

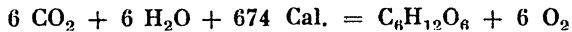
# I — FATORES CLIMATOLÓGICOS

(Continuação)

## C) — LUZ

### a) — GENERALIDADES

Para a existência da vegetação, e com ela de toda a vida na terra, o fator luz é o mais importante. A energia dos raios solares possibilita o processo da fotossíntese. As calorias indicadas na equação fundamental



provêm dos raios visíveis do espectro solar. Só os raios absorvidos pela clorofila ou outros pigmentos ativos na fotossíntese são eficientes. Todos os tratados de Fisiologia apresentam, por isso, o espectro da clorofila, cujas duas variantes *a* e *b* aliás não diferem muito. Os máximos de absorção encontram-se no vermelho-amarelo e no azul, ao passo que os raios amarelo-verdes são pouco absorvidos. Este último fato é característico para a clorofila, principal pigmento das plantas terrestres. A explicação, geralmente dada, repousa na grande sensibilidade de tais pigmentos á luz forte e no fato de que a luz intensa, direta do sol é rica, principalmente em raios verde-amarelos. A absorção destes raios provocaria, também, por outro lado, um aquecimento que facilmente poderia tornar letal a temperatura da folha (Veja 48, p. 22). A planta terrestre deixa passá-los quasi sem absorvê-los, aproveitando, especialmente, os raios vermelhos e azuis da luz difusa.

A Fig. 1 acrescenta ás faixas de absorção das clorofilas *a* e *b*, as de outros três pigmentos ativos encontrados — ao lado da clorofila — em algas. Na água, a distribuição dos raios solares é diferente. Algas que vivem, geralmente na sombra, como *Cyanophyceas*, absorvem com sua ficociana justamente os raios próximos do amarelo, ao passo que as algas de maiores profundidades, como *Rhodo* e *Phaeophyceas* do mar, absorvem os raios mais próximos do azul; isso como se supõe, porque os raios de ondas curtas penetram mais na profundidade da água, como documentaremos detalhadamente na parte que tratará da vegetação aquática.

As particularidades do processo da fotossíntese constituem um dos capítulos mais atraentes e também mais complexos e problemáticos da Fisiologia contemporânea, tratados amplamente nos compêndios de Fisiologia botânica. Aqui olhamos só para o lado ecológico do assunto. Ecológicamente, o fator luz não entra no

primeiro plano, porque em toda a superfície da terra a luz não se torna um fator mínimo — como calor e humidade — ao menos considerando-se o aspecto geral da questão. A vegetação, exposta livremente aos raios diretos ou difusos provenientes do sol, recebe, em todas as latitudes geográficas — bastante luz para garantir

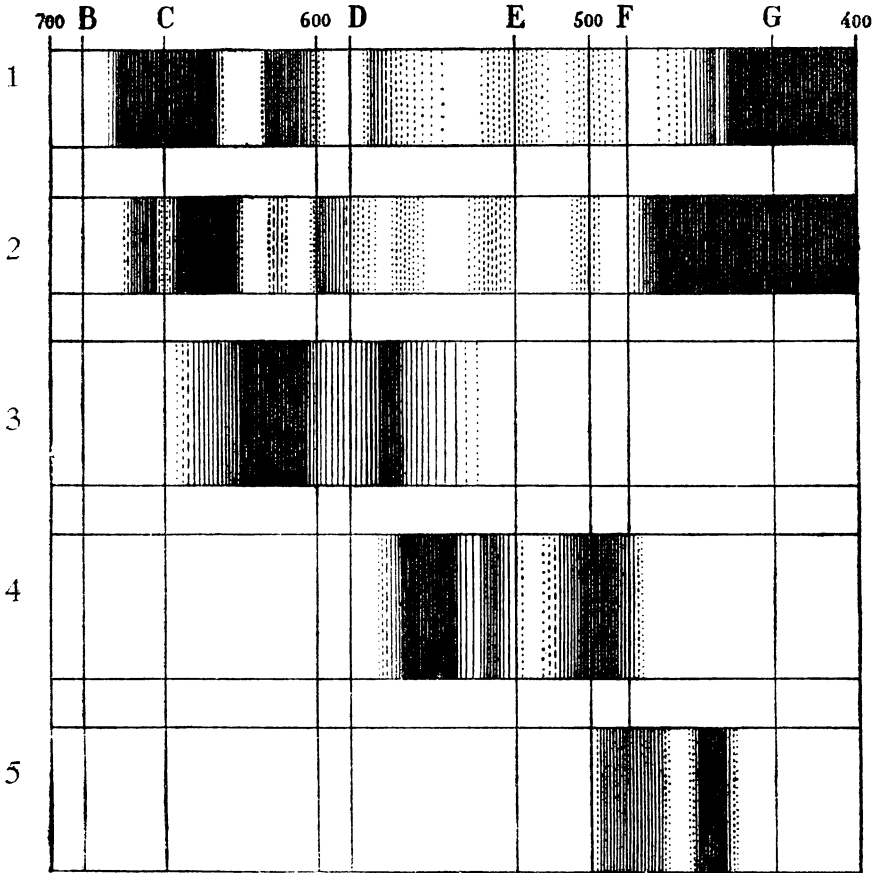


Fig. 1 — Absorção dos raios luminosos pelos pigmentos assimiladores: 1, "chlorophylla a"; 2, "chlorophylla b"; 3, "phycociana"; 4, "Phycocerythrina"; 5, "phycocoxantina". Seg. Willstaetter e Stoll, (61) e outros Autores. Tirado de Rawitscher (47) com gentil autorização da Cia. Melhoramentos.

uma vegetação abundante. Sob a vegetação, á sombra das árvores, a luz pode, porem, tornar-se o fator limitante, o mesmo acontecendo na profundidade das águas e em casos excepcionais como em grutas naturais ou casas e estufas.

TABELA 1

Radiação		Comprimento de ondas em $\mu$ .	
Raios X .....		0,00001 — 0,00018	
Solar	Ultra violeta .....	0,012	— 0,40
	Violeta .....	0,40	— 0,49
	Azul .....	0,49	— 0,76
	Verde .....	0,76	— 600
	Vermelho .....	2 mm.	— $\infty$
Ondas elétricas .....		2 mm. — $\infty$	

A tabela 1 mostra o lugar que ocupam os raios luminosos no conjunto de todos os raios eletro-magnéticos. Só os raios visíveis para o homem têm eficiência na fotossíntese; os invisíveis podem, porém, afetar as plantas, sendo perigosos os raios X e os ultra-violeta, estes últimos principalmente quando agem em dosagem maior. Talvez o mesmo seja válido para os raios infra-vermelhos ou raios térmicos.

### b) — DISTRIBUIÇÃO DA LUZ SOLAR

A radiação solar é a única fonte <sup>1)</sup> das energias que mantêm a vida de todos os organismos na terra. A parte absorvida pela terra representa cerca de  $\frac{1}{2.000.000.000}$  de toda a energia emi-

tida pelo sol para o universo. O limite superior da atmosfera terrestre recebe, por minuto, por  $\text{cm}^2$ , aproximadamente, 2 pequenas calorias <sup>2)</sup>, valor este chamado de "constante solar". Esta quantidade seria suficiente para fundir, num ano, um manto de gelo de 36 m. de espessura. Naturalmente, nem toda esta energia atravessa a atmosfera, não chegando à superfície da terra.

De outro lado, a intensidade da irradiação depende: 1) do ângulo de incidência, variando com o seu seno, como mostra a Fig. 2; 2) da espessura e turbidez da camada atmosférica atravessada pelos raios. A parte que atinge a superfície da terra representa uma fração que, em dias claros, pode alcançar o valor

1) Talvez se excetuem certas bacterias autótrofas.

2) Uma pequena caloria = quantidade de calor que aquece um  $\text{cm}^3$  de agua de  $1^\circ \text{C}$ .

de 0,7 aproximadamente ou seja 70 % do valor inicial. Esta fração, determinada para raios verticais, chama-se coeficiente de transmissão; êste, por sua vez, depende da turbidez da atmosfera, especialmente do vapor d'agua, conteúdo em poeira, etc.

Se os raios incidem num ângulo agudo a espessura atravessada da atmosfera cresce e a quantidade absorvida de raios aumenta. A fração que passa torna-se, portanto, menor do que a que corresponde ao coeficiente de transmissão. Tudo isso refere-se a lugares ao nível do mar. Para chegar a montanhas a radiação tem um caminho mais curto e a absorção será menor.

A maior intensidade medida na superfície da terra foi, por isso, determinada em montanhas, como no Mount Whitney (California) com 4.420 m. ou no Pico de Tenerife com 3.683 m. No Mount Whitney a fração que passa pode alcançar o valor de 0,90.

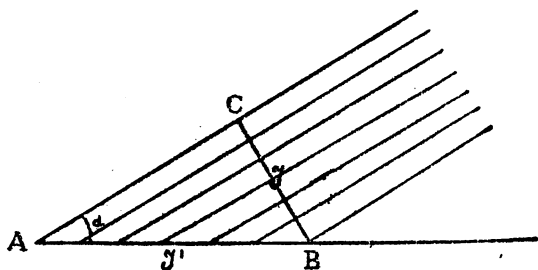


Fig. 2 — Mostra a iluminação em dependência do ângulo de incidência ( $\alpha$ ). A intensidade ( $J$ ) da iluminação é inversamente proporcional ao tamanho dos planos iluminados. Estes, no caso de raios paralelos comportam-se como os lados  $BC$  e  $AB$ . Segue-se:  $J' : J = BC : AB$ ;  $J' = J \cdot \sin. \alpha$

Dada a importância da radiação para a economia das energias na terra, tomamos emprestado de *Koepfen* (30) um esquema da economia terrestre de irradiação solar, calculada para a média do ano e para a média de toda a superfície terrestre. Vê-se que dos raios incidentes na superfície atmosférica (+ 100), 24 % são emitidos novamente para o universo pela reflexão das nuvens. 39 % são dispersos por reflexão difusa na atmosfera e desta parte 19 % também voltam para o universo, ao passo que 20 % são irradiados para a terra. Esta irradiação difusa é a fonte mais importante de energia aproveitada pela vegetação. Outros 14 % perdem-se na atmosfera por absorção seletiva. Só 24 % da irradiação chegam como raios diretos do sol à superfície da terra. Somados à irradiação difusa fazem 43 % da radiação total, que alcança assim a terra. Estes raios são empregados para os mais diversos trabalhos, como evaporação, formação de correntes de ar e de água, fotossíntese, etc., mas finalmente transformam-se em calor. Este, por sua vez, é emitido novamente por radiação invisível para o universo. Não sabemos se a terra aumenta ou diminui aos poucos a sua reserva de energia, mas, este lado da questão, também discutido por *Koepfen* (30), pode ficar fóra das nossas considerações.

A quantidade de irradiação que um lugar na terra pode receber depende, como vimos, de um lado do ângulo de incidência dos raios solares, quer dizer, da altitude que o sol pode atingir na latitude do lugar. Entre os trópicos, duas vezes no ano, o sol culmina no Zênite; fora deles a maior altitude que o sol alcança quando culmina, diminui com a latitude geográfica. Sendo esta igual a  $\varphi$ , a maior altitude do sol será igual a  $(90 - \varphi) + 23 \frac{1}{2}^\circ$ . De outro lado, a quantidade dos raios recebidos, depende também da duração da irradiação, quer dizer, do dia, e esta duração cresce com a latitude geográfica. Por isso, as condições tornam-se complicadas, não sendo sempre o equador o lugar mais favorecido.

Para melhor compreensão das condições, deixamos primeiro de lado as complicações criadas pelo trânsito dos raios pela atmosfera, considerando a iluminação na superfície da mesma, onde o coeficiente de transmissão é igual a 1. Neste caso, no verão, o polo

— com suas 24 horas de iluminação — recebe, num dia, mais raios que o equador com um dia de 12 horas. Supondo a quantidade de raios que o equador recebe no dia do equinócio de Março, igual a 1000, a quantidade de raios recebidos durante o dia, no solstício de 21 de Junho será a seguinte:

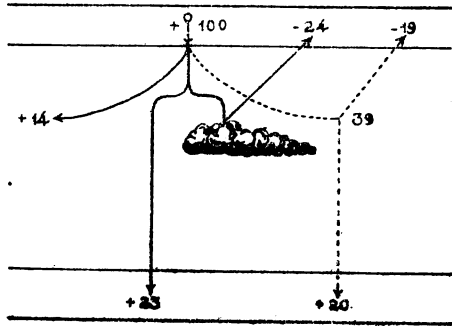


Fig. 3 — Economia dos raios solares, na sua passagem pela atmosfera, calculada para a média anual da terra. (Seg. Dines e Alt, apud Koeppen, 30).

TABELA 2

*Irradiação recebida no dia de solstício (Seg. Hann, 19, p. 96)*

Latitude Norte .....	Polo Norte	62°	43 ½°	Equador
Irradiação de um dia..	1203	1092	1109	881

Nêste dia, o equador recebe menos do que 1000 porque a 21 de Junho, o ângulo do sol, quando culmina, é então o mais agudo

(90 — 23 ½°). Esta distribuição é análoga mas não exatamente válida para o verão do hemisfério sul. No dia 21 de Dezembro, o polo sul não recebe 1203 unidades, como o polo norte no seu verão, mas sim 1286. Isso porque no “verão sul” a terra está no perihélio, recebendo irradiação de 7 a 8 % maior. Por isso, a diferença entre sol e sombra no hemisfério sul, no verão, torna-se sensivelmente mais forte do que no norte.

Nas latitudes tropicais, as diferenças nos dias de culminação, são muito pequenas.

TABELA 3

*Irradiação nos trópicos em dias de culminação, em valores relativos como na Tab. 2 (Seg. Hann 19, I, p. 98)*

Latitude Geográfica	Data da Culminação	Irradiação	Data da Culminação	Irradiação
20° N	20 Maio	1041	23 Julho	1034
15° N	1 Maio	1017	12 Agosto	1008
Equador	20 Março	1000	23 Set.	988
15° S	8 Fever.	1061	3 Nov.	1053
20° S	20 Jan.	1101	21 Nov.	1094

Nos dias de maior afastamento do sol, os valores são os seguintes:

TABELA 4

*Irradiação nos trópicos nos dias do solstício invernal, em valores relativos como na Tab. 2 (Seg. Hann, 19)*

Latitude Geográfica	21 de Dezembro	21 de Junho
20° N	677	—
15° N	749	—
Equador	942	881
15° S	—	701
20° S	—	633

Nas latitudes mais altas os valores de culminação — que aí sempre coincide com o solstício — são, ainda segundo *Hann* (19), no hemisfério norte:

Latitude	30°	40°	50°	60°	70°	80°	90°
21 Junho	1088	1107	1105	1093	1130	1184	1202
21 Dezembro	520	355	197	56	0	0	0

e no hemisfério sul:

Latitude	30°	40°	50°	60°	70°	80°	90°
21 Dezembro	1163	1183	1180	1168	1207	1265	1284
21 Junho	487	332	184	52	0	0	0

As diferenças aumentam com a latitude; além disso, vê-se que a variação anual é um pouco maior no hemisfério sul pela causa já mencionada da excentricidade da órbita terrestre. Visto a importância de tais dados para a Ecologia vegetal, acrescentamos mais alguns valores calculados recentemente por *Milankovitch* (40), desta vez em calorías.

TABELA 5

*Quantidades diurnas de irradiação no limite superior da atmosfera em calorías por cm.<sup>2</sup> (Seg. Milankovitch, 40)*

Latitude geográfica	21 Março	22 Junho	23 Setembro	22 Dezembro
90° N	—	1110	—	—
80°	160	1093	158	—
70°	316	1043	312	—
60°	461	1009	456	51
50°	593	1020	586	181
40°	707	1022	698	327
30°	799	1005	789	480
20°	867	964	857	624
10°	909	900	898	756
0°	923	814	912	869
10°	909	708	898	962
20°	867	585	857	1030
30°	799	450	789	1073
40°	707	306	698	1092
50°	593	170	586	1089
60°	461	48	456	1078
70°	316	—	312	1114
80°	160	—	158	1167
90° S	—	—	—	1185

A tabela 6 indica o total dos valores calculados para o ano e para os semestres estival e invernal.

TABELA 6

Quantidades semestrais e anuais da irradiação solar no limite superior da atmosfera, em calorias por  $\text{cm}^2$  (Seg. Milankovitsch, 40)

Latitude Geográfica	Semestre estival	Semestre invernal	Ano
0°	160580	160580	321160
10°	169950	146800	316750
20°	174570	128980	303550
30°	174450	107800	282250
40°	169710	84030	253740
50°	160860	58740	219600
60°	149080	33620	182700
70°	138700	13440	152140
80°	134520	3240	137760
90°	133300	0	133300

Êstes valores relacionam-se a ambos os hemisférios; no hemisfério sul são idênticos aos do norte, visto que a maior intensidade da irradiação é exatamente compensada pela menor duração do semestre estival.

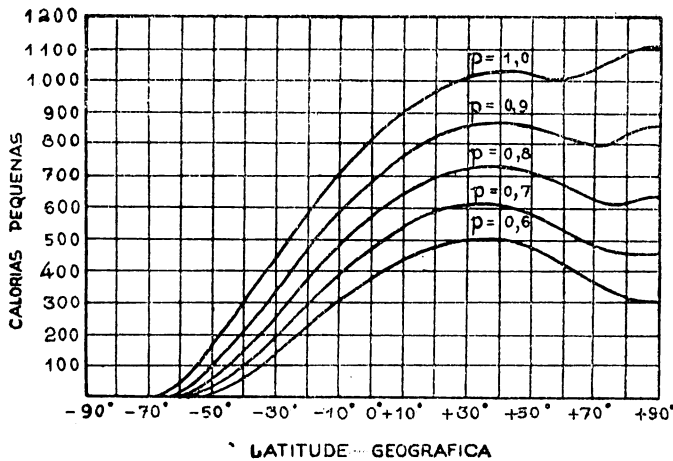


Fig. 4 — As quantidades diurnas de calorias por  $\text{cm}^2$ , irradiadas às latitudes diferentes, no solstício estival (norte). Com coeficientes de transmissão (p.) de 0,6 — 1,0. Seg. Milankovitsch (40).

As condições que acabamos de expôr são profundamente alteradas pela passagem dos raios pela atmosfera. A incidência oblíqua dos raios nas latitudes altas prolonga o seu caminho atra-



vés da atmosfera, aumentando com isso as perdas de raios. Essa perda se torna cada vez mais sensível com o aumento da turbidez; cada diminuição do coeficiente de transmissão terá, por isso, efeitos incisivos. O gráfico (Fig. 4) mostra para o hemisfério norte os valores da irradiação do dia solsticial estival, mas desta vez para diversos coeficientes de transmissão ( $p$ ). A curva para  $p = 1$  reflete as condições no limite superior da atmosfera e resalta bem o máximo polar.

Com  $p = 0,9$  o polo já é menos irradiado que as latitudes em redor de  $30^\circ$ , e com  $p = 0,7$  o máximo polar desaparece perfeitamente. Provavelmente, temos que contar na média com um  $p = 0,6$ ; a última curva refletirá, então, as condições reais importantes para a vegetação.

Por isso, acrescentamos mais uma tabela que indica o total das calorías que chegam neste coeficiente até á superfície da terra.

TABELA 7

*Quantidades semestrais e anuais da irradiação solar (calorias por  $cm^2$ ) que chegam ao limite inferior da atmosfera calculadas para um coeficiente de transmissão de 0,6 (Seg. Milankovitsch, 40, p. 64)*

Latitude Geográfica	Semestre Estival	Semestre Invernal	Ano
0°	78050	78050	156100
10°	84150	68480	152630
20°	86150	55960	142110
30°	84360	41760	126120
40°	78470	27140	105610
50°	68700	14100	83000
60°	56700	5150	61850
70°	42600	1050	43650
80°	30720	0	30720
90°	25980	0	25980

Olhando para os valores totais do ano, vemos que — na média — só 40 a 50 % da irradiação total atravessam a atmosfera e ficam á disposição da vegetação. Isso concorda com o esquema global da fig. 3 (pag. 140).

Para a vegetação muito importa a fração de luz difusa. Esta cresce quando os raios incidem em ângulos mais agudos, quer dizer, nas latitudes altas em geral, e nas horas matinais e da tarde em especial. Cresce também, relativamente, com a turbi-

dez da atmosfera. O quociente  $\frac{\text{Luz difusa}}{\text{Luz direta}}$  pode, por isso, desviar-se bastante na fração  $\frac{20}{23}$  deduzida da fig. 3. Para dar uma idéia da sua variabilidade, tomamos emprestado alguns Algarismos de *Brennan*, observados em Dacca, na Índia (*Hann*, 19, p. 110):

Alt. do sol	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°	45°	50°	60°	70°
Quociente $\frac{\text{Luz dir.}}{\text{Luz dif.}}$	0,50	0,83	1,12	1,35	1,55	1,70	1,83	1,95	2,04	2,11	2,22	2,33

O fato de que a luz difusa é relativamente forte de manhã e à tarde, pode revelar-se importante para a Fitoecologia. Como já expuzemos (48, p. 81), em condições sêcas, muitas vezes, os estômatos se fecham ao meio dia, apresentando-se dois máximos de transpiração e com isso de fotossíntese, de manhã e à tarde. Tais plantas assimilam em horas em que o quociente da luz difusa é relativamente alto.

Pela mesma razão a distribuição dos valores da relação  $\frac{\text{Luz direta}}{\text{Luz difusa}}$ , segundo as latitudes, é ecologicamente importante. Dispomos, porém, só de poucos dados comparativos, entre os quais apresentamos os valores velhos de *Bunsen e Roscoe*. Esses valores referem-se a “unidades químicas”, abrangendo especialmente os raios de ondas curtas. Não refletem, portanto, exatamente as condições importantes para a vegetação, que também emprega muito os raios de ondas longas. A ordem de grandeza dos valores vê-se, porém, nitidamente; no dia escolhido do equinócio primaveril do norte, os valores relativos devem aproximar-se da média anual.

Os valores totais da luz difusa superam os da luz direta, do Polo até Heidelberg, tornando-se menores desde Nápoles até o Equador. Mas, a diferença entre a irradiação difusa do Equador e a de latitudes tão altas como Nápoles e Heidelberg é pequena, não igualando de nenhum modo as grandes diferenças entre as radiações diretas.

TABELA 8

Luz difusa e luz direta (medidas em "unidades fotoquímicas"), da irradiação que incide num dia inteiro sobre planos iguais, horizontais, em 20 de Março (equinócio). Seg. Bunsen e Roscoe, apud Hann (19, I, p. 113)

Lugar	Latitude Geográfica	Luz Direta	Luz Difusa	Total	Quociente
					Luz dif. Luz dir.
Polo Norte . . . . .	90°	0	20	20	—
Melville (Ilha) ..	74,8	12	106	118	8,83
Reykiavig . . . . .	64,1	60	150	210	2,50
Petersburg . . . . .	59,9	89	164	253	1,84
Manchester . . . . .	53,3	145	182	327	1,25
Heidelberg . . . . .	49,4	182	191	373	1,04
Napoles . . . . .	40,9	266	206	472	0,77
Cairo . . . . .	30°	364	217	581	0,59
Bombay . . . . .	19°	438	223	661	0,50
Ceylão . . . . .	10°	475	224	700	0,47
Equador . . . . .	0°	489	225	714	0,46

Desse modo, quanto ao aproveitamento de luz difusa, a vegetação das latitudes altas não é tão prejudicada.

Também para fotografias, tais relações são importantes, especialmente quando se trata de tirar detalhes de sombra, como na fotografia botânica.

Não só a quantidade, mas também a qualidade dos raios que atingem a vegetação é altamente sujeita às condições atmosféricas. Os 14 % de absorção seletiva apresentados na fig. 3 indicam só uma média geral. A radiação de ondas curtas é mais sujeita à absorção, especialmente os raios ultra-violeta, que não só no limite superior da atmosfera, mas também em montanhas, já perfazem uma proporção muito maior do que ao nível do mar. A absorção depende muito da humidade do ar. Em regiões secas ou altas é de se esperar que, nas horas em que o sol está próximo do zênite, esta radiação tome valores relativamente altos. Isso não é importante apenas para a vegetação alpina; *Draenert* (9), no Brasil, atribue à grande intensidade dos raios ultra-violeta certos efeitos fisiológicos sobre a vegetação e também sobre o homem. Possuimos ainda tão poucos dados sobre a passagem dos diferentes comprimentos de onda em nosso clima, que nos limitamos a salientar o interesse de estudos ulteriores.

Além da absorção seletiva, a refração e a dispersão modificam a composição da luz aproveitável às plantas.

Já vimos que na luz direta do sol, após a passagem pela atmosfera, o máximo de energia se encontra entre o vermelho claro e o verde, quer dizer, na região do espectro onde a clorofila absorve pouco. Na sombra das florestas é justamente esta parte que passa, aliás enfraquecida. As plantas de sombra contam com uma composição de luz correspondente. Se possuem uma adaptação para melhor utilização desses raios, é uma questão já ventilada mas ainda não respondida. Os raios filtrados pelas nuvens são mais ricos em vermelho. O céu azul, como não é preciso mencionar, manda á terra especialmente o azul. O significado deste fato para a clorofila das plantas terrestres já foi salientado.

### c) — PLANTAS DE SOL E PLANTAS DE SOMBRA

Iluminação sempre fraca geralmente só se encontra em circunstâncias especiais, como nas florestas ou nas profundidades da água, e deve ser considerada quando falarmos das respectivas

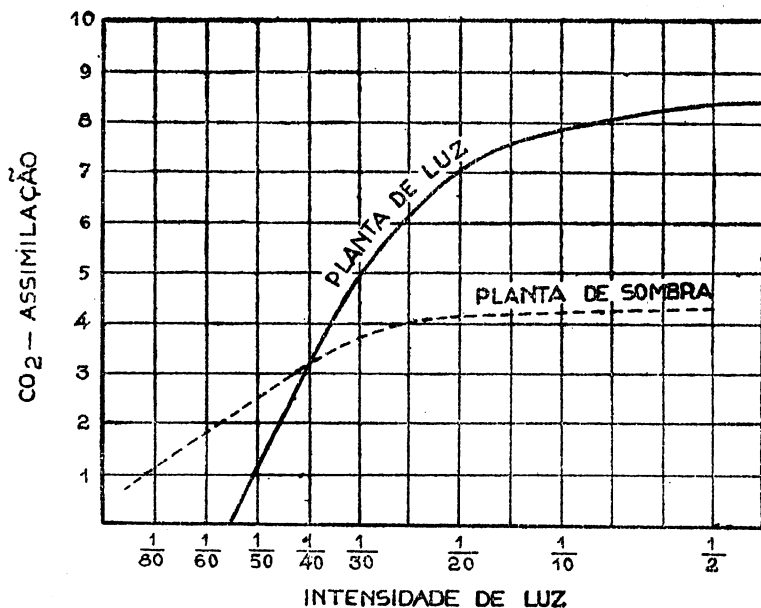


Fig. 5 — Curvas de assimilação, em intensidades crescentes de luz — indicada em frações da luz livre do dia — em folhas de sol e de sombra, em plantas tropicais (Java); *Lantana camara* (luz); *Cyrtandra picta*, (sombra). Seg. Von Faber (54).

vegetações. Aqui, mencionamos, só de modo geral, que podemos distinguir fisiologicamente plantas de luz e plantas de sombra, pelas suas adaptações ás diversas intensidades de luz. Nas pri-

meiras a fotossíntese pode atingir os valores mais altos na luz não enfraquecida, ao passo que nas plantas de sombra o máximo é atingido em intensidades menores. A Fig. 5, reproduzida de *Von Faber* (54) ilustra esse fato.

Tais gráficos não são de interpretação simples. Em luz fraca, o rendimento da fotossíntese cresce quase que proporcionalmente à intensidade da iluminação. Em luz forte, em cada planta, a assimilação do  $\text{CO}_2$  tende a um valor máximo que não pode mais ser ultrapassado. Chegando-se a esta parte da curva, a luz não é mais o fator mínimo, de cujo aumento depende a intensidade do trabalho. Esta obedece, então, a outros fatores, entre os quais citamos primeiro a quantidade de  $\text{CO}_2$  disponível. Este gás, existindo em proporção escassa (0,03 %) na atmosfera, não pode mais chegar em quantidade suficiente para acompanhar um aumento da fotossíntese que ainda seria possível com mais  $\text{CO}_2$ . Por isso "adubando" com  $\text{CO}_2$ , podemos aumentar, dentro de certos limites, a fotossíntese; isso em estufas. Nas condições do ar livre e no ambiente da vegetação natural, que nos interessam aqui, tais casos ficam fora de consideração. Sómente em solos com respiração muito ativa, como na sombra de florestas, existem quantidades maiores de  $\text{CO}_2$  que poderiam desempenhar um certo papel favorável (Vide pag. 45).

Outro fator é o balanço de água. Nas condições ecológicas normais o aumento da iluminação é, geralmente, acompanhado por transpiração maior e com isso os estômatos tendem a fechar-se e a dificultar a entrada do  $\text{CO}_2$ .

Compreendemos, assim, que já por tais fatores exteriores, o crescimento da assimilação deve parar em certa intensidade de iluminação. Sem a sua interferência, fatores internos da organização fisiológica da planta agiriam no mesmo sentido: o acúmulo e a condução dos produtos assimilados, por exemplo, não poderiam crescer "ad infinitum".

Para as diversas espécies de plantas, a intensidade de luz em que o máximo de rendimento é atingido, é variável; plantas de luz, em geral, aumentam a sua fotossíntese até a proximidade da intensidade máxima de luz que na região pode ser alcançada — isso, naturalmente, só se as outras condições forem ótimas —; a planta de sombra indicada na fig. 5 atinge o seu máximo já numa intensidade de iluminação cerca de 20 vezes inferior á de fora da floresta. Nas plantas terrestres, com sua organização complicada, não sabemos ainda distinguir quais as influências diretas e indiretas da iluminação sobre o andamento da fotossíntese. Na verdade, muitas plantas de sombra, provavelmente, deveriam ser consideradas como plantas de humidade, porque sombra e humidade são dois fatores quasi inseparáveis, na Ecologia. Em climas marítimos, com alta humidade relativa, ás vezes, vemos "plan-

tas de sombra” saírem da proteção das florestas, para viverem sem embaraço em plena luz.

O que se estuda mais na Ecologia é o outro lado do problema, a tolerância da sombra. Como deixam ver as figuras seguintes, a renda em  $\text{CO}_2$  pode apresentar valores negativos; isso quando a fotossíntese é menor do que a respiração simultânea. Então, o balanço de uma fôlha torna-se negativo. Quando ambos os processos estão em equilíbrio atingimos o “ponto de compensação”. Quando a Ecologia fala em plantas de luz, pensa geralmente em plantas cujo ponto de compensação é alto e cuja tolerancia pela sombra é pequena. Para plantas de sombra vale o contrário.

O ponto de compensação das fôlhas ou dos órgãos assimiladores aliás não é decisivo para o balanço da planta toda; uma arvore com tronco grosso e com vasto sistema radicular precisa empregar uma parte de sua renda fotossintética para a manutenção desse sistema que é improdutivo no sentido da fotossíntese. Isto quer dizer que o ponto de compensação que aparece na fôlha deve ser aumentado pelo imposto que a fôlha paga ao organismo todo. Plantas com organização menos exigente gastam menos com isso; algas unicelulares ou de fios simples são as menos embaraçadas. Não é de admirar que possam vegetar com balanço positivo em luminosidade diminuta.

TABELA 9

*Fração da luminosidade livre ainda suportada pelas plantas*  
(Seg. Wiesner, 60)

Especies	Fração crítica
<i>Larix decidua</i> .....	1/5
<i>Betula verrucosa</i> .....	1/7 — 1/9
<i>Pinus silvestris</i> .....	1/9 — 1/11
<i>Quercus Robur</i> .....	1/26
<i>Picea excelsa</i> .....	1/28 — 1/33
<i>Acer Pseudoplatanus</i> .....	1/55
<i>Fagus silvatica</i> .....	1/60 — 1/80
<i>Buxus sempervirens</i> .....	1/100

O primeiro a medir as exigências das plantas de luz e de sombra foi Wiesner (60). Para medir as exigências das espécies para com a luminosidade, poder-se-ia empregar o método fisiológico de cultivo das plantas em luz graduada para ver com que fração de luz livre começam a sofrer. Este método seria dispendioso, especialmente em trabalho. Wiesner (l.c.) usou mui-

to mais economicamente um método ecológico. Partiu do fenómeno da poda natural das árvores. Sabemos que as folhas no interior de uma copa são afastadas por reacção espontânea, pela planta, quando a luz não chega para alimentá-las, quer dizer, quando não dão mais uma renda suficiente. Assim, as próprias plantas indicam o grau de sombra que ainda toleram. *Wiesner* mediu a intensidade da luz naquela parte da copa onde as folhas dão sinais de sofrimento, na zona de afastamento. Para as árvores das florestas de Viena observou os valores da tab. 9.

Para as suas determinações *Wiesner* usou papel fotográfico. Em limites amplos vale a regra de que o tempo necessário para um certo grau de enegrecimento do papel é inversamente proporcional á intensidade da iluminação.

É verdade que os fotómetros usados mediram especialmente os raios de ondas curtas e para julgar exactamente o clima luminoso da planta certas correções seriam necessárias. Para avaliar, aproximadamente, as proporções de luminosidade o método dá, porém, valores satisfatórios.

Hoje empregamos células fotoelétricas; as partes do espectro são determinadas separadamente mediante filtros de vidro corado que deixam passar raios aproximadamente monocromáticos. Os métodos e as dificuldades de applicação são descritos e discutidos por diversos autores, como ultimamente por *Evans* (13).

Valores como os reunidos pela primeira vez por *Wiesner* (60), no seu livro clássico sobre o aproveitamento da luz pelas plantas, dão-nos informações valiosíssimas, sem as quais não poderíamos compreender a Ecologia e a composição sociológica das florestas. Encaremos isso mais de perto: se a Faia (*Fagus*) tolera uma sombra de  $1/60$  até  $1/80$ , isso quer dizer que as copas de uma floresta de Faias se fecha até deixar passar só aquella fração de luz do exterior; significa ainda que plantinhas novas da mesma espécie, geralmente munidas da mesma tolerância á sombra, podem manter sua vida na sombra formada pelas plantas-mães. De outro lado, *Carvalhos* (*Quercus*) não só toleram, como também produzem uma sombra de  $1/26$ , onde suas plantinhas podem viver e sua reprodução natural ainda se pode processar. As plantinhas de *Carvalho* não poderiam crescer na sombra das Faias, ao passo que as de Faia poderiam crescer na sombra dos *Carvalhos*. Em condições ótimas para ambas as espécies, a Faia dominaria e expulsaria o *Carvalho*.

Isso, justamente, foi o que se deu nas épocas pre-historicas da Europa. A análise polínica que nos informa sobre a composição das florestas das épocas inter-glaciaes e especialmente da época post-glacial, que seguiu a última glaciação do quaternário, documenta esse facto. Á uma época do *Carvalho*, tida como mais secca do que a actual — na época do bronze — seguiu-se uma da Faia, cuja invasão se attribue á uma alteração do clima para um pouco me-

nos quente e um pouco mais humido. A alteração do clima permitiu á faia entrar em competição.

Este processo de "sucessão" pode ser observado ainda hoje: em várias partes da Europa mantiveram-se florestas admiráveis de Carvalhos chamados "milenaes", mas que, na verdade, contam só alguns séculos de idade. Algumas dessas florestas foram declaradas reservas florestais. Com a exclusão, porém, de toda influência humana, deu-se uma invasão rápida de Faias, cuja concorrência começou por sobrepujar os Carvalhos. Na luta pela luz torna-se vencedor aquele que não só tolera mas também forma a sombra mais densa.

Mencionamos com isso a luta pela luz, que em associações como as florestas, não pode ser super-estimada. Nêste combate não só a tolerância á sombra é um fator decisivo, como também a rapidez do crescimento e a altura que a árvore póde atingir. As "árvores dominantes", que vamos encontrar no capítulo sobre as florestas, aproveitam melhor que quaisquer outras a luz, devido á sua altura. Chegam a uma tal posição dominante pela rapidez do crescimento que vence a dos outros competidores.

Geralmente, não nos damos conta da grande influência de tais fatos sobre todo o desenvolvimento da vegetação. Se as plantas tendem a desenvolver troncos enormes, elevando a copa até grandes alturas, que em certos casos ultrapassam a 100 ms., isso é devido somente á competição pela luz. Se não existisse esta luta, as plantas não teriam que desperdiçar tanta matéria para a formação de seus troncos e se contentariam em desenvolver a sua copa, ou melhor a sua folhagem, perto do chão. Em regiões onde a luta pela luz é sobrepujada por outras lutas com fatores climáticos, como nos limites árticos ou alpinos das florestas, as árvores se reduzem a tapetes arbustivos e o leigo não reconhece mais que se trata de espécies arbóreas.

A fruticultura, já desde muito tempo seleciona árvores baixas para facilitar a colheita e para apressar a frutificação. Isso não só se dá com a ameixeira ou o pecegueiro, mas também com palmeiras, como o coqueiro e a tamareira. Nêste caso, o homem exclue a concorrência de outras plantas competidoras. Tais "biotipos" ou novos tipos genéticos, abandonados á natureza, não poderiam manter-se por muito tempo. Pereceriam na sombra de outras árvores mais elevadas.

Temos aqui um exemplo muito bom para ver como um fator pode influenciar a sucessão das várias associações. Uma região, inicialmente livre de florestas, cobre-se primeiro de árvores de luz cujas plantinhas exigem grande claridade e suportam a sêca que, geralmente, acompanha a irradiação forte. São estas plantas que preparam o terreno para a invasão de outras mais dependentes de sombra e de humidade. Sucedem-se, assim, as associações e a última que se mostra mais adaptada ás condições do ambiente será a que produz e tolera a maior sombra. Em condições fa-



voráveis para a Faia na Europa, a sua associação constitui a formação mais forte, que suplanta todas as outras e constitui assim a formação chamada de "climax" (conceito este a ser explicado detalhadamente na terceira parte a ser publicada).

Na Europa este estado de climax, muitas vezes, não foi atingido devido à interferência humana que, desde épocas pre-históricas, tem favorecido o tipo de floresta de Carvalho. Isso se compreende: a sombra das Faias é tão densa que no solo quasi não crescem plantas rasteiras. Na sombra dos Carvalhos desenvolve-se um rico gramado que serve de pasto para os animais domésticos ou de caça.

Insistimos nestes detalhes, interessantes para os continentes do norte, porque no Brasil ainda nos faltam elementos para caracterizar diferentes tipos de árvores de sol e de sombra. As nossas matas virgens, em regiões húmidas fecham-se tão densamente que também nelas, no chão, não ha luz para vegetação baixa; em tais matas, homens e cavalos podem passar sem maior dificuldade. Plantinhas das espécies arbóreas crescem difficilmente e mantêm uma vida precária até a queda de uma arvore que lhes dá a possibilidade de melhor desenvolvimento. Plantas de luz, aí, não podem resistir.

Depois de derrubada a mata, as sementes das plantas iniciais têm dificuldade para germinar. Desenvolve-se, por isso, agora, outra vegetação de capoeira. Nesta observamos, por exemplo, as Embaúbas do género *Cecropia*, que acompanham os cortes das estradas de ferro e de rodagem e que, quando a mata novamente se fecha, desaparecem: provavelmente, por serem árvores de luz. Os Eucaliptais, introduzidos no Brasil e que são também formações de luz, deixam passar bastante raios para permitir o desenvolvimento de capins e pastagens.

Na Silvicultura do país, tais considerações terão grande importância. Se quizermos provocar e controlar o reflorestamento natural, que um dia nos restituirá as matas, agora em destruição, temos que conhecer as exigências das diversas espécies para com a luz!

Na Morfologia, as plantas de sombra e de luz distinguem-se pelos mesmos critérios que caracterizam as higrofitas e xerofitas (veja 1.<sup>a</sup> parte, p. 58). Talvez, possamos mencionar ainda a maior riqueza em clorofila das folhas de sombra. Chamamos também a atenção para o fato de que muitas plantas desenvolvem, segundo as condições, folhas de luz e folhas de sombra, as ultimas novamente de carater mais higrofitico. Como todos os compêndios descrevem e figuram tais folhas, limitamo-nos a fazer referências a estes dados, especialmente também porque o fenômeno parece mais freqüente e mais nítido nas florestas dos climas temperados. *Schimper* (54) apresenta folhas de sol e de sombra de

espécies tropicais de Java; podem ser encontrados exemplos paralelos nas florestas brasileiras.

As folhas de luz e as de sombra da mesma planta distinguem-se pelo aproveitamento da luz, da mesma forma que foi ilustrada para folhas de plantas de luz e de sombra, na Fig. 5 (p. 20). Isso mostra a Fig. 6, para folhas de Faia.

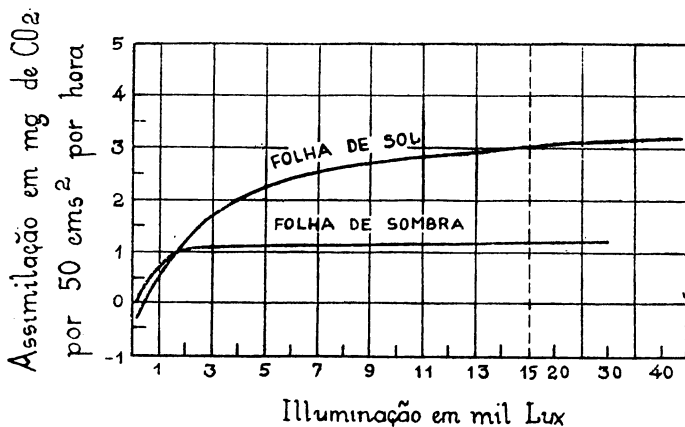


Fig. 6 — Curvas de assimilação em intensidades crescentes de luz, em folhas de sol e de sombra da mesma planta (*Fagus silvatica*), seg. **Boysen-Jensen**, (5).

A possibilidade de adaptação às diferentes intensidades de insolação caracteriza, especialmente, as árvores de sombra, que — repetimos — são plantas de sombra, geralmente, só pela sua tolerância a escassez de luz. Que suportam a irradiação direta, mostram-no quando as suas copas chegam à maior altura, onde exibem as suas folhas — folhas de sol então — em plena luz. As plantas rasteiras e os arbustos das florestas, muitas vezes, não toleram a luz direta; mas, como já salientamos, não sabemos se a própria luz ou a evaporação constitui o perigo. Observações muito interessantes relata *Evans* (13) sobre as florestas húmidas da Nigéria austral. As plantas rasteiras examinadas por este autor parecem aproveitar ainda uma luminosidade de perto de 0,5% da luz exterior. Também *Wiesner* (60) menciona aproveitamento de 1/200 da luz nas florestas tropicais. Como, na Áustria, *Buxus* tolera ainda uma sombra correspondente a 1% da luz exterior, vê-se que, portanto, a diferença entre condições tropicais e extratropicais não parece muito grande.

A sombra maior que permite ainda desenvolvimento de plantas é observada em plantas com baixa organização. Em grutas húmidas, encontramos ainda musgos e algas em intensidades de

luz menores que  $1/2000$  da luz exterior (literatura em *Schimper*, 54, vol. I, p. 98).

#### d) — O PONTO DE COMPENSAÇÃO

O ponto de compensação torna-se um assunto cada vez mais importante na Ecologia. É, porém, um fenômeno complicado.

Nas páginas precedentes indicamo-lo em relação às intensidades de luz, nas quais, para certas plantas, a respiração iguala a fotossíntese, sendo, então, o ganho da assimilação total igual a zero. Este ponto, porém, não é estável para nenhuma planta, variando com as condições do ambiente. Esse é especialmente o caso com a temperatura, a qual influencia de forma diferente a

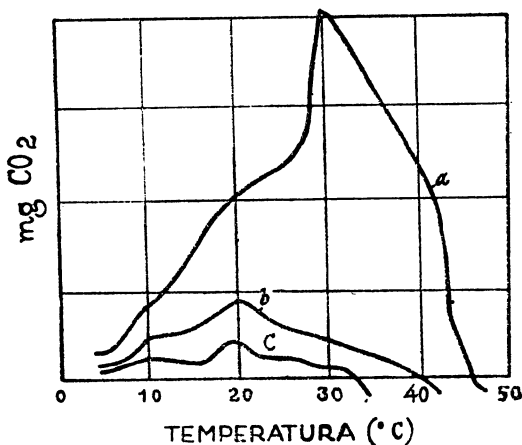


Fig. 7 — Esquema da fotossíntese de folhas de *Solanum tuberosum*, em dependência da temperatura:

- a) - fotossíntese em plena luz solar e tensão alta de  $\text{CO}_2$  (1,22%).
- b) - fotossíntese em plena luz solar e tensão normal de  $\text{CO}_2$  (0,03%).
- c) - fotossíntese em  $1/25$  de luz e tensão normal de  $\text{CO}_2$  (0,03%).

Seg. Lundegardh (35).

— segundo Lundegardh existem 3 ótimos, veja, porém, a crítica de *Mueller* (44, p. 35) — se desvia, com iluminação decrescente, para temperaturas mais baixas. Além disso, a concentração de  $\text{CO}_2$  altera muito o comportamento; num teor de  $\text{CO}_2$  muito mais elevado do que o normal, o ótimo principal é encontrado em temperatura mais alta (30° C.).

A forma diferente das curvas de fotossíntese e de respiração faz com que, em temperaturas elevadas, a assimilação deva ser

respiração e a assimilação. Como já vimos (48 p. 16), a respiração cresce com a temperatura, até a proximidade do ponto letal, onde a curva desce abruptamente. A fotossíntese comporta-se de maneira muito diferente: geralmente, é uma genuína curva de ótimo, com declínio nítido em temperaturas bem aquém do ponto letal. Isso foi evidenciado especialmente por *Lundegardh* (35), de quem reproduzimos a Fig. 7, que apresenta várias curvas de assimilação em fôlhas da batatinha (*Solanum tuberosum*). Todas têm a sua parte ascendente, o ótimo, e a parte descendente. Vê-se, ainda, que a posição do maior ótimo

cada vez maior para equilibrar a respiração. Em temperaturas baixas, muitas vezes temos, para a mesma intensidade de luz, valores positivos da fotossíntese total, ao passo que em temperaturas altas tornam-se negativos. Isso é demonstrado por observações de *Mueller* (44), que determinou — em temperaturas diferentes — o ponto de compensação em várias plantas, encontrando, por exemplo, os valores seguintes de iluminação, medida em Lux ou Velas métricas <sup>1)</sup>:

TABELA 10

*Ponto de Compensação seg. Mueller (44)*

Temperatura ° C	<i>Salix glauca</i>	<i>Chamaenerium latifolium</i>
0 <sup>2)</sup>	250	175
10	750	500
20	1700	1550

Isso quer dizer que acima de 20° C o ganho final de *Salix* teria valores negativos numa intensidade de 1700 Lux, ao passo que a mesma intensidade permite valores positivos a 0 e a 10° C.

Também as condições internas das plantas influem: Luz ou temperatura, às quais as plantas estiveram sujeitas anteriormente, alteram sua disposição fisiológica. *Harder* (22, 23) mostrou que tratamento anterior em luminosidades ou temperaturas diferentes desloca o ótimo e o ponto de compensação de plantas terrestres e algas. A capacidade das plantas de adaptar as folhas a diversas condições de luz, aliás, já se percebe pelo comportamento das folhas de sombra e das de sol da mesma planta, apresentado na Fig. 6. Nessa figura o ponto de compensação é marcado pelo ponto em que a curva atravessa a linha na altura de zero; para a folha de sol, é desviado para a região de maior luminosidade.

Estas diferenças podem ser formidáveis. *Boysen-Jensen* (4), por exemplo, indica, para folhas de luz e folhas de sombra da mesma planta, em condições iguais, o ponto de compensação seguinte (em lux):

<sup>1)</sup> *Lux* é uma das unidades usadas para indicar intensidades de iluminação. Corresponde á intensidade de luz que um ponto recebe a 1 metro de distância de uma vela de *Hefner*. Em plena luz do meio dia, podemos contar com uma luminosidade aproximada de 150.000 Lux.

<sup>2)</sup> Os valores de 0° são calculados só por extrapolação.

	Fôlhas de luz	Fôlhas de sombra
<i>Betula verrucosa</i> .....	1000	400
<i>Fraxinus excelsior</i> .....	700	200
<i>Fagus sylvatica</i> .....	500	150

Para a compreensão da vegetação tropical, estudos sôbre o ponto de compensação nas diversas categorias de plantas seriam interessantes. Será constatada, provavelmente, uma certa adaptação às temperaturas elevadas, na posição do ótimo da termo-curva de assimilação e na do ponto de compensação.

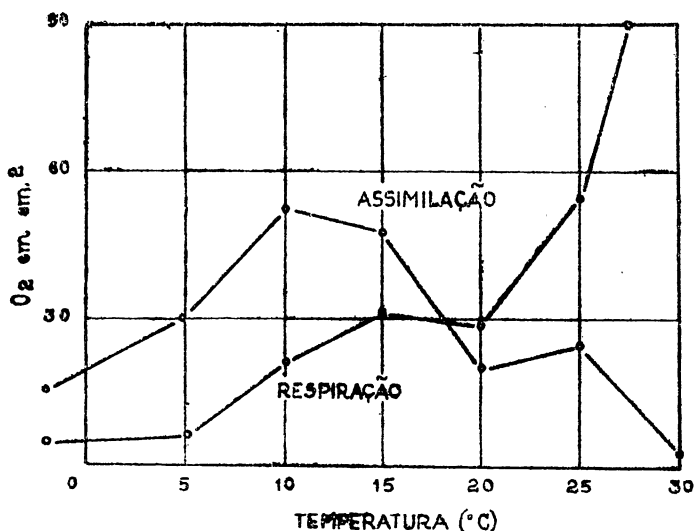


Fig. 8 — Respiração e assimilação de *Plocamium coccineum*, no verão. Iluminação 298 Lux. Seg. Ehrke (10).

Plantas adaptadas ao clima frio mostram o contrário. A esta categoria pertencem muitas algas marinhas das zonas temperadas, como já foi mencionado na 1.<sup>a</sup> parte (48, p. 15). A Fig. 8 mostra as curvas de assimilação e respiração de uma *Rhodophycea*. O ótimo de assimilação encontra-se a 10° C. O ponto de compensação para a iluminação indicada é atingido entre 15 e 20° C. A dependencia de tais algas de temperaturas baixas, sem duvida, está ligada á posição do seu ponto de compensação.

#### e) — GRANDEZA DA FOTOSSINTESE

Quais as quantidades de substâncias assimiladas que as plantas podem formar num certo tempo é um problema que estudamos desde a obra clássica de Sachs (52). Neste trabalho, Sachs

não só introduziu a prova de iodo para demonstrar o amido formado, como mostrou também que, pelo "método das metades de folhas" se pode avaliar quantitativamente a grandeza da fotossíntese. Determinando o peso de substância a seco, de pedaços iguais, tirados da metade de uma folha, de madrugada, antes do começo da fotossíntese e da outra metade da mesma folha, à tarde, chega-se a determinar o ganho em substâncias. Para saber o valor verdadeiro da assimilação é preciso conhecer também as substâncias perdidas durante a experiência, por respiração e, no caso de se tratar de folhas deixadas na planta, por condução. Para o Girasol (*Helianthus annuus*) foi encontrado um valor total de 1,8 g por hora e por m<sup>2</sup>. Para a Abobora (*Cucurbita Pepo*) o resultado foi de 1,5 g.

Este método que parece tão simples suscita certas ressalvas. A fotossíntese e suas atividades afins são fenômenos complexos que se apresentam cada vez mais intrincados. O método de *Sachs* pressupõe que o processo de assimilação se daria durante várias horas com certa constância. *Sachs* dividiu o ganho total de 10 horas do dia por 10, para chegar a um valor horário de assimilação. Não sabemos, porém, se a fotossíntese assume valores iguais durante todo esse tempo. Na maioria dos casos — pelo menos dos observados no campo — sobrevem um fechamento, pelo menos parcial dos estômatos, que pode diminuir os valores. Além disso, os próprios produtos assimilados, quando acumulados nas células devem ter uma influência retardadora. De outro lado, foram incluídos no cálculo do ganho total, os valores da condução para baixo e da respiração. Estes valores foram tirados de observações paralelas, no escuro. Hoje temos motivos para duvidar de que estes valores, observados no escuro, sejam válidos também para as horas de fotossíntese (Vide p. 31).

Os métodos modernos empregam o sistema de análise do ar que passa por uma folha em recipientes fechados. Dão valores sobre lapsos de tempo muito menores. A diferença do ar antes e depois da passagem indica o CO<sub>2</sub> empregado na fotossíntese. Pode-se medir diretamente a diminuição de CO<sub>2</sub> ou o aumento em O<sub>2</sub>, sendo de supor que a quantidade das moléculas dos dois gases seja igual 1). A 1,5 g de CO<sub>2</sub> absorvido corresponde aproximadamente 1 g de Hidrato de Carbono formado. Os méritos da introdução de tais métodos cabem especialmente a *Lundegardh* (34); os pesquisadores usam, hoje, diversos aparelhamentos, em parte especializados para estudos no campo. O leitor encontra

---

1) Vide equação da assimilação, p. 9. Dela resulta o coeficiente assimilatório  $\frac{O_2}{CO_2} = 1$ . Vide também p. 32.

descrições — entre outros — nos trabalhos de *Mitchell* (41), de *Nutman* (45), de *Holdheide*, *Huber* e *Stocker* (26) e de *Schanderl* e *Bosian* (53).

Os valores conseguidos com tais métodos são da ordem de grandeza das quantidades observadas por *Sachs* (52). Entretanto, também estes dados estão sujeitos a dúvidas. O recipiente fechado não garante condições comparáveis às da folha livre. Especialmente quando se trata de medir os valores máximos possíveis, não sabemos se a difusão de  $\text{CO}_2$ , na corrente lenta que atravessa os recipientes, de fato será igual à difusão ao ar livre, onde a ventilação é bem diferente. Aqui existem sempre muitas pequenas correntes de ar, que provocam uma troca de gases viva, porém pouco analisada. Pela mesma causa, ocorre um aquecimento excessivo nos recipientes, que muitas vezes foi mencionado pelos autores, temperatura essa cuja influência sobre o ponto de compensação já foi mencionada. Assim, as pesquisas mais interessantes, como as de *Kostytschew* (31), que logo mencionaremos, apresentam uma grande inconstância nos valores.

Tais inconstâncias podem derivar também de outros fatores: a fotossíntese por si só, até em intervalos pequenos, não é um fenômeno tão constante como se pensava. Que o próprio acúmulo de produtos assimilados pode diminuir a intensidade da fotossíntese já foi mencionado. Mas, ainda que desprovidas de produtos assimilados, as plantas não começam, quando expostas à irradiação contínua, com um valor constante de fotossíntese. Esta aumenta gradativamente desde o começo da iluminação, estando sujeita também a variações no sentido contrário; sobre essas variações do tempo pouco sabemos.

*Harder* (25) observou isso no musgo aquático *Fontinalis*, medindo o  $\text{O}_2$  desprendido. *Emerson* e *Lewis* (12), por outro lado, mostraram em Algas aquáticas, como *Chlorella*, que a curva de  $\text{CO}_2$  absorvido, em alternância de escuro e de luz, flutua muito mais do que a do  $\text{O}_2$  desprendido.

As observações destes últimos autores referem-se especialmente a um problema que ainda não temos mencionado: o rendimento da fotossíntese em relação aos quanta de luz. Os trabalhos de *Warburg* (59) determinaram o valor, muito citado na literatura, de 4 quanta, utilizados para a redução de uma molécula de  $\text{CO}_2$ . Os resultados de *Emerson* e *Lewis* (12), considerando erros provocados pela inconstância das flutuações só agora descoberta, chegam a valores menores, ao redor de 10 quanta por molécula de  $\text{CO}_2$ . Não sabemos se tais dados representam a última palavra; citamo-los neste conjunto, mais para mostrar as dificuldades, com as quais também os métodos de análise de gases têm que contar na determinação da eficiência ecológica da fotossíntese <sup>1)</sup>.

---

1) Os últimos progressos de nossos conhecimentos sobre a fotossíntese, o leitor os encontra reunidos nas revistas anuais do "Annual Review of Biochemistry" (29).

Finalmente, a grandeza da respiração simultanea á fotossíntese constitue um fator desconhecido; em todo o caso não pode mais ser suposta igual á respiração no escuro, em condições iguais. Na luz apparecem logo os productos assimilados, que por sua vez podem aumentar a respiração; mas, a iluminação exerce também uma influencia directa, podendo provocar aumento formidavel da respiração. Isso resulta especialmente dos estudos de *Van der Pauw* (58) e, mais detalhadamente, de *Emerson* e *Lewis* (11).

Determinações da intensidade de assimilação por métodos analíticos conduziram a valores como os reunidos por *Lundegardh* na tabela seguinte.

TABELA 11

*Intensidade absoluta de assimilação, á temperatura de 18-20° C, e em iluminação ótima (1/4 - 1/1). Teor normal do ar em CO<sub>2</sub>.*  
Seg. *Lundegardh* (35)

P l a n t a	Hidrato de Carbono (C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>6</sub> ) formado, em g. por m <sup>2</sup> e por hora
<i>Solanum tuberosum</i> (batatinha) ..	1,30
<i>Solanum lycopersicum</i> (tomate) ..	1,15
<i>Beta vulgaris</i> (beterraba) .....	1,26
<i>Spinacia oleracea</i> (espinafre) ...	1,33
<i>Vicia faba</i> (Fava) .....	1,20
<i>Phaseolus vulgaris</i> (feijão) .....	1,26
<i>Oxalis acetosella</i> .....	0,33

Com exceção da planta de sombra *Oxalis*, os valores mantêm-se na ordem de grandeza (1,5 — 1,8 g por metro) dos observados por *Sachs*; são menores, mas *Helianthus* e *Cucurbita*, estudados por *Sachs*, são plantas de tão grande intensidade de crescimento, que nelas valores especialmente altos não surpreendem.

A exuberância da vegetação tropical sugere a idéia de que nos trópicos deveriam ser encontrados valores especialmente altos de fotossíntese. As pesquisas mais recentes não permitem, entretanto, uma resposta afirmativa. Dados modernos de vários pesquisadores acham-se reunidos no trabalho de *Stocker* (57). Os próprios dados deste Autor, conseguidos com fôlhas cortadas em luz artificial, não pretendem dar uma resposta á nossa pergunta. Valores muito altos foram encontrados na Ásia central por *Kostytschew* (31), para o arbusto dos camelos (*Alhagi camelorum*). Esta planta, que desenvolve pouca folhagem acima da



terra, ao passo que seu sistema radicular procura o lençol subterrâneo em profundidades de 20 ms., vive em condições comparáveis às das nossas *Andiras* e *Anacardiums*, descritos mais atrás (p. 108). Não tendo necessidade de fechar cedo os estômatos, pode assimilar irrestritamente, ao menos durante certo tempo, em iluminação forte. Os valores encontrados por *Kostytshew* (l.c.) atingem 75 mg de  $\text{CO}_2$  absorvido por  $\text{dm}^2$ , por hora, o que corresponde a 50 mg de carboidratos formados por  $\text{dm}^2$ , ou sejam 5 g. por  $\text{m}^2$  e por hora. Estes valores ainda são ultrapassados pelos indicados para o planalto do Pamir por *Blagowestshenski* (2), onde o valor máximo em *Gentiana algida* chegou até 100 mg  $\text{CO}_2/\text{dm}^2/\text{hora}$ . (Segundo citação deste autor, valor idêntico foi observado por *Killian*, na Argélia, para *Narcissus Tazetta*). 100 mg  $\text{CO}_2/\text{dm}^2/\text{hora}$  seriam 6,7 g de produtos assimilados por  $\text{m}^2$  e por hora. Quasi na mesma ordem de grandeza ficam os valores observados por *Moench* (42) em *Alchemilla alpina*, nos Alpes bávaros (90 mg  $\text{CO}_2/\text{dm}^2/\text{hora}$ ).

Os valores máximos, que acabamos de citar, não nos parecem improváveis. Os 1,8 g por  $\text{m}^2$  observados por *Sachs* — se precisam de correções — provavelmente deveriam ser aumentados por valores maiores de condução e respiração simultâneas do que os supostos por *Sachs*. Como indicou *Von Guttenberg* (18), o rendimento máximo só se deve esperar nas primeiras horas da manhã. Considerando-se só as horas mais favoráveis do dia, valores como os do *Alhagi* não parecem surpreendentes.

Outra questão, naturalmente, é a de saber se, nas condições tropicais, as plantas ao meio dia podem continuar com a fotossíntese. *Von Guttenberg* e *Von Faber* (citado pelo primeiro, 18) supõem que geralmente as plantas tropicais fecham os estômatos na luz do meio dia. As curvas diárias dos autores russos mencionados indicam o mesmo.

Tal comportamento, sem dúvida, será frequente, mas não geral. *Harder* e colaboradores (24) encontraram, em pleno deserto africano, plantas cujos estômatos ficaram abertos durante todo o dia, na época seca, acusando sempre valores positivos de fotossíntese. E' de se esperar que nos campos cerrados do Brasil, onde a maioria das plantas não fecha os estômatos durante todo o dia (49), a assimilação dê valores altos durante todas as horas.

Como vimos, nossos conhecimentos dos valores máximos de fotossíntese por unidade de superfície folhear, em diversas condições ecológicas, ainda são imperfeitos. Os valores efetivos, para épocas maiores, podem, porém, ser depreendidos, com maior facilidade, do aumento de peso que as plantas acusam nas culturas e nos campos.

*Sachs* (52) calculou que uma planta normal de Girasol, na época de maior crescimento, possuindo talvez 1,5  $\text{m}^2$  de superfície folhear, ganharia — por dia — 36 g de substância seca. Um

pé de abóbora (*Cucurbita Pepo*), nas mesmas condições, com 116 fôlhas e com uma superfície de 7,3 m<sup>2</sup> aumentaria 185 g, também num dia de 15 horas. *Maximov* (37) cita dados de *Miller*, em Kansas (l.c., p. 215) que indicam o acréscimo semanal do péso de uma planta de milho.

TABELA 12

*Aumento semanal no péso a séco do Milho, seg. Miller, in Maximov (37, p. 215)*

Numero de semanas depois da sementeira	Sementeira	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Péso a séco em g .....	0,30	0,15	0,6	4,7	16	49	124	195	300	385	500	570	680	800	900
Aumento em g	...	-0,15	0,45	4,1	11	33	75	71	185	85	115	70	110	120	100

Com o desenvolvimento da superfície folhear o acréscimo em péso aumenta rapidamente para acusar um pequeno retardamento na 10a. semana, que coincide com a época da floração. O ganho máximo de 110 a 120 g por semana corresponde a 16 g por dia, valor êste que não discorda muito na sua ordem de grandeza dos valores calculados por *Sachs* (52) para plantas com superfície folhear maior. Até parece superior, incluindo-se no cálculo a respiração e as perdas, não pequenas, em substância gasta para formação de raízes e fôlhas que durante a vida da planta são afastadas.

Muitas vezes, os autores referem o acréscimo de substância séca á quantidade de água gasta, no mesmo período, por transpiração 1). O “coeficiente de transpiração” que aparece em tais estudos, indica o numero de gramas de água gastas por grama de substância séca formada. Êsse coeficiente pode variar, segundo os autores, entre 260 g e mais de 1000. Se indicarmos o numero de gramas de substância séca obtida por litro de água transpirada, teremos o índice de “eficiencia da transpiração”, que segundo os autores varia entre menos de 1 g até quasi 4 g. Tais dados para avaliar a grandeza da assimilação não têm valor imediato; refletem mais as condições de séca e de humidade, ás quais as plantas estão submetidas ou adaptadas. Em condições muito aridas, a eficiencia da transpiração, em geral, é relativamente pequena, por causa da grande evaporação. Plantas aquáticas, submersas, não gastam água e as plantas terrestres que crescem em regiões muito húmidas — se não houver gutação — também não

1) *Dados extensos encontram-se em Maximov (36, Cap. X).*

gastarão tanto. Muito influe a necessidade em que se vêem as plantas de fechar os seus estômatos, necessidade essa que depende da humidade do clima e da constituição da planta; plantas de sombra fecham os estômatos quando as plantas de sol ainda podem mantê-los abertos.

Tais condições são muito bem ilustradas pelo comportamento do café, conforme *Nutman* (45, I e II). A Fig. 9 mostra o

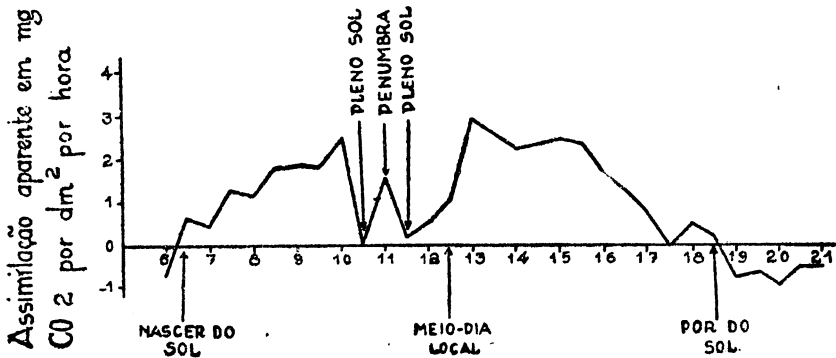


Fig. 9 — Andamento diurno da assimilação de uma folha de *Coffea arabica*, de um pé sombreado por *Grevillea robusta*, seg. *Nutman*, 45.

comportamento de uma fôlha de café, bem sombreado por *Grevillea robusta*, árvore essa que na África serve muito para sombreamento e que conhecemos no Brasil como árvore decorativa. Vê-se como os valores sobem com o nascer do sol, até 10 horas. Depois dão-se duas quedas bruscas, quando o sol direto alcança a fôlha. Este abaixamento da assimilação é acompanhado pelo fechamento dos estômatos, como o autor mostra na 2a. parte de seu trabalho.

O Café pertence às plantas que encontram as melhores condições na luz difusa. A Fig. 10 mostra o comportamento de fôlhas em tempo nublado e com sol aberto, na média de várias experiências. Com sol aberto temos o comportamento já mencionado para outras plantas (48, p. 81), que assimilam muito só nas primeiras horas da manhã, com uma segunda elevação do valor á tardinha. Em luz difusa, porém, temos os valores máximos ao meio dia e em geral, então, os valores totais do dia são maiores. Parece, segundo um trabalho de *Coaracy* (8), que podemos supor comportamento análogo para os cafés cultivados entre nós; estudos detalhados poderão nos dar informações valiosas sôbre o papel do sombreamento do café.

Em traços gerais, a assimilação depende, como a transpiração, do estado de abertura dos estômatos (Vide p. 46). Para com-

preender essas analogias entre fotossíntese e transpiração de plantas terrestres vide a 1a. parte, p. 81 e seguinte.

Observações como a apresentada na Fig. 9 parecem de interpretação simples. Geralmente, os estudos no campo fornecem cur-

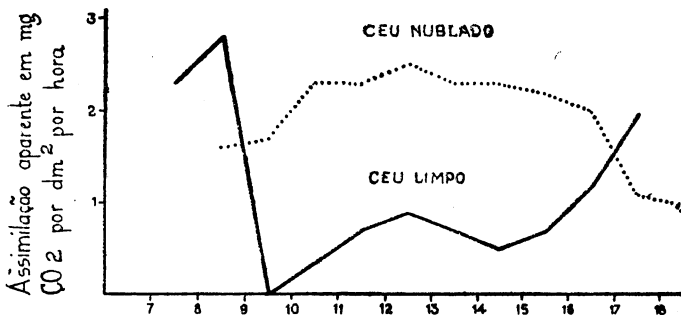


Fig. 10 — Valores medios horarios de assimilação de folhas de *Coffea arabica*, em condições de ceu nublado e sol aberto, seg. Nutman, 45.

vas muito mais complicadas e de compreensão difícil. Ao meio dia, freqüentemente, observam-se — nas condições de recipientes

fechados — valores negativos que provavelmente devem ser atribuídos à respiração elevada, devida ao excesso de temperatura.

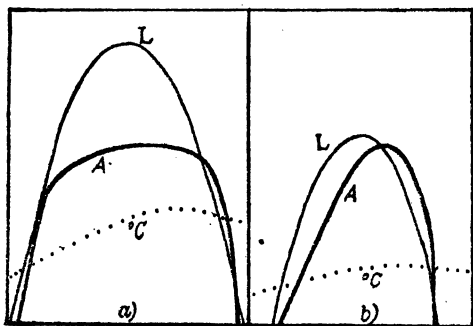


Fig. 11 — Esquema do andamento diurno da assimilação (A) em plantas submersas, em relação à intensidade da luz (L) e temperatura ( $^{\circ}$ C), em grande luminosidade (a) e em luminosidade fraca (b). Em consequência do aquecimento lento da água, as curvas de assimilação aparecem deslocadas, em relação às curvas de iluminação. Seg. Gessner (17).

Em condições do campo, como no recipiente das análises gasométricas, a quantidade de  $\text{CO}_2$  e a sua difusão podem se tornar o fator limitante. Isso até parece ser válido para plantas submersas, aquáticas, seg. Gessner (17). Na Fig. 11, em luminosidade fraca, a assimilação acompanha quasi exatamente a intensidade da luz (com um pequeno atraso provocado pelo aumento da temperatura, que é lento na água). Em grande lu-

minosidade, a assimilação não sobe mais, nas horas de irradiação mais forte. Reações estomáticas aí não podem intervir e co-

mo *Gessner* torna provável, o efeito se deve á dificuldade da difusão do  $\text{CO}_2$ . Fôlhas muito retalhadas, com superfície relativamente grande, têm, em tais condições, assimilação maior do que fôlhas inteiras. Estas ultimas, por sua vez, aumentam os seus valores, quando a difusão fôr aumentada, pondo-se a água em movimento.

Quando tratarmos do  $\text{CO}_2$  como fator ecológico, veremos que a renda da fotossíntese pode ser muito aumentada por acréscimo deste gás, em luz forte. Em condições normais, provavelmente, a luminosidade equatorial não aumenta muito os valores da assimilação, em comparação com outras latitudes. A exuberância da vegetação tropical será devida antes ás condições favoráveis de temperatura e de humidade.

#### f) — FOTOPERIODISMO

De grande importância para a periodicidade dos fenômenos vitais das plantas é o ritmo da iluminação diária, cuja duração varia com as estações. A diferença do comprimento dos dias in-

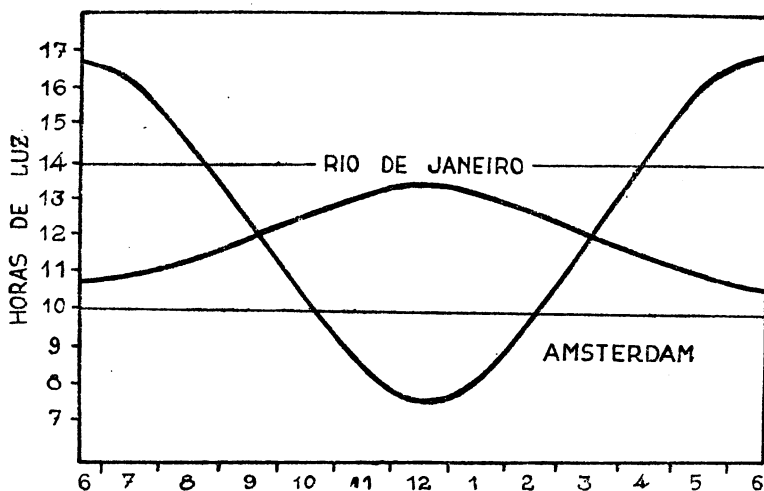


Fig. 12 — Duração do dia em Amsterdã e no Rio de Janeiro, durante o ano.

vernais e estivais é pequena nos trópicos, grande nas zonas temperadas. A Fig. 12 confronta, neste sentido, Amsterdã com o Rio de Janeiro. A tabela 13 reúne vários lugares, desde o Equador (Quito) até Helsink, na latitude de  $60^\circ$ .

TABELA 13

*Duração do dia mais curto e do dia mais longo em diferentes latitudes, seg. Roodenburg (51)*

Lugar	Latitude	Dia mais curto		Dia mais longo	
		Horas	Minutos	Horas	Minutos
Quito .....	0° 14'	12	04	12	04
Porto Rico .....	18° 10'	11	01	13	10
Rio de Janeiro..	22° 54'	10	42	13	30
Valparaiso .....	33° 02'	9	55	14	18
Washington .....	38° 54'	9	23	14	51
Paris .....	48° 50'	8	11	16	06
Amsterdã .....	52° 30'	7	35	16	44
Punta Arenas ...	53° 08'	7	29	16	52
Helsinki .....	60° 05'	5	43	18	55 <sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> com crepusculo toda a noite.

A variação estacional da duração da luz influe de maneira muito parecida com a periodicidade das temperaturas.

Na I.<sup>a</sup> parte (48, p. 36 e seguintes) vimos como o periodismo no desenvolvimento das plantas depende das temperaturas estacionais. Aqui vemos que o mesmo se dá com a luz: Termoperiodismo e Fotoperiodismo são fenômenos interdependentes que se completam.

A influência do comprimento do dia sobre o desenvolvimento das plantas foi descoberta por *Garner e Allard* (14). Suas primeiras observações foram feitas com a variedade Maryland-Mammoth de fumo (*Nicotiana tabacum*), que em Washington, no verão, não floresce, mas vegeta com grande exuberância. Para se conseguir sementes foi necessário recorrer á Florida, onde a variedade floresce. Cultivada, porém, no inverno, nas estufas de Washington, a planta também aí floresce; floresce e frutifica, assim, numa época em que a duração do dia é menor do que nas condições normais da cultura em Washington.

Com efeito, *Garner e Allard* (14) mostraram que a duração do dia é a causa disso: abreviando o dia do verão em Washington, conseguiram provocar a floração. Em seguida, descobriram todo um grupo de plantas "de dia longo" que florescem só no período dos dias longos. Existem, naturalmente, plantas indiferentes que não fazem caso do comprimento do dia.

As plantas que precisam de dia longo para florescer são, como é de se esperar, as provenientes das latitudes altas. Encontram-

se entre elas muitos trigos (*Triticum*) e variedades de aveias (*Avena sativa*). Os cereais cultivados em latitudes baixas, como *Sorghum*, *Oryza*, *Setaria italica* e a maioria das variedades do milho (*Zea Mays*) pertencem ao outro grupo — de dias curtos — como também os algodões (*Gossypium*), espécies e variedades de feijões (*Phaseolus*), a Soja (*Glycine Max*) e os *Chrysanthemums* e *Asters* dos nossos jardins. Provavelmente, devem ser aqui incluídas muitas plantas brasileiras; mas, só temos comprovação experimental para poucas espécies, como certas primaveras (*Bougainvillea*) e “campanulas” nossas como *Pharbitis hispida*.

Não nos devemos esquecer de que todas essas plantas para medrarem não dependem de uma certa duração do dia, suposto que recebam bastante luz para a sua assimilação. Da duração do dia depende, porém, a permanência — sempre, ou por mais tempo — no estado vegetativo ou a entrada na fase de floração. No último caso, formam-se os botões florais ou se desenvolvem os já preformados. Muito interessante é que estas reações fotoperiódicas nada têm que ver com a luz necessária para a fotossíntese. Para transformar um dia curto de talvez 10 até 12 horas de iluminação em dia longo é preciso acrescentar só algumas horas de iluminação artificial de intensidade muito baixa, inferior ao ponto de compensação, sendo suficientes intensidades, às vezes, de 10 até 20 lux. Para encurtar o dia basta escurecer, durante certas horas da manhã ou da tarde, as plantas. Escurecimento artificial como iluminação acessória, porém, só têm efeito quando aplicados em continuação do dia ou da noite já existentes. Luz acrescentada entre as horas de escuridão e escurecimento que interrompe o dia, não têm efeito.

O ritmo de dia e noite pode influenciar profundamente todo o sistema de reações interiores de uma planta, transformando a forma do crescimento, como mostra o exemplo da Fig. 13 (*Rasumov*, 46). A planta que anteriormente crescia em “dia longo” teve o ápice reto, folheado, pronto para florescer. Sujeito ao regime de dia curto, o ápice transformou-se num estolho que logo procurará a terra para formar um tubérculo.

Esta susceptibilidade das plantas evoca muitos problemas do maior interesse fisiológico, problemas êsses que hoje em dia são



Fig. 13 — Broto de *Ullucus*, sujeito ao regime de dia curto depois do de dia longo. Seg. *Rasumov* (46).

objeto de pesquisas intensas em todo o mundo. Para a Fisiologia geral é interessante ver como os processos internos da planta obedecem a um ritmo diurno e noturno, sem dúvida sempre ligado com alterações no comportamento fisiológico do vegetal. Esta periodicidade observa-se facilmente nas “dormideiras”, que apresentam o sono noturno. Nas outras também deve existir; se não fosse assim, o período de dia e noite não as poderia afetar da maneira esboçada.

Para a Botânica aplicada o fotoperiodismo é da maior importância, dependendo os sucessos de aclimação de plantas cultivadas do conhecimento e da compreensão de tais fatos. Na Eco-



Fig. 14 — Uma planta de *Ullucus tuberosus*, cujo ramo esquerdo foi exposto ao dia longo, formando flôres, ao passo que o ramo direito, exposto ao dia curto, não floresceu mas formou tuberculos. Seg. Rasumov (46).

logia natural de um país, tais fenômenos escapam facilmente à nossa atenção, porque as plantas naturais de uma região — se não pertencerem ao grupo das indiferentes — devem possuir uma adaptação natural às condições reinantes. Como a nossa apresentação visa, especialmente, a vegetação nativa, limitamo-nos aqui a referir apenas os traços bem gerais do assunto; o leitor encontra literatura em trabalhos como, por exemplo, o de *Garner* (14) ou a *Fisiologia Vegetal* de *Maximov* (37) ou ainda os *Boletins* do “Imperial Bureau of Plant Genetics” (28).

Como acontece na vernalização, a reação das plantas pode ser influenciada mais ou menos irreversivelmente por um tratamento de dia curto ou longo de certa duração; basta uma “época de indução”. Depois de induzida a transformação no comportamento, esta póde ficar definitiva, não dependendo mais da duração de dia e noite. Os cereais vernalizados pelo processo de *Lysenko* (veja 1.<sup>a</sup> parte, p. 38) depois de terem passado o seu

termo-estágio tornam-se sensíveis à duração da iluminação, passando por um foto-estágio correspondente. A importância disso para a triticultura sul-americana ressalta dos trabalhos feitos em Estanzuela, no Uruguai (Vide *Canel*, 7).



A iluminação longa ou curta tem efeito muito localizado. Sujeito um ramo de uma planta ao dia curto ou longo, só este ramo adota o comportamento correspondente.

Isso é excelentemente ilustrado pela Fig. 14, de *Ullucus tuberosus* (*Basellaceae*), planta tuberosa sul-americana estudada por *Rasumov* (46). A parte esquerda da planta exposta ao dia longo de 14 horas, formou e desenvolveu suas inflorescências. O brôto á direita, sujeito certo tempo — por escurecimento de algumas horas — ao regime de dia curto — mostra folhagem exuberante, sem inflorescência, e os ramos laterais que á esquerda trazem flôres, á direita tornam-se estolhos que procuram a terra, desenvolvendo seus tuberculos.

O ponto mais facilmente influenciado é o ponto vegetativo da planta, formando, certamente, hormônios responsáveis, hormônios cuja natureza está ainda em discussão, mas que não podem ser específicos, pois passam em plantas enxertadas, do garfo até o cavalo, mesmo de uma planta para outra de espécie e até de gênero diferente (*Hyoscyamus* e *Nicotiana*, seg. *Melchers*, 38), quando reunidas pelo enxerto. Com isso, já vemos que a localização do efeito fotoperiódico não é absoluta, migrando a influência do ponto apical até partes não diretamente afetadas. O transporte para baixo, como acontece muitas vezes, é mais facil do que para cima; por isso, brotos diferentes de um caule mostram certa independência.

Se a sensibilidade principal parece caber aos pontos vegetativos, as fôlhas também não deixam de exercer a sua influência, como mostrou toda uma série de trabalhos russos (*Moschkov*, 43), americanos e alemães, que o leitor encontra discutidos, entre outras, nas publicações de *Hamner* e *Bonner* (21) e de *Melchers* e *Lang* (39).

A formação de tubérculos, muitas vezes, depende de condições diferentes das que importam para a floração, como já vimos no caso de *Ullucus*. O rabanete engrossa a raiz nos dias curtos, florescendo nos dias longos. A maioria das batatinhas (*Solanum*) também forma tubérculos em dias curtos; só nos alhos (*Allium sativum*) conhecemos o comportamento contrário. Em todos os casos, porém, não podemos generalizar para as espécies. Sempre existem raças ou, como dissemos na I.<sup>a</sup> parte (48, p. 16 e 36), biotipos diferentes, adaptados ao clima de sua proveniência. Isso foi evidenciado para muitas plantas. Muito citado é o comportamento diferente de variedades como “mandarim” e “biloxi” de Soja e diferenças análogas são encontradas no comportamento de trigos e de milhos de proveniências diversas. São significativas as observações de *Hackbarth* (20): *Solanum andigenum*, proveniente de regiões entre 4,5° N e 12° S, perto do Equador, era quasi exclusivamente do tipo dos dias curtos. Nas proveniências de latitudes mais meridionais prevalecem tipos indiferentes; *Solanum*

*tuberosum*, da ilha de Chiloé, a 42,5° S, revelou-se como sendo do tipo de dia longo.

O fotoperiodismo influencia todo o comportamento fisiológico das plantas e muitos fenômenos até agora tidos como autônomos na periodicidade da vida das plantas, revelam-se hoje dependentes do ritmo da iluminação. Isso se refere também á resistência das plantas ao frio, resistência essa que muda com as estações do ano, como documentamos com as figuras 3 e 4 da I.<sup>a</sup> parte (p. 19 e 20). *Moschkov* (43) mostrou que também este periodismo é afetado pelo ritmo do dia. Se ha repouso e quando este começa, tudo isso pode depender do ritmo dos dias. Plantas, cuja floração é indiferente ao fotoperiodismo podem evidenciar-se muito sensíveis a este em relação á sua resistencia ao frio, ou melhor, pela sua prontidão para entrar em repouso. (Vide também *Kramer*, 32).

A grande sensibilidade das plantas e as muitas reações pelas quais podem responder ás diferentes condições do ambiente não surpreendem ao fito-fisiólogo, se bem que os botânicos que têm que aplicar esta ciência, muitas vezes se esquecem disso. Especialmente quando se trata de aclimatar plantas de proveniência estrangeira, pode surgir toda uma série de dificuldades inesperadas 1). Entre estas se encontram Foto e Termoperiodismo.

Nas nossas considerações, novamente tocamos num assunto que também é de grande importância ecológica, quer se trate de plantas nativas ou introduzidas: a existência de biotipos (ou variedades genotípicas) diferentes, que compõem as espécies. Na I.<sup>a</sup> parte (48, p. 16), salientamos a importância de tais fatos para a Silvicultura. Aqui, voltamos ao caso, citando as constatações das expedições russas á America do Sul, em relação ás batatinhas inglesas (que, aliás, não pertencem só á espécie *Solanum tuberosum*, mas também a outras, especialmente *S. andigenum*). As batatinhas cultivadas até os últimos anos provieram de poucos exemplares introduzidos, logo depois de sua descoberta, na Europa. Aqui, a seleção voluntária ou involuntária eliminou — entre outros — os caracteres de fotoperiodismo de dia curto. Embora tenham sido creadas muitas variedades de grande valor, partindo-se dos poucos genotipos inicialmente introduzidos, as expedições russas descobriram — nos Andes — uma riqueza formidável de outros genotipos que vão ser utilísimos para obtenção sistemática de novas formas. As observações são tão ilustrativas, que fechamos este capítulo com uma citação de *Bukasov*, emprestada de

---

1) Na verdade, o assunto é mais complicado do que pudemos apresentá-lo aqui. Assim para citar um só exemplo — nas temperaturas baixas da Rússia setentrional, batatinhas inglesas assumem o comportamento de plantas de dia longo, efeito esse que falta nas mesmas variedades em temperaturas mais elevadas (*Eienfeld, seg. Imp. Bureau of Pl. Genet., p. 100*).

uma publicação do "Imperial Bureau of Plant Genetics" (28). Mostra não só a importância prática do assunto, mas também o comportamento ecológico das sub-espécies ou biotipos, nas regiões onde são nativas:

"A zona de cultura da batata nativa da América do Sul estende-se de 40° S até o Equador, e mesmo ainda ao Trópico de Cancer, abrangendo ao todo mais de 60 graus de latitude. Das praias do Pacífico, ao nível do mar, até alturas de mais de 4.000 m, nas Cordilheiras dos Andes, quasi até o limite da neve, espécies diferentes de batatinhas são cultivadas. Nos extremos das elevações ocorrem geadas constantemente. Ai, desde tempos imemoriais, têm sido cultivadas unicamente certas espécies que não sofrem com estas geadas. Nos vales quentes das montanhas são cultivadas outras espécies. As precipitações nos campos nativos de batatinhas variam da abundância de 2.000 mms. até a escassês de 200 mms. anuais, onde a cultura só é possível mediante irrigação. Toda esta variedade de condições, que além disso são confinadas a zonas nitidamente demarcadas — separadas por desertos e brejos salinos dos mais inférteis do mundo, por cadeias de montanhas intransponíveis coroadas de neves eternas, ou por mata virgem tropical impenetravel á outra vegetação, ou por largos e inacessíveis vales de rios de montanhas, inavegaveis, ou por golfos — tudo isso criou condições para a produção de espécies nitidamente distintas e altamente características de batatinhas cultivadas, caracterisadas por resistência á geada, germinação rápida, maturidade precoce, maturidade tardia, curto fotoperíodo, longo fotoperíodo, etc." (l.c. p. 2).

## D) — OUTROS FATORES CLIMÁTICOS

(O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, Vento)

Entre os fatores climáticos, temperatura, humidade e luz desempenham o papel preponderante para a Ecologia. O conteúdo da atmosfera em Oxigenio e Anidrido carbônico, como a atuação do vento são de grande importância fisiológica, mas na Ecologia influem sómente em certos casos especiais, de maneira que serão considerados detalhadamente quando tratarmos das formações e associações vegetais afetadas por êles. Quanto aos dois gases mencionados, a sua falta ou o seu excesso se faz sentir especialmente na vegetação aquática e de brejos. O vento importa de preferência no litoral e nas altas montanhas.

### a) — OXIGÊNIO

O Oxigênio, imprescindível á respiração, encontra-se na atmosfera sempre em quantidade mais que suficiente para as necessi-

dades das plantas. Os 21 porcentos volumétricos, que encontramos com grande regularidade no ar, podem bem ser diminuídos grandemente sem reduzir a respiração. Flores, frutos e plantinhas podem respirar normalmente ainda, quando o ar contém 2-4 % de  $O_2$ , isto é, 1/5 até 1/10 do volume normal. O mesmo vale para plantas aquáticas, cujo comportamento é ilustrado pelo gráfico seguinte (Fig. 15), que reproduzimos de Gessner (16). Em ambas as plantas estudadas a respiração mantém-se no mesmo nível, ao diminuir o conteúdo em  $O_2$ , até ser alcançado um terço ou um quinto do conteúdo existente na água saturada. Existem, porém,

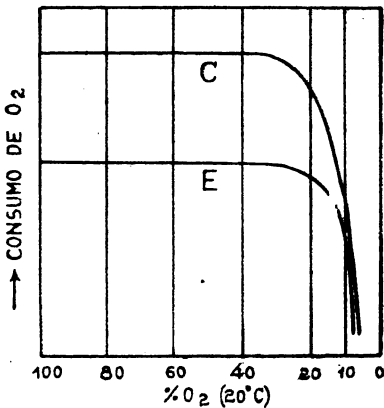


Fig. 15 — Intensidade da respiração em relação ao conteúdo de oxigênio na água. E = *Elodea crispá*; C = *Cabomba aquática*. Seg. Gessner (16)

plantas aquáticas mais exigentes, que precisam de um abastecimento grande, contínuo, de oxigênio. São as espécies habitadas à água fortemente ventilada, espécies essas limitadas à beira mar com grande ressaca, ou a rios e córregos de água doce com grande correnteza.

Em casos em que o  $O_2$  se torna o fator limitante, a temperatura também entra em jogo. Como mostra a tabela seguinte, água quente mantém menos  $O_2$  em solução do que água fria. Em temperaturas baixas, de outro lado, a respiração é, como já vimos (p. 27) menor. Por estas duas razões, temperaturas baixas são favoráveis para plantas aquáticas, cuja respiração poderia ser prejudicada por falta de oxigênio.

Ao passo que um litro de ar contém cerca de 210  $cm^3$  de oxigênio, o litro de água hospeda entre 5 e 10  $cm^3$ . A pobreza relativa da água em oxigênio dissolvido não afeta só as plantas aquáticas; as plantas terrestres têm as raízes no solo, cujos interstícios são mais ou menos preenchidos com água, de maneira que a parte subterrânea das plantas terrestres pode deparar com as mesmas dificuldades de respiração que as plantas aquáticas. Por isso, a aeração dos solos desempenha um papel importante, tanto para a ecologia das plantas nativas, quanto para a das culturas, assunto esse a que voltaremos no capítulo dos solos (p. 124).

A importância da respiração para o rendimento da assimilação já foi considerada quando tratamos do ponto de compensação (p. 27). Vimos que valores certos não podem ser indicados, dependendo a respiração da temperatura, como também de vários

outros fatores, como a própria iluminação. Valores como o indicado por *Stalfelt* (56) para a aveia, de 1,1 mg de  $O_2$  por  $dm^2$  e por hora, a  $17^\circ C$  ilustram a ordem de grandeza da respiração das folhas. (A assimilação, em boa iluminação, nas mesmas condições, dá valores ao redor de 15 mg de  $CO_2$  absorvido). Uma lista extensa de valores de respiração, registrados por vários observadores, encontra-se no trabalho de *Stocker* (57).

TABELA 14

Conteúdo de  $O_2$  por um litro de água saturada de ar, a 760 mm de pressão barométrica (Seg. *Landolt e Börnstein*, 33, I, p. 766)

Temperatura	$cm^3$ de $O_2$
0°	10,19
4°	9,14
10°	7,87
15°	7,04
20°	6,36
25°	5,78
30°	5,26

#### b) — GAZ CARBÔNICO

Ao contrário do Oxigênio, o  $CO_2$  existe no ar em quantidade muito pequena. O ar contém, em média, 0,03 porcentos volumétricos de  $CO_2$ , o que perfaz — em pressão normal — em peso, 0,57 mg por litro. Assim, a concentração do  $CO_2$  frequentemente se torna o fator limitante da assimilação e aumentando a sua concentração podemos aumentar o rendimento da fotossíntese. Isso, porém, é sem importância para a vegetação em condições naturais, pois a atmosfera normal, que rodeia a vegetação não se afasta muito, na sua composição, da média indicada. Só em condições em que a respiração do solo — ou, como veremos, talvez da própria vegetação fora da terra — é muito forte, foram observados valores maiores, como 0,06 porcentos volumétricos de  $CO_2$  perto do solo, em florestas tropicais e de climas temperados (*Evans*, 13). Geralmente, as oscilações são muito menores, como ressalta especialmente das amplas investigações de *Lundegardh* (35, p. 492). Durante as horas de assimilação intensa, perto das camadas de folhas, o conteúdo da atmosfera diminui um pouco, para depois voltar ao normal, por troca com a atmosfera mais distante. À noite, a respiração pode contribuir também para o aumento. Os autores, diversas vezes, constataram os valores mais altos de  $CO_2$

em florestas, de manhã, já depois do levantar do sol (*Stocker*, 57 e *Evans*, 13). Talvês este fenômeno seja de explicação mais fácil do que acha *Evans* (l.c. p. 448); pode estar relacionado com a abertura matinal dos estômatos. Esta só ocorre depois do levantar do sol, pelo menos na maioria das plantas; fôlhas que ficaram durante toda a noite com os estômatos fechados, devem ter acumulado, nos seus espaços intercelulares, uma certa quantidade de  $\text{CO}_2$  de respiração, que agora, libertado, deve aumentar, passavelmente, o teor em  $\text{CO}_2$  do ar.

Como o teor em  $\text{CO}_2$  é um fator limitante, cada aumento de concentração traz consigo um acréscimo nos valores da fotossíntese. Nisso reside a possibilidade de se adubar artificialmente com  $\text{CO}_2$ , em estufas, por exemplo, onde uma atmosfera determinada pode ser mantida. O rendimento não cresce, naturalmente, "ad infinitum"; com pequenas doses acessórias de  $\text{CO}_2$  o rendimento sobe proporcionalmente, mas logo chegamos a concentrações em que a curva não mais subirá, quer dizer, em que o  $\text{CO}_2$  deixa de ser o fator limitante; outros fatores, então, externos ou internos limitam a fotossíntese. *Lundegardh* (35) obteve valores máximos com 1,22 % de  $\text{CO}_2$  no ar, para fôlhas de batatinha, tomate, etc. (l.c. p. 52). O  $\text{CO}_2$  absorvido por 50  $\text{cm}^2$  por hora foi, então, em vez dos 9,57 mg das condições normais, para batatinha 40,7 mg e para tomate subiu de 8,42 mg a 30,3 mg. *Willstaetter* e *Stoll* (61), nos seus estudos clássicos, obtiveram, no Girasol (*Helianthus annuus*, em 5 % de  $\text{CO}_2$ , uma assimilação de 8,0 g de  $\text{CO}_2$  (o que corresponde a 5,4 g de Glucose formada) por  $\text{m}^2$ , por hora, em condições em que a pressão normal de  $\text{CO}_2$  teria fornecido os valores de 0,8 g de  $\text{CO}_2$  ou seja de 0,54 g de glucose. *Warburg* (59), nas suas muito citadas experiências com a alga *Chlorella*, observou acréscimo de rendimento proporcional á concentração de  $\text{CO}_2$ , entre concentrações de 0,05 até 10 vezes o normal. Em concentrações maiores o rendimento ainda cresce e *Emerson* e *Lewis* (12) observaram, na mesma alga, o maximo na concentração de 5 %.

Nas plantas terrestres o  $\text{CO}_2$  entra pelos estômatos e o comportamento destes é da máxima importância ecológica para a fotossíntese e para a transpiração. No essencial, valem as mesmas regras para ambos os fenômenos. As observações de *Brown* e *Escombe* (6) já citadas para a difusão do vapor d'água, no capítulo da transpiração (I.<sup>a</sup> parte, p. 70), mostraram que as fôlhas, através dos seus estômatos, podem absorver cerca de metade de  $\text{CO}_2$  que a mesma superfície livre de uma solução de potassa (KOH) absorveria da mesma atmosfera, durante o mesmo tempo.

Como a intensidade da transpiração, também a rapidez da absorção do  $\text{CO}_2$  depende do estado de abertura dos estômatos. Este fato foi contestado várias vezes, do mesmo modo que para

a transpiração. *Stalfelt* (56) afastou as últimas dúvidas, determinando a grandeza da fotossíntese em aberturas diferentes dos estômatos. A Fig. 16, aqui reproduzida apresenta 6 curvas para diferentes intensidades de iluminação. Em iluminação fraca os valores sobem proporcionalmente á abertura dos estômatos, somente até que a fenda atinja mais ou menos  $1 \mu$  de largura; abertura maior não aumenta mais a fotossíntese. Isso significa que em tais condições, todo o  $\text{CO}_2$  que ao mesmo tempo pode ser aproveitado entra já por fendas de  $1 \mu$ . Em luminosidade acima de 8000 lux,

abertura maior aumenta a assimilação, porque agora mais  $\text{CO}_2$  pode ser assimilado; maior abertura aumenta portanto a difusão deste gás.

Por que causas o aspecto destas curvas difere algo do da curva da transpiração, análoga, do mesmo autor (representada na I.<sup>a</sup> parte, 48, p. 69), não pode ainda ser explicado com certeza. Na transpiração forma-se um gradiente de concentração de vapor d'água, de dentro para fóra, com desenvolvimento suposto das pequenas cúpulas esquematizadas na Fig. 25 (I.<sup>a</sup> parte, 48, p. 70). Na assimilação, o gradiente se forma de fora para dentro e a concentração mais fraca de  $\text{CO}_2$  deve existir na proximidade das células assimiladoras. Tudo isso produz complicações cuja compreensão ultrapassa nossos conhecimentos atuais.

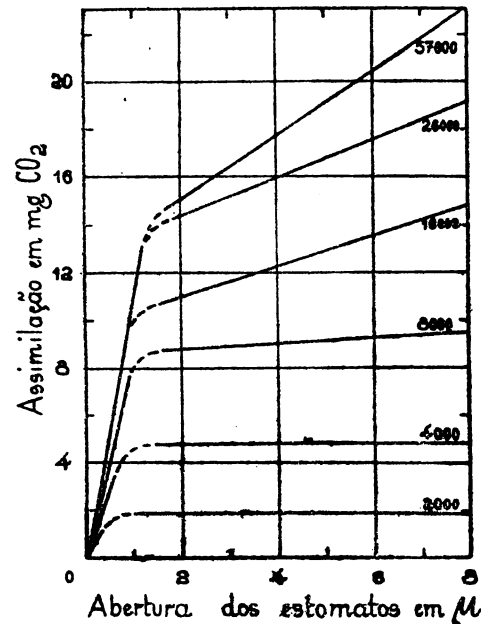


Fig. 16 — Assimilação em função da abertura dos estômatos (em  $\mu$ ). 6 curvas para 6 intensidades de luz, indicadas em "Lux". Observações em *Avena sativa*, seg. *Stalfelt* (56).

Retemos só o fato importante que a difusão atinge valores muito altos já com estômatos de abertura muito estreita. Existem plantas cujos estômatos só se abrem muito pouco, como a nossa *Cedrela fissilis* (Cedro, Vide 49). Tais estômatos podem fácil e

rápido ser fechados; a pequena fenda, porém, deixa passar relativamente grandes quantidades de  $\text{CO}_2$ .

Neste estado de coisas, não é de admirar que cada ventilação do ar ambiente possa aumentar a entrada do  $\text{CO}_2$  para a fôlha. Na literatura citada encontramos documentação sobre o acréscimo da renda da fotossíntese em fôlhas expostas ao vento. Em plantas aquáticas, o movimento da água tem o mesmo efeito, como se depreende da Fig. 17 (de

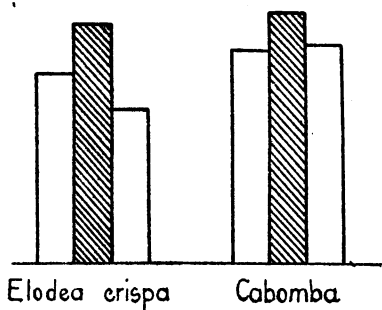


Fig. 17 — Influência do movimento da água sobre a assimilação de plantas submersas. Parte achuriada: rendimento em água movimentada. As partes brancas indicam os valores em água em repouso antes e depois da experiência. Seg. Gessner, 16.

de Gessner, 16). Nas plantas terrestres podem ser — ao nosso ver — muito importantes também as pequenas oscilações do ar, que continuamente ocorrem até em atmosfera que, segundo dados meteorológicos, parece perfeitamente calma.

Esta troca contínua de pequenas massas (pacotes) de ar, estudada na meteorologia desde poucos decênios, não foi considerada devidamente pelos autores em estudos sobre o rendimento da assimilação por análise de gases, mencionados á p. 31. Uma corrente de ar, conduzida artificialmente através de um recipiente, não equivale, como supõem os autores, a uma ventilação ao

ar livre. A justificação de nossa crítica repousa nas próprias observações dos autores. Todos eles mencionam sempre o aumento grande das temperaturas, que ocorre nos recipientes, em relação ao ar livre. Isso só pode significar que a ventilação nos recipientes é, de fato, muito inferior á ventilação exterior, que mantém a temperatura das fôlhas livres mais baixa.

Finalmente, mencionamos ainda o fato que as plantas podem formar certas reservas de  $\text{CO}_2$  de uma maneira ainda inexplicada. No escuro fôlhas vivas e mortas absorvem certas quantidades de  $\text{CO}_2$  (Willstaetter e Stoll, 61; Spoehr e Mc Gee, 55) e, como parece resultar dos estudos de Emerson e Lewis (12), algas unicelulares, como *Chlorella*, também são capazes de acumular reservas de  $\text{CO}_2$ .

### c) — O VENTO

Nas regiões tropicais, onde ventos regulares de grande veemência só existem excepcionalmente, sua importância para a ecologia não é tão grande como em certas regiões extratropicais.



Nestas, os ventos podem impedir o desenvolvimento normal das florestas, especialmente perto dos oceanos e do limite natural das florestas, nas altas montanhas e nas zonas árticas e antárticas (zonas de combate). Por isso, limitamo-nos, aqui, a algumas observações de caráter geral.

A transpiração cuticular e a estomatar são grandemente aumentadas pelo vento. Quando a absorção da água no solo ou a condução através de caules e troncos não pode mais acompanhar as exigências da transpiração, as plantas ou suas partes expostas ao vento sofrem, podendo murchar e até morrer. A velocidade do vento aumenta muito com a distância do solo; as árvores mais altas correm os riscos maiores. Por isso, observamos, em lugares muito expostos, deformações das árvores ou supressão total das mesmas. As plantas arbóreas tornam-se então arbustos ou ainda tipos mais baixos, aconchegados ao solo, formando tapetes característicos dessas zonas de combate.

Acrescenta-se a esses efeitos fisio-morfológicos a influência mecânica dos ventos, que quebram e arrancam fôlhas, galhos e ramos. A própria vegetação refreia os ventos; as copas das árvores e as plantas das margens das florestas são as mais expostas.

A vegetação por seu lado também protege os solos. Onde estes podem ser atacados livremente por ventos fortes, secam superficialmente, seguindo-se abrasão e denudação, de um lado, e formação de dunas de areia ou de depósito de loess, de outro. A Ecologia trata tais fatos especialmente no estudo do litoral e do deserto.

Finalmente, o papel dos ventos no transporte do pólen e na disseminação de sementes e frutos pode ser grande e a distribuição de certas espécies pode ser afetada pela velocidade e pela direção dos ventos da região.

## BIBLIOGRAFIA

- 1 — AZZI, G. — 1938 — O meio physico e a produção agricola. — Rio de Janeiro.
- 2 — BLAGOWESTSCHENSKI, W. A. — 1935 — Ueber den Verlauf der Photosynthese im Hochgebirge des Pamirs. — *Planta*, 24, 276.
- 3 — BOERGER, A. — 1943 — Investigaciones Agronomicas, I, II, III. — Montevideo.
- 4 — BOYSEN-JENSEN, P. und MUELLER, D. — 1929 — Ueber die Kohlensäureassimilation bei Marchantia und Peltigera. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 70, 4.
- 5 — BOYSEN-JENSEN, P. — 1932 — Die Stoffproduktion der Pflanzen. — Jena.
- 6 — BROWN, H. T. and ESCOMBE, F. — 1900 — Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in Plants. — *Philos. Transact. of Roy. Soc. London*, V. 193, p. 223.

- 7 — CANEL, M. — 1938 — Las teorías de Lysenko y su aplicación en el Uruguay. — Rev. Assoc. Ingen. Agron., vol. 10, 1.
- 8 — COARACY, M. FRANCO — 1938 — Sobre a fisiologia dos estômas no cafeeiro *Coffea arabica* L. — An. 1.ª Reunião Sul-Amere. Bot., vol. III.
- 9 — DRAENERT, F. M. — 1901 — Das Höhenklima von Uberaba, Central Brasilien. — Meteor. Ztschr.
- 10 — EHRKE, G. — 1931 — Ueber die Wirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation einiger Meeres — und Suesswasseralgeln. — Planta, 13.
- 11 — EMERSON, R. and LEWIS, CH. M. — 1940, 41 — The quantum efficiency of photosynthesis. — Annual report of the Chairman of the Div. of Plant Biol. — Stanford University.
- 12 — EMERSON, R. and LEWIS, CH. M. — 1941 — Carbon dioxide exchange and the measurement of the quantum yield of photosynthesis. — Am. Journ. Botany, 28, 9. — 1941.
- 13 — EVANS, G. C. — 1939 — Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. — Journ. Ecology, 27, 436.
- 14 — GARNER, W. W. e ALLARD, H. A. — 1920 — Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. — Journ. Agr. Res., 18, 553.
- 15 — GARNER, D. W. — 1937 — Recent work on Photoperiodism. — Bot. Rev., 3, 5.
- 16 — GESSNER, F. — 1937 — Untersuchungen ueber Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen. — Jahrb.f.wiss. Bot., 85, p. 267.
- 17 — GESSNER, F. — 1938 — Die Beziehung zwischen Lichtintensitaet und Assimilation bei submersen Wasserpflanzen. — Jahrb. f.wiss. Bot., 87, 4.
- 18 — GUTTENBERG, H. VON — 1931 — Beitræge zur Kenntnis der Laubblattassimilation in den Tropen. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, XLI, Leyde.
- 19 — HANN, J. — 1908-1911 — Handbuch der Klimatologie. — 3a. ed. — Stuttgart.
- 20 — HACKBARTH, J. — 1935 — Versuche ueber Photoperiodismus bei suedamerikanischen Kartoffelklonen. — Zuechter, 7, 95.
- 21 — HAMNER, K. C. and BONNER, J — 1938 — Periodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. — Bot. Gaz., 100, 388.
- 22 — HARDER, R. — 1923 — Bemerkungen ueber die Variationsbreite des Kompensationspunktes, etc. — Ber.d.deutsch. Bot. Ges., 47, 194.
- 23 — HARDER, R. — 1924 — Ueber die Assimilation von Kaelte- und Waermeindividuen der gleichen Pflanzenspecies. — Jahrb. wiss.Bot., 64, 169.
- 24 — HARDER, R., FILZER, P. und LORENZ, A. — 1931 — Ueber Versuche zur Bestimmung der Kohlensaure-assimilation immergrueener Wuestenpflanzen waehrend der Trockenzeit in Beni Unif (algerische Sahara). — Jahrb. f. wiss. Bot., 75, 1.
- 25 — HARDER, R. — 1930, 1933 — Ueber die Assimilation der Kohlensaure bei konstanten Aussenbedingungen, I, II. — Planta, 11, 2 e 20, 4.
- 26 — HOLDHEIDE, W., HUBER, J. und STOCKER, O. — 1936 — Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Assimilationsgrosse von Landpflanzen. — Ber.d.deutsch. Bot. Ges., 54, 168.

- 27 — IMPERIAL BUREAU OF PLANT GENETICS — 1935 — Vernalization and Phasic Development of Plants. — Bull. 17. — Aberystwyth and Cambridge.
- 28 — IMPERIAL BUREAU OF PLANT GENETICS — 1936 — The South American Potatoes and their breeding value. — Aberystwyth and Cambridge.
- 29 — JOHNSTON, E. S. and MYERS, J. E. — 1943 — Photosynthesis. — Annual Review of Biochemistry, XII, p. 473.
- 30 — KOEPPEN, W. — 1931 — Grundriss der Klimakunde. — Berlin e Leipzig.
- 31 — KOSTYTSCHEW, S. und KARDO-SYSSOIEWA, H. — 1930 — Untersuchungen ueber den Tagesverlauf der Photosynthese in Zentralasien. — Planta, 11, 117.
- 32 — KRAMER, P. J. — 1936 — Effect of variation in length of day on growth and dormancy of trees. — Plant Physiol., 11, 127.
- 33 — LANDOLT-BOERNSTEIN — 1923 — Physikalisch-Chemische Tabellen., 5.a ed., Berlin.
- 34 — LUNDEGARDH, H. — 1924 — Der Kreislauf der Kohlensaure in der Natur.
- 35 — LUNDEGARDH, H. — 1930 — Klima und Boden. — Jena.
- 36 — MAXIMOV, N. A. — 1935 — The plant in relation to water. — London.
- 37 — MAXIMOV, N. A. — 1938 — Plant Physiology. — New York and London.
- 38 — MELCHERS, G. — 1937 — Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. — Biol. Centralbl., 57, 568.
- 39 — MELCHERS, G. und LANG, A. — 1941 — Weitere Untersuchungen zur Frage der Blühhormone. — Biol. Centralbl., 61, 16.
- 40 — MILANKOVITSCH, M. — 1930 — Mathematische Klimalehre. — Berlin.
- 41 — MITCHELL, J. W. — 1935 — A method of measuring respiration and carbon fixation under controlled environmental conditions. — Bot. Gaz., 97, 376.
- 42 — MOENCH, I. — 1937 — Untersuchungen ueber die Kohlensaurebilanz von Alpenpflanzen am natuerlichen Standort. — Jahrb. f. wiss. Bot., 85, 506.
- 43 — MOSCHKOV, B. S. — 1935 — Photoperiodismus und Frostharte ausdauernder Gewaechse. — Planta, 23, 774.
- 44 — MUELLER, D. — 1928 — Die Kohlensaureassimilation bei arktischen Pflanzen, etc. — Planta, 6, 22.
- 45 — NUTMAN, F. J. — 1937 — Studies of the Physiology of *Coffea arabica*, I e II. — Ann. Botany, 1, 3 e 4.
- 46 — RASUMOV, V. J. — 1935 — Ueber die Lokalisierung der photoperiodischen Reizwirkung. — Planta, 23, 284.
- 47 — RAWITSCHER, F. — 1940 — Introdução ao Estudo da Botanica, 1a. Parte. — São Paulo.
- 48 — RAWITSCHER, F. — 1942 — Problemas de Fitoecologia com considerações especiaes sobre o Brasil meridional. Bol. Fac. Fil. Sc. e Letr. São Paulo. Botanica N.º 3.
- 49 — RAWITSCHER, F., FERRI, MARIO G. — 1942 — Observações sobre a metodologia para o estudo da transpiração cuticular em plantas brasileiras, especialmente em *Cedrela Fissilis*. — Bols. Fac. Fil. Cienc. e Letras, Botanica, 3.
- 50 — RAWITSCHER, F., FERRI, MARIO G. e RACHID, M. — 1943 — Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil meridional. — An. Acad. Bras. Cienc., XV, 4.

- 51 — ROODENBURG, J. W. M. — 1937 — Der Einfluss der Tageslaenge im Zusammenhang mit kuenstlichen Pflanzenbeleuchtung im Winter. — Ber. d. deutsch. bot. Ges., 55, 5.
- 52 — SACHS, J. — 1884 — Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernaehrungs-thaetigkeit der Blaetter. — Arb. d. Bot. Inst. in Wuerzburg, III, H. 1, p. 1.
- 53 — SCHANDERL, H. und BOSIAN, G. — 1939 — Ueber einige Verbesserungen an der CO<sub>2</sub> Bestimmungsapparatur nach Holdheide-Huber-Stocker. — Ber. d. deutsch. Bot. Ges., 57, 75.
- 54 — SCHIMPER, A. F. W. — 1935 — Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. — 3a. ed. alemã completada por von Faber.
- 55 — SPOEHR, H. A. and MC GEE, I. M. — 1924 — Absorption of Carbon dioxide, the first step in photosynthesis. Science (N. Y.), 59, 513.
- 56 — STALFELT, M. G. — 1935 — Die Spaltoeffnungsweite als Assimilationsfaktor. — Planta, 23, 715.
- 57 — STOCKER, O. — 1935 — Assimilation und Atmung westjavanischer Tropenbaeume. — Planta, 24, 402.
- 58 — VAN DER PAAUW, F. — 1932 — The indirect action of external factors on photosynthesis. — Rec. d. Trav. Bot. Néerlandais, 29, 497.
- 59 — WARBURG, O. und NEGELEIN, E. — 1923 — Ueber den Einfluss der Wellenlaenge auf den Energieumsatz bei der Kohlensaeureassimilation. — Zeitschr. phys. Chem., 106, 191.
- 60 — WIESNER, J. — 1907 — Der Lichtgenuss der Pflanzen. — Leipzig
- 61 — WILLSTAETTER, R. und STOLL, A. — 1918 — Untersuchungen ueber die Assimilation der Kohlensaeure. — Berlin.