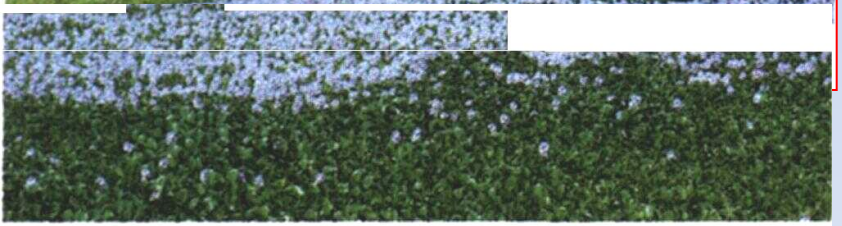
Ecofisiologia de Espécies Vegetais

O Processo de Sucessão Ecológica

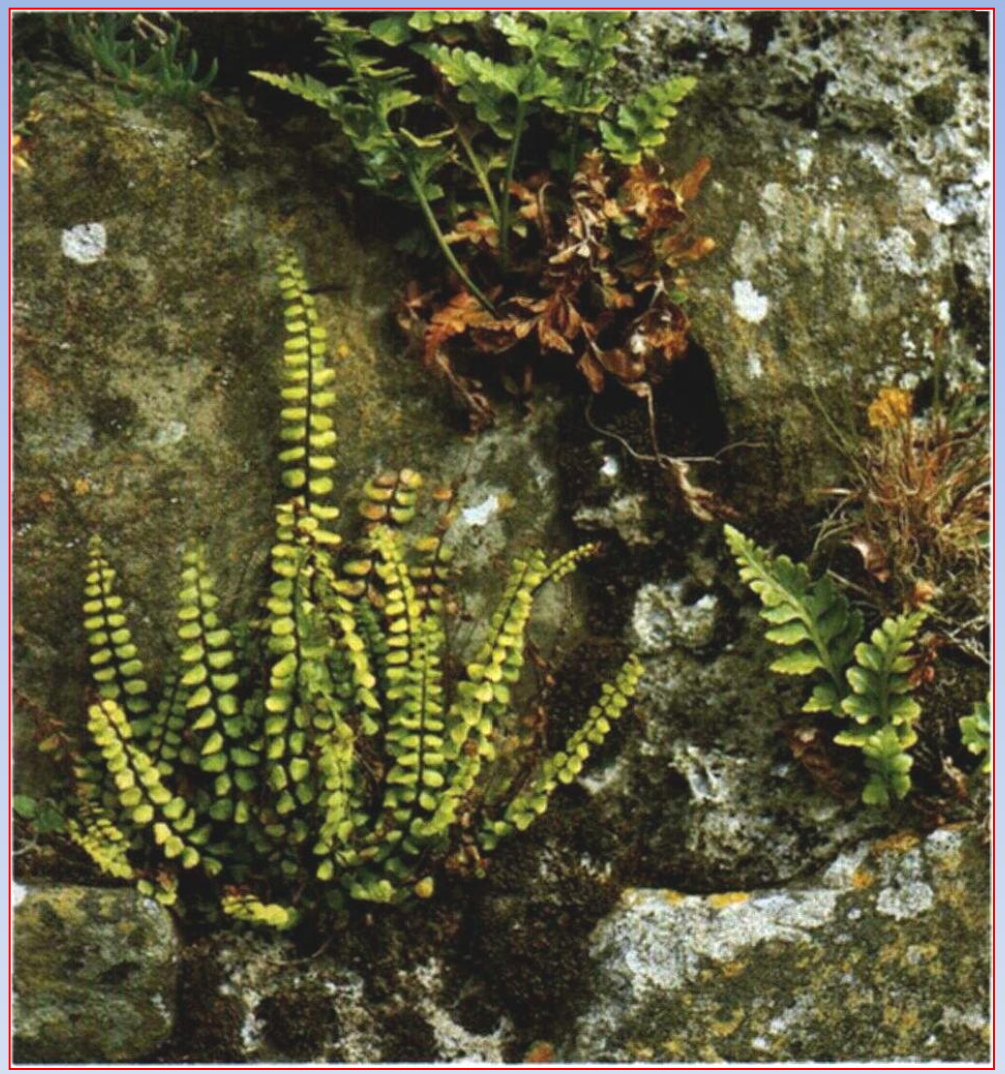
(a)

(b)



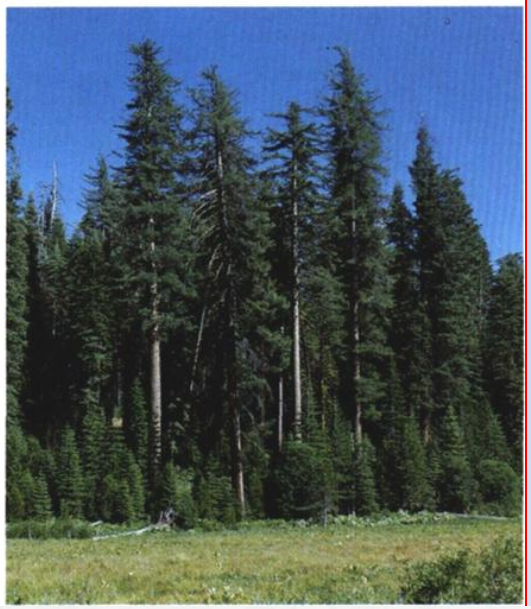
29.11

(a) *Vegetação emergente cresce ao longo da margem de uma lagoa.* (b) *Plantas aquáticas com folhas flutuantes, tais como a* Nymphaea odorata, *crescem na superfície de uma lagoa e eventualmente sufocam as plantas presas no fundo.* (c) *Aguapés* (Eichhornia crassipes) *desempenham um papel semelhante em ambientes mais quentes.* (d) *Gramíneas e ciperáceas paludosas e taboa* (Typha spp.) *crescendo no leito de uma lagoa antiga, continuam o processo de sucessão.*



29.12
Um estágio inicial de sucessão. Os liquens começaram a decompor as rochas, enquanto que as pteridófitas e briófitas estão acumulando solo em uma pequena fenda.

(a)



29.14

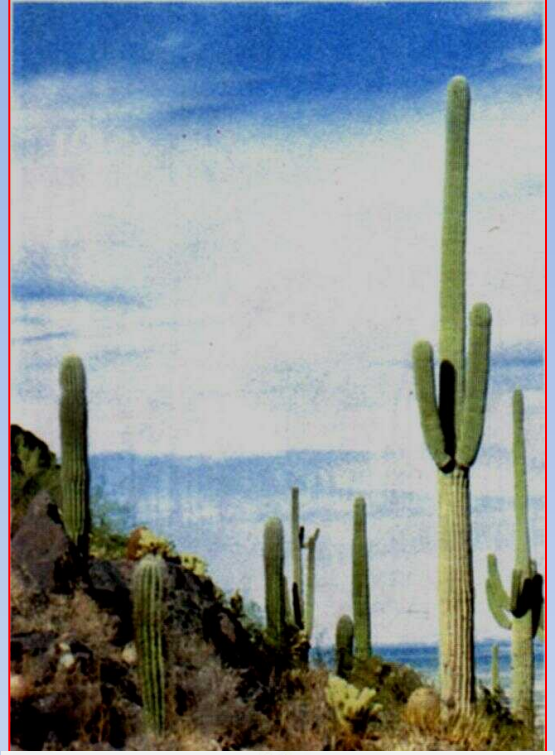
(a) *Quando o fogo se espalha por uma floresta, a recolonização — com regeneração a partir da vegetação vizinha e não incendiada — é iniciada. Algumas plantas produzem brotos na base, outras formam-se abundantemente a partir de sementes na área queimada. Em um grupo de pinheiros, os estróbilos não se abrem para liberar suas sementes enquanto não forem expostos ao fogo.* (b) *Pinheiros* (Pinus lambertiana) *no Parque Nacional de Yosemite, na Califórnia. Com a prevenção das queimadas na floresta por iniciativa humana, os pinheiros estão sendo substituídos por outras árvores, tais como* Abies concolor, *árvores vistas aqui crescendo na base de árvores de* Pinus lambertiana.

(a)

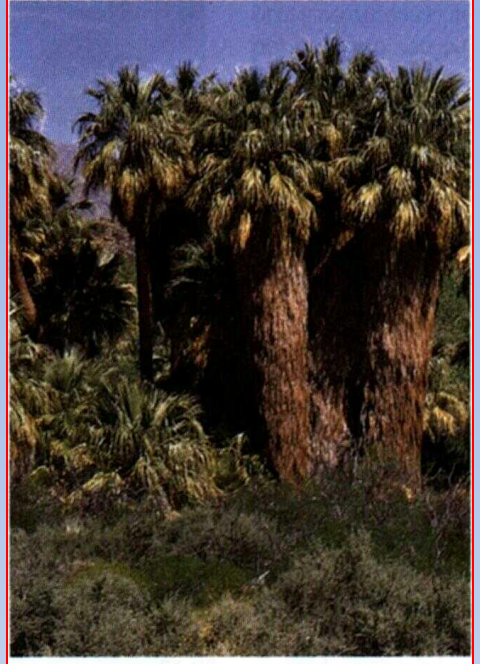
(b)

29.15

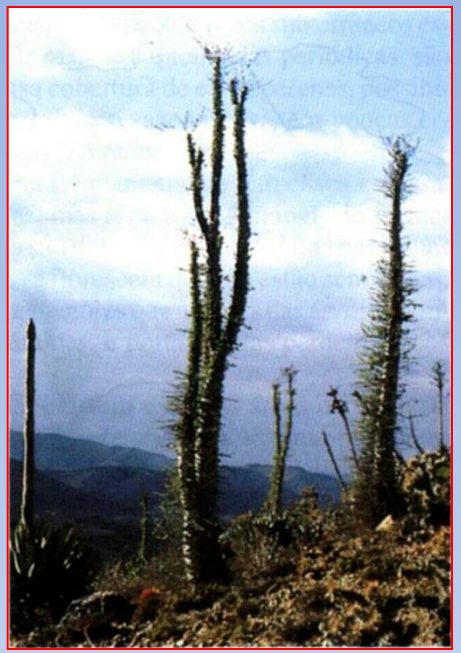
A mais recente e violenta erupção do Monte Santa Helena, no Estado de Washington, aconteceu em 18 de maio de 1980. (a) *O que tinha sido uma floresta produtiva de* Pseudotsuga menziesii, Tsuga heterophylla, Abies amabilis *e* A. procera *foi varrida por uma forte corrente lateral de ar.* (b) *Numa área de mais de 60 quilômetros quadrados, foi depositada uma profunda camada de detritos vulcânicos.* (c) *Durante o verão de 1981, muitas plantas perenes, como* Epilobium angustifolium, *mostrado aqui, rebrotaram de uma área desmatada coberta de cinzas em colinas íngremes, onde a erosão removeu a camada superior de cinzas. Embora exista uma floresta derrubada ao fundo, a área de rebrotamento luxuriante é uma antiga área desmatada onde* Epilobium angustifolium *se tornou bem estabelecido antes da erupção.* (d) Pseudotsuga menziesii *e muitas outras plantas com sementes dispersas pelo vento recolonizaram áreas que tinham sido tão profundamente cobertas por detritos vulcânicos que as plantas abaixo delas foram mortas. Esta fotografia foi tirada em 1984.*

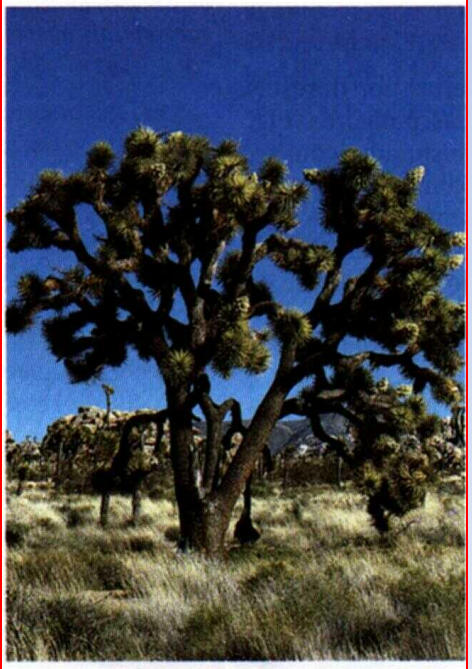


(a)

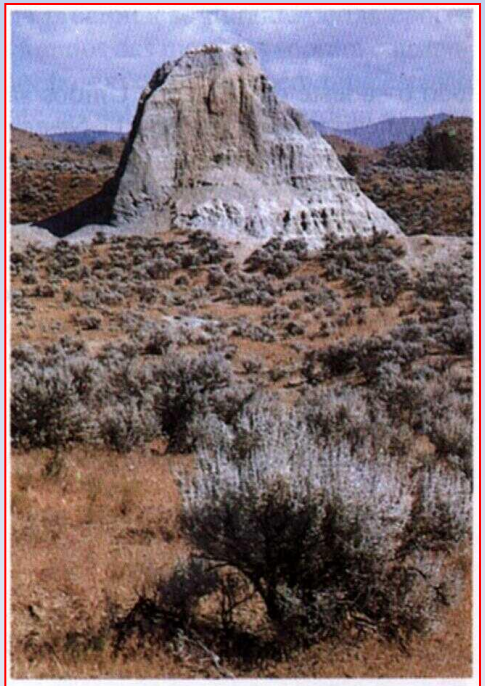


(b)





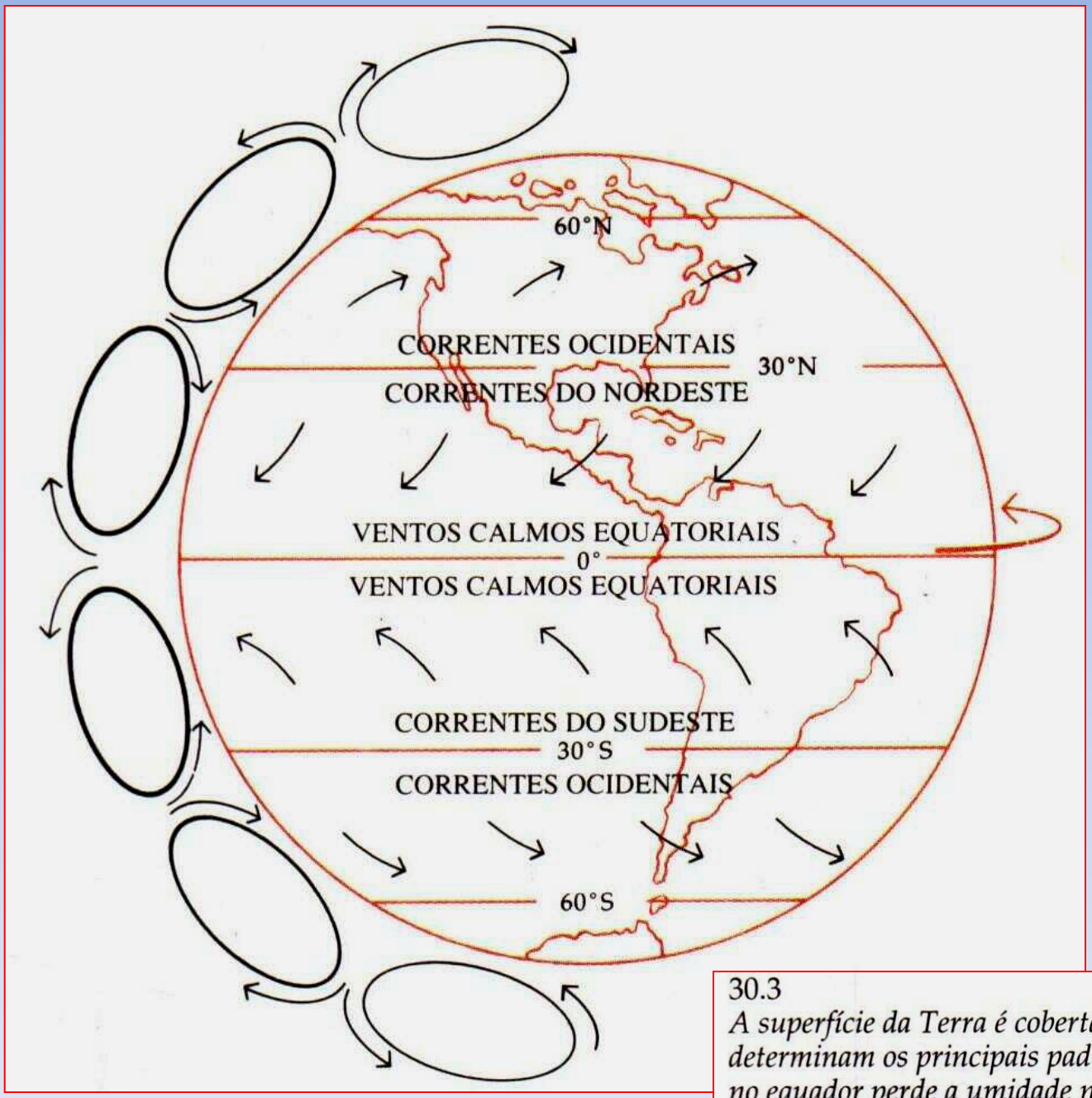
(d)



(e)

30.14
*Plantas de deserto. (a) Comunidade de cactos saguaro (*Carnegiea gigantea*) e cactos* barrel (Ferocactus) *no deserto de Sonora, no sul do Arizona. (b) Palmeiras de Washington (*Washingtonia filifera*) crescendo ao longo de um riacho no Palm Canyon, no deserto de Sonora, no sul da Califórnia. (c) Deserto costeiro da Baixa Califórnia, México, que recebe muito da sua umidade do nevoeiro, dominado por* Fouquieria columnaris, *antigamente chamada* Idria, *e agaves (*Agave shawii*). (d) Árvores de Josué (*Yucca brevifolia*) no Monumento Nacional Joshua Tree, no deserto de Mojave, no sul da Califórnia. (e) Deserto da Grande Bacia, dominado por* Artemisia tridentata, *na Bacia John Day, no leste de Oregon*

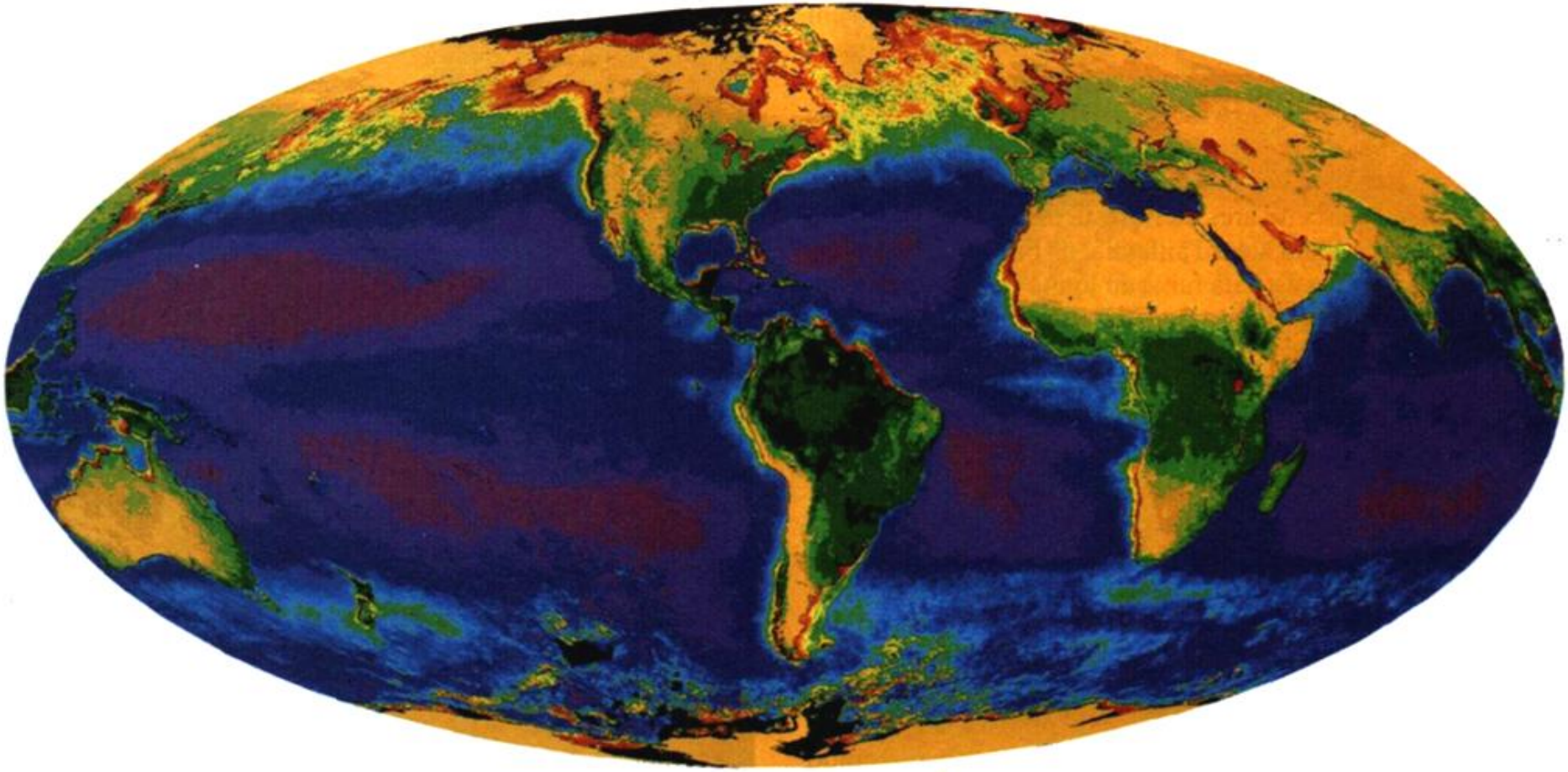
30.15
Uma das plantas mais características dos desertos de Mojave, Sonora e Chihuahua, da América do Norte, é o arbusto de creosoto (Larrea divaricata). *Os arbustos de creosoto no deserto Mojave podem formar clones circulares ou elípticos, devido à produção de novos ramos na periferia das coroas do caule e à segmentação e morte dos segmentos mais velhos, resultando num anel de arbustos satélites ao redor de uma área central nua. Estes últimos usualmente reúnem um acúmulo de areia, que pode alcançar uma profundidade de cerca de meio metro e pode funcionar como um meio de armazenamento de água, contribuindo com isso para a sobrevivência dos arbustos de creosoto nos períodos de seca. Alguns clones podem atingir idades extremas: estima-se que o Clone King, mostrado aqui, tenha aproximadamente 12.000 anos. Tais clones antigos começaram a partir de sementes que germinaram próximo ao final da última expansão glacial.*



Principais Correntes de Ar no Planeta Terra

Efeitos sobre o clima e sobre a produtividade dos ecossistemas

30.3
A superfície da Terra é coberta por faixas de correntes de ar, que determinam os principais padrões de vento e chuva. O ar ascendente no equador perde a umidade na forma de chuva, e o ar descendente nas latitudes de 30° norte e sul é responsável pelos grandes desertos encontrados nessas latitudes.



30.4
A produtividade biológica da Terra, reconstruída a partir de três anos de dados de um satélite da NASA. As florestas úmidas e outras áreas altamente produtivas são verde-escuras e os desertos, amarelos. Mais de dois terços de toda produtividade biológica ocorrem na terra, o restante no mar. A concentração de fitoplâncton, que consiste em protistas fotossintéticos, é representada por uma escala que vai do vermelho (máxima produtividade) para o laranja, amarelo, verde e azul (mínima produtividade).

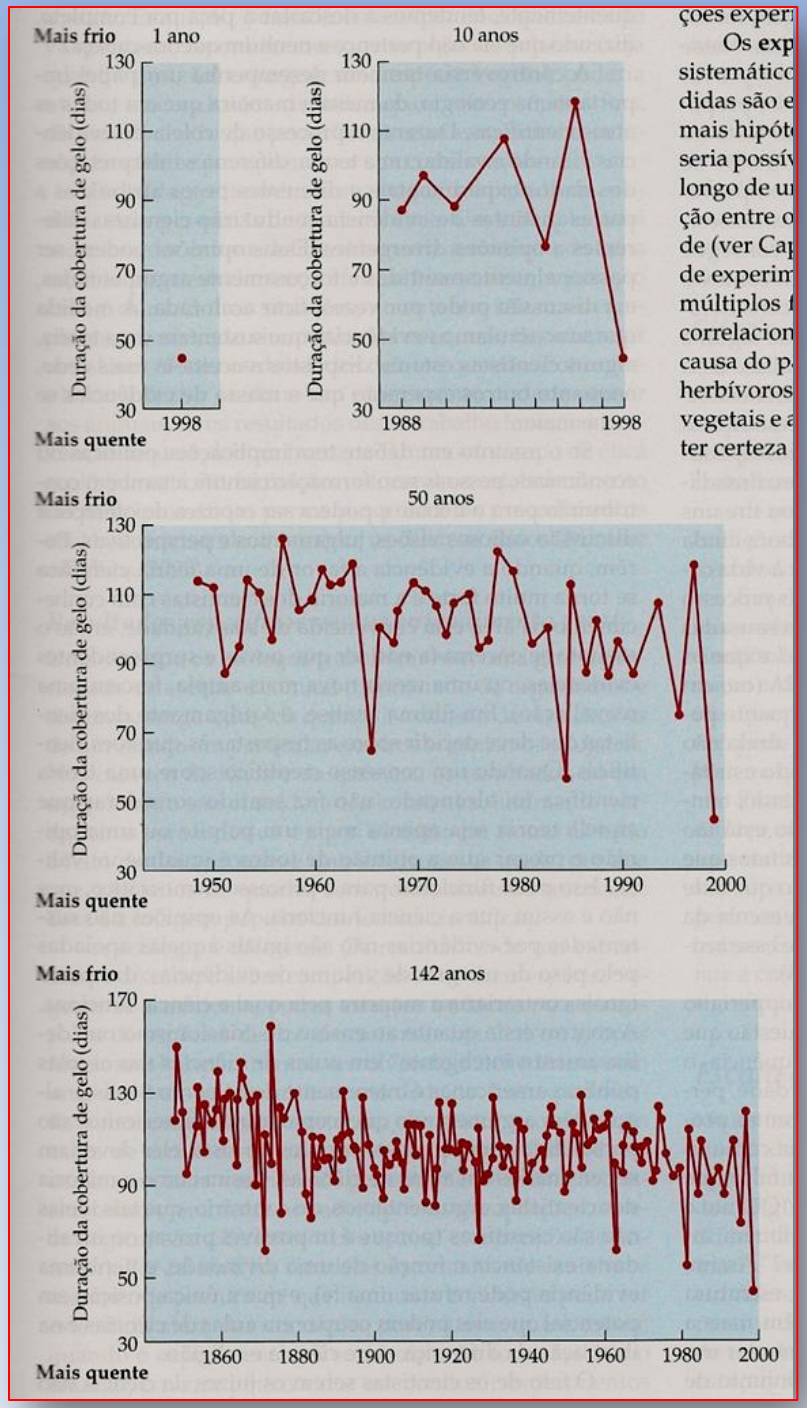


Figura 1.3 As observações repetidas no tempo e no espaço podem revelar informações não-aparentes a partir de uma ou poucas observações. Como exemplo, registros da duração da cobertura de gelo do Lago Mendota, Wisconsin, foram mantidos por mais de 142 anos. A informação para um único ano significa pouco, mas a expansão temporal do número de observações mostra que 1998 foi o inverno mais quente em 10 anos; existe um ciclo de invernos mais amenos recorrentes a cada poucos anos (o que agora se sabe ser o resultado da Oscilação Sulina do El Niño; ver Capítulo 18); e de uma forma geral, os invernos em Wisconsin são mais quentes agora do que eram 142 anos atrás (segundo Magnuson et al., 2001).

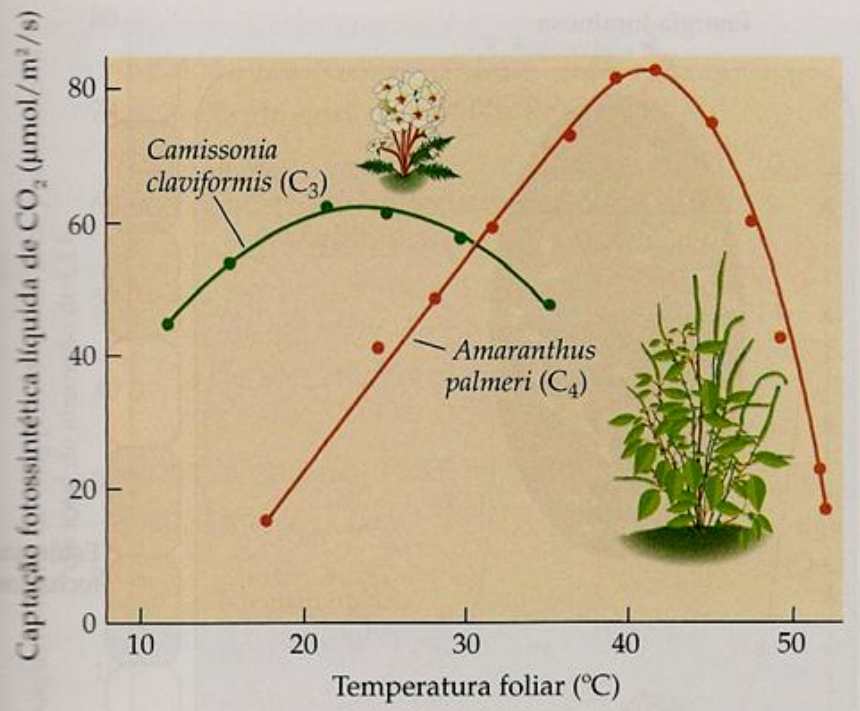


Figura 2.11 Taxas fotossintéticas, em temperaturas diferentes, de uma planta C_3 de deserto, *Camissonia claviformis* (Onagraceae), que cresce principalmente durante o inverno e início de primavera, e de *Amaranthus palmeri* (Amaranthaceae), uma planta C_4 do mesmo hábitat, que cresce principalmente no verão. A taxa máxima de fotossíntese ocorre a aproximadamente 23°C na planta C_3 e aproximadamente 42°C na planta C_4 (segundo Ehleringer, 1985).

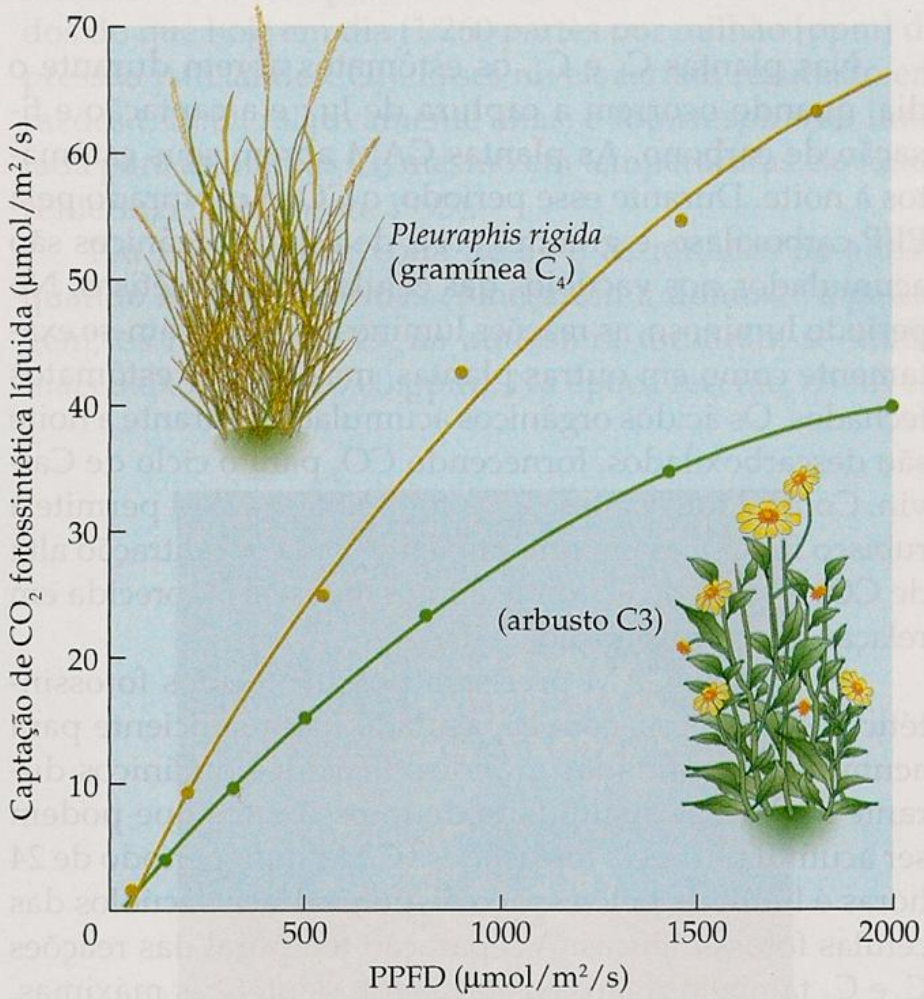


Figura 2.12 Resposta fotossintética à intensidade luminosa (fóton fotossintético de densidade de fluxo; PPFD, *photosynthetic photon flux density*) em uma gramínea C_4 de deserto, *Pleuraphis rigida* (Poaceae), e um arbusto C_3 de deserto, *Encelia farinosa* (Asteraceae), do oeste dos EUA. Em luz solar plena (aproximadamente 2.000 µmol/m²/s), as folhas do arbusto C_3 atingem o ponto de saturação da luz, ao passo que as folhas da gramínea C_4 não (segundo Nobel, 1983).

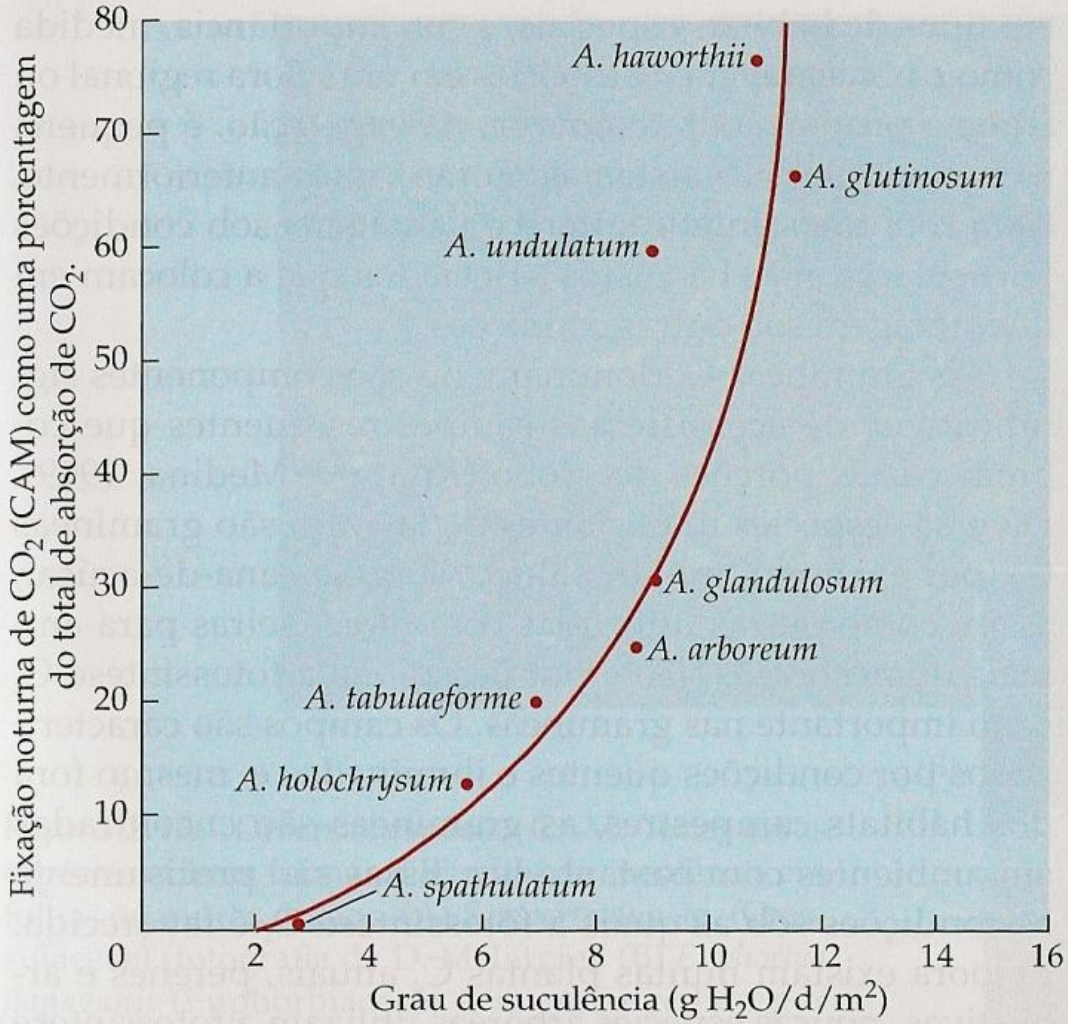


Figura 2.14 Relação entre suculência foliar (gramas da água em folhas hidratadas por unidade de área foliar) e a porcentagem de absorção de CO_2 que ocorre via CAM, entre espécies do gênero *Aeonium* (Crassulaceae). As plantas com folhas mais espessas e mais suculentas exibem à noite uma proporção maior de sua absorção total de CO_2, utilizando o mecanismo CAM. (Segundo Larcher, 1995)

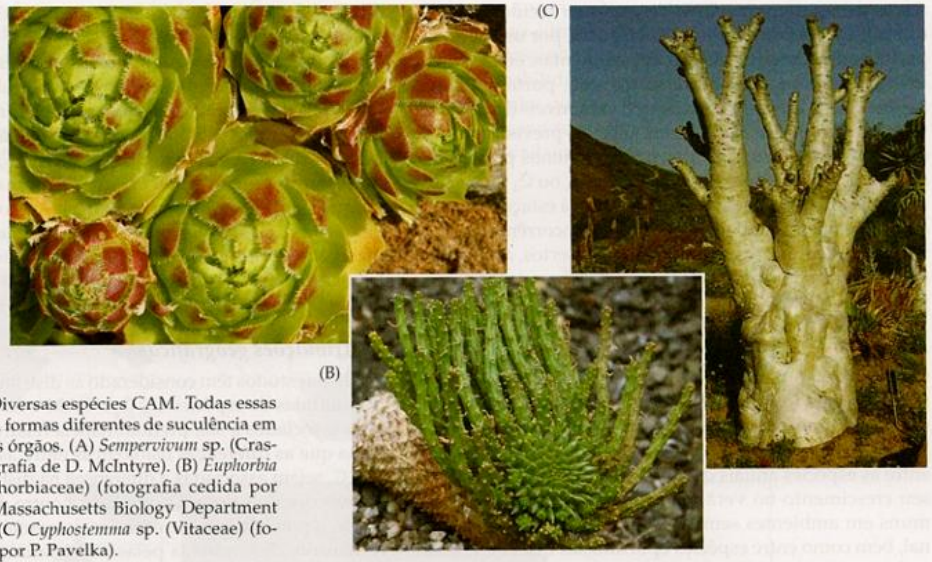


Figura 2.16 Diversas espécies CAM. Todas essas espécies exibem formas diferentes de suculência em folhas ou outros órgãos. (A) *Sempervivum* sp. (Crassulaceae) (fotografia de D. McIntyre). (B) *Euphorbia flanaganii* (Euphorbiaceae) (fotografia cedida por University of Massachusetts Biology Department Greenhouses). (C) *Cyphostemma* sp. (Vitaceae) (fotografia cedida por P. Pavelka).

mente restritos à zona que recebe umidade como neblina costeira. Por que as plantas CAM não ocorrem nos desertos mais áridos? Sob condições extremas, o crescimento rápido é fortemente favorecido durante os períodos imprevisíveis de disponibilidade de água (Figura 17.25), e as plantas CAM geralmente não têm a capacidade de crescer rapidamente. Um outro fator pode ser a capacidade de sobreviver durante secas muito prolongadas. A respiração celular e a perda de água seriam menores em uma planta completamente dormente sem partes fotossintéticas acima da superfície do solo do que em uma planta suculenta. Mesmo com os estômatos fechados, minúsculas quanti-

Figura 2.17 CAM epifíticas. (A) *Guzmania monostachya* (Bromeliaceae), crescendo como epífita sobre o tronco de uma árvore (fotografia cedida por W. S. Judd). (B) *Tillandsia usneoides* (barba-de-velho, Bromeliaceae), uma espécie epifítica que pende sobre ramos de árvores de grande porte no sudeste dos EUA (fotografia de S. Scheiner).

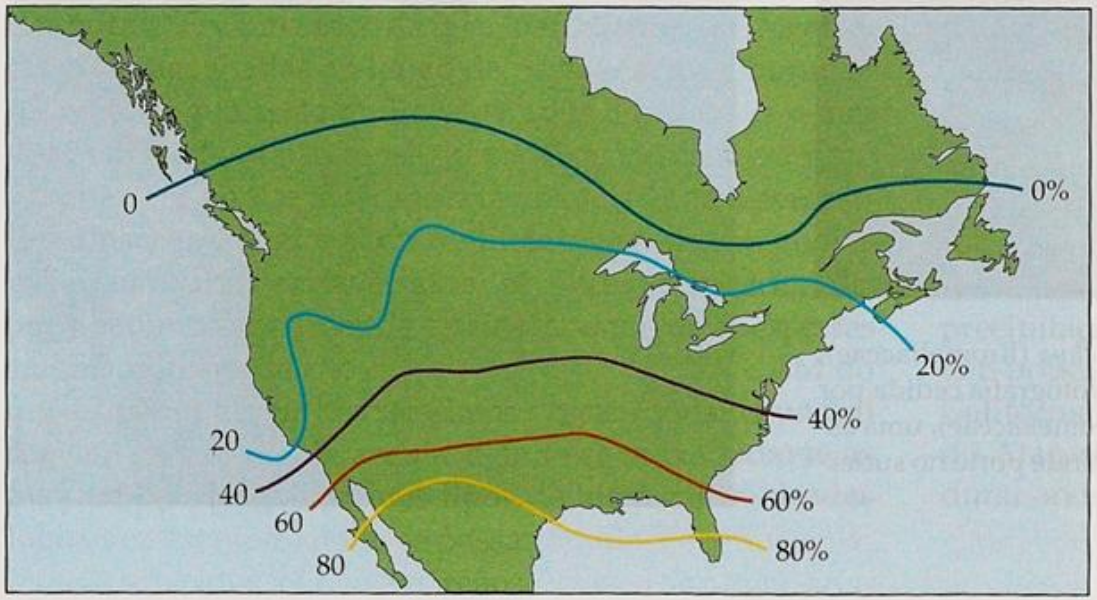


Figura 2.18 Distribuição de espécies de gramíneas C4 como porcentagem da flora total de gramíneas de um lado a outro da América do Norte (dados de Teeri e Stowe, 1976).

TABELA 2.2 Comparação entre folhas de sol e folhas de sombra de *Fagus sylvatica* (faia, Fagaceae)

Caráter	Folhas de sol	Folhas de sombra
Densidade estomática (número/mm^2)	214 ± 26	144 ± 11
Espessura foliar (µm)	185 ± 12	93 ± 5
Área foliar (cm^2)	29 ± 4	49 ± 7
Massa fresca (g)	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,1
Massa seca (g)	0,24 ± 0,03	0,12 ± 0,02
Conteúdo de água (% massa fresca)	53 ± 4	70 ± 5
Clorofila total (mg/g massa seca)	6,6 ± 2	16,1 ± 2
Clorofila total com base na área foliar (mg/100 cm^2)	5,5 ± 1,8	3,9 ± 0,4

Fonte: Lichtenthaler et al., 1981.
Nota: Os valores são médias de 9 folhas ± o desvio-padrão.

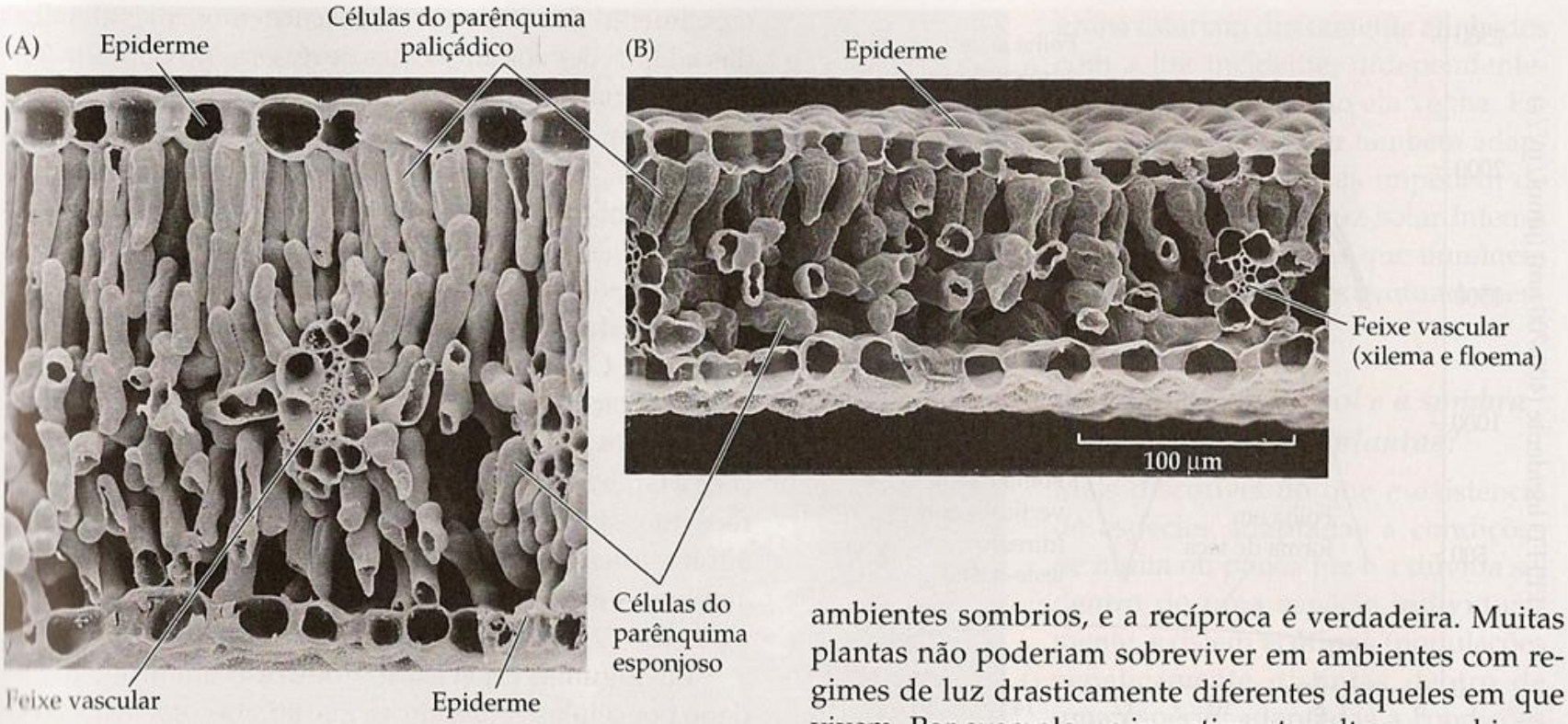


Figura 2.21 Eletromicrografias de secções transversais de *Thermopsis montana* (Fabaceae) crescendo em dois ambientes luminosos diferentes. (A) Folha de sol. (B) Folha de sombra. Observe que a folha de sol é muito mais espessa e que as células do seu parênquima paliçádico são muito mais longas do que na folha de sombra (micrografias cedidas por T. Vogelmann).

ambientes sombrios, e a recíproca é verdadeira. Muitas plantas não poderiam sobreviver em ambientes com regimes de luz drasticamente diferentes daqueles em que vivem. Por exemplo, os investimentos altos em rubisco e clorofila e as taxas de respiração mais altas que costumam caracterizar as folhas de plantas de ambientes com muita luz não seriam sustentáveis em ambientes profundamente sombrios.

Ao contrário das diferenças gerais entre folhas de sol e

bientes altamente iluminados e as de plantas de hábitats sombrios são similares em muitos aspectos aos contrastes entre folhas de sol e de sombra produzidas pelo mesmo indivíduo. As espécies adaptadas a hábitats expostos à luz com frequência expõem-se a custos ou possuem especializações que as colocariam em desvantagem em

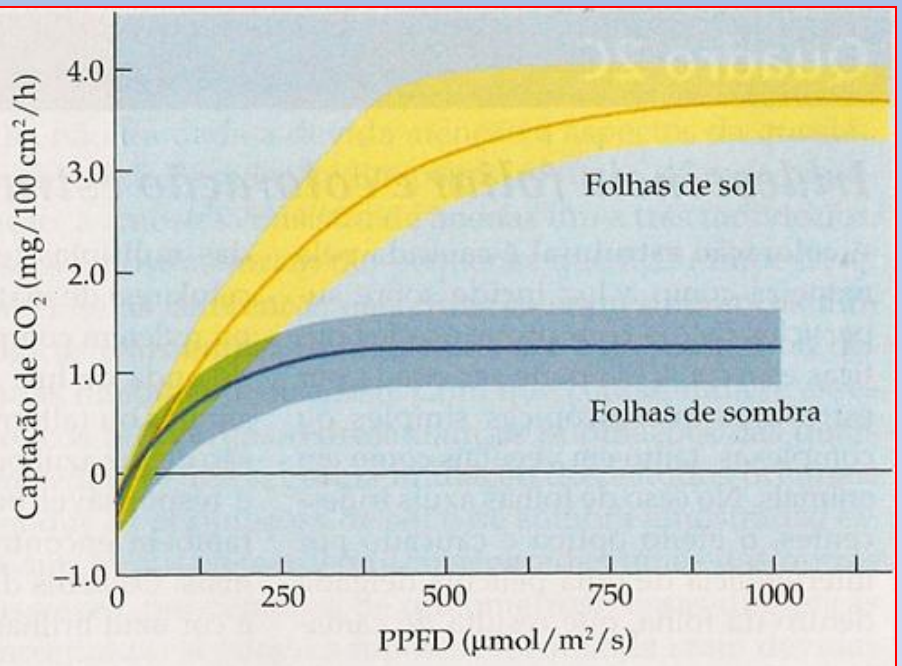


Figura 3.22 Captação fotossintética de CO_2 em resposta à intensidade de luz, para folhas de sol e de sombra de *Fagus sylvatica* (faia, Fagaceae) com base na área foliar (mg CO_2/100 cm^2/h), mostrando o ponto médio e a amplitude para nove folhas de sol diferentes e nove folhas de sombra diferentes. As folhas de sol alcançam o ponto de saturação da luz em intensidades luminosas muito mais altas, e as suas taxas fotossintéticas máximas são muito mais elevadas (segundo Lichtenthaler et al., 1981).

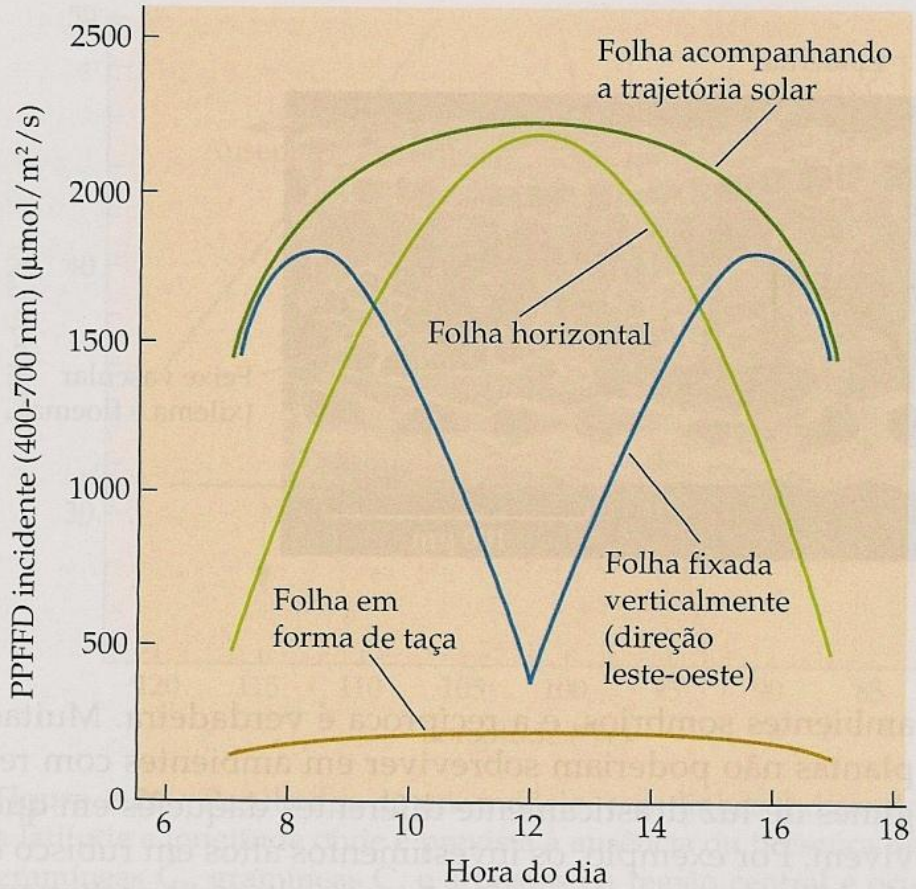


Figura 2.23 Quantidade de luz utilizável fotossinteticamente, no curso de um dia de meio de verão no deserto, junto à superfície foliar ("PPFD incidente"), por uma folha que acompanha a trajetória solar, uma folha fixada em posição horizontal (em que a luz recebida no início da manhã e no final da tarde é pronunciadamente reduzida), uma folha fixada em posição vertical (em que a luz recebida durante o meio do dia é pronunciadamente reduzida) e uma folha em forma de taça. A folha que acompanha a trajetória foliar recebe ao menos 38% mais luz do que as folhas fixadas horizontalmente ou verticalmente (segundo Ehleringer, 1985).

Figura 2.24 Manchas de sol sobre folhas de *Geonoma cuneata* (Arecaceae), no sub-bosque de uma floresta tropical (fotografia cedida por R. Chazdon).

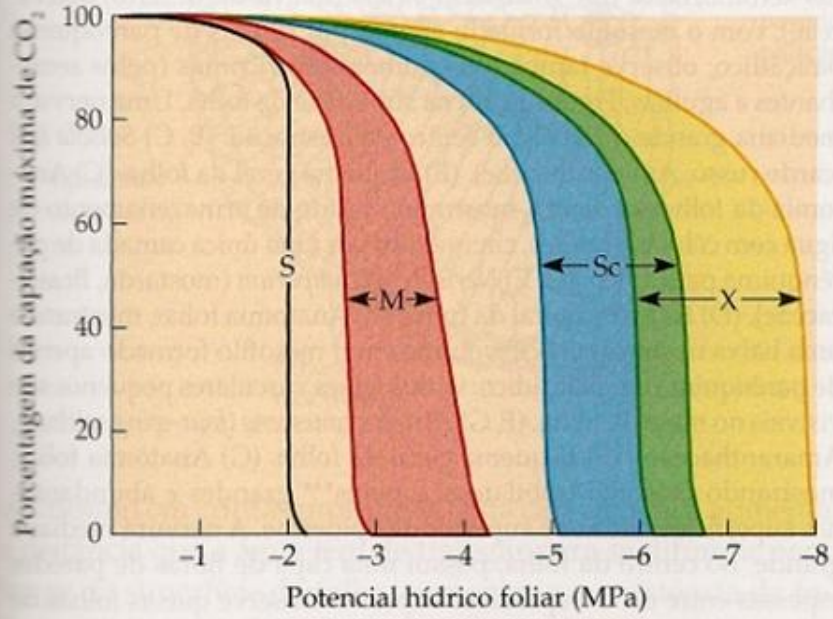
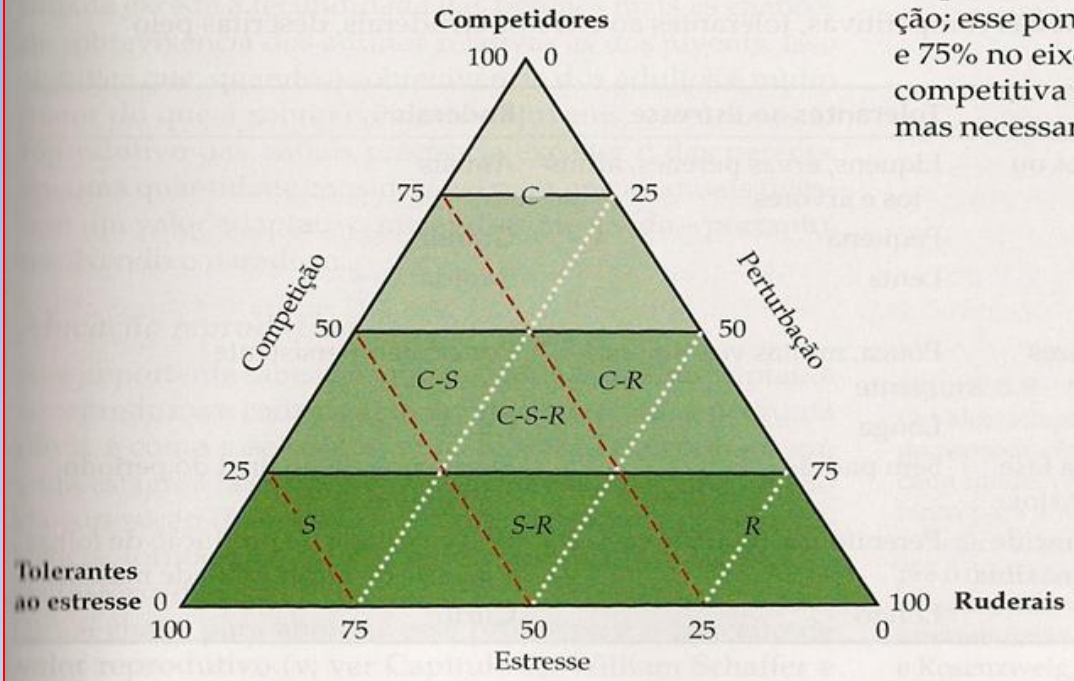


Figura 3.10 Os estômatos respondem ao declínio no potencial hídrico da folha: dependendo da espécie e do hábitat, fecham-se rapidamente, à medida que o solo seca, ou mais lentamente; isso resulta em uma redução na fotossíntese. O gráfico mostra o declínio na taxa fotossintética, expressa como porcentagem da captação máxima de CO_2, à medida que decresce o potencial hídrico foliar, em plantas com diferentes estratégias. Com o estabelecimento da seca, as suculentas (S) fecham seus estômatos mais prontamente; os mesófitos, M, são os próximos (faixa de valores de potencial hídrico mostrada com sombreamento vermelho); plantas escleró-filas, Sc, (árvores e arbustos do Mediterrâneo e de outros climas semi-áridos, sombreamento azul e verde), xerófitos, X, (dicotile-dôneas herbáceas, gramíneas e arbustos de desertos e de outros ambientes muito áridos, sombreamento verde e amarelo) fecham seus estômatos em valores mais negativos. As plantas esclerófilas e os xerófitos têm valores que se sobrepõem parcialmente (segundo Larcher, 1995).

---

* N. de R. T. Na literatura especializada sobre anatomia vegetal, essas células são referidas como idioblastos que contêm **cistólitos** (ver, por exemplo, Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*).



ção; esse ponto também possui os valores de 75% no eixo *S* e 75% no eixo *R*. A seleção para o aumento da capacidade competitiva deslocaria a população ao longo do eixo *C*, mas necessariamente reduziria sua tolerância ao estresse e

Figura 8.7 Modelo triangular, ou *C-S-R*, de Grime (1977). Cada lado do triângulo mede a importância de um fator determinante (competição, estresse ou perturbação), em relação ao seu valor máximo possível. Cada linha dentro do triângulo indica valores iguais de importância de cada um desses fatores seletivos. Populações vegetais em valores extremos de um dos fatores (os vértices do triângulo) são identificadas como competidoras, tolerantes ao estresse ou ruderais. As iniciais nas regiões internas são descritivas: por exemplo, plantas perto do centro possuem estratégias que refletem a seleção em todos os três fatores, enquanto aquelas à esquerda ("*C-S*") são submetidas à seleção *C* e *S*.

Espécies Ruderais: comunidades vegetais que se desenvolvem em ambientes fortemente perturbados pela ação humana.

TABELA 8.1 Algumas características de plantas competitivas, tolerantes ao estresse e ruderais, descritas pelo modelo triangular de Grime

	Competitivas	Tolerantes ao estresse	Ruderais
Formas de crescimento	Ervas perenes, arbustos ou árvores	Líquens, ervas perenes, arbustos e árvores	Anuais
Produção de sementes	Pequena	Pequena	Grande
Taxa de crescimento potencial máxima	Rápida	Lenta	Rápida
Serrapilheira	Abundante, muitas vezes persistente	Pouca, muitas vezes persistente	Pouca, não-persistente
Longevidade da folha	Curta	Longa	Curta
Fenologia do florescimento	Florescimento perto da fase de produtividade máxima	Sem padrão	Florescimento no final do período favorável
Fenologia vegetativa	Produção de folhas coincide com produtividade máxima	Perenifólias; padrões variados	Breve período de produção de folhas na fase de produtividade máxima
Tempo de vida	Longo	Longo	Curto

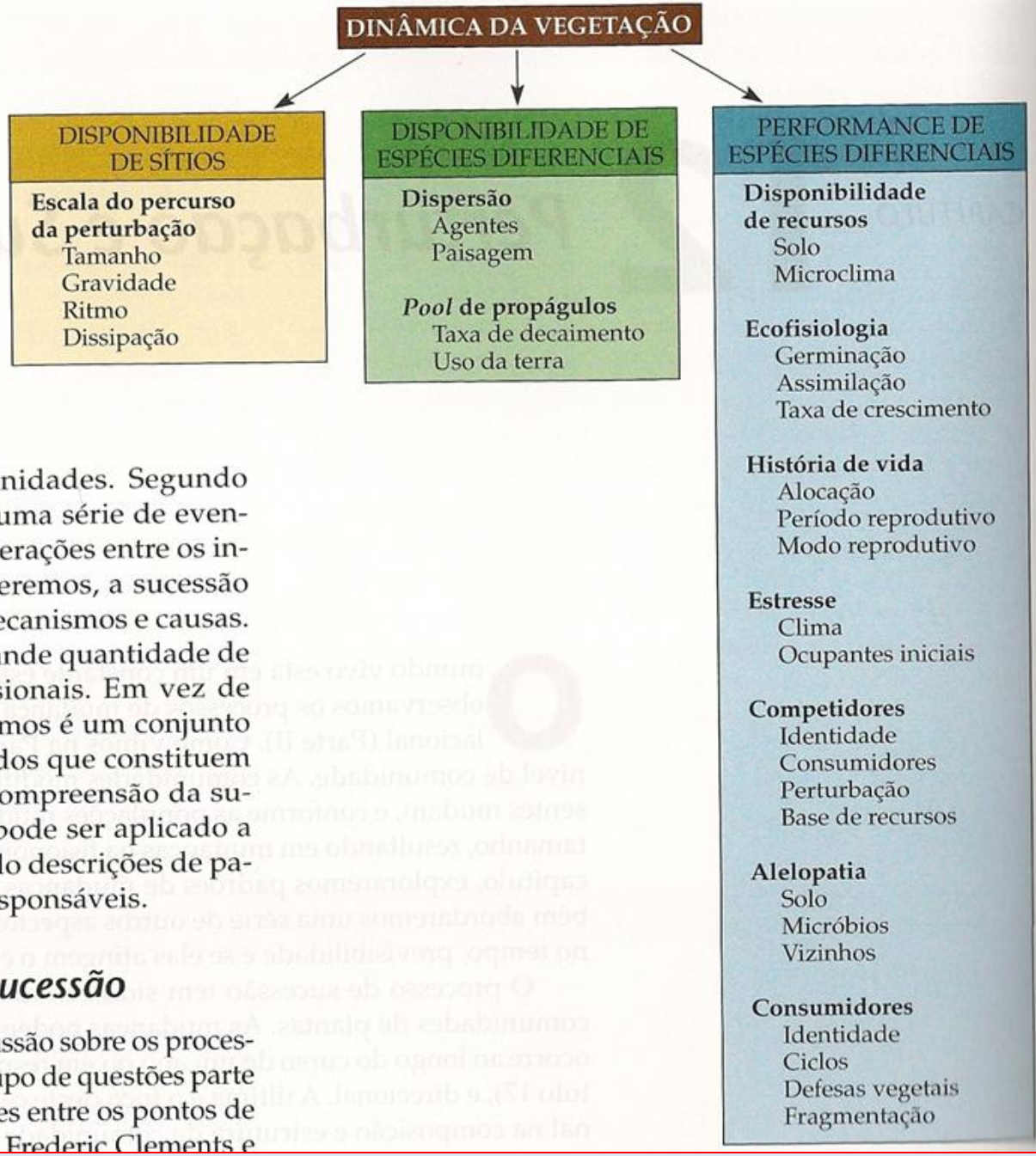
Figura 10.11 *Centaurea maculosa* (a espécie com flores rosa-púrpura cobrindo o primeiro plano da encosta), uma invasora amplamente difundida nas pastagens do oeste da América do Norte. (fotografia cedida por G. C. Thelen.)

nte a alelopatia requer
ração e a liberação dos
uidas de experimentos

Alelopatia

As plantas afetam quimicamente seu ambiente de várias maneiras, alterando o balanço de nutrientes no solo, acidificando a rizosfera (ver Capítulo 4), secretando materiais e liberando partes. Tem sido sugerido que uma maneira de as plantas alterarem seu ambiente para obter vantagem sobre competidores é empregar uma "guerra química" com seus vizinhos, liberando toxinas que reduzem o crescimento de plantas adjacentes ou até mesmo matando-as. Tal fenômeno, denominado **alelopatia**, poderia ser uma maneira de as plantas garantirem acesso incontestável aos recursos. Isso é análogo à "competição por interferência" entre animais. Supõe-se que **aleloquímicos** são liberados de várias formas, incluindo exudatos de raízes e substâncias químicas lixiviadas pela água da chuva ou volatilizadas de tecidos vegetais vivos ou mortos. Muita pesquisa

Figura 12.1 Esquema hierárquico para uma teoria de dinâmica de comunidades vegetais. Três processos principais afetam a dinâmica comunitária: características do sítio, disponibilidade de espécies e características das espécies. Cada um desses processos é, por sua vez, guiado por interações e condições particulares (segundo Pickett et al., 1987).



propriedades emergentes de comunidades. Segundo uma visão alternativa, a sucessão é uma série de eventos imprevisíveis que resultam de interações entre os indivíduos e o meio abiótico. Como veremos, a sucessão envolve muitos padrões distintos, mecanismos e causas. Os ecólogos têm acumulado uma grande quantidade de informações sobre processos sucessionais. Em vez de uma única teoria unificada, o que temos é um conjunto complexo de processos interconectados que constituem uma estrutura esquemática para a compreensão da sucessão (Figura 12.1). Esse esquema pode ser aplicado a sistemas particulares, proporcionando descrições de padrões de sucessão e dos processos responsáveis.

Teorias dos mecanismos de sucessão

Vários temas formam o núcleo de discussão sobre os processos responsáveis pela sucessão. Um grupo de questões parte diretamente das divergências marcantes entre os pontos de vista de comunidades defendidos por Frederic Clements e

TABELA 12.1 Exemplos de regimes de fogo em vários tipos de comunidades na América do Norte

Regime de Fogo	Comunidades
Fogos naturais raros ou ausentes	Florestas costeiras do Pacífico Noroeste; regiões úmidas de florestas deciduais orientais; desertos do sudoeste
Infrequente, fogos de superfície de intensidade baixa, com um intervalo de recorrência de ±25 anos	Principalmente florestas deciduais orientais; bosques de pinheiro de pinhão-junípero do Sudoeste; alguns prados montanhosos nas *Rockies* e *Sierras*
Frequente, fogos de superfície de intensidade baixa com um intervalo de recorrência de 1 a 25 anos, combinados com fogos de superfície de intensidade alta, com um intervalo de 200 a 1.000 anos	Florestas de coníferas mistas da *Sierra*; florestas de pinheiros da zona montanhosa ocidental; florestas de pinheiros do sul-leste; pradarias de Nebraska e Oklahoma; pradarias de grama-serra nos *Everglades*, Flórida
Infrequente, fogos de superfície intensos com um intervalo de recorrência de +25 anos, combinados com fogos de copa com um intervalo de 100 a 300 anos	Florestas de pinheiros e florestas boreais na região dos Grandes Lagos; florestas de altitude baixa nas *Rockies*; florestas de sequoias da Califórnia
Frequente, fogos de superfície intensos e/ou de copa com um intervalo de recorrência de 25 a 100 anos	Principalmente florestas boreais; florestas ocidentais de altitude elevada; chaparral da Califórnia até o Texas
Infrequente, fogos de copa com um intervalo de recorrência > 100 anos	Florestas montanas da costa úmida noroeste; florestas subalpinas das montanhas ocidentais; florestas pluviais do Havaí

Fonte: Davis e Mutch, 1994.

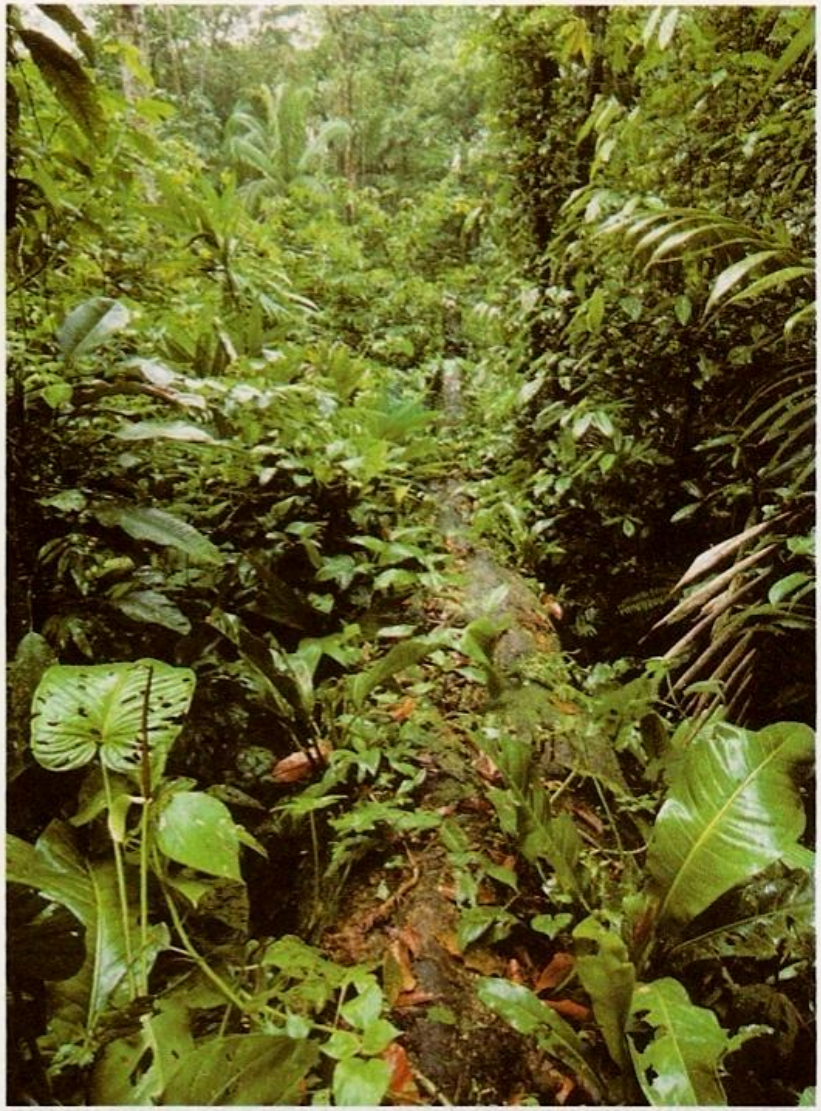


Figura 12.5 Um indivíduo grande de *Dipteryx panamensis* criou uma clareira na floresta tropical da Estação Biológica La Selva, Costa Rica. Esta fotografia foi tirada aproximadamente um ano depois da queda da árvore (fotografia © G. Dimijian/Photo Researchers Inc.).

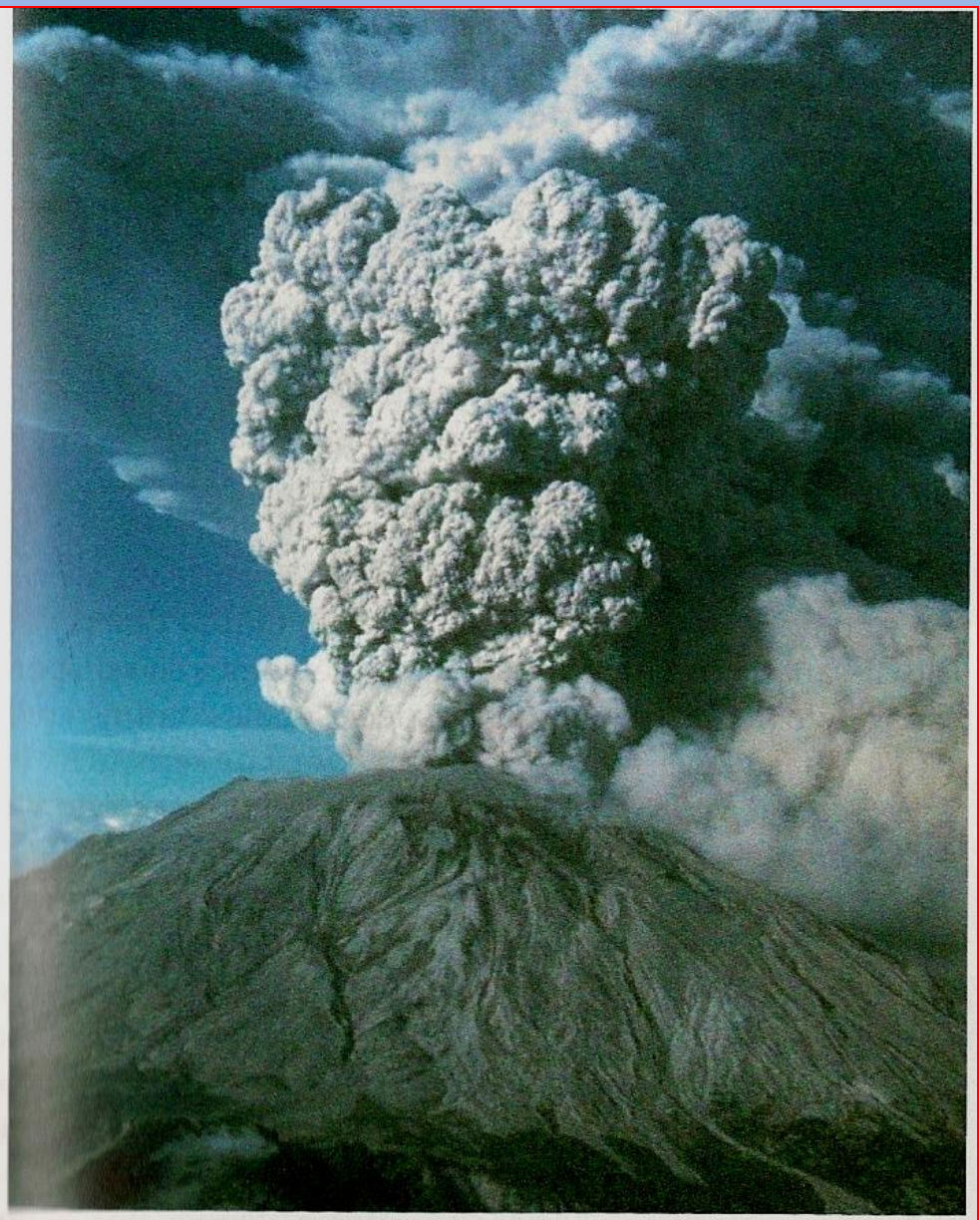


Figura 12.8 A erupção de 1980 do Monte St. Helens, no Estado de Washington, criou quase 16 km^2 de superfície desnuda, levando à sucessão primária (fotografia cedida por U.S. Geological Survey).

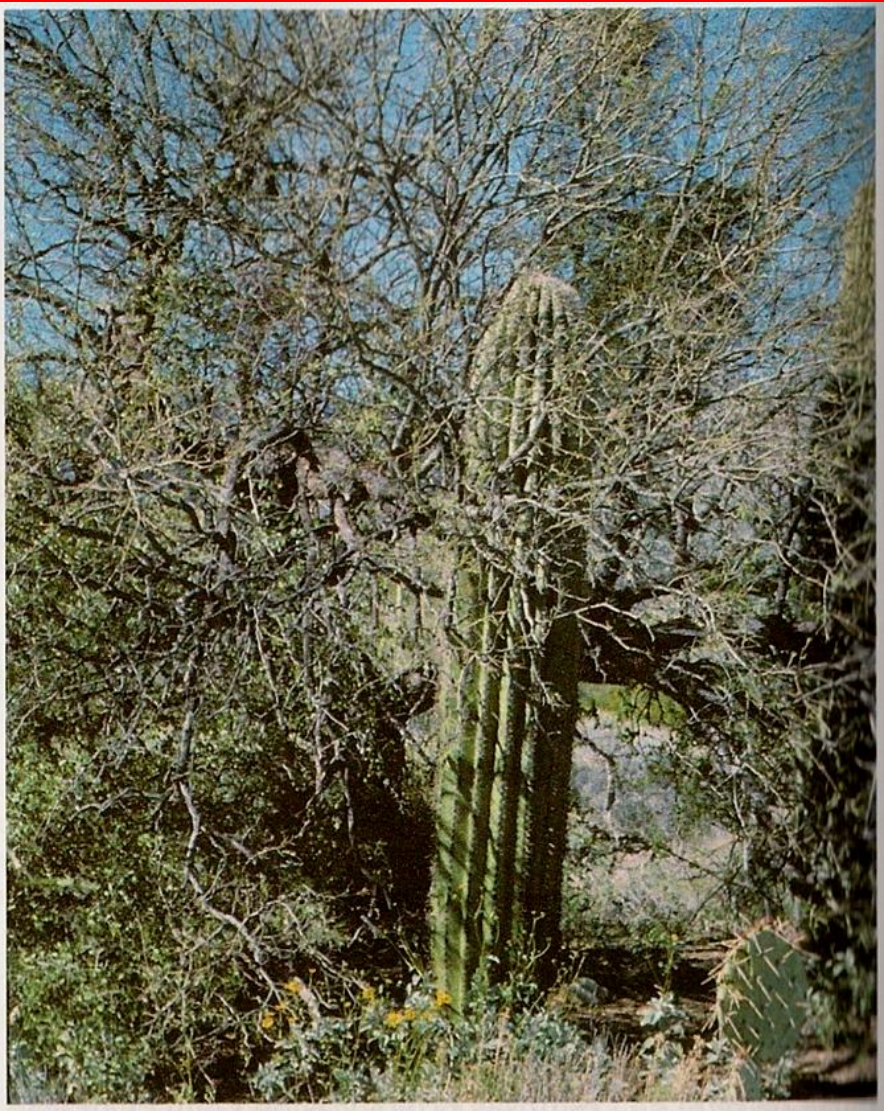


Figura 12.12 No Deserto de Sonora, no Arizona, um cacto saguaro (*Carnegia gigantea*, Cactaceae) cresce à sombra de sua planta-berçário, o palo verde (*Parkinsonia microphylla*, Fabaceae), uma espécie arbórea. Tão logo tenha crescido o suficiente, o cacto não necessita mais de proteção e substituirá a árvore por ser mais competitivo por água (fotografia cedida por T. Craig.)

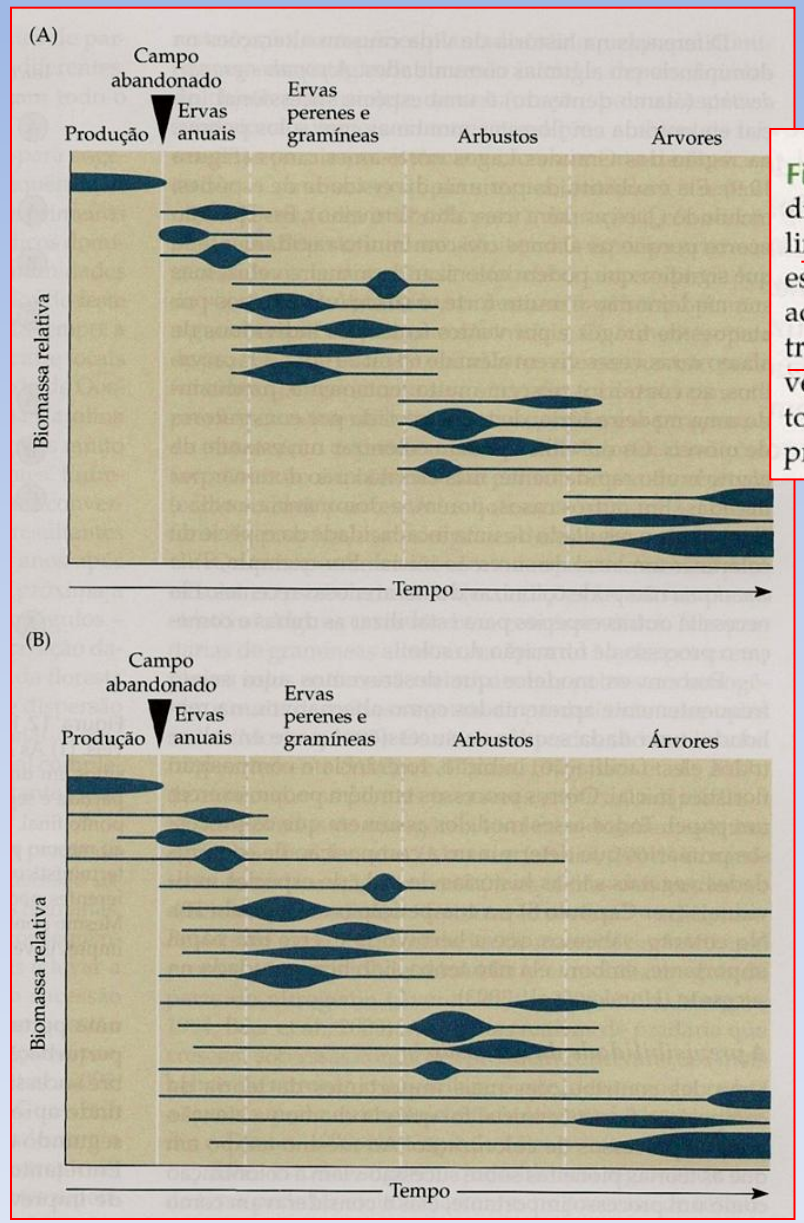


Figura 12.13 Teorias de sucessão de F. E. Egler (Egler, 1954), estilisticamente diagramadas para um campo abandonado hipotético na Carolina do Norte. Cada linha representa uma única espécie do tipo de vegetação indicado. Quanto mais espessa a linha, maior é a importância da espécie naquele dado período. (A) De acordo com o revezamento florístico, grupos de espécies substituem uns aos outros como os atletas em uma corrida de revezamento. (B) A modificação do revezamento florístico de Egler foi a teoria da composição florística inicial. Aqui, todas as espécies estão presentes no início da sucessão, o que é simplesmente um processo de desdobramento das suas diversas histórias de vida.

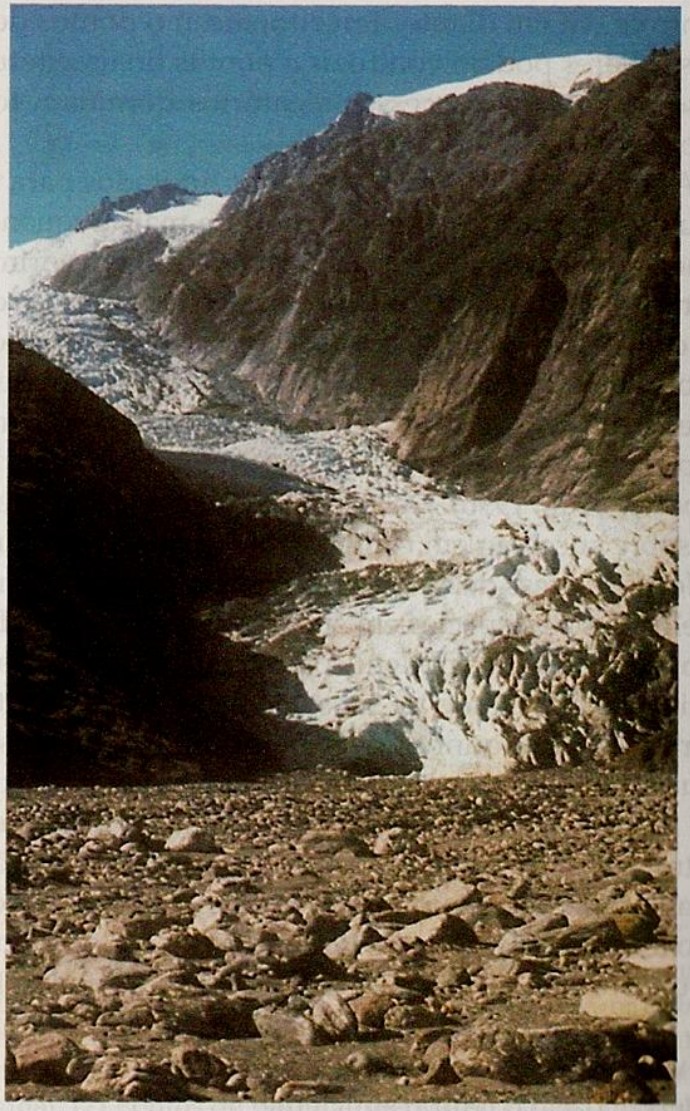


Figura 12.15 Área de solo desnudo com rochas espalhadas, na base da Geleira Franz Josef, Nova Zelândia. Essa área ainda não foi colonizada por quaisquer plantas (fotografia cedida por L. Walker).

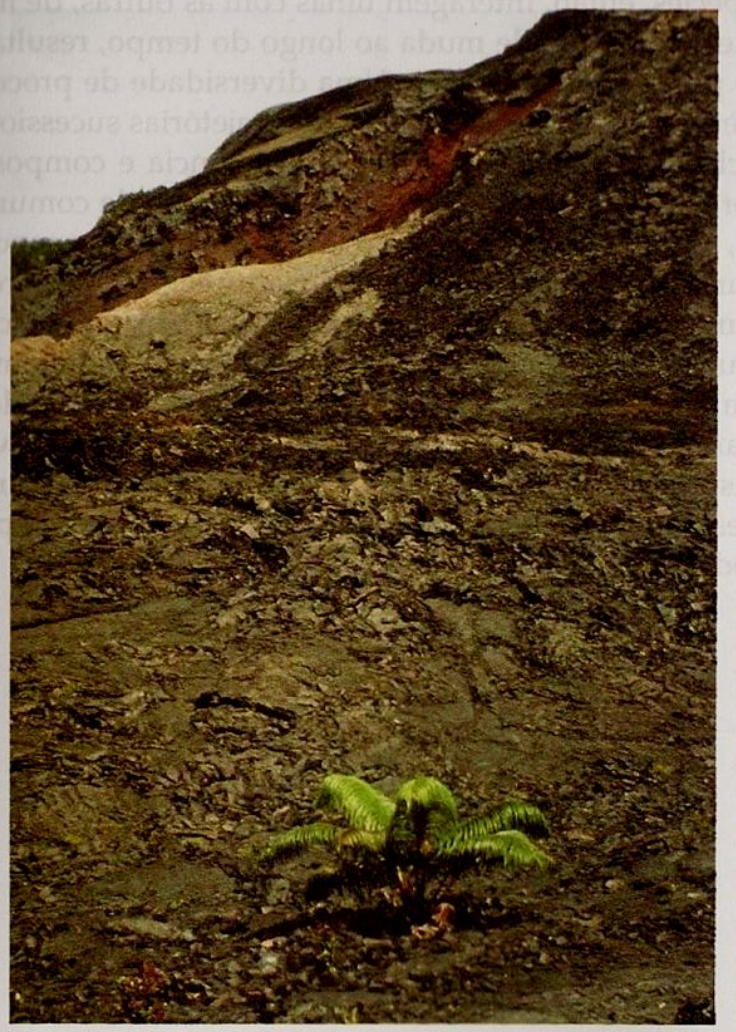


Figura 12.16 Campo de lava na ilha do Havaí, mostrando uma pteridófita jovem, *Cibotium glaucum* (hapu'u, Dicksoniaceae), que colonizou a superfície exposta. Esta espécie, comum sobre lavas relativamente recentes, é endêmica do Havaí (fotografia cedida por K. Whitley).

Figura 14.1 Ciclo global da água. Os números mostram os *pools* (em unidades de 1.000 km^3 de água, em negrito) mantidos em diferentes componentes do ecossistema global, e os fluxos através desses componentes (em unidades de 1.000 km^3/ano, em itálico). Note que a quantidade de água que deixa a terra para retornar aos oceanos (40.000 km^3/ano) é igual à quantidade que retorna ao ambiente terrestre como vapor originado dos oceanos. Os números fornecidos são aproximados, pois as estimativas variam consideravelmente entre diferentes autores (segundo Schlesinger, 1997 e Gleick, 1996; dados de Lvovitch, 1973 e Chahine, 1992).

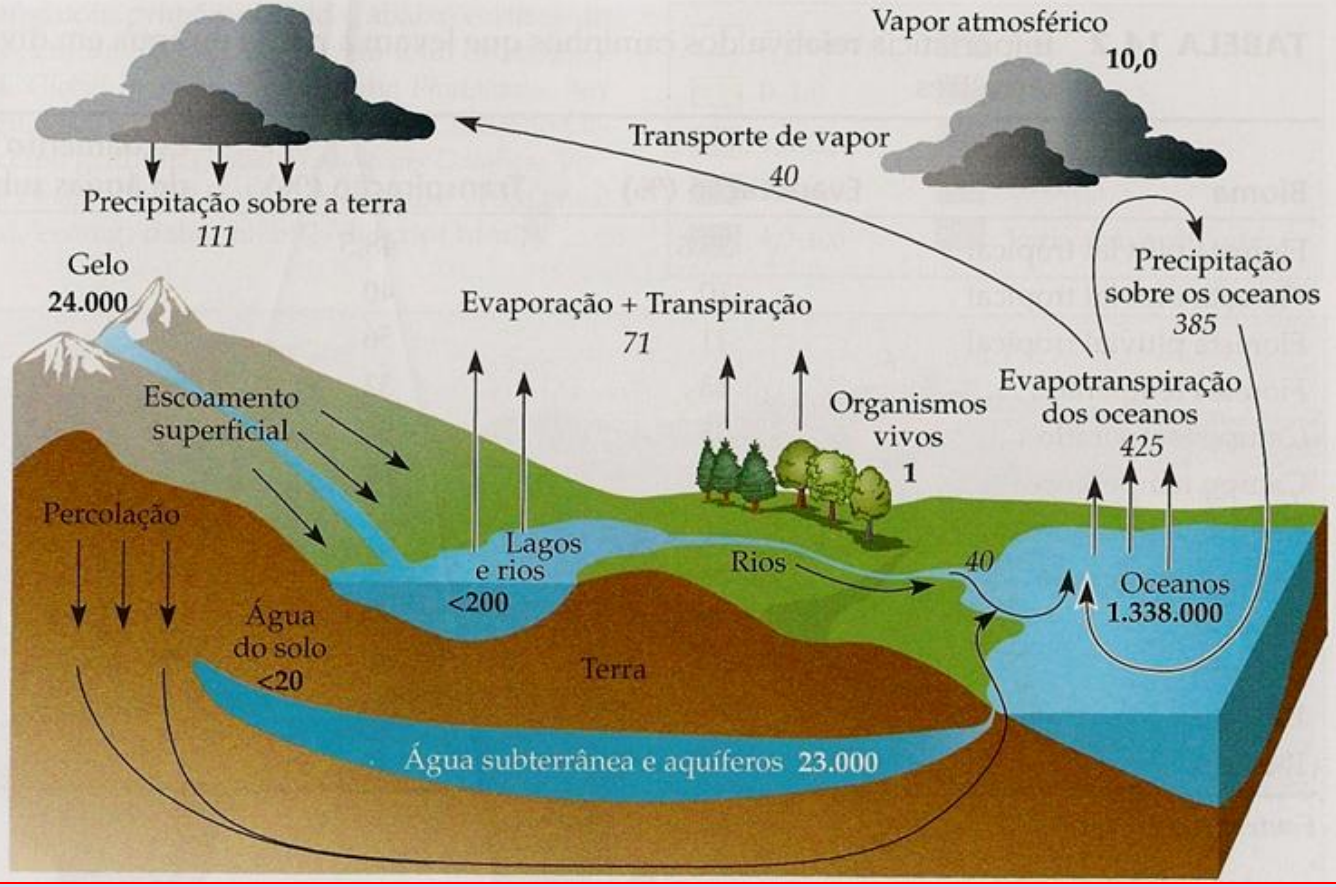


TABELA 14.2 Importância relativa dos caminhos que levam à perda de água em diversos ecossistemas terrestres

Bioma	Evaporação (%)	Transpiração (%)	Escoamento superficial e recarga de águas subterrâneas (%)
Floresta pluvial tropical	25,6	48,5	25,9
Floresta pluvial tropical	10	40	50
Floresta pluvial tropical	11	56	32
Floresta temperada	13	32	53
Campo temperado	35	65	0
Campo temperado	33	67	0
Campo temperado	55	45	0
Campo temperado	56	34	10
Deserto	28	72	0
Deserto	20	80	–
Deserto	73	27	–
Deserto	65	35	–

Fonte: Schlesinger, 1997.

Figura 14.2 Mapa global da PPL (produção primária líquida, abaixo e acima do solo) estimada para plantas terrestres, em toneladas/ha/ano do total de matéria orgânica seca. (N. I. Bazilevich, 1994. *Global Primary Productivity: Phytomass, Net Primary Production, and Mortmass.* Digital Raster Data on a 10-minute Cartesian Orthonormal Geodetic (lat/long) 1080x2160 grid. In: *Global Ecosystems Database Version 2.0.* Boulder, CO: NOAA National Geographical Data Center. http://ceos.cnes.fr:8100/cdrom-00b2//ceos1/casestud/ecoreg/datasets/b02/descript.htm.)

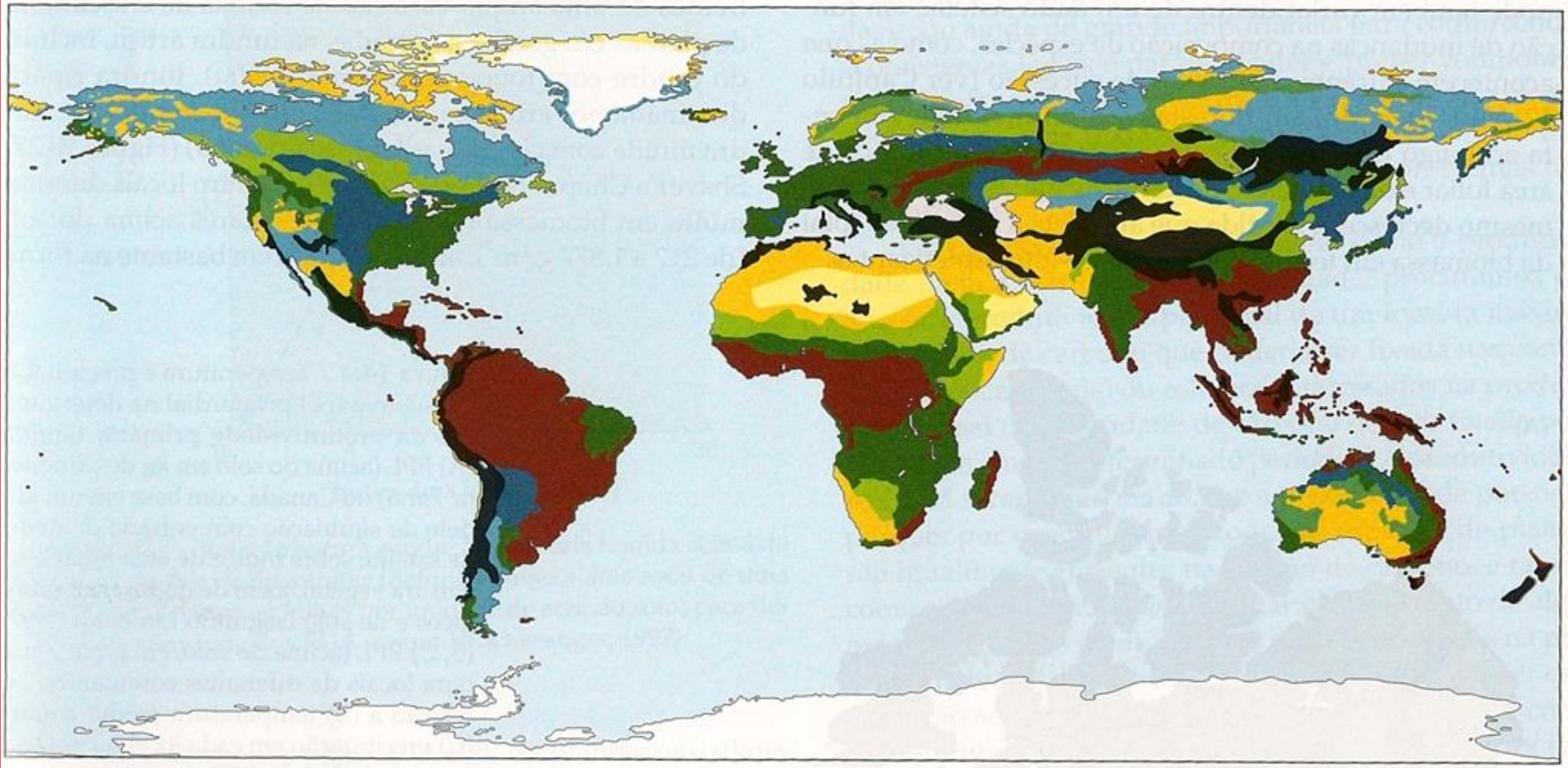


Figura 17.22 Linha das árvores a aproximadamente 1.200 metros no Parque Nacional da Montanha Rochosa, Colorado (fotografia de S. Scheiner).

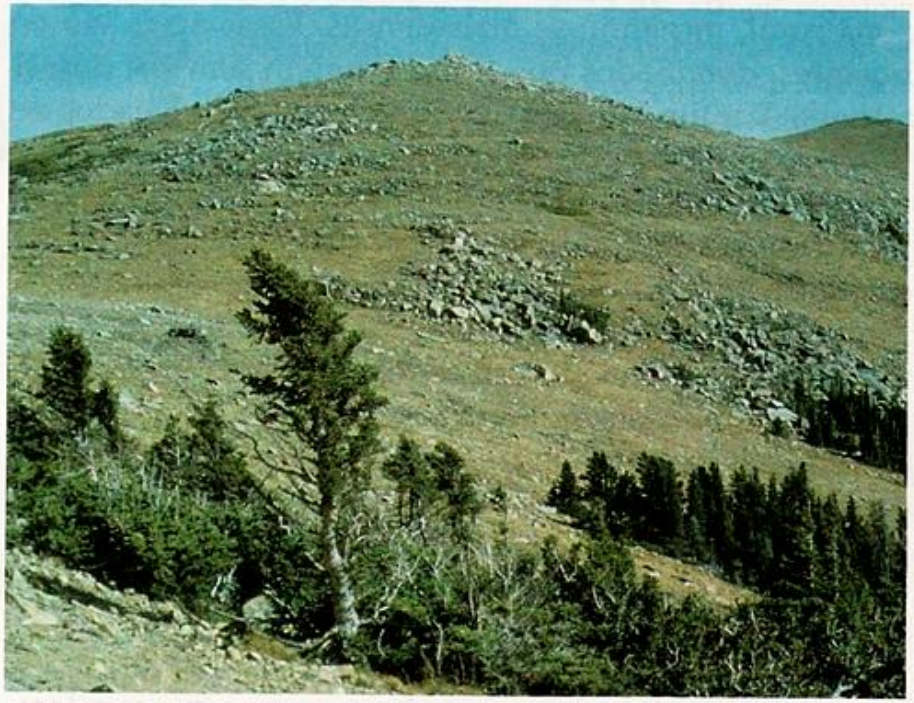


Figura 17.23 Vegetação de *Krummholz* na linha das árvores no Parque Nacional da Montanha Rochosa, Colorado. Observe o tronco torcido da árvore (fotografia de S. Scheiner).

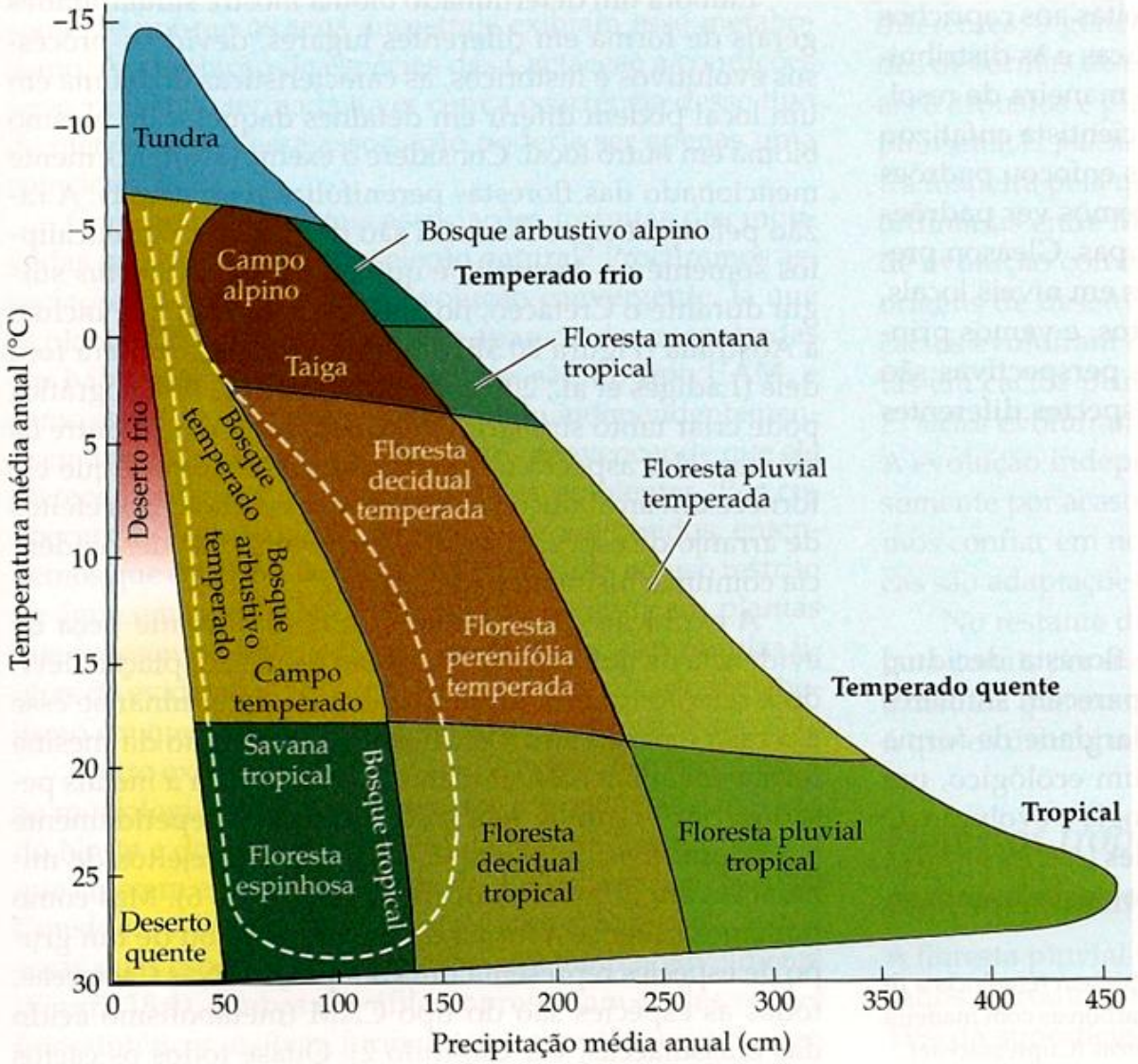


Figura 18.2 A distribuição dos biomas é determinada pelo clima, especialmente pela temperatura e precipitação médias anuais. Nas regiões dentro das linhas tracejadas, outros fatores – como fogo, pastejo e sazonalidade da precipitação – afetam fortemente o bioma presente. O clima também pode interagir com fatores como o tipo de solo para determinar a distribuição dos biomas (segundo Whittaker, 1975.)

TABELA 18.1 Principais biomas do mundo: formas de crescimento dominantes e condições climáticas gerais[a]

Bioma	Forma de crescimento dominante	Angiospermas ou gimnospermas (dominante ou comum)	Temperatura	Umidade
Floresta pluvial tropical	Árvores perenifólias latifoliadas	Angiospermas	Quente	Úmida
Floresta montana tropical	Árvores perenifólias latifoliadas	Angiospermas	Amena	Úmida
Floresta decidual tropical	Árvores caducifólias e semiperenifólias latifoliadas	Angiospermas	Quente	Sazonalmente seca
Floresta espinhosa	Árvores caducifólias latifoliadas	Angiospermas	Quente	Seca
Bosque tropical	Árvores semiperenifólias latifoliadas e gramíneas	Angiospermas	Quente	Moderada
Floresta decidual temperada	Árvores caducifólias latifoliadas	Angiospermas	Sazonalmente fria	Moderada
Floresta pluvial temperada	Árvores perenifólias de folhas aciculadas	Gimnospermas	Sazonalmente fria	Úmida
Floresta perenifólia temperada	Árvores perenifólias de folhas aciculadas ou latifoliadas	Gimnospermas ou angiospermas	Variada	Variada
Bosque temperado	Árvores perenifólias de folhas aciculadas ou caducifólias latifoliadas e gramíneas	Ambas	Amena	Moderada
Taiga	Árvores perenifólias de folhas aciculadas	Gimnospermas	Fria	Moderada
Bosque arbustivo temperado	Arbustos perenifólios, ervas anuais	Angiospermas	Amena	Moderada
Campo temperado	Gramíneas perenes	Angiospermas	Sazonal	Moderada
Savana tropical	Gramíneas perenes	Angiospermas	Quente	Moderada
Deserto quente	Arbustos, suculentas, gramíneas anuais e perenes, ervas anuais	Angiospermas	Quente	Seca
Deserto frio	Arbustos	Angiospermas	Amena	Seca
Bosque arbustivo alpino	Arbustos caducifólios	Angiospermas	Fria	Moderada
Campo alpino	Gramíneas perenes	Angiospermas	Fria	Moderada
Tundra	Gramíneas perenes, ciperáceas, arbustos e ervas latifoliadas	Angiospermas	Fria	Moderada

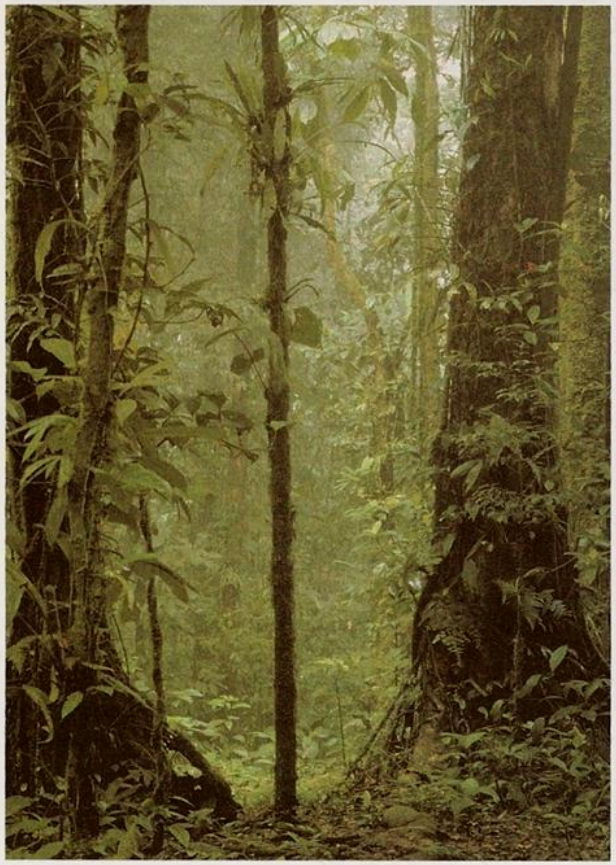
[a] Outros fatores, especialmente a sazonalidade, também são importantes.

nos pressão sobre os habitats naturais, em muitos casos, o oposto é verdadeiro. Pressões econômicas, populacionais e políticas têm contribuído para a destruição de uma grande proporção das florestas pluviais do mundo (Tabela 18.3; ver Capítulo 21). A exploração vem não apenas de dentro dos países tropicais em si, mas também em grande medida de indivíduos e corporações com base nos EUA, na Europa e no Japão. Hoje em dia, todas as florestas pluviais tropicais estão ameaçadas pela extração madeireira e, de modo mais acentuado, pela abertura de clareiras para uma gama de objetivos, incluindo agricultura de subsistência

TABELA 18.3 Perda global de florestas pluviais tropicais

Região	Área (x 10^6 km^2) Original	Remanescente	% perdido
América Central/ do Sul	8,0	5,8	28
Ásia/Ilhas do Pacífico	4,4	2,2	39
África	3,6	1,2	66

(A)



(B)

Figura 18.5 (A) Interior da Floresta Pluvial de Rara Avis, na Costa Rica (fotografia © D. Perlman/EcoLibrary.org). (B) Epífitas são comensais simbióticos (ver Quadro 4A) que crescem sobre as superfícies de outras plantas e são comuns na maior parte das florestas pluviais tropicais. Numerosas bromélias epifíticas (Bromeliaceae) podem ser vistas sobre os troncos de várias árvores nesta floresta em Porto Rico. (fotografia cedida por J. Thomson).

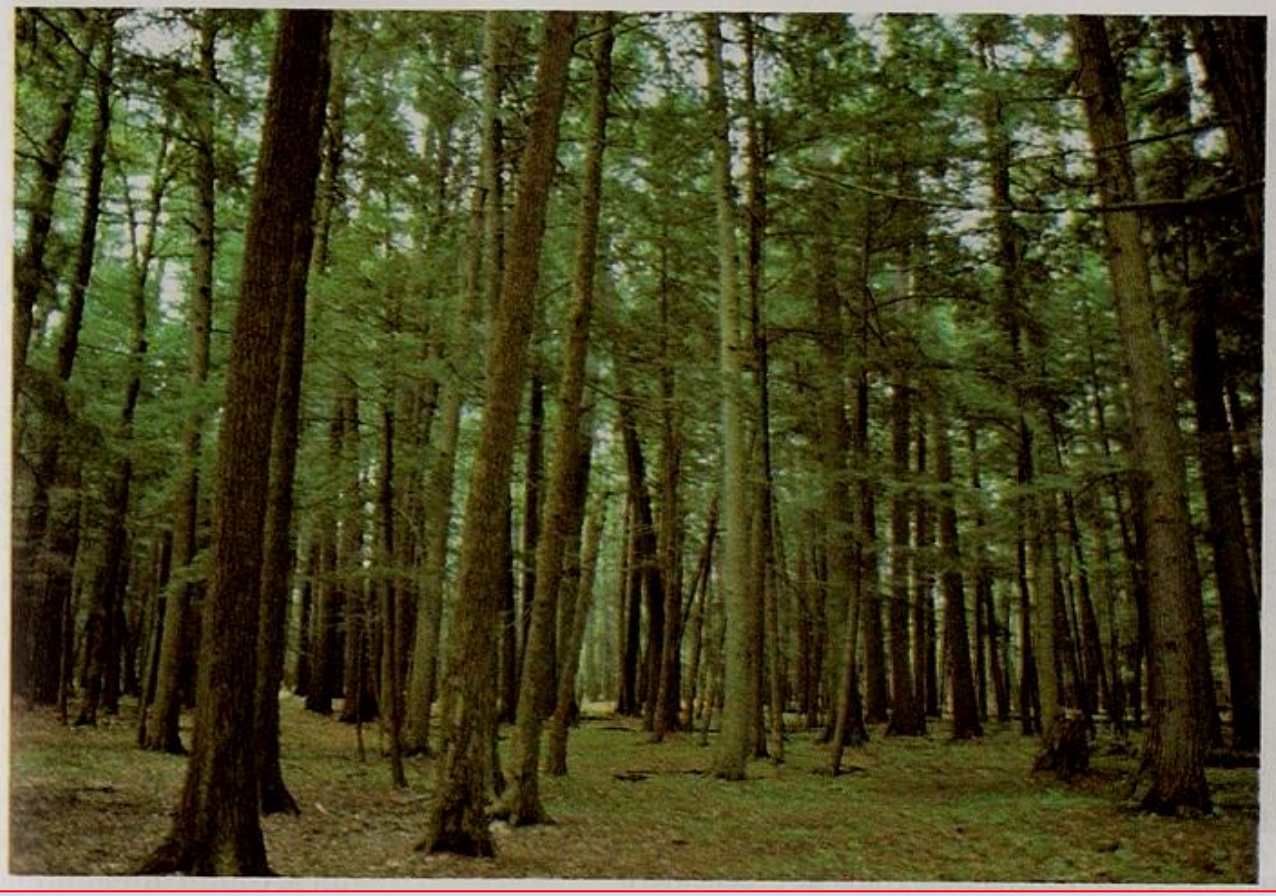


Figura 18.15 Em seu estado natural, as florestas perenifólias temperadas estão entre os hábitats mais ameaçados no mundo. Aqui é mostrado o Parque Estadual Hartwick Pines, na região central de Michigan. Como último estande remanescente de floresta de pinheiro branco em Michigan, o parque abriga a maior árvore de pinheiro branco do mundo (*Pinus strobus*, Pinaceae) (fotografia de S. Scheiner).

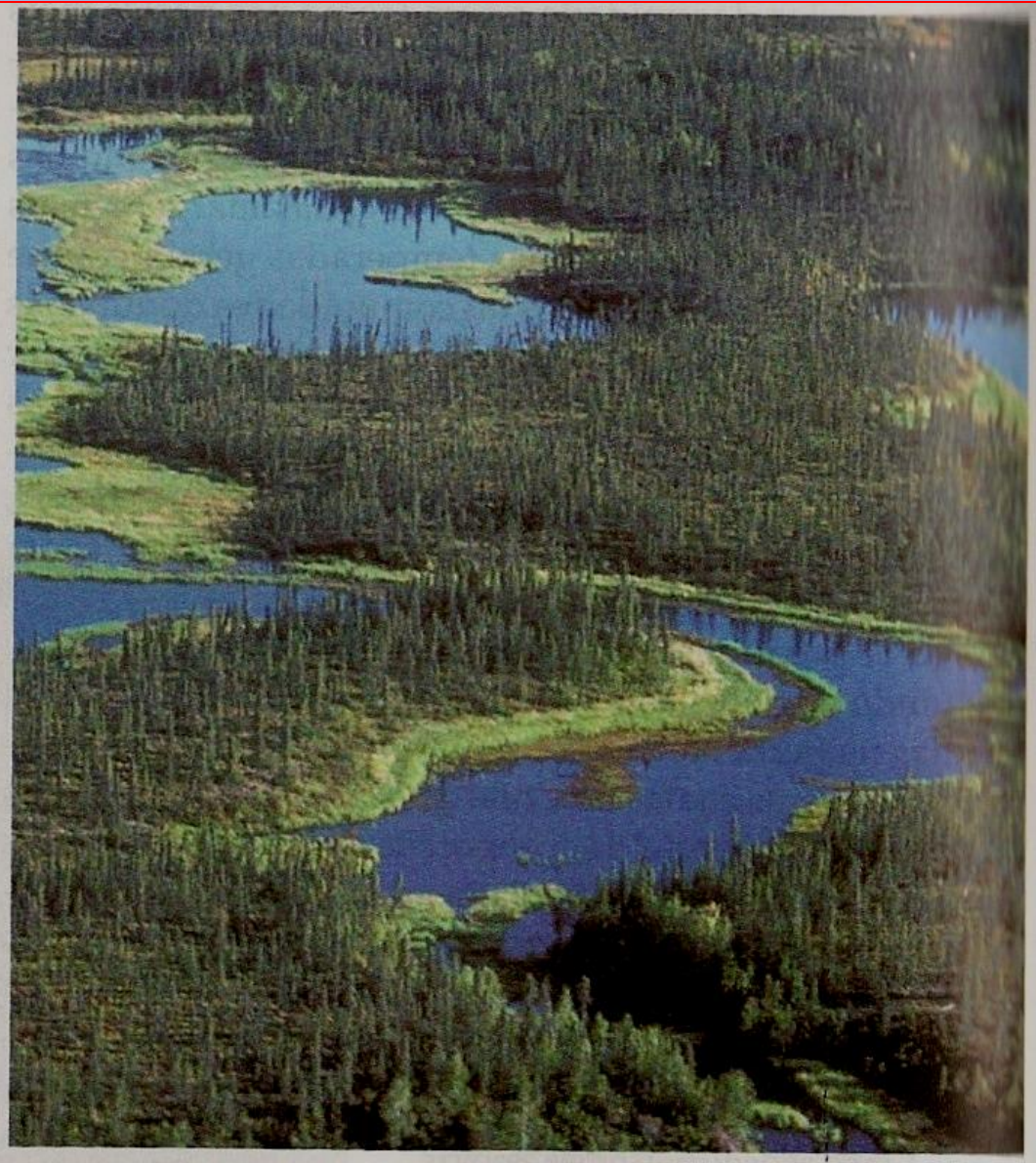


Figura 18.17 Taiga no Refúgio Nacional de Vida Selvagem de Koyukuk, Alasca (fotografia cedida por U.S. Fish and Wildlife Service).

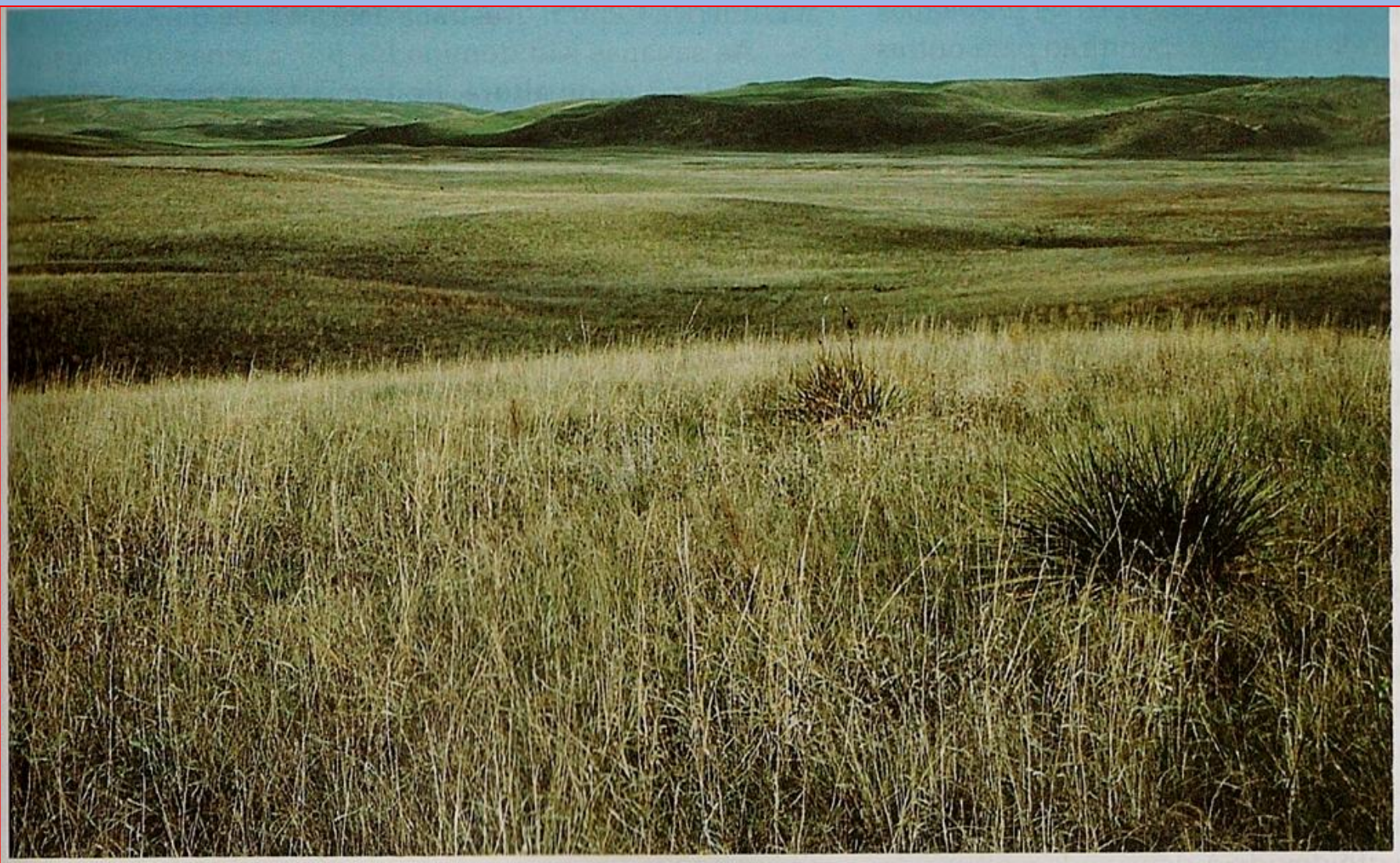


Figura 18.20 Pradaria de gramíneas altas no estado de Nebrasca, na região central dos EUA. É fácil de ver porque este bioma é às vezes poeticamente referido como "um mar de gramas" (fotografia © R. e J. Pollack / Biological Photo Service).

Figura 18.23 Deserto de Sonora nos arredores de Phoenix, Arizona (fotografia de S. Scheiner).

Fragmentação e perda de hábitats

Embora as ameaças específicas à biodiversidade difiram entre os biomas (Sala et al., 2000), atualmente o mais impor-

Figura 21.15 As vinte e cinco regiões do mundo, identificadas como núcleos de biodiversidade, apresentam densidades excepcionais de diversidade de espécies e endemismo (ver Tabela 21.1). Os núcleos estão localizados dentro das regiões azuis, mas podem corresponder a apenas partes dessas regiões (segundo Myers et al., 2000).

TABELA 21.1 Os "núcleos" de biodiversidade

Localização	Extensão original da vegetação primária	Vegetação primária remanescente (km^2) (% da extensão original)	Área protegida (km^2) (% do núcleo)	Número de espécies vegetais	Número de espécies endêmicas (% da plantas do globo[a])
Andes tropicais	1.258.000	314.500 (25,0)	79.687 (25,3)	45.000	20.000 (6,7%)
América Central	1.155.000	231.000 (20,0)	138.437 (59,9)	24.000	5.000 (1,7%)
Caribe	263.500	29.840 (11,3)	29.840 (100,0)	12.000	5.000 (2,3%)
Floresta Atlântica brasileira	1.227.600	91.930 (7,5)	33.084 (35,9)	20.000	7.000 (2,7%)
Chocó / Darién / oeste do Equador	260.600	63.000 (24,2)	16.471 (26,1)	9.000	2.250 (0,8%)
Cerrado brasileiro	1.783.200	356.630 (20,0)	22.000 (6,2)	10.000	4.400 (1,5%)
Chile central	300.000	90.000 (30,0)	9.167 (10,2)	3.429	1.605 (0,5%)
Província florística da Califórnia	324.000	80.000 (24,7)	31.443 (39,3)	4.426	2.125 (0,7%)
Madagascar[b]	594.150	59.038 (9,9)	11.548 (19,6)	12.000	9.704 (3,2%)
Arco leste e florestas costeiras da Tanzânia / Quênia	30.000	2.000 (6,7)	2.000 (100,0)	4.000	1.500 (0,5%)
Florestas do oeste africano	1.265.000	126.500 (10,0)	20.324 (16,1)	9.000	2.250 (0,8%)
Província florística capense	74.000	18.000 (24,3)	14.060 (78,1)	8.200	5.682 (1,9%)
Karoo suculento	112.000	30.000 (26,8)	2.352 (7,8)	4.849	1.940 (0,6%)
Bacia do Mediterrâneo	2.362.000	110.000 (4,7)	42.123 (38,3)	25.000	13.000 (4,3%)
Cáucaso	500.000	50.000 (10,0)	14.050 (28,1)	6.300	1.600 (0,5%)
Sundalândia	1.600.000	125.000 (7,8)	90.000 (72,0)	25.000	15.000 (5,0%)
Wallacea	347.000	52.020 (15,0)	20.415 (39,2)	10.000	1.500 (0,5%)
Filipinas	300.800	9.023 (3,0)	3.910 (43,3)	7.620	5.832 (1,9%)
Indo-Burma	2.060.000	100.000 (4,9)	100.000 (100,0)	13.500	7.000 (2,3%)
Centro e sul da China	800.000	64.000 (8,0)	16.562 (25,9)	12.000	3.500 (1,2%)
Gates Ocidentais / Sri Lanka	182.500	12.450 (6,8)	12.450 (100,0)	4.780	2.180 (0,7%)
Sudoeste da Austrália	309.850	33.336 (10,8)	33.336 (100,0)	5.469	4.331 (1,4%)
Nova Caledônia	18.600	5.200 (28,0)	526.7 (10,1)	3.332	2.551 (0,9%)
Nova Zelândia	270.500	59.400 (22,0)	52.068 (87,7)	2.300	1.865 (0,6%)
Polinésia / Micronésia	46.000	10.024 (21,8)	4.913 (49,0)	6.557	3.334 (1,1%)
Totais	17.444.300	2.122.891 (12,2)	800.767 (37,7)	*	133.140 (44%)

Fonte: Segundo Myers et al., 2000.

[a]O número total de espécies vegetais no globo é aqui estimado em ~ 300.000.

[b]Madagascar inclui as ilhas próximas de Maurício, Reunião, Seicheles e Comores.

*Estes totais não podem ser somados devido à sobreposição dos núcleos.

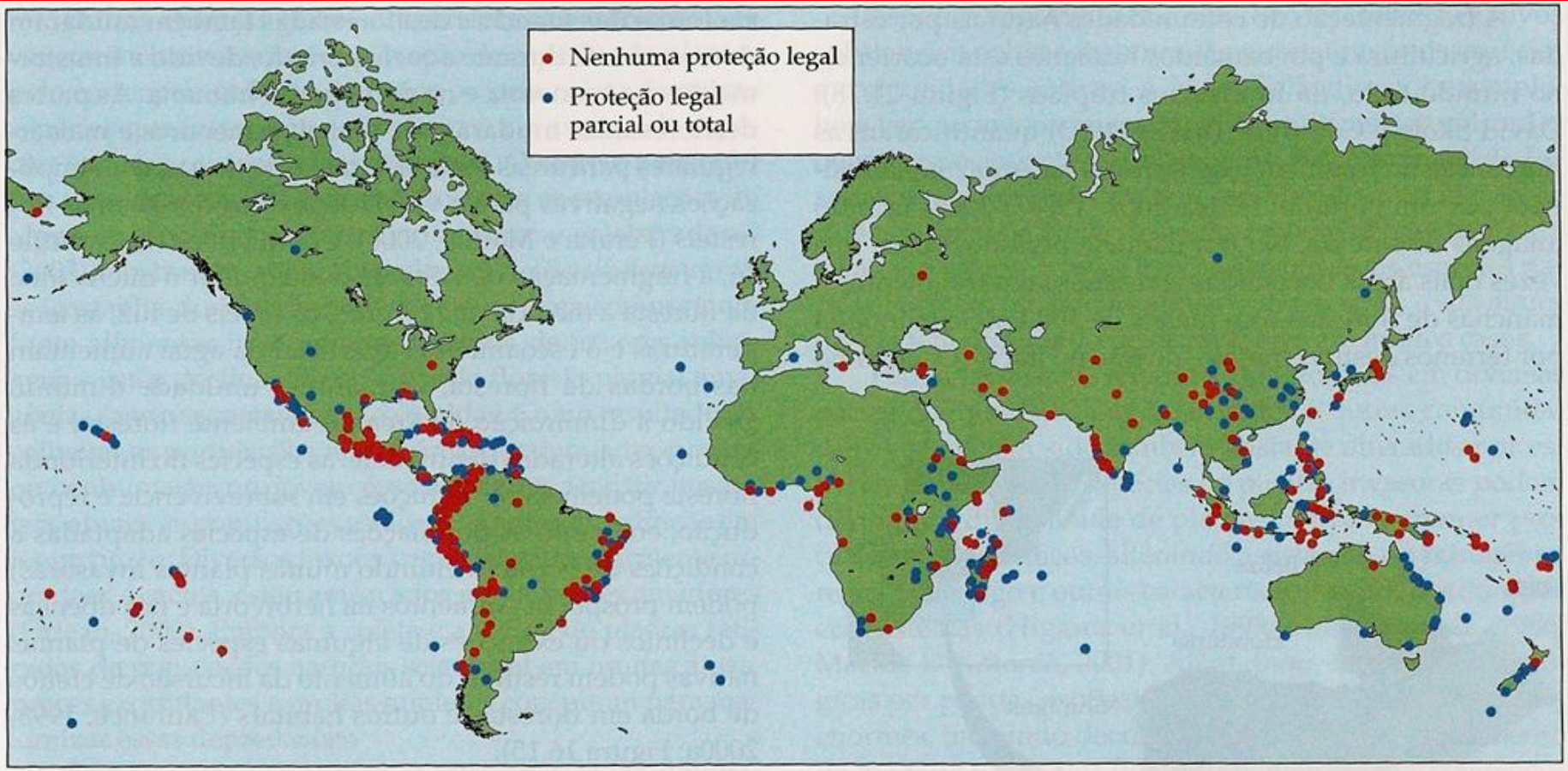


Figura 21.16 Localização global dos sítios onde a extinção de uma ou mais espécies é iminente (segundo Ricklefs et al., 2005).

Fisiologia do Estresse

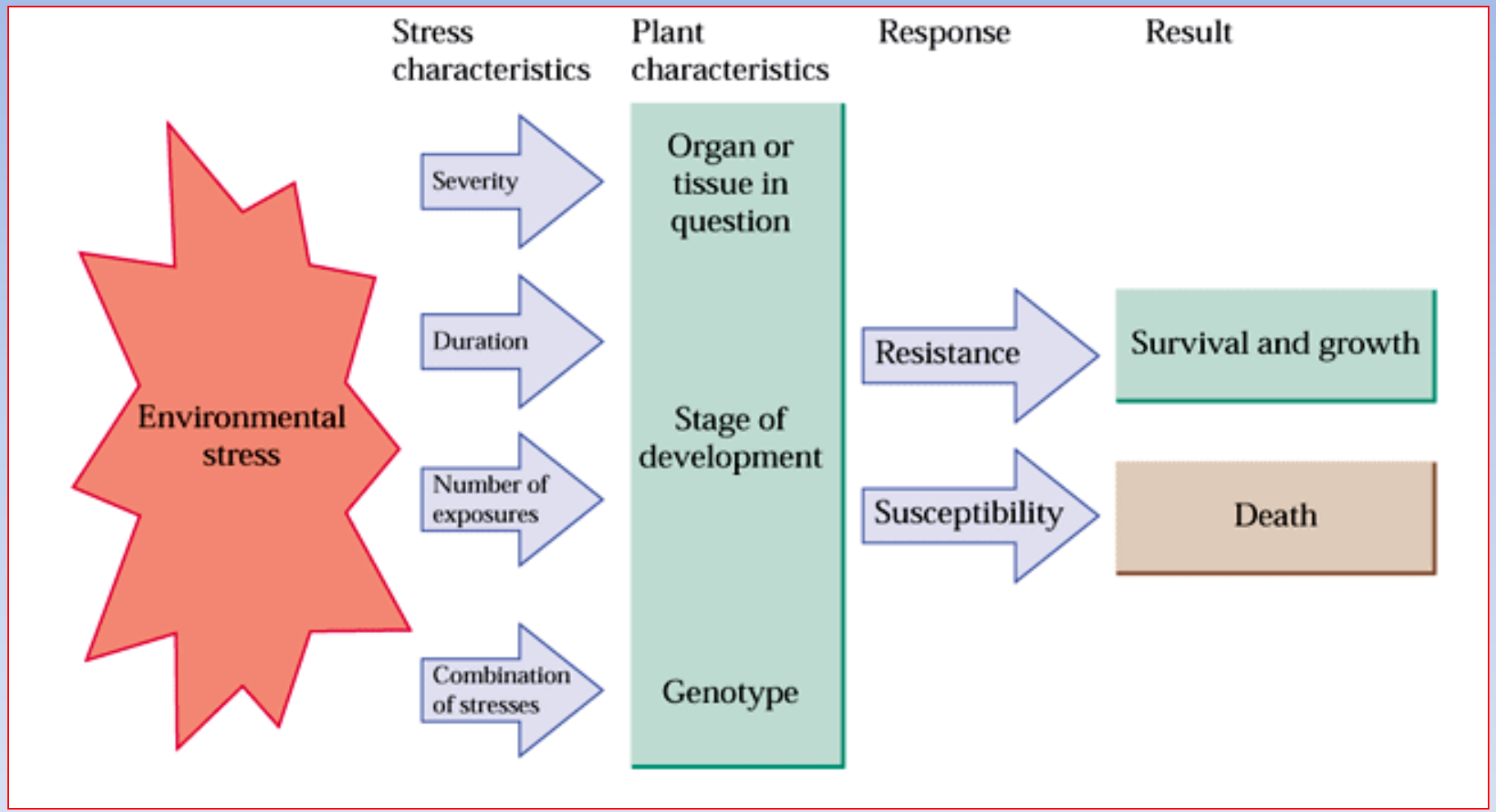


Figure 22.1
Many factors determine how plants respond to environmental stress: the genotype and developmental circumstances of the plant, the duration and severity of the stress, the number of times the plant is subjected to stress, and any additive or synergistic effects of multiple stresses.

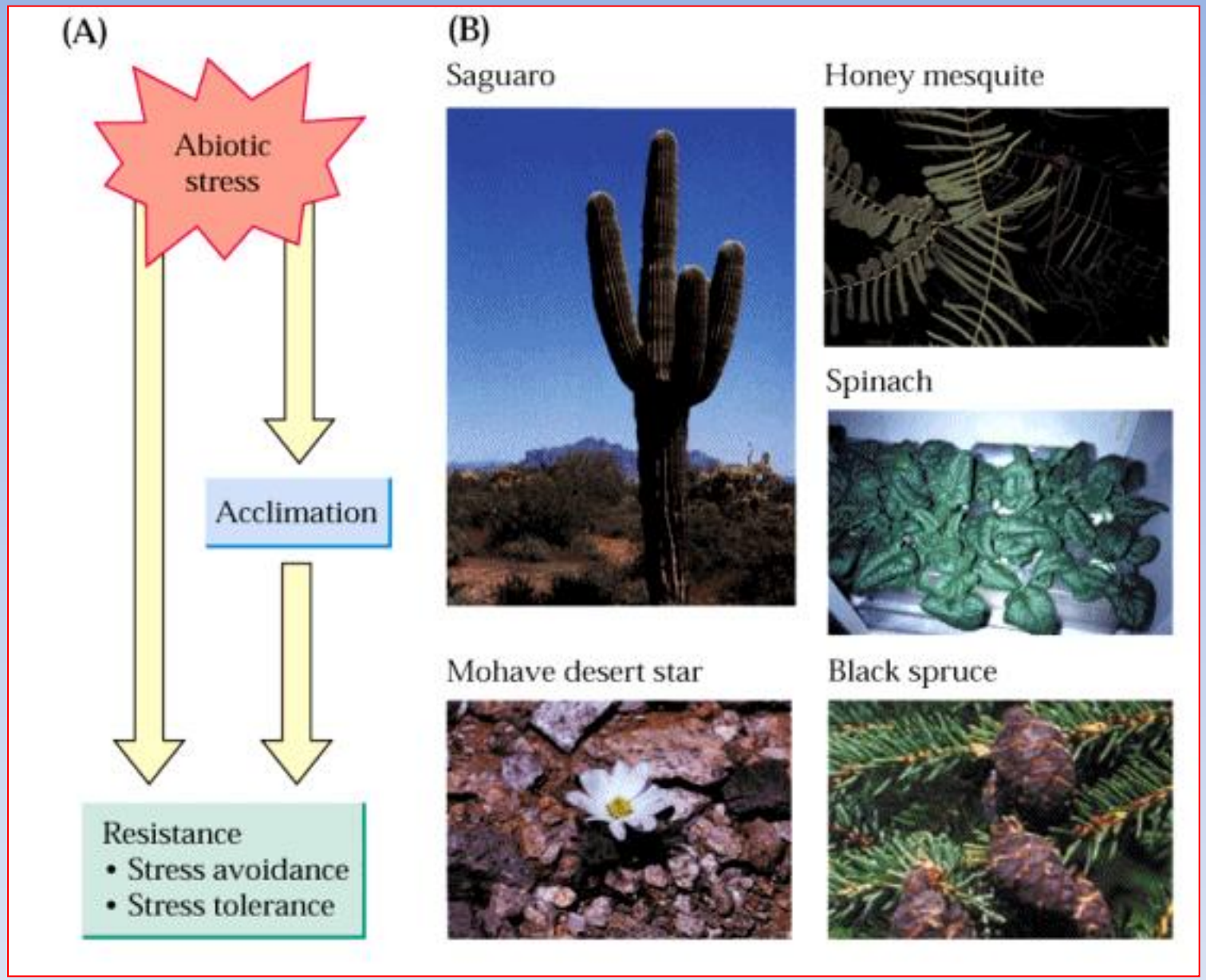


Figure 22.2
Stress resistance can involve tolerating the stressful condition or avoiding it.

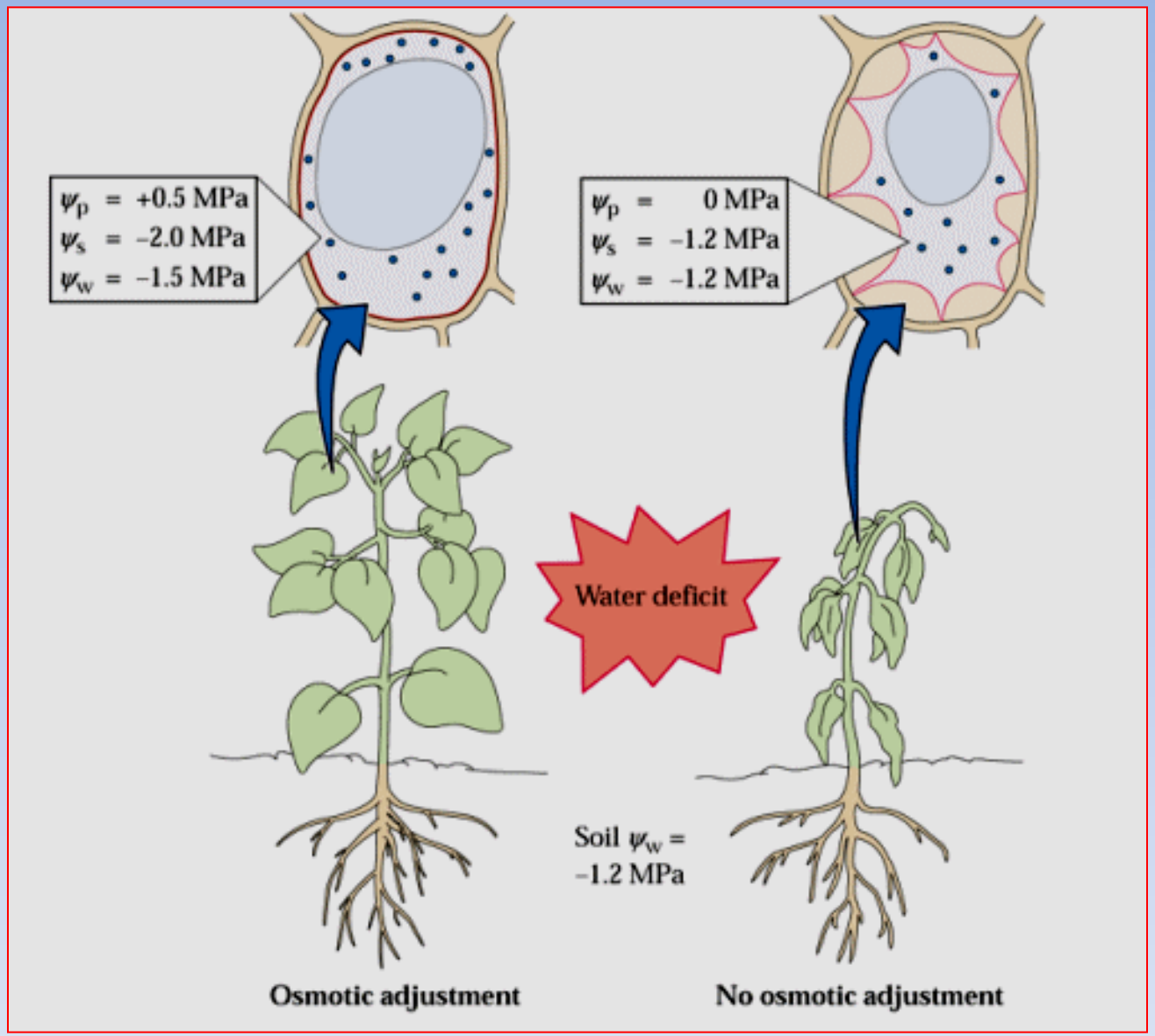


Figure 22.5
Osmotic adjustment occurs when the concentrations of solutes within a plant cell increase to maintain a positive turgor pressure within the cell.

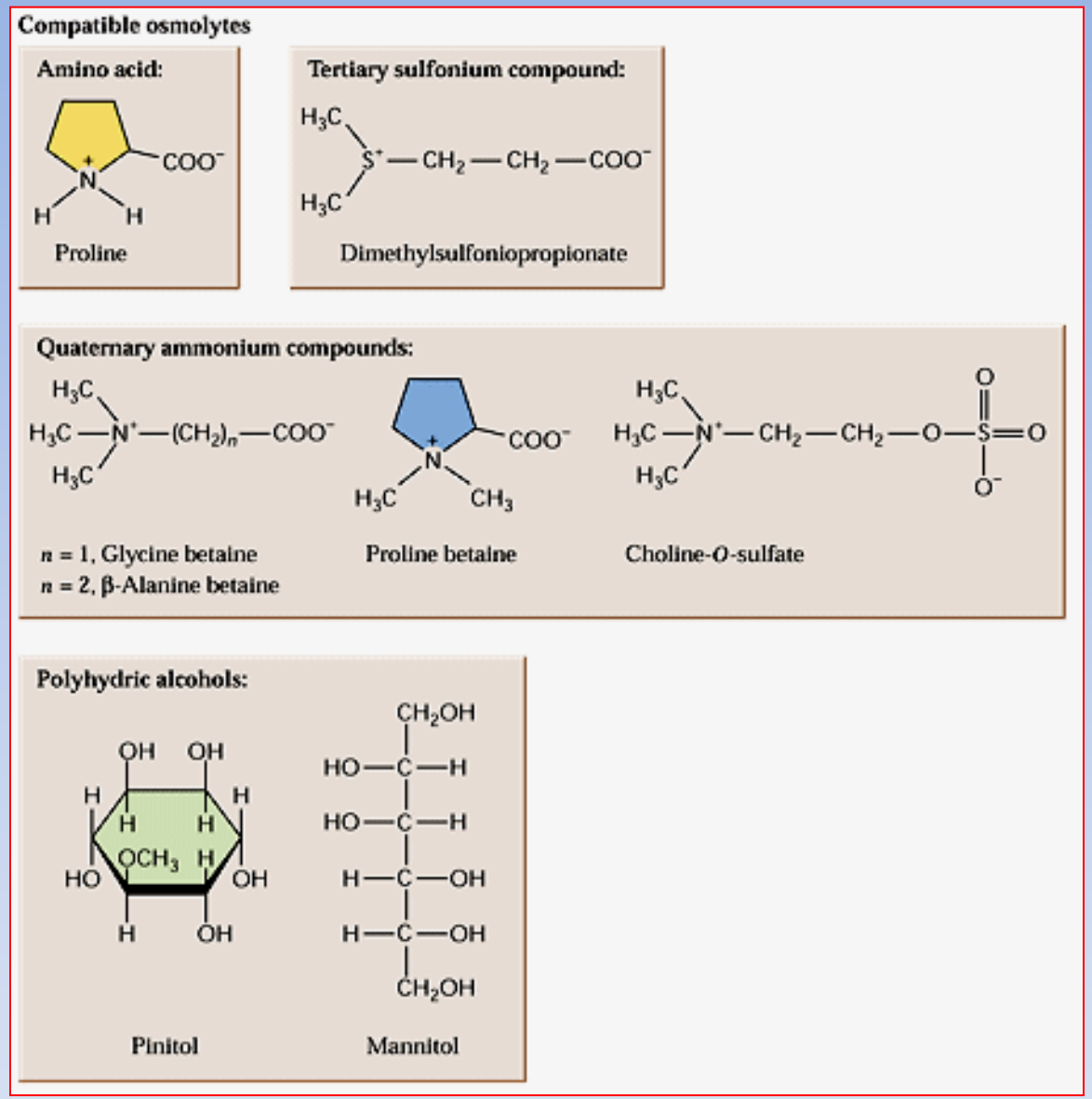


Figure 22.6
The chemical structures of some important cellular compatible osmolytes.

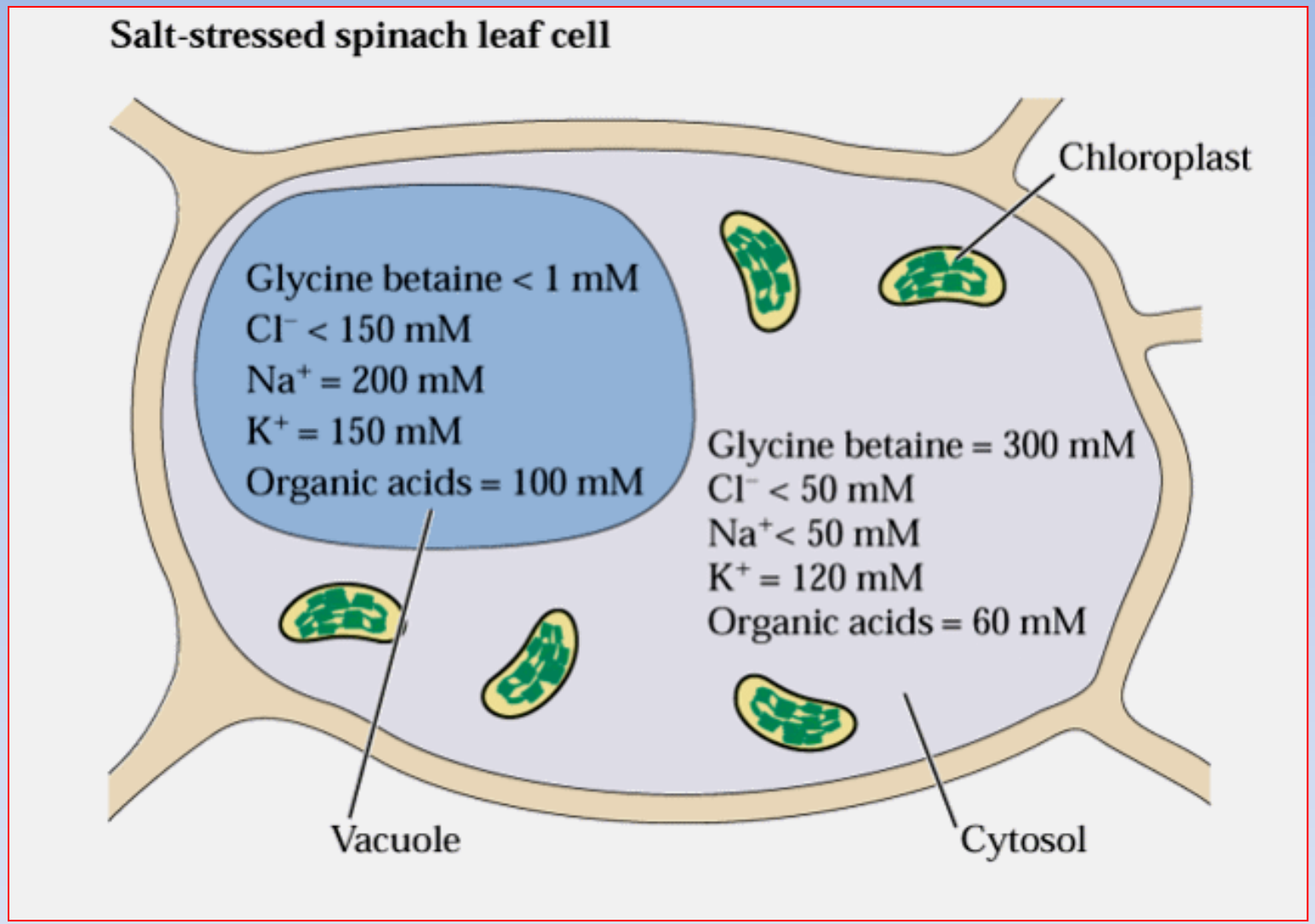


Figure 22.8
Osmotic adjustment in a mesophyll cell of a salt-stressed spinach leaf.

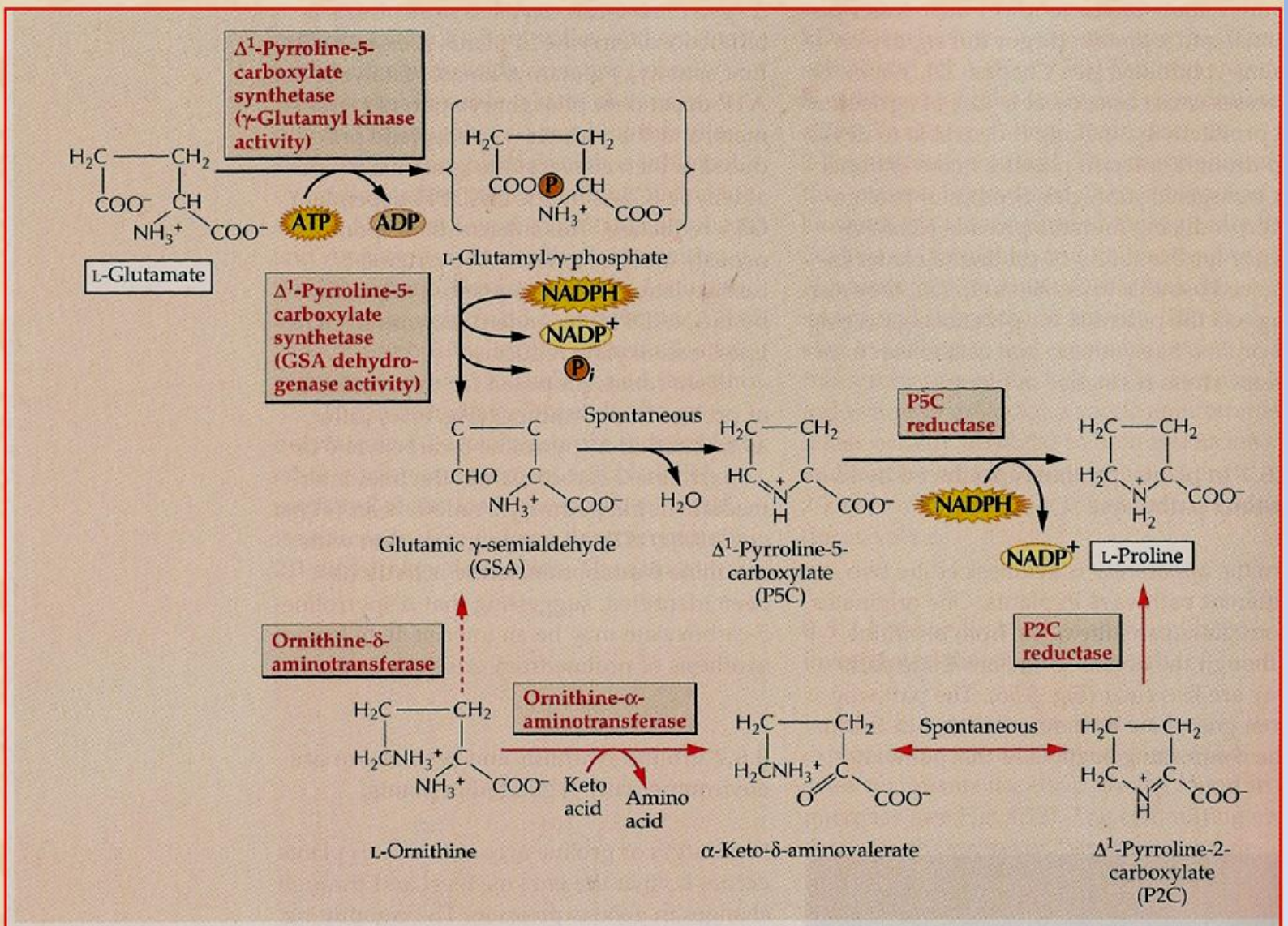


Figure 8.56
Multiple pathways are proposed for proline biosynthesis in plants. A glutamate-derived pathway is well established (black arrows), and increasing evidence suggests the importance of ornithine as a precursor (red arrows). The relative importance of the pathways through ornithine-δ-aminotransferase (dotted red arrow) or ornithine-α-aminotransferase (pathway with all red arrows) remains to be determined. In plants, the γ-glutamyl kinase (proB in *Escherichia coli*) and GSA dehydrogenase (proA in *E. coli*) are synthesized in a protein fusion. This activity is referred to as Δ1-pyrroline-5-carboxylate synthetase.

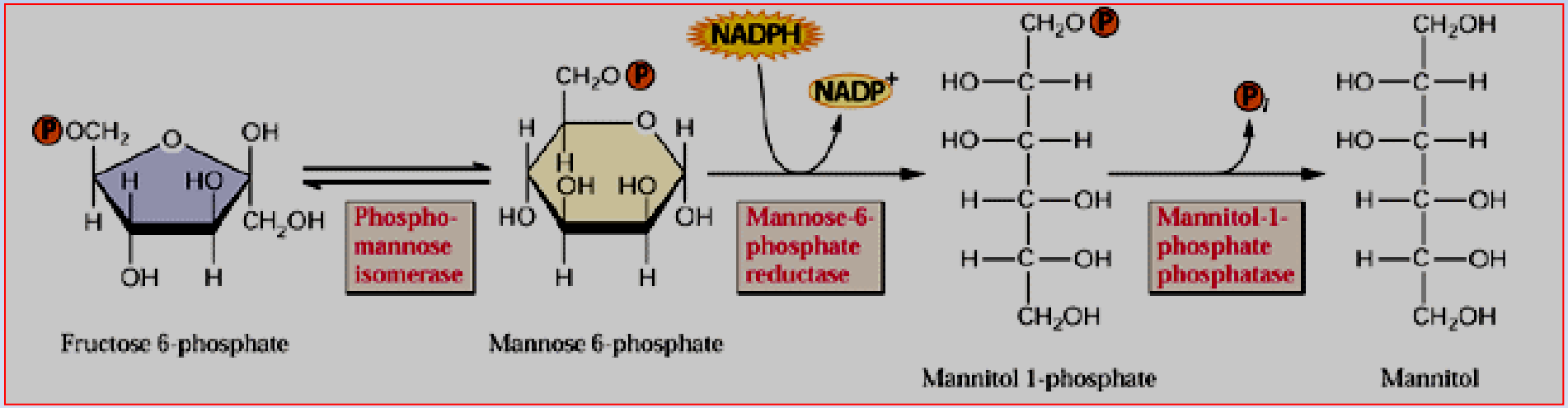
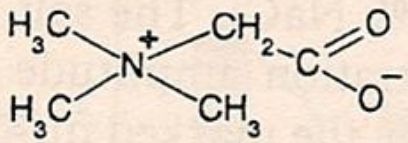
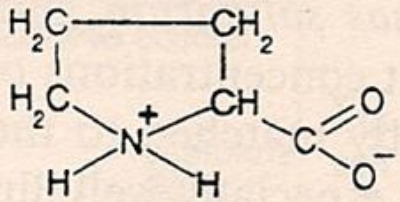


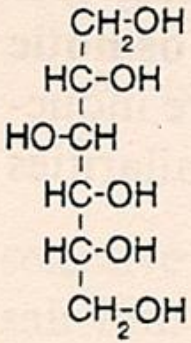
Figure 22.10
The biosynthetic pathway for mannitol.



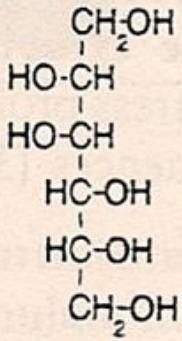
Quaternary ammonium compound
(glycine betaine)



Aminoacid
(proline)

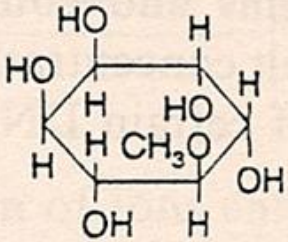


(sorbitol)



(mannitol)

Polyols



Cyclite
(pinitol)

Fig. 6.79. Examples of osmotically active, compatible organic compounds in halophytes. Glycine betaine: in *Atriplex* species, *Salicornia, Suaeda*, and among *Avicennia* mangroves. Proline: in *Armeria, Artemisia* species, *Salicornia, Suaeda*, and some mangroves (in *Aegialitis* and *Xylocarpus*). Polyols: in *Aster* species, *Juncus, Puccinellia*, and some mangroves (in *Aegiceras, Luminitzera* and *Sonneratia*). Pinitol: in *Spergularia* and in all Rhizophoraceae (mangroves). (After Popp and Albert 1980; Popp 1984; Popp et al. 1984; Aspinall and Paleg 1981; Wyn Jones and Storey 1981; Jeffrey 1987)

Hipóxia e Anóxia

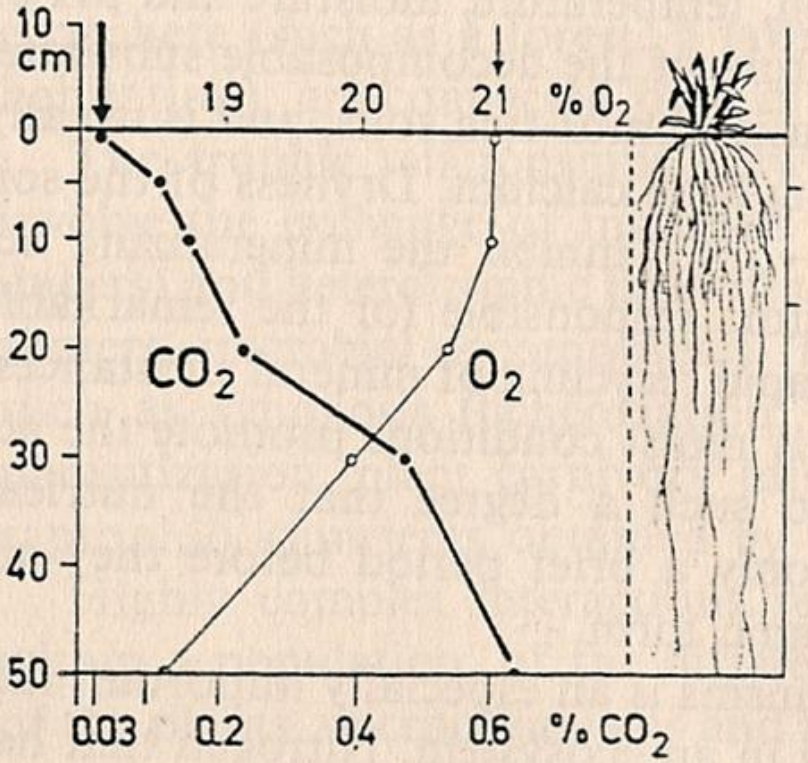


Fig. 1.6. Concentration profiles of CO_2 and O_2 in loamy soils beneath *Zoysia* swards, with a soil temperature of 12 °C at a depth of 10 cm. (After Ohga and Ikushima 1970)

Perfil de concentração de CO_2 e O_2 em um solo argiloso *(loamy soil)*:

Table 1.1. Solubility (μM) and volume concentration (%) of CO_2 and O_2 in water at different temperatures, in equilibrium with the air. Partial pressure in the air: 35 Pa CO_2, 21 kPa O_2. (Šesták et al. 1971)

Temperature (°C)	Carbon Dioxide (μM)	Carbon Dioxide (%)	Oxygen (μM)	Oxygen (%)	Mole ratio O_2/CO_2
0	26	0.059	458	1.02	17.6
10	18	0.041	356	0.79	19.8
15	15	0.035	318	0.72	21.2
20	13	0.030	291	0.66	22.4
25	11	0.026	263	0.59	23.9
30	9	0.023	245	0.55	27.2

Concentrações Normais de O_2 e CO_2 na atmosfera:

- O_2 = 21 %

- CO_2 = 0,400 %

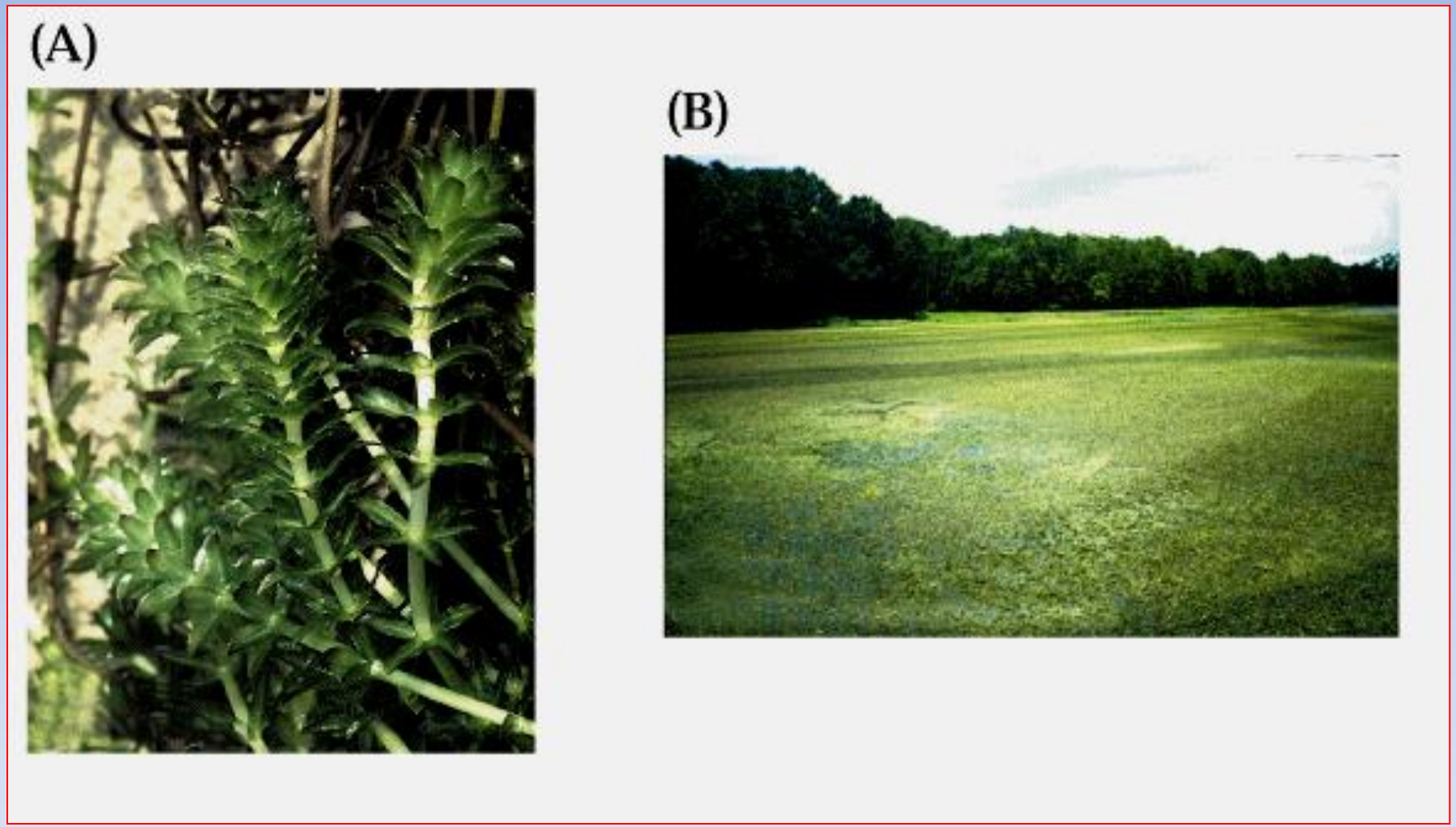
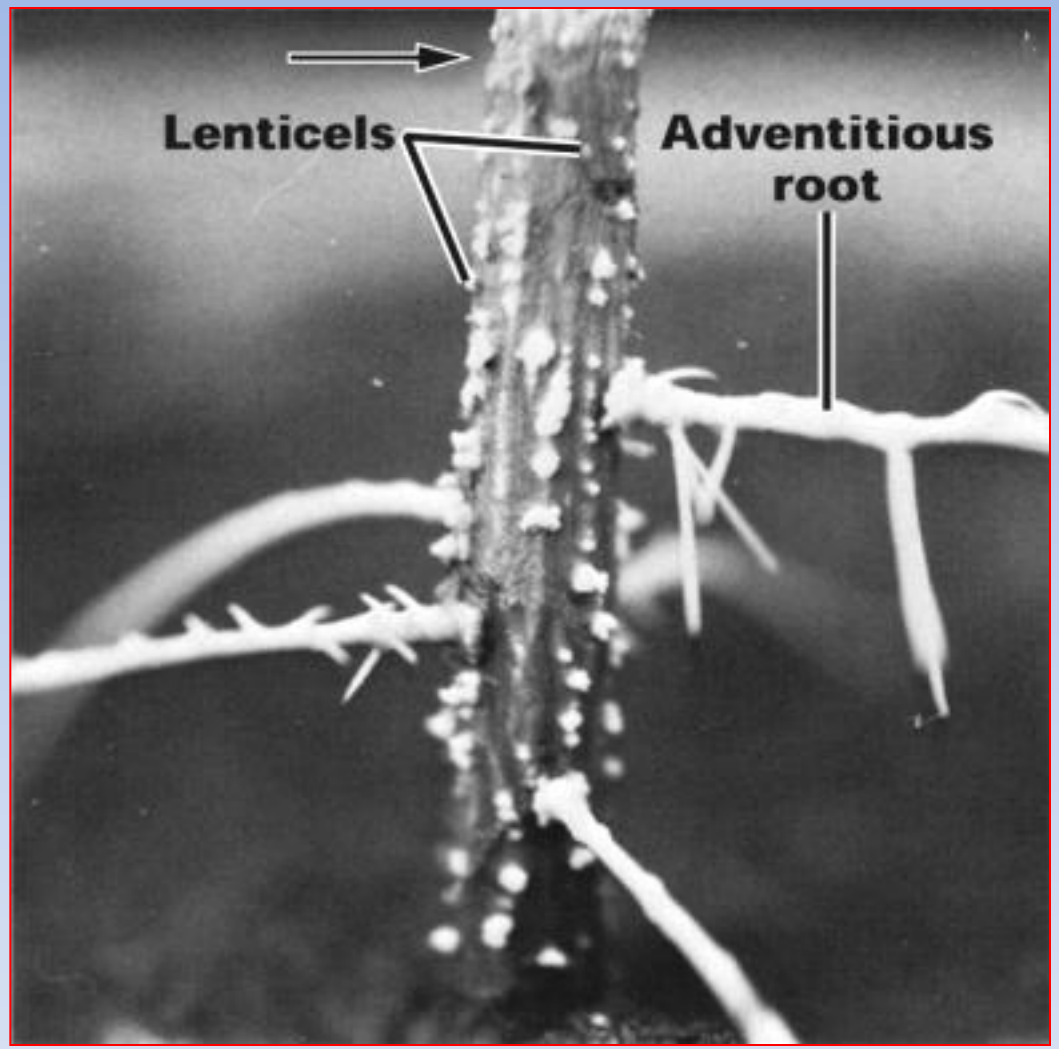


Figure 22.17
Survival strategies of a freshwater weed.


Lenticels
Adventitious root

Plantas de milho alagadas em decorrência de enchente

Table 22.3 Impact of oxygen deprivation on respiratory metabolism

Oxygen status	Effect on metabolism
Normoxic (aerobic)	Aerobic respiration proceeds normally. Almost all ATP production results from oxidative phosphorylation.
Hypoxic	The partial pressure of O_2 limits ATP production by oxidative phosphorylation. Glycolysis accounts for a larger percentage of ATP yield than under normoxic conditions. Metabolic and developmental changes are stimulated that result in adaptation to a low-oxygen environment.
Anoxic (anaerobic)	ATP is produced only by way of glycolysis. Cells exhibit low ATP contents, diminished protein synthesis, and impaired division and elongation. If anoxic conditions persist, many plant cells die.

Table 22.4 Plant species categorized by sensitivity to oxygen deprivation

Wetland plants	Flood-tolerant plants	Flood-sensitive plants
Acorus calamus (sweet flag)	*Arabidopsis thaliana*	*Glycine max* (soybean)
Echinochloa crus-galli (rice grass)	*Ec. crus-pavonis* (barnyard grass)	*Lycopersicon esculentum* (tomato)
Ec. phyllopogon (barnyard grass)	*Hordeum vulgare* (oat)	*Pisum sativum* (pea)
Erythina caffra (coral tree)	*Solanum tuberosum* (potato)	
Rumex maritimus (golden dock)	*Triticum aestivum* (wheat)	
Oryza sativa (rice)	*Zea mays* (corn)	
Zizania aquatica (wild rice)		

Table 22.5 Evidence that ethylene and calcium ions influence aerenchyma development in roots of maize seedlings

Treatment	Action	Effect on aerenchyma development
Hypoxia	Stimulates ethylene production	Promoted
Hypoxia + Ag^+	Inhibits ethylene action	Reduced
Hypoxia + AVG	Inhibits ethylene synthesis	Reduced
Hypoxia + EGTA	Chelates Ca^{2+}	Reduced
Normoxia + ethylene	Induces ethylene response	Promoted
Normoxia + caffeine	Increases cytosolic Ca^{2+}	Promoted

AVG, 1-aminoethoxyvinylglycine; EGTA, ethylene glycol-bis tetraacetic acid

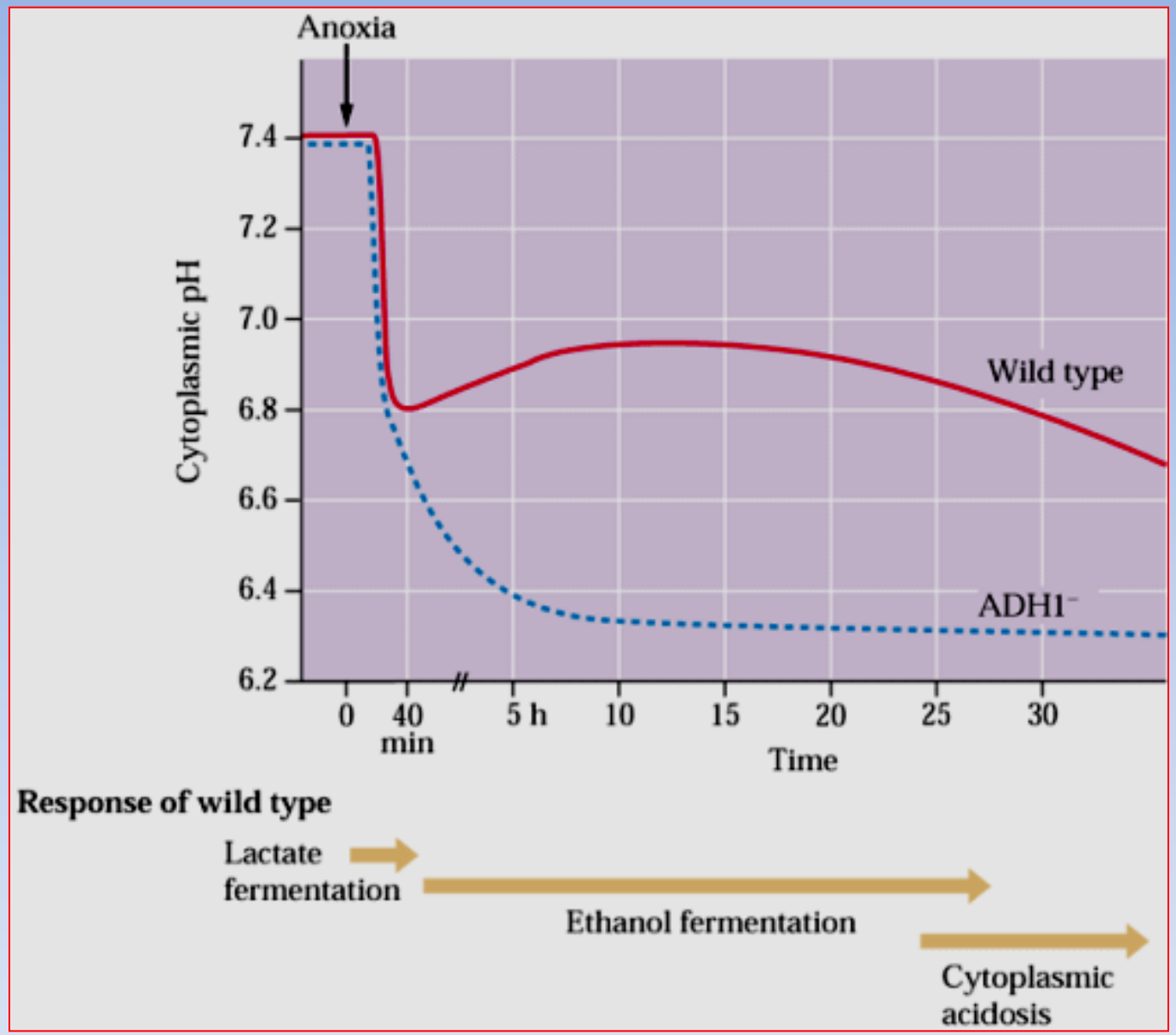


Figure 22.27
Response of root tips of wild-type maize (solid red) and mutants deficient in ADH1 (dotted blue) to anoxia.

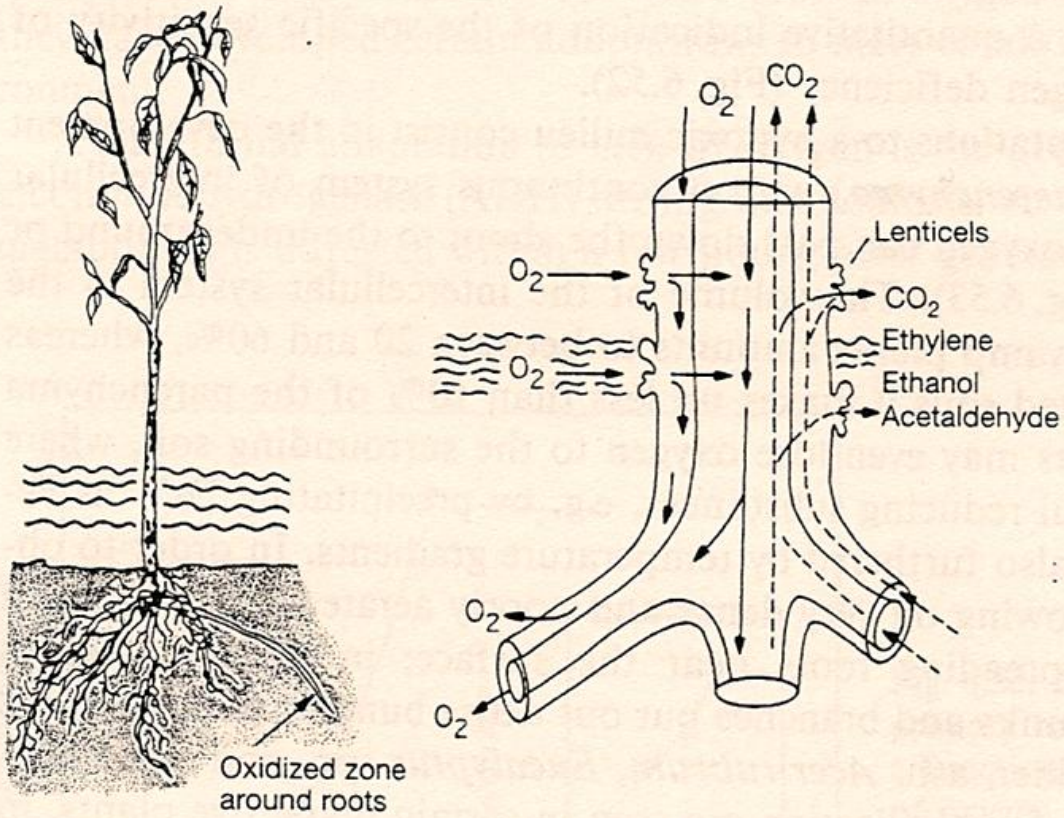
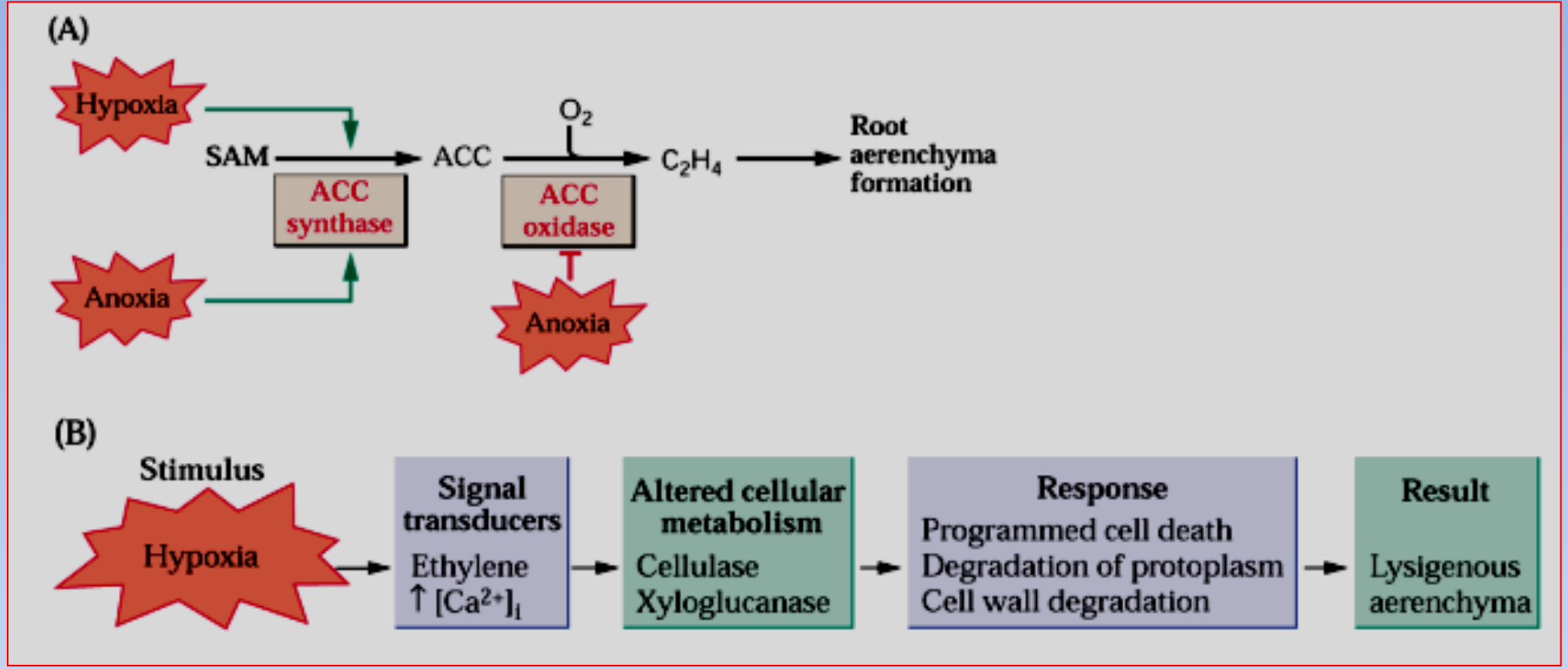
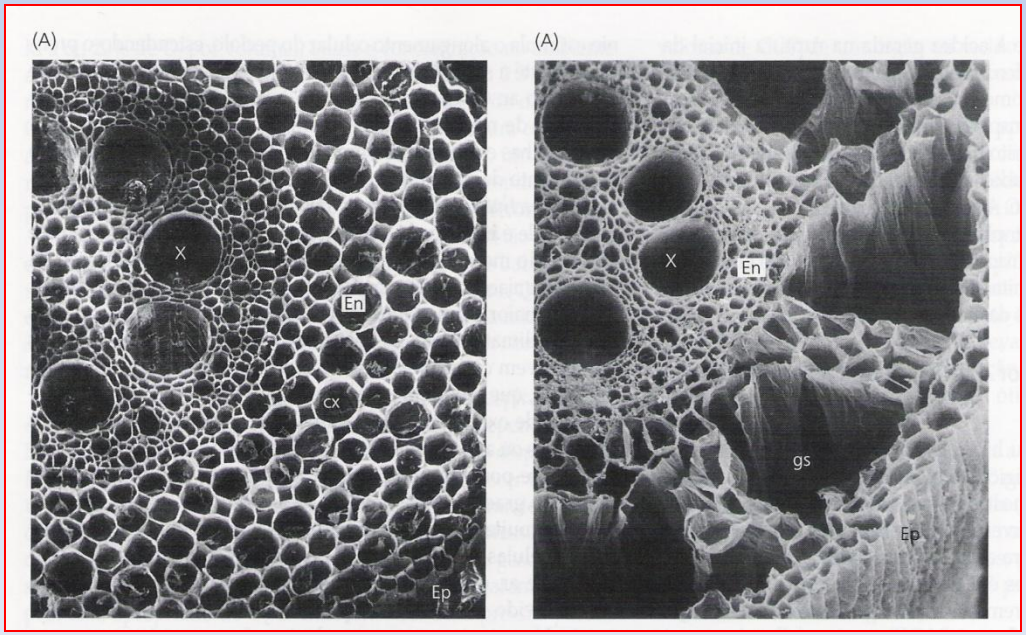


Fig. 6.53. Aeration system in the stem and roots of tupelo seedlings (*Nyssa aquatica* or *N. sylvatica*) and dual diffusion pathway of oxygen from the atmosphere to the rhizosphere and of volatile compounds from the root to the atmosphere. The O_2 escaping from the root surface creates an oxidizing milieu in the rhizosphere. (After Hook and Scholtens 1978)


(A)
Hypoxia
SAM
ACC synthase
ACC
O_2
ACC oxidase
C_2H_4
Root aerenchyma formation
Anoxia
Anoxia
(B)
Stimulus
Hypoxia
Signal transducers
Ethylene
↑ $[Ca^{2+}]_i$
Altered cellular metabolism
Cellulase
Xyloglucanase
Response
Programmed cell death
Degradation of protoplasm
Cell wall degradation
Result
Lysigenous aerenchyma


(A)
X
En
cx
Ep
(A)
X
En
gs
Ep

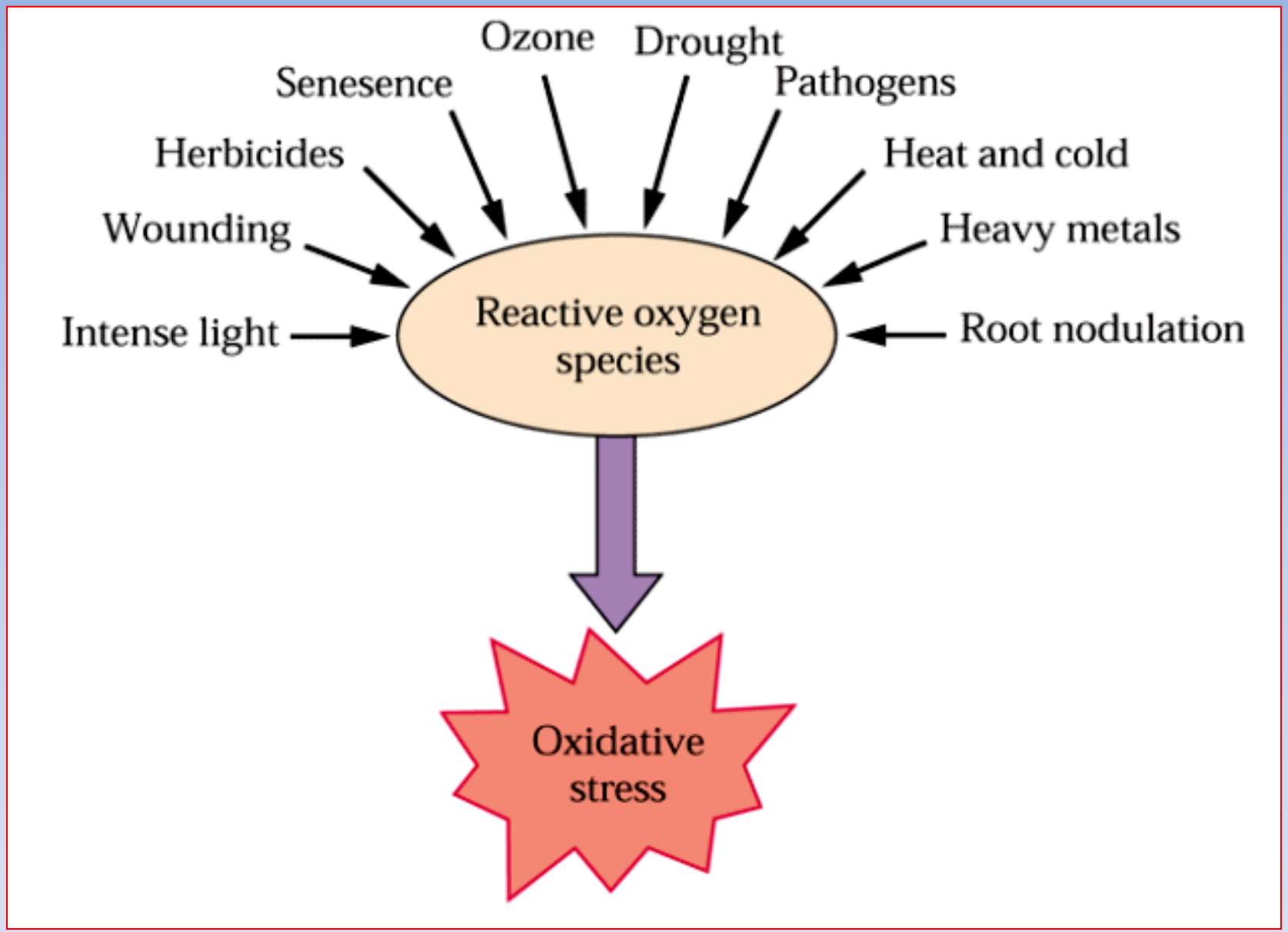


Figure 22.35
Environmental factors that increase the concentrations of reactive oxygen species in plant cells.

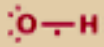
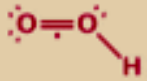
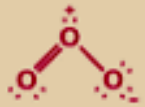
Compound	Shorthand notation(s)	Structural representation(s)	Sources
Molecular oxygen (triplet ground state)	O_2 ; $^3\Sigma$	$1s^2 2s^2 (\sigma_s)^2 (\sigma_s^*)^2 (\sigma_p)^2 (\pi_y)^2 (\pi_z)^2 (\pi_y^*)^1 (\pi_z^*)^1$	Most common form of dioxygen gas
Singlet oxygen (first excited singlet state)	$^1O_2$; $^1\Delta$	$1s^2 2s^2 (\sigma_s)^2 (\sigma_s^*)^2 (\sigma_p)^2 (\pi_y)^2 (\pi_z)^2 (\pi_y^*)^2$	UV irradiation, photoinhibition, photosystem II e^- transfer reactions (chloroplasts)
Superoxide anion	$O_2^{\cdot -}$		Mitochondrial e^- transfer reactions, Mehler reaction in chloroplasts (reduction of O_2 by iron–sulfur center F_X of Photosystem I), glyoxysomal photorespiration, peroxisome activity, plasma membrane, oxidation of paraquat, nitrogen fixation, defense against pathogens, reaction of O_3 and OH^- in apoplastic space
Hydrogen peroxide	H_2O_2		Photorespiration, β-oxidation, proton-induced decomposition of $O_2^{\cdot -}$, defense against pathogens
Hydroxyl radical	$OH^{\cdot}$		Decomposition of O_3 in presence of protons in apoplastic space, defense against pathogens
Perhydroxyl radical	$O_2H^{\cdot}$		Reaction of O_3 and OH^- in apoplastic space
Ozone	O_3		Electrical discharge or UV radiation in stratosphere, reactions involving combustion products of fossil fuels and UV radiation in troposphere

Figure 22.36
Molecular structure of reactive oxygen species active in plants: singlet oxygen, hydrogen peroxide, superoxide anion, hydoxyl radical, and perhydroxyl radical.

Table 22.6 Subcellular locations of antioxidants

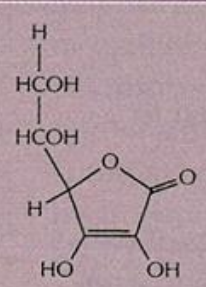
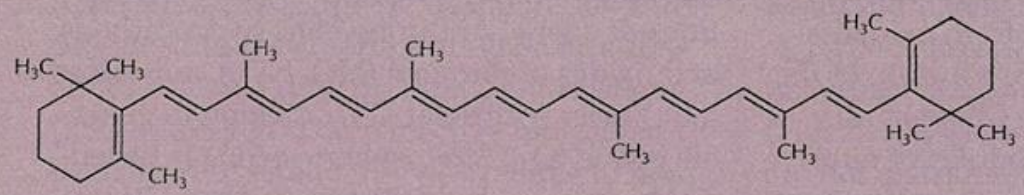
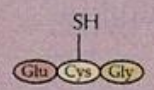
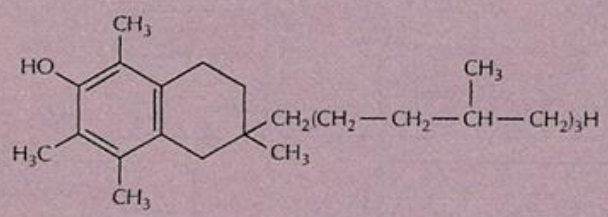
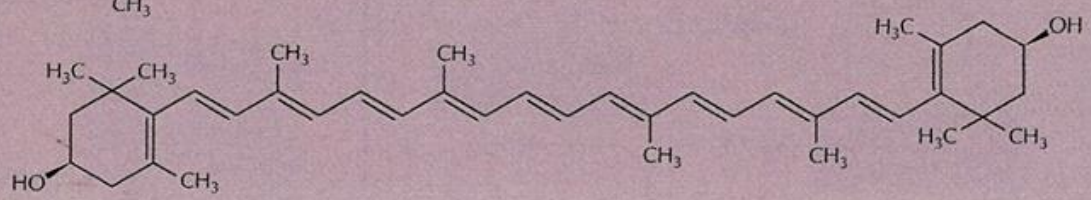
Antioxidant	Structure	Subcellular location
Ascorbate (vitamin C)		Apoplast, cytosol, plastid, vacuole
β-Carotene		Plastid
Glutathione, reduced (GSH)		Cytosol, mitochondrion, plastid
Polyamines (e.g., putrescene, shown here)	$H_2N(CH_2)_4NH_2)$	Cytosol, mitochondrion, nucleus, plastid
α-Tocopherol (vitamin E)		Cell membranes (including membranes of plastid)
Zeaxanthin		Chloroplast

Table 22.7 Subcellular locations of antioxidant enzymes

Antioxidant enzyme	Abbreviation	Subcellular location
Ascorbate peroxidase	APX	Cytosol, plastid stroma, plastid membrane, root nodules
Catalase	CAT	Cytosol, glyoxysome, peroxisome
Dehydroascorbate reductase	DHAR	Cytosol, plastid stroma, root nodules
Glutathione reductase	GR	Cytosol, mitochondrion, plastid stroma, root nodules
Monodehydroascorbate reductase	MDHAR	Plastid stroma, root nodules
Superoxide dismutase (grouped by metal cofactor)	Cu/ZnSOD	Cytosol, peroxisome, plastid, root nodules
	MnSOD	Mitochondrion
	FeSOD	Plastid

Estresses Térmicos

Table 22.11 HSPs, examples of proteins in each class, and their characteristics

Protein class	Name	Size (kDa)	Location
HSP100	hsp104 (yeast)	100–114	Cytoplasm
	ClpB *(Escherichia coli)*		
	ClpA *(E. coli)*		
HSP90	hsp90	80–94	Cytoplasm
	GRP94		ER
HSP70	DnaK *(E. coli)*	69–71	
	BiP and GRP		ER
	SSA1-4 (yeast)		Cytoplasm
	SSB1-2 (yeast)		Cytoplasm
	SSC1 (yeast)		Mitochondria
	KAR2 (yeast)		ER
HSP60	chaperonin 60	60	Chloroplasts and mitochondria
	GroEL *(E. coli)*	57	
	GroES *(E. coli)*	10	
smHSP		15–30	Cytoplasm
			Chloroplast
			ER
			Mitochondria

HPS = Heat Shock Protein (proteínas de choque ao calor)

TABELA 3.2 Temperaturas extremas (°C) causadoras de danos foliares, para plantas de ambientes diferentes

Ambiente	Limiar térmico para dano pelo frio	Limiar térmico para dano pelo calor
Hábitats tropicais		
Árvores	+5 to –2	44–55
Plantas alpinas	–5 to –15	em torno de 45
Hábitats temperados		
Árvores e arbustos decíduos (caducifólios)	–25 to –35	em torno de 50
Espécies herbáceas	–10 to –20	40–50
Espécies campestres (gramíneas e ciperáceas)	< –30	60–65
Hábitats com invernos frios		
Coníferas perenifólias	–40 to –90	44–50
Árvores decíduas boreais	< –30	42–45
Espécies herbáceas alpinas e árticas	< –2	44–54

Fonte: Segundo Larcher, 1995.

Nota: Para a determinação da tolerância ao frio, as plantas foram expostas ao frio e acompanhadas até a aclimatação, antes da medição; a tolerância ao calor foi determinada durante períodos de crescimento ativo.

TABELA 25.3
Temperaturas letais para plantas

Planta	Temperatura letal (°C)	Tempo de exposição
Nicotiana rustica (tabaco selvagem)	40-51	10 minutos
Cucurbita pepo (abóbora)	49-51	10 minutos
Zea mays (milho)	49-51	10 minutos
Brassica napus (colza)	49-51	10 minutos
Citrus aurantium (laranja azeda)	50,5	15-30 minutos
Opuntia (cacto)	> 65	—
Sempervivum arachnoideum (suculenta)	57-61	—
Folhas da batata	42,5	1 hora
Plântulas de pinheiro e espruce	54-55	5 minutos
Sementes de *Medicago* (alfafa)	120	30 minutos
Uva (fruto maduro)	63	—
Fruto do tomateiro	45	—
Pólen do pinheiro vermelho	70	1 hora
Vários musgos		
Hidratados	42-51	—
Desidratados	85-110	—

Fonte: Tabela 11.2, em Levitt, 1980.

onda curta e, como consequência, têm taxas fotossintéticas mais altas do que as folhas refletivas de verão (Figura 3.24). Por outro lado, as folhas de verão, mais pubescentes, refletem muito da radiação solar incidente; embora reduza suas taxas fotossintéticas, esse funcionamento também reduz sua temperatura. Consequentemente, essas folhas são capazes de se manter vivas e fotossintéticas mesmo em condições muito quentes e ensolaradas, aumentando o ganho total de carbono da planta e, indiretamente, reduzindo a perda de água (Ehleringer e Mooney, 1978). Muitas outras espécies também produzem tipos distintos de folhas em diferentes estações, cada uma delas com adaptações morfológicas e fisiológicas para o funcionamento ótimo em sua própria estação.

Figura 3.23 Folhas de *Simmondsia chinensis* (jojoba, Simmondsiaceae), arbusto de deserto, no Parque Nacional de Joshua Tree, no deserto de Mojave. As folhas espessas e coriáceas são mantidas em ângulo ereto para reduzir o ganho de calor radiante (fotografia cedida por P. Curtis).

Figura 3.24 Variação na aparência de folhas de *Encelia farinosa* (Asteraceae). As folhas no centro da planta estão sendo produzidas no momento em que o ambiente está se tornando mais quente e mais seco; as situadas ao seu redor foram produzidas mais cedo na estação, quando as condições eram mais frescas e úmidas. As folhas centrais são mais espessas, menores e cobertas com uma densa pubescência (tricomas) branca que reflete a luz solar. Aquelas em direção à periferia são mais verdes porque não têm a espessa pubescência (fotografia cedida por S. Schwinning).

Adaptações a regimes de temperaturas extremas

Extremos de calor e frio podem danificar as plantas de várias maneiras. Em temperaturas baixas, as membranas perdem sua elasticidade, os processos bioquímicos ficam mais lentos e a energia necessária para ativá-los torna-se maior, e a formação de cristais de gelo pode destruir as células. Em temperaturas altas, muitos processos bioquímicos também são reduzidos, as membranas podem ser danificadas e as proteínas são desnaturadas. A faixa de temperaturas na qual uma planta pode funcionar efetivamente, seu **limite de atividade**, é mais estreita do que a faixa de temperaturas na qual ela permanece viva (o

- http://camerasteadicam.com/camera-steadicam/infrared-camera.html/attachment/infrared-camera03

Temperaturas Baixas

TABELA 25.5
Composição de ácidos graxos de mitocôndrias isoladas de espécies resistentes e sensíveis ao resfriamento

	Peso percentual do conteúdo total de ácidos graxos					
	Espécies resistentes ao resfriamento			Espécies sensíveis ao resfriamento		
Ácidos graxos principais[a]	Gema de couve-flor	Raiz de nabo	Parte aérea da ervilha	Parte aérea do feijoeiro	Batata-doce	Parte aérea de milho
Palmítico (16:0)	21,3	19,0	12,8	24,0	24,9	28,3
Esteárico (18:0)	1,9	1,1	2,9	2,2	2,6	1,6
Oléico (18:0)	7,0	12,2	3,1	3,8	0,6	4,6
Linoléico (18:2)	16,4	20,6	61,9	43,6	50,8	54,6
Linolênico (18:3)	49,4	44,9	13,2	24,3	10,6	6,8
Razão de ácidos graxos não-saturados para saturados	**3,2**	**3,9**	**3,8**	**2,8**	**1,7**	**2,1**

[a]O número de átomos de carbono na cadeia do ácido graxo e o número de ligações duplas são mostrados entre parêntese.
Fonte: Lyons e cols., 1964.

Estresse por Frio

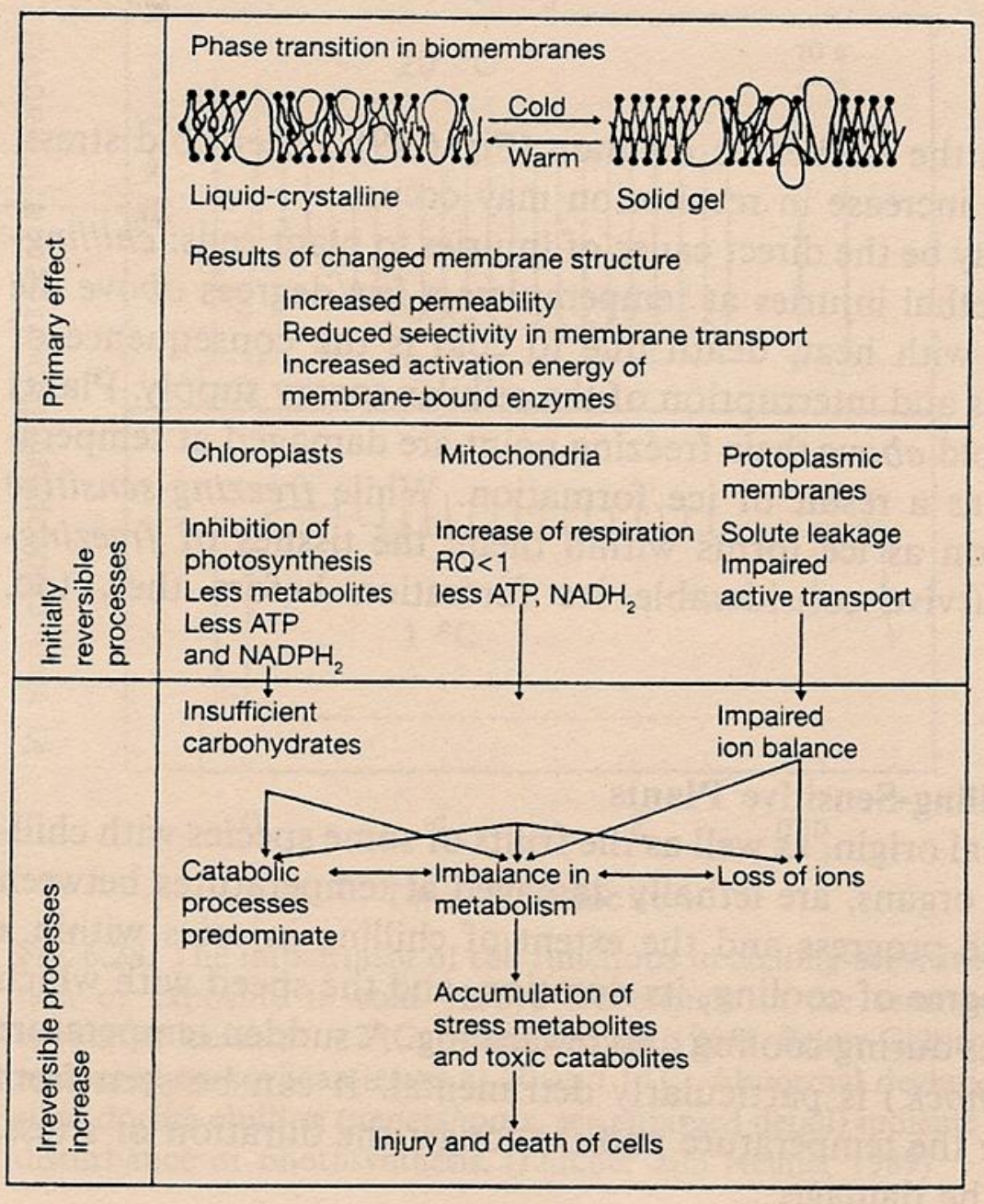


Fig. 6.31. Events and pathways of events leading to damage in chilling-sensitive plant cells. (After Lyons 1973; Levitt 1980a, from Larcher 1985, *modified*)

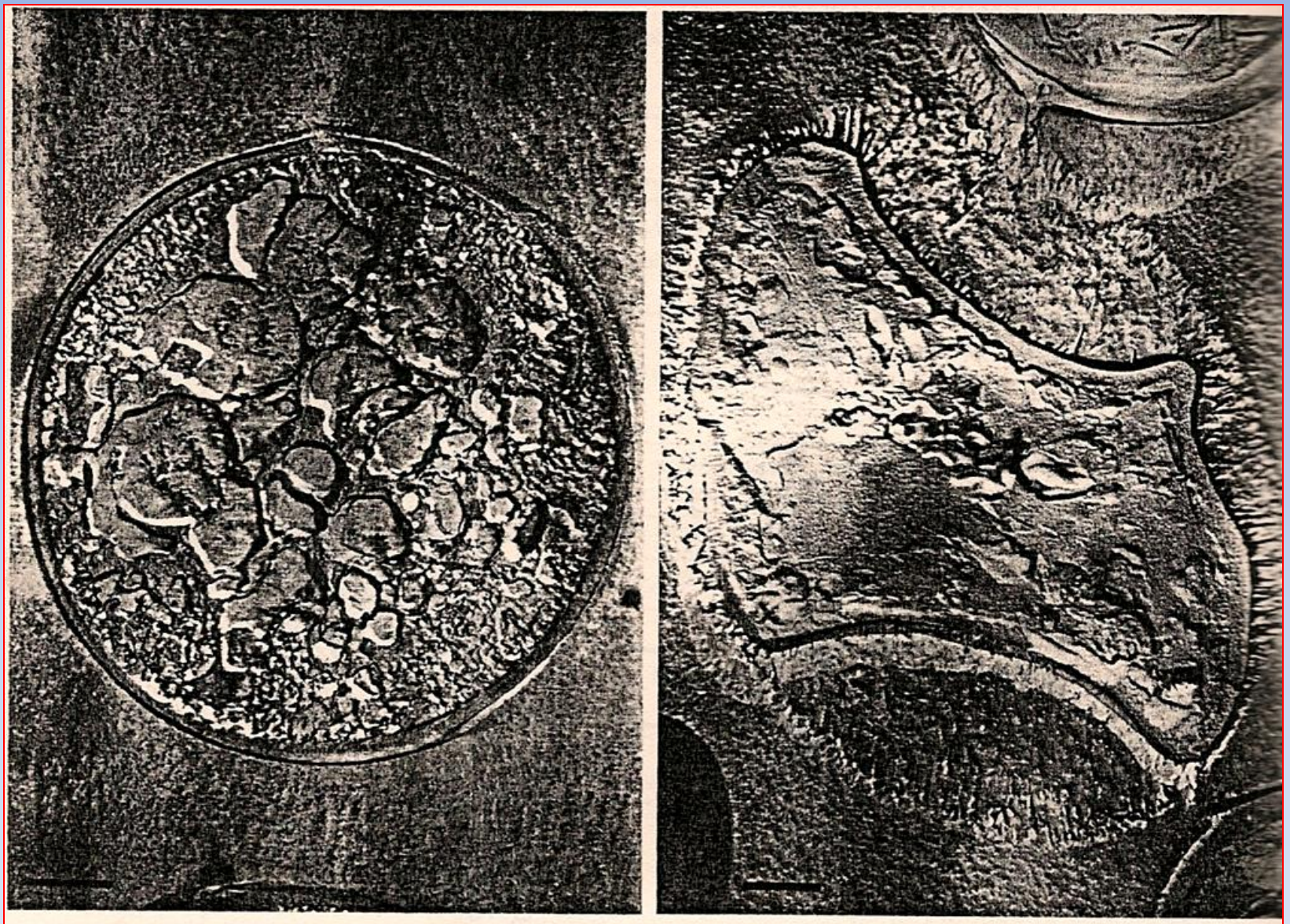


Fig. 6.33. Intracellular (*left*) and extracellular (*right*) freezing of yeast cells. The formation of intracellular ice crystals causes total destruction of the protoplasmic structures. The extracellularly frozen yeast cell has shrunk due to withdrawal of water and is surrounded by ice crystals which delineate the original margins of the cell; bars = 1 μm. (Moor 1964)

Poluição Atmosférica

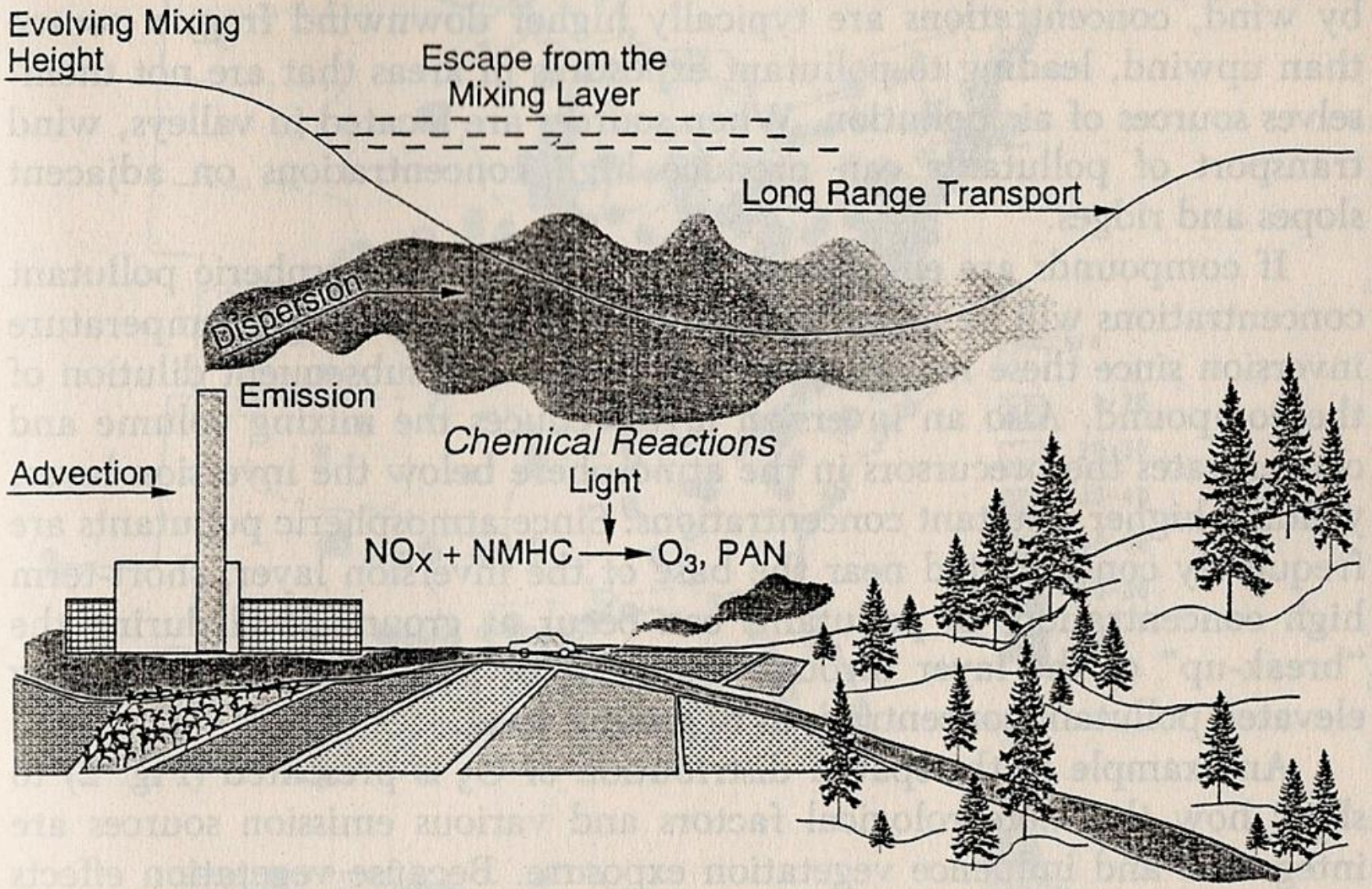


Figure 1 Examples of processes involved in emission, transport, and exposure of vegetation to atmospheric pollutants.

Table 14.1. Critical levels (1) and sources of some major air pollutants

	Crit. level	Remarks	Sources
SO_2	20 $\mu g\ m^{-3}$	Annual mean, sensitive plants	Industry, thermal power plants, household heating
	30 $\mu g\ m^{-3}$	Annual mean expected to cause productivity declines in sensitive forest stands	
	70 $\mu g\ m^{-3}$	Estimated daily mean	
O_3	50 $\mu g\ m^{-3}$	Mean for growing season, daily 7 h; is within natural range of ozone	Complex reactions of NO_x, HC, etc., in the air under influence of solar radiation
NO_2	30 $\mu g\ m^{-3}$	Annual mean in presence of O_3 + SO_2	Motor traffic, industry

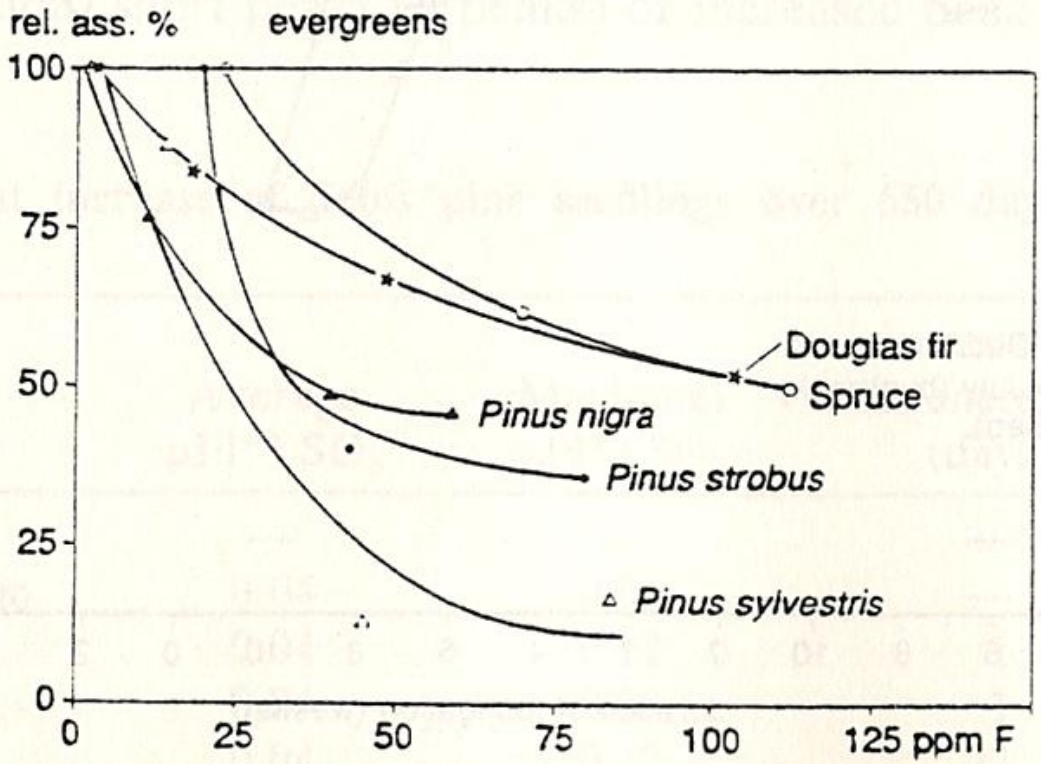


FIG. 14.2. The relative CO_2 uptake (calculated as net amount for 24 h) of several conifer species in early fall as related to the F content of the youngest needles. (Adapted from Ref. 12.)

Efeitos Poluentes do Ozônio

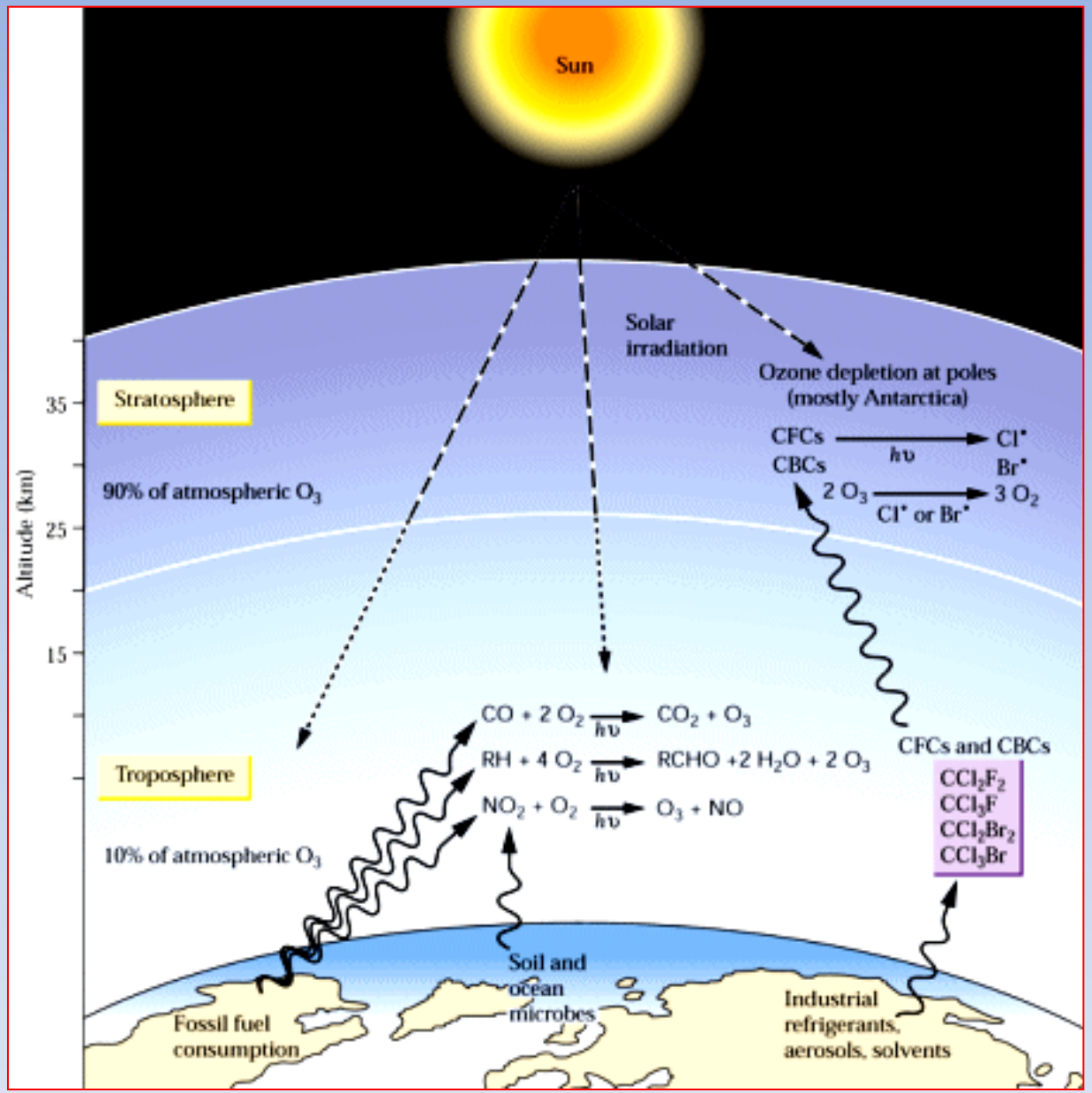


Figure 22.38
Diagram illustrating the stratospheric consumption and atmospheric generation of O_3.

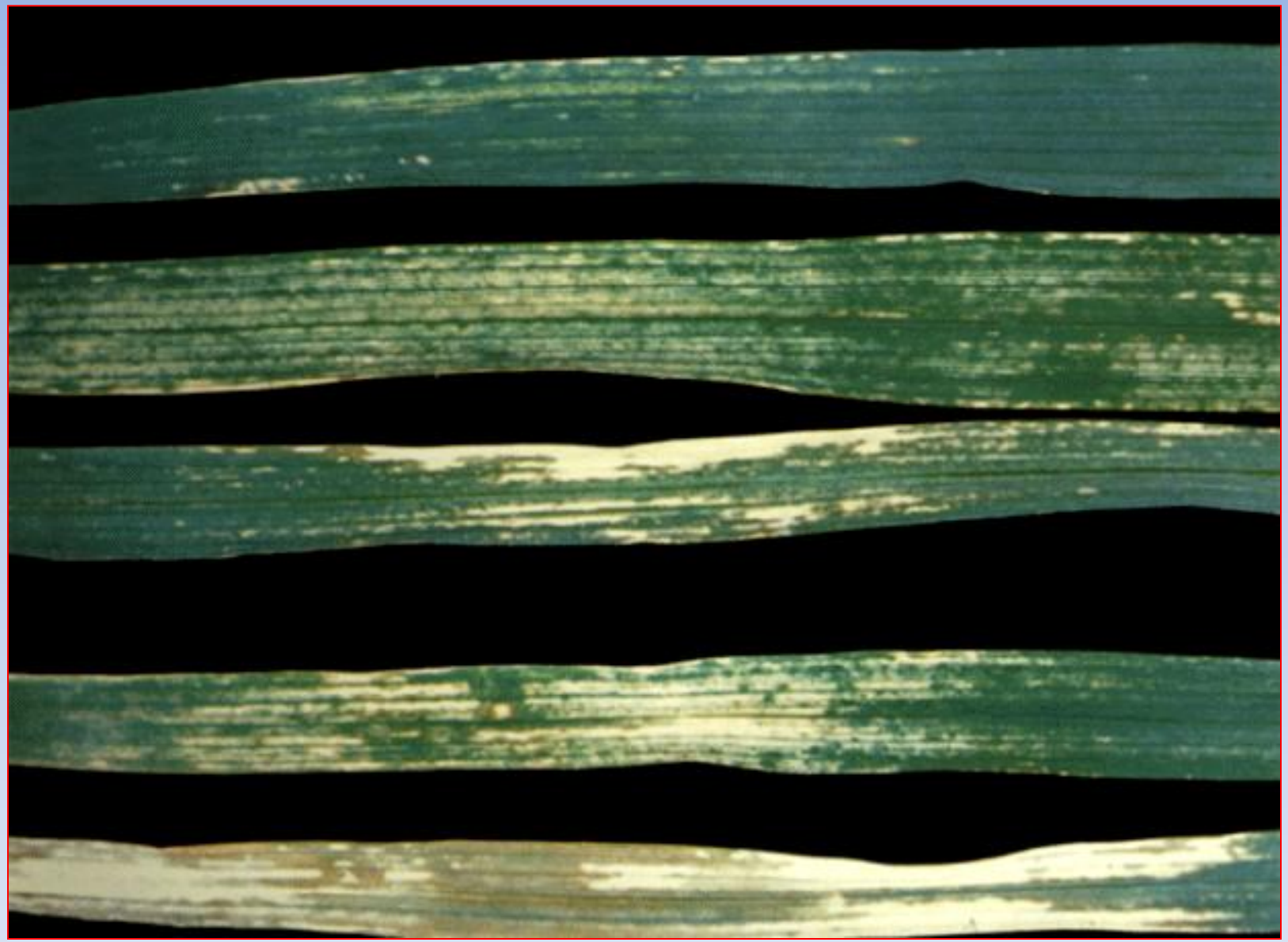


Figure 22.39
Ozone-damaged oat (*Avena sativa* L.) leaves.

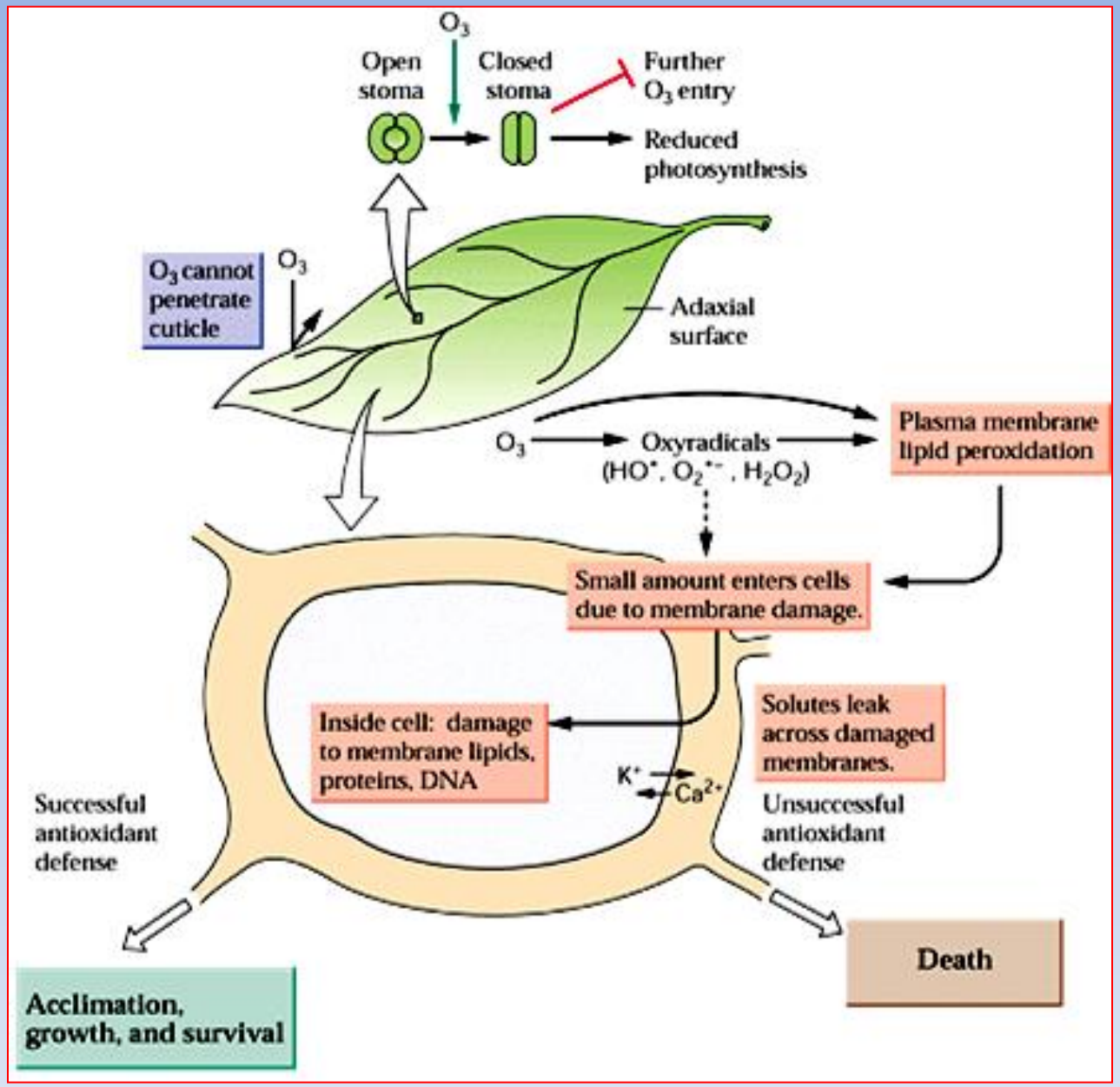


Figure 22.40
Ozone action and plant responses.

Table 22.8 Relationship between ozone exposure parameters and plant responses

Exposure type	Ozone exposure	Response
Acute	High, brief	Cell death Visible injury Loss of membrane integrity Little or no antioxidant defense response Dramatically reduced rates of photosynthesis
Chronic	Low to moderate, lengthy	Some visible injury Antioxidant defense response Reduced rates of photosynthesis Chlorophyll loss Increased ethylene production Reduced yield Premature senescence
Repeated	Low to moderate, periodic	Little or no injury Acclimation (hardening) Improved antioxidant defense response Higher rates of photosynthesis than under chronic exposure Improved yield relative to chronic exposure

Salinidade

e

Toxidez Nutricional

TABELA 25.6
Propriedades da água do mar e da água de boa qualidade para irrigação

Propriedade	Água do mar	Água de irrigação
Concentração de íons (m*M*)		
Na^+	457	< 2,0
K^+	9,7	< 1,0
Ca^{2+}	10	0,5-2,5
Mg^{2+}	56	0,25-1,0
Cl^-	536	< 2,0
SO_4^{2-}	28	0,25-2,5
HCO_3^-	2,3	< 1,5
Potencial osmótico (MPa)	–2,4	–0,039
Sais totais dissolvidos (mg L^{-1} ou ppm)	32.000	500

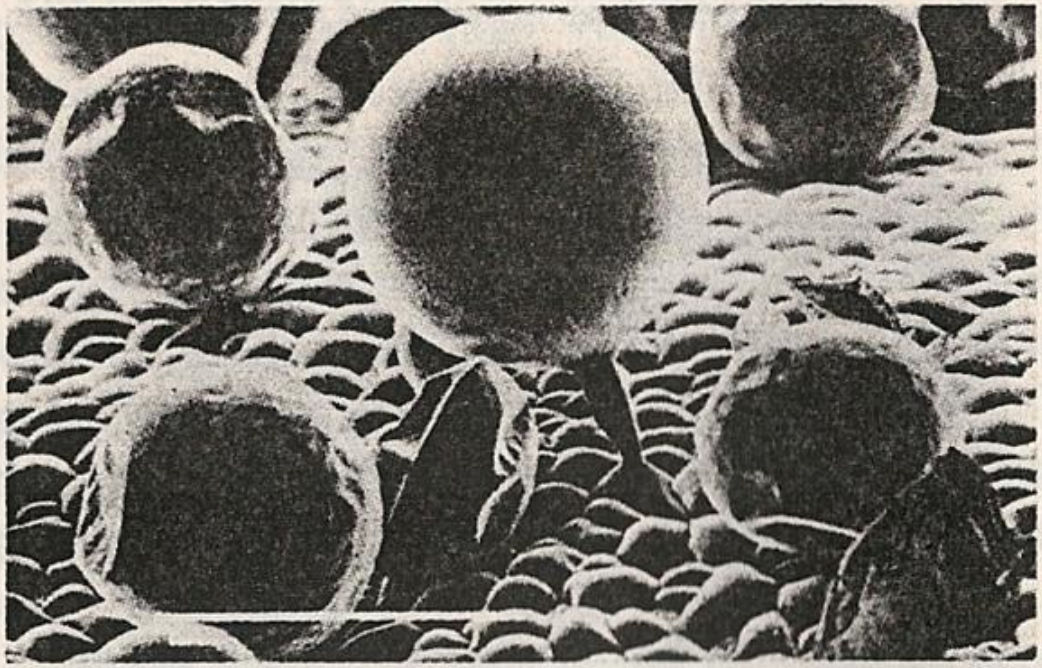
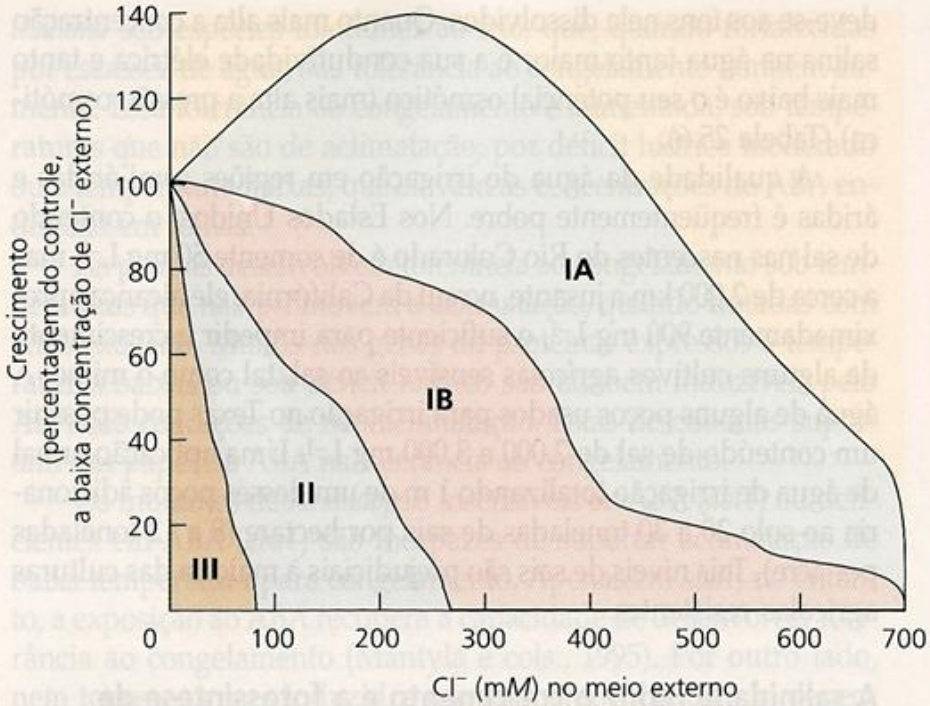


FIG. 15.6. A bladder hair of *Atriplex hortensis*. (Adapted from Ref. 85. Courtesy of Ms. Ute Schirmer and Prof. S.W. Breckle.)



O **grupo IA (halófitas)** inclui *Suaeda maritima* e *Atriplex nummularia*. Essas espécies mostram estimulação ao crescimento com níveis de Cl^- abaixo de 400 n*M*.

O **grupo IB (halófitas)** inclui *Spartina x townsendii* e a beterraba (*Beta vulgaris*). Essas plantas toleram sal, mas seu crescimento é retardado.

O **grupo II (halófitas e não-halófitas)** inclui gramíneas halofíticas tolerantes ao sal, desprovidas de glândulas de sal, tais como *Festuca rubra* subsp. *littoralis* e *Puccinellia peisonis*, além de não-halófitas, tais como o algodão (*Gossypium* spp.) e a cevada (*Hordeum vulgare*). Todas são inibidas por concentrações altas. Neste grupo, o tomateiro (*Lycopersicon esculentum*) é intermediário e o feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris*) e a soja (*Glycine max*) são sensíveis.

As espécies do **grupo III (não-halófitas muito sensíveis ao sal)** são severamente inibidas ou mortas por concentrações baixas de sal. Neste grupo, são incluídas muitas árvores frutíferas, tais como as cítricas, o abacateiro e frutíferas de caroço.

FIGURA 25.14 O crescimento de espécies diferentes submetidas à salinidade, em relação ao de controles não-salinizados. As curvas dividindo as regiões são baseadas em dados de espécies diferentes. As plantas cresceram durante um a seis meses (Greenway e Munns, 1980).

Table 6.9. Relative sensitivity of non-halophytic trees and shrubs to saline soils and to salt spray. Toxicity threshold values for the chloride content of leaves in early summer in salt-sensitive broadleaved trees and shrubs: 0.3 to 0.5% Cl in the dry matter; in sensitive conifers: 0.2 – 0.4%; in salt-resistant broadleaved trees and shrubs: 0.8 – 1.6%; in resistant conifers: about 0.6%. (Sucoff 1975; Meyer 1978; Carter 1982; Däßler 1991)

Salt-sensitive	Relatively resistant to salt
Deciduous trees and shrubs	
Acer platanoides	*Acer negundo*
Aesculus	*Ailantus*
Carpinus	*Elaeagnus*
Euonymus	*Fraxinus*
Fagus	*Gleditsia*
Juglans	*Hippophae*
Ligustrum vulgare	*Lycium*
Platanus	*Potentilla fruticosa*
Prunus serotina	*Quercus* species
Rosa rugosa, some species	*Rosa rugosa*, some species
Syringa	*Robinia*
Tilia	*Sophora*
Evergreen broadleaved woody plants	
Ilex species	*Coccoloba*
Ligustrum lucidum	*Ficus* species
Mahonia	*Magnolia grandiflora*
Trachelospermum	*Nerium*
Conifers	
Abies, many species	*Juniperus chinensis*
Picea, many species	*Picea mariana*
Pinus strobus	*Picea parryana*
Pinus silvestris	*Pinus halepensis*
Pseudotsuga	*Pinus nigra*
Taxus	*Pinus ponderosa*

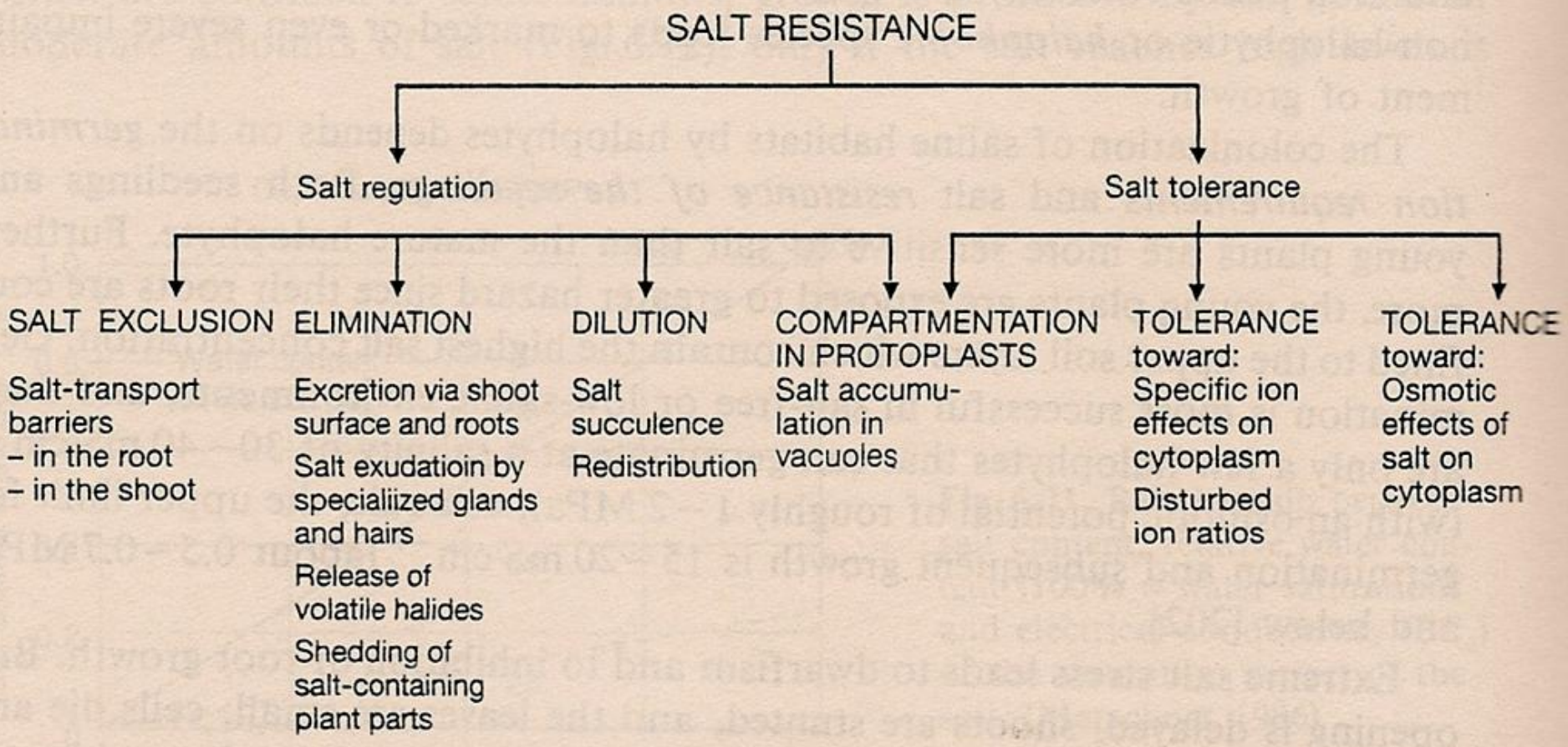


Fig. 6.73. Components of the resistance of halophytes to salt stress. (After Steiner 1934; Waisel 1972; Kreeb 1974b; Flowers et al. 1977)

Pickleweed (*Salicornia* sp.):
Planta com tolerância
a solos salinos

Radiação e Fotossíntese

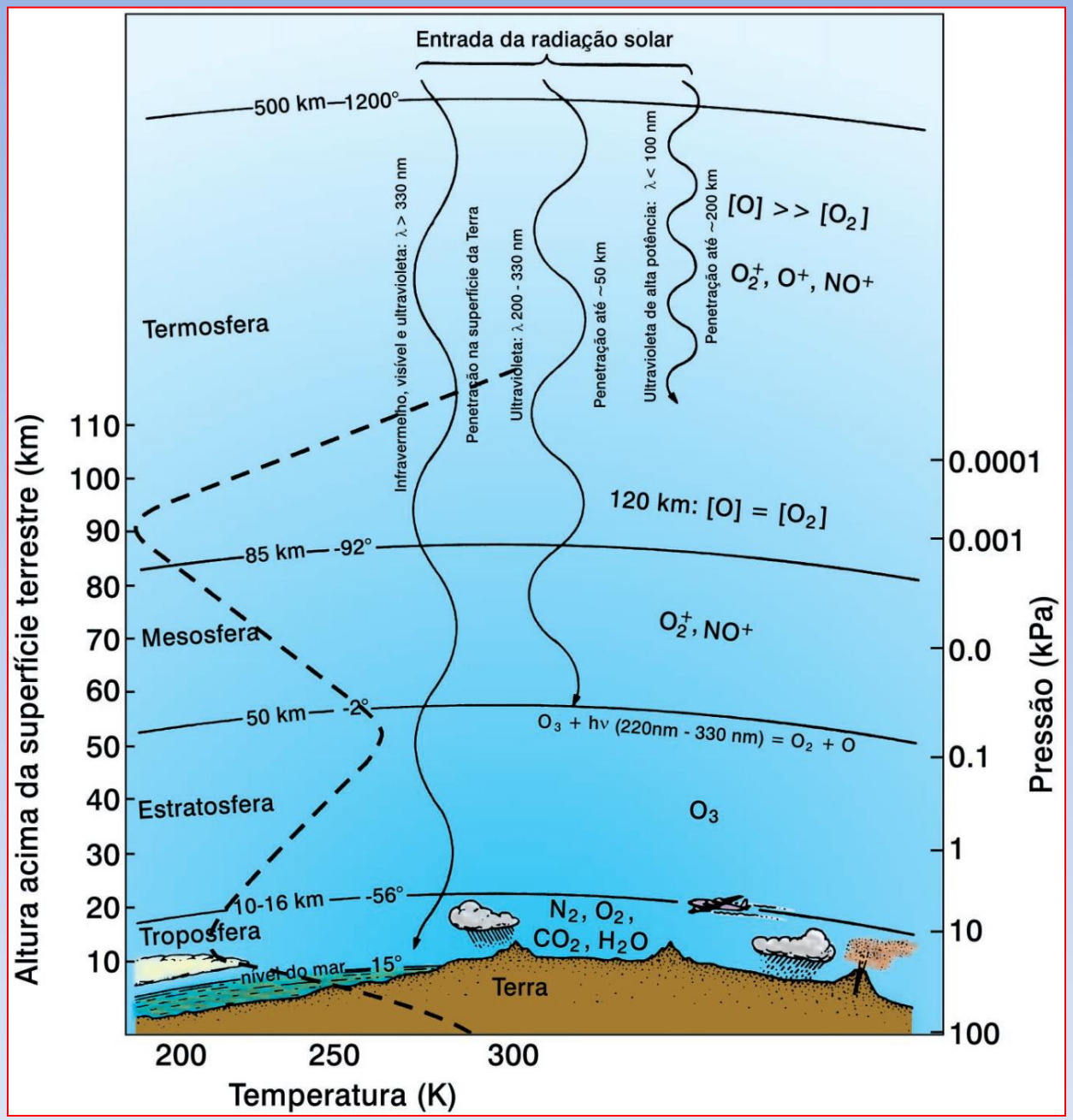


Figura 1: As principais regiões da atmosfera terrestre.

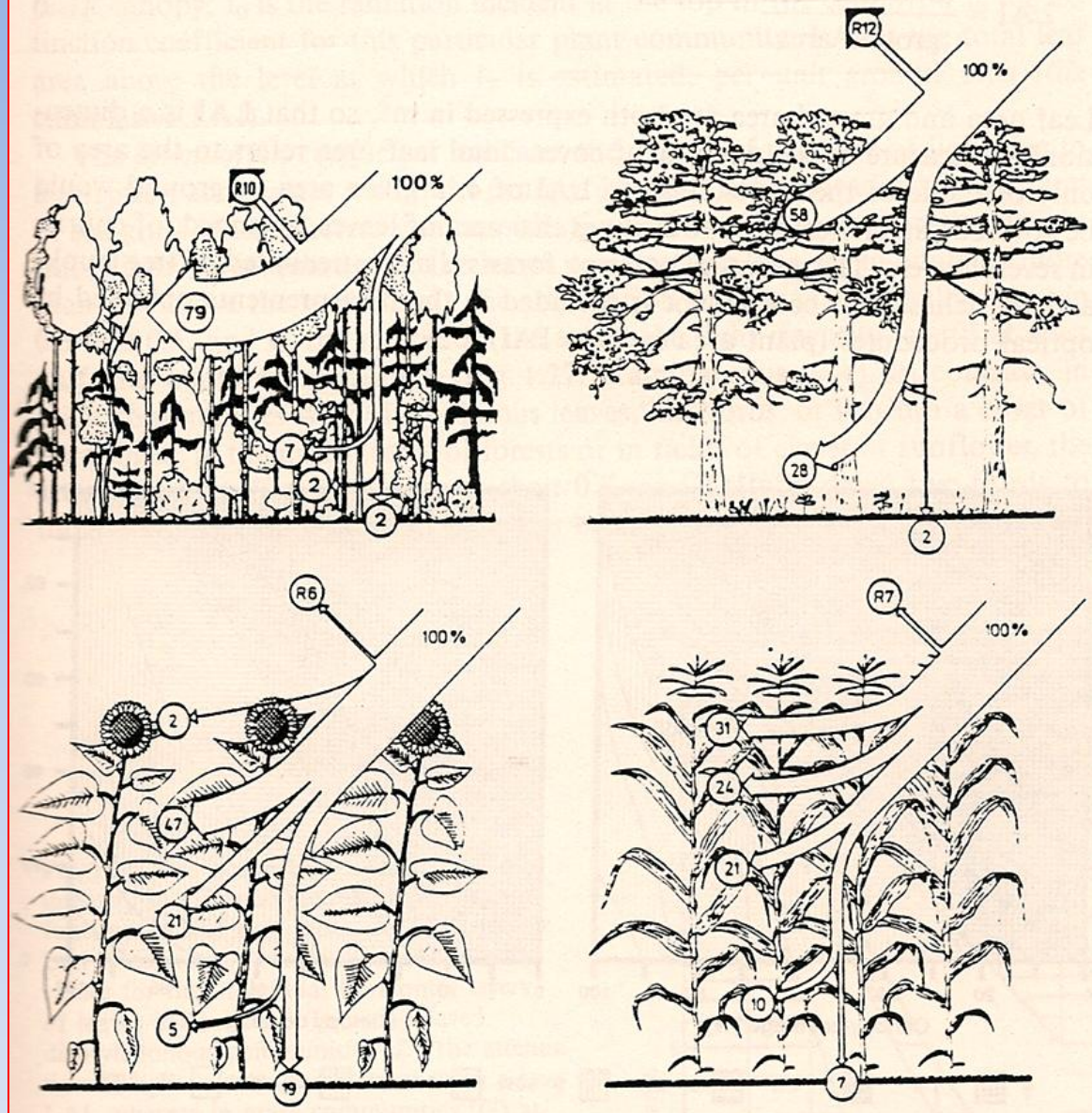


Fig. 1.25. Attenuation of radiation in various stands of plants. *Top left* A boreal birch-spruce mixed forest (Kairiukshtis 1967); *top right* a thin pine forest (Cernusca 1977); *below left* a sunflower field (Hiroi and Monsi 1966); *below right* a maize field (Allen et al. 1964). *R* canopy reflectance. Most of the radiation penetrating dense, flat-leaved stands is absorbed and scattered in the upper third, whereas in stands with narrow, erect leaves the radiation is more evenly distributed

Table 1.6. Effect of radiation on plant life. (Ross 1981)

Spectral region	Wavelength (nm)	Percent of solar radiant energy	Photosynthetic	Effects of radiation		
				Photomorphogenetic	Photodestructive	Thermal
Ultraviolet	290 – 380	0 – 4	Insignificant	Slight	Significant	Insignificant
Photosynthetically active range (PhAR)	380 – 710	21 – 46[a]	Significant	Significant	Slight	Significant
Infrared	750 – 4000	50 – 79[a]	Insignificant	Significant	Insignificant	Significant
Longwave radiation	4000 – 100000		Insignificant	Insignificant	Insignificant	Significant

[a] Depending on position of sun and degree of cloud cover.

Table 2.5. Maximum values for net photosynthesis of plant species with high photosynthetic capacities, under conditions of normal atmospheric CO_2 content. (From data of Björkman et al. 1972; Seeley and Kammereck 1977; Patterson and Duke 1979; Osmond et al. 1982; Nelson 1984; Marek 1988; Ceulemans and Saugier 1991; Nobel 1991 b; Dufrêne and Saugier 1993). All values are in $\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$

C_4 plants	
Cenchrus ciliaris	68
Pennisetum typhoides	64
Saccharum-hybrids	64
Sorghum sudanese	57
Zea mays	55
Tidestromia oblongifolia	50
C_3 plants (herbaceous species)	
Camissonia claviformis	60
Triticum boeoticum	45
Typha latifolia	43
Oxyza sativa	40
Helianthus anuus	28
Glycine max	27
Eichhornia crassipes	20
CAM plants	
Agave mapisaga	34
Agave fourcroydes	23
Opuntia ficus-indica	20
Woody plants (C_3)	
Salix-species	20 – 35
Populus tristis	30
Populus-species	20 – 25
Hevea brasiliensis	20 – 26
Elais guineensis	20 – 25
Fraxinus pennsylvanica	20 – 25
Ailanthus altissima	20
Prosopis glandulosa	20
Eucalyptus pauciflora	15 – 20
Pinus sylvestris	17

Table 2.8. Light response of net photosynthesis of single leaves, under conditions of ambient CO_2 and optimal temperature. (From measurements of numerous authors)

Plant group	Compensation irradiance I_C (μmol photons $m^{-2} s^{-1}$)	Light saturation I_S (μmol photons $m^{-2} s^{-1}$)
Terrestrial plants		
Herbaceous flowering plants		
C_4 plants	20 – 50	> 1500
Desert plants		> 1500
Agricultural C_3 plants	20 – 40	1000 – 1500
Heliophytes	20 – 40	1000 – 1500
Spring geophytes	10 – 20	300 – 1000
Sciophytes	5 – 10	100 – 200 (400)
Woody plants		
Tropical forest trees		
sun leaves	15 – 25	(400) 600 – 1500
shade leaves	5 – 10	200 – 300
young plants	2 – 5	50 – 150
Deciduous broadleaved trees and shrubs		
sun leaves	20 – 50 (100)	600 – > 1000
shade leaves	10 – 15	200 – 500
Non-tropical evergreen broadleaved trees		
sun leaves	10 – 30	600 – 1000
shade leaves	2 – 10	100 – 300
Coniferous trees		
sun shoots	30 – 40	800 – 1100
shade shoots	2 – 10	150 – 200
Ferns		
Sunny habitats	ca. 50	400 – 600 (800)
Shade ferns	1 – 5	50 – 150
Mosses	5 – 20	150 – 300
Lichens	50 – 150	300 – 600
Aquatic plants		
Planktonic algae		200 – 500
Intertidal-zone seaweeds	5 – 8	200 – 500
Deep-water algae	2	150 – 400
Submersed vascular plants	8 – 20 (30)	(60) 100 – 200 (400)

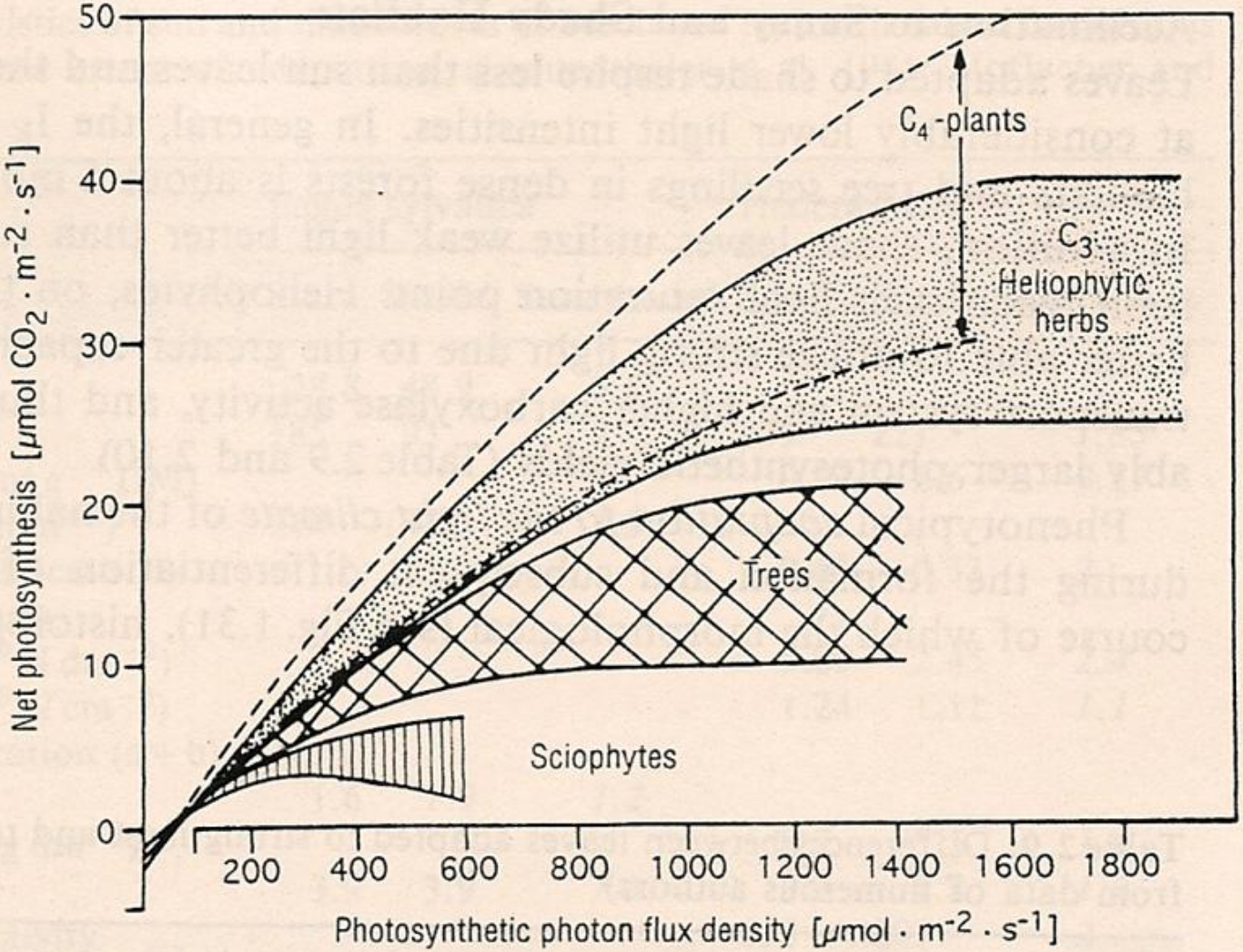


Fig. 2.29. Light-effect curves of net photosynthesis for plants of different functional groups at optimal temperature and with the natural CO_2 supply. Measurements made by numerous authors

Sciophytes: are shade-loving trees or plants

Table 2.9. Differences between leaves adapted to strong light and to low light. (Compiled from data of numerous authors)

Characteristic	Sun leaves	Shade leaves
Leaf characteristics		
Leaf area (surface area/dry weight)	−	+
Internal surface area (A^{mes}/A)[a]	+	−
Thickness of mesophyll	+	−
Thickness of palisade parenchyma	+	−
Stomatal density	+	−
Chloroplasts per leaf area	+	−
Chloroplast characteristics		
Size of chloroplasts	−	+
Stromal/thylakoid volume	+	−
Thylakoids per granum	−	+
Chlorophyll content per chloroplast	−	+
Chlorophyll a/b ratio	+	−
P 700/chlorophyll	×	×
P 680/chlorophyll	+	−
CF_1/chlorophyll	+	−
α-Carotene/β-carotene	−	+
Lutein/V + A + Z xanthophylls[b]	−	+
Electron transport chain	+	−
Functional characteristics		
Activity of the photosystems	+	−
Speed of electron transport	+	−
ATP-synthetase activity/chlorophyll	+	−
Activity of RuBP carboxylase	+	−
Quantum yield	×	×
Carboxylation efficiency	+	−
Photosynthetic capacity	+	−
Mitochondrial respiration	+	−

[a] Mesophyll cell surface area/leaf area.
[b] Violaxanthin + antheraxanthin + zeaxanthin.
+ Higher, greater; − lower, less; × no clear difference.

Table 2.11. Temperature response of net photosynthesis under conditions of ambient CO_2 and light saturation. Compiled from data of numerous authors

Plant group	Low-temperature limit for CO_2 uptake (°C)	Temperature optimum of Ph_n (°C)	High-temperature limit for CO_2 uptake (°C)
Herbaceous flowering plants			
C_4 plants of hot habitats	+5 to 10	30–40 (50)	50–60
Agricultural C_3 plants	−2 to 0	20–30 (40)	40–50
Heliophytes	−2 to 0	20–30	40–50
Sciophytes	−2 to 0	10–20	ca. 40
Desert plants	−5 to 5	20–35 (45)	45–50 (60)
CAM plants			
during day	−2 to 0	(20) 30–40	45–50
during night	−2 to 0	10–15 (23)	25–30
Winter annuals and spring geophytes	−5 to −2	10–20	30–40
Plants of high mountains	−6 to −2	15–25	38–42
Aquatic cormophytes	ca. 0	(15) 20–30 (35)	45–52
Woody plants			
Evergreen broadleaved trees of the tropics and subtropics	0 to 5	25–30	45–50
Mangroves	0 to 5	25–30	ca. 40
Sclerophyllous trees and shrubs of dry regions	−5 to −1	20–35	42–45
Deciduous trees of the temperate zone	−3 to −1	20–25	40–45
Evergreen coniferous trees	−5 to −3	10–25	35–42
Dwarf shrubs of heath and tundra	ca. −3	15–25	40–45
Mosses			
Arctic and subarctic zone	ca. −8	5–12	ca. 30
Temperate regions	ca. −5	10–20	30–40
Lichens			
Cold regions	−10 to −15	8–15 (20)	25–30
Deserts	ca. −10	18–20	38–45
Tropics	−2 to 0	ca. 20	25–35
Algae			
Snow algae	ca. −5	0–10	30
Thermophilic algae	20 to 30	45–55	65

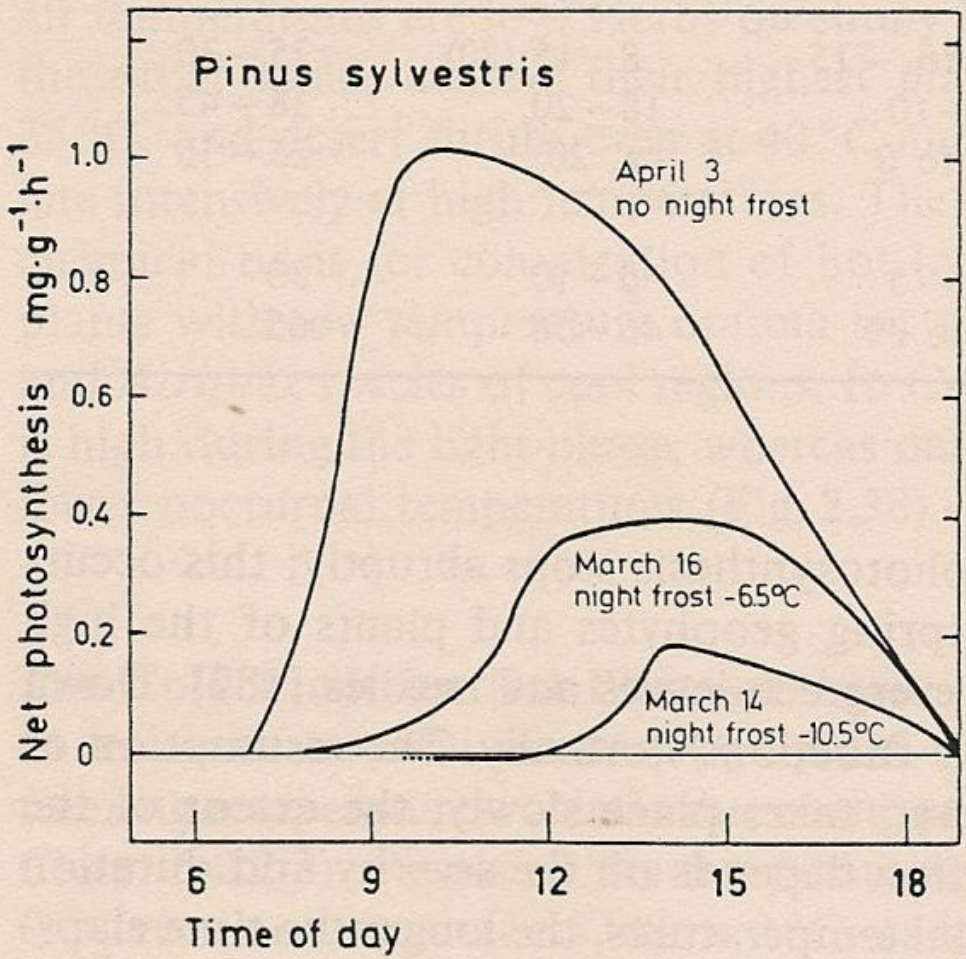


Fig. 2.39. After-effect of night frost on the time course of net photosynthesis in pine twigs during the following day. (After Polster and Fuchs 1963). In contrast to vascular plants, lichens in polar regions are able to photosynthesize at subfreezing temperatures down to −10 °C or lower; therefore they can actively take up CO_2 even under winter conditions (Kappen 1993)

Table 2.12. Average water use efficiencies of productivity WUE_P (g DM kg^{-1} H_2O). Data of numerous authors

C_4 plants	3 – 5
Herbaceous C_3 plants	
Cereals	1.5 – 2
Legumes	1.3 – 1.4
Potatoes and root crops	1.5 – 2.5
Sunflowers, young plants	3.6
Sunflowers, flowering plants	1.5
CAM plants	6 – 15 (30)
Woody plants	
Tropical broadleaved trees (cultivated)	1 – 2
Temperate zone broadleaved trees	3 – 5
Sclerophyllous shrubs	3 – 6
Coniferous trees	3 – 5
Oil palms	3.5

Table 4.5. Minimal water potential values (MPa) of assimilative organs of plants of ecologically different groups. (Richter 1976; Doley 1981; Nobel 1988)

Plant group	Ψ_{min}
Aquatic plants	−1.2
Herbaceous mesophytes	−1.5 to −2.5
Graminoid mesophytes	−2 to −3 (−4.5)[a]
Trees of tropical rainforests	−1.5 to −4
Woody plants of the temperate zone	
Deciduous trees and shrubs	−1.5 to −2.5
Conifers	−1.5 to −2.2 (−6)
Plants of periodically dry regions	
Sclerophylls	−3.5 to −5
Arid bush	−3.5 to −8.5
Mediterranean low shrubs	−4 to −8
Xerophytes	
Desert shrubs	−5 to −8 (−16)
Succulents	−0.8 to −2
Mangroves	−5 to −6
Halophytes	−3 to −6 (−9)

[a] Extreme values in brackets.

Table 2.18. Annual net primary production, leaf area index and chlorophyll content of biomes. (Whittaker and Likens 1975; for details see Ajtay et al. 1979; Schulze 1982)

Type of vegetation	Area (10^6 km^2)	Net primary production			Leaf area index		Chlorophyll concentration
		Range (kg m^{-2} a^{-1})	Mean (kg m^{-2} a^{-1})	Area total (10^{12} kg)	Range (m^2 m^{-2})	Most frequent value (m^2 m^{-2})	Mean (g m^{-2})
Continents	**149.0**		**0.78**	**117.5**		**4.3**	**1.5**
Tropical rainforests	17.0	1 – 3.5	2.2	37.4	6 – 16	8	3.0
Deciduous woodland (semiarid)	7.5	1.6 – 2.5	1.6	12.0		5	2.5
Deciduous forests (temperate)	7.0	0.4 – 2.5	1.2	8.4	3 – 12	5	2.0
Evergreen temperate forests	5.0	1 – 2.5	1.3	6.5	5 – 14	12	3.5
Boreal forests	12.0	0.2 – 1.5	0.8	9.6	7 – 15	12	3.0
Dry scrub and sclerophylls	8.5	0.3 – 1.5	0.7	6.0	4 – 12	4	1.6
Savannas	15.0	0.2 – 2	0.9	13.5	1 – 5	4	1.5
Meadows and steppes	9.0	0.2 – 1.5	0.6	5.4		3.6	1.3
Tundra	8.0	0.01 – 0.4	0.14	1.1	0.5 – 2.5	2	0.5
Shrub deserts	18.0	0.01 – 0.3	0.9	1.6		1	0.5
Dry and cold deserts	24.0	0 – 0.01	0.003	0.07		0.05	0.02
Agricultural crops	14.0	0.1 – 4	0.65	9.1	4 – 12	4	1.5
Swamps, marshes	2.0	1 – 6	0.3	6.0		7	3.0
Inland waters	2.0	0.1 – 1.5	0.4	0.8			0.2
Oceans	**361.0**		**0.155**	**55.0**			**0.05**
Open ocean	332.0	0.002 – 0.4	0.125	41.5			0.03
Upwelling zones	0.4	0.4 – 1	0.5	0.2			0.3
Coastal zones	26.6	0.2 – 0.6	0.36	9.6			0.2
Reefs and tidal zones	0.6	0.5 – 4	2.5	1.6			2.0
Brackish water	1.4	0.2 – 4	1.5	2.1			1.0
Global total (earth)	**510**		**0.336**	**172.5**			**0.48**

Table 4.8. Total annual and daily transpiration of stands of plants. (From data of numerous authors)

Type of vegetation	Community transpiration	
	mm per year	mm per day
Stands of woody plants		
Tropical tree plantations	2000 – 3000	
Tropical rainforests	1500 – 2000	
Deciduous forests of the temperate zone	500 – 800	4 – 5
Evergreen conifer forests	300 – 600	2.5 – 4.8
Sclerophyllous woodland	400 – 500	
Forested steppe	200 – 400	
Ericaceous heath	100 – 200	2 – 5
Grassland and herbaceous vegetation		
Sedge and reeds	1300 – 1600	6 – 12 (20)
Tall forbs	800 – 1500	
Wet meadows	1100	8 – 15
Grain fields	400 – 500	
Prairies and savannas		4 – 6
Meadows and pastures	300 – 400	3 – 6
Steppes	ca. 200	0.5 – 2.5
Open vegetation		
Halophyte communities		2 – 5
Mountain screes	10 – 20	0.3 – 0.4
Lichen tundra	80 – 100	
Arid deserts		0.01 – 0.4

Table 3.11. Import of mineral elements ($g\ m^{-2}\ a^{-1}$) by rain. (Golley et al. 1975; Kallio and Veum 1975; Likens et al. 1977

Element	Tropical rainforest (Central America)	Deciduous broad-leaved forest (North America)	Northern tundra (Scandinavia)
N		2.07	0.07 – 0.1
S		1.88	0.5 – 0.6
P	0.10	0.0004	
Ca	2.93	0.22	0.25 – 0.54
Mg	0.49	0.06	0.05 – 0.15
K	0.95	0.09	0.08 – 0.12
Na	3.07	0.16	0.1 – 0.4
Fe	0.30		

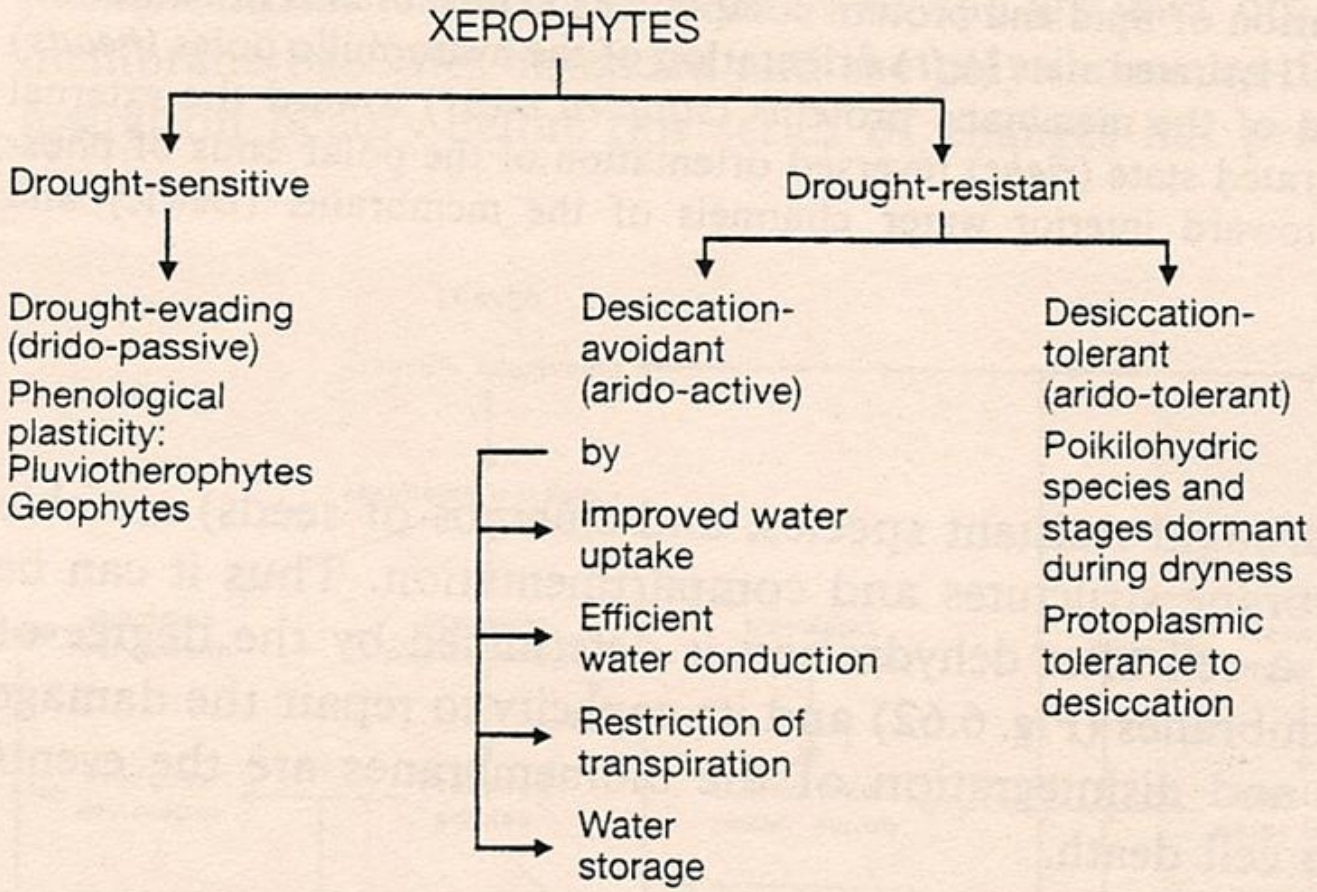


Fig. 6.63. Survival mechanisms of plants in dry regions. (After Shantz 1927; Evenari et al. 1975; Turner 1979; Ludlow 1989)

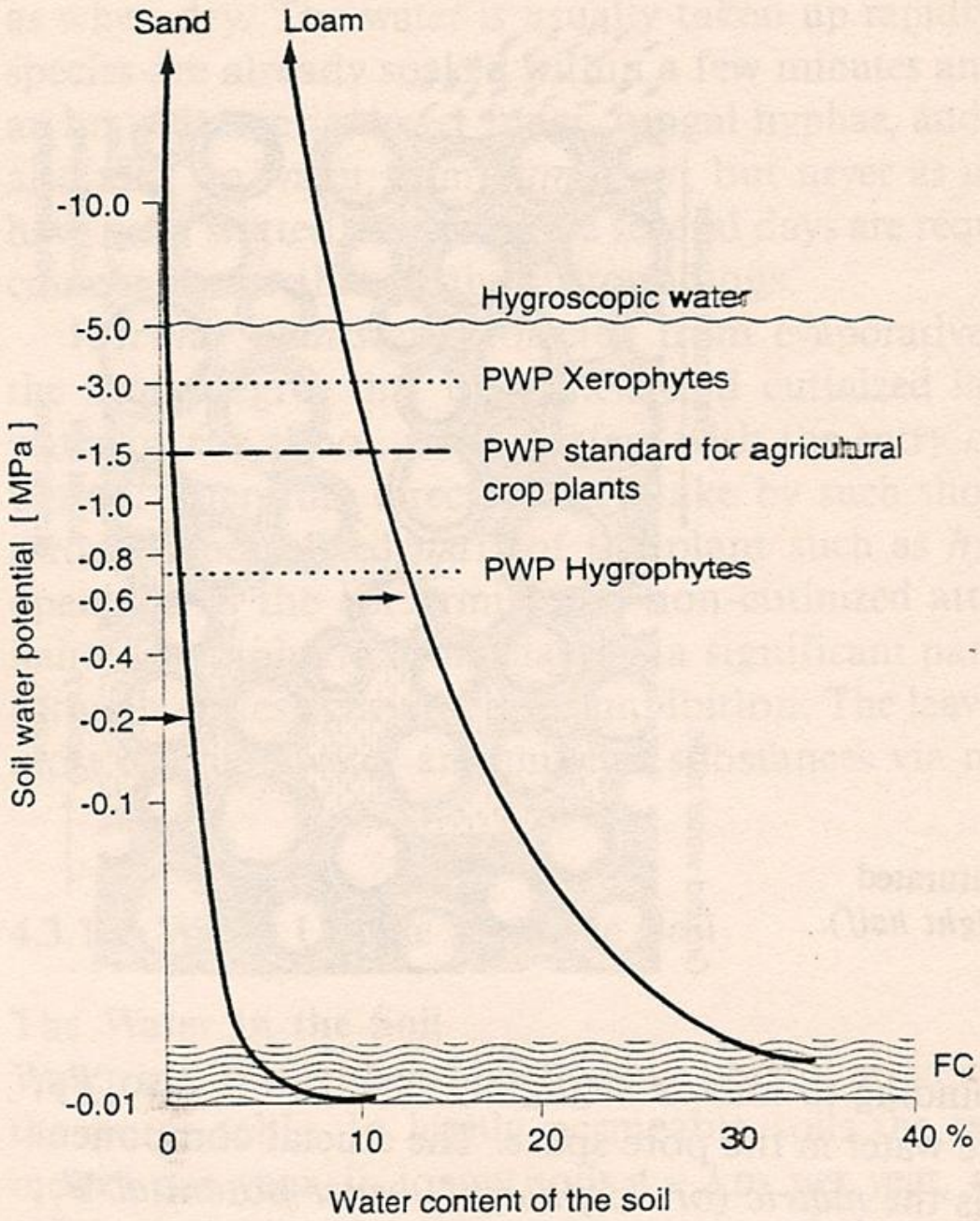


Fig. 4.7. Diagram showing the relationship between the water potential of soil and its water content (for a sandy and a loam soil). Conventional threshold value for field capacity (FC) is −0.015 MPa, for permanent wilting (PWP) −1.5 MPa; at values more negative than −5 MPa and there is only hygroscopically bound water. The average values shown for the different plant types depend on the type of soil (soil texture, pore size) and the vegetation; they may also be lower due to adjustment of the plants to water deficiency. The *arrow* is referred to in the text. (After Kramer 1949; Laatsch 1954; Slavíková 1965)

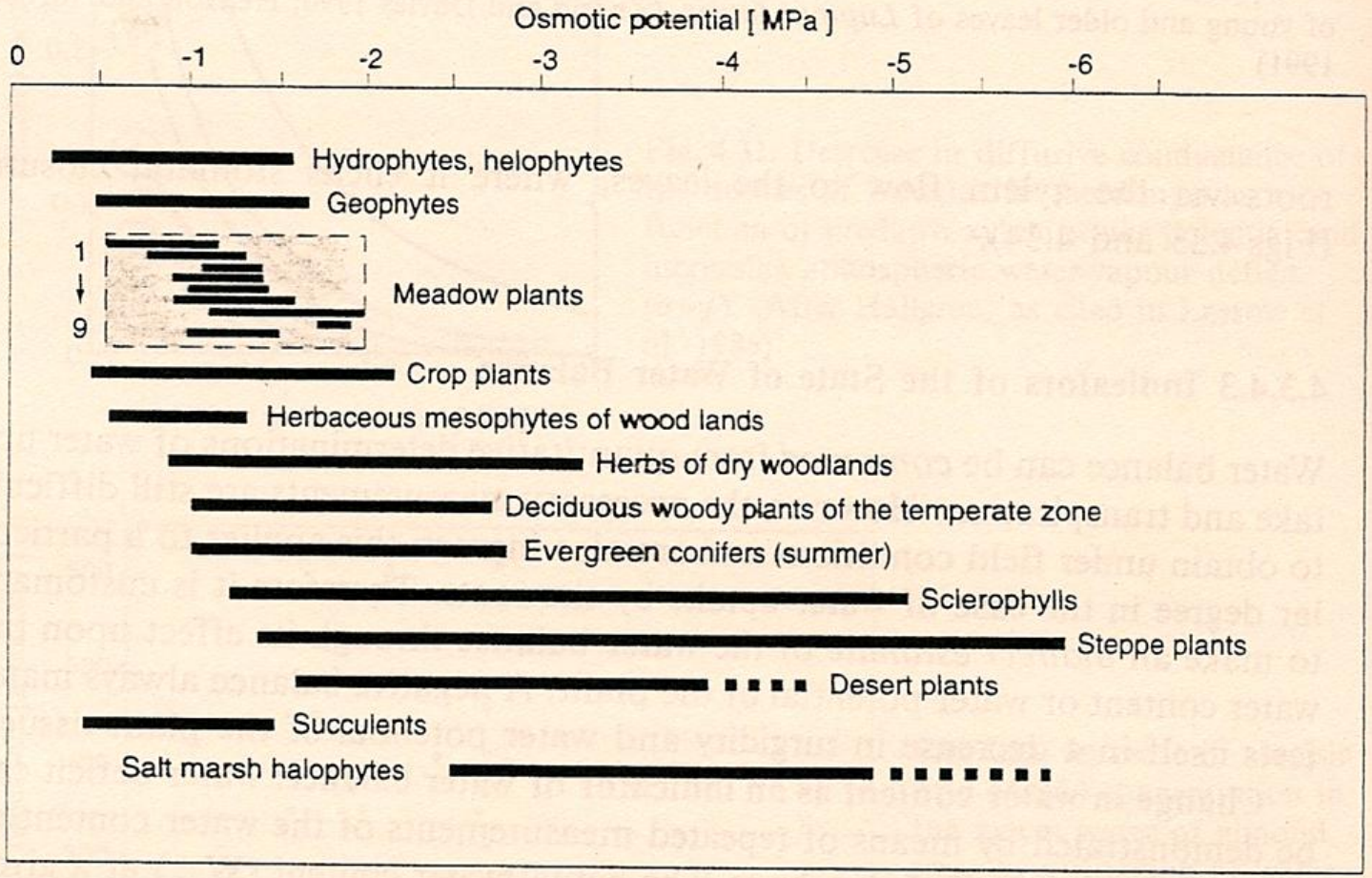


Fig. 4.35. Ranges for the osmotic potential of leaves of ecologically different types of plants. The subranges (enclosed in *stippled box*) for meadow plants illustrate how to interpret the osmotic range shown for each plant group: it is derived from the difference between the lowest and the highest osmotic potentials found among all individual species studied in the particular group. *1*: *Taraxacum officinale*; *3*: *Galium mollugo* and *Campanula rotundifolia*; *4*: *Achillea millefolium*; *5*: *Tragopogon pratensis*; *6*: *Poa pratensis*; *7*: *Melandrium album*; *8*: *Cynodon dactylon* and *Lolium perenne*; *9*: *Arrhenatherum elatius*. (After Walter 1960, supplemented by data from Sveshnikova 1979 and Nobel 1988)

Table 4.5. Minimal water potential values (MPa) of assimilative organs of plants of ecologically different groups. (Richter 1976; Doley 1981; Nobel 1988)

Plant group	Ψ_{min}
Aquatic plants	−1.2
Herbaceous mesophytes	−1.5 to −2.5
Graminoid mesophytes	−2 to −3 (−4.5)[a]
Trees of tropical rainforests	−1.5 to −4
Woody plants of the temperate zone	
Deciduous trees and shrubs	−1.5 to −2.5
Conifers	−1.5 to −2.2 (−6)
Plants of periodically dry regions	
Sclerophylls	−3.5 to −5
Arid bush	−3.5 to −8.5
Mediterranean low shrubs	−4 to −8
Xerophytes	
Desert shrubs	−5 to −8 (−16)
Succulents	−0.8 to −2
Mangroves	−5 to −6
Halophytes	−3 to −6 (−9)

[a] Extreme values in brackets.

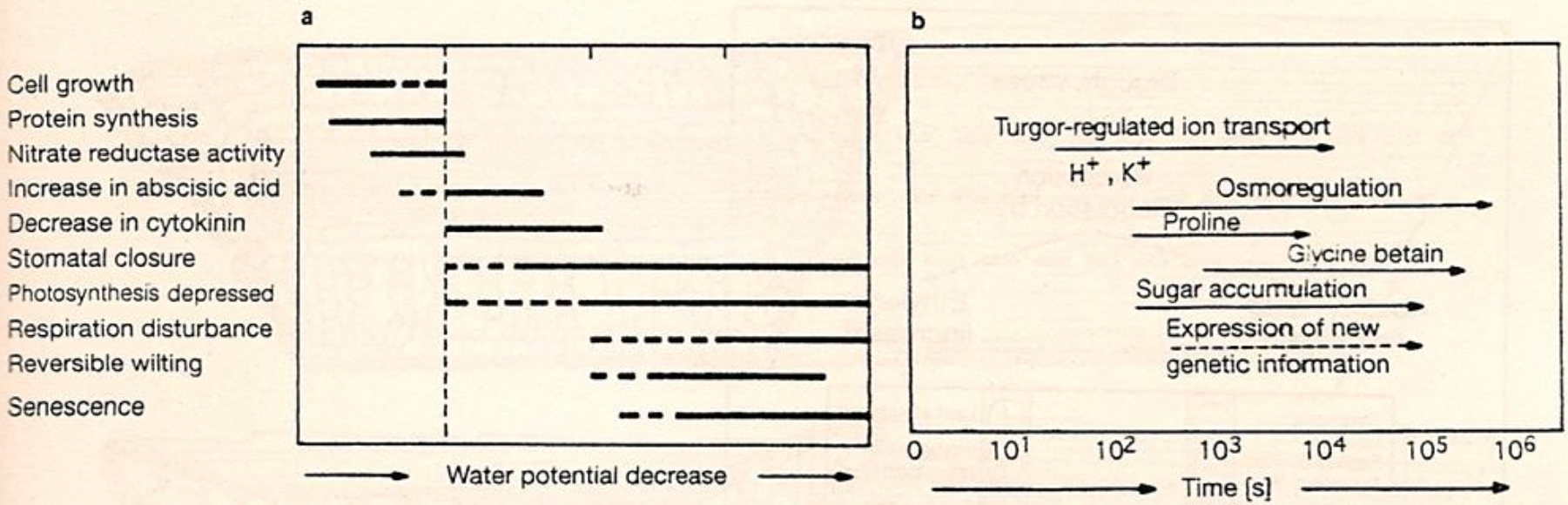


Fig. 6.58 a, b. Responses of plants to drought stress. **a** The sensitivity of cell functions and cellular processes during water deficiency. The *horizontal lines* show the ranges in which a clear response occurs in most plant species; *broken vertical line* the onset of stomatal closure. (After Hsiao 1973; Bradford and Hsiao 1982). **b** Time course of cellular responses to turgor perturbation. (After Wyn Jones and Pritchard 1989). For molecular responses to water deficit and drought-induced gene expression see Bray (1993)

Table 6.7. Desiccation tolerance of plant cells after 12–48 h equilibration in vapour chambers with different relative air humidities. (After Iljin, Biebl, Höfler, Härtel, Abel, Kappen and Parker as cited in Larcher 1973b; Gaff 1980)

Plant group	Tolerated without injury	
	Relative air humidity (%)	Water potential (MPa)
Marine algae		
Lower sublittoral algae	99–97	−1.4 to −4
Sublittoral algae	95–86	−7 to −20
Eulittoral (intertidal) algae	86–83	−20 to −25
Liverworts (hepáticas)		
Hygrophytes	95–90	−7 to −14
Mesophytes	92–50	−11 to −94
Xerophytes	(36)–0	(−140) to ∞
Mosses		
Hygrophytes	95–90	−7 to −14
Mesophytes	90–50 (10)	−14 to −93 (−310)
Xerophytes	5–10	−400 to ∞
Hymenophyllaceae	90–75	−14 to −38
Fern prothalli		
Pteridium aquilinum	>90	Up to −14
Cystopteris fragilis	>90	Up to −14
Asplenium ruta-muraria	40–60	−70 to −120
Homoiohydric cormophytes (tissue sections)		
Leaf epidermis	96	−6
Mesophyll	95	−7
Root cortex	97	−4
Poikilohydric cormophytes		
Borya nitida	85–90	−14 to −22
Xerophyta villosa	66	−56
Myrothamnus flabellifolia		
at natural site	11	−298
in the laboratory	11–0	−298 to ∞