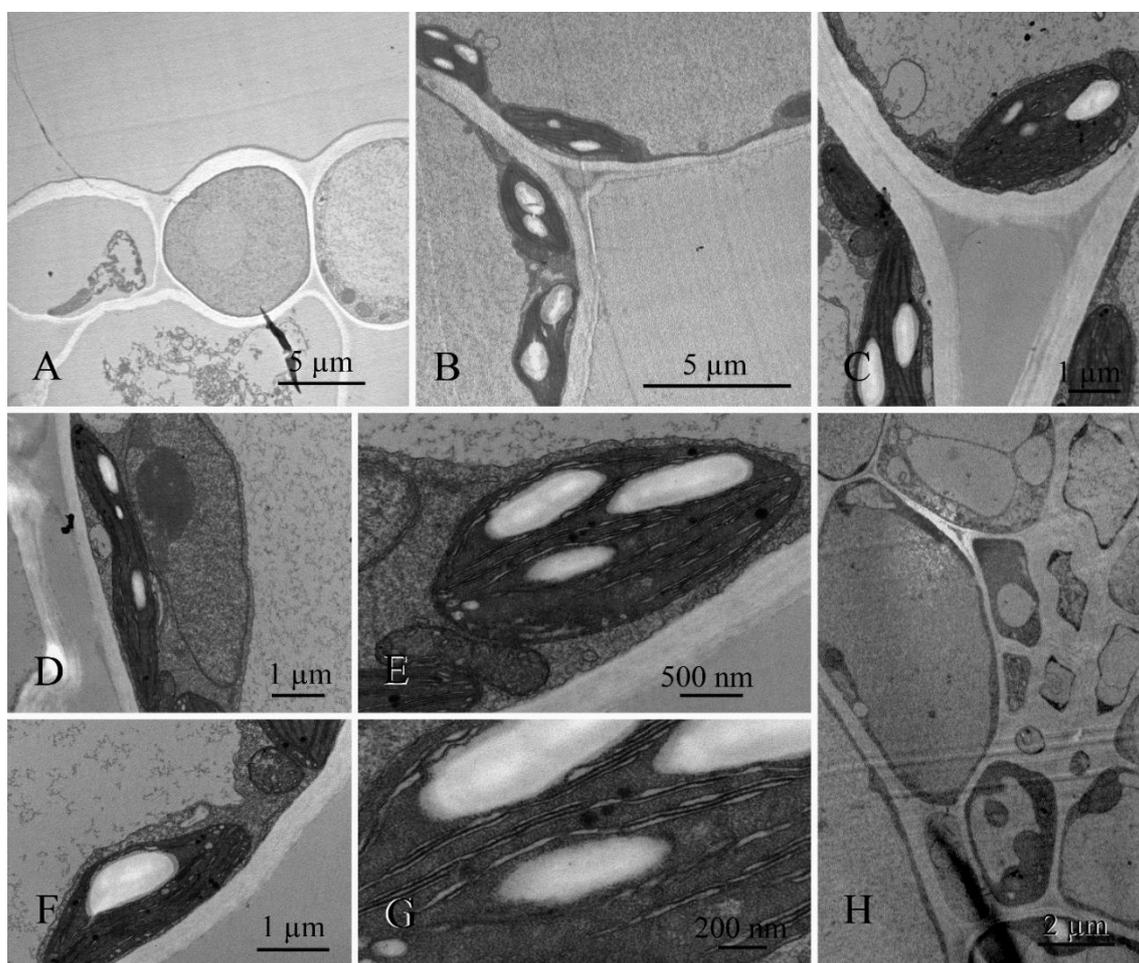


Figura 40. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 150 dias de suspensão da irrigação, após 96 horas de reidratação. A-Epiderme superior com células túrgidas, B-Células do parênquima, com vacúolo central restringindo as organelas para a região parietal, C-Detalhe dos cloroplastos nas células parenquimáticas, D, E e F-Cloroplastos com tilacóides em formação, poucas vesículas e com grãos de amido, próximos a mitocôndrias com cristas evidentes, G-Detalhe da formação dos tilacóides e início da formação do grana, H-Células parenquimáticas e elementos do feixe vascular com protoplasto hidratado e em recuperação.

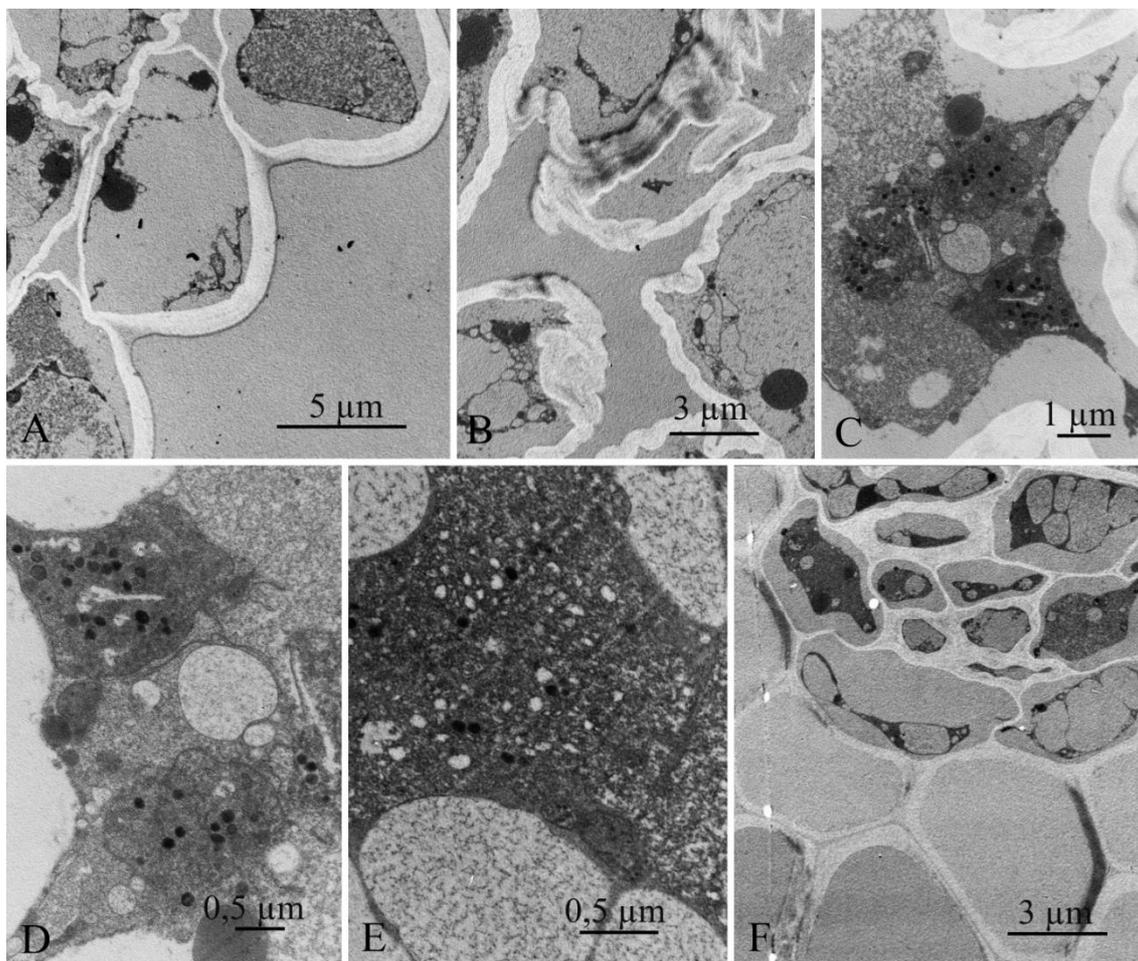


Figura 41. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 180 dias de suspensão da irrigação, após 24 horas de reidratação. A-Células epidérmicas plasmolisadas e com dobras nas paredes, B-células parenquimáticas evidenciando dobras e plasmólise, C e D-Detalhe de células parenquimáticas com pequenos vacúolos e dessicoplastos com vesículas e muitos plastoglóbulos, F-Células do xilema e floema com plasmólise.

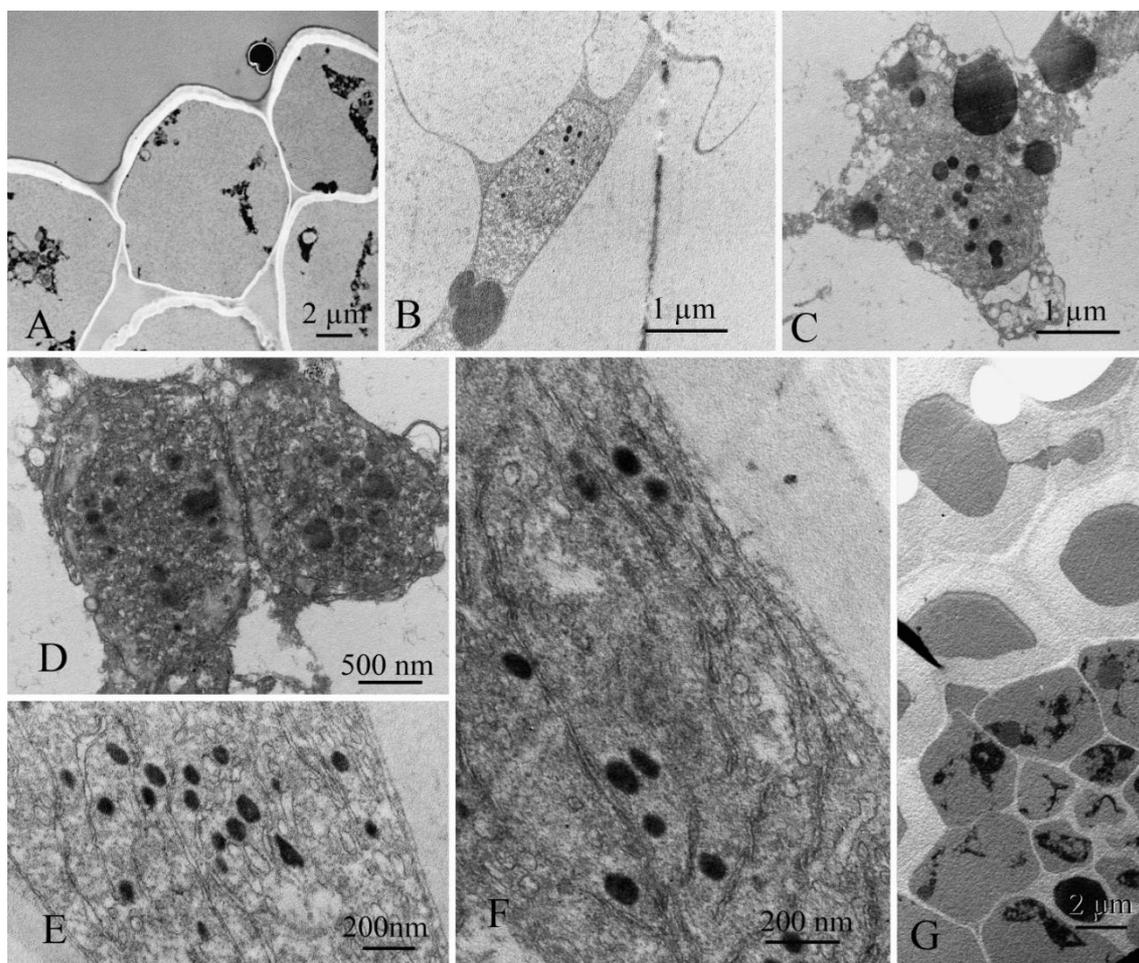


Figura 42. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 180 dias de suspensão da irrigação, após 48 horas de reidratação. A-Células epidérmicas plasmolisadas, B, C e D-Dessicoplastos nas células do parênquima com vesículas e muitos plastoglóbulos, E e F-Detalhe de dessicoplastos com uma pequena extensão dos tilacóides, mas número elevado de plastoglóbulos, G-Fibras esclerenquimáticas e células plasmolisadas no feixe vascular.

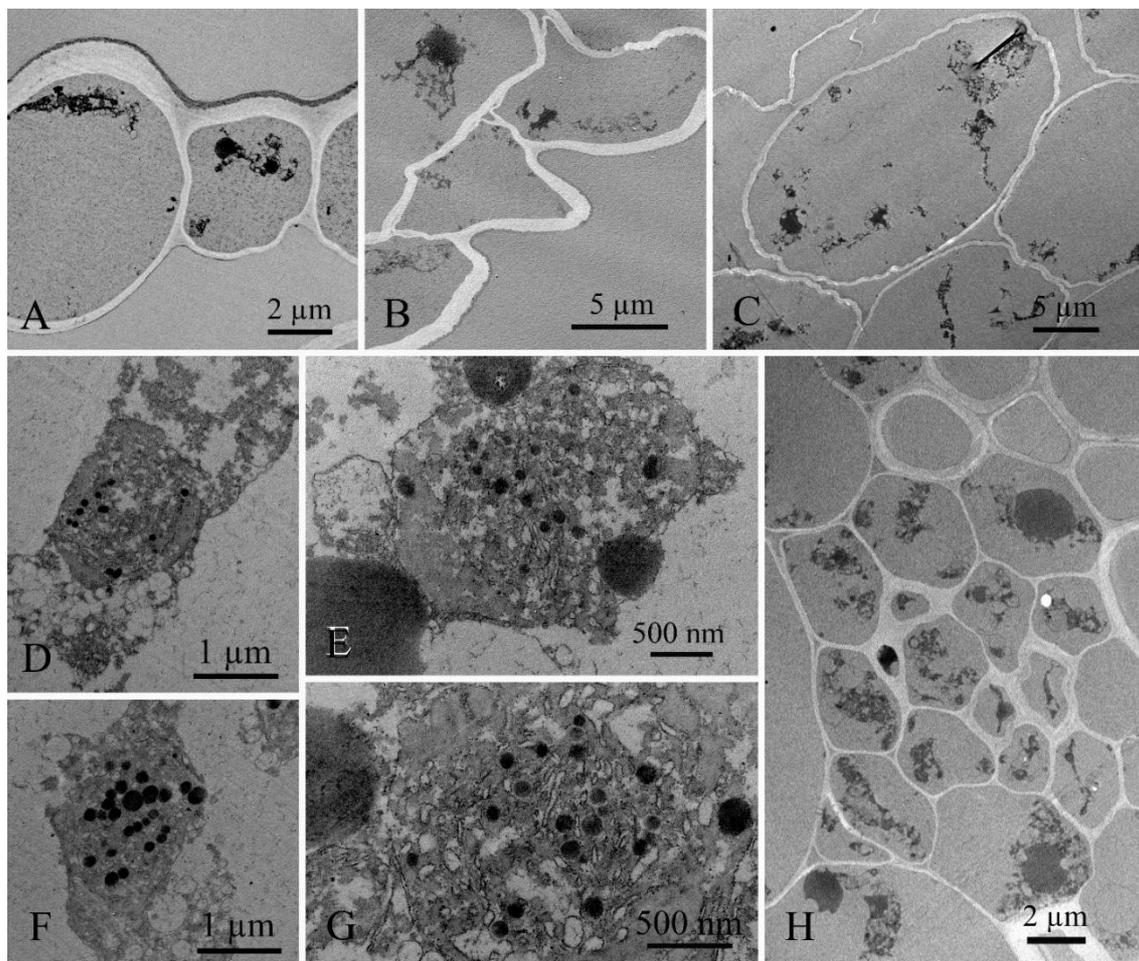


Figura 43. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 180 dias de suspensão da irrigação, após 72 horas de reidratação. A e B-Células epidérmicas plasmolisadas e com paredes sinuosas, C-Parênquima com dobras, D, E, F e G-Dessicoplastos e peroxissomos, H-Células do feixe vascular apresentando plasmólise.

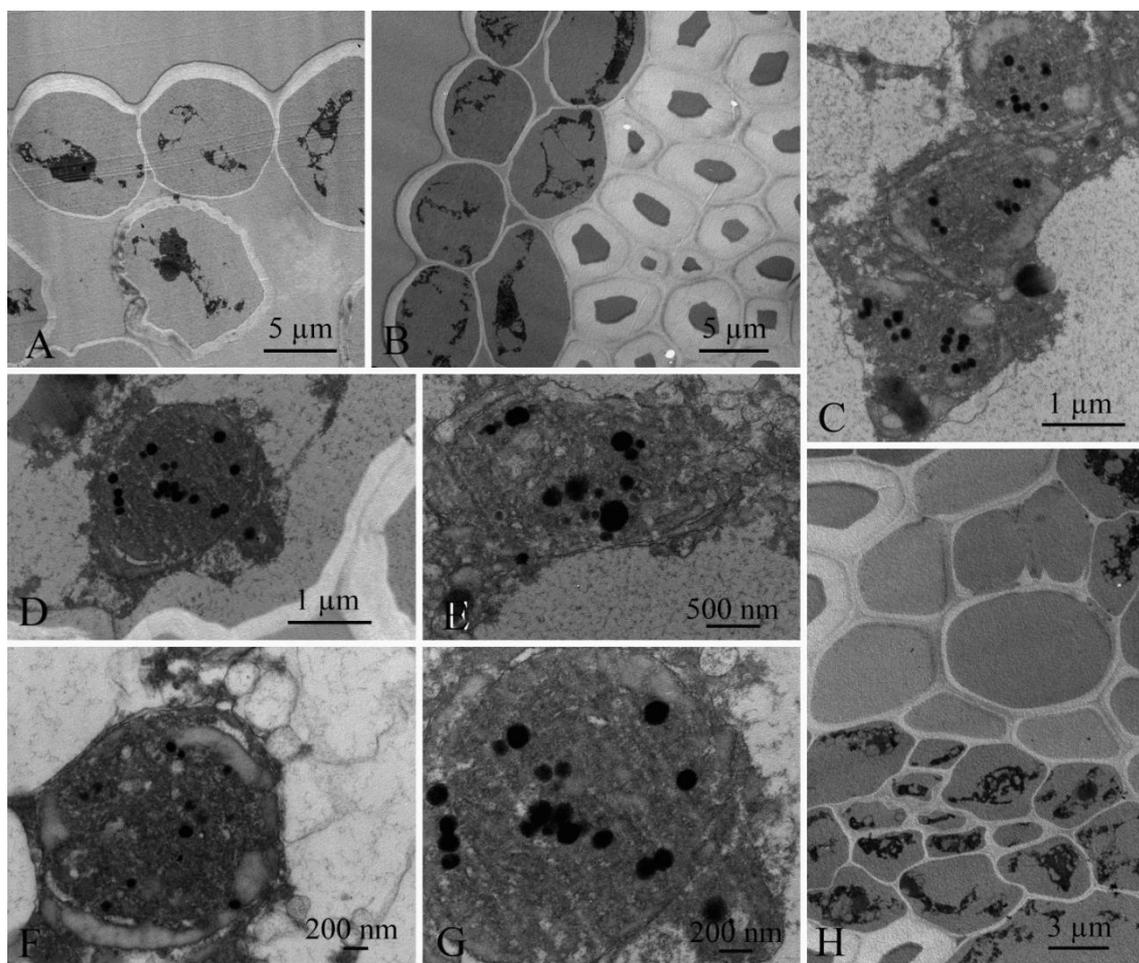


Figura 44. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 180 dias de suspensão da irrigação, após 96 horas de reidratação. A e B-Células epidérmicas com dobras e plasmólise, C, D, E, F e G-Dessicoplastos com muitos plastoglóbulos, H-Fibras esclerenquimáticas e células plasmolisadas no feixe vascular.

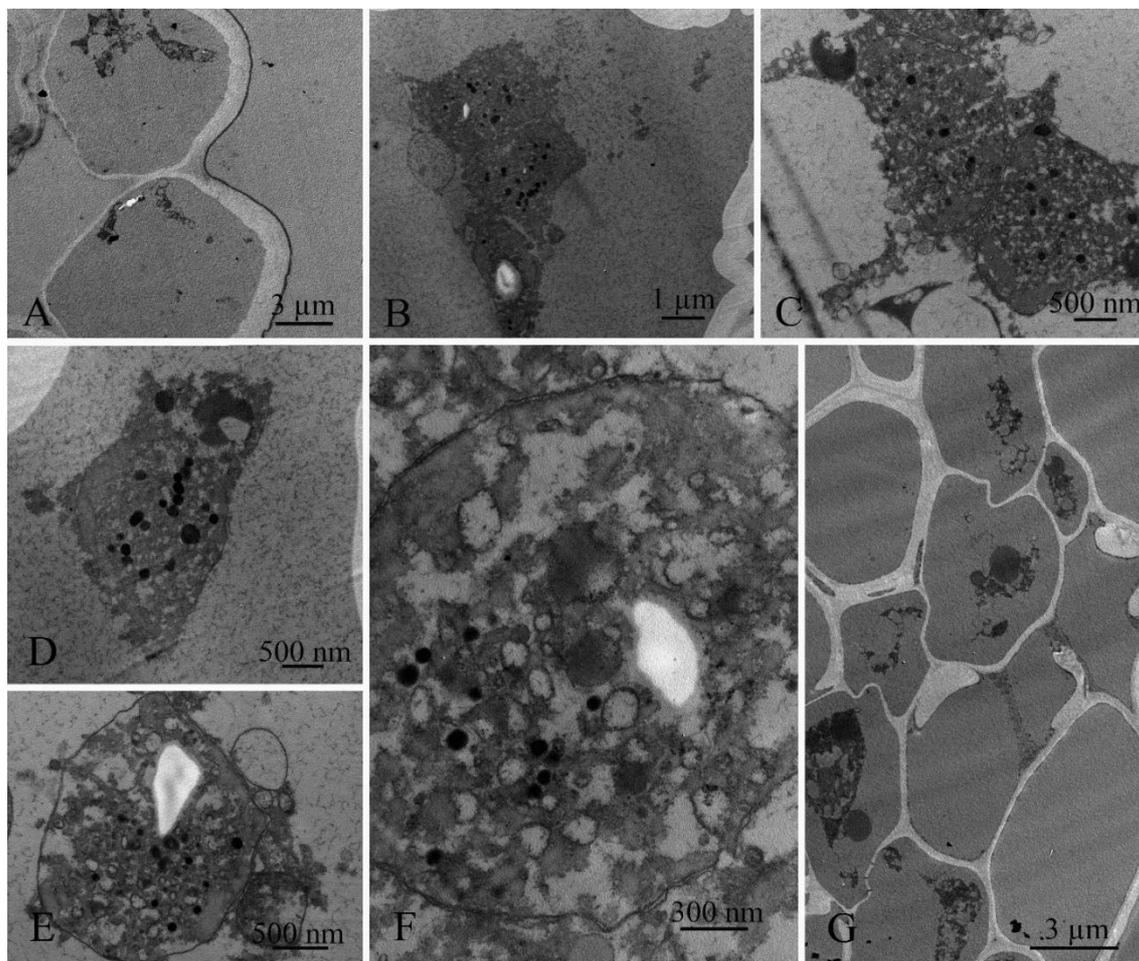


Figura 45. Folhas de *Barbacenia purpurea* com 180 dias de suspensão da irrigação, após 120 horas de reidratação. A-Células epidérmicas com dobras e sem sinais de recuperação, B, C, D e E e F-Dessicoplastos com vesículas e muitos plastoglóbulos apresentando pequenos grãos de amido, G-Elementos de vaso e células do floema plasmolisadas.

5.0. DISCUSSÃO

Foi demonstrado que as folhas de *Barbacenia purpurea*, provenientes de plantas com um ano de cultivo em câmara de crescimento são anfiestomáticas, ao contrário das folhas hipostomáticas registradas para os indivíduos adultos, com 8 anos, cultivados em condição de iluminação natural (AIDAR 2005). Estas diferenças foram relacionadas à baixa luminosidade e aumento da umidade relativa na câmara de crescimento, ao contrário da iluminação mais intensa e redução na umidade relativa em condições naturais de cultivo (LOURO et al. 1999, LOURO et al. 2003, GRATANI 2014).

A dessecação lenta e gradual, observada nas folhas jovens de *Barbacenia purpurea* também foi registrada em Pteridófitas e outras Angiospermas tolerantes à dessecação. Este processo, denominado dessecação modificada ou indutiva, favorece a manutenção de mecanismos de proteção celular, para que a recuperação seja possível após a reidratação (OLIVER et al. 2000, OLIVER e BEWLEY 2010).

Nas plantas jovens de *B. purpurea*, o dobramento das folhas e das paredes celulares, a fragmentação dos vacúolos e a presença de dessicoplastos evidenciaram que com 21 dias de desidratação as folhas já se encontram em estado dessecado. Essas características foram mantidas durante os 180 dias de suspensão da irrigação. No entanto, foi verificado que indivíduos adultos desta espécie apresentaram características do estado dessecado a partir de 18 dias de interrupção da irrigação, indicando mecanismos de evitação da seca (AIDAR 2010, SUGUIYAMA et al. 2014).

Além destes fatores, o estado dessecado parece ser fortemente influenciado pelas características taxonômicas, as quais determinarão os diferentes períodos de desidratação que resultarão no estado dessecado. Assim, folhas de *Boea hygrometrica* com quatro meses de germinação atingiram a dessecação após 14 dias de suspensão da irrigação (TAN et al. 2017), da mesma forma que *Ramonda serbica* e *R. nathaliae* coletadas no campo (GASHI et al. 2013). Plantas de *Tripogon spicatus*, com sete meses de germinação, atingiram o estado dessecado após 13 dias de desidratação, enquanto em indivíduos de *Sporobolus stapfianus* a condição dessecada foi observada após 12 dias (QUARTACCI et al. 1997). Em plantas de *Anemia flexuosa*, coletadas no campo com três a seis folhas, a dessecação iniciou após oito dias (AIDAR 2010), e para o musgo *Tortula ruralis* foram necessários apenas 180 minutos (TUBA et al. 1998).

Após 21 dias de desidratação, a lâmina foliar torna-se amarelada com dobramento longitudinal em toda a extensão do limbo, no sentido abaxial para o adaxial, de forma a proteger a superfície superior, enquanto nas folhas das plantas adultas, com 7-8 anos, cultivadas fora da estufa, o dobramento ocorre no sentido contrário, com a proteção da superfície abaxial (AIDAR 2010).

As mudanças observadas em *B. purpurea* durante a dessecação são comuns a outras plantas pecilohídricas. O processo de dobramento observado nas folhas de *Barbacenia purpurea* foi semelhante ao registrado em plantas peciloclorófitas, a exemplo de *Xerophyta scabrida* (TUBA et al. 1994) e também nas plantas adultas de homeoclorófitas, como *Xerophyta elegans* e *Myrothamnus flabellifolius* coletadas no campo (MOORE et al. 2007, BRAUN 2017). Acredita-se que o dobramento nas folhas de plantas tolerantes possa ocorrer, em parte, devido à retração das paredes celulares que se tornam plicadas tanto nas células epidérmicas quanto nas células do mesofilo (WILLIGEN et al. 2003, BRAUN, 2017).

Durante o enrolamento da lâmina foliar de *B. purpurea* as paredes celulares epidérmicas e parenquimáticas sofreram dobramentos na fase de supressão da irrigação, o que não foi observado nas células esclerenquimáticas, possivelmente devido à presença da parede secundária. Essas configurações nas paredes celulares também foram observadas em *Xerophyta elegans* e *Myrothamnus flabellifolius* coletadas no campo (MOORE et al. 2007, BRAUN 2017).

Sugere-se que o dobramento e enrolamento foliar e a concomitante retração do citoplasma estejam envolvidos com a proteção mecânica, uma vez que, na ausência de água, as paredes celulares tornam-se quebradiças (ROSSETTO 1992, GIAROLA et al. 2017). O dobramento foliar também contribuiria para prevenir danos oxidativos resultantes da interação entre a radiação luminosa e a clorofila durante o estresse hídrico (SHERWIN e FARRANT 1998, FARRANT et al. 2003, AIDAR et al. 2010).

De acordo com a espécie, as paredes podem apresentar diferentes extensões e padrões das dobras durante o processo de dessecação, o que foi atribuído à heterogeneidade da composição da parede celular e a alterações nos níveis dos seus constituintes durante os períodos de dessecação (TENHAKEN 2015). Tais características podem ser mais evidentes em espécies taxonomicamente distantes, uma vez que as plantas tolerantes à dessecação estão distribuídas em diferentes clados (TUBA 2008). Em folhas adultas de *Barbacenia purpurea*, a composição das paredes foi alterada durante o processo

de dessecação, de modo a adquirir propriedades antioxidantes e capacidade de reter água em grandes espaços entre a membrana plasmática e as paredes celulares (SUGUIYAMA et al. 2016). Em *Selaginella lepidophylla* e *Xerophyta villosa*, este processo foi acompanhado pela redução na espessura das paredes (HALLAM e LUFF 1980a, BRIGHIGNA et al. 2002).

A redução nas dimensões da lâmina foliar de *B. purpurea* pode estar relacionada à perda de turgor e retração das paredes celulares. Este processo foi observado em plantas adultas de *Xerophyta villosa*, *Xerophyta elegans*, *Craterostigma wilmsii* e *Haberlea rhodopensis* coletadas no campo (HALLAM e LUFF 1980a, HALLAM e LUFF 1980b, SCHWAB et al. 1989, NAGY-DÉRI et al. 2011) e está relacionado à prevenção da ruptura da membrana plasmática (BEWLEY e KROCHKO 1982, VICRÉ et al. 2004, RASCIO e LA ROCCA 2005, ALPERT 2006).

Nas folhas dessecadas de plantas jovens de *B. purpurea*, o dobramento das paredes das células epidérmicas e parenquimáticas foi concomitante a plasmólise e à restrição do citoplasma à região central da célula, mantendo-se ligado à parede por pequenas projeções. Esta retração é responsável pela redução das dimensões das células, e impede que a membrana plasmática se separe permanentemente da parede (FARRANT 2000, WILLIGEN et al. 2003, BARTELS e HUSSAIN 2011), como observado em plântulas de *Xerophyta plicata*, e plantas de *Xerophyta scabrida*, *Myrothamnus flabellifolius*, *Craterostigma wilmsii* e *Eragrostis nidensis* coletadas no campo (ROSSETTO 1992, TUBA et al. 1993b, OLIVER et al. 2000, VICRÉ 2001, WILLIGEN et al. 2003, MOORE et al. 2006, FARRANT et al. 2007).

Embora o dobramento das paredes e a plasmólise sejam concomitantes nas plantas jovens de *B. purpurea*, ocorrendo com 21 dias de suspensão da irrigação, estes eventos podem ser observados de forma independente nas plantas tolerantes à dessecação. Enquanto plântulas de *Xerophyta plicata* cultivadas entre 5 a 12 meses, as alterações nas paredes celulares é concomitante a retração do citoplasma, após dois dias de desidratação, (ROSSETTO 1992), plantas de *Xerophyta retinervis* e *X. viscosa* coletadas no campo, apresentaram danos na estrutura da membrana plasmática, após 25 dias de desidratação, embora a membrana plasmática permaneça aderida à parede celular com dobramento (BHATT et al. 2009).

O volume relativo, o número e a frequência de organelas sofreram alteração durante o processo de dessecação em plantas jovens de *B. purpurea*. Nas plantas tolerantes,

algumas organelas sofrem profundas alterações quanto a sua estrutura ou frequência, durante o processo de dessecação, enquanto outras são ligeiramente alteradas (HALLAM e GAFF 1978a, PLATT et al. 1997, GROTE et al. 1999, OLIVER et al. 2000, TUBA 2008, GEORGIEVA et al. 2017).

Nas folhas de *Barbacenia purpurea* durante o processo de dessecação, a partir de 21 DSI, o único vacúolo central sofreu fragmentação, considerada uma das características diagnósticas do processo de dessecação. Acredita-se que a fragmentação dos vacúolos contribua para a estabilização mecânica das células e tecidos das folhas desseçadas, uma vez que ocupam grande proporção do citoplasma (FARRANT 2000). Este processo pode variar quanto ao período de formação e tamanho dos novos vacúolos, de acordo com a espécie. Em *Xerophyta retinervis* e *X. viscosa* coletadas no campo, o aumento no número de vacúolos foi observado mais cedo, após 15 dias do início da desidratação (BHATT et al. 2009). A formação de pequenos vacúolos é uma característica comum em espécies pecilohídricas, sendo observados em diferentes famílias e estágios de desenvolvimento a exemplo de *Polytrichum formosum*, *Selaginella lepidophylla*, *Borya nitida*, *Sporobolus stapfianus*, *Xerophyta elegans*, *Nanuzia plicata*, *Xerophyta viscosa* e *X. scabrida* (GAFF et al. 1976, PLATT et al. 1997, TUBA et al. 1993b, QUARTACCI et al. 1997, ROSSETTO 1997, THOMSON e PLATT 1997, FARRANT 2000, PROCTOR et al. 2007). Em plantas de *Haberlea rhodopensis* durante os estágios intermediários de desidratação, foi observado o aparecimento de novos vacúolos secundários e a redução do vacúolo central primário, embora a origem dos novos tonoplastos permaneça desconhecida (GEORGIEVA et al. 2017).

Nos estágios finais de desidratação, já com 21 DSI, as folhas de *B. purpurea* tornaram-se amareladas, indicando a perda de clorofilas, o que foi mantido durante todo o estado dessecado. Nas peciloclorófitas, o decréscimo no conteúdo de clorofilas e a transformação de cloroplastos para dessicoplastos foram acompanhados pela degradação do sistema de membranas do aparelho fotossintético (HALLAM e LUFF 1980a, TUBA et al. 1993b, AIDAR et al. 2014). Em plantas adultas de *B. purpurea* cultivadas a partir de sementes germinadas, a redução na taxa de clorofila atingiu valores indetectáveis após 18 dias de dessecação, nas plantas com 8 anos, e entre 16 e 24 dias, no verão e no inverno, respectivamente, nas plantas com 17 anos (AIDAR et al. 2010, SUGUIYAMA et al. 2014), sugerindo a influência da idade e das condições de cultivo na manutenção da clorofila durante a dessecação, o que poderia ser atribuído a influência de ambos os fatores sobre a

manutenção dos níveis de água nas células. A perda de tilacóides nos dessicoplastos seria responsável pelo decréscimo no conteúdo de clorofilas e consequente redução na coloração verde.

A forma alongada a lenticular dos cloroplastos das folhas no estado hidratado de *B. purpurea* não sofre alteração durante os primeiros sete dias da desidratação, tornando-se circular após 21 dias da seca. Esta mudança foi acompanhada pela desorganização das membranas do tilacóides dando origem a vesículas, o que caracteriza a formação dos dessicoplastos (TUBA et al. 1993b).

No estroma dos cloroplastos das folhas jovens de *B. purpurea* hidratadas e com sete dias de desidratação, foram observados de 1-4 grãos de amido com número reduzido de plastoglóbulos. Os grãos de amido foram degradados durante a dessecação da lâmina foliar, e após 21 DSI eles não foram mais observados. Nas folhas adultas de *B. purpurea*, com 17 anos, durante a desidratação verificou-se um aumento nos níveis de sacarose e oligossacarídeos da família rafinose, que pode ser atribuído, em parte, à disponibilidade de carbono resultante da mobilização do amido degradado, o que pode ter contribuído para a estabilização das membranas celulares (HOEKSTRA et al. 1997, LEE et al. 2008, SUGUIYAMA et al. 2014). Durante todo o período de dessecação das plantas jovens de *Barbacenia purpurea* estudadas, os plastos permaneceram com estas características, eventualmente apresentando pequenos grãos de amido.

Durante as fases de dessecação, a partir de 21 dias de suspensão da irrigação, o número de plastoglóbulos por plastos das plantas jovens de *B. purpurea* sofreu um gradativo aumento, assim como observado em plântulas cultivadas por 5 a 12 meses de *Xerophyta plicata* e em plantas adultas de *Xerophyta viscosa* obtidas no campo (ROSSETTO 1992, HALLAM e GAFF 1978a). O aumento no número e tamanho destas partículas de lipoproteínas têm sido associados a diferentes condições fisiológicas da planta, como exposição ao estresse salino e à deficiência de nutrientes, ou ao estado de senescência celular (BEJAOIU et al. 2016, VAN WIJK e KESSLER 2017, ZAMBROSI et al. 2017). No caso das condições de estresse, estes numerosos corpúsculos lipoprotêicos podem ser sítios da biosíntese de antioxidantes, como o tocoferol, necessários à proteção das membranas no estado dessecado (GEORGIEVA et al. 2017). Além disso, durante a degradação dos tilacóides, parte dos carotenóides é transferida para os plastoglóbulos e outros componentes dos plastos, contribuindo igualmente para seu acréscimo (STEINMÜLLER e TEVINI 1985).

Os dessicoplastos foram observados em todas as células do parênquima clorofiliano das folhas de *B. purpurea* jovens dessecadas, apresentando forma arredondada, ausência de tilacóides e estroma granuloso, no qual estão imersas pequenas vesículas e um grande número de plastoglóbulos, assim como a ausência de grãos de amido. Os dessicoplastos são comuns às plantas peciloclorófitas no estado dessecado como *Xerophyta scabrida*, *X. humilis* e *X. villosa* (HALLAM e GAFF 1978a, HALLAM e LUFF 1980a, TUBA et al. 1993b, CSINTALAN et al. 1996, OLIVER et al. 1998, INGLE et al. 2008, FARRANT 2000, TUBA 2008).

O tempo de transição da fase de cloroplasto para dessicoplasto é variável e a energia para essa transformação é obtida pela “respiração da dessecação” realizada pelas mitocôndrias, que permanecem funcionalmente ativas até a fase de desidratação severa (TUBA et al. 1996, RASCIO e LA ROCA 2005). Nas folhas jovens de *B. purpurea*, a matriz mitocondrial tornou-se granulosa, com poucas cristas mitocondriais aparentes a partir de 21 DSI, mantendo esta organização durante todo o estado dessecado. Cristas mitocondriais menos evidentes também foram observadas em plantas tolerantes como *Selaginella lepidophylla*, *Xerophyta viscosa*, *X. humilis* e *X. elegans* (BERGTROM et al. 1982, (BEWLEY e KROCHKO, 1982, HALLAM e LUFF, 1978a, DACE et al. 1998). No entanto, o período de dessecação não alterou a estrutura das mitocôndrias em *Polytricum formosum*, *Sporobolus stapfianus*, *Xerophyta plicata* (QUARTACCI et al. 1997, ROSSETTO 1997, PROCTOR e TUBA 2002). No estado dessecado, o núcleo não apresenta regiões do nucléolo definidas, a exemplo de *Xerophyta plicata* e *Xerophyta viscosa* (HALLAM e GAFF 1978a, ROSSETTO 1992).

O tipo e a eficiência da via de hidratação das plantas dessecadas podem variar de acordo com a espécie. As formas de reidratação podem ocorrer via endoídrica, na qual a água é absorvida pelas raízes ou via ectoídrica, quando as plantas recuperam seu turgor após a água entrar em contato com a superfície foliar, como em *Tortula ruralis* e *Xerophyta scabrida* (BUCH 1945, PROCTOR e TUBA 2002, AIDAR et al. 2010).

As plantas jovens de *Barbacenia purpurea* foram hidratadas a partir do substrato e essa via endoídrica durante a reidratação também foi observada em plantas desta espécie com 8 anos (AIDAR et al. 2010). No entanto, o fornecimento de água ao substrato pode não ser eficiente para a recuperação das folhas, como ocorre em *Xerophyta scabrida* cujas folhas somente retomaram a turgidez após o contato direto com a água. Neste caso, a

entrada de água pelas folhas e caules ocorre pela incapacidade de transporte de água pelas raízes adventícias (TUBA et al. 1993a).

O tempo de reidratação das folhas é variável entre espécies, podendo ocorrer em poucos minutos ou ao longo de grandes períodos (BEWLEY 1979, BEWLEY e KROCHKO 1982, AIDAR 2010). Entre as plantas tolerantes, de uma forma geral, a recuperação com a reidratação ocorre mais rapidamente nas homeoclorófitas do que nas peciloclorófitas (SHERWIN e FARRANT 1996, BHATT et al. 2009). Acredita-se que o processo de recuperação seja relativamente mais lento nas plantas tolerantes cujo aparato fotossintético encontra-se desmontado e a fotossíntese é mais afetada (TUBA et al. 1998).

As análises morfológicas demonstraram que o aumento no tempo de dessecação retardou a recuperação das folhas de *B. purpurea* após a hidratação. Anatomicamente, as folhas das plantas reidratadas apresentaram baixa recuperação após 1-4 horas de reidratação, independente da duração do período da suspensão da irrigação. Em outras plantas tolerantes, durante os períodos iniciais de reidratação, as células epidérmicas e parenquimáticas conservaram as paredes plicadas, mantendo a forma reduzida comum ao estado dessecado (VICRÉ et al 2004).

Estes eventos foram semelhantes ao observado nas plântulas com 5 a 12 meses de cultivo de *Xerophyta plicata* cujo início da recuperação ocorreu após 4 horas de reidratação (ROSSETO 1992). Em virtude da ausência de trabalhos sobre os intervalos de tempo necessários para as mudanças celulares ocorridas durante os processos de reidratação, não foi possível concluir sobre as faixas de tempo necessárias para o estabelecimento das modificações encontradas durante este período. No entanto, é possível que as modificações decorrentes da reidratação apresentem heterogeneidade de intervalos de tempo influenciada pelo estado de desenvolvimento e forma de cultivo, assim como observado durante o estabelecimento do estado dessecado.

Em todos os tratamentos de suspensão da irrigação, as folhas de plantas de *B. purpurea* com um ano de germinação, apresentaram baixa recuperação da organização subcelular até 4 horas de reidratação (HR), quando comparadas às folhas dessecadas. Em plantas com 30 DSI, a reorganização nos dessicoplastos tem início a partir de 4 HR, de forma assincrônica, podendo ser observados plastos em diferentes estágios de recuperação na mesma célula. As principais alterações foram registradas para as vesículas que se tornaram achatadas podendo sofrer fusões entre dois ou mais elementos adjacentes. Nesta fase de reidratação inicial, as vesículas dos dessicoplastos de plantas cultivadas de

Xerophyta villosa ainda são visíveis, e em *Xerophyta humilis* coletadas no campo, já pode ser verificada a fusão das vesículas para a formação dos tilacóides (HALLAM e GAFF 1978a, INGLE et al. 2008).

Apenas com 12 horas de reidratação, as células epidérmicas e parenquimáticas das folhas com 90 DSI apresentaram características semelhantes às etapas até 4 HR para as plantas de *B. purpurea* com 30 DSI. Este processo ocorreu apesar da recuperação tardia do turgor celular observado ainda em sua fase inicial, diferente das folhas com 60 DSI, onde o turgor foi mais pronunciado após 12 HR, com redução dos espaços entre a membrana plasmática e a parede celular, e das folhas com 30 DSI neste mesmo período após a reidratação, onde o citoplasma foi totalmente recuperado, com a membrana plasmática já localizada adjacente às paredes celulares.

Durante este período, as dobras nas paredes celulares diminuíram concomitantemente ao aumento do turgor celular, mantendo-se nas folhas com 90 e 60 DSI, com pequena redução nesta última, e não sendo mais observadas nas folhas com 30 DSI. Tais características foram registradas para plantas de *Xerophyta viscosa* e *Xerophyta elegans* coletadas no campo e cultivadas em casa de vegetação e plântulas de *Xerophyta plicata* cultivadas por 5 a 12 meses a partir de sementes germinadas e com o mesmo tempo de reidratação (HALLAM e GAFF 1978a, HALLAM e GAFF 1978b, ROSSETTO 1992). Plantas de *B. purpurea* submetidas a um tempo prolongado de 120, 150 e 180 DSI não apresentaram os sintomas de reidratação após 12HR.

Com 12 horas de reidratação, os cloroplastos das folhas de *B. purpurea* com 30 DSI, evidenciaram o estágio adiantado do processo de fusão das vesículas, formando os tilacóides, embora ainda sejam observadas vesículas dispersas pelo estroma e plastos lado a lado, em diferentes estádios de diferenciação. Os primeiros tilacóides dos plastos de plantas de *Xerophyta humilis* coletadas no campo e mantidas em condições controladas de luz e temperatura, desidratadas por um mês e folhas de *X. scabrida*, entre 21-27 cm de comprimento e coletadas no estado dessecado, mantidas assim por dois anos, também foram observados após 12 horas (TUBA et al. 1993b, INGLE et al. 2008, TUBA e LICHTENTHALER 2011). Após este tempo de reidratação, as plantas jovens de *B. purpurea*, com 30 DSI apresentaram o início da ressíntese dos grãos de amido, embora com menor frequência. Entretanto, estudos com plantas desta espécie no estágio adulto apresentando 17 anos e mantidas em estufa sob luz natural e condições ambientais controladas, demonstraram que o amido retornou a níveis detectáveis somente após 36

horas da reidratação (SUGUIYAMA et al. 2014), evidenciando a influência da idade da planta sobre a capacidade de ressíntese do amido, mesmo em condições naturais.

As folhas de *B. purpurea* entre 30 e 90 dias de suspensão da irrigação após 24 e 48 HR apresentaram características anatômicas mais avançadas, quando comparadas com as folhas de plantas submetidas a 120, 150 e 180 DSI, como a gradativa expansão das paredes e do citoplasma, e a reconstituição dos plastos. Nas plantas submetidas aos três últimos meses de suspensão da irrigação, a intensidade das dobras nas paredes epidérmicas e parenquimáticas e o nível de plasmólise foi variável. Foi observado que as paredes foram as primeiras estruturas celulares a recuperar as características da condição hidratada, e sua expansão ocorreu de forma física, com a entrada de água nas células (HALLAM e GAFF 1978b).

Em *Barbacenia purpurea*, com 24 HR, as células epidérmicas e parenquimáticas das folhas com 90 DSI ainda apresentaram dobras nas paredes celulares, os espaços entre as membranas e as paredes eram menores e suas organelas não apresentaram recuperação. Nestas folhas, os plastos em recuperação permaneceram com a forma arredondada e acumulam numerosas vesículas típicas dos dessicoplastos. Tais características evidenciam um atraso da recuperação celular em relação às folhas com 60 DSI, os quais tornaram-se alongados e lenticulares e ocupados predominantemente por vesículas no seu interior, embora sejam observados tilacóides em formação nas folhas com 30 DSI, onde os plastos apresentaram características de cloroplastos, com tilacóides definidos e vesículas em número reduzido, distribuídas principalmente nas regiões periféricas da organela. Após 24 horas de reidratação, as plantas de *Barbacenia purpurea* com 120, 150 e 180 dias de suspensão da irrigação não apresentaram sinais da recuperação dos plastos.

Em plantas de *Xerophyta villosa* coletadas no campo e cultivadas em estufa e nas folhas de *Xerophyta scabrida*, coletadas no campo, mantidas no estado dessecado por três meses e dois anos, respectivamente, houve um aumento no comprimento dos tilacóides entre 24HR e 48 HR, à medida que o número de plastoglóbulos diminuiu no estroma. Nestas espécies de *Xerophyta*, os cloroplastos apresentavam-se regenerados após 48 e 72 horas de reidratação, respectivamente. Assim, verifica-se o mesmo padrão de reorganização estrutural, independente da idade e da forma e cultivo da planta (HALLAM e GAFF 1978a, TUBA et al. 1993b, SHERWIN e FARRANT 1996).

A redução na concentração dos plastoglóbulos durante o período de reidratação pode ser atribuída à realocação dos lipídeos para a formação de novas membranas dos tilacóides

(LINDQUIST et al. 2016). Nas folhas adultas com 17 anos de *Barbacenia purpurea*, após 24 horas de reidratação foi verificada a presença de cerca de 60% do conteúdo de clorofila (AIDAR et al. 2014), sugerindo a recuperação inicial das membranas dos tilacóides. Em plantas jovens de *B. purpurea*, com 30 DSI, entre 24 e 48 HR parte dos tilacóides encontram-se formados, porém numerosas vesículas ainda podem ser visualizadas no estroma.

Os cloroplastos das plantas jovens de *B. purpurea* submetidas a todos os tempos de tratamento, com exceção de 180 DSI, seguem o mesmo padrão geral de reorganização, com fusão de vesículas para reconstituição dos tilacóides, início do empilhamento para formar grana, gradativa redução de plastoglóbulos, e predominância da forma alongada sobre a arredondada dos plastos. No entanto, a capacidade de recuperação da organização celular foi retardada a cada mês adicional de suspensão da irrigação.

Com 24 HR as células das folhas com 30 e 60 DSI, já possuem mitocôndrias com cristas mitocondriais bem definidas, peroxissomos com sua estrutura característica, embora com aparente redução no volume relativo, e pequenos vacúolos em processo de fusão, dando início a reestruturação do vacúolo central. O prolongamento do tempo para 90 DSI, manteve mitocôndrias e peroxissomos indiferenciados com 24 HR, porém a maior exposição à reidratação promoveu a formação das cristas mitocondriais nas plantas submetidas a 90 e 120 DSI após 48HR e nas plantas submetidas a 150 DSI, após 96 HR, evidenciando a necessidade de um maior período de tempo para a recuperação destas organelas.

A partir de 48 HR, folhas com 30 e 60 DSI de *Barbacenia purpurea* jovens apresentaram-se recuperadas, tornando-se semelhantes às folhas hidratadas, enquanto folhas com 90 DSI mantiveram-se em processo intermediário de recuperação, com o protoplasto já reidratado e aderido às paredes, porém ainda com ausência da fusão total dos vacúolos para formação do vacúolo central. Estes dados sugerem que assim como ocorre para as mitocôndrias, o aumento no tempo de exposição para 90 DSI requer um maior período de reidratação para a recuperação dos vacúolos em folhas de *B. purpurea* jovens.

Apenas com 48 HR foi verificada a recuperação do turgor das plantas submetidas a 120 DSI, e o restabelecimento do protoplasto e das organelas com suas estruturas características foi observado somente após 72 HR, revelando a gradativa redução da recuperação celular. Nas plantas submetidas a 150 DSI, essas características foram observadas depois de 96 HR, e após 180 DSI, as características do estado dessecado

permaneceram inalteradas mesmo depois de 120 horas de reidratação, indicando que a recuperação não é mais possível.

Após a total reidratação das folhas, as plantas adultas de *Barbacenia purpurea* cultivadas fora da estufa e submetidas as flutuações ambientais, iniciaram a recuperação do conteúdo de clorofilas atingindo os níveis iniciais entre 6-9 dias após a reidratação, enquanto as concentrações de carotenoides mantiveram-se estáveis durante todo o experimento de dessecação (AIDAR 2005, AIDAR et al. 2014). Em algumas espécies de plantas pecilohídricas, a taxa de fotossíntese atinge o máximo quando a ressíntese de clorofila é completa e os cloroplastos recuperam suas características, como observado em plantas coletadas de *Craterostigma wilsii*, *Myrothamnus flabelifolius* e *Xerophyta scabrida* (SHERWIN e FARRANT 1996).

Durante os períodos de desidratação e reidratação, a região dos feixes vasculares das folhas jovens de *Barbacenia purpurea* apresentou poucas alterações celulares. As fibras do esclerênquima, os elementos de xilema e do floema permaneceram semelhantes aos das células no estado hidratado, a exemplo das plantas de *Mirothamnus flabellifolius* coletadas no campo. Sugere-se que as células que não sofrem alterações durante a dessecação forneçam suporte mecânico para a folha, e possibilitem uma rápida recuperação da morfologia foliar no início do processo de reidratação (MOORE et al. 2006).

Os ápices foliares e as folhas mais velhas de *B. purpurea* jovens, em geral, não se recuperaram após a reidratação, o que foi observado em outras espécies pecilohídricas, onde a senescência de alguns tecidos pode interferir na capacidade de dessecação de alguns órgãos (GAFF 1986). Estes dados, associados ao fato de que folhas submetidas a um tempo prolongado de seca podem tornar-se senescentes e não se recuperar com a reidratação do substrato ou sofrer abscisão, sugerem que dessecação possa reduzir a viabilidade da planta num período de maior estiagem (KRANNER et al. 2002, XU et al. 2008, VIEIRA et al. 2017a). No entanto, sugere-se a existência de fontes de reserva em outros órgãos, a exemplo dos grãos de amido no rizoma, com papel na manutenção do metabolismo basal e mobilização de material para os novos brotos foliares após a reidratação (VIEIRA et al. 2017a).

Com o aumento gradual da duração da dessecação de plantas jovens de *Barbacenia purpurea* foi verificada uma relação inversa entre o tempo de exposição à seca e a velocidade de retorno das características estruturais e fisiológicas desta espécie, e o comprometimento das folhas em caso de seca prolongada. Estes dados indicam que as

plantas jovens de *Barbacenia purpurea* com um ano de cultivo em câmara de crescimento podem ser consideradas tolerantes à dessecação por até 150 dias de suspensão de irrigação, uma vez que as folhas não se recuperaram com a reidratação após o período máximo de exposição à seca de 180 dias.

A falta de padronização das metodologias empregadas para a análise de curso de tempo da resposta a exposição a seca tornou difícil a comparação entre os resultados obtidos neste trabalho com outras investigações já realizadas. Além da idade, e condições de cultivo os critérios para se estabelecer o estado de dessecação e reidratação foram heterogêneos. Alguns trabalhos empregaram a associação entre o tempo e os níveis críticos de conteúdo relativo de água para estabelecer a taxa de desidratação até a dessecação (SHERWIN e FARRANT 1996, SOLYMOSI et al. 2013, DACE 2014, WILLIAMS et al. 2015, TAN et al. 2017, VIEIRA et al. 2017a). Outros utilizaram a informação visual sobre o aspecto da lâmina foliar associadas ao teor hídrico das células para determinação do estado dessecado (BHATT et al. 2009). É possível que a diferença nos critérios escolhidos para as etapas de experimento e análise possa influenciar no estado fisiológico e interferir na interpretação dos dados de curso de tempo durante a resposta das plantas à dessecação e à reidratação. Deste modo, propõe-se para futuros trabalhos critérios mais definidos para a escolha do material vegetal, da conceituação de cada estado fisiológico da amostra e do desenho experimental a ser empregado.

6.0. CONCLUSÕES

Em plantas de *Barbacenia purpurea* Hook. com um ano de cultivo a partir de sementes germinadas, o tempo de imposição de seca influenciou negativamente a velocidade da recuperação celular nas folhas submetidas à reidratação.

As folhas de *Barbacenia purpurea*, com um ano, foram tolerantes à dessecação por até 150 dias de suspensão da irrigação, embora a recuperação após a reidratação tenha sido gradativamente mais lenta.

Após 180 dias de suspensão da irrigação, as folhas não apresentaram capacidade de recuperação após o restabelecimento das condições hídricas.

7.0. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ab'saber, Aziz Nacib. "Regiões de circundesnudação pós-cretácea, no Planalto Brasileiro". *Boletim Paulista de Geografia*, São Paulo 1 (1949): 1-21.

Aidar, Saulo de Tarso. "Tolerância à dessecação em *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae): trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos e conteúdo relativo de água foliar." Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, 2005.

Aidar, Saulo de Tarso. "Implicações da manutenção ou perda da clorofila na tolerância à dessecação de tecidos vegetativos de *Anemia flexuosa* (Schizaeaceae) e *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae)." Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, 2010.

Aidar, Saulo de Tarso, S. T. Meirelles, O. Pocius, W. B. C. Delitti, G. M. Souza, and A. N. Gonçalves. "Desiccation tolerance in *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae)." *Plant growth regulation* 62 (2010): 193-202.

Aidar, Saulo de Tarso, S. T. Meirelles, R. F. D. Oliveira, A. D. M. Chaves, and P. I. Fernandes-Júnior. "Photosynthetic response of poikilochlorophyllous desiccation-tolerant *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae) to dehydration and rehydration." *Photosynthetica* 52 (2014): 124-133.

Aidar, Saulo de Tarso, A. R. D. M. Chaves, P. I. F. Júnior, M. D. S. Oliveira, B. P. da Costa Neto, T. C. Junior, and C. V. Morgante. "Vegetative desiccation tolerance of *Tripogon spicatus* (Poaceae) from the tropical semiarid region of northeastern Brazil." *Functional Plant Biology* 44.11 (2017): 1124-1133.

Alpert, Peter. "The discovery, scope, and puzzle of desiccation tolerance in plants." *Plant Ecology* 151, no. 1 (2000): 5-17.

Alpert, Peter. "The limits and frontiers of desiccation-tolerant life1." *Integrative and Comparative Biology* 45 (2005): 685-695.

Alpert, Peter. "Constraints of tolerance: why are desiccation-tolerant organisms so small or rare?" *Journal of Experimental Biology* 209 (2006): 1575-1584.

Anderson, Jill T. "Plant fitness in a rapidly changing world." *New Phytologist* 210 (2016): 81-87.

Bartels, Dorothea. "Desiccation tolerance studied in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*." *Integrative and Comparative Biology* 45, no. 5 (2005): 696-701.

Bartels, Dorothea, Syed Sarfraz Hussain. "Resurrection plants: physiology and molecular biology." In *Plant Desiccation Tolerance*, 339-364. Springer, Berlin, Heidelberg, 2011.

Bartels, Dorothea, and Francesco Salamini. "Desiccation tolerance in the resurrection Plant *Craterostigma plantagineum*. A contribution to the study of drought tolerance at the molecular level." *Plant Physiology* 127, no. 4 (2001): 1346-1353.

Bartlett, Mark S., Giulia Vico, and Amilcare Porporato. "Coupled carbon and water fluxes in CAM photosynthesis: modeling quantification of water use efficiency and productivity." *Plant and Soil* 383, no. 1-2 (2014): 111-138.

Bejaoui, Fatma, J. J. Salas, I. Nouairi, A. Smaoui, C. Abdelly, E. Martínez-Force, and N. B. Youssef. "Changes in chloroplast lipid contents and chloroplast ultrastructure in *Sulla carnosa* and *Sulla coronaria* leaves under salt stress." *Journal of Plant Physiology* 198 (2016): 32-38.

Bergtrom, Gerald, Marilyn Schaller, and William G. Eickmeier. "Ultrastructural and biochemical bases of resurrection in the drought-tolerant vascular plant, *Selaginella lepidophylla*." *Journal of Ultrastructure Research* 78 (1982): 379-282.

Bewley, J. Derek. "Physiological aspects of desiccation tolerance." *Annual Review of Plant Physiology* 30 (1979): 195-238.

Bewley, J. D., and J. E. Krochko. "Desiccation-tolerance." *Physiological Plant Ecology II*, Springer, Berlin, Heidelberg (1982): 325-378

Bhatt, Arvin, Y. Naidoo, S. Gairola, and A. Nicholas. "Ultrastructural responses of the desiccation tolerant plants *Xerophyta viscosa* and *X. retinervis* to dehydration and rehydration." *Biologia Plantarum* 53 (2009): 373-377.

Bolhar-Nordenkamp, H. R., and G. Draxler. "Functional leaf anatomy." In *Photosynthesis And Production In A Changing Environment*, Springer, Dordrecht (1993): 91-112.

Braun, Mitchell. "Rehydration from Desiccation: Evaluating the Potential for Leaf Water Absorption in *X. elegans*." Honors thesis (2017).

Brighigna, L., Bennici, A., Tani, C., & Tani, G. Structural and ultrastructural characterization of *Selaginella lepidophylla*, a desiccation-tolerant plant, during the rehydration process. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 197, no. 2 (2002): 81-91.

Buch, Hans Robert Viktor. "Über die wasser und mineralstoffversorgung der moose." *Commentationes Biologicae Societas Scientiarum Fennicae*, 9 (1945): 1-44.

Caemmerer, S. von, and Graham D. Farquhar. "Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves." *Planta* 153 (1981): 376-387.

Cain, Stanley A. "Life-forms and phytoclimate." *The Botanical Review* 16, no.1 (1950): 1-32.

Carauta, Jorge Pedro Pereira, and Rogério Ribeiro de Oliveira. "Plantas vasculares dos morros da Urca, Pão de Açúcar e Cara de Cão." *Rodriguésia* (1984): 13-24.

Cerling, Thure E., Yang Wang, and Jay Quade. "Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene." *Nature* 361.6410 (1993): 344.

Cooper, Keren, and Jill M. Farrant. "Recovery of the resurrection plant *Craterostigma wilmsii* from desiccation: protection versus repair." *Journal of Experimental Botany* 53 (2002): 1805-1813.

Constanza, Robert, R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton, and M. van den Belt. "The value of the world's ecosystem services and natural capital." *Nature* 387.6630 (1997): 253.

Crowe, John H., Folkert A. Hoekstra, and Lois M. Crowe. "Anhydrobiosis." *Annual Review of Physiology* 54 (1992): 579-599.

Cruz de Carvalho, Ricardo, Myriam Catalá, Cristina Branquinho, Jorge Marques da Silva, and Eva Barreno. "Dehydration rate determines the degree of membrane damage and desiccation tolerance in bryophytes." *Physiologia plantarum* 159, no. 3 (2017): 277-289.

Csintalan, Zsolt, Z. Tuba, H. K. Lichtenthaler, and J. Grace "Reconstitution of photosynthesis upon rehydration in the desiccated leaves of the poikilochlorophyllous shrub *Xerophyta scabrida* at elevated CO₂." *Journal of Plant Physiology* 148 (1996): 345-350.

Dace, H., H. W. Sherwin, N. Illing, and J. M. Farrant. "Use of metabolic inhibitors to elucidate mechanisms of recovery from desiccation stress in the resurrection plant *Xerophyta humilis*." *Plant Growth Regulation* 24 (1998): 171-177.

Dalla Vecchia, Francesca, T. El Asmar, R. Calamassi, N. Rascio, and C. Vazzana. "Morphological and ultrastructural aspects of dehydration and rehydration in leaves of *Sporobolus stapfianus*." *Plant Growth Regulation* 24 (1998): 219-228.

Dawalibi, Victoria. "Physiological and biochemical responses and feedstock composition of *Tamarix* spp. subjected to salt and drought stress: possibilities of biomass use for energy production in arid and degraded lands". Tese de doutorado, Università Degli Studi Della Toscana (2012).

Deng, Xin, Zhi-Ang Hu, Hong-Xin Wang, Xiao-Gang Wen, and Ting-Yun Kuang. "A comparison of photosynthetic apparatus of the detached leaves of the resurrection plant *Boea hygrometrica* with its non-tolerant relative *Chirita heterotrichia* in response to dehydration and rehydration." *Plant Science* 165, no. 4 (2003): 851-861.

Dinakar, Challabathula, Dimitar Djilianov, and Dorothea Bartels. "Photosynthesis in desiccation tolerant plants: energy metabolism and antioxidative stress defense." *Plant Science* 182 (2012): 29-41.

Ehleringer, James R., S. L. Phillips, W. S. Schuster, and D. R. Sandquist. "Differential utilization of summer rains by desert plants." *Oecologia* 88 (1991): 430-434.

Elkamali, Hatil Hashim, A. S. Eltahir, I. S. Yousif, A. M. H. Khalid, and E. A. Elneel. "Comparative Anatomical Study of the Stems and Leaflets of *Tribulus longipetalous*, *T. pentandrus* and *T. terrestris* (Zygophyllaceae)." *Open Access Library Journal* 3 (2016):1.

Farrant, Jill M. "A comparison of mechanisms of desiccation tolerance among three angiosperm resurrection plant species." *Plant Ecology* 151 (2000): 29-39.

Farrant, Jill M. "Mechanisms of desiccation tolerance in angiosperm resurrection plants." *Plant Desiccation Tolerance* (2007): 51-90.

Farrant, Jill M., and John P. Moore. "Programming desiccation-tolerance: from plants to seeds to resurrection plants." *Current Opinion In Plant Biology* 14 (2011): 340-345.

Farrant, Jill M., C. Vander Willigen, D. A. Loffell, S. Bartsch, and A. Whittaker. "An investigation into the role of light during desiccation of three angiosperm resurrection plants." *Plant, Cell & Environment* 26 (2003): 1275-1286.

Fontenelle-Andrade, Izabella. "Estrutura e Fisiologia de Folhas de *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae) Durante a Tolerância à Dessecação". Monografia. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (2015).

Flores, Joel, and Enrique Jurado. "Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?" *Journal of Vegetation Science* 14 (2003): 911-916.

Gaff, Donald F. "Desiccation-tolerant flowering plants in Southern Africa." *Science* 174 (1971): 1033-1034.

Gaff, Donald F. "Drought Resistance in *Welwitschia mirabilis* Hook. fil." *Dinteria* 1972 (1972): 3-7.

Gaff, Donald F. "Desiccation tolerant vascular plants of Southern Africa." *Oecologia* 31 (1977): 95-109.

Gaff, Donald F., and P. V. Bole. "Resurrection grasses in India." *Oecologia* 71, no. 1 (1986): 159-160.

Gaff, Donald F. "Desiccation tolerant plants in South America." *Oecologia* 74 (1987): 133-136.

Gaff, Donald F., and Melvin Oliver. "The evolution of desiccation tolerance in angiosperm plants: a rare yet common phenomenon." *Functional Plant Biology* 40. (2013): 315-328.

Gaff, Donald F., S. Y. Zee, and T. P. O'brien. "The fine structure of dehydrated and reviving leaves of *Borya nitida* Labill.—a desiccation-tolerant plant." *Australian Journal of Botany* 24 (1976): 225-236.

Gaff, Donald F., Cecilia K. Blomstedt, Alan D. Neale, Tuan N. Le, John D. Hamill, and Hamid R. Ghasempour. "*Sporobolus stapfianus*, a model desiccation-tolerant grass." *Functional Plant Biology* 36, no. 7 (2009): 589-599.

Gashi, Bekim, Fatbardha Babani, and Efigjeni Kongjika. "Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity and pigment contents of the resurrection plants *Ramonda serbica* and *Ramonda nathaliae* during dehydration and rehydration." *Physiology and Molecular Biology of Plants* 19 (2013): 333-341.

Gaur, Pooran M., Lakshmanan Krishnamurthy, and Junichi Kashiwagi. "Improving drought-avoidance root traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.)-current status of research at ICRISAT." *Plant Production Science* 11, no. 1 (2008): 3-11.

Georgieva, Katya, L. Maslenkova, V. Peeva, Y. Markovska, D. Stefanov, and Z. Tuba. "Comparative study on the changes in photosynthetic activity of the homoiochlorophyllous desiccation-tolerant *Haberlea rhodopensis* and desiccation-sensitive spinach leaves during desiccation and rehydration." *Photosynthesis Research* 85 (2005): 191-203.

Georgieva, Katya, Rapparini, F., Bertazza, G., Mihailova, G., Sárvári, É., Solti, Á., & Keresztes, Á. Alterations in the sugar metabolism and in the vacuolar system of mesophyll cells contribute to the desiccation tolerance of *Haberlea rhodopensis* ecotypes. *Protoplasma*, 254, no.1 (2017): 193-201.

Giarola, Valentino, S. Krey, B. Driesch, and D. Bartels. "The *Craterostigma plantagineum* glycine-rich protein CpGRP1 interacts with a cell wall-associated protein kinase 1 (CpWAK1) and accumulates in leaf cell walls during dehydration." *New Phytologist* 210 (2016): 535-550.

Giarola, Valentino, Quancan Hou, and Dorothea Bartels. "Angiosperm plant desiccation tolerance: hints from transcriptomics and genome sequencing." *Trends In Plant Science* 22 (2017): 705-717.

Grant, Peter R., B. Rosemary Grant, Raymond B. Huey, Marc TJ Johnson, Andrew H. Knoll, and Johanna Schmitt. "Evolution caused by extreme events." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, no. 1723 (2017): 20160146.

Gratani, Loretta. "Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors." *Advances in botany* (2014).

Grote, Monika, Rudolf Reichelt, and Rolf Wiermann. "A new protocol to prepare dry plant specimens for electron microscopy and immunocytochemistry." *Micron* 30 (1999): 65-70.

Hallam, N. D., and D. F. Gaff. "Reorganization of Fine Structure During Rehydration of Desiccated Leaves of *Xerophyta villosa*." *New Phytologist* 81 (1978a): 349-355.

Hallam, N. D., and D. F. Gaff. "Regeneration of Chloroplast Structure in *Talbotia elegans*: a Desiccation-Tolerant Plant." *New Phytologist* 81 (1978b): 657-662.

Hallam, N. D., and S. E. Luff. "Fine structural changes in the mesophyll tissue of the leaves of *Xerophyta villosa* during desiccation." *Botanical Gazette* 141, no.2 (1980a): 173-179.

Hallam, N. D., and S. E. Luff. "Fine structural changes in the leaves of the desiccation-tolerant plant *Talbotia elegans* during extreme water stress." *Botanical Gazette* 141 (1980b): 180-187.

Hambler, D. J. "A poikilohydrous, poikilochlorophyllous angiosperm from Africa." *Nature* 191.4796 (1961): 1415.

Hatch, Marshall D. "C₄ photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure." *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Reviews on Bioenergetics* 895, no. 2 (1987): 81-106.

Hoekstra, Folkert A., Elena A. Golovina, and Julia Buitink. "Mechanisms of plant desiccation tolerance." *Trends in Plant Science* 6 (2001): 431-438.

Hoekstra, Folkert A., W. F. Wolkers, J. Buitink, E. A. Golovina, J. H. Crowe, and L. M. Crowe. "Membrane stabilization in the dry state." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 117 (1997): 335-341.

Hsiao, Theodore C. "Plant responses to water stress." *Annual Review Of Plant Physiology* 24 (1973): 519-570.

Ingle, Robert A., H. Collett, K. Cooper, Y. Takahashi, J. M. Farrant, and N. Illing. "Chloroplast biogenesis during rehydration of the resurrection plant *Xerophyta humilis*:

parallels to the etioplast–chloroplast transition." *Plant, Cell & Environment* 31 (2008): 1813-1824.

Jeffrey, David W. Plants and Water. In: *Soil-Plant Relationships – an Ecological Approach*, 50-62. Springer Netherlands, 1987.

Jenkins, Paul J., Ruth E. Cameron, and Athene M. Donald. "A universal feature in the structure of starch granules from different botanical sources." *Starch-Stärke* 45 (1993): 417-420.

Keilin, David. "The Leeuwenhoek lecture: the problem of anabiosis or latent life: history and current concept." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 150 (1959): 149-191.

Kranner, Ilse, Richard P. Beckett, Sabine Wornik, Margret Zorn, and Hartwig W. Pfeifhofer. "Revival of a resurrection plant correlates with its antioxidant status." *The Plant Journal* 31, no. 1 (2002): 13-24.

Larson, Richard A. "The antioxidants of higher plants." *Phytochemistry* 27 (1988): 969-978.

Leal, Inara R., J. D. Silva, M. Tabarelli, and T. E. Lacher Jr. "Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil." *Megadiversidade* 1 (2005): 139-146.

Lee, Bok-Rye, Y. L. Jin, W. J. Jung, J. C. Avice, A. Morvan-Bertrand, A. Ourry, C. W. Park, T. H. Kim. "Water-deficit accumulates sugars by starch degradation—not by de novo synthesis—in white clover leaves (*Trifolium repens*)." *Physiologia Plantarum* 134 (2008): 403-411.

Li, Qiang, L. J. Yu, Y. Deng, W. Li, M. T. Li, and J. H. Cao. "Leaf epidermal characters of *Lonicera japonica* and *Lonicera confuse* and their ecology adaptation." *Journal of Forestry Research* 18 (2007): 103-108.

Lindquist, E., K. Solymosi, and H. Aronsson. "Vesicles are persistent features of different plastids." *Traffic* 17 (2016): 1125-1138.

Liu, Y. B., G. Wang, J. Liu, X. Zhao, H. J. Tan, X. R. Li. "Anatomical, morphological and metabolic acclimation in the resurrection plant *Reaumuria soongorica* during dehydration and rehydration." *Journal of Arid Environments* 70 (2007): 183-194.

Louro, Ricardo P., Antonio V. Dos Santos, and Raul D. Machado. "Ultrastructure of *Eucalyptus grandis* × *Eucalyptus urophylla*. I. Shoots cultivated in vitro in multiplication and elongation-rooting media." *International Journal of Plant Sciences* 160 (1999): 217-227.

Louro, Ricardo, L. J. M. Santiago, A. dos Santos, and R. Machado. "Ultrastructure of *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* plants cultivated ex vitro in greenhouse and field conditions." *Trees* 17 (2003): 11-22.

Males, Jamie, and Howard Griffiths. "Specialised stomatal humidity responses underpin ecological diversity in C3 bromeliads." *Plant, Cell & Environment* (2017).

Meguro, Marico, M. Seguro, C. A. Joly, and M. M. Bittencourt. "Estresse Hídrico e Alguns Aspectos do Comportamento Fisiológico em *Xerophyta plicata* Spreng. – Velloziaceae." *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 5 (1977): 27-42.

Meirelles, Sergio Tadeu. "Ecologia da vegetação de afloramentos rochosos do litoral da região sudeste." Tese de Mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas (1990).

Meirelles, Sergio Tadeu, Vania Regina Pivello, and Carlos Alfredo Joly. "The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection." *Environmental Conservation* 26 (1999): 10-20.

Mello-Silva, R. 2015. Velloziaceae. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB15110>>. Acesso em: 05 Fev. 2018.

Menke, Wilhelm "Structure and chemistry of plastids." *Annual Review of Plant Physiology* 13 (1962): 27-44.

Mesquita, Patrícia S., Hannah Wittman, and José Aroudo Mota. "Climate variability, agricultural livelihoods and food security in Semiarid Brazil." *Sustentabilidade em Debate* 7 (2016): 38-51.

Minina, Elena A., Victoria Sanchez-Vera, Panagiotis N. Moschou, Maria F. Suarez, Eva Sundberg, Martin Weih, and Peter V. Bozhkov. "Autophagy mediates caloric restriction-induced lifespan extension in *Arabidopsis*." *Aging cell* 12, no. 2 (2013): 327-329.

Moore, John P., E. Nguema-Ona, L. Chevalier, G. G. Lindsey, W. F. Brandt, P. Lerouge, J. M. Farrant, A. Driouich. "Response of the leaf cell wall to desiccation in the resurrection plant *Myrothamnus flabellifolius*." *Plant Physiology* 141 (2006): 651-662.

Moore, John P., and Jill M. Farrant. "Current advances and challenges in understanding plant desiccation tolerance." *Frontiers in Plant Science* 6 (2015).

Moore, John P., G. G. Lindsey, J. M. Farrant, and W. F. Brandt. "An overview of the biology of the desiccation-tolerant resurrection plant *Myrothamnus flabellifolia*." *Annals of Botany* 99 (2007): 211-217.

Myers, Norman, R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. da Fonseca, and J. Kent. "Biodiversity hotspots for conservation priorities." *Nature* 403 (2000): 853.

Nagy-Déri, Helga, E. R. Péli, K. Georgieva, and Z. Tuba. "Changes in chloroplast morphology of different parenchyma cells in leaves of *Haberlea rhodopensis* Friv. during desiccation and following rehydration." *Photosynthetica* 49 (2011): 119-126.

Oliver, Melvin J. "Lessons on dehydration tolerance from desiccation tolerant plants." *Plant Desiccation Tolerance* (2007): 11-50.

Oliver, Melvin J., and J. Derek Bewley. "Desiccation-tolerance of plant tissues: a mechanistic overview." *Horticultural Reviews* 18 (2010): 171-213.

Oliver, Melvin J., Zoltán Tuba, and Brent D. Mishler. "The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants." *Plant Ecology* 151 (2000): 85-100.

Oliver, Melvin J., Jeff Velten, and Brent D. Mishler. "Desiccation Tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats?" *Integrative and Comparative Biology* 45 (2005): 788-799.

Oliver, Melvin J., Patrick O'mahony, and Andrew J. Wood. "'To dryness and beyond'—preparation for the dried state and rehydration in vegetative desiccation-tolerant plants." *Plant Growth Regulation* 24 (1998): 193-201.

Platt, K. A., M. J. Oliver, and W. W. Thomson. "Importance of the fixative for reliable ultrastructural preservation of poikilohydric plant tissues. Observations on dry, partially, and fully hydrated tissues of *Selaginella lepidophylla*." *Annals of Botany* 80 (1997): 599-610.

Porembski, Stefan. "Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns." *Brazilian Journal of Botany* 30 (2007): 579-586.

Porembski, Stefan, and Wilhelm Barthlott. "Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants." *Plant Ecology* 151 (2000): 19-28.

Porembski, Stefan, F. A. Silveira, P. L. Fiedler, A. Watve, M. Rabarimanarivo, F. Kouame, and S. D. Hopper. "Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem." *Biodiversity and Conservation* 25 (2016): 2827-2830.

Proctor, M. C. F. "The physiological basis of bryophyte production." *Botanical Journal of the Linnean Society* 104 (1990): 61-77.

Proctor, Michael CF. "The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought." *Plant Ecology* 151 (2000): 41-49.

Proctor, Michael CF, Oliver, M. J., Wood, A. J., Alpert, P., Stark, L. R., Cleavitt, N. L., & Mishler, B. D. (2007). Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist*, 110(4), 595-621.

Proctor, Michael CF, Roberto Ligrone, and Jeffrey G. Duckett. "Desiccation tolerance in the moss *Polytrichum formosum*: physiological and fine-structural changes during desiccation and recovery." *Annals of Botany* 99 (2006): 75-93.

Proctor, Michael CF, and Zoltán Tuba. "Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities?" *New Phytologist* 156 (2002): 327-349.

Quartacci, M. F., M. Forli, N. Rascio, F. D. Vecchia, A. Bochicchio, and F. Navari-Izzo. "Desiccation-tolerant *Sporobolus stapfianus*: lipid composition and cellular ultrastructure during dehydration and rehydration." *Journal of Experimental Botany* 48.6 (1997): 1269-1279.

Rascio, N., and N. La Rocca. "Resurrection plants: the puzzle of surviving extreme vegetative desiccation." *Critical Reviews in Plant Sciences* 24 (2005): 209-225.

Raunkiaer, Christen. "The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer." (1934).

Raven, J. A. "The size of cells and organisms in relation to the evolution of embryophytes." *Plant Biology* 1.01 (1999): 2-12.

Reddy, Attipalli Ramachandra, Kolluru Viswanatha Chaitanya, and Munusamy Vivekanandan. "Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants." *Journal of Plant Physiology* 161 (2004): 1189-1202.

Redmann, R. E. "Adaptation of grasses to water stress-leaf rolling and stomate distribution." *Annals of the Missouri Botanical Garden* (1985): 833-842.

Reynolds, Edward S. "The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy." *The Journal of Cell Biology* 17 (1963): 208.

Ristic, Zoran, and Matthew A. Jenks. "Leaf cuticle and water loss in maize lines differing in dehydration avoidance." *Journal of Plant Physiology* 159 (2002): 645-651.

Rivero, Rosa M., et al. "Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (2007): 19631-19636.

Root, Terry L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds. "Fingerprints of global warming on wild animals and plants." *Nature* 421 (2003): 57.

Rossetto, Estela de Sousa. "Aspectos celulares de folhas de *Xerophyta plicata* Spreng. (Velloziaceae), durante os processos de dessecação e revivescencia." Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas (1992).

Rossetto, Estela de Sousa. "Comparação ultraestrutural entre folhas hidratadas e dessecadas de três espécies de Velloziaceae: duas revivescentes e uma sensível a dessecação." Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas (1997).

Roth, I. Developmental Aspects. In: Stratification of Tropical Forest As Seen In Leaf Structure. *Tasks for Vegetation Science*. Netherlands: Junk Publishers (1984).

Sage, Rowan F. "The evolution of C4 photosynthesis." *New Phytologist* 161 (2004): 341-370.

Schneider, H., N. Wistuba, H. J. Wagner, F. Thürmer, and U. Zimmermann. "Water rise kinetics in refilling xylem after desiccation in a resurrection plant." *The New Phytologist* 148 (2000): 221-238.

Schulze, E. D.; R. Ellis, W. Schulze, P. Trimborn. "Diversity, Metabolic Types and ¹³C Carbon Isotope Ratios in the Grass Flora of Namibia in Relation to Growth Form, Precipitation and Habitat Conditions." *Oecologia* 106 (1996): 352-369.

Schwab, K. B., U. Schreiber, and U. Heber. "Response of photosynthesis and respiration of resurrection plants to desiccation and rehydration." *Planta* 177 (1989): 217-227.

Shao, Hong-Bo, L. Y. Chu, C. A. Jaleel, and C. X. Zhao. "Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants." *Comptes Rendus Biologies* 331 (2008): 215-225.

Sherwin, H. W., and J. M. Farrant. "Differences in rehydration of three desiccation-tolerant angiosperm species." *Annals of Botany* 78 (1996): 703-710.

Sherwin, Heather W., and Jill M. Farrant. "Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*." *Plant Growth Regulation* 24 (1998): 203-210.

Sherwin, Heather W., N. W. Pammenter, E. D. February, C. Vander Willigen, and J. M. Farrant. "Xylem hydraulic characteristics, water relations and wood anatomy of the resurrection plant *Myrothamnus flabellifolius* Welw." *Annals of Botany* 81, no. 4 (1998): 567-575.

Solymsi, Katalin, Z. Tuba, Z., & B. Böddi. Desiccoplast–etioplast–chloroplast transformation under rehydration of desiccated poikilochlorophyllous *Xerophyta humilis* leaves in the dark and upon subsequent illumination. *Journal Of Plant Physiology*, 170 6 (2013), 583-590.

Spurr, Arthur R. "A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy." *Journal of Ultrastructure Research* 26 (1969): 31-43.

Steinmüller, D., and M. Tevini. "Composition and function of plastoglobuli." *Planta* 163 (1985): 201-207.

Suguiyama, Vanessa Fuentes, E. A. da Silva, S. T. Meirelles, D. D. C. Centeno, and M. R. Braga "Leaf metabolite profile of the Brazilian resurrection plant *Barbacenia purpurea* Hook. (Velloziaceae) shows two time-dependent responses during desiccation and recovering." *Frontiers In Plant Science* 5 (2014): 96.

Suguiyama, V. F., R. F. E. Sanches, S. T. Meirelles, D. C. Centeno, E. A. da Silva, and M. R. Braga "Physiological responses to water deficit and changes in leaf cell wall composition as modulated by seasonality in the Brazilian resurrection plant *Barbacenia purpurea*." *South African Journal of Botany* 105 (2016): 270-278.

Tan, Tinghong, Yanni Sun, Shishuai Luo, Chao Zhang, Huapeng Zhou, and Honghui Lin. "Efficient modulation of photosynthetic apparatus confers desiccation tolerance in the resurrection plant *Boea hygrometrica*." *Plant and Cell Physiology* 58, no. 11 (2017): 1976-1990.

Tenhaken, Raimund. "Cell wall remodeling under abiotic stress." *Frontiers In Plant Science* 5 (2015): 771.

Thomas, C. H., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. M. Erasmus, M. F. Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. Phillips, S.E. Williams. Extinction Risk from Climate Change. *Nature* 427 (2004).

Thomson, W. W., and K. A. Platt. "Main content area Conservation of cell order in desiccated mesophyll of *Selaginella lepidophylla* ([Hook and Grev.] Spring)." *Annals Of Botany* 79 (1997): 439-447.

Toldi, Ottó, Zoltán Tuba, and Peter Scott. "Vegetative desiccation tolerance: is it a goldmine for bioengineering crops?" *Plant Science* 176 (2009): 187-199.

Tuba, Zoltán. "Notes on the poikilochlorophyllous desiccation-tolerant plants." *Acta Biologica Szegediensis* 52 (2008): 111-113.

Tuba, Zoltán, and Hartmut K. Lichtenthaler. "Ecophysiology of homoiochlorophyllous and poikilochlorophyllous desiccation-tolerant plants and vegetations." *Plant Desiccation Tolerance*, Springer Berlin Heidelberg, (2011): 157-183.

Tuba, Zoltan, H. K. Lichtenthaler, Z. Csintalan, Z. Nagy, and K. Szenté. Reconstitution of chlorophylls and photosynthetic CO₂ assimilation upon rehydration of the desiccated poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* (Pax) Th. Dur. et Schinz. *Planta* 192 (1994): 414-420.

Tuba, Zoltán, H. K. Lichtenthaler, Z. Csintalan, and T. Pócs. "Regreening of desiccated leaves of the poikilochlorophyllous *Xerophyta scabrida* upon rehydration." *Journal of Plant Physiology* 142 (1993a): 103-108.

Tuba, Zoltan, H. K. Lichtenthaler, Z. Csintalan, Z. Nagy, and K. Szenté. "Loss of chlorophylls, cessation of photosynthetic CO₂ assimilation and respiration in the poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* during desiccation." *Physiologia Plantarum* 96 (1996): 383-388.

Tuba, Zoltán, H. K. Lichtenthaler, I. Maroti, and Z. Csintalan "Resynthesis of thylakoids and functional chloroplasts in the desiccated leaves of the poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* upon rehydration." *Journal of Plant Physiology* 142 (1993b): 742-748.

Tuba, Zoltán, C. F. Protor, and Zsolt Csintalan. "Ecophysiological responses of homoiochlorophyllous and poikilochlorophyllous desiccation tolerant plants: a comparison and an ecological perspective." *Plant Growth Regulation* 24 (1998): 211-217.

VanBuren, Robert, C. M. Wai, Q. Zhang, X. Song, P. P. Edger, D. Bryant, T. P. Michael, T. C. Mockler, D. Bartels. "Seed desiccation mechanisms co-opted for vegetative desiccation in the resurrection grass *Oropetium thomeaum*." *Plant, Cell & Environment* 40 (2017): 2292–2306.

Van Wijk, Klaas J., and Felix Kessler. "Plastoglobuli: plastid microcompartments with integrated functions in metabolism, plastid developmental transitions, and environmental adaptation." *Annual Review of Plant Biology* 68 (2017): 253-289.

Velitchkova, M., V. Doltchinkova, D. Lazarova, G. Mihailova, S. Doncheva, and K. Georgieva. "Effect of high temperature on dehydration-induced alterations in photosynthetic characteristics of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*." *Photosynthetica* 51, no. 4 (2013): 630-640.

Vicré, Maité. "Cell wall involvement in desiccation tolerance in the resurrection plant *Craterostigma wilmsii*". Tese de Doutorado, University of Cape Town (2001).

Vicré, Maité, Jill M. Farrant, and A. Driouich. "Insights into the cellular mechanisms of desiccation tolerance among angiosperm resurrection plant species." *Plant, Cell & Environment* 27 (2004): 1329-1340.

Vieira, Evandro Alves, D. da Cruz Centeno, L. Freschi, E. A. da Silva, and M. R. Braga. "The dual strategy of the bromeliad *Pitcairnia burchellii* Mez to cope with desiccation." *Environmental and Experimental Botany* 143 (2017a): 135-148.

Vieira, Evandro Alves, E. A. da Silva, A. Oriani, C. F. Moro and M. R. Braga. "Mechanisms of desiccation tolerance in the bromeliad *Pitcairnia burchellii* Mez: biochemical adjustments and structural changes." *Plant Physiology and Biochemistry* 121 (2017b): 21-30.

Walter, Heinrich. *Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung*. Fischer (Gustav) (1931).

Walter, H. "The water economy and the hydrature of plants." *Annual Review of Plant Physiology* 6 (1955): 239-252.

Walther, Gian-Reto, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. -M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg & F. Bairlein. "Ecological responses to recent climate change." *Nature* 416 (2002): 389.

Way, Danielle A., Gabriel G. Katul, Stefano Manzoni, and Giulia Vico. "Increasing water use efficiency along the C3 to C4 evolutionary pathway: a stomatal optimization perspective." *Journal Of Experimental Botany* 65, no. 13 (2014): 3683-3693.

Williams, B., I. Njaci, L. Moghaddam, H. Long, M. B. Dickman, X. Zhang, and S. Mundree. "Trehalose accumulation triggers autophagy during plant desiccation." *Plos Genetics* 11 (2015): e1005705.

Willigen, Clare Vander, N. W. Pammenter, M. A. Jaffer, S. G. Mundree, and J. M. Farrant. "An Ultrastructural Study Using Anhydrous Fixation of *Eragrostis Nindensis*, a Resurrection Grass with Both Desiccation-Tolerant and -Sensitive Tissues." *Functional Plant Biology* 30, (2003): 281-290.

Xu, D. H., J. H. Li, X. W. Fang, G. Wang, and P. X. Su. "Photosynthetic activity of poikilochlorophyllous desiccation tolerant plant *Reaumuria soongorica* during dehydration and re-hydration." *Photosynthetica* 46 (2008): 547-551.

Zambrosi, Fernando C. B., G. L. Mesquita, G. Menino, F. A. Tanaka, D. Mattos, and J. A. Quaggio "Anatomical and ultrastructural damage to citrus leaves from phosphite spray depends on phosphorus supply to roots." *Plant and Soil* 418 (2017): 557-569.

Zhang, J., Y. M. Zhang, A. Downing, N. Wu, and B. C. Zhang. "Photosynthetic and cytological recovery on remoistening *Syntrichia caninervis* Mitt., a desiccation-tolerant moss from Northwestern China." *Photosynthetica* 49 (2011): 13-20.

Zúñiga-González, Paz, G. E. Zúñiga, M. Pizarro, and A. Casanova-Katny. "Soluble carbohydrate content variation in *Sanionia uncinata* and *Polytrichastrum alpinum*, two Antarctic mosses with contrasting desiccation capacities." *Biological Research* 49 (2016): 6.