Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"

Tolerância à dessecação em *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae): trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos e conteúdo relativo de água foliar

Saulo de Tarso Aidar

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Ciências. Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica de Plantas

Piracicaba
2005

Livros Grátis

http://www.livrosgratis.com.br

Milhares de livros grátis para download.

Saulo de Tarso Aidar
Bacharel em Ciências Biológicas

Tolerância à dessecação em *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae): trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos e conteúdo relativo de água foliar

Orientador:
Prof. Dr. ANTÔNIO NATAL GONÇALVES

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Ciências. Área de concentração: Fisiologia e Bioquímica de Plantas

Piracicaba
2005

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP

Aidar, Saulo de Tarso
Tolerância à dessecação em *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae): trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos e conteúdo relativo de água foliar / Saulo de Tarso Aidar. - - Piracicaba, 2005.
50 p.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2005.

1. Canela de ema 2. Carotenóide 3. Clorofila 4. Dessecação –Tolerância 5. Ecofisiologia vegetal 6. Fisiologia vegetal – Recuperação 7. Troca gasosa I. Título

CDD 584.29

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Dedicatória

Gostaria de dedicar este estudo à Shirley Gaino que, além de acreditar intuitivamente no sucesso desta parte de minha Tarefa, transformou a realidade ao meu favor.

Agradecimentos

Sou grato à existência da universidade pública e a todos que estão envolvidos com sua missão, à qual devo grande parte de minha formação e torna possível que tantas pessoas deste país alcancem satisfação profissional. Agradeço da mesma maneira à CAPES pelo financiamento da pesquisa.

Agradeço também àqueles com quem convivi pessoalmente ao longo do desenvolvimento deste projeto: Gustavo Maia Souza, que apareceu no momento mais adequado de uma história que resultou nos meus estudos na ESALQ; Antônio Natal Gonçalves, que me abriu as portas do laboratório e de sua amizade para que isto acontecesse; Sérgio Tadeu Meirelles, que se comprometeu com a melhor finalização possível deste estudo.

A outra casa, alicerce de uma estrutura com projeto de muitos andares, se deve aos meus pais e irmãos que tanto contribuíram para eu me dedicar aos estudos. Dentre eles, quero agradecer com carinho a família do meu mano Ciro e sua esposa Paula que começou a crescer com o primeiro filho João quando me acolheram em São Paulo no período mais importante deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO 6
ABSTRACT 7
1 INTRODUÇÃO 8
2 DESENVOLVIMENTO 10
2.1 Revisão Bibliográfica 10
2.2 Material e métodos 15
2.2.1 Material vegetal 15
2.2.2 Condições experimentais 16
2.2.3 Trocas gasosas de CO_2 e H_2O em folhas 16
2.2.4 Conteúdo relativo de água do conjunto planta-solo e conteúdo relativo de água foliar 17
2.2.5 Estimativa do conteúdo foliar de pigmentos fotossintéticos 18
2.3 Resultados 19
2.3.1 Balanço hídrico 19
2.3.2 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos 22
2.3.3 Trocas gasosas 24
2.3.4 Curvas de resposta à luz 31
2.4 Discussão 34
2.4.1 Fase de dessecação 34
2.4.2 Fase de reidratação 38
3 CONCLUSÕES 41
REFERÊNCIAS 42

RESUMO

Tolerância à dessecação em *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae): trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos e conteúdo relativo de água foliar

Pleurostima purpurea (Velloziaceae) é uma espécie rupícola encontrada em afloramentos rochosos do estado do Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. Por apresentar notável capacidade de tolerar a dessecação vegetativa, este estudo teve o intuito de esclarecer detalhes sobre a estratégia ecofisiológica utilizada por tais plantas frente à desidratação do ambiente e as vantagens associadas ao processo. Para tanto foi analisada a dinâmica de trocas gasosas, o conteúdo de pigmentos fotossintéticos e o conteúdo relativo de água de tecidos foliares durante os processos de dessecação e reidratação de indivíduos adultos cultivados. Comportaram-se como homeohídricas típicas economizadoras de água sob condição de seca moderada que, quando agravada, assumiram o comportamento de pecilohídricas e peciloclorófilas. A suspensão da irrigação provocou o fechamento estomático sob conteúdo relativo de água foliar acima de 90%, levando a restrições sobre a transpiração e assimilação líquida de carbono até o estabelecimento da anabiose. Durante este processo, houve um atraso na diminuição do CRA_{foliar} em relação ao $CRA_{planta\text{-}solo}$. A degradação das clorofilas acompanhou a diminuição do CRA_{foliar}, o qual alcançou o valor médio mínimo de 17% sem incorrer na abscisão das folhas, enquanto sua re-síntese somente se iniciou após a total reidratação dos mesmos tecidos. Durante todo este processo o conteúdo de carotenóides manteve-se estável. 12 horas de reidratação do solo de cultivo foram suficientes para a retomada respiratória. Um balanço positivo de CO_2 foi observado a partir da 36ª hora de reidratação quando o grau de abertura estomática passou a ser maior do que o observado para o grupo controle. Comparando-se com as condições iniciais, 84 horas de reidratação foram suficientes para a recuperação fotossintética mesmo com uma recuperação apenas parcial do conteúdo de clorofilas. Assim como os tecidos foliares, suas raízes também devem ser tolerantes à dessecação.

Palavras-chave: Canela de ema; Carotenóides; Clorofilas; Rupícola; Seca; Tolerância; Dessecação; Trocas gasosas; Velloziaceae.

ABSTRACT

Desiccation tolerance in *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae): gas exchanges, photosynthetic pigments and leaf relative water content

Pleurostima purpurea (Velloziaceae), a rupicolous flowering species found in rock outcrops in Rio de Janeiro state, southeastern Brazil, show notable capacity to endure vegetative desiccation. This study had the intent to show more details about the ecophysiological strategy used by these plants facing a drying ambient and the advantages associated with the process. For this, it was analised the gas exchanges, photosynthetic pigments content, and relative water content of leaf tissues during desiccation and rehydration of cultivated individuals. They behaved typicaly as homeohydrics water savers under moderated drought condition that, when aggravated, prosecute with poikilohydric and poikilochlorophyllous behavior. After watering suspension, stomatic closing was observed under a relative leaf water content up to 90% that resulted in gas exchanges restrictions until the anabiosis. During this process, it was observed a delay in the leaf relative water content (RWC_{leaf}) decrease comparing to the plant-soil relative water content ($RWC_{plant\text{-}soil}$). The chlorophylls degradation acompanished the RWC_{leaf} decrease, which achived the minimum average value of 17% without incur in leaves abscission, while its resynthesis just begun after the full leaves rehydration. During all of this process, the carotenoids content remained stable. Twelve hours of soil rehydration were sufficient for the respiration retake. A positive carbon balance was observed since the 36th hour of rehydration, when the degree of stomatic opening became bigger than that observed for the control group. Comparing with inicial conditions, 84 hours of rehydration were sufficient to photosynthetic recovery, even just with a parcial recovery of chlorophyll content. As well as the leaf tissues, its roots might be desiccation tolerants.

Key words: Canela de ema; Carotenoids; Chlorophylls; Desiccation; Tolerance; Drought; Leaf gas exchanges; Rupicolous; Velloziaceae.

1 INTRODUÇÃO

A maior parte das espécies terrestres de plantas superiores deve manter um conteúdo relativo de água interno elevado durante toda a fase de vida vegetativa e, por isso, são denominadas homeohídricas (WALTER; STADELMAN, 1968). Assim, dependem de uma reserva de água normalmente existente no ambiente e/ou acumulada internamente em tecidos especializados. Mas isso não é uma regra.

Além das homeohídricas, também existe um interessante grupo de plantas que pode se dessecar por meio do estabelecimento de um equilíbrio dinâmico com uma baixa umidade de ar atmosférico sem que suas folhas apresentem ponto de murcha permanente e sofram abscisão. Neste processo, experienciam uma desidratação protoplasmática intensa sem sofrerem injúrias permanentes (BEWLEY; KROCHKO, 1982), podendo se manter viáveis por longos períodos de tempo no estado de anabiose. Quando rehidratadas sob condições favoráveis, os mesmos órgãos vegetativos anteriormente dessecados recuperam seu desenvolvimento. Estas plantas são conhecidas na literatura científica mais tradicionalmente como pecilohídricas (HAMBLER, 1961; WALTER; STADELMAN, 1968) ou tolerantes à dessecação (BEWLEY, 1979; BEWLEY; KROCHKO, 1982) e, mais admiravelmente, como "*resurrection plants*" (GAFF, 1971) ou revivescentes. Além de órgãos vegetativos de plantas superiores e inferiores, o processo de tolerância à dessecação é investigado, principalmente, em sementes ortodoxas na fase de maturação (WILLIAMS; LEOPOLD, 1989; VERTUCCI; FARRANT, 1995), mas também pode ocorrer em grãos de pólen, esporos, procariotos, algas, fungos e líquens (BEWLEY; KROCHKO, 1982; OLIVER; BEWLEY, 1997).

No Brasil, Diogo (1926) e Morello (1954) foram os primeiros a chamar atenção para a tolerância à dessecação de tecidos vegetativos em espécies nativas, embora o primeiro não tivesse percebido a capacidade de revivescência das plantas. Estudos posteriores têm mostrado que todos os gêneros de Velloziaceae já investigados apresentam espécies tolerantes à dessecação (GAFF, 1987; MEGURO; JOLY; BITTENCOURT, 1977; MEIRELLES; MATTOS; SILVA, 1997). A família é representada por cerca de 250 espécies, sendo a maioria nativa do Brasil. São perenes e encontradas principalmente em afloramentos rochosos e campos rupestres da América do Sul, além de regiões com habitats mais ou menos similares na África, Madagascar e sul da Arábia (AYENSU, 1973; OWOSEYE; SANFORD, 1972). Devido à elevada taxa de endemismo nestes

ecossistemas, muitas espécies da família estão sendo dizimadas por ações antrópicas (MEIRELLES; PIVELLO; JOLY, 1999). Desta maneira, este estudo visa contribuir para um maior conhecimento da flora nativa brasileira do ponto de vista ecofisiológico.

Visto que o processo de tolerância à dessecação constitui uma estratégia ecofisiológica de alto custo relacionado ao balanço de carbono devido à limitação sofrida nos repetidos ciclos de hidratação e desidratação, procurou-se investigar as vantagens que esta estratégia pode gerar tendo em vista as condições normais do ambiente de ocorrência da espécie. Com base neste contexto, levantamos a hipótese de que espécies vasculares pecilohídricas e peciloclorófilas devem apresentar mecanismos que resultem na otimização da economia de carbono nos ciclos de dessecação-reidratação tanto por meio da facilitação dos processos de dessecação em tempo adequado quanto da facilitação da fase de recuperação fisiológica na reidratação.

O objetivo deste estudo foi examinar os processos de inativação e recuperação fisiológica e a potencial importância ecofisiológica destes processos na espécie rupícola *Pleurostima purpurea* (Hook.) Raf. Para tanto, foi analisada a dinâmica de trocas gasosas, o conteúdo de pigmentos fotossintéticos e o conteúdo relativo de água de tecidos foliares durante os processos de dessecação e reidratação de plantas adultas cultivadas desta espécie.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão Bibliográfica

São reconhecidos em literatura dois modos de tolerância à dessecação: o constitutivo e o indutivo (BEWLEY, 1979). O primeiro é representado principalmente por alguns grupos avasculares, como algas, líquens e briófitas, que não apresentam mecanismos de impedimento da perda de água para o ambiente. Além disso, parecem não depender da ativação de mecanismos fisiológicos de proteção celular durante a fase de dessecação, mas sim de mecanismos de reparo durante a recuperação (OLIVER; BEWLEY, 1997). O modo indutivo, por sua vez, refere-se a alguns grupos de espécies vasculares, como pteridófitas e angiospermas, que podem exercer controle sobre a perda de água provocada pela demanda transpiratória. Neste processo onde a desidratação dos tecidos vegetativos é atrasada em relação ao ambiente, devem ser ativados tanto mecanismos de evitância à seca, no sentido de Levitt (1980), quanto outros mecanismos de proteção e reparo necessários para a conferência da tolerância à dessecação. No entanto, independentemente do grupo, a capacidade de tolerância à dessecação é normalmente influenciada pela taxa de dessecação dos tecidos foliares (OLIVER, 1996).

Além disso, podem ser diferenciadas duas estratégias de tolerância à dessecação em tecidos vegetativos levando em consideração o conteúdo de clorofilas mantido após a dessecação: o das homeoclorófilas cujo conteúdo total de clorofila é preservado juntamente com a ultraestrutura básica plastidial (MARKOVSKA et al., 1994; SHERWIN; FARRANT, 1996; TUBA; PROCTOR; CSINTALAN, 1998) e o das pecilocloróflas cuja perda total ou quase total do conteúdo de clorofilas do tecido está associada a um desmantelamento cloroplastidial com redução do sistema interno de membranas durante a desidratação foliar (HAMBLER, 1961; GAFF, 1977; BEWLEY, 1979; MONTENEGRO et al., 1979; ROSSETTO, 1992; TUBA et al., 1993a; TUBA et al., 1993b; TUBA et al., 1994; SHERWIN; FARRANT, 1996; DACE et al., 1998; TUBA; PROCTOR; CSINTALAN, 1998; WILLIGEN et al., 2001). Como exemplos da ocorrência de modificações ultraestruturais em nível de cloroplastos associadas a alterações no conteúdo total de clorofilas, Sherwin e Farrant (1996) evidenciaram diferenças marcantes entre espécies homeoclorófilas e pecilocloróflas. Na homeoclorófila *Craterostigma wilmsii* (Scrophulariaceae) os autores verificaram que os cloroplastos assumem formatos arredondados

no estado desidratado, suas membranas internas passam a se localizar perifericamente, as membranas externas mantêm-se intactas e os grana tilacoideais ainda mantêm-se visíveis. Em *Myrothamnus flabellifolia* (Myrothamnaceae), também homeoclorófila, os cloroplastos assumem formato ovalado e os tilacóides mantêm seu arranjamento em pilhas. Na peciloclorófila *Xerophyta viscosa* (Velloziaceae), as membranas externas dos cloroplastos mantêm-se contínuas enquanto que as membranas internas perdem sua conformação original assumindo aspecto vesiculado após a dessecação. Desta maneira, o aparato fotossintético deve ser inteiramente reconstruído na reidratação.

Quanto ao conteúdo total de carotenóides, não há um padrão claro entre os grupos, sendo que em homeoclorófilas este pode ser mantido estável (GAFF; HALLAM, 1974; TUBA et al., 1994; SHERWIN; FARRANT, 1996, 1998; TUBA; PROCTOR; CSINTALAN, 1998) ou ser parcialmente degradado após a dessecação (FARRANT et al., 1999; SHERWIN; FARRANT, 1996) e, em peciloclórófilas, ser parcialmente (TUBA et al., 1993a; TUBA et al., 1994; SHERWIN; FARRANT, 1998; MUNDREE; FARRANT, 2000) ou totalmente degradado após a dessecação (GAFF; HALLAM, 1974; WILLIGEN et al., 2001) ou após a reidratação (MARKOVSKA, 1994), embora não se saiba se estes pigmentos confiram proteção durante a dessecação em ambos os grupos (SHERWIN; FARRANT, 1998).

Ao longo dos processos de desidratação e recuperação de tecidos tolerantes à dessecação, também têm sido mostradas mudanças na expressão gênica (OLIVER; BEWLEY, 1984; BARTELS et al., 1990; INGRAM; BARTELS, 1996; BLOMSTEDT et al., 1998; MUNDREE; FARRANT, 2000; NDIMA et al., 2001; COLLETT et al., 2004; MARAIS et al., 2004; RODRIGO et al., 2004) e no complemento proteico, como a síntese de proteínas do tipo "*Late Embryongenesis Abundant*" (LEA) e do tipo "*Heat Shock Proteins*" (HSP) além de outras com funções desconhecidas sendo muitas delas reguladas pelo ácido abscísico (ABA) (INGRAM; BARTELS, 1996; GHASEMPOUR et al., 1998a), brassinolídeos e ácido metiljasmônico (GHASEMPOUR et al., 1998a); alterações anatômicas e ultra-estruturais, como a diminuição da área foliar, fragmentação do tonoplasto ou vacuolização, vesiculação de membranas; acúmulo celular de açúcares não-redutores, principalmente sacarose (OWOSEYE; SANFORD, 1972; MURELLI et al., 1996; OLIVER; BEWLEY, 1997; MÜLLER et al., 1997; GHASEMPOUR et al., 1998b; ALBINI et al., 1999; SCOTT, 2000; WHITTAKER et al., 2004; CORBINEAU et al., 2004), provavelmente envolvidos com a proteção de membranas no estado desidratado e/ou com

a promoção de uma vitrificação citoplasmática (WILLIAMS; LEOPOLD, 1989); acúmulo de osmólitos, ou solutos compatíveis, como sorbitol, manitol, mio-inositol, glicerol, prolina, betaínas, além da própria sacarose, polifenóis e proteínas, os quais devem estar relacionados a um ajuste osmótico celular (LÜTTGE, 1997; BUCHANAN; GRUISSEN; JONES, 2000; MUNDREE; FARRANT, 2000) e/ou a uma suposta osmoproteção por parte de alguns destes pela ação de captura de radicais hidroxila (BUCHANAN; GRUISSEN; JONES, 2000). Além disso, também está relacionada a ativação de sistemas antioxidantes enzimáticos e não-enzimáticos responsáveis, por exemplo, pela captura de espécies reativas de oxigênio e, possivelmente, de acetaldeído e etanol produzidos com o avanço da perda de água dos tecidos (LEPRINCE et al., 2000).

Estas características permitem entender que o processo de tolerâcia à dessecação deve ser compreendido como um balanço entre dois processos fundamentais: a proteção celular contra danos induzidos pela desidratação e reidratação dos tecidos e o reparo dos danos que tenham ocorrido (OLIVER; BEWLEY, 1997). No entanto, pelo fato deste fenômeno ter evoluído independentemente em, no mínimo, 12 ocasiões separadas, Oliver e Bewley (1997) acreditam que existam exemplos que configurem um espectro de combinações possíveis das duas estratégias: de plantas que se asseguram fundamentalmente em mecanismos de proteção celular e as que se asseguram preponderantemente pelo reparo.

Segundo Bewley (1979), para plantas ou estruturas vegetativas sobreviverem a uma severa perda de água protoplasmática, devem estar enquadradas em três critérios: (1) sofrer danos até um nível capaz de ser reparado, (2) manter sua integridade fisiológica no estado desidratado e (3) mobilizar mecanismos de reparo na reidratação que restituam efetivamente os danos sofridos durante a dessecação e o refluxo de água para o interior das células na reidratação. Na visão de Mundree e Farrant (2000), com base em estudos de tolerância à dessecação em sementes (VERTUCCI; FARRANT, 1995), sugerem algumas conseqüências fisiológicas, bioquímicas e anatômicas normalmente esperadas em tecidos vivos submetidos à potenciais fatores de estresse, que devem ser resolvidas para que a tolerância à dessecação em tecidos vegetativos seja assegurada: 1) estresse mecânico associado com a redução do volume celular, 2) estresse oxidativo provocado pela produção de radicais livres como conseqüência de um metabolismo desregulado, associado particularmente com a fotossíntese e respiração e 3) ruptura de

membranas e integridade macromolecular devido à perda de água associada às estruturas celulares.

Do ponto de vista ecofisiológico, o processo de tolerância à dessecação têm sido investigado principalmente em tecidos foliares com ênfase na dinâmica de trocas gasosas, atividade fotoquímica e balanço hídrico (RAWITSCHER et al., 1952; MEGURO; JOLY; BITTENCOURT, 1977; EICKMEIER, 1979, 1980, 1983; ALPERT; OECHEL, 1985, 1987; SCHWAB; SCHREIBER; HEBER, 1989; TUBA et al., 1993a,b; CASPER; EICKMEIER; OSMOND, 1993; TUBA et al., 1994; SHERWIN; FARRANT, 1996; DACE et al., 1998; TUBA; PROCTOR; CSINTALAN, 1998; FARRANT et al., 1999; FARRANT; KRUGER, 2001; WILLIGEN et al., 2001). Estes estudos têm levado a entender que a tolerância à dessecação em órgãos vegetativos constitui uma estratégia ecológica de sucesso pois possibilita, entre outros fatores, menor gasto de material estrutural do que em plantas caducifólias. Desta maneira, pode representar uma vantagem competitiva quando comparada com plantas homeohídricas em ambientes com restrições nas disponibilidades nutricionais e hídricas (MEGURO; JOLY; BITTENCOURT, 1977; OWOSEYE; SANFORD, 1972).

Neste sentido, Eickmeier (1979) entendeu que o sucesso ecológico de plantas pecilohídricas implica num processo evolutivo que deve atender custos e benefícios adaptativos relacionados ao balanço de carbono em ambientes áridos, onde os períodos de hidratação são raros e de curta duração. Nestes locais, tais plantas devem apresentar mecanismos que maximizem a assimilação de carbono nos períodos favoráveis para compensar a limitação sofrida nos repetidos ciclos de hidratação e desidratação (EICKMEIER, 1979). Assim, conforme a capacidade de compensação, a distribuição dos indivíduos também deve ser limitada por habitats mais xéricos (ALPERT; OECHEL, 1985). Estas observações tiveram como referência regiões desérticas norte americanas. Nas regiões tropicais e subtropicais também ocorrem plantas tolerantes à dessecação, e esta ocorrência não está relacionada ao clima da região, mas principalmente com as características de drenagem do substrato como, por exemplo, aqueles que ocorrem sobre afloramentos rochosos (MEIRELLES; MATTOS; SILVA, 1997). De acordo com Porembski e Barthlott (2000), estes ambientes funcionam como centros de diversidade para plantas vasculares tolerantes à dessecação. Isto leva a entender que o sucesso ecológico deste grupo de plantas está relacionado à imprevisibilidade da disponibilidade hídrica.

Utilizando a espécie pecilohídrica *Selaginella lepidophylla* (Selaginelaceae) como modelo, Eickmeier (1983) sugeriu que em homeoclorófilas o mecanismo de recuperação fotossinética deve ser dependente de três fenômenos interrelacionados: 1) conservação parcial do aparato fotossintético quando dessecadas em termos de função enzimática (EICKMEIER, 1979, 1980) e integridade ultraestrutural (BERGTROM; SCHALLER; EICKMEIER, 1982), 2) minimização de danos estruturais durante a dessecação a um nível não letal e 3) reparo rápido dos danos induzidos pela dessecação via síntese proteica *de novo* na reidratação (EICKMEIER, 1982). Por meio destes mecanismos, assegura-se uma rápida recuperação fotossintética após a reidratação, o que maximiza a assimilação de carbono nos breves momentos de disponibilidade hídrica onde ocorre a espécie.

Em peciloclorófilas, Dace et al. (1998) verificaram para *Xerophyta humilis* (Velloziaceae) que durante a desidratação deveria ocorrer uma considerável proteção da organização subcelular e de componentes do metabolismo, visto que as membranas externas das organelas celulares permaneceram intactas. Além disso, com o auxílio de inibidores químicos, os autores verificaram que a recuperação física de mitocôndrias não foi dependente de transcrição nem tradução, ao contrário dos cloroplastos que se mostraram dependentes de nova transcrição genômica para que ocorresse uma total recuperação da eficiência quântica do fotossistema II (DACE et al., 1998). Para tanto, os autores sugeriram que durante a dessecação devem ser produzidos e estocados nos tecidos foliares RNA mensageiros responsáveis pela biossíntese de clorofilas além de componentes dos fotossistemas II e outras proteínas do aparato fotossintético para serem utilizados durante a reidratação. Por estes motivos, sabe-se que a total recuperação fisiológica de peciloclorófilas ocorre em uma escala de tempo maior se comparada com homeoclorófilas. Isto pode sugerir a existência de outros mecanimos, diferentes dos aceitos para homeoclorófilas, que assegurem a maximização da assimilação de carbono nos repetidos ciclos de dessecação-reidratação.

2.2 Material e métodos

2.2.1 Material vegetal

A espécie *Pleurostima purpurea* (Hook.) Raf. (Velloziaceae), subfamília Barbacenioideae *sensu* Menezes (1980), é perene e ocorre em habitats mais sombreados do que a maior parte das espécies da família, como paredões e fendas de rochas voltadas principalmente para a face sul (informação pessoal) em ilhas de solo formando populações sobre a superfície de afloramentos graníticos do estado do Rio de Janeiro, Brasil. As espécies da subfamília Barbacenioideae são caracterizadas pela presença de antera basifixa, auriculada, estilete com porção estigmatífera subapical, folhas atenuadas com tricomas espinescentes nas margens e na nervura mediana (pelo menos no ápice), fruto seco com costelas salientes e liberação das sementes ocorrendo por dissolução das paredes carpelares entre as costelas (MENEZES, 1980).

Para este estudo, foram cultivadas plantas desta espécie a partir de sementes coletadas em população natural ocorrente na Pedra da Urca, município do Rio de Janeiro – RJ. As sementes foram colocadas para germinar sobre papel filtro umidecido no interior de placas de Petri acondicionadas em câmara de germinação à 25°C contendo lâmpadas tipo “luz do dia” com fluência constante na altura das placas de aproximadamente 25 µmol m^{-2} s^{-1}. Após aproximadamente 30 dias, contados a partir do início da germinação, as plântulas foram transplantadas para vasos contendo uma mistura de solo arenoso com substrato local de estabelecimento da população natural e cultivadas em casa de vegetação. Em seguida, foram transferidas para a condição de céu aberto onde se desenvolveram até atingirem a maturidade. Durante este período, as plantas foram submetidas de forma imprevisível à eventos de dessecação impostos pela umidade do ambiente.

As investigações foram realizadas por meio de duas réplicas experimentais, a primeira conduzida no final do período de verão (fevereiro de 2005) e a segunda no período de outono (maio de 2005). Optou-se por apresentar a segunda réplica devido ao refinamento das condições experimentais obtidas com a repetição do experimento.

2.2.2 Condições experimentais

Anteriormente ao início do experimento, as plantas foram mantidas hidratadas com irrigação diária até a saturação do solo por um período de 10 dias em condições ambientais variáveis de céu aberto. Todas as medidas foram avaliadas no período da manhã entre as 09:00 e 11:00 horas com variação da temperatura, umidade relativa do ar e fluxo de fótons fotossintéticos de 25-33°C, 40-65% e 1600-2200 µmol m^{-2} s^{-1}, respectivamente. Em dias nublados, quando necessário, foram feitas medidas de trocas gasosas com fonte luminosa composta por lâmpadas do tipo fotossinteticamente ativas (Flood PAR 38, General Eletric, Hungria).

A indução da dessecação foi imposta pela suspensão da irrigação. A re-irrigação foi realizada umidecendo-se o solo sem que a parte aérea fosse umidecida. O grupo controle foi mantido sob irrigação diária durante todo o período experimental. Em cada medida, foram utilizadas 3 repetições representadas por 3 plantas diferentes. Em cada repetição, foram avaliadas 3 folhas diferentes de 3 diferentes ápices. A folha amostrada em cada ápice correspondia à primeira folha madura. Todas as medidas foram realizadas ao 0, 2°, 3°, 4°, 8°, 9°, 11°, 12°, 14°, 16° e 20° dia seguido da suspensão da irrigação e na 0, 12^{a}, 36^{a}, 84^{a} e 132ª hora seguida da re-irrigação correspondentes ao 20º, 21º, 22º, 24º e 26º dias de condução do experimento.

2.2.3 Trocas gasosas de CO_2 e H_2O em folhas

Medidas de trocas gasosas foram realizadas com um analisador de gás por infra-vermelho (LI-6400, LI-COR, USA) com uma taxa de fluxo ajustada para 350 µmol s^{-1} e razão estomática de 0,5. Parâmetros tais como: fluxo líquido de CO_2 (J_{CO2}, µmol m^{-2} s^{-1}), transpiração (J_{H2O}, mmol m^{-2} s^{-1}) e condutância estomática ao vapor d'água (g_{H2O}, mol m^{-2} s^{-1}) foram medidos pelo cálculo da diferença entre o ar atmosférico (ar de referência) e o ar oriundo da câmara foliar (ar analisado) de acordo com as equações descritas em Caemmerer e Farquhar (1981).

A partir dos resultados obtidos diariamente, foi calculada a eficiência realizada na assimilação de carbono pela quantidade de água transpirada em cada medida representada pela eficiência no uso da água (*EUA*) que pode ser descrita a partir da relação apresentada na eq. (1) (JONES, 1994):

$$EUA = \frac{J_{CO2}}{J_{H2O}} = \frac{g_{CO2}(C_a - C_{es})}{g_{H2O}(\Delta w)} \quad (1)$$

Para a avaliação das respostas fotossintéticas das plantas durante o desenvolvimento do experimento, foram realizadas curvas de resposta à luz no 2º, 8º e 11º dia de condução do experimento. Para tanto, foram realizadas medidas de fluxo líquido de CO_2 (J_{CO2}) em função da densidade do fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF, μmol m^{-2} s^{-1}) em uma dentre as três folhas avaliadas em cada uma das três plantas sorteadas diariamente em cada grupo, controle e experimental. A partir dos dados obtidos, as curvas de resposta à luz foram analisadas por meio do procedimento de ajuste de curvas do programa Origin versão 5.0 (Microcal Software, Northampton, USA) com a utilização da seguinte equação modelo não-linear (eq. 2) apresentada por Potvin; Lechowicz e Tardif (1990):

$$A = A_{\max}\left[\ 1 - e^{-\Phi a(DFFF - PCL)}\ \right] \quad (2)$$

onde A_{max} representa a assimilação máxima de CO_2, Φ_a representa o rendimento quântico aparente e PCL o ponto de compesação luminosa (P.C.L., μmol m^{-2} s^{-1}).

Para o controle da DFFF foi utilizada a radiação solar interceptada por tela do tipo sombrite 50% em diferentes camadas, de uma a nove, em ordem crescente de sobreposição. Esta interceptação foi realizada perpendicularmente à incidência da radiação solar à 50 cm da superfície da câmara fotossintética, aproximadamente. Anteriormente ao início das medidas com o uso de sombrite, foi realizada uma medida com a radiação solar direta. Após a medição obtida com o grau máximo de sombreamento com sombrite, foi realizada uma medida com o escurecimento total da câmara com o auxílio de um anteparo opaco.

2.2.4 Conteúdo relativo de água do conjunto planta-solo e conteúdo relativo de água foliar

O conteúdo relativo de água do conjunto planta-solo ($CRA_{planta\text{-}solo}$) foi estimado com base no peso fresco (*PF*), peso fresco saturado (*PFS*) e peso seco (*PS*) dos vasos. Para tanto,

anteriormente ao início da dessecação, o *PFS* de cada vaso foi estimado 6 horas após a realização de uma rega abundante realizada à noite. O *PF* diário foi obtido anteriormente às medidas de trocas gasosas durante todo o experimento e o *PS* no último dia de suspensão da irrigação, quando este já apresentava peso constante.

O conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}) foi determinado imediatamente após as medidas de trocas gasosas pelo método de pesagem. Para isso, foram amostradas secções com o auxílio de lâmina de corte das porções medianas correspondentes às áreas foliares utilizadas para a avaliação das trocas gasosas. Os segmentos foliares amostrados foram então seccionados ao longo da nervura principal gerando duas porções simétricas, uma destinada à avaliação do conteúdo relativo de água e a outra à extração dos pigmentos fotossintéticos. Os segmentos obtidos foram imediatamente pesados para a avaliação do peso fresco (*PF*) em balança de precisão (H 31 AR, Mettler, Suíça). Em seguida, os segmentos destinados ao cálculo do CRA foram acondicionados em condição saturada de umidade para a avaliação do peso fresco saturado (*PFS*) no interior de placa de Petri contendo 5 ml de água destilada. Posteriormente ao estabelecimento de peso constante, foram acondicionados em estufa à 80° C até atingirem peso constante para a avaliação do peso seco (*PS*). Com os valores obtidos, tanto o $CRA_{planta\text{-}solo}$ quanto o CRA_{foliar} foi avaliado pelo seguinte cálculo, form. (1):

$$CRA = \frac{(PF - PS)}{(PFS - PS)} \times 100 \qquad (1)$$

onde *PF* = peso fresco, *PS* = peso seco e *PFS* = peso fresco saturado (TURNER, 1981).

2.2.5 Estimativa do conteúdo foliar de pigmentos fotossintéticos

Foi estimado o conteúdo de clorofilas *a* e *b* e carotenóides totais de segmentos foliares frescos, de aproximadamente 5 cm de comprimento, macerados com 7 ml de etanol 96% (v/v) em condição de escuro e com auxílio de luz verde de segurança. Os extratos obtidos foram acondicionados em frascos de vidro protegidos da luz e submersos em água aquecida à temperatura de 78° C por 5 minutos e em seguida em água com gelo à 4° C, aproximadamente, por mais 5 minutos. Em seguida, os extratos foram centrifugados por 5 minutos à 3000 rpm e o

sobrenadante submetido à leitura de absorbância em um espectrofotômetro (UV-100-01, Shimadzu, Japão) nos comprimentos de onda de 470, 649 e 665 nm para a estimativa do conteúdo de carotenóides totais, clorofilas *a* e *b*, respectivamente. O conteúdo de clorofila *a*, *b*, total (C_a + C_b) e caronenóides totais [C_{x+c}, compreendido pelas xantofilas (x) e β-carotenos (c)] foram calculados usando coeficientes de extinção segundo Lichtenthaler e Wellburn (1983) de acordo com as respectivas fórmulas, form. (2), form. (3) e form. (4):

$$C_a = 13{,}95.A_{665} - 6{,}88.A_{649} \quad (2)$$

$$C_b = 24{,}96.A_{649} - 7{,}32.A_{665} \quad (3)$$

$$C_{x+c} = \frac{1000.A_{470} - 2{,}05.C_a - 114{,}8.C_b}{245} \quad (4)$$

onde C_a = concentração de clorofila *a*, C_b = concentração de clorofila *b* e C_{x+c} = concentração de carotenóides totais (em μg.(ml do extrato foliar)$^{-1}$), A_{665}, A_{649} e A_{470} = valores de absorbância medidos nos comprimentos de onda de 665, 649 e 470 nm.

A estimativa do conteúdo destes pigmentos fotossintéticos foi então calculada com base no peso seco das amostras e expressa em μg g^{-1} considerando o volume de etanol utilizado na extração de acordo com as seguintes fórmulas, form. (5), form. (6) e form. (7), respectivamente:

$$C_a \text{ em } \mu g\ g^{-1} = (C_a \text{ em } \mu g\ ml^{-1}).7.PS^{-1} \quad (5)$$

$$C_b \text{ em } \mu g\ g^{-1} = (C_b \text{ em } \mu g\ ml^{-1}).7.PS^{-1} \quad (6)$$

$$C_{x+c} \text{ em } \mu g\ g^{-1} = (C_{x+c} \text{ em } \mu g\ ml^{-1}).7.PS^{-1} \quad (7)$$

2.3 Resultados

2.3.1 Balanço hídrico

O $CRA_{planta\text{-}solo}$ dos vasos submetidos à dessecação, alcançou valores mínimos após 16 dias de suspensão da irrigação. Na reidratação, os vasos dessecados foram re-saturados e

mantidos novamente próximo ao estado de saturação do solo, assim como os vasos do grupo controle que permaneceram com $CRA_{planta\text{-}solo}$ acima de 95% durante todo o período experimental (figura 1).

O CRA_{foliar} do grupo experimental manteve-se acima de 90% até o 9º dia consecutivo de suspensão da irrigação e, a partir daí, diminuiu para o valor médio mínimo de 17,04% até o 20º dia (figura 2). Durante este período de dessecação, observou-se um enrolamento do tecido foliar sem que as folhas apresentassem ponto de murcha permanente ou sofressem abscisão.

Após 12 horas contadas a partir do momento de reidratação do solo dos vasos, foi verificado um valor médio do CRA_{foliar} de 95,65%, o qual aumentou para valores máximos acima de 98% em até 36 horas. Estes valores foram semelhantes aos verificados nas condições iniciais do experimento e aos do grupo controle (figura 2). Neste processo, as folhas se tornaram novamente túrgidas desenrolando-se da base em direção ao ápice.

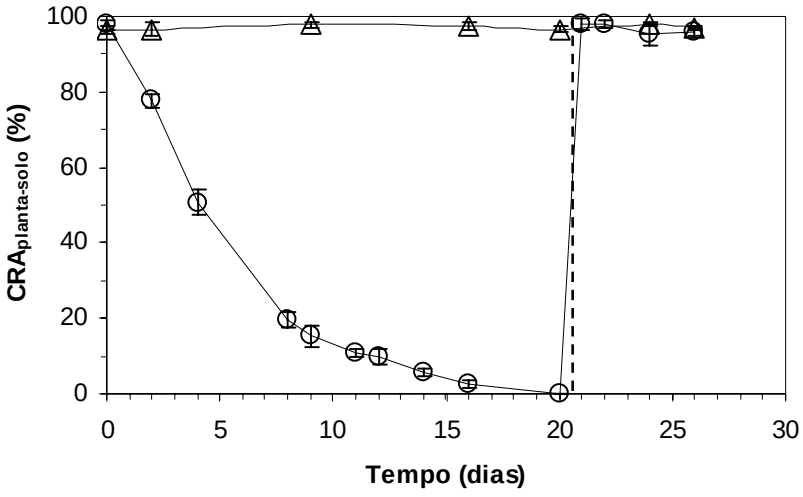

Figura 1 - Conteúdo relativo de água do conjunto planta-solo ($CRA_{planta\text{-}solo}$, %) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação e reidratação. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. Grupo controle (Δ) e experimental (o). A linha tracejada indica o momento da reidratação

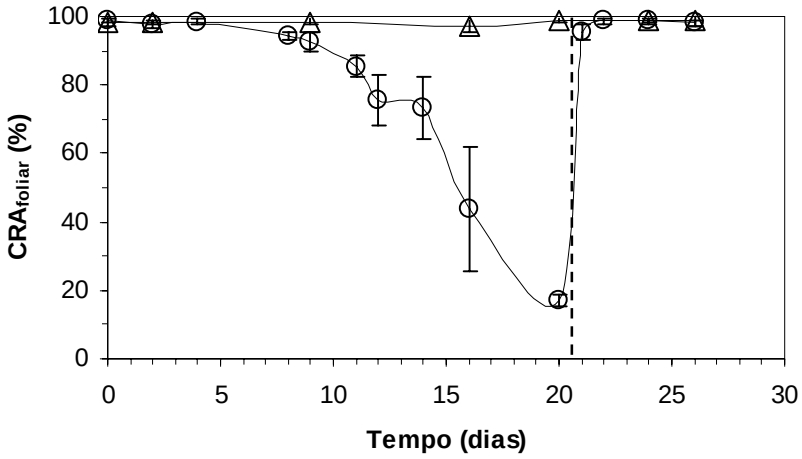

Figura 2 - Conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}, %) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação e reidratação. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. Grupo controle (Δ) e experimental (o). A linha tracejada indica o momento da reidratação

No início da fase de diminuição do CRA_{foliar} do grupo experimental, o $CRA_{planta\text{-}solo}$ apresentava o valor médio de 15,41% (figura 3). Isto evidenciou um retardamento da desidratação foliar comparando-se com a desidratação do solo (figura 3).

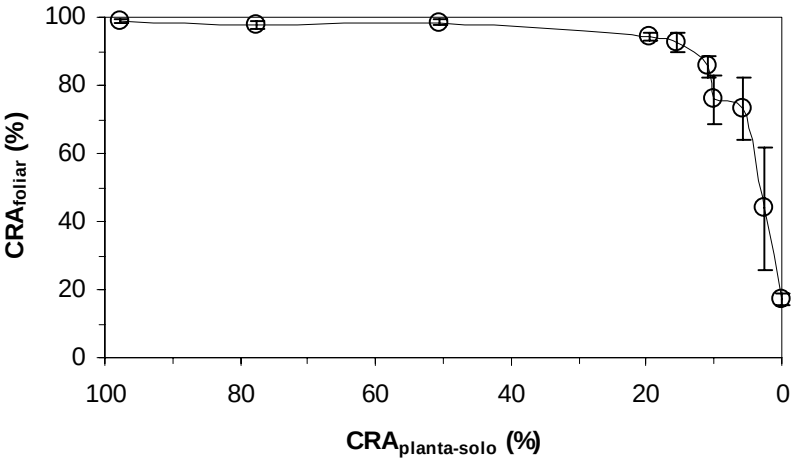

Figura 3 - Conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}, %) em função do conteúdo relativo de água do conjunto planta-solo ($CRA_{planta\text{-}solo}$, %) em *Pleurostima purpurea* durante a fase de suspensão da irrigação do grupo experimental (o). Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão

2.3.2 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos

O acompanhamento diário do conteúdo de clorofila total apresentado na figura 4 mostrou uma manutenção deste pigmento fotossintético nos tecidos foliares do grupo experimental em níveis semelhantes ao do grupo controle até o 14º dia de suspensão da irrigação. A partir daí, houve uma diminuição de valores médios estimados entre 2783 e 3275 $\mu g\ g^{-1}$ até o 14º dia para 1073 $\mu g\ g^{-1}$ no 16º e 35,78 $\mu g\ g^{-1}$ no 20º dia. Esta degradação do conteúdo de clorofilas totais parece ter ocorrido em função do CRA_{foliar} quando este diminuiu do valor médio de 73,09% para 43,73% entre o 14º e o 16º dia e, em seguida, para 17,04% até o 20º dia (figuras 4 e 5).

Após a re-irrigação dos vasos, a recuperação do conteúdo de clorofilas somente se iniciou com a total reidratação dos tecidos foliares (figuras 2 e 4). De um conteúdo médio inicial de 82,13 $\mu g\ g^{-1}$ na 12ª hora de reidratação (21º dia), o conteúdo total de clorofila aumentou para 854 $\mu g\ g^{-1}$ na 36ª hora de reidratação (22º dia) e 2260 $\mu g\ g^{-1}$ na 132ª hora de reidratação (26º dia) (figura 4). Ao mesmo tempo, o conteúdo de carotenóides totais manteve-se estável durante todo o período, tanto no grupo experimental quanto no grupo controle (figura 6).

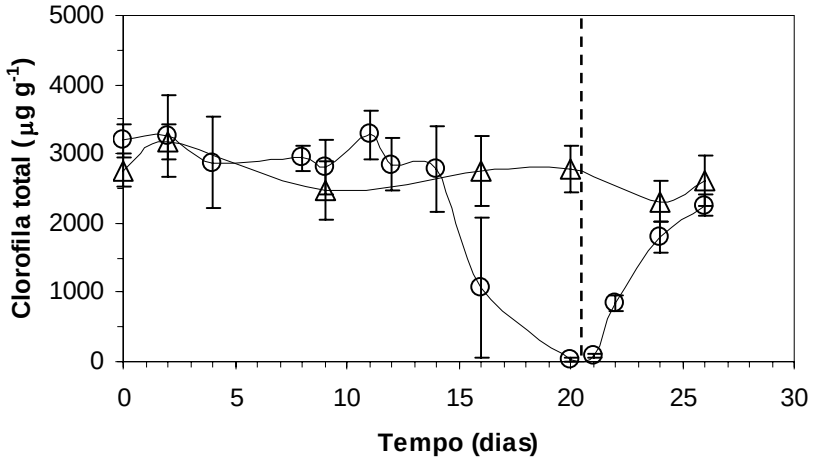

Figura 4 - Conteúdo de clorofila total ($\mu g\ g^{-1}$) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação e reidratação. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. Grupo controle (Δ) e experimental (o). A linha tracejada indica o momento da reidratação

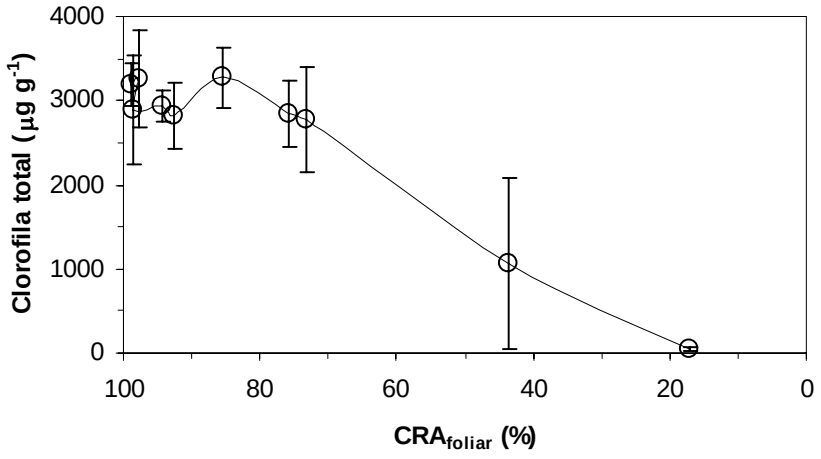

Figura 5 - Conteúdo de clorofila total (µg g^{-1}) em função do conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}, %) em *Pleurostima purpurea* durante a fase de suspensão da irrigação do grupo experimental (o). Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão

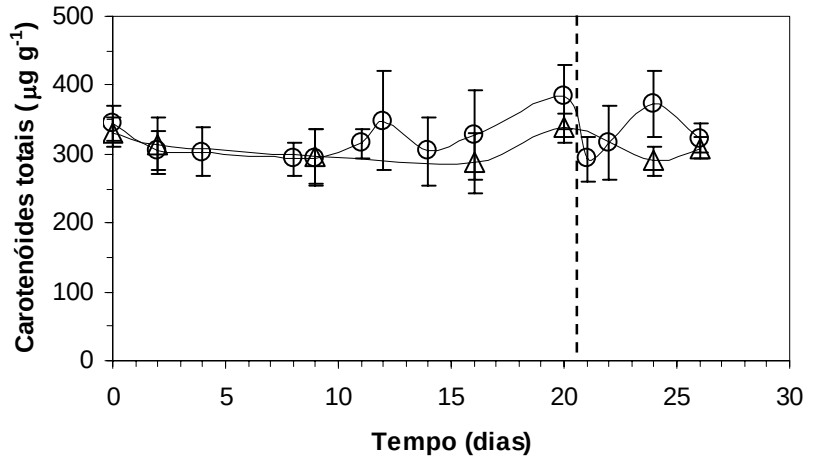

Figura 6 - Conteúdo de carotenóides totais (µg g^{-1}) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação e reidratação. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. Grupo controle (Δ) e experimental (o). A linha tracejada indica o momento da reidratação

2.3.3 Trocas gasosas

As medidas de fluxo de CO_2 (J_{CO2}) apresentadas na figura 7, mostrou uma taxa inicial média de assimilação líquida de CO_2 em torno de 10 µmol m^{-2} s^{-1} até o 4º dia de suspensão da irrigação. A partir daí, foi verificada uma diminuição da assimilação líquida de carbono no 8º e 9º dias de suspensão da irrigação, quando foram obtidos, respectivamente, os valores médios de 5,05 e 2,32 µmol m^{-2} s^{-1} (figura 7). Tais restrições sobre o J_{CO2} foram observadas sob CRA_{foliar} acima de 90% (figuras 2 e 8). A partir do 11º dia foram verificados valores de J_{CO2} próximos de zero (figura 7) quando o CRA_{foliar} médio ainda estava acima de 85% (figura 8). Por outro lado, o J_{CO2} pareceu mais correlacionado com o $CRA_{planta\text{-}solo}$ durante a desidratação (figura 9) do que com o CRA_{foliar} (figura 8).

No 16º dia, com um valor médio de CRA_{foliar} de 43,73% (figura 2), foi detectado um maior desvio padrão dos valores médios do fluxo de CO_2 (figura 7). Este maior desvio foi resultante da inclusão de uma medida de -1,36 µmol m^{-2} s^{-1} no cálculo do valor médio de J_{CO2} e indicaram a tendência dos tecidos em manter um período de respiração anteriormente ao estabelecimento da anabiose (figura 7).

12 horas após a re-irrigação (21º dia) foi detectada a retomada das trocas gasosas por meio de uma taxa respiratória representada pelo valor médio de fluxo de CO_2 de -2,5 µmol m^{-2} s^{-1} (figura 7). Neste momento, o CRA_{foliar} estava acima de 90% (figura 10). Nos dias seguintes, a assimilação líquida de CO_2 se tornou positiva alcançando o valor médio de 3,87 µmol m^{-2} s^{-1} na 36ª hora após a reidratação (22º dia). Na 84ª e 132ª hora de reidratação, correspondentes ao 24º e 26º dia, respectivamente, a assimilação líquida de CO_2 alcançou os valores médios de 9,92 e 10,6 µmol m^{-2} s^{-1}, respectivamente, que foram semelhantes tanto às medidas avaliadas no início do experimento quanto às obtidas para o grupo controle durante todo o período experimental (figura 9).

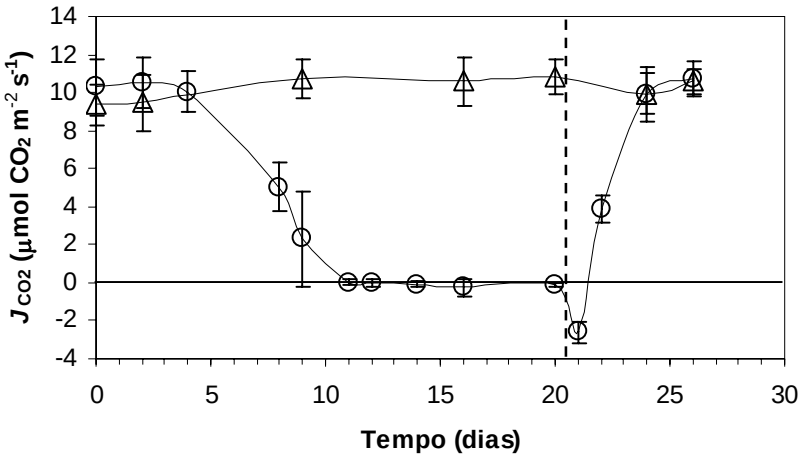

Figura 7 - Assimilação líquida de carbono expressa em fluxo de CO_2 (J_{CO2}, µmol m^{-2} s^{-1}) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação e reidratação. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. Grupo controle (Δ) e experimental (o). A linha tracejada indica o momento da reidratação

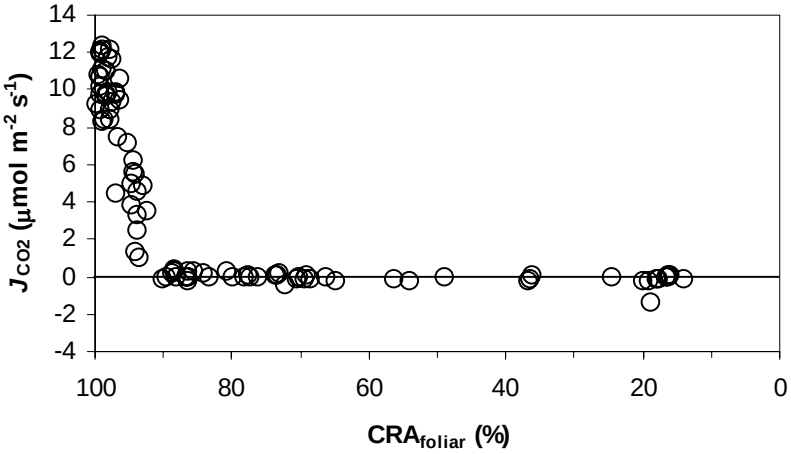

Figura 8 - Fluxo de CO_2 (J_{CO2}, µmol m^{-2} s^{-1}) em função do conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}, %) em *Pleurostima purpurea* durante a fase de suspensão da irrigação do grupo experimental (o). Cada ponto representa uma repetição

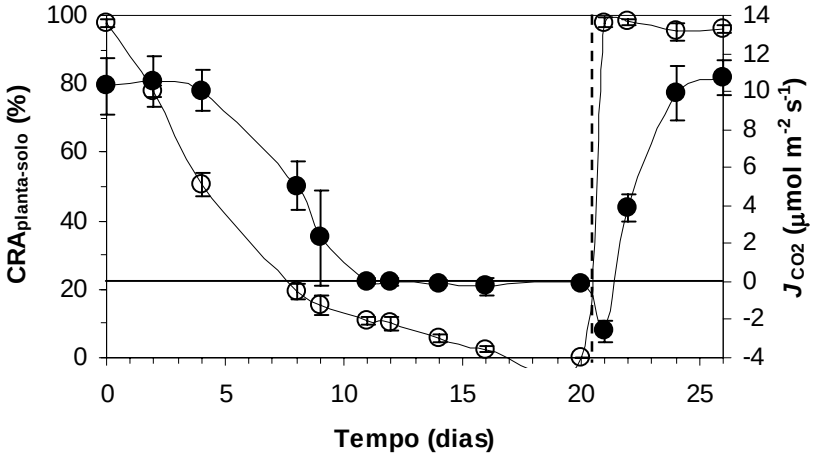

Figura 9 - Assimilação líquida de carbono expressa em fluxo de CO_2 (J_{CO2}, µmol m^{-2} s^{-1}) e conteúdo relativo de água do conjunto planta-solo ($CRA_{planta\text{-}solo}$, %) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação do grupo experimental. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. $CRA_{planta\text{-}solo}$ (o), J_{CO2} (•). A linha tracejada indica o momento da reidratação

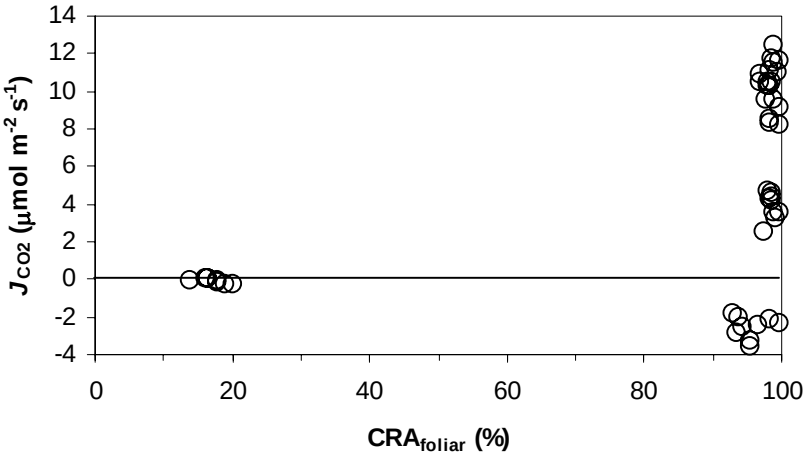

Figura 10 - Fluxo de CO_2 (J_{CO2}, µmol m^{-2} s^{-1}) em função do conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}, %) em *Pleurostima purpurea* durante a fase de reidratação do grupo experimental (o). Cada ponto representa uma repetição

Assim como verificado para J_{CO2} nas figuras 7 e 8, os valores de condutância estomática ao vapor d'água (g_{H2O}) apresentados na figura 11 mostraram uma inibição parcial do grau de abertura estomática no 8º e 9º dia de suspensão da irrigação quando o CRA_{foliar} ainda estava acima de 90% (fig. 12). Até este momento, o g_{H2O} diminuiu do valor médio de 0,14 mol de H_2O

m^{-2} s^{-1} observado no 4º dia para os valores médios de 0,05 e 0,03 mol de H_2O m^{-2} s^{-1} observados no 8º e 9º dia, respectivamente (fig. 11). A partir daí até o 14º dia, assumiu valores médios aproximadamente 10 vezes menores: 0,0057 mol de H_2O m^{-2} s^{-1} ± 0,0018 no 11º dia, 0,0055 mol de H_2O m^{-2} s^{-1} ± 0,0021 no 12º dia e 0,0033 ± 0,0008 mol de H_2O m^{-2} s^{-1} no 14º dia (fig. 13). Comparando-se com os dias anteriores, foi observado um sutil aumento tanto nos valores médios de g_{H2O} quanto nos desvios-padrão destes valores no 16º e no 20º dia: 0,0067 mol de H_2O m^{-2} s^{-1} ± 0,0050 e 0,01 mol de H_2O m^{-2} s^{-1} ± 0,0043 respectivamente (fig. 13), quando os valores médios de CRA_{foliar} eram de 43,73 e 17,04%, respectivamente (figs. 12 e 13). Isto mostrou que a fase de diminuição mais acentuada do CRA_{foliar} coincidiu com o sutil aumento da g_{H2O} acima descrito (fig. 13).

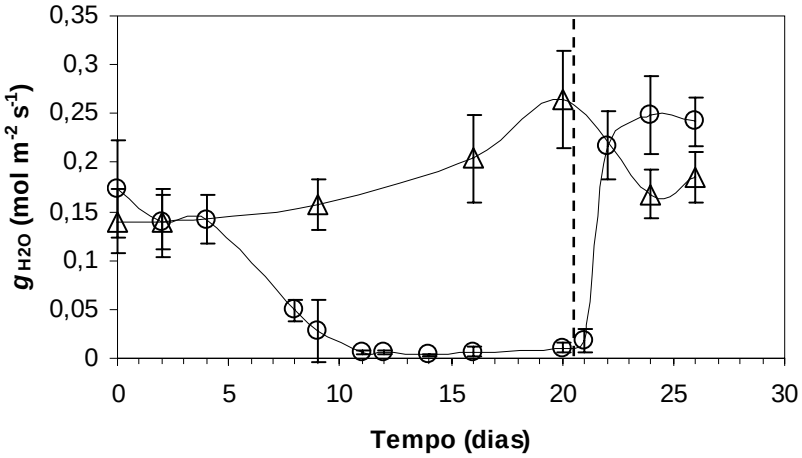

Figura 11 - Condutância estomática ao vapor d'água (g_{H2O}, mol m^{-2} s^{-1}) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação e reidratação. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. Grupo controle (Δ) e experimental (o). A linha tracejada indica o momento da reidratação

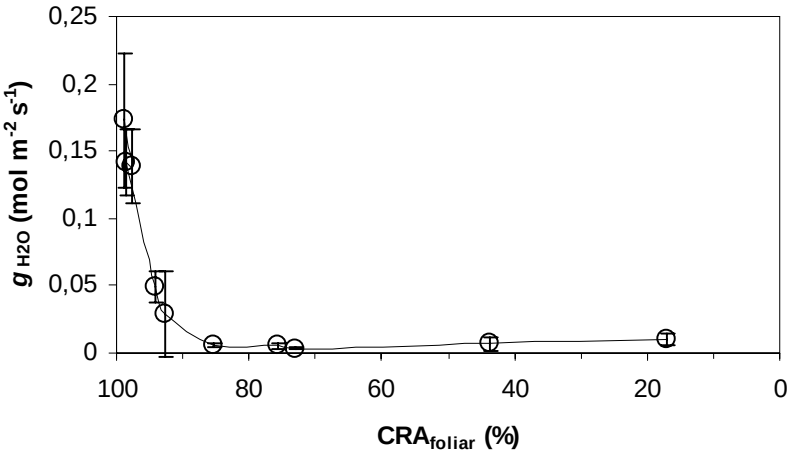

Figura 12 - Condutância estomática ao vapor d'água (g_{H2O}, mol m^{-2} s^{-1}) em função do conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}, %) em *Pleurostima purpurea* durante a fase de suspensão da irrigação do grupo experimental (o). Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão

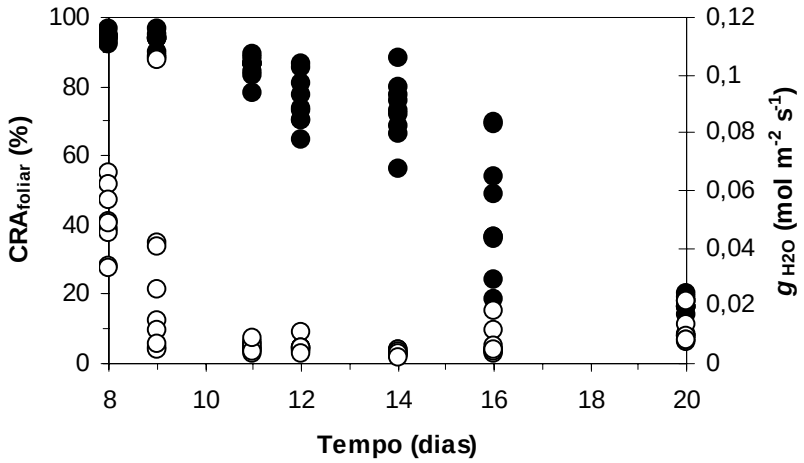

Figura 13 - Conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}, %) e condutância estomática ao vapor d'água (g_{H2O},, mol m^{-2} s^{-1}) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação do grupo experimental. Cada ponto representa uma repetição. CRA_{foliar} (•), g_{H2O} (o)

Assim como observado para J_{CO2}, a dinâmica de variação dos valores de g_{H2O} se mostrou correlacionada aos valores de $CRA_{planta\text{-}solo}$. Nesta relação, uma diminuição em torno de 80% do valor incial de $CRA_{planta\text{-}solo}$ provocou uma diminuição em torno de 64% sobre o valor médio de g_{H2O} (figura 14).

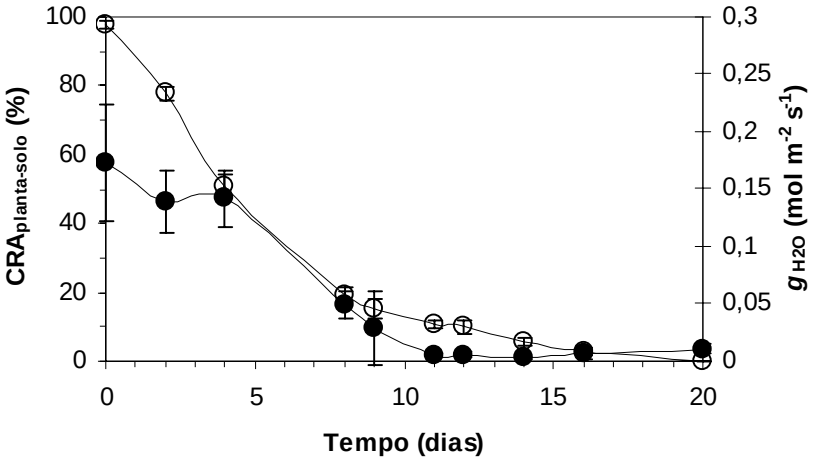

Figura 14 - Condutância estomática ao vapor d'água (g_{H2O}, mol m^{-2} s^{-1}) e conteúdo relativo de água do conjunto planta-solo ($CRA_{planta\text{-}solo}$, %) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação do grupo experimental. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. $CRA_{planta\text{-}solo}$ (o), g_{H2O} (•)

A retomada das trocas gasosas ocorreu sob um maior valor de condutância estomática ao vapor d'água (g_{H2O}) e de fluxo transpiratório (J_{H2O}) comparando-se com as condições iniciais (figuras 11 e 15). Isto levou, conseqüentemente, a uma diminuição da eficiência no uso da água (*EUA*) dos indivíduos do grupo experimental, comparando-se com as condições iniciais do experimento, mas não com o grupo controle (figura 16).

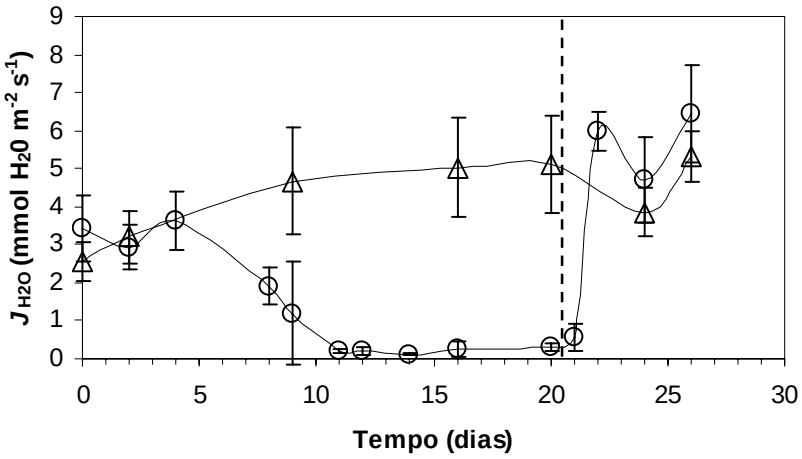

Figura 15 - Fluxo transpiratório (J_{H2O}, mmol H_2O m^{-2} s^{-1}) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação e reidratação. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. Grupo controle (Δ) e experimental (o). A linha tracejada indica o momento da reidratação

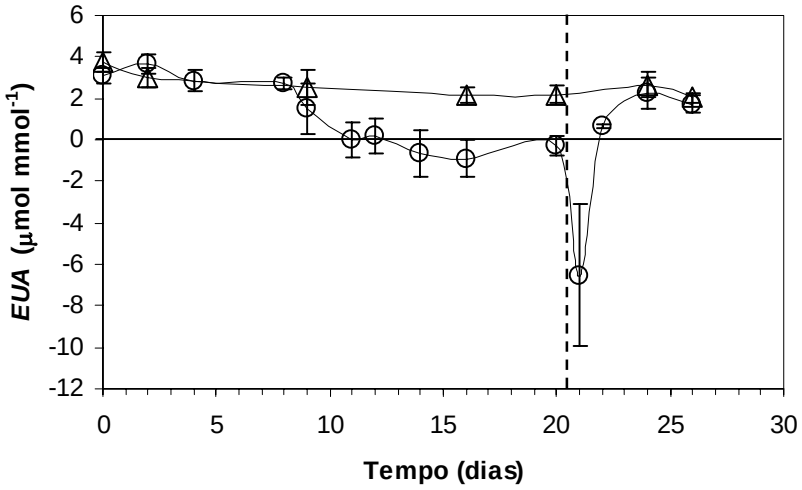

Figura 16 - Eficiência no uso da água (*EUA*, µmol $mmol^{-1}$) em *Pleurostima purpurea* em função do tempo de suspensão da irrigação e reidratação. Cada ponto representa uma média de nove repetições. Barras verticais representam ± desvio padrão. Grupo controle (Δ) e experimental (o). A linha tracejada indica o momento da reidratação

2.3.4 Curvas de resposta à luz

A figura 17 apresenta curvas de luz escolhidas para representar o comportamento fotossintético do grupo controle e do grupo experimental no 2º, 8º e 11º dia consecutivo de suspensão da irrigação. Nestes três diferentes dias de avaliação, o grupo controle apresentou pontos de compensação luminosa (P.C.L.) entre os valores médios de 37 e 53 µmol m^{-2} s^{-1} (tabela 1). O aumento do fluxo de fótons acima do ponto de compensação da luz resultou no aumento linear da taxa fotossintética até certo ponto. A inclinação desta porção da linha revelou o rendimento quântico aparente (Φ_a) da assimilação líquida de CO_2 pelos tecidos foliares que, para o grupo controle, esteve entre 0,003 e 0,0036 nos três dias de avaliação (tabela 1). Após a fase linear de aumento, a taxa fotossintética tendeu a se estabilizar em valores de DFFF acima de 800 µmol m^{-2} s^{-1}, indicando ter alcançado a saturação fotossintética foliar. Nesta fase da curva foram registrados os valores médios máximos de J_{CO2} de 9,15, 9,61 e 10,5 µmol m^{-2} s^{-1} em folhas expostas à radiação solar direta (tabela 2) nos três diferentes dias de avaliação. Quando acondicionadas no escuro, as mesmas folhas apresentaram os valores médios mínimos de J_{CO2} de -1,11, -1,73 e -1,45 µmol m^{-2} s^{-1}, respectivamente (tabela 2).

Os resultados obtidos para o grupo experimental se apresentaram bastante parecidos com os do grupo controle no segundo dia de suspensão da irrigação, quando o CRA_{foliar} era de 97,63% (figura 17, tabela 2). Neste dia, o ponto de compensação luminosa (P.C.L.) ocorreu sob o valor médio de DFFF de 41 µmol m^{-2} s^{-1} e um rendimento quântico máximo da assimilação líquida de CO_2 (Φ_a) de 0,003 (tabela 1). Além disso, a saturação fotossintética também ocorreu acima de 800 µmol m^{-2} s^{-1} com o valor médio máximo de J_{CO2} de 9,33 µmol m^{-2} s^{-1} em folhas expostas à radiação solar direta e valor médio mínimo de J_{CO2} de -1,39 µmol m^{-2} s^{-1} no escuro (figura 17, tabela 2).

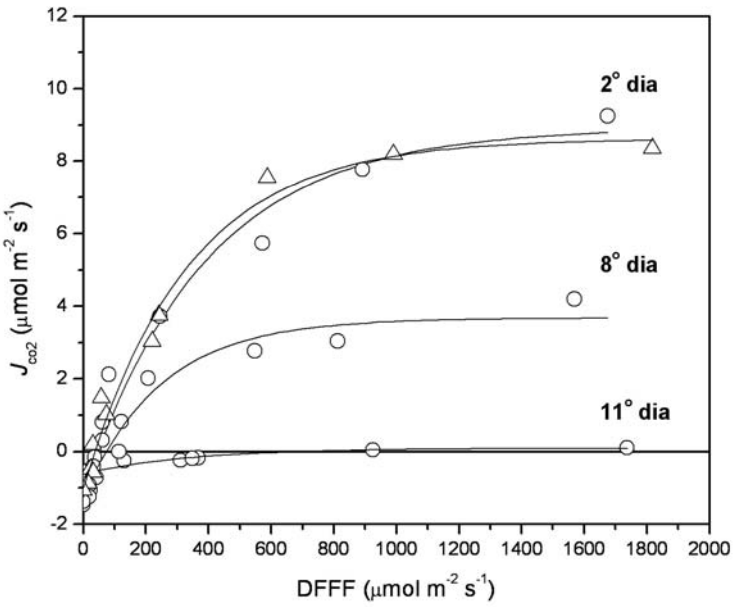

Figura 17 – Curvas de luz obtidas representadas pelo fluxo de CO_2 (J_{CO2}, µmol m^{-2} s^{-1}) em função da densidade do fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF, µmol m^{-2} s^{-1}) em *Pleurostima purpurea* no 2º, 8º e 11º dia de suspensão da irrigação. Cada curva foi ajustada com os dados de uma folha escolhida para representar o grupo. Grupo controle (Δ) e experimental (o)

Com a intensificação do estado de seca, a fotossíntese foi mais afetada que a respiração. No 8º dia, com CRA_{foliar} de 94,24% (tabela 2), o ponto de compensação luminosa (P.C.L.) ocorreu sob o valor médio de DFFF de 76,78 µmol m^{-2} s^{-1}, o que representou um aumento de 67,8% sobre o valor de P.C.L. obtido para o grupo controle neste mesmo dia (tabela 1). Já o rendimento quântico máximo da assimilação líquida de CO_2 (Φ_a) gerado pela equação modelo foi de 0,004, embora pode-se notar visualmente uma menor inclinação da curva e um maior valor de P.C.L. do grupo experimental para este dia comparando-se com o grupo controle (tabela 1). Além disso, a saturação fotossintética também ocorreu acima de 800 µmol m^{-2} s^{-1}, mas o valor médio máximo de J_{CO2} alcançado diminuiu para 4,41 µmol m^{-2} s^{-1} (figura 17, tabela 2), valor este 54,11% menor que o obtido para o grupo controle no mesmo dia. Neste dia, a taxa de respiração na condição de escuro foi de -1,51 µmol m^{-2} s^{-1} (tabela 2).

No 11º dia, com CRA_{foliar} médio de 85,46%, a taxa média máxima de assimilação líquida de CO_2 (J_{CO2}) do grupo experimental foi de 0,07 µmol m^{-2} s^{-1}, o que representou uma diminuição de 99,34% em relação ao valor médio observado para o grupo controle no mesmo dia

(tabela 2). Neste momento, o fluxo de carbono no escuro foi de -0,73 µmol m^{-2} s^{-1} (figura 17, tabela 2), o que correspondeu a uma diminuição de 49,66% da taxa respiratória em relação ao grupo controle no mesmo dia, quando o CRA_{foliar} era de 97,63% (tabela 2). Para este dia, o ponto de compensação luminosa médio estimado pelo modelo extrapolou os valores possíveis de saturação fotossintética. Isto se deveu ao fato de que em duas das três repetições realizadas não foi alcançado o ponto de saturação luminosa tendo permanecido o J_{CO2} abaixo de zero e, por isso, o valor médio para este dia foi excluído dos dados da tabela 1. No entanto, foi apresentada na figura 17 a curva representante de uma repetição realizada no 11º dia em que o P.C.L. alcançado foi de 665 µmol m^{-2} s^{-1}. Acima deste valor de DFFF para esta curva, os valores de J_{CO2} se mantiveram estáveis e próximos de zero, o que justifica a omissão do cálculo de Φ para este dia.

A análise das curvas de luz evidenciaram que as taxas respiratórias, representadas pelo J_{CO2} de folhas de indivíduos do grupo experimental acondicionadas no escuro durante a fase de suspensão da irrigação (tabela 2) foram sempre menores que a taxa respiratória verificada após a reidratação dos tecidos foliares (figura 7).

Tabela 1 - Ponto de compensação luminosa (p.c.l, µmol m^{-2} s^{-1}) e rendimento quântico aparente da assimilação líquida de CO_2 (Φ_a) de indivíduos do grupo controle e experimental de *Pleurostima purpurea* em três diferentes dias de avaliação da curva de luz ao longo do tempo de suspensão da irrigação

	Tempo de suspensão da irrigação (dias)					
	2		8		11	
Grupo	P.C.L.	Φ_a	P.C.L.	Φ_a	P.C.L.	Φ_a
Controle	37,55	0,003	52,78	0,0036	40,98	0,0033
Experimental	41	0,003	76,78	0,004	-	-

Tabela 2 - Conteúdo relativo de água foliar (CRA_{foliar}), fluxo de CO_2 (J_{CO2}, μmol m^{-2} s^{-1}) na condição de radiação solar direta (J_{CO2} luz) e na condição de escuro (J_{CO2} escuro) e porcentagem de redução do J_{CO2} foliar (% de redução) de indivíduos do grupo controle e experimental de *Pleurostima purpurea* em três diferentes dias de avaliação da curva de luz ao longo do tempo de suspensão da irrigação. São apresentados os valores médios (n=3) ± desvios padrão

	Tempo de suspensão da irrigação (dias)								
	2			8			11		
Grupo	J_{CO2} luz	J_{CO2} escuro	CRA_{foliar}	J_{CO2} Luz	J_{CO2} escuro	CRA_{foliar}	J_{CO2} luz	J_{CO2} escuro	CRA_{foliar}
Controle	9,15 ±1,25	-1,11 ±0,31	98,35	9,61 ±1,58	-1,73 ±0,25	98,49	10,55 ±1,17	-1,45 ±0,01	97,2
Experimental	9,33 ±0,71	-1,39 ±0,09	97,63	4,41 ±0,9	-1,51 ±0,29	94,24	0,07 ±0,06	-0,73 ±0,19	85,46
% de redução	-	-	-	54,11	12,72	4,32	99,34	49,66	12,08

2.4 Discussão

2.4.1 Fase de dessecação

Os indivíduos de *P. purpurea* estudados apresentaram um atraso na desidratação de seus tecidos foliares em relação à desidratação do solo. Isto mostra que a espécie apresenta mecanismos capazes de evitar a perda de água em seus tecidos foliares na fase inicial de seca como, por exemplo, por meio do fechamento estomático conforme observado. Desta maneira, comporta-se como uma homeohídrica típica em condição de seca moderada utilizando dos benefícios que esta estratégia pode gerar sob condições de economia de água. Este padrão também foi observado em *Xerophyta plicata* (Velloziaceae) por Meguro; Joly e Bittencourt (1977) e deve ser comum à outras espécies pecilohídricas vasculares.

A diminuição do $CRA_{planta\text{-}solo}$, ao invés do CRA_{foliar}, mostrou-se mais correlacionada com o fechamento estomático prolongado (figs. 14 e 15) que, por sua vez, provocou a restrição observada sobre a assimilação líquida de carbono dos indivíduos de *Pleurostima purpurea* (figs. 9 e 10). Isto sugere que a desidratação do solo pode resultar na redução da condutância

estomática antes mesmo de haver qualquer alteração no turgor foliar. Para tanto, a desidratação da camada superficial do solo dos vasos de cultivo nos primeiros dias de suspensão da irrigação deve ter sido suficiente para sua percepção pelas porções superficiais do sistema radicular das plantas de maneira que resultasse nas respostas estomáticas observadas na parte aérea. Esta relação também foi encontrada por outros autores (TREJO; DAVIES, 1991; TARDIEU, 1996) e sugere a existência de uma interação do tipo raiz-parte aérea por meio de sinalização química conforme foi proposto em experimentos com raízes divididas (GOWING; JONES; DAVIES, 1990). Neste contexto, existem fortes indícios de que este papel seja exercido principalmente pelo ácido abscísico (ABA) (DAVIES; ZHANG, 1991; TREJO; DAVIES, 1991).

Embora a estimativa gerada pelo modelo não-linear de ajuste da curva de luz não tenha encontrado para o grupo experimental valores menores de rendimento quântico no 8º dia de suspensão da irrigação comparando-se com o 2º dia, notou-se uma menor inclinação da curva na sua porção linear acima do P.C.L. Esta provável diminuição do rendimento quântico e efetiva diminuição da assimilação máxima fotossintética observada em função do agravamento da condição de seca no solo (fig. 17) devem estar ligadas ao efeito de diminuição da concentração interna de CO_2 provocado pelo fechamento estomático que, além da temperatura, influencia as reações de carboxilase e oxigenase da rubisco. Nestas condições, a fotorrespiração é favorecida e, conseqüentemente, o rendimento fotoquímico dos fotossistemas é reduzido (CORNIC et al., 1992). Associado a estes fatores, o impedimento da transpiração devido ao fechamento estomático também limita a capacidade do tecido foliar em dissipar a energia de excitação excedente na forma de calor, o que deve contribuir para uma diminuição da conversão fotossintética de energia. Nestas condições, o comportamento fotossintético se assemelha ao padrão de fotoinibição da fotossíntese do tipo crônica descrito por Osmond (1994) que é caracterizado por uma diminuição da eficiência quântica além da assimilação máxima fotossintética e está associado à ocorrência de danos no sistema fotossintético e reposição da proteína D1 dos centros de reação do fotossistema II. Caso a diminuição da assimilação líquida máxima fotossintética ocorresse sem uma diminuição da eficiência quântica conforme estimado pelo modelo, poderia ser caracterizada uma fotoinibição do tipo dinâmica, a qual é reversível em curto prazo de tempo. Isto poderia conferir vantagens do ponto de vista da velocidade de recuperação fotossintética caso houvesse redisponibilização de água neste momento de avaliação.

Já no último momento em que foi avaliada a curva de luz, no 11º dia de suspensão da irrigação, foi verificado que a assimilação líquida de CO_2 na condição de radiação solar direta ocorria no nível do ponto de compensação fotossintética uma vez que, acondicionado a folha no escuro, os valores de J_{CO2} foliar se tornavam mais negativos (fig. 17; tabela 2). Isto pode ser resultante da dessecação desuniforme de diferentes porções de um mesmo tecido foliar capaz de resultar na manutenção de alguma atividade fotossintética no mesmo. Já no 20º dia, embora os valores de J_{CO2} encontrados também tenham sido em torno de zero (fig. 8), provavelmente indicavam a inibição total das trocas gasosas, uma vez que os valores médios de CRA_{foliar} (fig. 3) e conteúdo total de clorofilas (fig. 5) alcançavam seus valores mínimos. Portanto, a manutenção da assimilação líquida de carbono no nível do ponto de compensação fotossintética em estado avançado de seca pode representar uma estratégia onde os tecidos foliares poderiam se preparar para a dessecação sem incorrer na perda de carbono.

A fase final da dessecação, correspondente ao período onde o J_{CO2} deveria se tornar negativo em condição de radiação solar direta, não foi claramente evidenciada, embora tenha sido detectada uma tendência à ocorrência deste processo no 16º dia conforme esperado. Este padrão foi mais claramente observado por outros autores (SCHWAB; SCHREIBER; HEBER, 1989; TUBA; PROCTOR; CSINTALAN, 1998) e, do ponto de vista da economia de carbono, este período de fluxo negativo de carbono deve ser curto o suficiente para restituir de forma eficiente e eficaz um balanço positivo de carbono na recuperação. Para tanto, propomos a hipótese de que tais plantas devem apresentar mecanismos facilitadores tanto do processo de dessecação quanto de reidratação. Caso a desidratação fosse excessivamente acelerada ou retardada, o tempo de dessecação poderia não ser adequado para a efetivação de mecanismos de proteção e poderia resultar na ocorrência de danos que provavelmente seriam acentuados com a re-hidratação, conforme também sugerido por Farrant et al. (1999).

Desta forma, com o prolongamento da seca, supomos que a dessecação se inicie somente após ter sido atingido um limite onde todos os processos preparatórios tenham sido ativados. Antes que isto ocorra, é possível que as plantas permaneçam numa condição de eminente recuperação a depender da redisponibilização de água. No entanto, não sabemos até que ponto esta mudança de estratégia representa uma vantagem mas, o suposto momento em que a dessecação dos tecidos deve se tornar mais vantajosa, deve estar relacionado à economia de carbono. Desta maneira, é possível que a desidratação dos tecidos foliares tenha sido facilitada

por uma sutil abertura estomática conforme aqui observado (fig. 14) e também por Schwab; Schreiber e Heber (1989). Isto explica o fato da diminuição abrupta do CRA_{foliar} ter ocorrido somente após o $CRA_{planta\text{-}solo}$ ter alcançado valores menores que 20%. Assim, este aumento observado no grau de abertura estomática passa a constituir em um mecanismo importante para a promoção da dessecação, mesmo que seja resultado de um processo passivo, sendo que, por meio dele, fica estabelecido o início supostamente mais adequado da fase de dessecação. Caso isto não ocorresse, a sobrevivência dos tecidos foliares poderia ser comprometida devido ao fato de que uma maior lentidão na perda de água poderia incorrer no prolongamento de um período de atividades metabólicas, mesmo que reduzidas, mas com gasto energético.

A degradação praticamente total de clorofilas observada durante a fase de dessecação, que caracteriza a estratégia de pecilocloroflia, deve conferir vantagem adaptativa para a colonização de ambientes caracterizados por prolongados períodos de seca severa e radiação solar direta. Entende-se que por meio deste mecanismo, a excitação luminosa do aparato fotossintético é impedida numa condição de dessecação avançada, o que deve prevenir a ocorrência de danos que poderiam ser provocados pela indisponibilidade de aceptores de elétrons entre os fotossistemas. Neste sentido, foi sugerido que a pecilocloroflia pode ser necessária para se prevenir a absorção excessiva de luz por folhas com baixo conteúdo relativo de água (SHERWIN; FARRANT, 1998). No entanto, dada as profundas alterações ultraestruturais observadas em células vitrificadas após o processo de dessecação, é provável que ocorra uma inativação dos sistemas de transporte de elétrons devido, entre outros fatores, à alterações da integridade de membranas. Desta maneira, a pecilocloroflia pode ser muito mais importante como uma forma de prevenção à fotoinibição durante a reidratação quando a atividade metabólica deve estar em grande parte comprometida com processos de reparo. Desta forma, este padrão de recuperação das clorofilas pode funcionar como um mecanismo facilitador da fase de recuperação fisiológica na reidratação.

Conforme verificado, esta idéia se reforça pelo fato de que o início da ressíntese de clorofilas em *P. purpurea* ocorreu somente após a total reidratação dos tecidos foliares. De outra maneira, se o início da ressíntese de clorofilas ocorresse em tecidos apenas parcialmente rehidratados, supõe-se que haveriam condições suficientes para a ocorrência de fotoinibição. De acordo, o padrão de recuperação das clorofilas aqui encontrado também foi verificado em outras espécies pecilohídricas e pecilocloroflias mas diferiu em relação ao conteúdo total de carotenóides. Enquanto o conteúdo total de carotenóides se manteve estável tanto durante a

dessecação quanto a reidratação dos tecidos foliares de *P. purpurea*, este diminuiu consideravelmente durante a dessecação tornando a aumentar durante a fase de reidratação em *Xerophyta scabrida* (Velloziaceae) (TUBA et al., 1994), *Xerophyta humilis* (FARRANT et al., 1999), *Xerophyta viscosa* (SHERWIN; FARRANT, 1996, 1998; MUNDREE; FARRANT, 2000) e *Xerophyta villosa* (GAFF & HALLAM, 1974).

2.4.2 Fase de reidratação

Após a reidratação das plantas, foi observada a recuperação fisiológica foliar, o que possibilita menor gasto de material estrutural do que em plantas caducifólias. Isto, por si só, pode ser interpretado como uma vantagem competitiva em ambientes com restrições nas disponibilidades nutricionais e hídricas como em afloramentos rochosos (MEGURO; JOLY; BITTENCOURT, 1977; OWOSEYE; SANFORD, 1972). Mas, além disso, reflete a necessidade da planta em ser capaz de aproveitar o mais prontamente possível os curtos momentos de disponibilidade de água nestes ambientes. Isto deve significar que a recuperação metabólica de tecidos foliares permanentes, do ponto de vista das limitações temporais da disponibilidade de água, se constitui numa vantagem em termos de economia de tempo, carbono assimilado e nutrientes componentes da biomassa corpórea comparada à situação em que fosse necessária a rebrotação destes tecidos.

Além da parte aérea, verificamos que o sistema radicular em *Pleurostima purpurea* também deve ser tolerante à dessecação, pelo menos parcialmente, o que confere à plantas as mesmas vantagens discutidas para a parte aérea. Isto foi evidenciado pela retomada da turgescência foliar com a re-irrigação do solo sem que a parte aérea fosse umidecida além de que as folhas se tornaram túrgidas da base em direção ao ápice. Plantas que apresentam esta forma de reidratação são denominadas endohídricas, ou seja, a reidratação da parte aérea depende da absorção de água pelo sistema radicular e de seu transporte através do sistema vascular (BUCH, 1945 apud PROCTOR; TUBA, 2002). No entanto, TUBA et al. (1993a, 1994) alegaram que indivíduos dessecados da espécie africana *Xerophyta scabrida*, também pertencente à família Velloziaceae, não apresentam respostas de recuperação quando somente o solo que envolve as raízes é rehidratado. Os autores consideram que somente com uma umidificação direta das folhas é possível ocorrer a retomada de sua coloração esverdeada. Neste caso, os autores supõem que as

raízes destes indivíduos se tornam inviáveis após o processo de dessecação, não apresentando tolerância à dessecação e, portanto, incapazes de transportar água para as folhas mesmo com a reidratação prolongada do solo circundante, diferentemente do encontrado para *P. purpurea*.

Após a reidratação dos tecidos foliares do grupo experimental, a retomada das trocas gasosas ocorreu por meio de uma maior taxa respiratória (figura 8) comparando-se com o grupo controle quando foram analisadas as curvas de luz (tabela 2). Isto pode ser um padrão na recuperação de plantas vasculares tolerantes à dessecação e deve refletir o alto custo energético da recuperação dos tecidos que inclui os diversos níveis de organização celular.

Esta retomada respiratória ocorreu anteriormente ao estabelecimento de uma assimilação positiva de carbono. Este padrão também foi observado em *Xerophyta scabrida* (TUBA et al., 1994) e deve depender de reservas energéticas mantidas nos tecidos após a dessecação. De acordo com isso, muitas plantas tolerantes à dessecação apresentam altos níveis de sacarose em seus tecidos desidratados (OLIVER; BEWLEY, 1997; MULLER et al., 1997; SCOTT, 2000; WHITTAKER et al., 2004). Somente numa fase subseqüente é que ocorreu o reaparecimento da assimilação positiva de carbono evidenciando a reconstrução funcional do aparato fotossintético.

No entanto, uma recuperação apenas parcial do conteúdo de clorofilas totais foi suficiente para que o grupo experimental alcançasse taxas de assimilação líquida de carbono semelhantes às encontradas para o grupo controle. Isto sugere o estabelecimento de uma maior eficiência fotoquímica nas plantas do grupo experimental devido, possivelmente, a alguns fatores como, por exemplo, à reorganização do aparato fotossintético com a renovação de seus componentes além da atuação de outros mecanismos bioquímicos induzidos de maneira diferenciada pelo processo geral conhecido como aclimatação, a exemplo dos sistemas antioxidantes e, eventualmente, à eliminação de fitopatógenos. Além disso, é possível que num período de tempo mais longo do que o avaliado, o conjunto de mecanismos e eventos responsáveis por esta suposta maior eficiência possa levar a um maior ganho de carbono provocado por maiores taxas de assimilação líquida do que as encontradas anteriormente ao processo de dessecação. Este padrão foi confirmado por Alpert e Oechel (1987) em estudos com briófitas.

A partir do momento em que a assimilação positiva de CO_2 alcançou valores semelhantes aos do grupo controle e das condições iniciais do experimento (fig. 8), o grau de abertura estomática era maior nas plantas do grupo experimental comparando-se com as do grupo controle (fig. 12). Isto pode estar relacionado a uma alteração no balanço hormonal favorável à citocinina

durante a fase de reidratação devido ao efeito de promoção da abertura estomática provocado por esta substância (INCOLL; JEWER, 1987) que é considerado o oposto aos efeitos do ácido abscísico (ABA) sobre as respostas de plantas à fatores de estresse (BRADFORD, 1982). Uma alteração hormonal deste tipo parece ter sido encontrada por Farrant e Kruger (2001) que verificaram um aumento transitório no conteúdo de citocininas anteriormente ao início da biossíntese de clorofila e tradução protéica no processo de reidratação de *Myrothamnus flabellifolius*, uma espécie tolerante à dessecação.

Como comentado por Sarmiento; Goldstein e Meinzer (1985), a presença de elevadas taxas transpiracionais em conseqüência de uma maior abertura estomática em plantas de savanas neotropicais durante a época chuvosa, seria uma vantagem tanto para a absorção de nutrientes quanto para a regulação do balanço de energia de folhas grandes. Desta maneira, em plantas pecilohídricas, as maiores taxas transpiracionais observadas na fase de recuperação (fig. 16) também deve constituir numa vantagem ecofisiológica se contribuir para um aumento da capacidade de absorção de nutrientes.

Deve-se salientar que as hipóteses aqui tratadas não são conclusivas, mas ao invés disso, tiveram a intenção de direcionar discussões para um maior conhecimento da tolerância à dessecação em plantas vasculares e, em especial, *Pleurostima purpurea*, do ponto de vista ecofisiológico.

3 CONCLUSÕES

Sobre os indivíduos da espécie *Pleurostima purpurea* estudados nesta pesquisa:

- comportaram-se como homeohídricas típicas economizadoras de água sob condição de seca moderada que, quando agravada, assumiram o comportamento de pecilohídricas e peciloclorófilas;
- a degradação da clorofila ocorreu em função da desidratação foliar enquanto que o conteúdo de carotenóides se manteve estável durante todo o processo;
- assim como os tecidos foliares, suas raízes também devem ser tolerantes à dessecação.

REFERÊNCIAS

ALBINI, F.M.; MURELLI, C.; FINZI, P.V.; FERRAROTTI, M.; CANTONI, B.; PULIGA, S.; VAZZANA, C. Galactinol in the leaves of the resurrection plant *Boea hygroscopica*. **Phytochemistry**, Great Britain, v. 51, p. 499-505, 1999.

ALPERT, P.; OECHEL, W.C. Carbon balance limits the microdistribution of *Grimmia Laevigata*, a desiccation-tolerant plant. **Ecology**, Washington, v. 66, n. 3, p. 660-669, 1985.

ALPERT, P.; OECHEL, W.C. Comparative patterns of net photosynthesis in na asssemblage of mosses with contrasting microdistributions. **American Journal of Botany**, USA, v. 74, n. 12, p. 1787-1796, 1987.

AYENSU, E.S. Biological and morphological aspects of the Velloziaceae. **Biotropica**, USA, v. 5, p. 135-144, 1973.

BARTELS, D.; SCHNEIDER, K.; TERSTAPPEN, G.; PIATKOWSKI, D.; SALAMINI, F. Molecular cloning of abscisic acid-modulated genes which are induced during desiccation of the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. **Planta**, Berlin, v. 181, p. 27-34, 1990.

BERGTROM, G.; SCHALLER, M.; EICKMEIER, W.G. Ultrastructural and biochemical bases of resurrection in te drought-tolerant vascular plant, *Selaginella lepidophylla*. **Journal of Ultrastructure Research**, New York, v. 78, p. 269-282, 1982.

BEWLEY, J.D. Physiological aspects of desiccation-tolerance. **Annual Review of Plant Physiology**, California, v. 30, p. 195-238, 1979.

BEWLEY, J.D.; KROCHKO, J.E. Desiccation-tolerance. In: LANGE O.L.; NOBEL P.S.; OSMOND C.B.; ZIEGLER, H. (Ed.). **Encyclopaedia of Plant Physiology:** Physiological Ecology. Berlin: Springer-Verlag, 1982. v. 12B, chap. 10, p. 325-378.

BLOMSTEDT, C.K.; GIANELLO, R.D.; HAMILL, J.D.; NEALE, A.D.; GAFF, D.F. Drought-stimulated genes correlated with desiccation tolerance of the resurrection grass *Sporobolus stapfianus*. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 24, p. 153-161, 1998.

BRADFORD, K.J. Regulation of shoot responses to root stress by ethylene, abscisic acid and cytokinin. In: WAREING, P.F. (Ed.). **Plant growth substances.** London: Academic, 1982. p. 599-608.

BUCHANAN, B.B.; GRUISSEM, W.; JONES, R.L. (Ed.). **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. Rockville: American Society of Plant Biologists, 2000. 1367 p.

CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G.D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, Berlin, v. 153, p.376-387, 1981.

CASPER, C.; EICKMEIER, W.G.; OSMOND, C.B. Changes of fluorescence and xanthophyll pigments during dehydration in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla* in low and medium light intensities. **Oecologia**, Berlin, v. 94, p. 528-533, 1993.

COLLETT, H.; SHEN, A.; GARDNER, M.; FARRANT, J.M.; DENBY, K.J.; ILLING, N. Towards transcript profiling of desiccation tolerance in *Xerophyta humilis*: Construction of a normalized 11 k *X. humilis* cDNA set and microarray expression analysis of 424 c DNAs in response to dehydration. **Physiologia Plantarum**, Denmark, v. 122, p. 39-53, 2004.

CORBINEAU, F.; BERJAK, P.; PAMMENTER, N.; VINEL, D.; PICARD, M-A.; CÔME, D. Reversible cellular and metabolic changes induced by dehydration in desiccation-tolerant wheat seedling shoots. **Physiologia Plantarum**, Denmark, v. 122, p. 28-38, 2004.

CORNIC, G.; GHASHGHAIE, J.; GENTY, B.; BRIANTAIS, J-M. Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress. **Photosynthetica**, Czech Republic, v. 27, n. 3, p. 295-309, 1992.

DACE, H.; SHERWIN, H.W.; ILLING, N.; FARRANT, J.M. Use of metabolic inhibitors to elucidate mechanisms of recovery from desiccation stress in the resurrection plant *Xerophyta humilis*. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 24, p.171-177, 1998.

DAVIES, W.J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, California, v. 42, p. 55-76, 1991.

DIOGO, J.C. As folhas das Vellozias e seu aparelho regulador da transpiração. **Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, Rio de Janeiro, v. 28, p. 15-41, 1926.

EICKMEIER, W.G. Photosynthetic recovery in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla* after wetting. **Oecologia**, Berlin, v. 39, p. 93-106, 1979.

EICKMEIER, W.G. Photosynthetic recovery of resurrection spikemosses from different hydration regimes. **Oecologia**, Berlin, v.46, p. 380-385, 1980.

EICKMEIER, W.G. Protein synthesis and photosynthetic recovery in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla*. **Plant Physiology**, Baltimore, v. 69, p. 135-138, 1982.

EICKMEIER, W.G. Photosynthetic recovery of the resurrection plant *Selaginella lepidophylla* (Hook. and Grev.) Spring: effects of prior desiccation rate and mechanisms of desiccation damage. **Oecologia**, Berlin, v. 58, p. 115-120, 1983.

FARRANT, J.M.; COOPER, K.; KRUGER, L.A.; SHERWIN, H.W. The effect of drying rate on the survival of three desiccation-tolerant angiosperm species. **Annals of Botany**, London, v. 84, p. 371-379, 1999.

FARRANT, J.M.; KRUGER, L.A. Longevity of dry *Myrothamnus flabellifolius* in simulated field conditions. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 35, p. 109-120, 2001.

GAFF, D.F. Desiccation-tolerant flowering plants in southern Africa. **Science**, USA, v. 174, p. 1033-1034, 1971.

GAFF, D.F. Desiccation tolerant plants of southern Africa. **Oecologia,** Berlin, v. 31, p. 95-109, 1977.

GAFF, D.F. Desiccation tolerant plants in South America. **Oecologia**, Berlin, v. 74, p. 133-136, 1987.

GAFF, D.F.; HALLAM, N.D. Resurrecting Desiccated Plants. In: BIELESKI, R.L.; FERGUSON, A.R.; CRESSWELL, M.M. (Ed.). **Mechanisms of regulation of plant growth.** Wellington: The Royal Society of New Zealand, 1974. (Bulletin 12), p. 389-393.

GHASEMPOUR, H.R.; ANDERSON, E.M.; GIANELLO, R.D.; GAFF, D.F. Growth inhibitor effects on protoplasmic drought tolerance and protein synthesis in leaf cells of the resurrection grass, *Sporobolus stapfianus*. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 24, p. 179-183, 1998a.

GHASEMPOUR, H.R.; GAFF, D.F.; WILLIAMS, R.P.W.; GIANELLO, R.D. Contents of sugars in leaves of drying desiccation tolerant flowering plants, particularly grasses. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 24, p. 185-191, 1998b.

GOWING, D.G.C.; JONES, H.G.; DAVIES, W.J. A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus x domestica* Borkh. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, UK, v. 41, p. 1535-1540, 1990.

HAMBLER, D.J. A poikilohydrous, poikilochlorophyllous angiosperm from Africa. **Nature**, London, v. 191, p. 1415-1416, 1961.

INCOLL, L.D.; JEWER, P.C. Cytokinins and Stomata. In: ZEIGER, E.; FARQUHAR, G.D.; COWAN, I.R. (Ed.). **Stomatal function.** California: Stanford University Press, 1987. chap. 11, p. 281-292.

INGRAM, J.; BARTELS, D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, California, v. 47, p. 377-403, 1996.

JONES, H.G. **Plants and microclimate:** a quantitative approach to environmental plant physiology. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 1994, 428 p.

LEPRINCE, O.; HARREN, F. J. M.; BUITINK, J.; ALBERDA, M.; HOEKSTRA, F. A. Metabolic dysfunction and unabated respiration precede the loss of membrane integrity during dehydration of germinating radicles. **Plant Physiology,** Baltimore, v. 122, p. 597–608, 2000.

LEVITT, J. The nature of stress injury and resistance. In: _____. **Physiological Ecology I, Responses of Plants to Environmental Stresses:** Chilling, Freezing and High Temperature Stresses. 2nd ed. Orlando, Florida: Academic Press, 1980. chap. 2, p. 10-19.

LICHTENTHALER, H.K.; WELLBURN, A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions**, Liverpool, v. 11, p. 591-592, 1983.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants.** Berlin: Springer-Verlag, 1997. 384 p.

MARAIS, S.; THOMSON, J.A.; FARRANT, J.M.; MUNDREE, S.G. *XvVHA-c''1* – a novel stress-responsive V-ATPase subunit c" homologue isolated from the resurrection plant *Xerophyta viscosa*. **Physiologia Plantarum**, Denmark, v. 122, p. 54-61, 2004.

MARKOWSKA, Y.K.; TSONEV, T.D.; KIMENOV, G.P.; TUTEKOVA, A.A. Physiological changes in higher poikilohydric plants – *Haberlea rhodopensis* Friv. and *Ramonda serbica* Panc. during drought and rewatering at different light regimes. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 144, p. 100-108, 1994.

MEGURO, M.; JOLY, C.A.; BITTENCOURT, M.M. Stress hídrico e alguns aspectos do comportamento fisiológico em *Xerophyta plicata* Spreng. - Velloziaceae. **Boletim de Botânica,** São Paulo, v. 5, p. 27-42, 1977.

MEIRELLES, S.T.; MATTOS, E.A.; da SILVA, A.C. Potencial desiccation tolerant vascular plants from southeastern Brazil. **Polish Journal of Environmental Studies**, Poland, v. 6, p. 17-21, 1997.

MEIRELLES, S.T.; PIVELLO, V.R.; JOLY, C.F. The vegetation of granitic rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. **Environmental Conservation**, Cambridge, v. 26, n. 1, p. 10-20, 1999.

MENEZES, N.L. Re-establishment of genus *Pleurostima* Rafinesque (Velloziaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 3, p. 37-47, 1980.

MONTENEGRO, G.; HOFFMANN, A.J.; ALJARO, M.E.; HOFFMANN, A.E. *Satureja gilliesii*, a poikilohydric shrub from the Chilean mediterranean vegetation. **Canadian Journal of Botany**, Canada, v. 57, n. 11, p. 1206-1213, 1979.

MORELLO, J. Ecologia de una planta reviviscente de la caatinga. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 83, 1954.

MÜLLER, J.; SPRENGER, N.; BORTHIK, K.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A. Desiccation increases sucrose levels in *Ramonda* and *Haberlea*, two genera of resurrection plants in the Gesneriaceae. **Physiologia Plantarum**, Denmark, v. 100, p. 153-158, 1997.

MUNDREE, S.G.; FARRANT, J.M. Some physiological and molecular insights into the mechanisms of desiccation tolerance in the resurrection plant *Xerophyta viscosa* Baker. In: CHERRY, J.H.; LOCY, R.D.; RYCHTER, A. (Ed.). **Plant tolerance to abiotic stresses in agriculture:** Role of genetic engineering. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000. p. 201-222.

MURELLI, C.; ADAMO, V.; FINZI, P.V.; ALBINI, F.M.; BOCHICCHIO, A.; PICCO, A.M. Sugar biotransformations by fungi on leaves of the resurrection plant *Sporobolus stapfianus*. **Phytochemistry**, Great Britain, v. 43, n. 4, p. 741-745, 1996.

NDIMA, T.; FARRANT, J.; THOMSON, J.; MUNDREE, S. Molecular characterizartion of *XVT8*, a stress-responsive gene from the resurrection plant *Xerophyta viscosa* Baker. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 35, p. 137-145, 2001.

OLIVER, M.J. Desiccation tolerance in vegetative plant cells. **Physiologia Plantarum**, Denmark, v. 97, p. 779-787, 1996.

OLIVER, M.J.; BEWLEY, J.D. Plant desiccation and protein synthesis. VI. Changes in protein synthesis elicited by desiccation of the moss Tortula ruralis are effected at the translational level. **Plant Physiology**, Baltimore, v. 74, p. 923-927, 1984.

OLIVER, M.J.; BEWLEY, J.D. Desiccation-tolerance of plant tissues: A mechanistic overview. In: JANICK, J. (Ed.). **Horticultural Reviews.** New York: John Wiley, 1997. v. 18, chap. 3, p. 171-213.

OSMOND, C.B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: BAKER, N.R.; BOWYER, J.R. (Ed.). **Photoinhibition of photosynthesis:** from molecular mechanisms to the field. Environmental Plant Biology Series. Oxford, UK: Bios Scientific, 1994. chap. 1, p. 1-24.

OWOSEYE, J.A.; SANFORD, W.W. An ecological estudy of *Vellozia schnitzleinia*, a drought-enduring plant of Northern Nigeria. **Journal of Ecology**, Oxford, UK, v. 60, p. 807-817, 1972.

POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. **Plant Ecology**, Netherlands, v. 151, p. 19-28, 2000.

POTVIN, C.; LECHOWICZ, M.J; TARDIF, S. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. **Ecology**, USA, v. 71, n. 4, p. 1389-1400, 1990.

PROCTOR, M.C.F.; TUBA, Z. Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? **New Phytologist**, Oxford, UK, v. 156, p. 327-349, 2002.

RAWITSCHER, F; HUECK, K.; MORELLO, J.; PAFFEN, K.H. Algumas observações sobre a ecologia da vegetação das caatingas. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 24, n.3, p. 287-301, 1952.

RODRIGO, M.J.; BOCKEL, C.; BLERVACQ, A.S.; BARTELS, D. The novel gene *CpEdi-9* from the resurrection plant *C. plantagineum* encodes a hydrophilic protein and is expressed in mature seeds as well as in response to dehydration in leaf phloem tissues. **Planta**, Berlin, v. 219, p. 579-589, 2004.

ROSSETTO, E.S. **Aspectos celulares de folhas de *Xerophyta plicata* Spreng. (Velloziaceae), durante os processos de dessecação e revivescência.** 1992. 96 p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1992.

SARMIENTO, G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. Adaptative strategies of woody species in neotropical savannas. **Biological Review,** Cambridge, v. 60, p. 315-355, 1985.

SCHWAB, K.B.; SCHREIBER, U.; HEBER, U. Response of photosynthesis and respiration of resurrection plants to desiccation and rehydration. **Planta**, Berlin, v. 177, p. 217-227, 1989.

SCOTT, P. Resurrection plants and the secrets of eternal leaf. **Annals of Botany**, London, v. 85, p. 159-166, 2000.

SHERWIN, H.W.; FARRANT, J.M. Differences in rehydration of three desiccation-tolerant angiosperms species. **Annals of Botany**, London, v. 78, p. 703-710, 1996.

SHERWIN, H.W.; FARRANT, J.M. Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 24, p. 203-210, 1998.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Photosynthesis: The Light Reactions. In: _____. **Plant Physiology**. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. chap. 7, p. 111-143.

TARDIEU, F. Drought perception by plants. Do cells of drought plants experience water stress? **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 20, p. 93-104, 1996.

TREJO, C.; DAVIES, W.J. Drought induced closure of *Phaseolus vulgaris* stomata precede leaf water deficit and any increase in xylem ABA concentration. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, UK, v. 42, p. 1507-1515, 1991.

TUBA, Z.; LICHTENTHALER, H.K.; CSINTALAN, Z.; NAGY, Z.; SZENTE, K. Reconstitution of chlorophylls and photosynthetic CO_2 assimilation upon rehydration of the desiccated poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* (Pax) Th. Dur. Et Schinz. **Planta,** Berlin, v. 192, p. 414-420, 1994.

TUBA, Z.; LICHTENTHALER, H.K.; CSINTALAN, Z.; PÓCS, T. Regrenning of desiccated leaves of the poikilochlorophyllous *Xerophyta scabrida* upon rehydration. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 142, p. 103-108, 1993a.

TUBA, Z.; LICHTENTHALER, H.K.; MAROTI, I.; CSINTALAN, Z. Resynthesis of thylakoids and functional chloroplasts in the desiccated leaves of the poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* upon rehydration. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 142, p. 742-748, 1993b.

TUBA, Z.; PROCTOR, M.C.F.; CSINTALAN, Z. Ecophysiological responses of homoiochlorophyllous and poikilochlorophyllous desiccation tolerant plants: a comparison and an ecological perspective. **Plant Growth Regulation**, Netherlands, v. 24, p. 211-217, 1998.

TURNER, N.C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and Soil**, Netherlands, v. 58, p. 339-366, 1981.

VERTUCCI, C.W.; FARRANT, J.M. Acquisition and loss of desiccation tolerance. In: KIGEL, J.; GALILI, G. (Ed.). **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 1995. chap. 10, p. 237-271.

WALTER, H.; STADELMANN, E. The physiological prerequisites for the transition of autotrophic from water to terrestrial life. **BioScience**, Maryland, v. 18, n.7, p. 694-701, 1968.

WHITTAKER, A.; MARTINELLI, T.; BOCHICCHIO, A.; VAZZANA, C.; FARRANT, J. Comparison of sucrose metabolism during the rehydration of desiccation-tolerant and desiccation-sensitive leaf material of *Sporobolus stapfianus*. **Physiologia Plantarum**, Denmark, v. 122, p. 11-20, 2004.

WILLIAMS, R.J.; LEOPOLD, A.C. The glassy state in corn embryos. **Plant Physiology**, Baltimore, v. 89, p. 977-981, 1989.

WILLIGEN, C.V.; PAMMENTER, N.W.; MUNDREE, S.; FARRANT, J. Some physiological comparisons between the ressurection grass, *Eragrostis nindensis*, and the related desiccation-sensitive species, *E. curvula*. **Plant Growth Regulation,** Netherlands, v. 35, p. 121-129, 2001.

Livros Grátis

(http://www.livrosgratis.com.br)

Milhares de Livros para Download:

Baixar livros de Administração
Baixar livros de Agronomia
Baixar livros de Arquitetura
Baixar livros de Artes
Baixar livros de Astronomia
Baixar livros de Biologia Geral
Baixar livros de Ciência da Computação
Baixar livros de Ciência da Informação
Baixar livros de Ciência Política
Baixar livros de Ciências da Saúde
Baixar livros de Comunicação
Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE
Baixar livros de Defesa civil
Baixar livros de Direito
Baixar livros de Direitos humanos
Baixar livros de Economia
Baixar livros de Economia Doméstica
Baixar livros de Educação
Baixar livros de Educação - Trânsito
Baixar livros de Educação Física
Baixar livros de Engenharia Aeroespacial
Baixar livros de Farmácia
Baixar livros de Filosofia
Baixar livros de Física
Baixar livros de Geociências
Baixar livros de Geografia
Baixar livros de História
Baixar livros de Línguas

Baixar livros de Literatura
Baixar livros de Literatura de Cordel
Baixar livros de Literatura Infantil
Baixar livros de Matemática
Baixar livros de Medicina
Baixar livros de Medicina Veterinária
Baixar livros de Meio Ambiente
Baixar livros de Meteorologia
Baixar Monografias e TCC
Baixar livros Multidisciplinar
Baixar livros de Música
Baixar livros de Psicologia
Baixar livros de Química
Baixar livros de Saúde Coletiva
Baixar livros de Serviço Social
Baixar livros de Sociologia
Baixar livros de Teologia
Baixar livros de Trabalho
Baixar livros de Turismo