

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

**BALANÇO DO CARBONO E TRANSPIRAÇÃO NUM
MONTADO ALENTEJANO DE SOBRO E AZINHO**

Margarida Maria de Almeida Vaz

Dissertação apresentada à Universidade de Évora
para a obtenção do grau de Doutor em Biologia

Orientador: Professor Catedrático João Santos Pereira
Co-Orientadores: Professor Doutor Luiz Carlos Gazarini
Professora Catedrática Manuela Chaves

Esta tese não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

ÉVORA

2005

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

**BALANÇO DO CARBONO E TRANSPIRAÇÃO NUM
MONTADO ALENTEJANO DE SOBRO E AZINHO**

Margarida Maria de Almeida Vaz

Dissertação apresentada à Universidade de Évora
para a obtenção do grau de Doutor em Biologia

Orientador: Professor Catedrático João Santos Pereira
Co-Orientadores: Professor Doutor Luiz Carlos Gazarini
Professora Catedrática Manuela Chaves



166 363

Esta tese não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

ÉVORA

2005

ERRATA

Em todo o trabalho, onde se lê:

Kg deve ler-se kg

c_i deve ler-se c_i

o_i deve ler-se o_i

K Pa deve ler-se KPa

Página	Linha	Está	Deve estar
68	Eq. 4.2.	Γ^*	Γ
69	5, 13, Eqs. 4.4.e 4.4.1.	Γ^*	Γ
70	Figura 4.2. (ordenada)	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
71	Figura 4.3. (ordenada)	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
71	Eqs. 4.5. e 4.7.	Γ^*	Γ
72	Eqs. 4.8. e 4.10.	Γ^*	Γ
86	Legenda da Fig. 4.10.	PFD	PPFD
117	Ordenada do gráfico de azoto	Azoto (g cm^{-2})	Azoto (g m^{-2})
139	Eq. 6.3.1	6.10^7	6.10
142	Eq. 6.8	c_i	c_i
149	Figura 6.6.	t	T_{solo}

Este trabalho foi financiado por:

- Programa Ciência BD/2780/93, FCT / ex. JNICT
- Projecto MEDEFLU, Carbon and water fluxes of Mediterranean Forests and impacts of land use/cover changes financed CEC - Programme ENVIRONMENT (DG XII Contract Nr.ENV4-CT97-0455), 1999.
- PRODEP: Medida 5 – Acção 5.3 – Formação Avançada de Docentes no Ensino Superior. Pedido de Financiamento nº 193 015 - 2001.



AGRADECIMENTOS

Pretendo expressar publicamente os meus sinceros agradecimentos a/o(s):

- Prof^o. Doutor João Santos Pereira, professor catedrático do Instituto Superior de Agronomia, Universidade Técnica de Lisboa, Prof^o. Doutor Luiz Carlos Gazarini, professor associado do Departamento de Biologia, Universidade de Évora e Prof^a Doutora Maria Manuela Chaves, professora catedrática do Instituto Superior de Agronomia, Universidade Técnica de Lisboa, pela respectiva orientação científica do trabalho experimental e pelo apoio na elaboração da presente dissertação;
- Prof^a Doutora Teresa Soares David, investigadora auxiliar na Estação Florestal Nacional, Instituto Nacional de Investigação Agrária e Pescas, em Lisboa, pela cedência dos dados de fluxo de seiva em sobreiro e azinheira, apresentados neste trabalho;
- Prof. Doutor João Maroco, professor associado do Instituto Superior de Psicologia Aplicada, pela cedência do programa de cálculo dos parâmetros fotossintéticos;
- Prof^o. Doutor Jorge Soares David, professor catedrático do Instituto Superior de Agronomia, Universidade Técnica de Lisboa, pela cedência dos dados meteorológicos relativos à Herdade da Alfarrobeira no período entre 1999 e 2001;
- Prof^o. Carlos Gracia e colaboradores: Santiago Sabaté, Anabell Sanchez e Eduard Pla, investigadores no *Centre de Recerca Ecológica i Aplicacions Forestals* (CREAF), Universidade Autónoma de Barcelona, por terem facilitado a aplicação do modelo GOTILWA+ ao montado em estudo;
- Prof^a Doutora Celeste Sá, professora auxiliar do Departamento de Biologia, Universidade de Évora, pela cedência de dados cronológicos relativos à queda de folhas em azinheira;
- Prof^a Doutora Paula Simões, professora auxiliar do Departamento de Biologia, Universidade de Évora, pela revisão do trabalho escrito;
- Mestre Alexandre Correia, investigador em Silvicultura no Instituto Superior de Agronomia, Universidade Técnica de Lisboa, pelo auxílio nas dúvidas sobre o modelo GOTILWA+;

- Mark Rayment, investigador no *Institute of Ecology and Resource Management*, University of Edinburgh, pela colaboração no trabalho de quantificação da distribuição da radiação na copa em azinheira;
- Marta Inês Carquajero e Cláudia Grilo, estagiárias da licenciatura de Biologia da Universidade de Évora pela colaboração prestada nas medições de trocas gasosas no campo;
- Elsa Breia, técnica superior do Instituto Superior de Agronomia pela realização das análises foliares em açúcares solúveis e amido,
- Ana Paula Rodrigues, técnica superior do Instituto de Tecnologia e Química Biológica em Oeiras, pela realização das análises foliares da enzima Ribulose 1-5 oxigenase-carboxilase;
- Graça Machado, técnica superior do Laboratório de Nutrição Animal da Universidade de Évora, pela realização das análises foliares em azoto, lenhina, celulose e hemicelulose;
- Eng Célia Nunes e Ana Paula técnicas superiores do Laboratório de Botânica do Instituto de Ciências Agrárias Mediterrânicas (ICAM), pela colaboração prestada no trabalho de campo e laboratório;
- Dr^a Sandra Alcobia, pela colaboração na elaboração na base de dados bibliográfica
- Eng^o Jorge Grilo, técnico do projecto *MEDEFLU*, pela colaboração prestada no trabalho de campo;
- David Cunha e Sá Sousa, pela revisão gramatical e sintáctica dos textos;
- Sr. Manuel Serra, empreiteiro da construção civil pela cedência das plataformas e andaimes utilizados no acesso à copa das árvores,
- Aos meus colegas do Departamento de Biologia da Universidade de Évora, em particular à Anabela Belo, Carla Cruz, Celeste Sá, Helena Adão, Isabel Brito, Isabel Pereira, Jorge Nunes, Paula Simões, Teresa Fernandes pelo apoio e amizade;
- À minha família pela compreensão.

Margarida Vaz

Universidade de Évora, Junho de 2005

ADVERTÊNCIA

Neste trabalho foi utilizado o ponto (.) em vez de vírgula para separar as unidades das casas decimais.

ÍNDICE

Resumo	I
Abstract	III
Lista de Símbolos, Definições e Unidades	V
Índice de Figuras	IX
Índice de Tabelas	XVII
1. Introdução Geral	1
2. Caracterização Geral da área de estudo	13
2.1. Localização	13
2.2. Caracterização ambiental	14
2.2.1. Litologia e solos	14
2.2.2. Clima	15
2.3. Caracterização da vegetação	18
2.4. Instalação do ensaio	20
3. Variação sazonal nas relações hídricas e na actividade fotossintética em folhas de sobreiro e azinheira	21
3.1. Introdução	21
3.2. Material e métodos	22
3.2.1. Potencial hídrico	22
3.2.2. Trocas gasosas	24
3.2.3. Tratamento estatístico	27
3.3. Resultados	27
3.3.1. Variação sazonal do potencial hídrico e trocas gasosas	27
3.3.2. Variação diurna do potencial hídrico e trocas gasosas	35
3.3.3. Relação entre a condutância estomática (máxima) com o défice de pressão de vapor entre a folha e o ar, a taxa fotossintética máxima e o potencial hídrico de base	39
3.4. Discussão	43
3.5. Referências bibliográficas	52

4. Variação sazonal na capacidade fotossintética em folhas de sobreiro e azinheira	63
4.1. Introdução	63
4.2. Material e Métodos	66
4.2.1. Potencial hídrico	66
4.2.2. Trocas gasosas	66
4.2.3. Análises foliares: estruturais e bioquímicas	74
4.2.4. Tratamento estatístico dos dados	77
4.3. Resultados	77
4.3.1. Variação sazonal da condutância estomática e taxa fotossintética	77
4.3.2. Parâmetros fotossintéticos	79
4.3.3. Actividade da Rubisco, estrutura e composição química da folha	83
4.3.4. Eficiência quântica e capacidade fotossintética máxima	85
4.4. Discussão	87
4.5 Referências bibliográficas	93
5. Distribuição da radiação na copa de árvores isoladas de azinheira e sua relação com a estrutura e composição química das folhas	101
5.1. Introdução	101
5.2. Material e métodos	103
5.2.1. Distribuição da radiação na copa	103
5.2.2. Trocas gasosas - Valores máximos de condutância estomática e taxa fotossintética	106
5.2.3. Análises foliares: estruturais e bioquímicas	106
5.2.4. Curvas A/ci e A/luz	108
5.2.5 Tratamento estatístico dos dados	108
5.3. Resultados	109
5.3.1 Distribuição da radiação na copa	109
5.3.2. Estrutura e composição química da folha	113
5.3.3. Taxa fotossintética e condutância estomática	115
5.3.4. Estrutura e composição química da folha	116
5.3.5. Parâmetros fotossintéticos	117
5.4. Discussão	119
5.5. Referências bibliográficas	123

6. Fluxos de Carbono e de Água num Montado – simulações com o modelo <i>GOTILWA+</i>	129
6.1. Introdução	129
6. 2. Material e métodos	133
6.2.1. Caracterização do local em estudo	133
6.2.2. Validação do modelo <i>GOTILWA+</i>	134
6.2.3 Processos funcionais simulados pelo <i>GOTILWA+</i>	137
6.2.4. Variáveis de entrada	150
6.3. Resultados	155
6.3.1. Fluxo de carbono do ecossistema no ano de 1999	155
6.3.2. Condutância estomática e taxa fotossintética	158
6.3.3. Fluxo de carbono e de água do ecossistema nos anos de 1999-2001.	160
6.3.4. Relação entre a produtividade bruta (e a transpiração do ecossistema) com variáveis ambientais	162
6.3.5. LAI e a fenologia das árvores	164
6.3.6. LAI dos arbustos	164
6.4. Discussão	165
6.5. Referências bibliográficas	169
7. Discussão Geral	179
8. Bibliografia Geral	183

RESUMO

As condições estivais do clima mediterrânico, défice hídrico associado a temperatura e radiação elevada, promovem, nas plantas, processos de regulação e aclimação a nível fisiológico e estrutural. Este trabalho foi realizado em árvores adultas das espécies *Quercus rotundifolia* e *Quercus suber*, num montado Alentejano próximo de Évora, Portugal. Pretendeu-se conhecer a variação sazonal da assimilação de carbono e da transpiração a diferentes níveis estruturais (folha ou árvore ou ecossistema) nas duas espécies de quercíneas e analisar a capacidade de aclimação da fotossíntese às condições ambientais estivais. Entre 1999 e 2001, estudaram-se as variações diárias e sazonais de potencial hídrico foliar, condutância estomática, taxa de assimilação de carbono, a nível da folha, e estimou-se a transpiração das árvores, por um método de medição de fluxo de seiva¹. Determinou-se a existência de limitações estomáticas e bioquímicas da fotossíntese, pela realização de curvas de resposta da fotossíntese à concentração de CO₂ e à densidade de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD). Analisou-se a distribuição da PPFD, na copa de *Q. rotundifolia*, relacionando-se os padrões observados com a caracterização estrutural, área foliar específica e química, azoto e compostos de carbono estruturais e ainda o teor de clorofila nas folhas. Estimou-se a existência de limitações bioquímicas da fotossíntese em folhas que se desenvolveram à sombra e em folhas ao sol. Finalmente, testou-se o comportamento de um modelo funcional de crescimento desenvolvido para ecossistemas sujeitos a défice hídrico, *GOTILWA* + (*Growth of Trees is Limited by Water*) na estimativa dos fluxos e carbono e água no montado.

Concluiu-se que a taxa de assimilação de carbono no período estival decresceu, entre 92% e 96%, face a períodos do ano em que as condições ambientais são favoráveis (Primavera e Outono). No mesmo período, a limitação estomática à assimilação de carbono constituiu cerca 40% e a capacidade máxima de carboxilação pela enzima Rubisco ($V_{c_{max}}$) decresceu entre 26% e 33%. As espécies estudadas registaram no Verão um elevado controlo estomático e um decréscimo da transpiração ao nível da árvore, estimada pelo método da medição de fluxo de seiva, de cerca de 53% na azinheira e 70% no sobreiro, face a períodos de condições ambientais favoráveis (ex. Primavera).

¹ Os dados apresentados neste trabalho relativos à transpiração das árvores, foram cedidos por David, T.S. (Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras)

A área foliar específica em *Q. rotundifolia* evidenciou uma relação exponencial negativa com a PPFD. As folhas desenvolvidas à sombra apresentaram maior eficiência quântica do que as folhas de sol mas não apresentaram diferenças quanto à capacidade de carboxilação.

O ecossistema de montado funcionou como um sumidouro de dióxido de carbono da atmosfera quando as temperaturas foram amenas e na ausência de limitações hídricas no solo, i.e. durante os meses de Primavera e Outono. Nestes meses, os valores máximos, estimados pelo modelo GOTILWA, de NEE foram entre -1.44 e -3.14 g C m⁻² dia⁻¹. Nos meses de Verão, quando não ocorreu precipitação e as temperaturas foram elevadas os valores máximos de NEE foram entre 1.25 e 1.87 g C m⁻² dia⁻¹ e o ecossistema funcionou como fonte de dióxido de carbono para a atmosfera. A aplicação do modelo GOTILWA na simulação de fluxos de carbono e água no montado requer alterações na estrutura do modelo afim de melhorar a validade dos resultados.

Palavras-chave: *Quercus rotundifolia*, *Quercus suber*, montado, assimilação de carbono, potencial hídrico, transpiração, fluxo de carbono, fluxo de água, aclimação estrutural à luz, modelo GOTILWA.

ABSTRACT

During the summer in Mediterranean regions, water deficit associated with high temperature and radiation, promote regulation and acclimation of physiological and structural processes in plants. This experiment was done in adult trees of *Quercus rotundifolia* and *Quercus suber* species in an ecosystem called *montado* located in South of Portugal near Évora in Portugal. The objective of this work was the study of seasonal variations in carbon assimilation and transpiration at different levels (leaf, tree or ecosystem) in both *Quercus* species and to detect the capacity of biochemical and structural acclimation under summer conditions.

Seasonal and diurnal patterns of water potential, stomatal conductance and carbon assimilation, at leaf level and transpiration at tree level, estimated by sap-flow method, were studied between 1999 e 2001. Stomatal and biochemical limitations to photosynthesis were determined, by doing photosynthetic response curves to internal CO₂ concentration and light intensity. Light distribution in *Q. rotundifolia* and its relation with structural parameter, specific leaf area, and biochemical, leaf nitrogen and structural carbon and chlorophyll were analysed. Finally a functional growth model, developed for water stress ecosystems, *GOTILWA + (Growth of Trees is Limited by Water)* was tested in the *montado* ecosystem to estimate carbon and water flows.

Carbon assimilation rate decreased in summer, between 92% and 96% in relation to spring and autumn. In that period, carboxylation capacity decreased between 26% and 33% and stomatal limitation to carbon assimilation was near 40%. In the summer period both species showed a high stomatal control and a decrease in canopy transpiration, by 53% in holm oak and 70% in cork oak, in relation to more favourable conditions periods (e.g. spring).

Specific leaf area was negatively related with photosynthetic photon flux (PPFD) received by the leaf. Leaves grown in the shade had higher quantum efficiency than sun leaves, however there were no differences in carboxylation capacity between the two types of leaves.

The ecosystem was a sink for CO₂ at mild temperature and when no water stress is occurring, i.e. in spring and autumn, Net Ecosystem Exchange (NEE) values, estimated by GOTILWA model, between -1.44 e -3.14 g C m⁻² day⁻¹. In summer, in water stress condition and high air temperature NEE values were between 1.25 e 1.87 g C m⁻² day⁻¹ and the ecosystem was a source for CO₂. The simulation of carbon and water fluxes at

montado, using GOTILWA model, needs future modifications in the model structure to improve the results.

Palavras-chave: *Quercus rotundifolia*, *Quercus suber*, *montado*, carbon assimilation, water potential, transpiration, carbon flow, water flow, structural acclimation to light, GOTILWA model.

LISTA DE SÍMBOLOS, DEFINIÇÕES E UNIDADES

SÍMBOLO	DEFINIÇÃO	UNIDADES
α	coeficiente para relação alométrica entre a biomassa aérea e o diâmetro do tronco.	adimensional
α fine roots	índice que relaciona biomassa de raízes finas com área transversal de borne	g cm^{-2}
α -LAI	índice que relaciona área foliar com área transversal de borne	$\text{m}^2 \text{cm}^{-2}$
αQ_i	densidade de fluxo correspondente a radiação de curto comprimento de onda reflectida	$\text{MJ m}^{-2} \text{min}^{-1}$
α -vigor	índice que relaciona área transversal de borne com área transversal total	adimensional
β	coeficiente para relação alométrica entre a biomassa aérea e o diâmetro do tronco	adimensional
β'	ângulo foliar	rad
Γ	ponto de compensação para o CO_2	Pa
γ	constante psicrométrica	Pa K^{-1}
Δ	declive da curva de pressão de vapor saturante <i>versus</i> temperatura	Pa K^{-1}
δ	factor (que varia entre 0 e 1) relativo à precipitação acumulada no mês anterior para cálculo de fluxo de CO_2 do solo	adimensional
ε	curvatura da resposta do transporte de electrões à radiação	An/PPFD
η	linha de base de mortalidade das raízes finas	g dia^{-1}
λ	calor latente de evaporação	J Kg^{-1}
μ_e e μ_o	fluxo de ar que entra e sai da câmara do IRGA	mol de ar s^{-1}
Φ	eficiência quântica	$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol fotões}^{-1}$
ρ	densidade do ar	Kg m^{-3}
τ	factor de especificidade da Rubisco	adimensional
φ	factor que determina o efeito da humidade do solo na decomposição da matéria orgânica	adimensional
	potencial hídrico foliar	
Ψ	índices: Ψ_{base} , potencial hídrico de madrugada; Ψ_{min} , potencial hídrico mínimo medido ao meio-dia solar	MPa
$\Delta\Psi_d$	$\Psi_{\text{mínimo}} - \Psi_{\text{base}}$, amplitude diária dos potenciais hídricos	MPa
$\Delta\Psi_{\text{dmax}}$	Amplitude máxima diária de potencial hídrico	MPa
$\Delta\Psi_s$	$\Psi_{\text{basePrimavera}} - \Psi_{\text{baseVerão}}$, amplitude sazonal de potenciais hídricos	MPa
Ω	coeficiente de desacoplamento (varia entre 0 e 1) para cálculo da transpiração	adimensional
A	taxa fotossintética (ou taxa de assimilação) líquida	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$
	Índices: A_c , taxa fotossintética em condições de limitação pela Rubisco; A_j , taxa fotossintética em condições de limitação pelo transporte de electrões, A_{max} , taxa fotossintética máxima a condições ambientais; A_{maxc} , taxa fotossintética máxima a CO_2 e PPFD saturante	$\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{dia}^{-1}$
AB_{MO}	teor de matéria orgânica nos horizontes minerais	%
AB_t e AB_0	teor de matéria orgânica nos horizontes minerais no tempo final e inicial	%
B_s/B_a	relação entre a biomassa subterrânea e aérea	adimensional
B_b/B_r	relação entre biomassa de borne e de ramos	adimensional
	relação entre biomassa de ramos e total	
B_r/B_t	biomassa por unidade de solo	adimensional
B		

SÍMBOLO	DEFINIÇÃO	UNIDADES
	Índices: B_f , biomassa de folhas; B_{rf} , biomassa de ramos de secção fina (<6 mm); B_{rg} , biomassa de ramos de secção grosseira (> 25 mm); B_{rm} , biomassa de ramos de secção média (6 - 25 mm); B_{rf} , biomassa das raízes finas	$g\ m^{-2}$
C_m	fracção de carbono móvel armazenado Índices: C_{mf} , fracção de carbono móvel armazenado nas folhas; C_{mm} , % fracção de carbono móvel armazenado nos tecidos lenhosos; (max, representa valor máximo)	%
c_a	pressão parcial de CO_2 na atmosfera ou concentração de CO_2 na atmosfera	Pa ou $mol\ mol^{-1}$
c_i	pressão parcial de CO_2 nos espaços intercelulares ou concentração de nos espaços intercelulares	Pa ou $mol\ mol^{-1}$
C_p	calor específico do ar a pressão constante	$Kg^{-1}\ K^{-1}$
c_e e c_o	concentração de CO_2 no fluxo de ar que entra e sai da câmara do IRGA	$mol\ CO_2\ mol^{-1}\ ar$
C_e e C_o	concentração de CO_2 no fluxo de ar que entra e sai da câmara do IRGA	$\mu mol\ CO_2\ mol^{-1}\ ar$
C_v	densidade de fluxo correspondente à transferência de calor sensível entre a folha e o ar	$MJ\ m^{-2}\ min^{-1}$
D	Drenagem	m^3/d
D	dimensão característica foliar	m
DAP	diâmetro do tronco medido a uma altura de 1.30 m	m
DPV	défice de pressão de vapor do ar	Pa ou kPa
DPV_f	défice de pressão de vapor entre a folha e o ar	Pa ou kPa
ET	evapotranspiração	$mm\ hora^{-1}$ (dia ⁻¹ , mês ⁻¹)
E	Índices: ETP, evapotranspiração potencial taxa de transpiração por unidade de projecção da copa, por unidade de solo ou de folha Índices: E_q , fracção da transpiração que depende da radiação líquida; E_i , fracção da transpiração que depende do défice de pressão	$mm\ hora^{-1}$ (dia ⁻¹ , mês ⁻¹) $mol\ m^{-2}\ folha\ min^{-1}$
E_a	energia de activação	$J\ mol^{-1}$
E_d	parâmetro de curvatura de J_{max}	$J\ mol^{-1}$
F_a	factor que modifica a condutância em função do tipo de folha (anfi-estomática ou hipo-estomática)	adimensional
F	fluxo de ar que entra na câmara do IRGA	$\mu mol\ de\ ar\ s^{-1}$
g	condutância Índices: g_c , condutância do coberto; g_s , condutância estomática; $g_{s_{max}}$, condutância estomática máxima em condições ambientais; g_o , condutância estomática quando a radiação incidente na folha tende para zero; g_l , condutância da camada limite ao vapor de água; g_r , condutância residual (cuticular); g_t , condutância estomática total (para a água)	$mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ou $m\ s^{-1}$
g_l e g_{sDO}	as constantes empíricas do modelo de Leuning (1995)	adimensional
g_{sDO}	factor de resposta de g_s a DPV	kPa
GPP	produtividade primária bruta	$g\ C\ m^{-2}\ dia^{-1}$ (mês ⁻¹)
I_c	taxa de evaporação de água interceptada pelo coberto	$mm\ hora^{-1}$ (dia ⁻¹ , mês ⁻¹)
J	taxa de transporte de electrões	$\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$
J_{max}	taxa máxima de transporte de electrões a 25°C	$\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$
k	coeficiente de extinção da radiação	adimensional

SÍMBOLO	DEFINIÇÃO	UNIDADES
k_2	taxa de passagem de BRF a BRM	dia^{-1}
k_3	taxa de passagem de BRM a BRG	dia^{-1}
K_c	constante de Michaelis-Menten da Rubisco para o CO_2	Pa
K_o	constante de Michaelis-Menten da Rubisco para o O_2	Pa
k_f	factor de correcção para cálculo de gs (folhas anfiestomáticas, epiestomáticas ou hipoestomáticas)	adimensional
$k(\text{AB})$	taxa de decomposição da matéria orgânica nos horizontes minerais AB	dia^{-1}
$k(\text{LF})$	taxa de decomposição da matéria orgânica nos horizontes orgânicos LF	dia^{-1}
L	área foliar	m^2
$L\downarrow$	densidade de fluxo correspondente a radiação incidente de longo comprimento de onda	$\text{MJ m}^{-2} \text{min}^{-1}$
LAI	índice de área foliar Índices: LAI_{sol} , índice de área foliar para a parte da copa/coberto que está exposta ao sol; $\text{LAI}_{\text{sombra}}$, índice de área foliar para a parte da copa/coberto que está exposta à sombra	adimensional
LF_t e LF_0	teor de matéria orgânica no horizonte orgânico no tempo final e inicial	%
LF_{MO}	teor de matéria orgânica nos horizontes orgânicos	g cm^2
LSM	massa foliar específica	mg cm^{-2}
m	taxa de mortalidade das raízes Índices: taxas: m_1 , m_2 ou m_3 . m_{max} , morte das raízes em condições óptimas Necromassa por unidade de solo	$\text{g m}^{-2} \text{dia}^{-1}$
N	Índices: N_f , necromassa fina (folhas); N_g , necromassa grosseira (ramos > 25 mm); N_m , necromassa média (ramos < 25 mm);	g m^{-2}
NEE	fluxo de carbono do ecossistema	$\text{g C m}^{-2} \text{dia}^{-1} (\text{mês}^{-1})$
NPP	Produção Primária Bruta	
NRF	tempo de permanência da necromassa de secção fina (< 6mm)	dia^{-1}
NRG	tempo de permanência da necromassa de secção grosseira (> 25mm)	dia^{-1}
NRM	tempo de permanência da necromassa de secção média (6 - 25 mm)	dia^{-1}
O_i	pressão parcial de O_2 nos espaços intercelulares ou concentração de O_2 nos espaços intercelulares	Pa
P	Precipitação Índices: P_g , precipitação bruta, $P_{g\text{hora}}$, precipitação bruta por hora	m m
p_o	pressão atmosférica	kPa
PPFD	densidade de fluxo fotónico fotossintético (400-700 nm) Índices: $\text{PPFD}_{\text{sombra}}$ densidade de fluxo fotónico nas folhas sombra; PPFD_{sol} densidade de fluxo fotónico nas folhas sol.	$\mu\text{mol fotões m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Q_{10}	factor relativo ao efeito da temperatura	adimensional
QF_{max}	taxa de queda das folhas em condições óptimas	$\text{g m}^{-2} \text{dia}^{-1}$

SÍMBOLO	DEFINIÇÃO	UNIDADES
R_i	radiação incidente de curto comprimento de onda	
R_n	densidade de fluxo correspondente ao balanço da radiação	$\text{MJ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$
$R_{\uparrow}$	densidade de fluxo correspondente a radiação incidente de longo comprimento de onda	$\text{MJ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$
R	constante Universal dos gases	$\text{J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$
R_d	taxa de respiração mitocondrial	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
R_f	respiração nas folhas	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
R_{rf}	respiração das raízes finas	
R_s	densidade de fluxo de radiação solar global	$\text{MJ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$
	Índices: R_i , radiação incidente de curto comprimento de onda; R_{sol} , radiação total (directa e difusa) incidente nas folhas de sol; R_{sombra} , radiação total (directa e difusa) incidente nas folhas de sombra	$\text{MJ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$
RSL	limitação estomática relativa (da fotossíntese)	%
S	parâmetro de resposta do transporte de electrões à temperatura	$\text{J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$
SF	Escoamento superficial	
sd	profundidade média do solo	m
sv	volume de pedras	%
SLA	área foliar específica	$\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$
T	temperatura	K ou °C
	Índices: T_{ar} , temperatura do ar; T_f , temperatura da folha; T_{max} , temperatura máxima diária; T_{min} , temperatura mínima diária; T_{solo} , temperatura do solo	
$T_o \rightarrow m$	Taxa de transferência da matéria orgânica dos horizontes orgânicos para os horizontes minerais	adimensional
V_c	taxa de carboxilação da ribulose 1,5-bifosfato-carboxilase-oxigenase (Rubisco)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$V_{c_{max}}$	taxa máxima de actividade da Rubisco em presença de níveis saturantes de RubP e de CO_2	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$V_{o_{max}}$	taxa máxima de oxigenação	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
V_{TPU}	velocidade de utilização de trioses fosfato	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
w_c	conductividade hidráulica do solo	m dia^{-1}
w_g	gradiente hidráulico	m m^{-1}
W_c	taxa de carboxilação limitada pela quantidade e propriedades cinéticas da Rubisco	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
W_d	densidade da madeira	g cm^3
W_{fac}	factor que relaciona gs com o teor relativo de água no solo.	adimensional
WFP	Capacidade de saturação do solo	%
	Índices: WFP_{max} , capacidade de campo máxima	
W_{gs0}	teor de água no solo para o qual gs é mínimo no modelo de Leuning (1995);	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$
W_{gsmax}	teor de água no solo para o qual gs é máximo no modelo de Leuning (1995)	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$
W_j	taxa de carboxilação, quando limitada pela regeneração de RuBP	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
W_l	concentração molar de vapor de água na folha	$\text{mmol H}_2\text{O mol ar}^{-1}$
W_p	taxa de carboxilação, quando limitada pela utilização de trioses fosfato	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
W_r	fracção de madeira que respira	%

SÍMBOLO	DEFINIÇÃO	UNIDADES
WS	velocidade média do vento	m s^{-1}
W_{solo}	teor de água no solo	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$
W_{min}	teor de água no solo para o qual a taxa de decomposição da matéria orgânica é mínima	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$
W_{max}	teor de água no solo para o qual a taxa de decomposição da matéria orgânica é máxima	$\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$
W_w	concentração molar de vapor de água na câmara do IRGA	$\text{mmol H}_2\text{O mol ar}^{-1}$

Índice de Figuras

Figura 2.1. Localização da área de estudo (●), nomeadamente da Herdade da Alfarrobeira na carta militar nº 459 Valverde-Évora 1:25 000 (SCE, 1976).	13
Figura 2.2. Localização da área de estudo (●) e da Herdade da Alfarrobeira, na Carta de Solos, nº 40-A, Évora, 1:50 000 (SROA, 1969).	14
Figura 2.3. Gráfico termopluviométrico da estação meteorológica da Mitra com médias mensais de 30 anos (NC 1951-1980) da temperatura média do ar (T) e precipitação bruta (P) (INMG, 1991). Os valores de $P < 2T$ indicam de uma forma grosseira que há um período seco, enquanto que os valores de $P > 2T$ indicam de uma forma grosseira que há um período húmido.	15
Figura 2.4. Valores mensais da precipitação bruta (P), temperatura média do ar (T), temperatura mínima do ar (T min), temperatura máxima do ar (T max); sendo (A) a radiação solar global, (B) a razão entre precipitação bruta e evapotranspiração potencial (P/ETP) e (C) a evapotranspiração potencial (ETP) entre Janeiro de 1999 e Dezembro de 20001.	17
Figura 2.5. Valores mensais da temperatura média do ar (T 51-80 e T 99-01) (A) e precipitação bruta (P 51-80 e P 99-01) (B) nos períodos entre 1951-1980 e 1999-2001.	19
Figura 2.6. Aspecto da parcela de azinheiras, <i>Quercus rotundifolia</i> .	20
Figura 2.7. Aspecto da parcela de sobreiros, <i>Quercus suber</i> .	20
Figura 3.1. Potencial hídrico de base (Ψ_{base}) (A); condutância estomática máxima ($g_{s_{max}}$) (B) e a taxa de assimilação máxima de CO_2 (A_{max}) (C) para ambos <i>Q. rotundifolia</i> e <i>Q. suber</i> entre 1999 e 2001. Cada ponto corresponde à média ($n = 12$ a 16) e as barras aos respectivos erros-padrão. Letras iguais	29

indicam que não existem diferenças significativas para cada data de medição ($P>0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores: espécie e data) seguida de testes múltiplos de Bonferroni.

Figura 3.2. Variação sazonal do potencial hídrico de base (Ψ_{base}) e potencial hídrico mínimo (Ψ_{min}) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Cada ponto corresponde ao valor médio ($n=12$ a 16) e as barras aos respectivos erros-padrão.

30

Figura 3.3. Transpiração, expressa por área de projecção da copa, na Primavera (21 Maio a 21 Junho), no Verão (14 de Agosto a 13 de Setembro) e no Outono (23 de Setembro a 24 de Outubro) de 2001 em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Cada ponto representa a média de 4 árvores de *Q. rotundifolia* e 3 árvores de *Q. suber*¹. As setas indicam as datas das medições de potencial hídrico de base (Ψ_{base}) e de condutância estomática máxima ($g_{s_{\text{max}}}$) (vide Tabela 3.IV). Os gráficos apresentam amplitudes de escalas do eixo das ordenadas diferentes afim de melhor se visualizar as diferenças entre as espécies.

34

Figura 3.4. Cursos diurnos em 2001 de potencial hídrico foliar (Ψ) na Primavera (dia 5 de Junho), Verão (dia 22 de Agosto) e Outono (dia 7 de Outubro) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Cada ponto corresponde ao valor médio ($n=9$ a 12) e as barras aos respectivos erros-padrão. Os resultados da ANOVA (a dois factores) encontram-se na Tabela 3.V.

37

Figura 3.5. Cursos diurnos em 2001 da taxa fotossintética (A), da condutância estomática (g_s), da temperatura da folha (T_{fl}) e da densidade de fluxo fotónico fotossintético (PPFD) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* na Primavera (dia 5 de Junho), Verão (dia 22 de Agosto) e Outono (dia 7 de Outubro). Cada ponto corresponde ao valor médio ($n=9$ a 12) e as barras aos respectivos erros-padrão. Os resultados da ANOVA (a dois factores) encontram-se na Tabela 3.V.

38

¹ dados cedidos por David, T.S., Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras

Figura 3.6. Cursos diurnos em 2001 de transpiração por área de projecção da copa (E) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*, déficit de pressão de vapor do ar (DPV) e radiação solar (Rs), na Primavera (dia 5 de Junho), Verão (dia 22 de Agosto) e Outono (dia 7 de Outubro). Cada ponto corresponde ao valor médio para 4 azinheiras e para 3 sobreiros.² Os resultados da ANOVA (a dois factores) encontram-se na Tabela 3.V.

39

Figura 3.7. Relação entre a condutância estomática (gs) e o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV_f) em *Q. rotundifolia* e em *Q. suber* na Primavera, no Verão e no Outono de 1999 a 2001. Cada ponto corresponde ao valor médio (n = 9 a 12). As linhas representam regressões exponenciais ajustadas de gs a DPV_f ($gs = ae^{-bDPV_f}$).

40

Figura 3.8. Relação entre a taxa fotossintética máxima (A_{max}) e a condutância estomática máxima (gs_{max}) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* nas medições de Primavera, Verão e Outono de 1999 a 2001. Cada ponto corresponde ao valor médio (n = 9 a 12). As linhas representam regressões lineares ajustadas de A_{max} a gs_{max} ($A_{max} = a + b \text{ gs}_{max}$) para os períodos de Primavera-Outono e Verão.

41

Figura 3.9. Relação da condutância estomática máxima (gs_{max}) e do potencial hídrico de base (Ψ_{base}) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* em cada estação (Primavera, Verão e Outono) de 1999 a 2001. Cada ponto é um valor médio (n = 12 a 16) e as barras são os respectivos erros-padrão.

42

Figura 4.1 – Potencial hídrico de base (Ψ_{base}) entre 1999 e 2001 em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Os pontos representam o valor médio (n = 4) e as barras verticais (não visíveis à escala do gráfico) os respectivos erros-padrão. As setas apontam para os períodos de realização de curvas A/ci e A/luz.

67

² dados cedidos por David, T. S. (Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras)

Figura 4.2. Curva de resposta A/ci. Taxas fotossintéticas quando limitadas pela actividade da ribulose 1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco), regeneração de ribulose 1,5-bifosfato (RubP) e utilização de trioses fosfato (V_{TPU}). A taxa fotossintética encontra-se representada pela linha mais espessa a cheio. (Adaptado de Long e Bernacchi, 2003).

70

Figura 4.3. Curvas de limitação da fotossíntese pela actividade da ribulose 1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco), regeneração de ribulose 1,5-bifosfato (RubP) e utilização de trioses fosfato (V_{TPU}). A taxa fotossintética é determinada pelo mínimo das três funções. (Adaptado de Long e Bernacchi, 2003).

71

Figura 4.4. Cursos diurnos de taxa fotossintética (A) e condutância estomática (gs), em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*, no Verão (23 de Agosto de 1999), Outono (13 de Outubro de 1999) e na Primavera (19 de Maio de 2000). Cada ponto corresponde ao valor médio ($n = 12$) e as barras verticais (por vezes não representáveis à escala do gráfico) aos respectivos erros-padrão.

79

Figura 4.5. Curvas de respostas da taxa de assimilação ao CO_2 intercelular (ci) em azinheira *Q. rotundifolia* e em sobreiro *Q. suber* no Verão e Outono. Cada ponto corresponde ao valor médio ($n = 10$ a 12) e as barras aos respectivos erros-padrão. As curvas foram ajustadas segundo o modelo proposto por Farquhar *et al.* (1980) com modificações por Sharkey (1985) (descrito no ponto 4.2.2) em que $R^2 > 0.99$ do ajustamento para cada curva.

81

Figura 4.6. Resposta da taxa de assimilação (A) à concentração interna de CO_2 (ci), valores medidos (●) e valores ajustados (o) no Verão e no Outono em azinheira *Q. rotundifolia*. A taxa de assimilação ajustada é uma função dos mínimos da taxa de carboxilação (W_c), taxa de regeneração de RubP (W_j) e da taxa de utilização de trioses fosfato (W_p). Todos os modelos ajustados têm $R^2 > 0.99$. Os pontos traçam uma curva representativa para cada período do ano (Verão e Outono), cujos valores médios ($n = 10$ a 12) estão na Tabela 4.II. As setas apontam para a função limitante da taxa de assimilação para os valores máximos de ci.

82

Figura 4.7. Resposta da taxa de assimilação (A) à concentração interna de CO₂ (ci), valores medidos (•) e valores ajustados (o) no Verão e no Outono em sobreiro *Q. suber*. A taxa de assimilação ajustada é uma função dos mínimos da taxa de carboxilação (W_c), taxa de regeneração de RubP (W_j) e da taxa de utilização de trioses fosfato (W_p). Todos os modelos ajustados têm R² > 0.99. Os pontos traçam uma curva representativa para cada período do ano (Verão e Outono), cujos valores médios (n = 10 a 12) estão na Tabela 4.II As setas apontam para a função limitante da taxa de assimilação para os valores máximos de ci.

82

Figura 4.8. As colunas representam: A, actividade da Rubisco. B, clorofila total e C, azoto em folhas de azinheira *Q. rotundifolia* e sobreiro *Q. suber* durante o Verão 1999 (riscas verticais) e Outono 1999 (riscas inclinadas). As barras representam os erros padrões das médias (n=12). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas (P>0.05), resultados de ANOVA (a dois factores) após testes múltiplos de Bonferroni (Tabela 4.III).

84

Figura 4.9. As colunas representam A, açúcares solúveis; B, amido e C, área foliar específica (SLA) em folhas de azinheira *Q. rotundifolia* e sobreiro *Q. suber* durante o Verão 1999 (riscas verticais) e Outono 1999 (riscas inclinadas). As barras representam os erros padrões das médias (n=12). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas (P>0.05), resultados de ANOVA (a dois factores) após testes múltiplos de Bonferroni (Tabela 4.IV).

85

Figura 4.10. Curvas de resposta da taxa fotossintética a diferentes densidades de fluxo de fotões (PPFD), a concentração saturante de CO₂ em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* no Verão e Outono de 1999. Cada ponto corresponde ao valor médio (n = 10 a 12) das medições para igual PPFD e as barras verticais os respectivos erros padrão. As curvas foram ajustadas segundo o modelo

86

$$A = \frac{\Phi PFD}{\sqrt{1 + \frac{\Phi^2 PFD^2}{A_{\max}^2}}} - R_d \quad (\text{Harley et al., 1986 e Hogan et al., 1996}) \text{ em}$$

que R² para cada curva foi > 0.99.

Figura 5.1. Ilustração exemplificativa da distribuição dos sensores de PAR na azinheira nº 1, em sete pontos com diferentes posições (conforme pontos cardiais; interior > 1.5 m dentro da copa) e sensor referência colocado acima da copa.	104
Figura 5.2. Pormenor dos sacos de sombra em volta dos ramos de azinheira e ligação de sensores de PAR ao <i>Data-Logger</i> .	106
Figura 5.3. Variação diária de PPFD _n entre 23 de Junho e 1 de Julho de 1999 em 7 sensores com diferentes posições no interior da copa e de um sensor referência colocado acima da copa, na azinheira designada por árvore nº 1.	110
Figura 5.4. Variação diária de PPFD _n entre 14 e 22 de Julho de 1999 em 8 sensores com diferentes posições no interior da copa e de um sensor referência colocado acima da copa, na azinheira designada por árvore nº 2.	111
Figura 5.5. Variação diária de PPFD _n entre 25 e 31 de Julho de 1999 em 7 sensores com diferentes posições no interior da copa e de um sensor referência colocado acima da copa, na azinheira designada por árvore nº 3.	112
Figura 5.6. Relação entre a densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD _n) expressa em %PPFD do sensor referência, para diferentes locais da copa da azinheira <i>Q. rotundifolia</i> na área foliar específica (SLA) e no teor foliar em: clorofila total, azoto, celulose, hemicelulose e lenhina (os quatro últimos em % da massa foliar).	114
Figura 5.7. Relação entre a densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD _n) expressa em %PPFD do sensor referência, em diferentes locais da copa da azinheira, <i>Q. rotundifolia</i> no teor foliar expresso em massa por área em: clorofila total, azoto, celulose e lenhina. Os dados foram ajustados por uma regressão não linear ($y = a + b \ln \text{PPFD}_n$).	115

Figura 5.8. Taxa fotossintética máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (A_{max}) (A), condutância estomática máxima (g_{smax}) ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (B), eficiência do uso da água instantânea ($A_{\text{max}}/g_{\text{smax}}$) (C) em folhas de sombra (Fsm) e folhas de sol (Fsl) de *Q. rotundifolia*. As colunas são médias ($n=12$) e as barras os respectivos erros padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P>0.05$) entre as estações, resultados de teste T-Student.

Figura 5.9. Área foliar específica (SLA) ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), teor foliar em: proteína (g cm^{-2}), açúcares solúveis e amido (mmol m^{-2}) em folhas de sombra (Fsm) e folhas de sol (Fsl) de *Q. rotundifolia*. As colunas são médias ($n=12$) e as barras os respectivos erros padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P>0.05$) entre as folhas Fsm e Fsl, resultados de teste T-Student.

Figura 6.1. Aspecto geral do montado (Herdade da Alfarrobeira)

Figura 6.2. Torre de medição dos dados meteorológicos e dos fluxos de carbono e da água (com autorização dos autores, Pereira J.S.³ e David, J.S.⁴).

Figura 6.3. Medição do fluxo de seiva em *Q. rotundifolia* pelo método de Granier (1985, 1987a e 1987b) (com autorização do autor, David, T.S.⁵).

Figura 6.4. Esquema geral do modelo GOTILWA+, em que se evidenciam os processos funcionais principais e as suas interações (adaptado de Gracia *et al.* 1999a).

Figura 6.5. Fluxos de água simulados pelo GOTILWA+ (nota: a dimensão das setas não indica proporções relativas dos vários fluxos).

Figura 6.6. Factores que determinam a taxa de decomposição da matéria orgânica no horizonte LF e AB (com autorização dos autores, Gracia C. e colaboradores⁶).

Figura 6.7. Fluxo de carbono do ecossistema medido (quadrados fechados) e estimado pelo modelo GOTILWA+ (círculos abertos) (A); desvios entre os valores

³ Pereira, J.S., Dptº Engenharia Florestal, ISA, Lisboa

⁴ David, J.S., Dptº Engenharia Florestal, ISA, Lisboa

⁵ David, T.S., Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras

⁶ Gracia, C. CREAF – Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona

117

133

136

136

138

146

149

157

medidos e os estimados (B); precipitação (C) e temperatura média do ar (D) no ano de 1999. As setas apontam episódios de precipitação após períodos de secura.

Figura 6.8. Comparação entre o fluxo de carbono diário estimado pelo GOTILWA+ e medido pelo método das flutuações instantâneas no ano de 1999. A, entre dia 1 e dia 214 e entre dia 305 e dia 365, B, entre dia 214 e dia 304. 158

Figura 6.9. Condutância estomática ao meio do dia ($g_{S_{\text{meio-dia}}}$) simulada pelo GOTILWA+ (quadrados) e medida (vide secção 3.2. deste trabalho) (círculos) em *Q. rotundifolia* entre 1999 e 2001. 159

Figura 6.10. Produção primária bruta (GPP) do ecossistema de montado simulada pelo GOTILWA+ (quadrados) e medida (vide secção 3.2. deste trabalho) (círculos) em *Q. rotundifolia* entre 1999 e 2001. 159

Figura 6.11. Fluxo de carbono do ecossistema simulado com o modelo GOTILWA+ (A), transpiração do ecossistema simulado com o modelo GOTILWA+ (B), precipitação (C) e temperatura média do ar (D), para os anos de 1999 a 2001. 161

Figura 6.12. Relação entre a produtividade bruta diária (GPP) e transpiração do ecossistema com: (A) a radiação solar global diária e (B) o défice de pressão de vapor médio diário do ar (DPV) (C) e (D), nos meses em que o potencial hídrico de base foi superior a -0.5 MPa (círculos fechados) e nos meses em que o potencial hídrico de base foi inferior a -1.3 MPa (círculos abertos). 163

Figura 6.13. Variação mensal da quantidade de folhas caídas (g de folhas por m² de solo) para os anos de 1999 a 2001. A linha a cheio são valores reais (Sá¹, dados não publicados) e a linha a tracejado são valores simulados pelo modelo GOTILWA+. 164

Figura 6.14. Esquema processo de aclimação da respiração das plantas à temperatura. Alterações na temperatura de crescimento da planta alteram a sensibilidade na resposta da respiração face às temperaturas de medição (adaptado de Atkin e Tjoelker, 2003). 168

Índice de Tabelas

Tabela 2.I. Características das 4 azinheiras (<i>Q. rotundifolia</i>) e dos 4 sobreiros (<i>Q. suber</i>) seleccionados para a realização do trabalho. Medições efectuadas com Vertex III /Halglof DME 201, Suécia (Carqueijeiro, 2005).	20
Tabela 3.I. Resultados do teste ANOVA (a dois factores: espécie e data) para os parâmetros: potencial hídrico de base (Ψ_{base}), condutância estomática máxima ($g_{s_{max}}$), taxa de assimilação máxima de CO_2 (A_{max}). A negrito assinalam-se as diferenças significativas ($P<0.05$ e $P<0.01$).	28
Tabela 3.II. Amplitude diária de potencial hídrico ($\Delta\Psi_d$, em que $\Delta\Psi_d = \Psi_{minimo} - \Psi_{base}$) no Verão (1999, 2000 e 2001), em <i>Q. rotundifolia</i> e <i>Q. suber</i> . Cada valor corresponde à média ($n=12$ a 16) $\pm$ respectivos erros padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P>0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni. A negrito encontram-se os resultados em que existem diferenças significativas ($P<0.05$ e $P<0.01$).	30
Tabela 3.III. Amplitude sazonal de potencial hídrico de base ($\Delta\Psi_s$) em que ($\Delta\Psi_s = \Psi_{base\ Primavera} - \Psi_{base\ Ver\~ao}$) em <i>Q. rotundifolia</i> e <i>Q. suber</i> , em 1999, 2000 e 2001. Cada valor corresponde ao valor médio ($n = 12$ a 16) $\pm$ respectivos erros-padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P>0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni. A negrito encontram-se os resultados em que existem diferenças significativas ($P<0.05$).	31
Tabela 3.IV. Potencial hídrico de base (Ψ_{base}), condutância estomática máxima ($g_{s_{max}}$), transpiração, expressa por área de projecção da copa (E) em <i>Q. rotundifolia</i> e <i>Q. suber</i> e défice de pressão de vapor médio do ar (DPV), nas datas de medição (datas apontadas pelas setas na Figura 3.3.). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P>0.05$).	33
Tabela 3.V. Resultados do teste estatístico ANOVA (a dois factores) para os parâmetros: potencial hídrico (Ψ) condutância estomática (g_s), taxa de assimilação (A) e transpiração por área de projecção da copa (E).	35

Tabela 3.VI. Parâmetros do modelo exponencial para a relação entre a condutância estomática (g_s) e o déficit de pressão de vapor entre a folha e ao ar (DPV_f) sendo R^2 o coeficiente de determinação do modelo; F do modelo; P, a probabilidade de significância do modelo; a e b, os coeficientes do modelo exponencial.	41
Tabela 3.VII. Parâmetros do modelo de regressão linear para entre a taxa de assimilação máxima (A_{max}) e a condutância estomática máxima ($g_{s_{max}}$): R^2 é o coeficiente de determinação; F estatística associada com o nível de significância P. Teste de comparação de declives (b_1 e b_2) das respectivas rectas obtidas - vide também Fig. 3.8 (Zar, 1999).	42
Tabela 4.I. Potencial hídrico de base (Ψ_{base}) em <i>Q. rotundifolia</i> e <i>Q. suber</i> Verão (23 de Agosto de 1999), Outono (13 de Outubro de 1999) e na Primavera (19 de Maio de 2000). Os valores são médias ($n = 12$ a $16 \pm$ erro padrão da média). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni..	78
Tabela 4.II. Parâmetros fotossintéticos: velocidade máxima de carboxilação ($V_{c_{max}}$), transporte máximo de electrões (J_{max}), respiração mitocondrial (R_d), velocidade de utilização de trioses fostato (V_{TPU}) e limitação estomática relativa (RSL, %), em <i>Q. rotundifolia</i> e em <i>Q. suber</i> , no Verão e no Outono de 1999. Os valores foram obtidos a partir do modelo de Farquhar <i>et al.</i> (1980) com modificações por Sharkey (1985) para cada curva A/ci ajustada com $R^2 > 0.99$ e correspondem a médias ($n = 10$ a $12 \pm$ erro padrão da média). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni.	80
Tabela 4.III. Resultados do teste estatístico ANOVA (a dois factores) para os parâmetros: actividade da Rubisco, clorofila foliar total e azoto.	83
Tabela 4.IV. Resultados do teste estatístico ANOVA (a dois factores) para os parâmetros: açúcares solúveis, amido e área foliar específica (SLA).	83

Tabela 4.V. Parâmetros fotossintéticos: eficiência quântica (Φ) e capacidade fotossintética máxima ($A_{\max}$) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* no Verão e Outono de 1999. Os valores foram obtidos a partir do modelo 87

$$A = \Phi PPFD / \left(\sqrt{1 + \Phi^2 PPFD^2 / A_{\max}^2} \right) - Rd$$

para cada curva A/luz ajustada com $R^2 > 0.99$ e correspondem a médias ($n = 10$ a 12) $\pm$ erro padrão da média Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni.

Tabela 5.I. Datas de amostragem de PPFD para cada árvore no ano de 1999. 103

Tabela 5.II. Datas de amostragem da PAR para cada árvore no ano de 2000. 105

Tabela 5.III. Distribuição da densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa relativa ($PPFD_{rl}$, %) em três árvores com sete a oito sensores e valores máximos absolutos de PPFD no sensor REF ($PPFD_{\max}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). 109

Tabela 5.IV. Distribuição da densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa relativa ($PPFD_{rl}$, %) em três árvores com 4 sensores colocados em folhas sombra (SPAR) e 4 sensores colocados em folhas sol (LPAR) e valores máximos absolutos de PPFD no sensor REF ($PPFD_{\max}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). 113

Tabela 5.V. Velocidade máxima de carboxilação ($V_{c\max}$), velocidade máxima de transporte de electrões ($J_{\max}$), taxa de respiração (R_d), velocidade de utilização de trioses fosfato (TPU) determinados segundo o modelo da fotossíntese proposto por Farquhar *et al.* (1980) com modificações por Sharkey (1985), eficiência quântica (Φ) e fotossíntese máxima ($A_{\max}$), expressos quer por unidade de área foliar, quer por unidade de massa foliar em folhas de sombra (F_{sm}) e folhas de sol (F_{sl}). Para a determinação destes parâmetros $n = 10$ a 12 , em que n é número de curvas de resposta da taxa fotossintética ao CO_2 intercelular e à luz. Letras iguais indicam que não há diferenças significativas ($P > 0.05$) entre as estações, pelo teste T-Student. 118

Tabela 6.I. Características do local de estudo.	134
Tabela 6.II. Parâmetros utilizados na validação do modelo para o montado.	135
Tabelas 6.III. Coordenadas geográficas da Herdade da Alfarrobeira.	151
Tabela 6.IV. Variáveis climáticas.	151
Tabela 6.V. Parâmetros da condutância estomática.	151
Tabela 6.VI. Parâmetros da fotossíntese.	152
Tabela 6.VII. Parâmetros de condutividade hidráulica do solo.	152
Tabela 6.VIII. Dinâmica do carbono no solo.	153
Tabela 6.IX. Constantes utilizadas pelo <i>GOTILWA+</i> .	153
Tabela 6. X. Parâmetros estruturais das árvores.	154
Tabela 6. XI. Parâmetros estruturais dos arbustos.	154

1. INTRODUÇÃO GERAL

Os montados

Os montados são ecossistemas agrosilvopastoris semi-naturais, caracterizados pela coexistência de um estrato arbóreo e um estrato herbáceo-arbustivo. As árvores dominantes nos montados são quercíneas perenifólias como a azinheira (*Quercus rotundifolia* Lam.) ou o sobreiro (*Quercus suber* L.), embora por vezes os montados sejam mistos, com uma densidade geralmente inferior a 40 árvores/ha (Pereira *et al.*, 2004) e um grau de cobertura inferior a 50% (DGF, 1999).

Os montados localizam-se predominantemente no interior, no sul de Portugal e na Extremadura espanhola (onde se chamam *dehesas*), em regiões onde o clima mediterrânico matiza influências sub-atlânticas e continentais (Albuquerque, 1954). Este tipo de ecossistemas é caracterizado pela ocorrência de longos períodos de défice hídrico e pelo tipo de estrutura, similar a uma savana; esse é o resultado das interações entre o clima, da ocorrência de incêndios e das acções antropogénicas de manejo (agricultura, pecuária, desflorestação como fonte de energia) (Eamus e Prior, 2001, Pereira *et al.*, 2004). Ecossistemas de características semelhantes aos montados/*dehesas* encontram-se também no Oeste dos Estados Unidos da América (Califórnia e Oregon), constituídos por árvores do género *Quercus* (ex. *Q. douglasii*) (Baldocchi *et al.*, 2004).

Nos montados a produção primária é tipicamente baixa, já que a pouca disponibilidade de água, durante o Verão, limita a produtividade deste sistema agrosilvopastoril mediterrânico (Rodá *et al.*, 1999). Aliás, estes povoamentos esclerófilos de azinheiras e/ou sobreiros possuem uma grande singularidade funcional por estarem adaptados ao stresse climático múltiplo que se concretiza no frio invernal, na irregularidade da repartição temporal e espacial das precipitações e, sobretudo, na coincidência do período de máxima secura com o maior rigor dos calores estivais (Blanco-Castro *et al.*, 1997). Além disso, estas quercíneas encontram geralmente nos montados um ambiente pobre em nutrientes. Esta pobreza de nutrientes é atribuível à lixiviação provocada pelas intensas chuvadas de Inverno, em paralelo com o elevado estado de erosão dos solos, cuja primeira causa advém essencialmente das acções antrópicas como por ex. a mobilização do solo (Pereira *et al.*, 2004). Neste contexto mediterrânico, um longo período de permanência das folhas funcionais na árvore (no

sobreiro pode ser superior a um ano e na azinheira pode ser superior a 2 anos) poderia representar uma estratégia adaptativa de maximização dos recursos (nutrientes e água), ademais proveitosa no efectivar da fixação de carbono (Pereira *et al.*, 1987; Rodá *et al.*, 1999; Valladares *et al.*, 2000; Sá, 2001; Escudero e Mediavilla, 2003 e Mediavilla e Escudero, 2003a).

As espécies arbóreas e arbustivas sujeitas ao clima mediterrânico tendem a evidenciar características morfológicas, anatómicas e fisiológicas particulares, as quais concorrem para evitar o défice hídrico estival (Levitt, 1972). De uma maneira geral, as folhas esclerófilas mostram características consideradas adaptativas aos ambientes secos e pobres em nutrientes, apresentando, como tal, uma elevada resistência à perda de água e vários mecanismos de conservação de nutrientes e de protecção contra a herbivoria (Specht e Rundel, 1990; Herms e Mattson, 1992; Turner, 1994; Sabaté *et al.*, 1999). Na realidade, essas características afiguram-se comuns em árvores perenifólias (ex. sobreiro e azinheira) e incidem basicamente na diminuição das perdas de água por transpiração e no aumento da capacidade de absorção de água.

Por um lado, a diminuição da transpiração nas plantas mediterrânicas é atribuída ao desenvolvimento de: a) características morfológicas peculiares como sejam as cutículas espessas, os pêlos, os estomas resguardados da exposição directa da radiação e localizados preferencialmente na página inferior e/ou em depressões, além de menor área foliar específica (Larcher, 1995; Rambal *et al.*, 1996); b) respostas fisiológicas, como a diminuição da condutância estomática, a qual significa o fecho dos estomas. Tenhunen *et al.*, 1987a, b; Salleo e Lo Gullo, 1990; Terradas e Savé, 1992; Goulden, 1996; Sala e Tenhunen, 1996; Rambal *et al.*, 1996; Peñuelas *et al.*, 1998, 2000; c) respostas a nível celular e molecular (Pereira *et al.*, 2004). Por outro lado, um aumento da área de absorção das raízes, particularmente um aumento das raízes em profundidade aumenta a quantidade de água absorvida (Sala e Tenhunen, 1996; Jackson *et al.*, 2000). O aumento da absorção de água durante o período de défice hídrico (ex. por exploração de lençóis freáticos), poderá evitar que a planta se encontre em stresse hídrico severo durante o Verão (David *et al.*, 2004).

As árvores

O sobreiro *Quercus suber* L., a azinheira/encina *Q. rotundifolia* Lam. e/ou a alzina *Q. ilex* L. (s. lat.) apresentam diferenças morfológicas, corológicas e ecológicas importantes. No último caso existe uma acentuada variabilidade na Península Ibérica, a qual tem provocado uma certa polémica nomenclatural: distinguir ou não duas espécies distintas destas árvores, *Quercus (ilex) ilex* e *Q. (ilex) rotundifolia* Lam. [syn. *Q. (ilex) ballota* (Desp.) Samp.]. Entre estes dois táxones há todo um gradiente de formas de transição ou mesmo intermédias que chegaram a ter denominações híbridas, como por ex. *Quercus x gracilis* ou *Quercus x ambigua* (Blanco-Castro *et al.*, 1997). De facto, a alzina *Q. (ilex) ilex* exibe folhas lauróides glabras de tom verde escuro, expõe uma copa fechada em povoamentos contínuos, tendo uma distribuição geográfica ibérica oriental e mais litoral (ex. Catalunha); enquanto que a árvore *Q. (ilex) rotundifolia* possui folhas arredondadas cerosas de tom verde-acinzentado, surge em povoamentos esparsos que colonizam os ambientes sub-continentais do interior e frios das montanhas peninsulares e norteafricanas (Blanco-Castro *et al.*, 1997). Assim, *Q. (ilex) rotundifolia* ocorre em Portugal, particularmente na composição dos montados alentejanos (DGF, 1999). Aliás, na Nova Flora de Portugal (Franco, 1971) é comum considerar-se a azinheira como uma espécie distinta, *Quercus rotundifolia* Lam. Ao contrário, a Flora Ibérica (Castroviejo *et al.*, 1990) e Europeia (Tutin *et al.*, 1993) identificam-na como uma subespécie ibero-magrebina, num contexto de distribuição quasi-circumediterrânica (do Magrebe até à costa da Turquia) do táxone *Quercus ilex* s. lat. Porém, dados moleculares recentes evidenciam a existência de duas linhagens *ilex* distintas, uma balcânica e a outra itálica (esta última estende-se pela Riviera Francesa até ao rio Ródano); um terceiro agrupamento subdivide-se respectivamente nas populações ibero-magrebina de morfologia *rotundifolia* e nas populações ibero-occitanas de tipo *ilex* da Catalunha e do Languedoc (Lumaret *et al.*, 2002).

Em conformidade com os supracitados aspectos morfológicos, corológicos e genéticos e no contexto essencial da ecofisiologia vegetal em que se insere este trabalho, parece pertinente assumir a partir deste parágrafo a discriminação específica entre os dois táxones: chamar-se-á azinheira apenas a *Q. rotundifolia* Lam. e aproveitar-se o termo catalão *alzina* para designar *Q. ilex* L.

Todavia, o sobreiro e a azinheira pertencem a diferentes sub-géneros. As árvores da espécie *Q. suber*, pertencem ao subgénero *Cerris* (Spach) Örsted. e apresentam uma copa ampla e pouco densa, ritidoma suberoso, espesso e fendido, folhas ovadas ou ovado-lanceoladas, remotamente serrado-denticuladas, verde escuras e glabrescentes na página superior e esbranquiçadas na página inferior com 5-7 pares de nervuras laterais e pecíolos com 6-20 mm e glande com maturação geralmente bienal (Franco, 1971). As espécies *Q. ilex/rotundifolia* pertence ao subgénero *Sclerophyllodrys* Schwarz e apresentam copa arredondada e densa, ritidoma cinzento, espesso e reticulado, folhas lanceoladas a orbiculares, inteiras ou dentado-espinhosas, verde-escuras e glabrescentes na página superior e esbranquiçadas na página inferior, com 5-8 pares de nervuras laterais e pecíolos com 3-8 mm e glande de maturação anual ou bienal (Franco, 1971).

As condições climáticas favoráveis ao sobreiro fazem-se sentir na região mediterrânica ocidental, onde a influência atlântica corrige as grandes amplitudes térmicas e a elevada aridez estival. O sobreiro ocupa essencialmente a faixa litoral da parte ocidental do Mediterrâneo e ainda uma área atlântica que inclui a região francesa das Landes, a vertente atlântica da Península Ibérica e a parte ocidental de Marrocos (Natividade, 1950). Os países onde ocorre o sobreiro são, e por ordem decrescente de área arborizada: Portugal (30%), Argélia (21%), Espanha (20%), Marrocos (16%), França (5%), Itália (4%) e Tunísia (4%). O sobreiro é a segunda espécie florestal mais representada no nosso país, a seguir ao pinheiro-bravo e ocupa uma área de 720 000 ha. As áreas mais extensas localizam-se no sul, nos distritos de Évora, Setúbal, Portalegre, Beja, Santarém e Faro que concentram 94% da sua área de distribuição nacional (DGF, 1999). A actual distribuição do sobreiro em Portugal parece resultar, para além das condições edafoclimáticas, de um longo processo histórico influenciado por factores como sejam: a demografia humana, o desenvolvimento da agricultura e do pastoreio, o uso da sua madeira, a localização no sul das grandes coutadas reais, as campanhas cerealíferas ou a extraordinária valorização da cortiça como vedante a partir do século XVIII (Natividade, 1950). De facto, o sobreiro deixou de estar distribuído por todo o país, a partir do século XV, passando a concentrar-se nas bacias do Tejo e do Sado (DGF, 1999).

A azinheira ocupa geralmente zonas mediterrânicas continentais ou subcontinentais, mas sempre sob condições climáticas que conhecem períodos bastante quentes e secos. Na Península Ibérica apresenta uma ampla distribuição, excepto em zonas de clima atlântico do N e NW e zonas costeiras da Catalunha. Em Portugal distribui-se pelo Alto Alentejo, Baixo Alentejo, Beira Baixa e Beira Litoral (Castroviejo *et al.*, 1990), sendo a área de povoamentos florestais em que a azinheira é a espécie dominante de cerca de 461 577 ha (que corresponde a 14% da área florestal Nacional), dos quais 397 811 ha se localizam no Alentejo (DGF, 1999).

A distribuição geográfica do sobreiro (*Q. suber*) e da azinheira (*Q. rotundifolia*) em Portugal poderá indicar uma maior capacidade de resistência ao défice hídrico na azinheira em relação ao sobreiro, uma vez que a azinheira ocupa locais mais secos no interior a sul do País e o sobreiro ocupa geralmente locais de maior disponibilidade hídrica, em zonas mais litorais (ex. Bacia do Sado) (D.G.F., 1999). De facto, estas duas espécies parecem denotar características, foliares estruturais e fisiológicas, diferenciadas que poderão contribuir para justificar as diferenças no padrão de distribuição geográfico das duas espécies e explicar as eventuais diferenças de produtividade. Assim, as folhas de *Q. rotundifolia* são mais espessas em relação às de *Q. suber* e, portanto, com menor superfície foliar para idêntica biomassa (menor área foliar específica, SLA), o que lhes pode conferir vantagens na economia de água perdida por transpiração (Specht e Specht, 1989 e Sabaté *et al.*, 1999). Por outro lado a diferença no tempo de permanência de folhas funcionais na árvore entre as duas espécies poderá estar relacionada com uma estratégia conservativa dos recursos hídricos mais eficiente nas folhas com maior longevidade. Em *Q. rotundifolia* as folhas permanecem na árvore cerca de 2 anos (Sá, dados não publicados; Escudero e Mediavilla, 2003; Mediavilla e Escudero, 2003a), enquanto que em *Q. suber* permanecem cerca de 1 ano (Pereira *et al.*, 1987; Sá, 2001; Mediavilla e Escudero, 2003b). Neste sentido, os trabalhos de Fotelli *et al.* (2000) em carvalhos mediterrânicos ou de Kolb e Stone, (2000) num carvalho perenifólio na Califórnia (*Q. gambelii*) apontaram para que os estomas apresentavam maior sensibilidade na resposta ao défice hídrico da atmosfera (ou seja elevada capacidade evaporativa da atmosfera) nas espécies em que as folhas tinham maior longevidade. De facto, também os trabalhos recentes de Infante *et al.* (2001), Infante *et al.* (2003) e David *et al.* (2004) realçam que *Q. rotundifolia* exhibe um elevado controlo estomático face ao défice hídrico, tanto do solo como da atmosfera.

Ainda de acrescentar que também os trabalhos realizados em condutividade hidráulica evidenciaram menor vulnerabilidade do xilema à cavitação em *Q. ilex* relativamente a *Q. suber* (Tyree e Cochard, 1996) o que poderá explicar uma maior resistência à secura em *Q. ilex*. Por outro lado, a capacidade de *Q. rotundifolia* para desenvolver raízes em profundidade, permitindo o acesso às águas subterrâneas (David *et al.*, 2004), resulta numa mais-valia para evitar o défice hídrico estival nesta espécie.

As relações hídricas e a fotossíntese em árvores mediterrânicas

À escala global, as regiões com vegetação lenhosa esclerófila do tipo mediterrânico localizam-se na América do Norte (Califórnia), na América do Sul (Chile), na Austrália (na vertente SW), em África (na vertente SW) e nos países circum-mediterrânicos (Walter, 1973). A composição florística difere entre essas regiões. Não obstante, as plantas lenhosas de folha perene com características esclerófilas pertencentes ao género *Quercus* são comuns inter-regiões.

Este tipo de plantas esclerófilas apresentam um conjunto de características morfológicas e fisiológicas (vide parágrafo anterior sobre o montado) que lhes permite sobreviver à secura estival. De facto, um dos significados ecológicos da esclerofilia consiste na diminuição da transpiração, devido ao fecho dos estomas quando o teor de água no solo é escasso (Walter, 1973).

Os diagramas climáticos (precipitação e temperatura) das referidas regiões são semelhantes i.e. ilustram um Inverno chuvoso e um Verão seco, próprios dum clima mediterrânico. A compreensão das respostas fisiológicas face ao défice hídrico estival, conjugada com temperaturas e capacidade evaporativa do ar elevadas, características do clima mediterrânico revela-se, actualmente, uma mais-valia, na medida em que contribui para uma previsão mais correcta de como as espécies responderão face às previsíveis alterações climáticas (Sperry, 2000). Além disso, pode também contribuir para justificar as diferenças inter-específicas de produtividade e de distribuição geográfica das espécies (Mediavilla e Escudero, 2004). Neste contexto, as plantas quercíneas perenifólias de clima mediterrânico constituem um “alvo biológico” preferencial para os estudos das relações hídricas e da fotossíntese (processos ligados mecanisticamente pelas trocas gasosas de água e dióxido de carbono através da abertura estomática), uma vez que são sujeitas alternadamente, a condições hídricas

desfavoráveis e favoráveis (Xu e Baldocchi, 2003). Neste sentido, e desde há algumas décadas, têm sido desenvolvidos vários trabalhos de campo, em quercíneas perenifólias euromediterrânicas que procuram ser uma contribuição para o esclarecimento do complexo balanço hídrico e de carbono nestas plantas.

Na década de 1960 e no âmbito do programa internacional *International Biological Program* (IBP) direccionado para o estudo da produtividade vegetal em vários ecossistemas (incluindo os ecossistemas mediterrânicos) desenvolveram-se estudos sobre o balanço do carbono, da água e dos nutrientes em *allzina* (*Q. ilex*) e em carrasco (*Q. coccifera*), em França (Lossaint, 1973; Eckardt *et al.*, 1975). Posteriormente, na década de 1980, numa parceria germano-portuguesa foram desenvolvidos trabalhos em Portugal sobre as relações hídricas e a fotossíntese em quercíneas perenifólias (*Q. coccifera* e *Q. suber*) e outros arbustos, nos ecossistemas mediterrânicos da Serra da Arrábida (cf. Beyschlag *et al.*, 1987; Harley *et al.*, 1987; Tenhunen *et al.*, 1987a, b). Mais recentemente têm sido numerosos os trabalhos de campo realizados em *Quercus ilex* (ao nível da folha: ex. Rambal *et al.*, 1996; Damesin *et al.*, 1998a, b; Peñuelas *et al.*, 2000; ou de “*scaling up*” da folha para a copa: ex. Sala e Tenhunen, 1996; Infante *et al.*, 1997; Joffre *et al.*, 2001; Martínez-Vilalta *et al.*, 2003) que têm contribuído para o esclarecimento das relações hídricas desta espécie face ao défice hídrico. Todavia, são mais escassos os trabalhos sobre as relações hídricas em azinheira ou em sobreiro, designadamente em ecossistemas com coberto vegetal esparsos como o montado/*dehesa*.

O défice hídrico e as elevadas intensidades luminosas e temperaturas, características do período estival do clima mediterrânico, promovem, nestas quercíneas, limitações à assimilação de carbono durante este período do ano, tal como observado em trabalhos de campo sobre *Q. rotundifolia* (Mediavilla *et al.*, 2002; Mediavilla e Escudero, 2003b, 2004) ou *Q. suber* (Beyschlag *et al.*, 1987; Harley *et al.*, 1987; Tenhunen *et al.*, 1987a, b; Faria *et al.*, 1996; García-Plazaola *et al.*, 1997; Cerasoli, 2002). A diminuição da condutância estomática tem sido referida, por muitos autores, como a primeira causa para a diminuição da assimilação de carbono em condições de défice hídrico moderado. Todavia, este não será o único factor responsável pelo decréscimo da fotossíntese e poderão ocorrer processos de regulação bioquímica, quando as plantas em campo são sujeitas a défices hídricos lentos e prolongados

(Chaves *et al.*, 2003), tal como acontece no Verão mediterrânico. Na realidade, também a conjugação das supracitadas características ambientais restritivas (défice hídrico e elevadas intensidades luminosas e temperaturas) pode promover processos de foto-inibição nestas espécies os quais contribuem para acentuar a diminuição da assimilação de carbono durante o Verão (Chaves *et al.*, 2002). A foto-inibição ocorre quando a radiação absorvida excede a que é utilizada, particularmente na fotossíntese, o que sucede quando a concentração de CO₂ no mesófilo foliar passa a ser um factor limitante, como seja quando os estomas fecham (Demmig-Adams *et al.*, 1989). No entanto estas plantas quercíneas perenifólias possuem mecanismos de adaptação à radiação excessiva, tal como destacam os trabalhos de Faria *et al.* (1996, 1998) em *Q. suber*.

Um pressuposto ecológico aceite é que haja uma tendência para a optimização na utilização dos recursos como a água, a luz e os nutrientes, quer ao nível da folha, quer ao nível da copa (Miller, 1981). Quando se passa da análise das respostas fisiológicas (ex. condutância estomática, fotossíntese) aos factores ambientais ao nível da folha para uma análise à escala da copa é necessário ter em devida consideração a complexidade estrutural da copa, particularmente no que se refere à heterogeneidade de microambientes que em cada folha ou grupo de folhas se encontra no interior da mesma. Por exemplo, a repartição espacial das folhas cria gradientes de luz no interior da copa e determina a eficiência com que a radiação é convertida em carbono, quer ao nível da copa ou de cada folha (Niinemets, 1996). Os trabalhos de Kull e Niinemets (1993), Niinemets (1996, 1997a, b, c) e Sabaté *et al.* (1999) permitem obter informação sobre a aclimação morfológica e bioquímica das folhas ao ambiente luminoso em que se desenvolveram na copa, reavaliando, por um lado, a importância das adaptações a nível da estrutura da folha e, por outro lado, a importância na distribuição do azoto foliar entre as enzimas intervenientes no processo fotossintético e os compostos intervenientes na captação da radiação, no processo de aclimação da fotossíntese à radiação. A compreensão da distribuição da capacidade fotossintética das folhas dentro da copa e a sua relação com a radiação que essas mesmas folhas recebem é essencial, quando se pretende utilizar modelos de simulação de fotossíntese da árvore e de fluxos de carbono de um ecossistema.

O clima mediterrânico e as alterações climáticas

Há necessidade de obter melhor informação sobre o nível das respostas fisiológicas de aclimação das folhas e das árvores, em relação às condições de défice hídrico e de temperatura elevada vigentes, no intuito de compreender futuramente quais as respostas dos ecossistemas mediterrânicos face às alterações climáticas. O principal factor de alteração climática é o aumento de CO₂ na atmosfera. Os trabalhos realizados em condições de CO₂ elevado em espécies mediterrânicas como em *Q.suber* em estufas (Niinemets *et al.*, 1999; Maroco *et al.*, 2002) contribuem para esclarecer o comportamento destas espécies face a alterações climáticas.

Os cenários de alteração climática sugerem uma intensificação e um aumento temporal dos períodos de secura para as regiões de clima mediterrânico, concomitantemente à subida geral da temperatura (Miranda *et al.*, 2002). Períodos de secura mais longos levarão a uma intensificação do stresse estival neste tipo de clima, pelo que a assimilação de carbono e a transpiração serão fortemente restringidos (Pereira *et al.*, 2004). Esta sucessão de acontecimentos é particularmente relevante, basta considerar que a alteração de clima é fundamentalmente resultante do acréscimo da concentração de dióxido de carbono na atmosfera. Num futuro próximo, as florestas podem desempenhar um papel importante no contexto das alterações climáticas já que, de um modo geral, funcionam como sumidouros (*sinks*) do dióxido de carbono (CO₂) atmosférico, por intermédio dos processos fotossintéticos, mitigando as consequências do aumento antrópico de gases inerentes ao efeito de estufa (Pereira *et al.*, 2002).

Não obstante, a informação disponível sobre o impacto das florestas portuguesas na retenção de CO₂ é muito escassa. Recentemente, quantificaram-se os fluxos de carbono num montado misto de azinheira e sobreiro e verificou-se que este sistema se comportava como um sumidouro de carbono relativamente fraco, cerca de 80 g C m⁻² (Pereira *et al.*, 2004), quando comparado com os cerca de 500 g C m⁻² obtidos em povoamentos mediterrânicos de coberto contínuo de *alzina* e de outras espécies arbustivas esclerófilas (Tirone *et al.*, 2002). Os fluxos de carbono e de água, entre a atmosfera e a vegetação nas zonas mediterrânicas, estão fortemente limitados pela ausência de chuva estival, quando a temperatura e o potencial evaporativo atmosféricos são elevados (Pereira *et al.*, 2004).

A partir da meta geral (redução do CO₂ atmosférico) apontada no Protocolo de Quioto, têm sido realizados alguns projectos europeus (ex. *MEDEFLU*¹ e *CARBOEUROFLUX*²), cujos objectivos principais recaem na quantificação dos fluxos de carbono - balanço entre a fotossíntese e a respiração - e fluxos de água e de energia de ecossistemas europeus, nomeadamente os sistemas mediterrânicos). Tenta-se perceber, por exemplo, se um determinado ecossistema se comporta como um sumidouro (*sink*) ou como uma fonte (*source*) de CO₂; ou saber quais são as vulnerabilidades desses balanços às alterações ambientais, aplicando para tal modelos de simulação e de validação ao nível do balanço do carbono nos diferentes ecossistemas.

Em conformidade, o projecto *CARBOEUROFLUX*² desenrolou-se em 30 locais europeus que abrangiam quatro tipos climáticos principais: boreal, temperado continental, temperado atlântico, e mediterrânico. No âmbito mediterrânico é fundamental compreender como as espécies perenifólias “superam” o défice hídrico, informação essencial para modelar as respostas do bioma mediterrânico às alterações climáticas e o seu papel no ciclo de carbono da atmosfera (Pereira *et al.*, 2004). Os trabalhos deste projecto incidiram em florestas mediterrânicas, quer de coberto contínuo, com predominância da *alzina* (*Quercus ilex*) em Puchébon (França) e em Castelporziano (Itália) ou de *Juniperus phoenicea* em Arca di Noè (Itália) (Reichstein *et al.*, 2002; Tirone *et al.*, 2002), quer em florestas de coberto esparso como o montado misto, onde é predominante a azinheira, em Évora (Portugal). Este montado português situa-se exactamente na Herdade da Alfarrobeira, que extrema com a Herdade da Mitra da Universidade de Évora, local onde também foi realizado o presente trabalho.

¹ *MEDEFLU*: Carbon and water fluxes of Mediterranean Forests and impacts of land use/cover changes financed CEC - D.G. XII. Programme ENVIRONMENT (DG XII Contract Nr.ENV4-CT97-0455). 1998-1999. Coordenador responsável nacional – Pereira, J.S. (Departamento de Eng. Florestal, Instituto de Agronomia, Lisboa)

² *CARBOEUROFLUX*: An investigation on Carbon and Energy exchanges of terrestrial ecosystems in Europe financed CEC - D.G. XII. V Framework PROPOSAL N°: EVK2-1999-00229. 1999-2004 Coordenador responsável nacional – Pereira, J. S. (Departamento de Eng. Florestal, Instituto de Agronomia, Lisboa).

Enquadramento e objectivos do trabalho

Este trabalho decorreu em paralelo com a realização dos dois projectos europeus, o *MEDEFLU* e *CARBOEUROFLUX*, para os quais houve coincidência (ao nível nacional) no local de estudo, o já referido montado misto de *Q. rotundifolia* e *Q. suber*, da Herdade da Alfarrobeira.

Este trabalho pretendeu contribuir para o esclarecimento do modo como estas quercíneas se encontram adaptadas às condições ambientais do Verão mediterrânico. Mais em particular, os objectivos intentaram:

- a) caracterizar a variação diária e sazonal do estado hídrico e da fotossíntese ao nível da folha em *Q. rotundifolia* e em *Q. suber*;
- b) estudar o efeito das condições ambientais de Verão do clima mediterrânico na capacidade fotossintética em *Q. rotundifolia* e em *Q. suber*;
- c) analisar a existência de processos de aclimação estrutural e bioquímica na folha de *Q. rotundifolia*, face aos gradientes de radiação na copa;
- d) testar o ajuste do modelo *GOTILWA+* (afecto à produtividade de base fisiológica), na simulação dos fluxos de carbono e da água num ecossistema de montado.

Perspectiva integradora do trabalho

A presente dissertação, para além desta Introdução Geral (Capítulo 1) e da Caracterização do Local de Estudo (Capítulo 2), desenvolve-se em quatro capítulos independentes (Capítulos 3 a 6), cada um estruturado como um artigo científico e, portanto, dividido por secções de Introdução, Material e Métodos, Resultados, Discussão e Referências Bibliográficas. A junção destes capítulos pretende fazer uma abordagem integradora da resposta do balanço de carbono e água às variações diárias e sazonais da temperatura do ar, da disponibilidade de água no solo e da capacidade evaporativa da atmosfera, desde a folha até à copa e extrapolar para o ecossistema de montado. Segue-se uma Discussão Geral (Capítulo 7) onde se resumem e enquadram numa perspectiva ecológica as principais conclusões deste trabalho. Por último, na Bibliografia Geral consta a lista de todas as referências citadas na parte geral desta dissertação i.e. nos capítulos 1, 2 e 7.

2. CARACTERIZAÇÃO GERAL DA ÁREA DE ESTUDO

2.1. LOCALIZAÇÃO

Este trabalho foi realizado numa área de montado da Herdade da Alfarrobeira e decorreu entre 1999 e 2001. Esta herdade tem uma área de 298 ha, extrema com a Herdade da Mitra (pertença da Universidade de Évora) e ambas estão situadas a cerca de 12 Km a sul de Évora ($38^{\circ} 32' N$ e $8^{\circ} 01' W$), perto de Valverde, freguesia de N^a Sr^a da Tourega (Fig. 2.1). Nas imediações correm as ribeiras de Valverde e da Peramanca pertencentes à bacia hidrográfica do Sado, respectivamente orientadas a N-S e NE-SW.

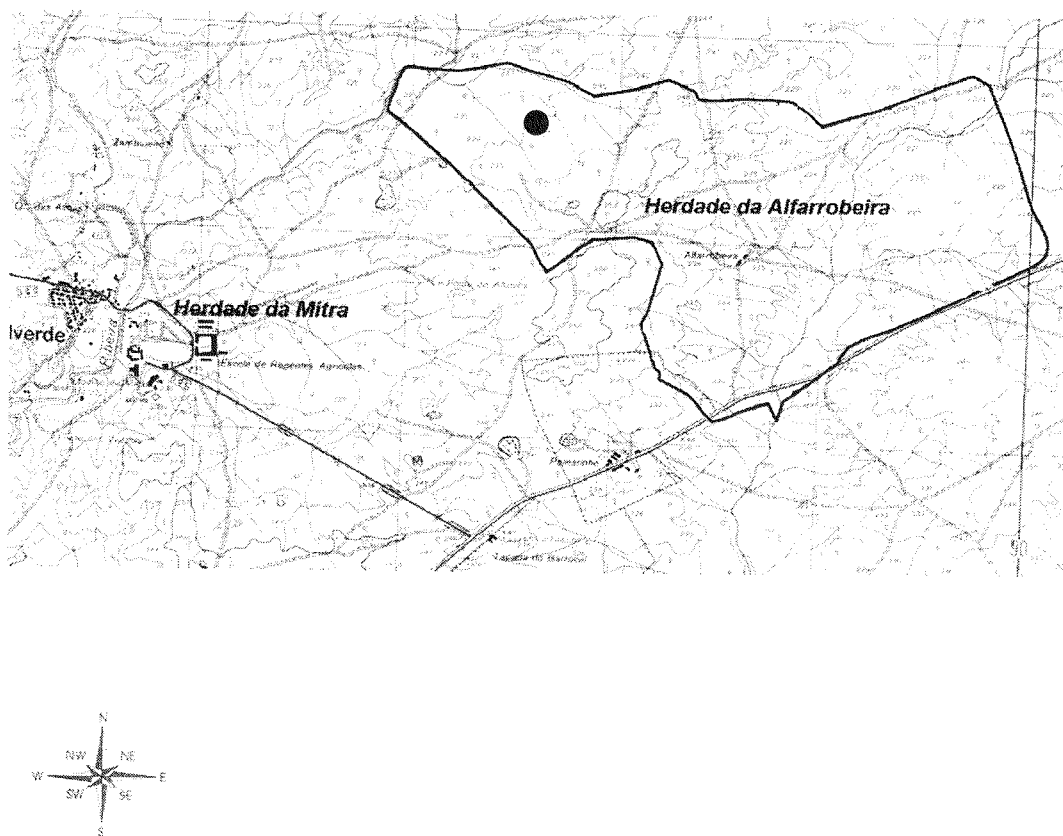
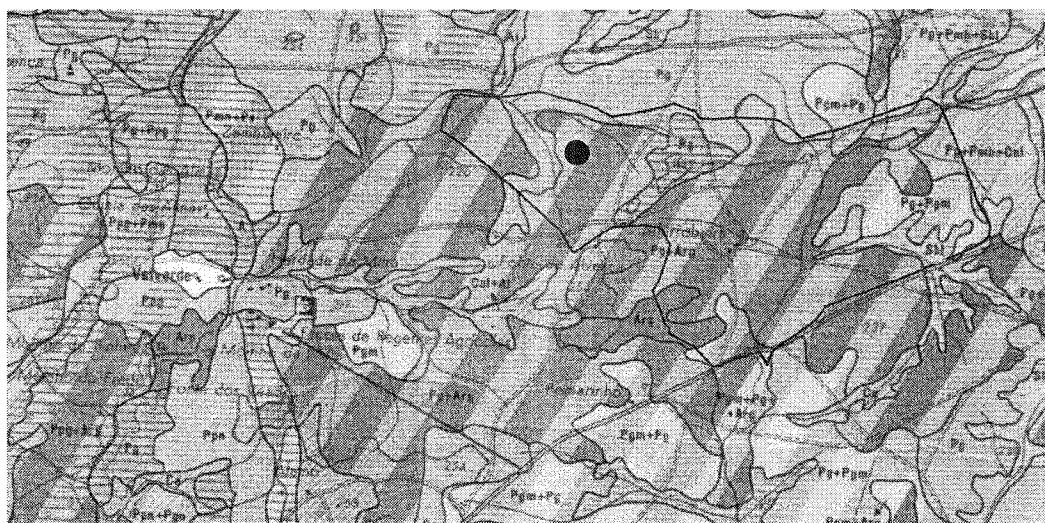


Figura 2.1. Localização da área de estudo (●) na Herdade da Alfarrobeira na carta militar nº 459 Valverde-Évora 1:25 000 (SCE, 1976).

2.2. CARACTERIZAÇÃO AMBIENTAL

2.2.1. Litologia e solos

Na área de estudo predominam as rochas eruptivas de quartzodioritos e granodioritos de grão médio não porfiróide e o declive é suave (2-5° de inclinação) (Carvalhosa *et al.*, 1969; Aguiar e Grilo, 1975). O solo é do tipo litólico não húmico proveniente de granitos ou rochas afins, aparecendo aqui e ali afloramentos rochosos de granitos ou quartzodioritos (Fig. 2.2) (Cardoso, 1974). Os solos litólicos não húmicos são solos pouco evoluídos que mostram um perfil AC ou mais raramente ABC, em que o teor de matéria orgânica é muito reduzido, raramente excedendo 1%. A capacidade de campo é mediana (10-20%) e a permeabilidade elevada (Cardoso, 1974).



Legenda das siglas:

- Pg** – solos litólicos não húmicos de granitos ou rochas afins
- Ppm** – solos litólicos não húmicos de gneisses ou rochas afins
- Pmn** – solos mediterrâneos pardos de rochas cristalofílicas
- Cal** – solos hidromórficos de aluviões ou coluviais, de textura ligeira
- Al** – aluviossolos modernos

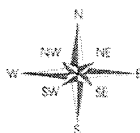


Figura 2.2. Localização da área de estudo (●) na Herdade da Alfarrobeira, na Carta de Solos, nº 40-A, Évora, 1:50 000 (SROA, 1969).

2.2.2. Clima

O clima desta região está classificado como sendo sub-mediterrânico - ibero-mediterrânico (i.e. mediterrânico com ambas influências atlânticas e continentais), semi-árido com Verões quentes e secos e Invernos chuvosos (Albuquerque, 1954). Segundo a aproximação bioclimática de Rivaz-Martinez *et al.* (1999) as Herdades da Mitra e da Alfarrobeira estariam sob bioclima Mediterrânico Pluviestacional-Oceânico, em andar bioclimático Mesomediterrânico Inferior (o índice de termicidade registado é de 326 para a Normal Climatológica de 1951 a 1980, NC51-80), apresentando ombrotipo seco a sub-húmido (o índice ombrotérmico anual foi de 3.6 para a NC51-80).

A temperatura média e a precipitação bruta entre 1951 e 1980 foram respectivamente 15.4 °C e 664.6 mm (NC51-80, INMG, 1991). Durante estes trinta anos, os meses com temperaturas médias mais elevadas e menor precipitação foram Julho e Agosto com valores cerca de 23 °C e 3.1 mm respectivamente (Fig. 2.3).

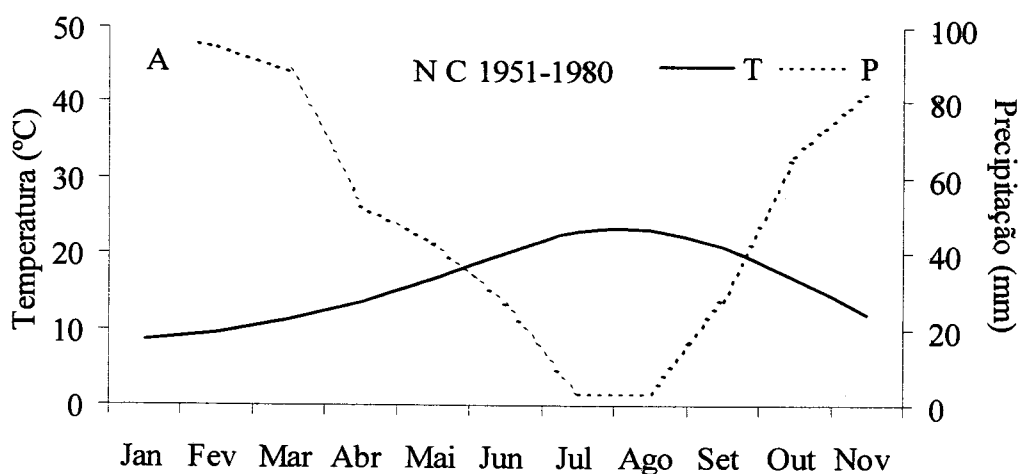


Figura 2.3. Gráfico termopluviométrico da estação meteorológica da Mitra com médias mensais de 30 anos (NC 1951-1980) da temperatura média do ar (T) e precipitação bruta (P) (INMG, 1991). Os valores de $P < 2T$ indicam de uma forma grosseira que há um período seco, enquanto que os valores de $P > 2T$ indicam de uma forma grosseira que há um período húmido.

Os meses com temperaturas médias mais baixas foram Dezembro, Janeiro e Fevereiro com valores cerca de 9 °C, aos quais correspondeu também uma maior precipitação (80 a 100 mm). A média das mínimas do mês mais frio (Janeiro) e do mês mais quente (Agosto) foram respectivamente 3.8 °C e 14.9 °C. Entretanto, a média das máximas do mês mais frio (Janeiro) e do mês mais quente (Agosto) foram respectivamente 13.4 °C e 31.3 °C.

As figuras 2.4.A e 2.4.B ilustram os valores mensais da precipitação bruta, da temperatura média do ar mínima e máxima e da radiação solar global da estação meteorológica da Herdade da Alfarrobeira¹, entre Janeiro de 1999 e Dezembro de 2001. Neste período, a média das temperaturas máximas dos meses mais frios (entre Dezembro e Fevereiro) foi cerca de 15 °C (2001) e a média das temperaturas mínimas cerca de 5.5 °C. Todavia, nos meses mais quentes (Julho e Agosto), a média das temperaturas máximas foi cerca de 30 °C e a média das temperaturas mínimas foi cerca de 15.5 °C. Os máximos absolutos de temperatura foram respectivamente 39.9 °C (em Julho de 1999), 39.0 °C (em Agosto de 2000) e 36.9 °C (em Agosto de 2001). A precipitação total anual, durante o período do ensaio foi, de 586 mm, 787 mm e 843 mm, respectivamente nos anos de 1999, 2000 e 2001. A precipitação concentrou-se essencialmente entre Outubro e Março, cerca de 70% da precipitação total anual, e foi quase nula, cerca de 2.3% da precipitação total, entre Junho e Agosto. O Verão de 1999 foi particularmente mais seco relativamente ao mesmo período do ano em 2000 e 2001. A distribuição anual da precipitação e a sua intensidade nos meses antecedentes ao período seco de Junho a Agosto, determinaram que o seu valor acumulado foi menor em 1999 (253 mm) comparativamente aos dois anos posteriores (295 mm e 511 mm). Em 2000 a precipitação em Abril e Maio foi quase dupla daquela caída para os mesmos meses de 1999.

A radiação solar global segue uma curva sinusoidal anual com valores máximos, geralmente em Julho, cerca de 31 MJ dia⁻¹m⁻², e mínimos geralmente em Dezembro com valores de 10 MJ dia⁻¹m⁻².

¹ Estação Meteorológica inserida no projecto Projecto PRAXIS XXI/3/3.2/AGR/2187/95 e dados cedidos por David, J.S. (Departamento de Eng. Florestal, Instituto de Agronomia, Lisboa).

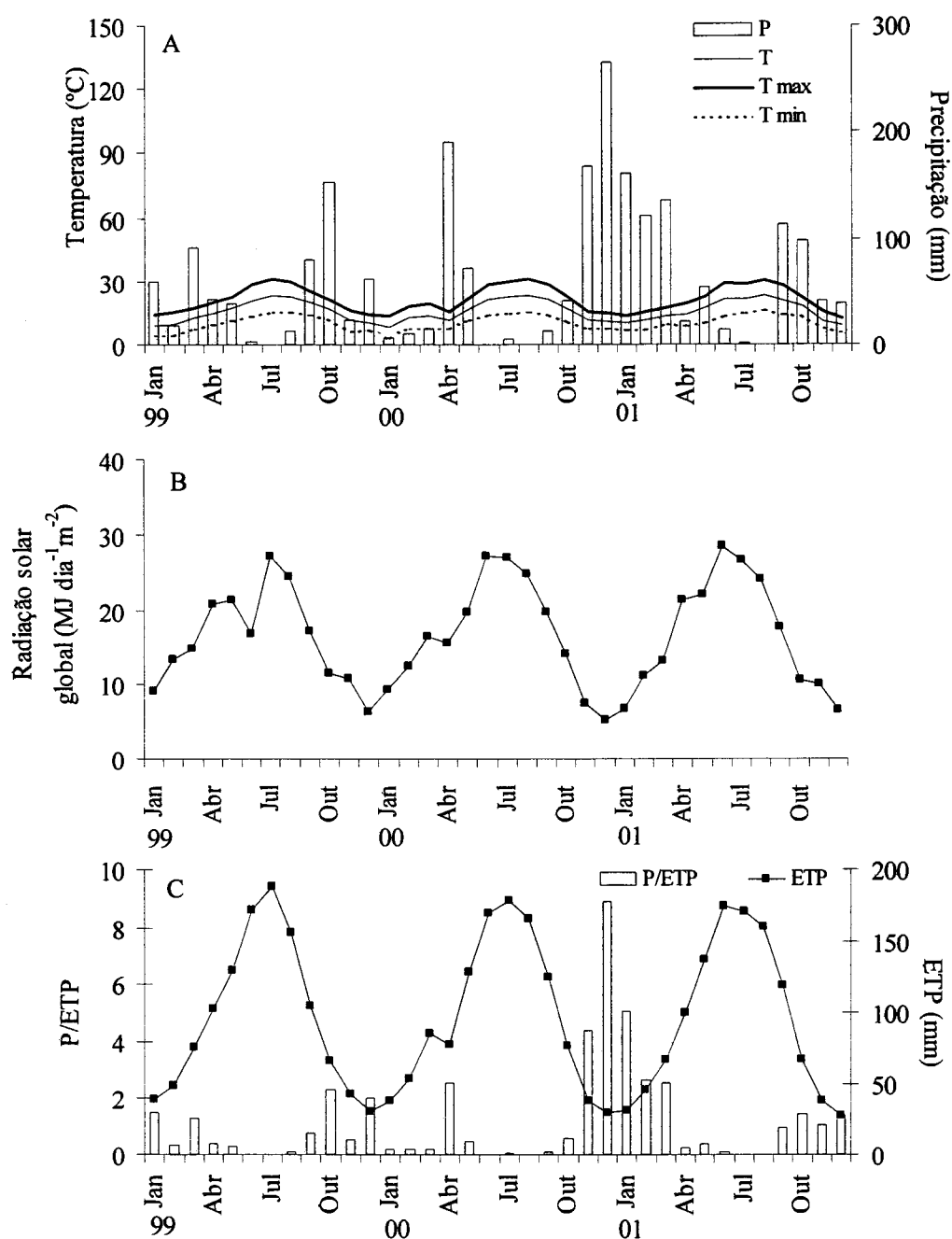


Figura 2.4. Valores mensais da precipitação bruta (P), temperatura média do ar (T), temperatura mínima do ar (T min), temperatura máxima do ar (T max) (A); radiação solar global (B); razão entre precipitação bruta e evapotranspiração potencial (P/ETP) e a evapotranspiração potencial (ETP) (C), entre Janeiro de 1999 e Dezembro de 2001.

A figura 2.4.C mostra a variação mensal da razão entre a precipitação bruta e a evapotranspiração potencial (P/ETP)² decorrida entre 1999 e 2001. A razão P/ETP expressa um índice climático sugestivo da situação hídrica ambiental em que a planta se encontra. Nos três anos de estudo e durante os meses de Verão (Junho a Agosto) a precipitação foi muito baixa, ou mesmo nula, e o potencial evaporativo da atmosfera elevado. Nestes meses a razão P/ETP foi baixa, entre 0 e 0.04 indicando uma estação seca. Nos meses de Outono e Inverno (entre Outubro e Fevereiro) ocorreu aumento da precipitação e diminuição do potencial evaporativo no ar. Nestes meses a razão P/ETP foi mais elevada, entre 0.9 e 3.1, indicando uma estação húmida (pontualmente a razão P/ETP atingiu valores de 10.0, em Outubro 2001, devido à elevada precipitação).

Durante 1999-2001, as temperaturas médias mensais, foram muito semelhantes às da normal climatológica, exceptuando nos meses de Inverno (Janeiro a Março) em que as temperaturas médias foram ligeiramente superiores às da normal climatológica (Fig. 2.5.A). A distribuição da precipitação bruta no período de estudo revela que o período de Outono e Inverno dos anos 1999 e 2000 foi menos chuvoso em relação ao registado na NC51-80; todavia, o período de Outono e Inverno de 2000/01 foi particularmente mais chuvoso em relação à NC51-80 (Fig. 2.5.B).

2.3. CARACTERIZAÇÃO DA VEGETAÇÃO

Na Herdade da alfarrobeira existe um montado onde predominam as azinheiras (*Quercus rotundifolia* Lam.), árvores que aqui coexistem com alguns sobreiros (*Quercus suber* L.). Encontram-se também alguns freixos (*Fraxinus angustifolia* Vahl) ao longo das linhas de água temporárias. No estrato arbustivo predomina o sargaço (*Cistus salviifolius* L.); encontram-se também o carrasco (*Quercus coccifera* L.), a murta (*Myrtus communis* L.) e o lentisco-bastardo (*Phyllirea angustifolia* L.), essencialmente na proximidade dos afloramentos rochosos.

² O cálculo da evapotranspiração potencial (ETP) foi efectuado segundo as equações de Penman e Monteith (Monteith, 1965).

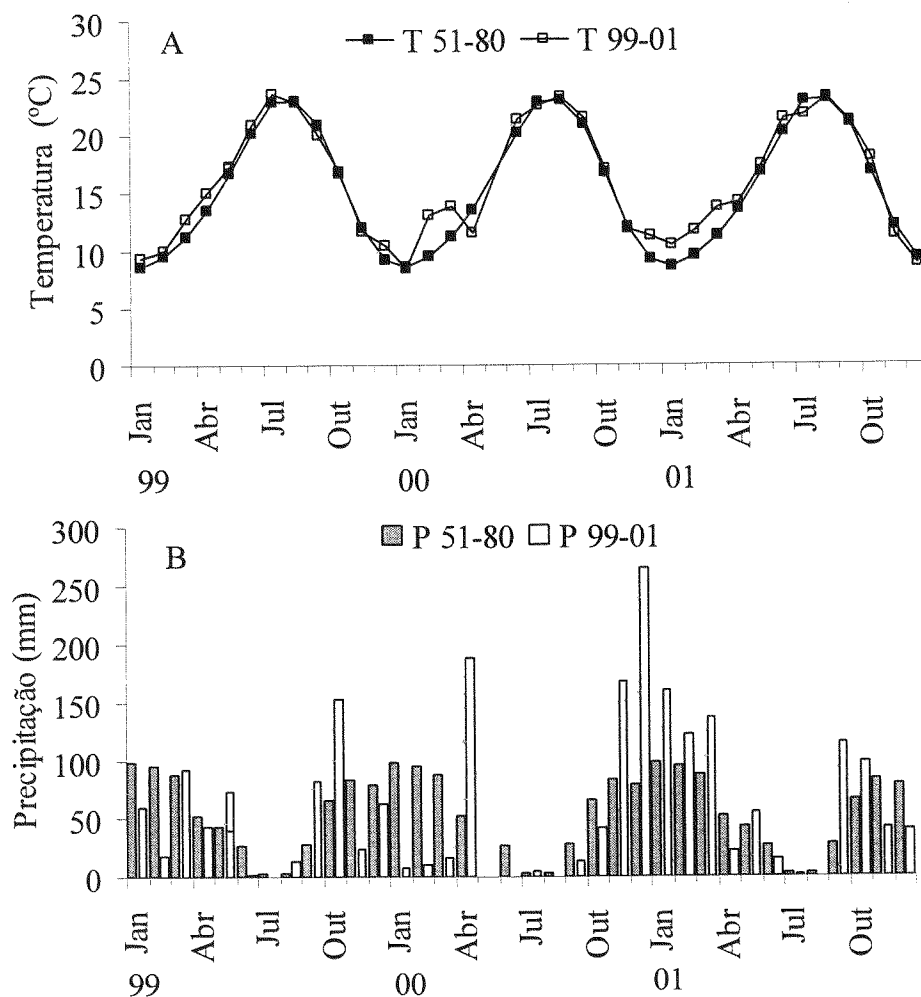


Figura 2.5. Valores mensais da temperatura média do ar (T 51-80 e T 99-01) (A) e precipitação bruta (P 51-80 e P 99-01) (B) nos períodos entre 1951-1980 e 1999-2001.

No estrato herbáceo, predominam as seguintes famílias (por ordem decrescente de importância): *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae* e *Caryophyllaceae* (Sá, 2001). A percentagem de cobertura das árvores no solo é em média de 31.6 % (Banza, 2002), com cerca de 35-45 árvores por hectare. Na parcela em estudo, elegeram-se árvores adultas (aprox. 80 e 90 anos³) de sobreiro e azinheira. As azinheiras tinham um DAP (diâmetro à altura de 1.3 m) médio de 0.38 m e uma altura média de 6 m (medições em 82 azinheiras). Não se fez poda das árvores, nem extracção da cortiça, durante o período em estudo. Contudo, houve pastoreio de gado bovino durante o período de desenvolvimento vegetativo dos arbustos e das herbáceas.

³ Estimativa efectuada numa árvore localizada na proximidade (David, 2000).

2.4. INSTALAÇÃO DO ENSAIO

Delimitaram-se duas parcelas na área de estudo: uma parcela com azinheira, *Q. rotundifolia* e uma parcela com sobreiro, *Q. suber*, ambas abarcando cerca de 1.0 ha. Em cada parcela foram seleccionadas 4 árvores, tendo por base dois critérios de selecção: 1) semelhança morfológica (altura da árvore e dimensão da copa) dos exemplares e 2) o tempo relativo de exposição da copa à radiação solar, já que devido à proximidade dalgumas árvores vizinhas ocorria ensombramento no final da tarde (Tabela 2.I). Entretanto, o acesso fácil às copas foi possibilitado pela instalação de andaimes fixos, voltados para o lado sul das árvores (Figs 2.6 e 2.7), os quais estavam equipados com um mecanismo de roldanas para transporte do equipamento de medição.

Tabela 2.I. Características das 4 azinheiras (*Q. rotundifolia*) e dos 4 sobreiros (*Q. suber*) seleccionados para a realização do trabalho. Medições efectuadas com Vertex III /Halglof DME 201, Suécia (Carqueijeiro, 2005).

Árvores	Altura (m)	DAP (m)	Profundidade da copa (m)
<i>Q. rotundifolia</i>	6.4	0.34	4.2
	6.4	0.39	3.4
	8.1	0.46	4.4
	7.5	0.44	4.8
<i>Q. suber</i>	9.3	0.47	5.5
	9.4	0.54	4.9
	9.5	0.54	5.3
	8.9	0.44	5.8

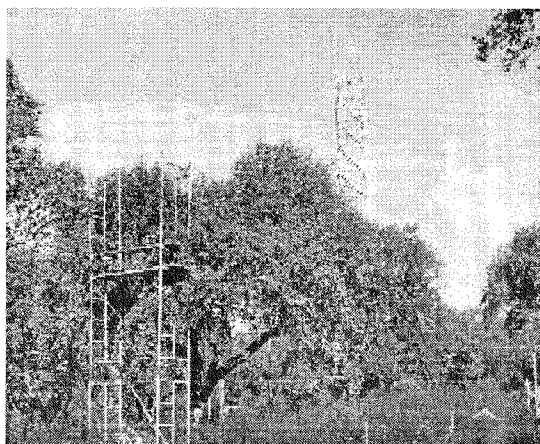


Figura 2.6. Aspecto da parcela de azinheiras, *Quercus rotundifolia*.

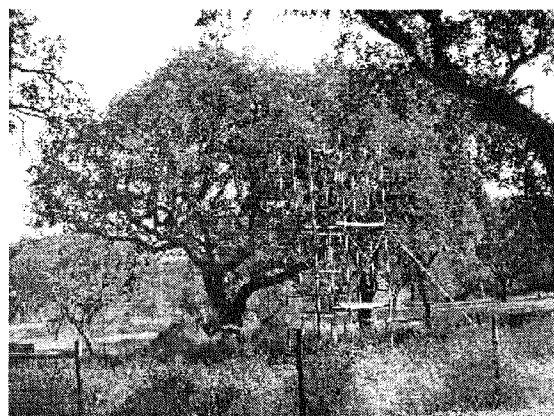


Figura 2.7. Aspecto da parcela de sobreiros, *Quercus suber*.

3. VARIAÇÃO SAZONAL NAS RELAÇÕES HÍDRICAS E NA ACTIVIDADE FOTOSSINTÉTICA EM FOLHAS DE SOBREIRO E AZINHEIRA

3.1. INTRODUÇÃO

O défice hídrico estival, característico dos ecossistemas mediterrânicos determina restrições na produtividade vegetal (Di Castri, 1973; Larcher, 2000, Rambal, 2001). Os estomas fecham durante grande parte do dia, reduzindo as perdas de água por transpiração, mas limitando a assimilação de carbono, i.e., a fotossíntese. Os défices hídricos estivais no clima mediterrânico estão geralmente associados a altas temperaturas do ar e radiação elevada, as quais induzem a ocorrência dos processos de foto-inibição, contribuindo deste modo para o decréscimo da actividade fotossintética durante o período estival (Faria *et al.*, 1996; García-Plazaola *et al.*, 1997; Werner *et al.*, 2001). Face à vigência destas condições ambientais limitantes, a sobrevivência das plantas depende marcadamente da respectiva capacidade de assimilar carbono e de, simultaneamente, reduzir as perdas de água por transpiração.

Assim, dum ponto de vista ecológico, as espécies vegetais melhor adaptadas ao défice hídrico tendem a apresentar um conjunto de características fisiológicas e morfológicas, quer ao nível da folha, quer ao nível da árvore, que em sinergia possibilitam uma maximização dos recursos hídricos durante o Verão. Por um lado, sabe-se que as perdas de água por transpiração dependem, para além das condicionantes ambientais aerodinâmicas e energéticas, da capacidade de regulação estomática, da estrutura do coberto vegetal e do índice de área foliar. Por outro lado, a capacidade da planta para absorver água, durante o período de défice hídrico, depende da existência de raízes mais profundas (Sala e Tenhunen, 1996; Jackson *et al.*, 2000), as quais possam eventualmente ter acesso aos lençóis freáticos (Jiménez *et al.*, 1996; David *et al.*, 2004).

O estudo da capacidade de adaptação das relações hídricas e da capacidade fotossintética nas plantas mediterrânicas de folha persistente face às variações climáticas sazonais torna-se importante atendendo às previsões futuras de alteração climática (Mouillot *et al.*, 2002, Pereira *et al.*, 2004). Esta antevisão sugere que, para os

ecossistemas mediterrânicos, haja uma intensificação do défice hídrico, quer pela diminuição da precipitação, quer pelo aumento temporal do período sem precipitação (Miranda, 2002).

Entretanto, vários trabalhos sobre as relações hídricas e fotossíntese têm sido realizados em *Q. ilex* (ex. Tenhunen *et al.*, 1987a, b; Salleo e Lo Gullo, 1990; Terradas e Savé, 1992; Goulden, 1996; Sala e Tenhunen, 1996; Rambal *et al.*, 1996; Peñuelas *et al.*, 1998, 2000), a qual ocupa manchas florestais de coberto contínuo, nas quais o balanço hídrico difere daquele registado nas florestas de vegetação esparsa (Domingo *et al.*, 2003). Só recentemente os estudos de Mediavilla e Escudero (2003a, b, 2004), ao nível da folha, e os de Infante *et al.* (2001, 2003) e David *et al.* (2004), ao nível da copa, realizados em árvores isoladas de *Q. rotundifolia* em montados (*dehesas*) têm contribuído para esclarecer melhor tanto o comportamento estomático como o desempenho hidráulico da azinheira, relativamente ao défice hídrico da atmosfera e/ou do solo. Há também alguns trabalhos sobre as relações hídricas em árvores de *Q. suber* em condições naturais (ex. Oliveira, 1995; Faria *et al.*, 1996), embora escassos para permitir uma comparação evidente entre o sobreiro e a azinheira.

A medição das trocas gasosas e do potencial hídrico e a relação destes parâmetros com factores ambientais continua a ser uma ferramenta valiosa para a caracterização do padrão de resposta das espécies face ao défice hídrico, particularmente entre espécies com diferentes adaptações às condições hídricas (Sala e Tenhunen, 1996; Llorens *et al.*, 2003). Neste presente trabalho efectuaram-se medições do potencial hídrico e das trocas gasosas ao nível da folha e da transpiração ao nível da copa em *Q. rotundifolia* e em *Q. suber* com o intuito de comparar a eficiência de uso dos recursos hídricos, nestas duas espécies quercíneas. Pretendeu-se testar a hipótese de que a espécie *Q. rotundifolia* se encontra melhor adaptada, relativamente à espécie *Q. suber*, às condições de stresse hídrico estival.

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1. Potencial hídrico

O potencial hídrico de madrugada (ψ_{base}) é considerado um indicador simples e pouco dispendioso do estado hídrico da planta e, porventura, a única metodologia a ser

utilizada em solos delgados e/ou em espécies lenhosas com raízes profundas (David, 2000), como poderá ser o caso do sobreiro e da azinheira neste local de estudo.

Neste trabalho assume-se que as medições de potencial hídrico de madrugada (Ψ_{base}), quando os estomas se encontram fechados e o potencial evaporativo da atmosfera é mínimo, correspondem geralmente a situações de equilíbrio entre a planta e o solo, na interface solo/raízes (Aussenac e Granier, 1978; Crombie., 1988; Richter, 1997). Com a ressalva que esta premissa poderá não se verificar, como indicam os estudos em plantas lenhosas da savana tropical (Bucci *et al.*, 2004) os quais fazem sobressair que, nestas plantas, a transpiração nocturna e a utilização de água armazenada, contribuem para o desequilíbrio entre o potencial hídrico das folhas e do solo

Entre 1999 e 2001, o potencial hídrico foliar foi medido (bi)mensalmente de madrugada (Ψ_{base}) e por volta do meio-dia solar (Ψ_{min}), em três ou quatro folhas por árvore (havendo quatro árvores de *Q. rotundifolia* e quatro árvores de *Q. suber*). Na sessão do meio-dia, as folhas foram seleccionadas da vertente sul da copa e expostas ao sol. Para a medição do potencial hídrico utilizou-se uma câmara de pressão (Manofrígido, Lisboa, Portugal), seguindo as metodologias descritas por Scholander *et al.* (1965) e Beadle *et al.* (1985). Entretanto em 2001, realizaram-se cursos diurnos de potencial hídrico com medições em três ou quatro folhas por árvore (havendo três árvores por cada espécie) em intervalos de duas horas, durante os dias 5 de Junho (que corresponde a um período antes do défice hídrico), 22 de Agosto (período de défice hídrico) e 7 de Outubro (período após o défice hídrico).

Calculou-se, para as medições de Verão, amplitude diária dos potenciais hídricos ($\Delta\Psi_d$) como a diferença entre o valor de $\Psi_{\text{mínimo}}$ e de Ψ_{base} e, para cada ano, a amplitude sazonal de potenciais hídricos ($\Delta\Psi_s$) como a diferença entre o Ψ_{base} medido na Primavera e o Ψ_{base} medido no Verão.

3.2.2. Trocas gasosas

Valores máximos de condutância estomática e taxa fotossintética

Foram amostradas três ou quatro folhas por árvore (somando quatro árvores de *Q. rotundifolia* e quatro árvores de *Q. suber*), posicionadas na vertente sul da copa. Nestas folhas realizaram-se as medições da taxa fotossintética (A) e da condutância estomática (gs), usando um IRGA portátil, modelo LI-6400 (LI-COR, Nebraska, USA). Este aparelho é constituído por uma consola e uma cabeça, onde estão localizados os analisadores de gases, H₂O e CO₂, por infravermelho. As equações para os cálculos da taxa fotossintética líquida e da condutância estomática encontram-se instaladas no *software* do equipamento e são derivadas a partir das equações propostas por von Caemmerer e Farquhar (1981). Este aparelho funciona em sistema aberto e diferencial, ou seja, que a quantificação da fotossíntese é feita com base na diferença de concentração de CO₂ num fluxo de ar de referência e num fluxo de ar que atravessou a câmara segundo a equação 3.1.

$$A = (\mu_e c_e - \mu_o c_o) / L \quad \text{Eq. 3.1}$$

Em que A é a taxa de assimilação ou taxa fotossintética (mol de CO₂ m⁻² s⁻¹); μ_e e μ_o o fluxo de ar que entra e sai da câmara (mol de ar s⁻¹); c_e e c_o a concentração de CO₂ no fluxo de ar que entra e sai da câmara (mol de CO₂ mol⁻¹ de ar) e L a área foliar (m²). Porém, no modelo de IRGA utilizado, o cálculo de A é dado pela equação 3.2.

$$A = \frac{F(C_e - C_o)_i}{100L} - C_o E \quad \text{Eq. 3.2}$$

Em que A é a taxa de assimilação ou taxa fotossintética (μmol de CO₂ m⁻² s⁻¹); F o fluxo de ar que entra na câmara (μmol de ar s⁻¹); $C_e = c_e \times 10^6$; $C_o = c_o \times 10^6$ concentração de CO₂ no fluxo de ar que entra e sai da câmara (μmol de CO₂ mol⁻¹ de ar), L a área foliar (m²) e E a transpiração (que corrige a diluição dos gases dentro da câmara devido à transpiração foliar) (mol de H₂O m⁻² s⁻¹).

A condutância estomática da água (gs) é determinada a partir da condutância total (gt) retirando o efeito da condutância da camada limite (gl) a partir da equação 3.3.

$$g_s = \frac{1}{\frac{1}{g_t} - \frac{k_f}{g_l}} \quad \text{E.q. 3.3}$$

Em que g_s é a condutância estomática (para a água); g_t a condutância total (para a água); g_l a condutância da camada limite; k_f um factor de correcção para folhas que depende da localização dos estomas na folha (folhas anfiestomáticas, epiestomáticas ou hipoestomáticas).

Sendo a condutância total (para a água) determinada a partir da equação 3.4.

$$g_t = \frac{E(1000 - \frac{W_l + W_w}{2})}{W_l - W_w} \quad \text{E.q. 3.4}$$

Em que g_t é a condutância total para a água ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); E a transpiração ($\text{mol de H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); W_l a concentração molar de vapor de água na folha ($\text{mmol H}_2\text{O mol ar}^{-1}$), W_w a concentração molar de vapor de água na câmara ($\text{mmol H}_2\text{O mol ar}^{-1}$).

As medições foram efectuadas no decorrer de três períodos anuais, Primavera (Maio-Junho), Verão (Agosto-Setembro) e Outono (Outubro-Novembro), durante 1999 e 2001. Apenas se destacam as medições efectuadas durante a manhã (8.00-10.30h), no intuito de indicar os valores máximos, em condições ambientais, para os referidos parâmetros (vide também secção 4.2.2.).

Cursos diurnos de taxa fotossintética e condutância estomática

Em 2001 foram ainda realizados três cursos diurnos com três ou quatro folhas do corrente ano (localizadas na vertente sul da copa) e totalmente expandidas, provenientes de três árvores de cada espécie, e durante as mesmas estações do ano (Primavera, dia 5 de Junho; Verão, dia 22 de Agosto e Outono, dia 7 de Outubro). As medições da taxa fotossintética e da condutância estomática foram feitas em condições ambientais e decorreram espaçadas em intervalos de cerca de duas horas ao longo desses dias, usando o mesmo equipamento IRGA portátil.



Transpiração ao nível das copas

Os dados de transpiração da copa em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*, apresentados neste trabalho, foram gentilmente cedidos por David T.S.¹. a qual estimou a transpiração ao nível das copas de árvores individuais pelo método de medição de fluxo de seiva seguindo Granier (1985, 1987a e 1987b), tal como é descrito por David (2000). Este método pressupõe a equivalência entre o fluxo de seiva no tronco e a transpiração na folha. Porém, poderá ocorrer um desfasamento temporal que depende do armazenamento hídrico interno do tronco entre o nível de medição e a copa (David, 2000). De uma forma simplificada este método de medição de fluxo de seiva consiste num sensor térmico constituído por duas sondas inseridas radialmente no borne e distanciadas num plano vertical. As duas sondas consistem basicamente numa agulha hipodérmica de aço inoxidável na qual está enrolado um fio de resistência térmica de *constantan* e que a meio do seu comprimento possui um termopar de cobre-*constantan*, o qual mede a temperatura da sonda. A sonda superior é sujeita a aquecimento constante por efeito de Joule, enquanto que a sonda localizada abaixo não está ligada à corrente. A diferença de temperatura entre as duas sondas é convertida em densidade de fluxo por uma fórmula não linear (Granier, 1985) sendo que a diferença de temperatura é máxima quando o fluxo de seiva é nulo. Posteriormente o cálculo do fluxo de seiva bruta é feito com base na área condutora do borne efectivamente envolvida no transporte de calor por convecção (Granier, 1987a).

As medições de transpiração apresentadas neste trabalho referem-se às médias de quatro árvores de *Q. rotundifolia* e de três árvores de *Q. suber*, em três períodos distintos no ano de 2001: período de Primavera (entre 21 de Maio e 21 de Junho, antes do défice hídrico de Verão), de Verão (entre 14 de Agosto e 13 de Setembro, durante o défice hídrico) e Outono (23 de Setembro a 24 de Outubro, após o défice hídrico). Apresentam-se também para as mesmas árvores cursos diurnos de transpiração da copa (médias horárias) para os dias 5 de Junho, 22 de Agosto e 7 de Outubro de 2001.

¹ David, T.S., Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras.

3.2.3. Tratamento estatístico dos dados

A estatística descritiva, médias e respectivos erros-padrão foi realizada em *MS Excell*. A apresentação dos gráficos foi realizada em *MS Excell* e em *SigmaPlot* (*Systat software*, Inc, USA, versão, 8.0).

Os efeitos da espécie, da data de medição e respectiva interacção nos parâmetros determinados neste trabalho, foram testados numa análise de variância a dois factores (ANOVA, dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni para separação das médias em grupos de significância. As diferenças foram consideradas significativas sempre que $P < 0.05$. A análise de variância a dois factores foi realizada no programa *Statistica* (*StatSoft*, Inc, Tulsa, USA, versão 7.0). Previamente à análise de variância foram testadas as premissas ao método (Zar, 1999). A normalidade dos dados foi testada com o teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade das variâncias com o teste de Levene. Quando qualquer destes requisitos não foi verificado, os dados foram devidamente transformados (preferencialmente aplicando uma função logarítmica).

Ajustaram-se modelos de regressão não linear, entre a condutância estomática (g_s) e o défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV_f), ($g_s = ae^{-bDPV_f}$), e de regressão linear, entre a taxa fotossintética máxima (A_{max}) e a condutância estomática máxima (g_{smax}) ($A_{max} = a + b g_{smax}$). Os ajustamentos dos modelos foram efectuados com o programa *SigmaPlot* (*Systat software*, Inc, USA, versão, 8.0). Os modelos foram considerados válidos quando $P < 0.05$. A diferença entre os declives do modelo linear foi testada segundo método proposto por Zar (1999).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Variação sazonal do potencial hídrico e trocas gasosas

A Figura 3.1. representa a variação sazonal do potencial hídrico foliar de base (Ψ_{base}), da condutância estomática máxima (g_{smax}) e da fotossíntese máxima (A_{max}) no sobreiro e na azinheira, durante o período de Janeiro de 1999 a Dezembro de 2001. Os resultados da ANOVA a dois factores mostram que a data de medição e a espécie

determinam uma diferença significativa ($P < 0.01$, $P < 0.05$, Tabela 3.I) em Ψ_{base} . A dinâmica anual de Ψ_{base} (Fig. 3.1.A) segue, em ambas as espécies, um padrão com valores máximos na Primavera e Outono, após as chuvas e mais baixos no Verão ($P < 0.01$), quando as chuvas são nulas ou escassas (vide atrás a Fig. 2.4A).

Tabela 3.I. Resultados do teste ANOVA (a dois factores: espécie e data) para os parâmetros: potencial hídrico de base (Ψ_{base}), condutância estomática máxima ($g_{s_{\text{max}}}$), taxa de assimilação máxima de CO_2 (A_{max}) e transpiração expressa por área de projecção da copa. A negrito assinalam-se as diferenças significativas ($P < 0.05$ e $P < 0.01$).

ANOVA (a dois factores)	Ψ_{base}	$g_{s_{\text{max}}}$	A_{max}	E
Espécie	F = 4.00 P < 0.05	F = 124.00 P < 0.01	F = 0.83 P > 0.05	F = 25.99 P < 0.01
Data	F = 748.30 P < 0.01	F = 245.90 P < 0.01	F = 255.20 P < 0.01	F = 25.62 P < 0.01
Espécie x Data	F = 15.77 P < 0.01	F = 83.10 P < 0.01	F = 2.20 P > 0.05	F = 25.99 P < 0.01

Verifica-se que o Ψ_{base} na azinheira variou entre -0.40 e -1.52 ± 0.05 MPa e no sobreiro variou entre -0.30 e -2.38 ± 0.06 MPa. O Ψ_{base} e a amplitude diária dos potenciais hídricos ($\Delta\Psi_d = \Psi_{\text{mínimo}} - \Psi_{\text{base}}$), nos períodos de Verão (1999 a 2001), foram mais elevados na azinheira relativamente ao sobreiro ($P < 0.01$) (Fig. 3.2. e Tabela 3.II). A amplitude sazonal de potenciais hídricos ($\Delta\Psi_s = \Psi_{\text{base Primavera}} - \Psi_{\text{base Verão}}$) foi também mais elevada na azinheira (Tabela 3.III). O potencial hídrico mínimo (medido em folhas expostas ao sol e a meio dia solar) não decresceu abaixo de -2.6 MPa na azinheira e de -3.0 MPa no sobreiro.

Ambas as espécies recuperaram rapidamente o potencial hídrico de base após as primeiras chuvadas de Outono. O potencial hídrico de base na azinheira recuperou de -1.4 para -0.4 MPa enquanto no sobreiro recuperou de -1.7 para -0.3 MPa, durante o período de 27 de Setembro a 18 de Outubro de 2000, no qual a precipitação acumulada foi de 27 mm (Fig. 3.1A).

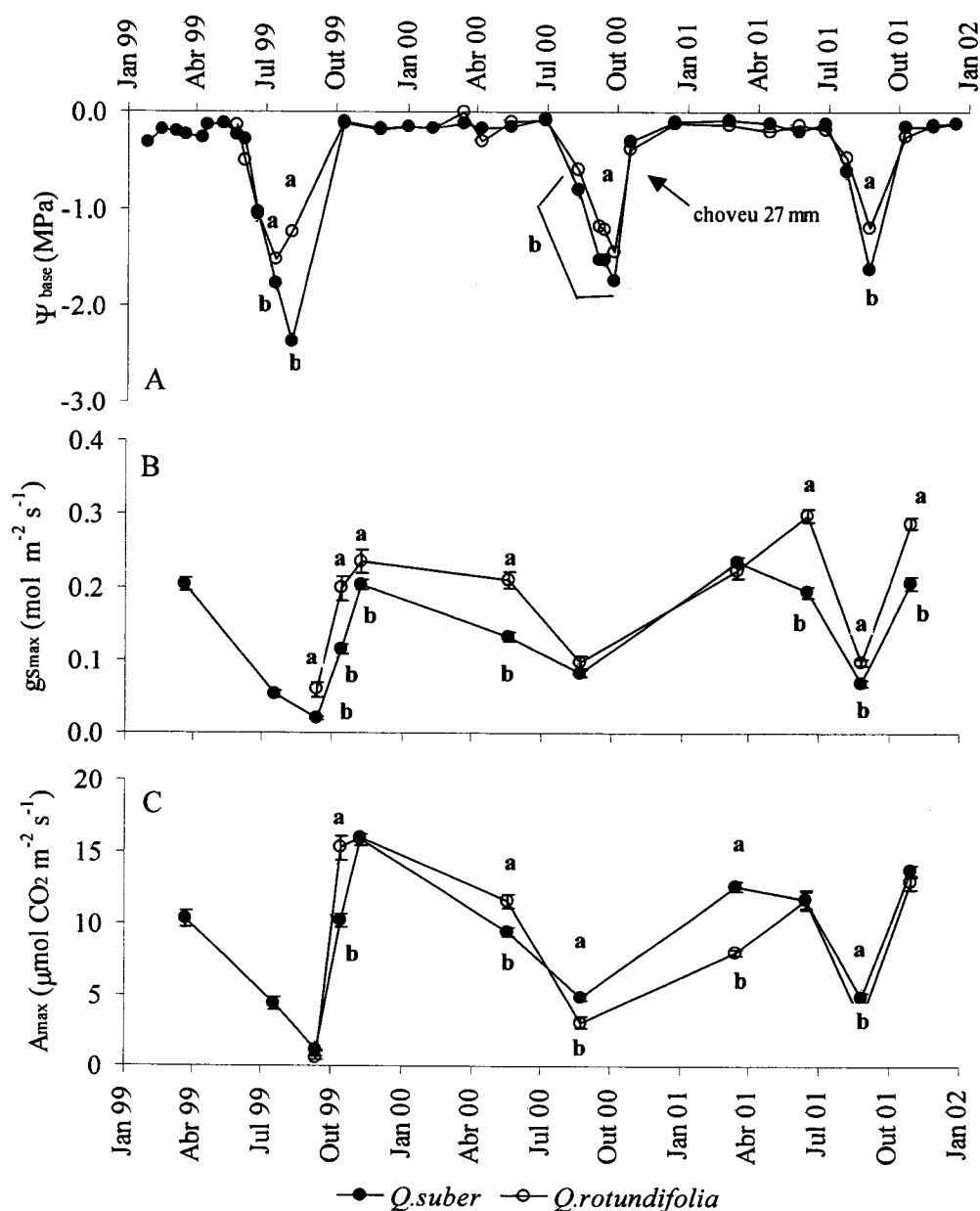


Figura 3.1. Potencial hídrico de base (Ψ_{base}) (A); condutância estomática máxima (gS_{max}) (B) e taxa de assimilação máxima de CO_2 (A_{max}) (C) para ambos *Q. rotundifolia* e *Q. suber* entre 1999 e 2001. Cada ponto corresponde à média ($n = 12$ a 16) e as barras aos respectivos erros-padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas para cada data de medição ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores: espécie e data) seguida de testes múltiplos de Bonferroni.

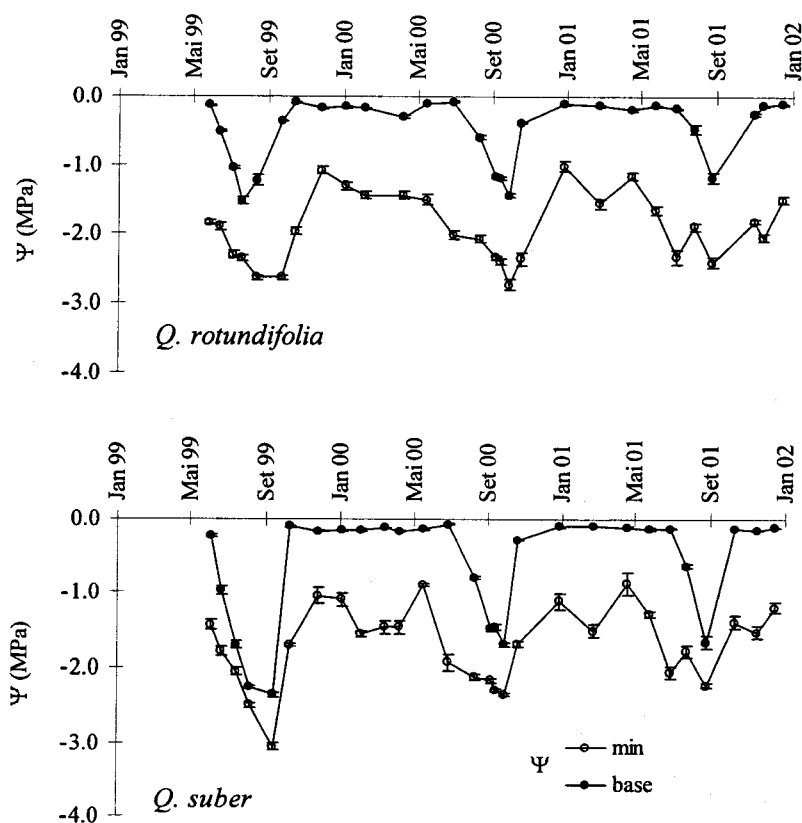


Figura 3.2. Variação sazonal do potencial hídrico de base (Ψ_{base}) e potencial hídrico mínimo (Ψ_{min}) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Cada ponto corresponde ao valor médio ($n = 12$ a 16) e as barras aos respectivos erros-padrão.

Tabela 3.II. Amplitude diária de potencial hídrico ($\Delta\Psi_d$, em que $\Delta\Psi_d = \Psi_{\text{mínimo}} - \Psi_{\text{base}}$) no Verão (1999, 2000 e 2001), em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Cada valor corresponde à média ($n = 12$ a 16) $\pm$ respectivos erros padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni. A negrito encontram-se os resultados em que existem diferenças significativas ($P < 0.05$).

Ano	$\Delta\Psi_d$ (MPa)	$\Delta\Psi_d$ (MPa)	ANOVA (a dois factores)	
	<i>Q. rotundifolia</i>	<i>Q. suber</i>		
1999	0.83±0.05 a	0.34±0.04 b	Espécie	F = 45.69 P<0.01
2000	1.29±0.06 c	0.65±0.04 d	Ano	F = 38.99 P<0.01
2001	1.23±0.05 c	0.63±0.05 d	Espécie x Ano	F = 1.39 P>0.05

Tabela 3.III. Amplitude sazonal de potencial hídrico de base ($\Delta\Psi_s$) em que ($\Delta\Psi_s = \Psi_{\text{base Primavera}} - \Psi_{\text{base Verão}}$) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*, em 1999, 2000 e 2001. Cada valor corresponde ao valor médio ($n = 12$ a 16) $\pm$ respectivos erros-padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni. A negrito encontram-se os resultados em que existem diferenças significativas ($P < 0.05$).

Ano	$\Delta\Psi_s$ (MPa) <i>Q. rotundifolia</i>	$\Delta\Psi_s$ (MPa) <i>Q. suber</i>	ANOVA (a dois factores)	
1999	1.39 $\pm$ 0.06 a	1.65 $\pm$ 0.05 b	Espécie	F = 40.51 P < 0.01
2000	1.34 $\pm$ 0.03 a	1.58 $\pm$ 0.03 b	Ano	F = 13.88 P < 0.01
2001	1.05 $\pm$ 0.07 c	1.41 $\pm$ 0.08 b	Espécie x Ano	F = 0.64 P > 0.05

Os valores de $g_{s\text{max}}$ (Fig. 3.1.B) seguem, para cada espécie, a modificação sazonal do potencial hídrico foliar de base. Os resultados da ANOVA a dois factores mostram que a data de medição e a espécie determinam uma diferença significativa ($P < 0.01$, Tabela 3.I) em $g_{s\text{max}}$. O valor de $g_{s\text{max}}$ na azinheira variou de $0.058 \pm 0.006 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para cerca de cinco vezes mais ($0.298 \pm 0.020 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), enquanto que no sobreiro variou entre $0.019 \pm 0.002 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para cerca de dez vezes mais ($0.237 \pm 0.093 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Os máximos de $g_{s\text{max}}$ registaram-se nos períodos de Primavera (Junho) e de Outono (Novembro), após períodos de precipitação (vide atrás a Fig. 2.4.B), quando o potencial hídrico de base foi elevado (entre -0.1 e -0.4 MPa), para ambas as espécies. Os mínimos de $g_{s\text{max}}$ ocorreram durante os períodos de Verão, quando a precipitação foi nula ou escassa e o Ψ_{base} registou valores na azinheira entre -1.1 e -1.5 MPa e no sobreiro entre -1.6 e -2.4 MPa. A azinheira apresentou valores de $g_{s\text{max}}$ mais elevados do que o sobreiro ($P < 0.05$), apesar de as diferenças, entre as duas espécies, não terem sido significativas no Verão de 2000. Os decréscimos de Ψ_{base} e de $g_{s\text{max}}$ foram particularmente acentuados durante o Verão de 1999, o qual correspondeu a um Verão mais seco relativamente aos dois anos posteriores (vide atrás a Fig. 2.4.A).

Em ambas as espécies a A_{max} segue um padrão semelhante ao da condutância estomática máxima. Os resultados da ANOVA a dois factores mostram que a data de

medição determina uma diferença significativa ($P < 0.01$, Tabela 3.I) em $A_{\max}$, enquanto que a espécie não ($P > 0.05$).

Os máximos de $A_{\max}$ (Fig. 3.1.C) registaram-se, em ambas as espécies, na Primavera e Outono quando a condutância estomática foi também elevada e as temperaturas do ar não excediam 30°C (Fig. 2.4.A). Por outro lado, os mínimos de $A_{\max}$ ocorreram durante os períodos de Verão, quando a condutância estomática foi baixa e a temperatura do ar excedeu os 35°C . O valor de $A_{\max}$, no sobreiro, variou entre $15.92 \pm 0.45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $1.12 \pm 0.35 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (que corresponde a um decréscimo de 93%), enquanto que na azinheira variou entre $15.24 \pm 0.85 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $0.59 \pm 0.14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (que corresponde a um decréscimo de 96%). $A_{\max}$ foi mais elevada no sobreiro do que a azinheira, nos períodos de Verão (2000 e 2001) ($P < 0.05$). Nos períodos de Primavera e Outono os dados não revelam uma diferença sistemática entre as duas espécies de quercíneas.

A Figura 3.3. ilustra a variação da transpiração, expressa por área de projecção da copa (E), na azinheira e no sobreiro num período de Primavera (após chuvas), num período de Verão (após período sem chuva) e num período de Outono (após chuvas) durante o ano 2001. Os resultados da ANOVA a dois factores mostram que a data de medição e a espécie determinam uma diferença significativa em E ($P < 0.01$, Tabela 3.I). A Tabela 3.IV. mostra os valores de potencial hídrico de base (Ψ_{base}), da condutância estomática máxima ($g_{s\max}$) e da transpiração, expressa por área de projecção da copa (E), medidos nas datas indicadas pelas setas na Figura 3.3. Em ambas as espécies, os parâmetros E e $g_{s\max}$ foram mais elevados durante a Primavera e Outono e mais baixos durante o Verão. O padrão de variação sazonal da transpiração, expressa por área de projecção da copa segue, para cada espécie, o padrão de evolução de $g_{s\max}$ ao nível da folha. Na Primavera (dia 5 de Junho) $g_{s\max}$ da azinheira foi $0.298 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e a transpiração diária foi $2.922 \text{ mm dia}^{-1}$, enquanto que no Verão (dia 22 de Agosto) $g_{s\max}$ decresceu cerca de 75% (i.e. $0.076 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a transpiração 53%, para $1.468 \text{ mm dia}^{-1}$. Também na Primavera (dia 5 de Junho) $g_{s\max}$ do sobreiro foi $0.195 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e a transpiração foi de $4.058 \text{ mm dia}^{-1}$, enquanto que no Verão, (dia 22 de Agosto) $g_{s\max}$ decresceu 66%, para $0.058 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, e a transpiração 70% para $1.176 \text{ mm dia}^{-1}$. No Outono (dia 7 de Outubro), $g_{s\max}$ da azinheira foi $0.287 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $g_{s\max}$ do sobreiro foi $0.214 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e a transpiração foi respectivamente $2.194 \text{ mm dia}^{-1}$ e $1.919 \text{ mm dia}^{-1}$.

Os menores valores de transpiração, expressa por área de projecção da copa, durante o Outono, em que as condutâncias estomáticas máximas são elevadas em ambas as espécies, podem ser atribuídos a menores valores de déficit de pressão de vapor do ar (DPV) e da radiação (a duração dos dias é menor e a intensidade da radiação é também menor), durante esta altura do ano, relativamente à Primavera e ao Verão. Nos dias de medição de Primavera, Verão e Outono o DPV médio foi respectivamente de 1.40, 1.61 e 0.67 kPa (Tabela 3.IV).

O sobreiro apresentou valores superiores de transpiração, expressa por área de projecção da copa, por comparação com a azinheira durante o período de Primavera mas não houve diferenças significativas entre as espécies durante o Verão e Outono. Não obstante verifica-se uma tendência para a transpiração ser superior na azinheira, a partir de 21 de Agosto, em relação ao sobreiro.

Tabela 3.IV. Potencial hídrico de base (Ψ_{base}), condutância estomática máxima ($g_{s\text{max}}$), transpiração, expressa por área de projecção da copa (E) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* e déficit de pressão de vapor médio do ar (DPV), nas datas de medição (datas apontadas pelas setas na Figura 3.3.). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P>0.05$).

Parâmetros		Unidades	Primavera (5 Junho)	Verão (22 Agosto)	Outono (7 Outubro)
Ψ_{base}	<i>Q. rotundifolia</i>	MPa	-0.14±0.008 a	-1.18±0.063 a	-0.14±0.003 a
	<i>Q. suber</i>	MPa	-0.19±0.002 a	-1.61±0.067 b	-0.16±0.001 a
$g_{s\text{max}}$	<i>Q. rotundifolia</i>	mol m ⁻² s ⁻¹	0.298±0.004 a	0.076±0.016 a	0.287±0.007 a
	<i>Q. suber</i>	mol m ⁻² s ⁻¹	0.195±0.012 b	0.058±0.007 b	0.214±0.012 b
E	<i>Q. rotundifolia</i>	mm dia ⁻¹	2.922	1.468	2.194
	<i>Q. suber</i>	mm dia ⁻¹	4.058	1.176	1.919
DPV médio		kPa	1.40	1.61	0.67

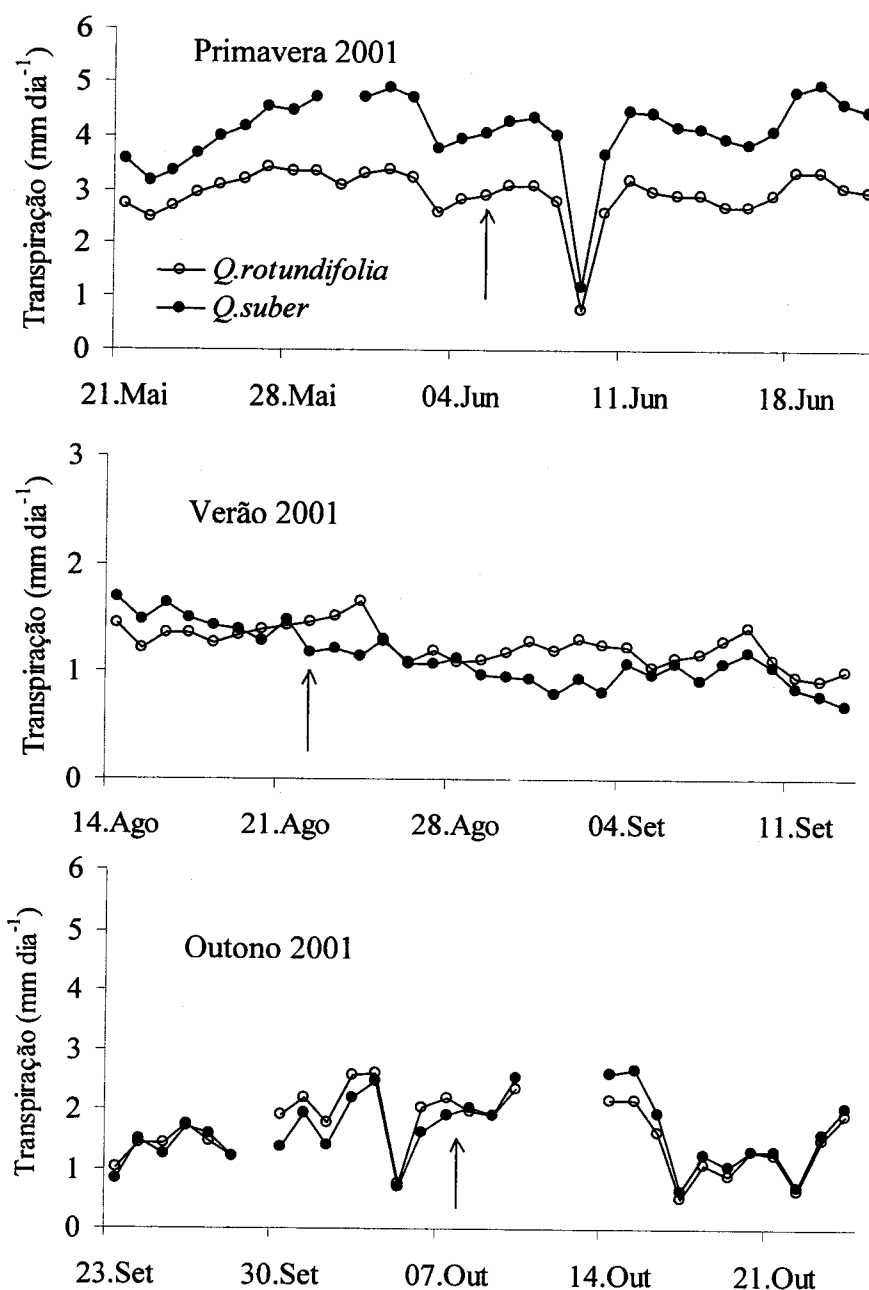


Figura 3.3. Transpiração, expressa por área de projecção da copa, na Primavera (21 Maio a 21 Junho), no Verão (14 de Agosto a 13 de Setembro) e no Outono (23 de Setembro a 24 de Outubro) de 2001 em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Cada ponto representa a média de 4 árvores de *Q. rotundifolia* e 3 árvores de *Q. suber*². As setas indicam as datas das medições de potencial hídrico de base (Ψ_{base}) e de condutância estomática máxima ($g_{s\text{max}}$) (vide Tabela 3.IV). Os gráficos apresentam amplitudes de escalas do eixo das ordenadas diferentes afim de melhor se visualizar as diferenças entre as espécies.

² dados cedidos por David, T.S., Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras

3.3.2. Variação diurna do potencial hídrico e trocas gasosas

A Figura 3.4. ilustra a cinética diária do potencial hídrico foliar (Ψ), a Figura 3.5 representa as cinéticas diárias da fotossíntese (A), da condutância estomática (gs) da temperatura da folha (Tfl) e da densidade de fluxo fotónico fotossintético (400-700 nm) (PPFD) e a Figura 3.6 a cinética diária da transpiração por área de projecção da copa. Os resultados da ANOVA a dois factores mostram que a data de medição e a espécie determinam uma diferença significativa ($P < 0.01$, Tabela 3.V) nos parâmetros medidos, com excepção no parâmetro Ψ ($P > 0.05$).

Tabela 3.V. Resultados do teste estatístico ANOVA (a dois factores) para os parâmetros: potencial hídrico (Ψ) condutância estomática (gs), taxa de assimilação (A) e transpiração por área de projecção da copa (E).

	Ψ	gs	A	E
Espécie	F = 0.51 P > 0.05	F = 176.09 P < 0.01	F = 20.32 P < 0.01	F = 182.29 P < 0.01
Data	F = 0.54 P > 0.05	F = 229.30 P < 0.01	F = 374.94 P < 0.01	F = 60.50 P < 0.01
Espécie x Data	F = 0.54 P > 0.05	F = 54.74 P < 0.01	F = 30.91 P < 0.01	F = 11.25 P < 0.01

Na Primavera e Outono, o padrão de variação diária do potencial hídrico evidencia, em ambas as espécies, valores máximos de madrugada (Ψ_{base}), com um rápido decréscimo durante a manhã, devido ao aumento da condutância estomática e da transpiração, até atingir um mínimo próximo do meio-dia ($\Psi_{\text{min.}}$). Durante a tarde, quando os estomas estão mais fechados e a transpiração diminui, o potencial hídrico recupera parcialmente. A variação da transpiração por área de projecção da copa, segue a da radiação solar (R_s) e do défice de pressão de vapor do ar (DPV) com um aumento rápido no início da manhã, quando R_s e DPV aumentam e um decréscimo mais acentuado no final da tarde quando estes parâmetros diminuem (Fig. 3.6.). No Verão, verificou-se um elevado controlo dos estomas desde as primeiras horas da manhã e ao longo do dia, promovendo restrições na transpiração e mantendo mais constante o potencial hídrico foliar.

O padrão diário da fotossíntese (A) está de acordo com a variação da condutância estomática (gs) e da densidade de fluxo fotónico fotossintético (PPFD).

Durante a manhã, a fotossíntese é máxima quando gs é máximo e quando a PPFD é elevada ($>1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e diminui progressivamente durante o dia com a concomitante diminuição de gs e de PPFD. Durante o Verão, o controlo estomático elevado, associado às temperaturas e radiação também elevadas, promove uma diminuição acentuada da fotossíntese estival, durante grande parte do dia. Apenas surgem valores ligeiramente mais elevados logo após as primeiras horas da manhã. A condutância estomática (gs), antes do meio dia, foram mais elevadas na azinheira comparativamente ao sobreiro ($P < 0.01$) na Primavera e Outono. No Verão, gs não diferiu significativamente entre as espécies, apesar de a azinheira apresentar uma tendência para valores mais elevados.

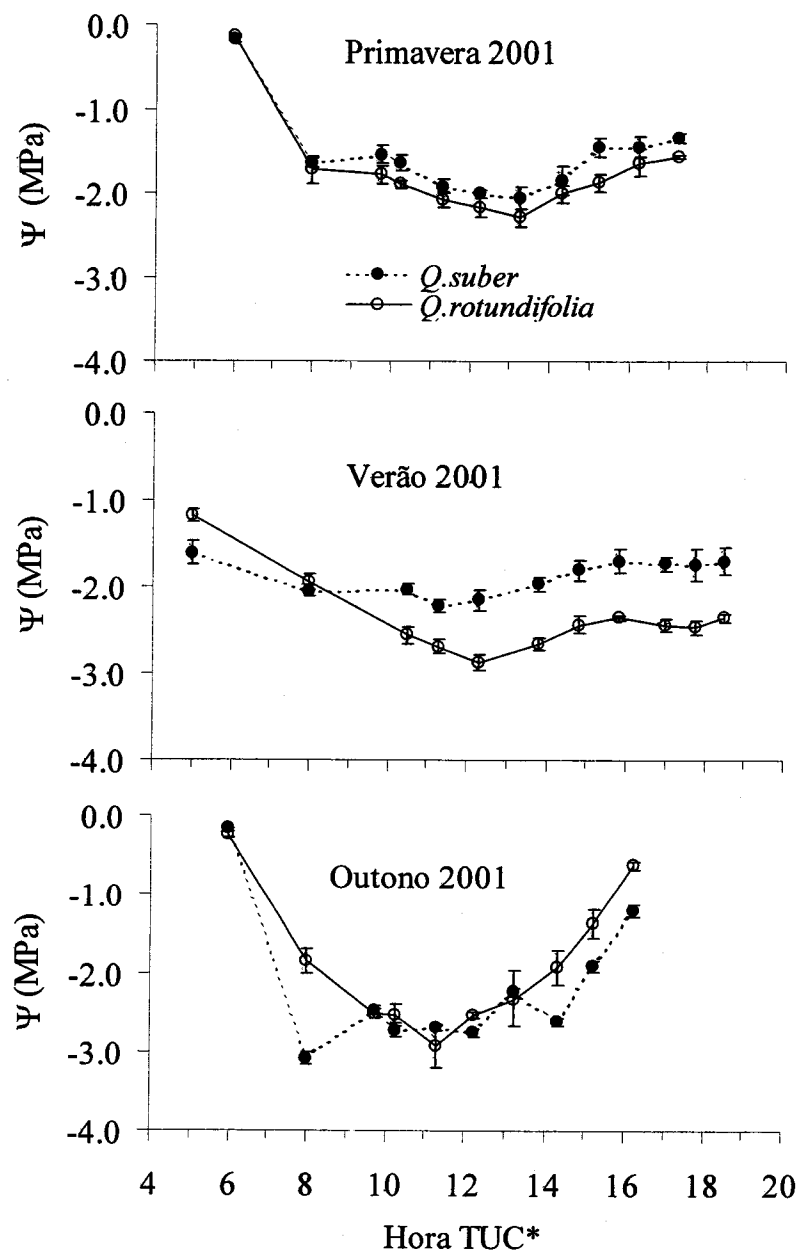


Figura 3.4. Cursos diurnos em 2001 de potencial hídrico foliar (Ψ) na Primavera (dia 5 de Junho), Verão (dia 22 de Agosto) e Outono (dia 7 de Outubro) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Cada ponto corresponde ao valor médio ($n = 9$ a 12) e as barras aos respectivos erros-padrão. Os resultados da ANOVA (a dois factores) encontram-se na Tabela 3.V.

* TUC, Tempo Universal Coordenado, segundo o meridiano de Greenwich.

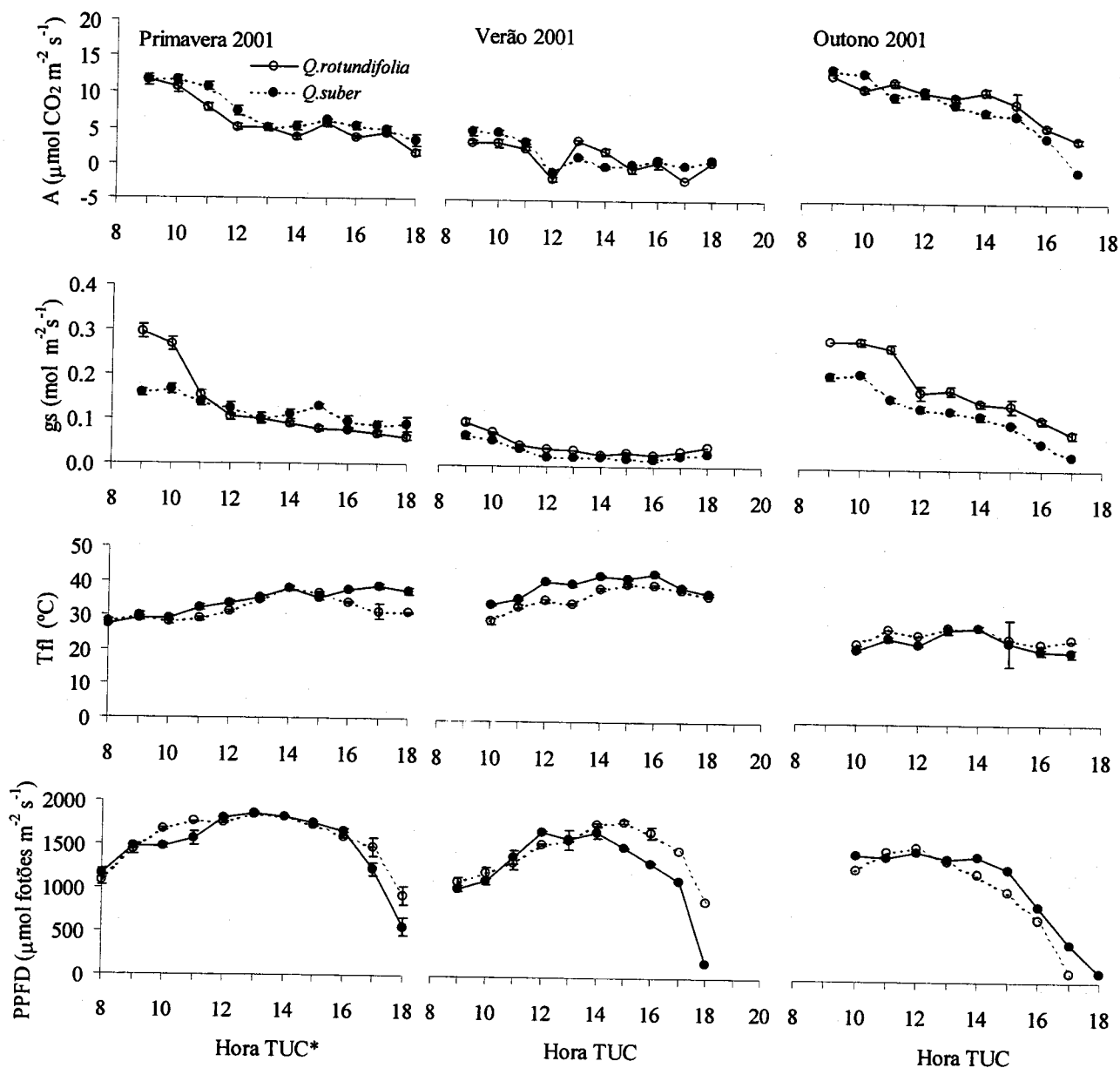


Figura 3.5. Cursos diurnos em 2001 da taxa fotossint\u00e9tica (A), da condut\u00e2ncia estom\u00e1tica (gs), da temperatura da folha (T fl) e da densidade de fluxo fot\u00f3nico fotossint\u00e9tico (PPFD) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* na Primavera (dia 5 de Junho), Ver\u00e3o (dia 22 de Agosto) e Outono (dia 7 de Outubro). Cada ponto corresponde ao valor m\u00e9dio ($n = 9$ a 12) e as barras aos respectivos erros-padr\u00e3o. Os resultados da ANOVA (a dois factores) encontram-se na Tabela 3.V.

* TUC, Tempo Universal Coordenado, segundo o meridiano de Greenwich.

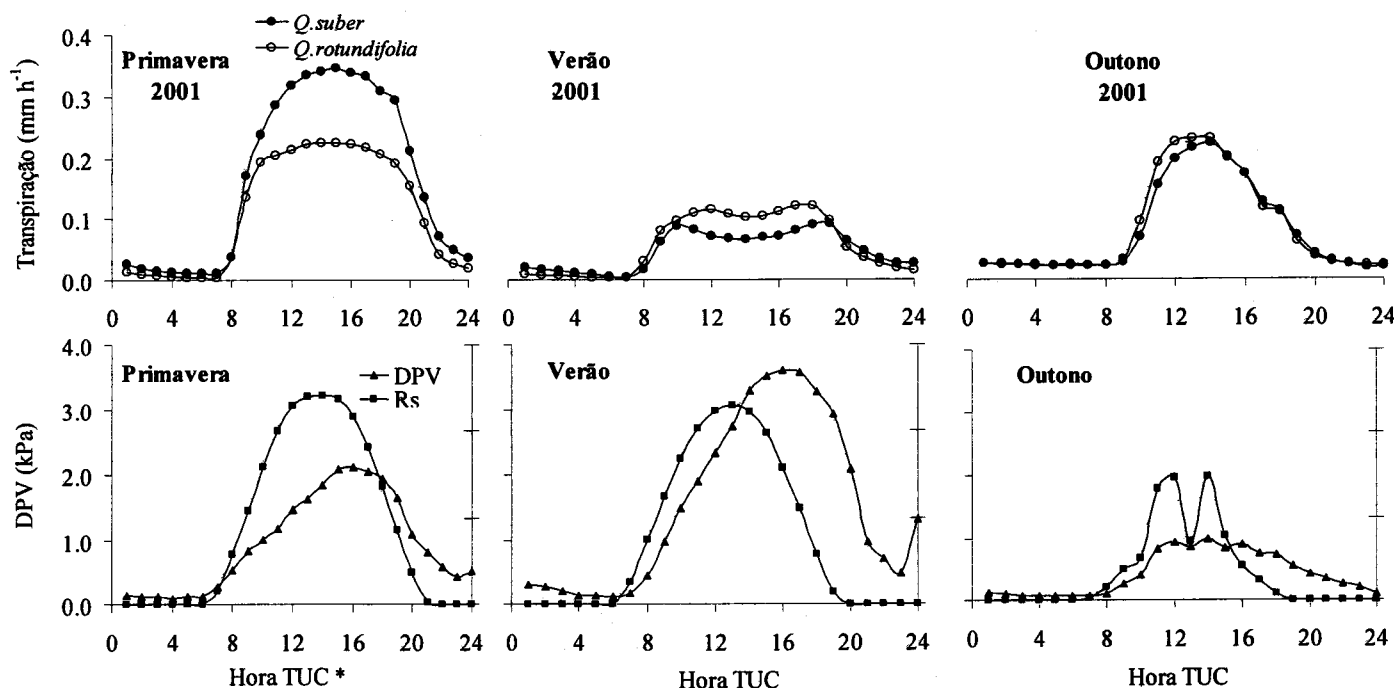


Figura 3.6. Cursos diurnos em 2001 de transpiração por área de projecção da copa (E) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*, défice de pressão de vapor do ar (DPV) e radiação solar (Rs), na Primavera (dia 5 de Junho), Verão (dia 22 de Agosto) e Outono (dia 7 de Outubro). Cada ponto corresponde ao valor médio para 4 azinheiras e para 3 sobreiros.³ Os resultados da ANOVA (a dois factores) encontram-se na Tabela 3.V.

3.3.3. Relação entre a condutância estomática (máxima) com o défice de pressão de vapor entre a folha e o ar, a taxa fotossintética máxima e o potencial hídrico de base

A Figura 3.7. ilustra a relação entre a condutância estomática (g_s) e o défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV_f) no período da manhã (inclui as medições efectuadas até cerca do meio dia solar, afim de evitar a histerese entre g_s e DPV_f), em azinheira e em sobreiro, nos períodos de Primavera - Outono (quando o $\Psi_{base} > -0.2$ Mpa) e nos períodos de Verão (quando o $\Psi_{base} < -1.2$ Mpa) de 1999 a 2001.

³ dados cedidos por David, T. S. (Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras)

O aumento do DPV_f durante a manhã (o DPV_f máximo foi cerca de 5, 7 e 2 kPa respectivamente na Primavera, Verão e Outono) promoveu uma diminuição exponencial de g_s ($R^2 = 0.57$, $P < 0.001$) em *Q. rotundifolia* e ($R^2 = 0.43$, $P < 0.001$) em *Q. suber*, Tabela 3.VI). Este efeito negativo de DPV_f em g_s foi mais acentuado na Primavera e no Outono, quando o potencial hídrico de base da planta foi elevado ($\Psi_{base} > -0.2$ MPa), mas foi menor no Verão quando Ψ_{base} foi mais baixo ($\Psi_{base} < -1.2$ MPa). A relação entre a taxa fotossintética máxima (A_{max}) e a condutância estomática máxima (g_{smax}) é, em ambas as espécies, do tipo linear ($R^2 = 0.92$; $P < 0.001$ em *Q. rotundifolia* e $R^2 = 0.95$, $P < 0.001$ em *Q. suber*, Tabela 3.VII, Fig. 3.8) sendo o declive significativamente mais elevado no sobreiro do que na azinheira, sugerindo uma maior capacidade fotossintética e/ou maior condutância do mesófilo ao CO_2 no sobreiro.

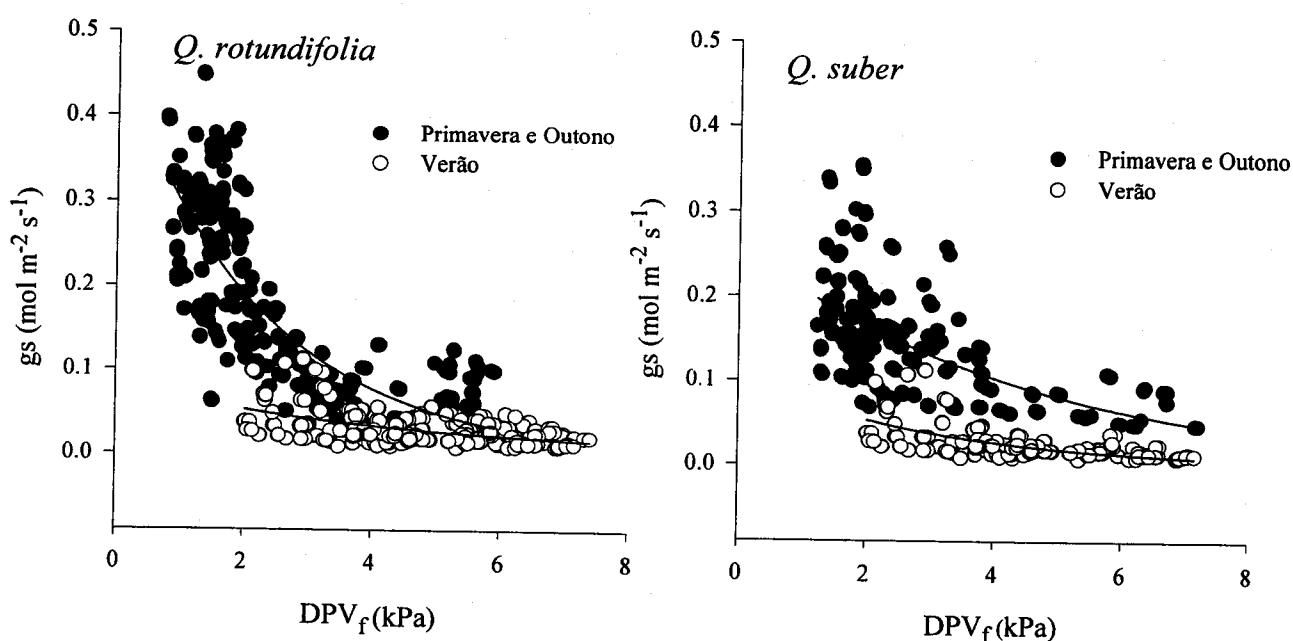


Figura 3.7. Relação entre a condutância estomática (g_s) e o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV_f) em *Q. rotundifolia* e em *Q. suber* no período de Primavera-Outono e no Verão de 1999 a 2001. Cada ponto corresponde ao valor médio ($n = 9$ a 12). As linhas representam regressões exponenciais ajustadas de g_s a DPV_f ($g_s = ae^{-bDPV_f}$).

Tabela 3.VI. Parâmetros do modelo exponencial para a relação entre a condutância estomática (g_s) e o déficit de pressão de vapor entre a folha e ao ar (DPV_f) no período de Primavera-Outono, sendo R^2 o coeficiente de determinação do modelo; F estatística associada com o nível de significância P; a e b, os coeficientes do modelo exponencial.

		R^2	F	P	a ($\pm$ erro padrão)	b ($\pm$ erro padrão)
<i>Q. rotundifolia</i>	Primavera-Outono	0.57	592.47	< 0.001	0.354 (0.014)	-0.345 (0.014)
<i>Q. suber</i>	Primavera-Outono	0.43	239.17	< 0.001	0.234 (0.009)	-0.210 (0.014)

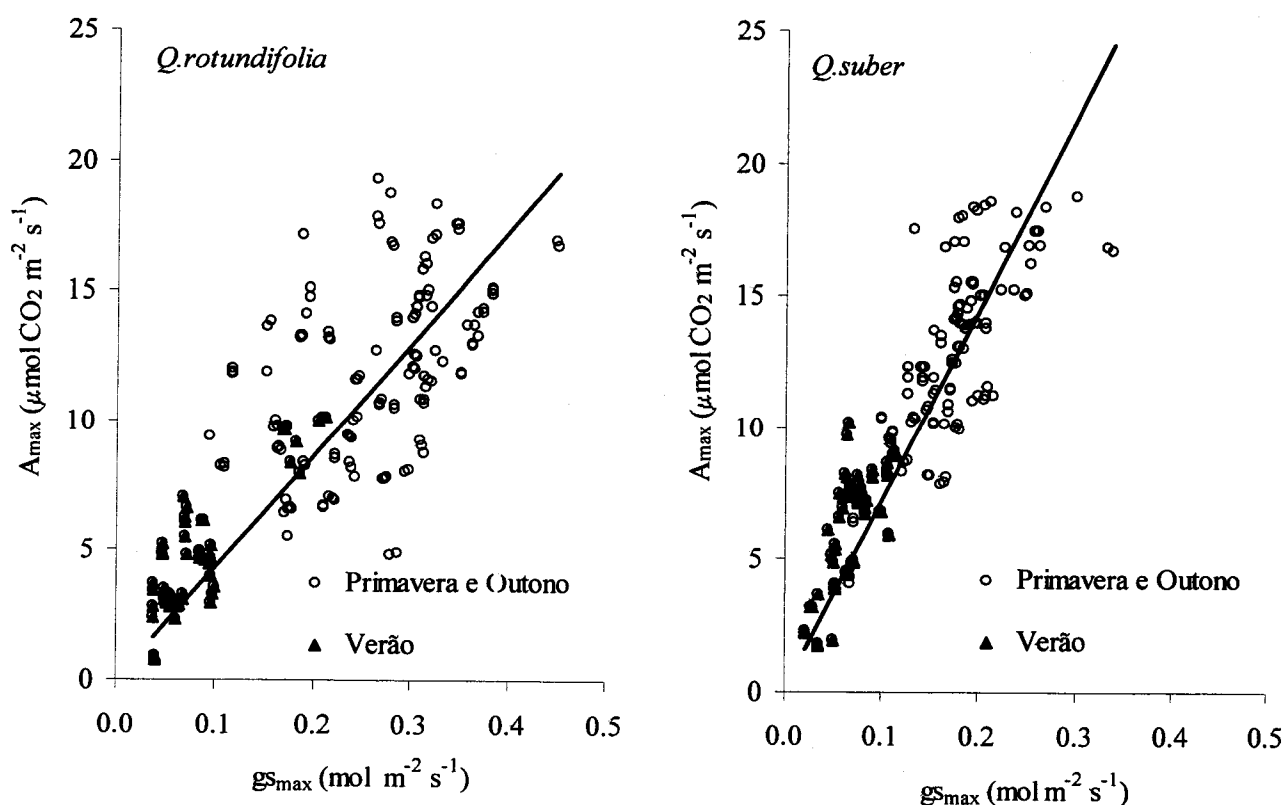


Figura 3.8. Relação entre a taxa fotossintética máxima (A_{max}) e a condutância estomática máxima ($g_{s_{max}}$) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* nas medições de Primavera, Verão e Outono de 1999 a 2001. Cada ponto corresponde ao valor médio ($n = 9$ a 12). As linhas representam regressões lineares ajustadas de A_{max} a $g_{s_{max}}$ ($A_{max} = a + b g_{s_{max}}$) para os períodos de Primavera-Outono e Verão.

Tabela 3.VII. Parâmetros do modelo de regressão linear para entre a taxa de assimilação máxima ($A_{\max}$) e a condutância estomática máxima ($g_{s\max}$) sendo R^2 é o coeficiente de determinação do modelo; F estatística associada com o nível de significância P. Teste de comparação de declives das respectivas rectas obtidas - vide também Fig. 3.8 (Zar, 1999). Letras diferentes indicam que existe diferença significativa ($P < 0.05$).

	R^2	F	P	b ($\pm$ erro padrão)
<i>Q. rotundifolia</i>	0.92	3250.0	< 0.001	43.72 (0.77) a
<i>Q. suber</i>	0.95	5368.1	< 0.001	73.33 (1.00) b

A relação entre $g_{s\max}$ e o potencial hídrico de base evidencia que $g_{s\max}$ diminui para Ψ_{base} mais negativos, como o esperado (Fig.3.9). Todavia, o tipo de relação entre os dois parâmetros ($g_{s\max}$ e Ψ_{base}) não pode ser definido, uma vez que seria necessário um maior número de medições de $g_{s\max}$ para valores intermédios de Ψ_{base} .

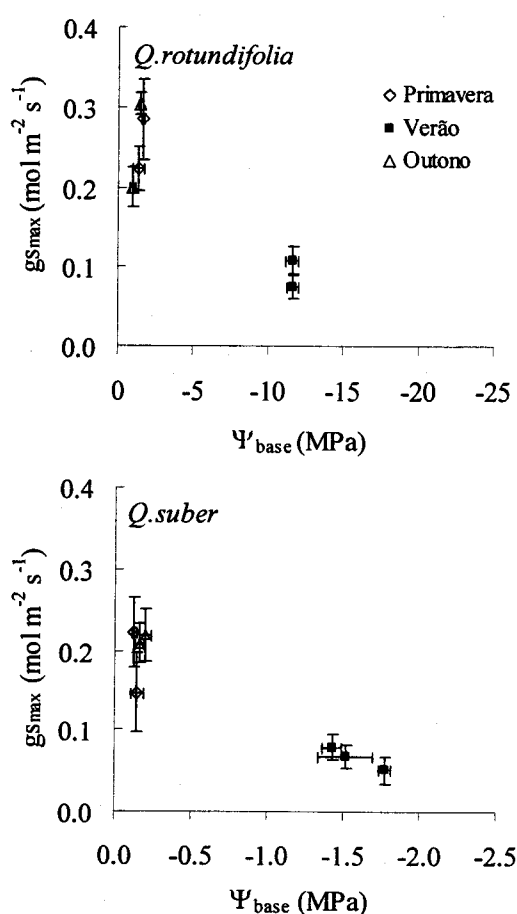


Figura 3.9. Relação da condutância estomática máxima ($g_{s\max}$) e do potencial hídrico de base (Ψ_{base}) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* em cada estação (Primavera, Verão e Outono) de 1999 a 2001. Cada ponto é um valor médio ($n = 12$ a 16) e as barras são os respectivos erros-padrão.

3.4. DISCUSSÃO

Padrão diurno e sazonal da taxa de fotossíntese e da condutância estomática

Os valores máximos da fotossíntese (A) e da condutância estomática (gs) foram sempre registados nas primeiras horas da manhã para ambas as espécies, ao longo dos três períodos estudados (Primavera, Verão e Outono). Este padrão unimodal matutino de variação diurna da fotossíntese e da condutância estomática é considerado como um dos padrões típicos da vegetação mediterrânica (Tenhunen *et al.*, 1987a, b). Aliás, parece ser frequente nas espécies esclerófilas, como *Q. suber* (Oliveira, 1995; Faria *et al.*, 1996; García-Plazaola *et al.*, 1997), *Q. rotundifolia* (David, 2000), *Q. ilex* e *Phillyrea latifolia* (Peñuelas *et al.*, 1998) ou ainda *Arbutus unedo* (Lange *et al.*, 1987). Não obstante, outros padrões associados à vegetação mediterrânica têm sido registados na resposta diária da fotossíntese (A) e da condutância estomática (gs): a) um padrão unimodal de meio-dia, em que os valores máximos se registam próximo do meio-dia solar, em períodos de elevado teor de água no solo; ou b) um padrão bimodal, com dois valores máximos, um a meio da manhã outro a meio da tarde, sobretudo durante os períodos estivais. Este último padrão de resposta foi observado em *Q. rotundifolia*, *Q. coccifera* e *Arbutus unedo* (Tenhunen *et al.*, 1981, 1987a; Infante *et al.*, 1997).

O tipo de padrão de variação diária de gs parece depender do local da copa, onde se situam as folhas para as medições. De facto, os trabalhos de David (2000) e de Infante *et al.* (2001) em montados de azinheira *Q. rotundifolia* mostram que a variação diurna de gs e da transpiração foliar depende da orientação do sector da copa onde são efectuadas as medidas. Esta dependência está relacionada com a distribuição da radiação e com a existência de diferentes microambientes na copa. As folhas expostas a Este ou a Sul, tal como ocorreu neste trabalho, tendem a atingir valores máximos mais cedo, do que as folhas expostas a Oeste ou Norte, que atingirão máximos tarde.

Em todos os padrões referidos, e tal como ocorreu neste trabalho, a variação diurna da taxa fotossintética segue geralmente mais ou menos em paralelo as respectivas variações de gs, o que comprova uma limitação imposta pelos estomas quanto à entrada de CO₂ no mesófilo foliar. A diminuição da condutância estomática ao longo do dia é o principal factor responsável pela diminuição da taxa fotossintética quando aumenta a capacidade evaporativa da atmosfera (aumento do défice de pressão de vapor do ar,

DPV). Em condições de secura edáfica moderada, as limitações à fotossíntese são essencialmente estomáticas (Epron e Dreyer, 1993; Chaves *et al.*, 1991; Chaves *et al.*, 2003) ainda que possam ocorrer alterações bioquímicas ao nível do aparelho fotossintético, para níveis mais severos de secura (Kaiser, 1987; Quick *et al.*, 1992)

A comparação dos valores da taxa fotossintética máxima ($A_{\max}$) e da condutância estomática máxima ($g_{s\max}$), por estação, durante os três anos de medições (de 1999 a 2001) revela que, estes parâmetros foram mais elevados, em ambas as espécies, na Primavera e Outono, quando os potenciais hídricos de base foram mais elevados e mais baixos no Verão, quando os potenciais hídricos de base foram menores. Este resultado de decréscimo de A durante o Verão era de certa forma esperado e encontra-se de acordo com numerosos trabalhos em espécies de *Quercus* em clima mediterrânico (ex. Faria *et al.*, 1996, García-Plazaola *et al.*, 1997 e Faria *et al.*, 1998). Os Verões, em regiões de clima mediterrânico, constituem, geralmente, períodos do ano com fortes restrições na assimilação de carbono por parte da planta. Durante esta parte do ano, uma série de factores ambientais, tais como: défice hídrico do solo, elevada capacidade evaporativa da atmosfera, temperatura (atingindo frequentemente valores de máximos de temperatura de 40°C) e radiação elevadas actuam em conjunto, promovendo respostas fisiológicas de curto ou longo prazo, que contribuem para a redução da assimilação de carbono (Pereira *et al.*, 2004). A diminuição da condutância estomática, a diminuição da actividade de enzimas intervenientes no processo bioquímico da fotossíntese, a existência de foto-inibição, a regulação negativa da fotossíntese (Chaves *et al.*, 2003) ou o aumento da foto-respiração (Ksontini *et al.*, 1998) fazem parte das respostas fisiológicas que decorrem em função das referidas condições pouco favoráveis e prolongadas durante o Verão.

Neste trabalho, a diminuição de $A_{\max}$, durante os períodos de Verão, é atribuída a uma diminuição de $g_{s\max}$, a qual ocorre devido a um aumento do défice hídrico edáfico durante este período, concomitantemente com uma diminuição da capacidade fotossintética. De facto, também os resultados apresentados na secção 4.3 deste trabalho mostram que durante o Verão ocorreu uma diminuição da capacidade fotossintética em ambas as espécies por diminuição da velocidade de carboxilação máxima ($V_{c\max}$ determinada a partir do modelo de Farquhar *et al.*, 1980). Também os trabalhos de

Mediavilla *et al.* (2001) em *Q. rotundifolia* indicam a existência de limitações não estomáticas (diminuição da actividade da ribulose 1,5 bifosfato-carboxilase-oxigenase, i.e. Rubisco) à fotossíntese durante os períodos de défice hídrico. De acordo com os resultados obtidos, também os trabalhos de Tenhunen *et al.* (1987a) nas espécies *Q. coccifera*, *Q. suber* e *Arbutus unedo*, num ensaio de campo realizado em Portugal, ou os trabalhos de Faria *et al.* (1996 e 1998) e García-Plazaola *et al.* (1997) em *Q. suber*, num montado alentejano, referem uma acentuada diminuição de A para temperaturas superiores a 30°C e défices hídricos, que corresponde ao Verão mediterrânico. Os menores valores de $A_{\max}$ e $g_{s\max}$ no sobreiro no Verão de 1999, relativamente aos Verões de 2000 e de 2001, poderão ser atribuídos ao facto de o Verão de 1999 ter sido mais seco que os subsequentes 2000 e 2001.

Da observação diária e sazonal do potencial hídrico foliar ressalta a existência de dois ciclos de evolução temporal: um ciclo diário com valores mínimos próximos do meio dia solar, quando a capacidade evaporativa da atmosfera é mais elevada e um ciclo anual no qual o período de stress hídrico máximo ocorre no Verão. Em ambos os ciclos a amplitude de valores de potencial hídrico foliar, observada no presente trabalho, foi mais ou menos constante entre os ciclos anuais ($\Psi_{\text{base de Verão}} - \Psi_{\text{base de Primavera}} =$ entre 1.4 e 1.7 MPa no sobreiro e entre 1.1 e 1.4 MPa na azinheira) e os ciclos diários ($\Psi_{\text{base de Primavera/Outono}} - \Psi_{\text{mínimo de Primavera/Outono}} =$ entre 1.4 e 1.5 no sobreiro e 1.6 e 1.7 MPa na azinheira) (a partir das Tabs. 3.II. e 3.III.). Este tipo de padrão homeostático (Schulze, 1986, Joffre *et al.*, 2001) sugere que a planta tenta manter, ao longo do dia e do ano um estado hídrico favorável para um metabolismo foliar adequado (Salleo e Lo Gullo, 1985).

Após o Verão, ambas as espécies recuperaram rapidamente o potencial hídrico de base após as primeiras e ainda pouco intensas chuvas de Outono. O potencial hídrico mínimo em sobreiro recuperou de -1.7 para -0.3 MPa e na azinheira recuperou de -1.4 para -0.4 MPa após uma precipitação bruta acumulada de 27 mm, entre Setembro e Outubro de 2000. Resultados semelhantes foram obtidos numa espécie perenifólia (*Q. agrifolia*) no Norte da Califórnia, com clima de verões quentes e secos, em que o potencial hídrico mínimo recupera de -2.2 para -0.7 MPa, após uma precipitação acumulada de 46 mm num único episódio de chuva (Goulden, 1996) e em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* em montados de Salamanca (Mediavilla e Escudero, 2003b).

Esta capacidade das plantas para aproveitarem o rápido aumento de água no solo é uma característica comum nos ecossistemas áridos e semi-áridos (Goulden, 1996).

Variação inter-específica da condutância estomática máxima e da taxa fotossintética máxima

Os valores da condutância estomática máxima ($g_{s_{max}}$) que observamos para *Q. suber*, $0.237 \pm 0.093 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, são de uma forma geral ligeiramente mais baixos do que os encontrados na literatura para esta espécie. Por exemplo, Oliveira (1995) refere $g_{s_{max}}$ entre 0.356 e $0.406 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Tenhunen (1987b) refere $0.370 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; ainda Archer e Rambal, (1992) referem um valor de $0.320 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, como valor médio para algumas espécies de *Quercus* mediterrânicos. Porém, os valores de taxa fotossintética máxima (A_{max}) obtidos para o sobreiro $15.92 \pm 0.45 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ são da mesma ordem de grandeza dos referidos na literatura: Tenhunen *et al.*, (1987a) referem $15 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Ksontini *et al.* (1998) referem $18 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Oliveira (1995) refere $10 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Faria *et al.* (1996) valores de 13 a $15 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Quanto aos valores de $g_{s_{max}}$ para a azinheira *Q. rotundifolia* obtidos neste trabalho, $0.298 \pm 0.020 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, são também semelhantes aos obtidos na mesma espécie, *Q. rotundifolia* (Infante *et al.*, 2003) e em *Q. ilex* (Peñuelas, 1998), em que $g_{s_{max}}$ foi cerca de $0.225 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Nos períodos do ano que correspondem à ausência de défice hídrico, designadamente na Primavera e no Outono, as azinheiras apresentaram tendencialmente maiores condutâncias estomáticas relativamente ao sobreiro, pelo menos durante a parte da manhã. As espécies mais resistentes à secura apresentam geralmente valores de g_s mais elevados relativamente a espécies menos resistentes, mesmo quando as condições hídricas do solo são favoráveis (Acherar e Rambal, 1992). Não poderá, contudo, ser negligenciado que a diferença de g_s entre as duas espécies, particularmente nas medições de Primavera, realizadas em Junho, poderá também estar relacionada com a distinta fenologia destas duas quercíneas. As novas folhas surgem muito mais cedo na azinheira, entre Março e Abril (Mediavilla e Escudero, 2003b) e cerca de um a dois meses mais tarde no sobreiro, entre Maio e Junho (Pereira *et al.*, 1987; Sá, 2001). Assim, nos sobreiros as medições foram efectuadas em folhas mais jovens (apesar de se mostrarem completamente expandidas) e nas azinheiras em folhas mais adultas. Esta

diferença na idade da folha poderá ter causado diferenças específicas na condutância estomática.

Os valores de transpiração por área de projecção da copa mais elevados no sobreiro em relação à azinheira durante o período de Primavera (Fig. 3.6) podem ser atribuídos a uma maior área foliar nos sobreiros uma vez que as árvores desta espécie apresentaram menores valores de condutância estomática foliar nas medições efectuadas em Junho de 2001 (Fig. 3.5). De facto, a estimativa do índice de área foliar (LAI) efectuada nestas árvores, pela medida da intercepção da radiação pela copa, foi 40% superior nos sobreiros em relação às azinheiras (Carreiras, com. pess.).

O decréscimo da transpiração, expressa por área de projecção da copa, que ocorreu à medida que o teor de água no solo diminuiu, poderá ser atribuído a um aumento no controlo estomático em ambas as espécies. Apesar de existir um padrão sazonal semelhante nas duas espécies estudadas, verificou-se que a magnitude do decréscimo da transpiração por área de projecção da copa foi mais elevada no sobreiro, (70%), em relação à azinheira, (53%). Este resultado leva a supor que haja no sobreiro um maior controlo estomático, face à secura edáfica, apoiada também pelas menores amplitudes diárias de Ψ , nesta espécie, em relação à azinheira.

A ocorrência de um potencial hídrico de base (Ψ_{base}), condutância estomática máxima ($g_{s\text{max}}$) e transpiração por área de projecção da copa mais elevadas na azinheira, no Verão, indica um estado hídrico mais favorável nesta espécie, em relação ao sobreiro. As alterações sazonais do potencial hídrico de base encontram-se altamente relacionadas com a profundidade e eficiência das raízes na captação de água do solo (Bréda *et al.*, 1995) ou com a relação entre a biomassa das raízes que efectivamente contribuem para a absorção de água e a área foliar que perde água por transpiração. Apresentará a azinheira um sistema radicular mais eficiente na captação de água (por ex. por maior profundidade nas raízes) ou maior razão entre a biomassa radical e a área foliar ou haverá ainda uma maior condutividade hidráulica nas raízes ou no tronco e ramos em relação ao sobreiro, o que lhe permite um melhor restabelecimento de uma situação hídrica mais favorável? De facto, em estudos comparativos de vários *Quercus*, a existência de raízes profundas tem sido associada à elevada capacidade da planta evitar o stresse hídrico (Thomas e Davis, 1989; Abrams, 1990; David *et al.*, 2004;

Pereira *et al.*, 2004). No entanto, ensaios realizados com isótopos de oxigénio (O^{18}) nas duas espécies de *Quercus* (nas mesmas árvores em que foram realizadas as medições de trocas gasosas) parecem revelar que existe uma maior variação, quanto à profundidade de captação de água, inter-árvores dentro da espécie do que entre as duas espécies (Besson, com. pess.).

Relação entre a condutância estomática e o défice de pressão de vapor do ar

Para entender os padrões de variações diárias e sazonais da condutância estomática (gs), é necessário em primeiro lugar entender o funcionamento dos estomas, face às variações de factores ambientais. Entre outros, a radiação, a disponibilidade de água no solo, o défice de pressão de vapor na atmosfera e a concentração de CO_2 surgem como os factores que actuam sobre a abertura estomática, dependendo da genética e da ontogenia das folhas (Körner e Cochrane, 1985, Schulze, 1986; Schulze *et al.*, 1987). Os estomas respondem à variação dos factores ambientais, nomeadamente ao défice hídrico, de uma forma complexa e os mecanismos fisiológicos do comportamento estomático não estão ainda totalmente esclarecidos (Leuning, 1995; Chaves *et al.*, 2003). Em situações de campo são ainda mais complexos os mecanismos que conduzem ao comportamento dos estomas, função das condicionantes ambientais e dos estados hídricos da planta e do solo (Schulze, 1986). Os mecanismos de resposta indirecta, envolvidos no controlo estomático, são de tal forma complexos que se torna difícil afirmar que os estomas controlam as trocas gasosas ou vice-versa (Jones, 1998). Apesar da complexidade referida, será feita, neste trabalho, uma análise da importância do factor défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV), no comportamento estomático, com a ressalva de que a sensibilidade dos estomas face às alterações de DPV varia ao longo do dia, podendo estar envolvidos ritmos circadianos (Pereira *et al.*, 1987; Franks *et al.*, 1997).

Para se perceber melhor quais são os parâmetros que determinam o comportamento estomático (i.e. o processo de abertura/fecho e, portanto, a condutância estomática) leiam-se os principais trabalhos desenvolvidos para a modelação deste processo (ex. Jarvis, 1976, Ball *et al.*, 1987, Leuning, 1995; Tuzet *et al.*, 2003). O modelo de condutância estomática, dependente de parâmetros ambientais que actuam de modo independente, proposto por Jarvis (1976) é, segundo Jones (1992), o método mais apropriado na análise da condutância estomática. Neste modelo, várias funções têm sido

aplicadas entre g_s e a radiação (ex. Jarvis, 1976; Jones, 1992), o défice de pressão de vapor (ex. Johnson e Ferrell, 1983), o potencial hídrico das folhas (ex. Pereira *et al.*, 1987; Acherar e Rambal, 1992; Damesin e Rambal, 1995), mas qualquer delas resulta numa abordagem simplista da realidade, já que não são integradoras de um conjunto de mecanismos que leva à resposta dos estomas às condições ambientais. Outros autores (Ball *et al.*, 1987) propuseram uma abordagem diferente, em que combinam a resposta dos estomas face aos factores ambientais com a taxa fotossintética líquida, seguindo a hipótese proposta por Cowan (1977), em que o funcionamento estomático permite uma maximização da assimilação, para uma dada perda de água por transpiração. Ambos os modelos, o proposto por Jarvis (1976) e o proposto por Ball *et al.* (1987), integram, directamente ou através da sua influência na assimilação, o efeito da radiação, da temperatura e da concentração de CO_2 . Também ambos os modelos incluem o efeito do défice de pressão de vapor ou da humidade relativa na condutância estomática. Posteriormente, Leuning (1995), Wang e Leuning (1998) e mais recentemente, Tuzet *et al.* (2003) propõem alterações ao modelo de Ball *et al.* (1987), de forma a incluir a resposta dos estomas ao potencial hídrico foliar, uma vez que segundo Jones e Sutherland (1991), Tyree e Sperry (1988) e Sperry (2000) os estomas regulam a transpiração de forma a evitar a cavitação dos vasos xilémicos. Trata-se de um modelo bastante complexo desenvolvido para culturas arvenses que pode também, segundo os autores, ser aplicado para plantas individuais e que permite descrever a dinâmica da condutância estomática, transpiração e transporte de água no solo e na planta e que integra a condutância estomática com a assimilação e balanço energético da folha (Leuning *et al.*, 2004).

A complexidade das respostas dos estomas em função de vários factores como a intensidade da radiação, temperatura da folha, défice de pressão de vapor, concentração de CO_2 e teor de água no solo e folhas é de tal forma elevada, devido à interacção entre eles, que o conhecimento global do processo é ainda incompleto (Tuzet *et al.*, 2003; Leuning *et al.*, 2004). Todavia, caminha-se para modelos que integram o balanço energético da planta, a fotossíntese, a transpiração e o transporte de água ao longo do *continuum* solo-planta-atmosfera (Tuzet *et al.*, 2003).

Como se justificam as variações diurnas e sazonais da condutância estomática (g_s), por intermédio dos modelos de Jarvis (1976) e de Tuzet *et al.* (2003)?

Por um lado, pode considerar-se uma *resposta directa* dos estomas ao DPV em que a abertura dos estomas depende da turgescência relativa das células da epiderme e das células guarda (Franks *et al.*, 2001). O aumento de DPV a partir das primeiras horas da manhã promoveu provavelmente um aumento da transpiração peri-estomática e, consequentemente, uma diminuição da turgescência relativa das referidas células que conduziu a uma progressiva diminuição de g_s . Actualmente ainda se debate sobre o modo como se mediam as respostas directas (Grantz, 1990; Bunce, 1997). Todavia, é provável que estejam relacionadas com o estado hídrico das células epidérmicas ou subsidiárias e não com o potencial do mesófilo foliar (Jones, 1998). Este tipo de resposta dos estomas ao DPV encontra-se no modelo proposto por Jarvis (1976).

Por outro lado, pode ainda considerar-se uma resposta indirecta dos estomas ao DPV via regulação pelo potencial hídrico da folha, considerando o modelo proposto por Tuzet *et al.* (2003) com base na hipótese de Tyree e Sperry (1988) e Sperry *et al.* (2002). Estes últimos autores propõem que os estomas funcionam de forma a preservar a integridade e continuidade hidráulica do *continuum* solo-folha. Ainda segundo esta hipótese, os estomas controlam a transpiração de forma a limitar as variações de potencial hídrico na folha, assim pode considerar-se um valor crítico de transpiração e potencial da folha que os estomas evitam que a planta atinja (Tyree e Sperry, 1988; Sperry *et al.*, 2002). A forma como os estomas são capazes de antecipar e prever o potencial hídrico foliar ainda não está totalmente esclarecida (Franks *et al.*, 2001). Este tipo de *respostas indirectas* contribui para a ocorrência de relações exponenciais entre g_s e DPV ($g_s = ae^{-bDPV}$) (Jones, 1992), como a que se observou neste trabalho durante os períodos de Primavera e Outono (nos quais o Ψ_{base} foi, em ambas as espécies, superior a -0.2 MPa). De facto, os estomas evidenciaram sensibilidade ao DPV, particularmente quando as árvores não apresentavam potenciais hídricos indicadores de existência de défice hídrico. Neste sentido, também os trabalhos de Oliveira (1995) em *Q. suber* e os de Sala e Tenhunen (1994) ou David *et al.* (2004) em *Q. ilex* (*rotundifolia*) indicam que em ambas as espécies os estomas são altamente sensíveis à secura atmosférica e que um fecho dos estomas se acentua para valores de DPV do ar superiores a 2.0 kPa. Este controlo estomático evita perdas excessivas de água quando a capacidade evaporativa do ar é elevada.

Nos períodos de Verão (nos quais o Ψ_{base} foi, em ambas as espécies, inferior a -1.2 MPa) não se observou, em nenhuma das espécies, qualquer tipo de relação entre g_s e DPV. Resultados semelhantes foram observados em *Q. ilex* em clima mediterrânico (Martínez-Vilalta, 2003) ou *Pinus ponderosa* no Arizona (Kolb e Stone, 2000) e que sugerem, de acordo com a opinião de Jones (1992), que a magnitude da resposta depende das condições ambientais em particular do estado hídrico da planta. No Verão, a ocorrência de condutâncias sempre baixas, ao longo de todo o dia, é atribuída a uma diminuição da disponibilidade hídrica do solo durante este período do ano. Este tipo de resposta é consistente com a hipótese de Tyree e Sperry (1988) e Sperry *et al.* (2002) reflectida no modelo de Tuzet *et al.* (2003), segundo a qual os estomas regulam a transpiração para evitar a cavitação no xilema. No modelo de Tuzet *et al.* (2003) os estomas fecham quando a entrada em água na folha não compensa a saída em água por transpiração, tal como é entendida num *continuum* solo-planta-atmosfera. Num ensaio em oliveira num clima mediterrânico (Espanha), em árvores regadas durante o Verão, verificou-se que os estomas fecham em função do aumento do DPV mas que quando as árvores não são regadas (Ψ_{base} menor que -4.0 MPa) os estomas não respondem ao DPV e estão sempre fechados (respondem ao teor de água no solo) (Moriani, 2002).

Nos modelos de condutância estomática já referidos, as principais variáveis que condicionam g_s são o potencial hídrico do solo e o DPV (vapor de pressão à superfície da folha), mas mecanisticamente o ponto de ligação é o potencial da folha. O potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_{min}), medido em dias de sol, tanto em sobreiro como azinheira não ultrapassou, para qualquer dos períodos de medição (Primavera, Verão e Outono) o valor de -3.0 MPa. Valores de potencial hídrico foliar mínimo semelhantes aos obtidos no nosso trabalho são também encontrados em outras espécies mediterrânicas, como em *Q. gambelli* no Norte do Arizona, em que o Ψ_{min} foi sempre superior a -2.5 MPa (Kolb e Stone, 2000), em *Arbustus unedo* (Castell *et al.*, 1994) e *Q. ilex* (Sala e Tenhunen, 1994) em que Ψ_{min} não ultrapassou o valor de -4.0 MPa ou ainda em *Q. ilex* e *Q. suber* em que Ψ_{min} foi superior a -3.0 MPa (Mediavilla e Escudero, 2003b). Resultados semelhantes foram ainda obtidos em *Vitis vinifera* em clima mediterrânico em que, independentemente das plantas se encontrarem ou não regadas, o valor de potencial hídrico mínimo não ultrapassou -2.0 MPa (Joffre *et al.*, 2001).

Esta homogeneidade de valores de potencial hídrico foliar parece encontrar-se de acordo com a opinião de vários autores (ex. Lemoine *et al.*, 2002) que sugerem que os valores de $\Psi_{\min}$ se encontram muito próximos dos valores de potencial hídrico críticos, para os quais ocorrem processos de embolismo nos vasos xilémicos. Este valor difere entre espécie (Lemoine *et al.*, 2002), sendo que os estudos sobre a vulnerabilidade funcional do xilema na condução de água, realizados em *Q. ilex* (Lo Gullo e Salleo, 1993) e no carvalho caducifólio *Q. pubescens* (Tyree e Cochard, 1996) indicam que para estas espécies o potencial hídrico crítico se situa entre -2.0 e -3.0 MPa. Por sua vez, o controlo estomático permite às plantas manter valores de potencial hídrico acima dos valores críticos evitando a ocorrência de embolismo (Tyree e Ewers, 1991; Sperry, 1986; Sperry e Pockman, 1993) e desta forma preservar a integridade funcional do xilema no transporte de água.

Apesar de empiricamente se conhecer o efeito da variação do défice de pressão de vapor da atmosfera na resposta dos estomas, não são ainda totalmente desconhecidos os mecanismos que medeiam essa resposta (Meinzer, 2002), pelo que serão necessários estudos mais aprofundados, particularmente em condições ambientais controladas (Franks, 2003).

3.5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M.D. (1990). Adaptation and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol.* 7: 227-238.
- Acherar, M. e Rambal, S. (1992). Comparative water relations of four Mediterranean oak species. *Vegetatio* 99-100: 177-184.
- Aussenac, C. e Granier, A. (1978). Quelques résultats de cinétique journalière de potencial de sève chez les arbres forestriers. *Ann. Sci. Forest* 35: 19-32.
- Ball, J.T., Woodrow, I.E. e Berry, J.A. (1987). A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins, I (ed). *Progress in photosynthesis research*. Martinus Nijhoff Publishers, Netherlands. pp. 221-224

- Beadle, C.L., Honeysett, J.L. e Ludlow, M.M. (1985). Water relations. In: Coombs, J., Hall, D.O., Long, S.P. e Scurlock, J.M.O. (eds.) *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. Pergamon Press, Oxford. pp. 50-61.
- Bréda, N., Granier, A., Barataud, F. e Moyne, C. (1995). Soil water dynamics in an oak stand. I. Soil moisture, water potential and water uptake by roots. *Plant and Soil* **172**: 17-27.
- Bucci, S.J., Scholz, F. G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Hinojosa, J.A., Hoffmann, W.A., e Franco, A.C. (2004). Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiol.* **24**: 1119-1127.
- Bunce, J.A. (1997). Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? *Plant, Cell and Environ.* **20**: 131-135.
- Castell, C., Terradas, J. e Tenhunen, J.D. (1994). Water relations, gas exchange, and growth of resprouts and mature plants shoots of *Arbustus unedo* L. and *Quercus ilex* L. *Oecologia* **98**: 201-211.
- Chaves, M.M. (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* **42**: 1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P. e Pereira J.S. (2003). Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Funct. Plant. Biol.* **30**: 239-264.
- Cowan, I.R. (1977). Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Research* **4**: 117-228.
- Crombie, D.S. (1988). Dawn water potential and root depth of trees and understorey species in South-western Australia. *Austr. J. Bot.* **36**: 621-631.
- Damesin, C. e Rambal, S. (1995). Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytol.* **131**: 159-167.

- David, T.S. (2000). *Intercepção da precipitação e transpiração em árvores isoladas de Quercus rotundifolia Lam.* Dissertação de doutoramento, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. 155 pp.
- David, T.S., Ferreira, M.I., Cohen, S., Pereira, J.S. e David, J.S. (2004). Constraints on transpiration from an evergreen oak tree in southern Portugal. *Agric. Forest Meteorol.* **122**: 193-205.
- Di Castri, F. (1973). Climatographical comparisons between Chile and the western coast of North America. In: Di Castri, F. e Mooney, H. A. (ed.). *Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 21-36.
- Domingo F., Villagarcía, L. e Were, A. (2003) Cómo se puede medir y estimar la evapotranspiración?: estado actual de evolución. *Ecosistemas, Rev. Cien. Técn. Ecol. Méd. Amb.* **1**: <http://www.aeet.org/ecosistemas/031/informe1.htm>
- Epron, D. e Dreyer, E. (1993). Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and occurrence of non-uniform CO₂ assimilation. *Tree Physiol.* **13**: 107-117.
- Faria, T., García-Plazaola, J.L., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S. e Chaves, M.M. (1996). Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiol.* **16**: 115-123.
- Faria, T., Silvério, D., Breia, E., Cabral, R., Abadia, A., Abadia, J., Pereira, J.S. e Chaves, M.M. (1998). Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plantarum* **102**: 419-428.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. e Berry, J.A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**: 78-90.
- Franks, P.J. (2003). Use of the pressure probe in studies of stomatal function. *5th Int. Workshop Field Techn. Environ. Physiol.* Tenerife, Canary Islands, Spain. pp. 34-44.

- Franks, P.J., Buckley, T.N., Shope, J.C. e Mott, K.A. (2001). Guard cell volume and pressure measured concurrently by confocal microscopy and cell pressure prob. *Plant Physiol.* **125**: 1577-1584.
- Franks, P. J., Cowan, I. R. e Farquhar, G. D. (1997). The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit: information revealed by different experimental procedure with two rainforest trees. *Plant, Cell Environ.* **20**: 142-145.
- García-Plazaola, J.L., Faria, T., Abadia J., Abadia, A., Chaves, M.M. e Pereira, J.S. (1997). Seasonal changes in xanthophylls composition and photosynthesis of cork oak (*Quercus suber* L.) leaves under Mediterranean climate. *J. Exp. Bot.* **48**: 1667-1674.
- Gouliden, M.L. (1996). Carbon assimilation and water-use efficiency by neighboring Mediterranean-climate oaks that differ in water access. *Tree Physiol.* **16**: 417-424.
- Granier, A. (1985). Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. Forest.* **42**: 193-200.
- Granier, A. (1987a). Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas-fir par une nouvelle méthode thermique. *Ann. Sci. Forest.* **44**: 1-14.
- Granier, A. (1987b). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* **3**: 309-320.
- Grantz, D.A. (1990). Plant response to humidity. *Plant, Cell Environ.* **13**: 667-679.
- Infante, J.M., Domingo, F., Fernández Alés, R., Joffre, R. e Rambal, S. (2003). *Quercus ilex* transpiration as affected by a prolonged drought period. *Biol. Plantarum* **46**: 49-55.
- Infante, J.M., Mauchamp, A., Fernández Alés, R., Joffre, R. e Rambal, S. (2001). Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak trees: evidences in support of the pipe model theory. *Tree Physiol.* **21**: 409-414.

- Infante, J.M., Rambal, J.R. e Joffre, R. (1997). Modelling transpiration in Holm-oak savannah: scaling up from the leaf to the canopy. *Agric. Forest Meteorol.* **87**: 273-289.
- Jackson, R.B., Sperry, J.S. e Dawson, T.E. (2000). Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Sci.* **5**: 482-488.
- Jarvis, P.G. (1976). The interpretation of the variations *In*: the leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. London* **273**: 593-610.
- Jiménez, M.S., Cermák, J., Kucera, J. e Morales, D. (1996). Laurel forest in Tenerife, Canary islands: the annual course of sap flow in *Laurus* trees and stand. *J. Hydrology* **183**: 307-321.
- Joffre, R., Rambal, J.R. e Winkel, T. (2001). Respuestas de las plantas mediterráneas a la limitación de agua: desde la hoja hasta el dosel. *In*: Zamora, R. e Pugnaire, F. I. (ed) *Ecossistemas mediterráneos: análisis funcional*. Colección Textos Universitarios. vol. 32. CSIC, AEET, Castillo Edisart, S.L., Madrid. pp. 351-372.
- Johnson, J.D. e Ferrel, W.K. (1983). Stomatal response to vapour pressure deficit and the effect of plant water stress. *Plant, Cell Environ.* **6**: 451-456.
- Jones, H.G. (1992). *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Jones, H.G. (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *J. Exp. Bot.* **49**: 387-398.
- Jones, H.G. e Sutherland, R.A. (1991). Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell Environ.* **14**: 607-612.
- Kaiser, W.M. (1987). Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plantarum* **71**: 142-149.

- Kolb, T.E. e Stone, J.E. (2000). Differences *In*: leaf gas and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiol.* **20**: 1-12.
- Körner, C.H. e Cochrane, P.M. (1985). Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevation gradient. *Oecologia* **66**: 443-455.
- Ksontini, M., Louget, P., Laffray, D. e Rejeb, M.N. (1998). Comparaison des effets de la contrainte hydrique sur la croissance, la conductance stomatique et la photosynthèse de jeunes plants de chênes méditerranéens (*Quercus suber*, *Q. Faginea*, *Q. coccifera*) en Tunisie. *Ann. Sci. Forest.* **55**: 477-495.
- Lange, O.L., Harley, P.C., Byschlag, W. e Tenhunen, J.D. (1987). Gas exchange methods for characterizing the impact of stress on leaves. *In*: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (ed.) *Plant response to stres: functional analysis in Mediterranean ecosystems*. Springer-Verlag, Heidelberg. NATO ASI series. pp. 3-25.
- Larcher, W. (2000). Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* **134**: 279-295.
- Lemoine, D., Cochard, H. e Granier, A. (2002). Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L): evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Ann. Forest Sci.* **59**: 19-27.
- Leuning, R. (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell Environ.* **18**: 339-355.
- Leuning, R., Tuzet, A. e Perrier, A. (2004). Stomata as part of the soil-plant-atmosphere continuum. *In*: Mencuccini, M. (ed). *Forest at the land-atmosphere interface*. Oxford Univ. Press, Oxford. pp. 9-28.
- Lo Gullo, M.A. e Salleo, S. (1993). Different vulnerabilities of *Quercus ilex* L. to freeze and summer drought-induced xylem embolism: an ecological interpretation. *Plant, Cell Environ.* **16**: 511-519.

- Llorens, L., Peñuelas, J. e Filella, I. (2003). Diurnal and seasonal variations in the photosynthetic performance and water relations of two co-occurring Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*. *Physiol. Plant* **118**: 84-95.
- Martínez-Vilalta, J., Mangirón, M., Ogaya, R., Sauret, M., Serrano, L., Peñuelas, J. e Piñol, J. (2003). Sap flow of three co-occurring Mediterranean woody species under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiol.* **23**: 747-758.
- Mediavilla, S. e Escudero, A. (2003a). Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytol.* **159**: 203-211.
- Mediavilla, S. e Escudero, A. (2003b). Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiol.* **23**: 987-996.
- Mediavilla, S. e Escudero, A. (2004). Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecol. Manag.* **187**: 281-294.
- Mediavilla, S., Escudero A. e Heilmeyer H. (2001). Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiol.* **21**: 251-259.
- Meinzer, F.C. (2002). Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. *Plant, Cell Environ.* **25**: 265-274.
- Miranda, P., Coelho, F.E.S., Tomé, A.R. e Valente, M.A. (2002). 20th century Portuguese climate and climate scenarios. In: Santos, F.D., Forbes, K. e Moita, R. (ed.) *Climate change in Portugal: scenarios, impacts and adaptation measures*. Gradiva, Lisboa. pp. 25-83.
- Mouillot, F., Rambal, S. e Joffre, R. (2002). Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. *Global Change Biol.* **8**: 423-437.

- Moriana, A., Villalobos, F. J. e Fereres, E. (2002). Stomatal and photosynthetic responses of olive (*Olea europaea* L.) leaves to water deficits. *Plant, Cell Environ.* **25**: 395-405.
- Oliveira, M.G. (1995). Autecologia do sobreiro (*Quercus suber*, L.) em montados portugueses. Dissertação de Doutoramento, Faculdade de Ciências de Lisboa, Lisboa. 162 pp.
- Peñuelas, J., Filella, I., Llusà, J., Siscart, D. e Piñol, J. (1998). Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *J. Exp. Bot.* **49**: 229-238.
- Peñuelas, J., Filella, I., Loreto, F., Piñol, J. e Siscart, D. (2000). Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biol. Plantarum* **43**: 47-53.
- Pereira, J.S., Beyschlad, G., Lange, O.L., Beyschlad, W. e Tenhunen, J.D. (1987). Comparative phenology of four Mediterranean shrub species growing in Portugal. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (ed). *Plant response to stress: functional analysis in Mediterranean ecosystems*. NATO ASI Séries. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 503-513.
- Pereira, J.S., David, J.S., David, T.S., Caldeira, M.-C. e Chaves, M.M. (2004). Carbon and water fluxes in Mediterranean-type ecosystems: constraints and adaptations. *Progress in Botany* **65**: 467-498.
- Quick, W.P., Chaves, M.M., Wendler, R., David, M.M., Rodrigues, M.L., Passarinho, J.A., Pereira, J.S., Adcock, M.D., Leegood, R.C. e Stitt, M. (1992). The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell Environ.* **15**: 25-36.
- Rambal, J.R. (2001). Hierarchy and productivity of Mediterranean-type ecosystems. In: Roy, J., Saugier, B. e Mooney, H.A. (ed). *Terrestrial global productivity*. Academic Press, New York. pp 315-344.

- Rambal, S., Damesin, C., Joffre, R., Méthy, M. e Lo Seen, D. (1996). Optimization of carbon gain in canopies of Mediterranean evergreen oaks. *Ann. Sci. Forest.* **53**: 547-560.
- Richter, H. (1997). Water relations of plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters. *J. Exp. Bot.* **87**: 1287-1299.
- Sá, C. (2001). *Influência do coberto arbóreo (Quercus suber L.) em processos ecofisiológicos da vegetação herbácea em área de montado*. Dissertação de doutoramento, Universidade de Évora, Évora. 206 pp.
- Sala, A. e Tenhunen, J.D. (1994). Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* in a Mediterranean watershed. *Tree Physiol.* **14**: 601-617.
- Sala, A. e Tenhunen, J.D. (1996). Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agric. Forest Meteorol.* **78**: 203-222.
- Salleo, S. e Lo Gullo, M.A. (1985). Hydraulic architecture of plants in the Mediterranean environment. *Ann. Bot.* **93**: 83-100.
- Salleo, S. e Lo Gullo, M.A. (1990). Sclerophylly and plant water relations in three Mediterranean *Quercus* species. *Ann. Bot.* **65**: 270.
- Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D. e Hemmingsen, E.A. (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science* **148**, 339-346.
- Schulze, E.D. (1986). Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **37**: 247-274.
- Schulze, E.D., Turner, N.C., Gollan, T. e Shakel, K.A. (1987). Stomatal responses to air humidity and soil drought. In: Zeiger, E., Farquhar, G.D. e Cowan, I.R. (eds) *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford. pp. 311-321.
- Sperry, J.S. (1986). Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. *Plant Physiol.* **80**: 110-116.

- Sperry, J.S. (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agric. Forest Meteorol.* **104**: 1-13.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R. e Comstock, J.P. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell Environ.* **25**: 251-263.
- Sperry, J.S. e Pockman, W.T. (1993). Limitation of transpiration by hydraulic conductance and cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell Environ.* **16**: 279-287.
- Tenhunen, J.D., Beyschlad, W., Lange, O.L. e Harley, P.C. (1987a). Changes during summer drought in leaf CO₂ uptake rates of macchia shrubs growing in Portugal: Limitation due to photosynthetic capacity, carboxylation efficiency and stomatal conductance. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (ed) *Plant response to stress: functional analysis in Mediterranean ecosystems*. NATO ASI Séries. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 305-327
- Tenhunen, J.D., Lange, O.L. e Braum, M. (1981). Midday stomatal closure in Mediterranean type sclerophylls under simulated habitat conditions in an environmental chamber II. Effects of the complex leaf temperature and air humidity on gas exchange of *Arbustus unedo* and *Quercus ilex*. *Oecologia* **50**: 5-11.
- Tenhunen, J. D., Pearcy, R. W. e Lange, O. L. (1987b). Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. In: Zeiger, E., Farquhar, G.D. e Cowan, I.R. (ed). *Stomatal function*: Stanford Univ. Press, Stanford. pp. 311-321.
- Terradas, J. e Savé, R. (1992). The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. *Vegetatio* **99**: 137-145.
- Thomas, C.M. e Davis, S.D. (1989). Recovery patterns of three chaparral shrub species after wildfire. *Oecologia* **80**: 309-320.
- Tuzet, A., Perrier, A. e Leuning, R. (2003). A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: results from a soil-plant-atmosphere continuum model. *Plant, Cell Environ.* **26**: 1097-1116.
- Tyree, M.T. e Cochard, H. (1996). Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Ann. Sci. Forest.* **53**: 173-180.

- Tyree, M. T. e Ewers, F. W. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* **119**: 345-360.
- Tyree, M.T. e Sperry, J.S. (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiol.* **88**: 574-580.
- Von Caemmerer, S. e Farquhar, G.D. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* **153**, 376-387.
- Wang, Y.P. e Leuning, R. (1998). A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: model description and comparison with a multi-layered model. *Agric. Forest Meteorol.* **91**: 89-111.
- Werner, C., Ryel, R. J., Correia, O. e Beyschlag, W. (2001). Effects of photoinhibition on whole carbon gain assessed with photosynthesis model. *Plant, Cell Environ.* **24**: 27-40.
- Zar, J. (1999). *Biostatistical analysis* (4th ed) Prentice-Hall Inc., Englewood Cliff.

4. VARIAÇÃO SAZONAL NA CAPACIDADE FOTOSSINTÉTICA EM FOLHAS DE SOBREIRO E AZINHEIRA

4.1. INTRODUÇÃO

Na última década têm sido publicados resultados de trabalhos experimentais e de revisão (ex. Escalona *et al.*, 1999; Chaves, 1991; Flexas e Medrano, 2002; Lawlor, 2002; Maroco *et al.*, 2002; Chaves *et al.*, 2003; Bota *et al.*, 2004) que contribuíram para o esclarecimento da importância relativa das limitações estomáticas e limitações bioquímicas na fotossíntese em plantas sujeitas a défices hídricos do solo. Também alguns artigos de revisão têm abordado o tema, quer de modo pontual por ex. sobre o decréscimo de ATP - adenosina trifosfato (Tezara *et al.*, 1999) ou sobre o decréscimo da actividade da enzima Rubisco (Parry *et al.*, 2002), quer de modo abrangente do processo fotossintético (Flexas e Medrano, 2002; Lawlor e Cornic, 2002) ou ainda com uma perspectiva integradora de resposta do gene à planta face ao défice hídrico do solo em Chaves *et al.* (2003). São vários os mecanismos fisiológicos e/ou bioquímicos que têm sido implicados na diminuição da actividade fotossintética, quando as plantas se encontram em situação de défice hídrico do solo ou da atmosfera:

- a) diminuição da concentração intercelular de CO_2 (c_i); atribuída à diminuição da condutância estomática e eventualmente ao aumento da resistência à difusão do CO_2 no mesófilo foliar (Percy, 1983). Este decréscimo de c_i pode inibir o metabolismo celular, devido à inibição de enzimas, como a enzima sacarose-fosfato-sintetase (Vassey *et al.*, 1991), e contribuir para induzir um ajustamento negativo no sistema fotossintético no sentido de equilibrar o fornecimento de CO_2 através dos estomas e a fixação de CO_2 (Chaves *et al.*, 2003);
- b) diminuição na síntese de Adenosina-Tri-Fosfato (ATP), atribuída à inactivação do “coupling factor” da enzima ATP sintetase (Tezara *et al.*, 1999). Este decréscimo de ATP pode promover limitações na síntese de Ribulose 1-5,bifosfato (RuBP) (Lawlor, 2002), o substrato da enzima Rubisco;
- c) diminuição da utilização de trioses fosfato (V_{TTPU}); este decréscimo leva à diminuição do fosfato inorgânico (Pi) disponível para a síntese de ATP e,

- consequentemente, à diminuição na regeneração de Ribulose 1-5,bifosfato (RuBP) (Lawlor, 2002);
- d) diminuição na concentração de azoto foliar, atribuída à diminuição da absorção de azoto a nível das raízes (McDonald e Davies, 1996). Este decréscimo de azoto poderá ter como consequência o decréscimo no investimento em componentes do aparelho fotossintético, que constituem cerca de 75% do azoto foliar, como sejam as enzimas do Ciclo de Calvin, os complexos de proteína-pigmentos e componentes da cadeia transportadora de electrões (Evans, 1989; Warren e Adams, 2004);
 - e) diminuição da actividade das enzimas fotossintéticas; a redução na actividade de enzimas do Ciclo de Calvin da fotossíntese tais como da Rubisco (ribulose 1,5 bisfosfato - carboxilase - oxigenase) pode ocorrer quando a planta se encontra em condições de défice hídrico lento, prolongado e severo (Medrano *et al.*, 1997; Maroco *et al.*, 2002; Parry *et al.*, 2002; Bota *et al.*, 2004). Esta redução pode ser atribuída ao aumento da razão carbono/azoto foliar (por alteração das razões entre o consumo e o fornecimento de carbono e a deficiente absorção de azoto), que por sua vez vai reprimir a expressão de genes que codificam as enzimas fotossintéticas (Paul e Driscoll, 1997; Nielsen *et al.*, 1999) ou ainda com a existência de inibidores que se ligam aos centros activos da enzima quando o potencial hídrico da folha é baixo (Parry *et al.*, 2002).

Para estudar as limitações não estomáticas (limitações bioquímicas) e as limitações estomáticas no processo fotossintético aplicam-se geralmente as metodologias que envolvem a medição da taxa fotossintética (A) em função da concentração interna de CO₂ (ci), (curvas A/ci), sob condições fixas de radiação, em conjunto ou não com medições de fluorescência da clorofila (ex. Escalona *et al.*, 1999; Maroco *et al.*, 2002; Bota *et al.*, 2004). Estes autores usaram o modelo da fotossíntese proposto por Farquhar *et al.* (1980) para estimar a importância das limitações à fotossíntese. Uma das desvantagens deste método é que no caso de folhas heterobáricas, como no caso do sobreiro e azinheira, o fecho dos estomas processa-se diferencialmente num padrão em mosaico, pelo que daí pode resultar uma sobre-estimativa dos cálculos de ci, comprometendo a correcta análise das curvas A/ci (Buckley *et al.*, 1997). No entanto, o fecho heterogéneo dos estomas nas folhas heterobáricas pode ficar minimizado quando o défice hídrico do solo decorre num processo lento e progressivo (Jones, 1985; Mott e Buckley, 2000; Maroco *et al.* 2002).

O modelo bioquímico de Farquhar *et al.* (1980) é o mais usado para estimar a velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e a taxa máxima de transporte de electrões (J_{max}) na folha, permitindo recorrer a estes parâmetros para o cálculo da assimilação de carbono na copa e no ecossistema (Xu e Baldocchi, 2003). Este modelo quantifica a taxa de assimilação de carbono tendo em conta, quer a limitação pela Rubisco a baixa concentração de CO_2 intercelular (c_i) quer a taxa de regeneração da ribulose 1,5 bifosfato (RuBP) com um nível elevado de c_i (Farquhar *et al.*, 1980). A elevada aplicabilidade deste modelo tem a ver com a) a possibilidade de quantificação da resposta fotossintética em função da radiação, da temperatura, do CO_2 e do O_2 b) a facilidade de parametrizar (Schulze *et al.*, 1994).

O conhecimento geral sobre a variação dos parâmetros fotossintéticos nas plantas pertencentes a diferentes grupos funcionais é já elevado. Wullscheger (1993) compilou a informação obtida em 109 espécies (desde espécies agrícolas a florestais de clima tropical, temperado ou semi-árido). Apesar disto, são poucos os estudos que se têm debruçado sobre a variação sazonal dos parâmetros fotossintéticos e/ou da sua relação com o teor de azoto, à medida que a folha é submetida a várias formas de stresses ambientais (Xu e Baldocchi, 2003). Afigura-se decisivo compreender a variação sazonal dos parâmetros fotossintéticos, para modelar a fixação de carbono ao nível do ecossistema. Nos ecossistemas de tipo “savana” i.e. de arvoredos esparsos, como são os montados mediterrânicos torna-se importante estudar como os parâmetros da fotossíntese respondem ao défice hídrico, já que estes ecossistemas são sujeitos a longos períodos de secura estival.

O objectivo deste trabalho versou o efeito das condições ambientais de Verão, tais como o défice hídrico do solo, a elevada capacidade evaporativa da atmosfera, e a temperatura e radiação elevada, na actividade fotossintética da azinheira, *Quercus rotundifolia*, e do sobreiro, *Q. suber*. Pretendeu-se testar a hipótese de que estas condições estivais desfavoráveis podem promover restrições bioquímicas na fotossíntese.

4.2. MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1. Potencial hídrico

As medições do potencial hídrico foram elaboradas nas mesmas folhas/árvores (*Quercus rotundifolia* e *Q. suber*) e com a metodologia já mencionada na secção 3.2.1. Foram medidos os valores do potencial hídrico de base (Ψ_{base}), medido no período de madrugada, do potencial hídrico mínimo (Ψ_{min}), medido ao meio-dia solar, nos dias 23 Agosto de 1999 (Verão), 13 de Outubro de 1999 (Outono) e 19 de Maio de 2000 (Primavera).

4.2.2. Trocas gasosas

Cursos diurnos (1999-2000)

As medições da taxa fotossintética (A) e da condutância estomática (gs) foram efectuadas nas mesmas folhas/árvores e com a metodologia já mencionada na secção 3.2.2. Foram medidos os valores de A e gs em três períodos do dia: manhã (entre as 8:30h e as 10:30h), que coincidem exactamente com o da secção 3.2.2.; ao meio-dia solar (entre as 12:00h e as 14:00h) e à tarde (entre as 16:00h e as 17:30h), durante os dias em que se determinou o potencial hídrico (secção 4.2.1).

Curvas A/ci e A/luz

Realizaram-se curvas de resposta da taxa fotossintética (A) à variação da concentração interna de dióxido de carbono (ci), (A/ci), e curvas de resposta da taxa fotossintética à variação da densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD), (A/luz), em 3 árvores de *Q. rotundifolia* e em três árvores de *Q. suber* (em quatro folhas por árvore) com recurso a um equipamento IRGA portátil, modelo LI-6400 (LI-COR, Nebraska, USA).

Ambas as curvas, A/ci e A/luz, foram elaboradas em duas épocas distintas, no Verão (Agosto-Setembro) e no Outono (Novembro-Dezembro) de 1999. Note-se que, em termos gerais e para ambas as espécies, o potencial hídrico de base (Ψ_{base}) foi cerca

de -0.15 MPa no Outono e de -1.5 MPa no Verão (Fig. 4.1). Ambas as curvas foram realizadas apenas no período da manhã, para evitar o fecho dos estomas no período da tarde, e que pode conduzir a erros na determinação dos parâmetros que abaixo se descrevem (Pereira *et al.*, 1987; Franks *et al.*, 1997).

Durante a execução das medições manteve-se o interior da câmara de medição do IRGA em condições ambientais controladas, com a temperatura do ar de $25 \pm 2^\circ \text{C}$ e a humidade relativa de $60 \pm 5 \%$. Na realização das curvas A/ci fixou-se a PPFD (fornecida pelo sistema de iluminação (Li-6400-02B, *LICOR*, Nebraska, USA) em $1500 \mu\text{mol}$ de fotões $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e fez-se variar crescentemente a concentração interna de CO_2 (de 5, 10, 20, 36, 60, 100 até 120 Pa), através de um sistema de “injecção de dióxido de carbono”. Nas curvas A/luz a concentração de CO_2 na câmara permaneceu em $1500 \mu\text{mol}$ fotões $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, enquanto se fez aumentar passo a passo a PPFD, desde zero a 50, 100, 200, 500, 1000, 1500 até $2000 \mu\text{mol}$ de fotões $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

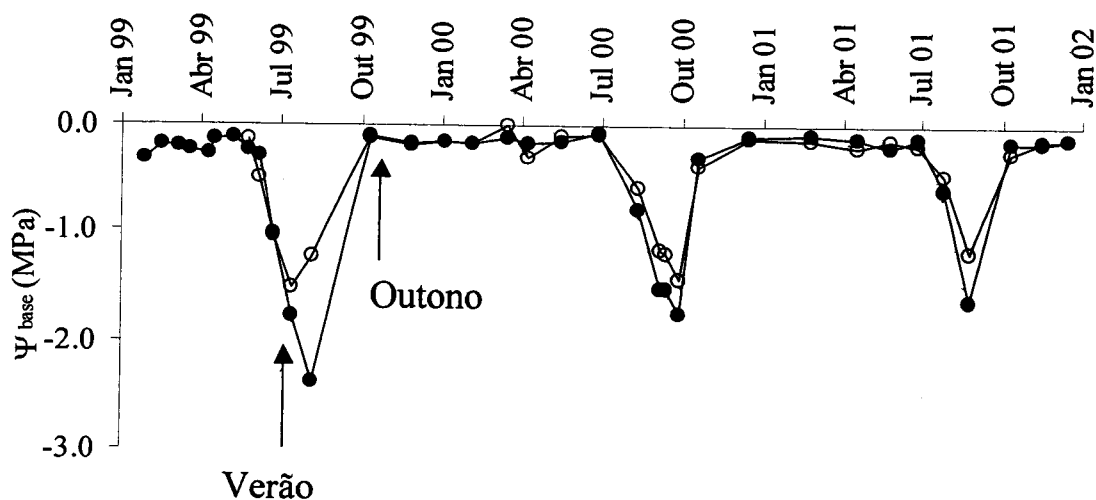


Figura 4.1 – Potencial hídrico de base (ψ_{base}) entre 1999 e 2001 em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*. Os pontos representam o valor médio ($n = 4$) e as barras verticais (não visíveis à escala do gráfico) os respectivos erros-padrão. As setas apontam para os períodos de realização de curvas A/ci e A/luz.

Análise das curvas A/ci – Modelo de Farquhar *et al.* (1980)

A taxa máxima de carboxilação ($V_{c_{max}}$), a taxa máxima de transporte de electrões (J_{max}), a taxa de respiração (R_d) e a velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}), foram determinadas a partir do modelo proposto por Farquhar *et al.* (1980) e Farquhar e von Caemmerer (1982) com modificações por Sharkey (1985). Segundo este modelo bioquímico da fotossíntese, a taxa fotossintética (A) é o resultado da taxa de carboxilação (V_c), à qual se subtrai o efeito da foto-respiração (V_o), uma vez que neste processo se forma uma molécula de CO_2 por duas reacções de oxigenação, e a respiração mitocondrial (R_d) (equação 4.1).

$$A = V_c - 0.5V_o - R_d \quad \text{ou} \quad A = V_c \left(1 - \frac{\Gamma}{c_i} \right) - R_d \quad \text{Eq. 4.1}$$

em que V_c é a taxa de carboxilação e V_o é a taxa de oxigenação da ribulose 1,5-bifosfato-carboxilase-oxigenase (Rubisco); R_d a respiração mitocondrial; Γ o ponto de compensação da fotossíntese ou seja, a concentração de CO_2 para a qual a fotossíntese iguala a foto-respiração ($V_c = 2V_o$) e c_i a pressão parcial de CO_2 nos espaços intercelulares.

A taxa de carboxilação (V_c) é determinada pelo valor mínimo das seguintes taxas de carboxilação seja $V_c = \min \{W_c, W_j, W_p\}$,

- W_c a taxa de carboxilação quando limitada pela quantidade e propriedades cinéticas da Rubisco e expressa como na equação 4.2.

- W_j a taxa de carboxilação quando limitada pela regeneração de RuBP e expressa como na equação 4.3.

- W_p a taxa de carboxilação quando limitada pela velocidade de utilização de trioses fosfato e expressa como na equação 4.4.

$$W_c = V_{c_{max}} \cdot \frac{c_i - \Gamma}{c_i + K_c \cdot \left(1 + \frac{O_i}{K_o} \right)} \quad \text{Eq. 4.2}$$

Sendo $V_{c_{\max}}$ a taxa máxima de carboxilação; K_c e K_o , as constantes de Michaelis-Menten para a reacção de carboxilação e de oxigenação, respectivamente e O_i a pressão parcial de O_2 .

Na equação 4.3, a letra J assinala a taxa de transporte de electrões, onde figuram também os dois parâmetros c_i e Γ^* já referidos.

$$W_j = \frac{J}{\left[4 \left(\frac{1 + 2\Gamma}{c_i} \right) \right]} \quad \text{Eq. 4.3}$$

A taxa de transporte de electrões (J) é expressa considerando que são necessários 4 electrões para a reacção de carboxilação (V_c) ou para a reacção de oxigenação (V_o)

$$J = 4 (V_c + V_o) \quad \text{Eq. 4.3.1}$$

Por outro lado, na equação 4.4, V_{TPU} representa a velocidade de utilização de trioses fosfato em que $V_{TPU} = \frac{(A + R_d)}{3}$, sendo A a taxa de fotossíntese e R_d a respiração.

$$W_p = \frac{3V_{TPU}}{\left(1 - \frac{\Gamma^*}{c_i} \right)} \quad \text{Eq. 4.4}$$

É de salientar que Γ^* varia entre os organismos fotossintéticos, embora seja relativamente constante nas plantas superiores (Bainbridge *et al.*, 1995). Nesta última situação Γ^* é definido pela especificidade da Rubisco para o CO_2 relativamente ao O_2 (CO_2 e O_2 competem pelos centros activos da enzima) tal como na equação 4.4.1.

$$\Gamma^* = \frac{0.5O}{\tau} \quad \text{Eq. 4.4.1}$$

em que τ é o factor de especificidade da Rubisco, determinado em função das taxas máximas de carboxilação e oxigenação antes indicadas, sendo $\tau = \frac{V_{c_{\max}} K_o}{V_{o_{\max}} K_c}$.

Cálculo dos parâmetros fotossintéticos e da respiração a partir das curvas A/ci

Para determinar estes parâmetros a partir das curvas A/ci é necessário obter valores de taxa fotossintética nas três fases da curva (Figs. 4.2 e 4.3) (Long e Bernacchi, 2003): i) fase de limitação da fotossíntese pela Rubisco; ii) fase de limitação da fotossíntese pela regeneração de ribulose 1,5-bifosfato (RubP) e iii) fase de limitação da fotossíntese pela velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}). Quando não há limitação pela V_{TPU} , a curva é formada apenas pelas outras duas fases.

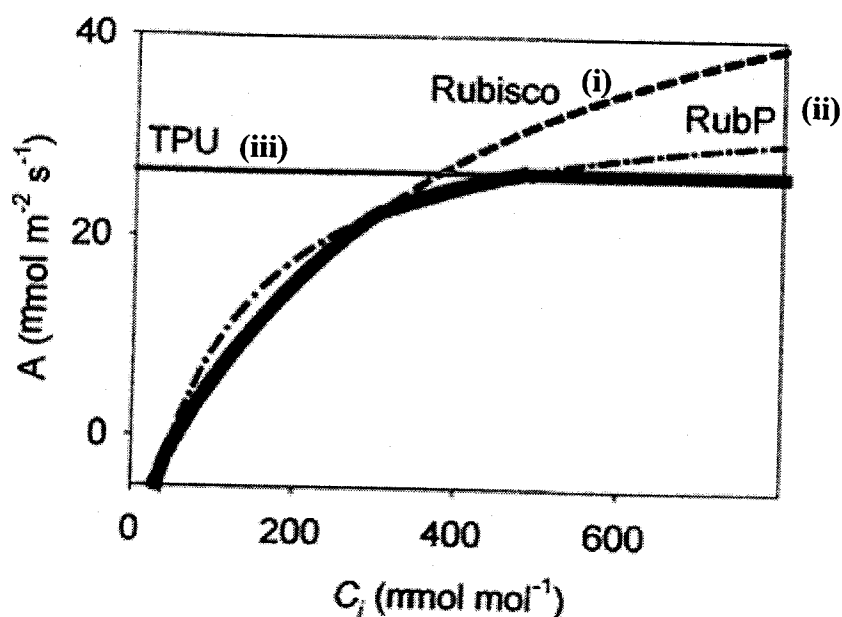


Figura 4.2. Curva A/ci. Taxas fotossintéticas quando limitadas pela actividade da ribulose 1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco), regeneração de ribulose 1,5-bifosfato (RubP) e velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}). A taxa fotossintética encontra-se representada pela linha mais espessa a cheio (Adaptado de Long e Bernacchi, 2003).

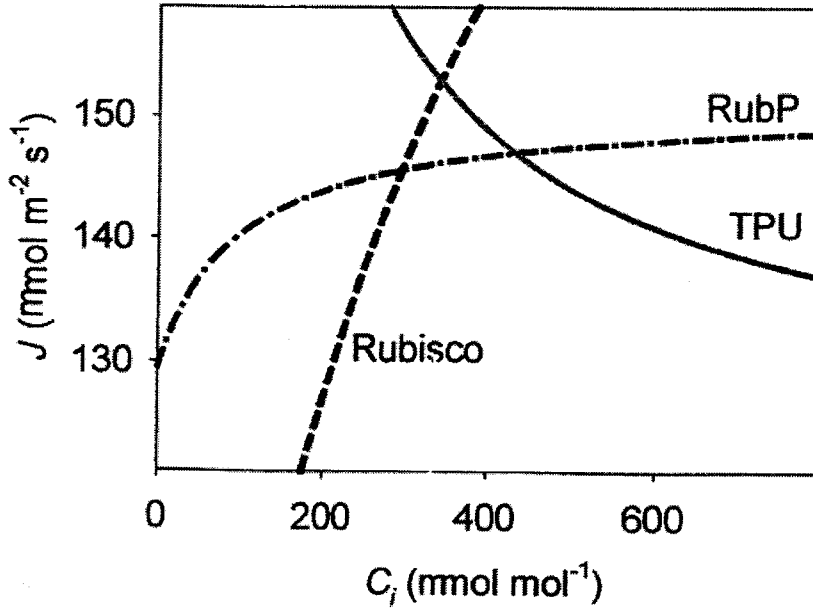


Figura 4.3. Curvas de limitação da fotossíntese pela actividade da ribulose 1,5-bifosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco), regeneração de ribulose 1,5-bifosfato (RubP) e utilização de trioses fosfato (V_{TPU}). A taxa fotossintética é determinada pelo mínimo das três funções (Adaptado de Long e Bernacchi, 2003).

Velocidade de carboxilação máxima e de respiração

Os valores de velocidade de carboxilação máxima ($V_{c_{max}}$) e de respiração R_d foram estimados a partir dos valores de taxa fotossintética (A) e concentração de CO_2 interna (c_i) menores que 20 Pa, a que corresponde a fase linear da curva A/c_i , em que A é apenas limitada pela Rubisco (quando a PPFD é saturante).

Substituindo V_c da equação 4.1 por W_c (para valores menores que 20 Pa, considerando-se a limitação de A pela taxa de carboxilação pela Rubisco) obtém-se:

$$A = W_c \left(1 - \frac{\Gamma^*}{c_i} \right) - R_d \quad \text{Eq. 4.5}$$

$$\text{ou} \quad A = f' (V_{c_{max}}) - R_d \quad \text{Eq. 4.6}$$

$$\text{em que } f' = \frac{c_i - \Gamma^*}{c_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o} \right)} \quad \text{Eq. 4.7}$$

O ajustamento de A em relação a ci nesta fase linear da curva A/ci é feito em relação às duas variáveis ($V_{c_{max}}$ e R_d), figurando $V_{c_{max}}$ como o declive e sendo R_d o ponto de intercepção no eixo das ordenadas.

Taxa máxima de transporte de electrões

O valor da taxa máxima de electrões (J_{max}) foi estimado a partir dos valores de taxa fotossintética (A) e concentração de CO_2 interna (ci) maiores que 20 Pa. Substituindo Vc da equação 4.1 por Wj (para valores superiores a 20 Pa, considerando-se a limitação de A pela regeneração de RuBP) obtém-se:

$$A = W_j \left(1 - \frac{\Gamma^*}{ci} \right) - R_d \quad \text{Eq. 4.8}$$

$$\text{ou } A = g'(J) - R_d \quad \text{Eq. 4.9}$$

$$\text{Em que } g' = \frac{ci - \Gamma^*}{4.5ci + 10.5\Gamma^*} \quad \text{Eq. 4.10}$$

Verifica-se que quando a PPFD é saturante (tal como aconteceu neste trabalho) J é igual a J_{max} . O ajustamento de A em relação a ci nesta fase da curva é feito em relação às duas variáveis (J e R_d), figurando J como o declive e sendo R_d o ponto de intercepção no eixo das ordenadas.

Velocidade de utilização de trioses fosfato

A limitação da taxa fotossintética (A) pela velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}) implica que A não aumenta, ou diminui mesmo, quando aumenta a concentração de CO_2 interna (ci)

$$V_{TPU} = \frac{(A + R_d)}{3}$$

Para a estimativa dos parâmetros fotossintéticos citados ($V_{c_{max}}$, J_{max} , R_d e V_{TPU}) utilizou-se um programa criado em *MS Excell*, cedido gentilmente por João Maroco¹

¹ Departamento de Estatística, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, Lisboa

Correcção dos parâmetros fotossintéticos em função da temperatura

As constantes de Michaelis-Menten ($K_{c(25^{\circ}\text{C})} = 40.4 \text{ Pa}$ e $K_{o(25^{\circ}\text{C})} = 24.8000 \text{ Pa}$) e Γ^* foram corrigidas para a temperatura de acordo com Harley *et al.* (1992) em que:

valor corrigido (para cada parâmetro) = valor à temperatura de referência $\exp(c \cdot \Delta E_a / (RT))$, sendo c , o valor característico para cada parâmetro, E_a , a energia de activação, R , a constante dos gases ideais e T a temperatura absoluta.

Determinação da limitação estomática à fotossíntese

Farquhar e Sharkey (1982) sugerem um método simples para a determinação da contribuição dos estomas na limitação à fotossíntese (RSL) a partir das curvas A/c_i ajustadas.

Para tal, é necessário considerar a taxa fotossintética em condições de CO_2 ambiente (c_a), quando $c_i < c_a$, e a taxa fotossintética em condições de ausência de limitação à entrada do CO_2 pelos estomas, em que $c_i = c_a$, de acordo com a equação 4.11.

$$RSL = \frac{A_{c_i=35\text{Pa}} - A_{c_a=35\text{Pa}}}{A_{c_i=35\text{Pa}}} 100\% \quad \text{Eq. 4.11}$$

em que $A_{c_i} = 35 \text{ Pa}$ é a taxa fotossintética para concentração intercelular de CO_2 (c_i) igual a 35 Pa; $A_{c_a} = 35 \text{ Pa}$ é a taxa fotossintética para concentração ambiente de CO_2 (c_a) igual a 35 Pa. Neste trabalho utilizou-se $c_a = 36 \text{ Pa}$ e $c_i = 36 \text{ Pa}$.

Análise das curvas A/luz

Através das curvas A/luz determinou-se a eficiência quântica aparente (Φ) e a taxa fotossintética máxima (A_{maxc}). O parâmetro Φ define a eficiência com que a luz é convertida em produtos da fotossíntese (n° de moles de carbono fixados por n° de moles de fótons incidentes) a partir do declive da fracção linear da curva A/luz .

De acordo com Harley *et al.*, (1986) e Hogan *et al.*, (1996) as curvas de resposta da fotossíntese à luz são descritas pela seguinte função não linear:

$$A = \frac{\Phi PPFD}{\sqrt{\left(1 + \frac{\Phi^2 PPFD^2}{A_{\max}^2}\right)}} - R_d$$

sendo A a taxa fotossintética, PPFD a densidade de fluxo fotónico, $A_{\max}$ a taxa fotossintética máxima, Φ a eficiência quântica aparente e R_d a respiração à luz (excluindo a foto-respiração).

Para cada curva de A/luz medida foi ajustada uma curva segundo a equação anterior e determinados os parâmetros Φ , $A_{\max}$ e R_d por regressão. Para o efeito foi usado o programa *SigmaPlot* (*Systat software*, Inc, USA, versão, 8.0).

4.2.3. Análises foliares: estruturais e bioquímicas

As amostras para os parâmetros que se seguem foram colhidas nos dois períodos (Verão e Outono de 1999) em que se realizaram as curvas de resposta da fotossíntese ao CO_2 e à luz (A/ci e A/luz), usando três árvores por espécie (*Q. rotundifolia* e *Q. suber*).

Área foliar específica

Recolheram-se 30 folhas por árvore. Foram sempre seleccionadas folhas que se formaram no ano em curso e localizadas em ramos vizinhos às folhas utilizadas nas curvas A/ci. Depois de colhidas, as folhas foram de imediato colocadas em malas térmicas com termo-refrigeradores, para evitar perda de peso, sobretudo por respiração, e assim foram transportadas para o laboratório. Foram retirados os pecíolos às folhas e medidas as respectivas áreas foliares num medidor portátil de área foliar modelo LI-3000A, com uma plataforma de bancada modelo LI-3050A ambos da LI-COR. Posteriormente, as folhas foram colocadas a secar numa estufa a 80°C durante 48h, período após o qual foi obtido o seu peso seco numa balança (Mettler, Toledo PB 3002) com precisão de 4 casas decimais.

Actividade da Rubisco

A actividade da Rubisco foi determinada nas mesmas três árvores por cada espécie (*Q. rotundifolia* e *Q. suber*), nas quais se efectuaram as medições das trocas gasosas e

realizaram as curvas A/ci e A/luz. Por cada árvore foram amostradas quatro folhas, nas quais se realizaram as curvas A/ci. De cada folha retiraram-se, ao meio do dia solar, quatro discos foliares com 0.8 cm de diâmetro, os quais constituíram uma amostra. As amostras foram de imediato colocadas em azoto líquido (-80°C) e posteriormente guardados numa arca ultracongeladora (-80°C). A actividade da Rubisco foi medida seguindo a metodologia proposta por Leegood (1993) no Laboratório de Ecofisiologia Molecular do Instituto de Tecnologia Química e Biológica (ITQB) de Lisboa.

Hidratos de carbono não estruturais

A concentração de hidratos de carbono nas folhas foi determinada nas mesmas três árvores por cada espécie (*Q. rotundifolia* e *Q. suber*) nas quais se efectuaram as medições das trocas gasosas e realizaram as curvas A/ci e A/luz. Por cada árvore foram amostradas quatro folhas, anexas às utilizadas na realização de curvas A/ci e A/luz. De cada folha retiraram-se, ao meio-dia solar, seis discos foliares com 0.6 cm de diâmetro, os quais constituíram uma amostra. As amostras foram de imediato colocadas em azoto líquido (-80°C) e posteriormente guardadas numa arca ultracongeladora (-80°C). Os hidratos de carbono solúveis e insolúveis (amido) foram, após hidrólise com ácido, quantificados a partir de uma reacção colorimétrica, usando antrona como reagente (Robyt e White, 1990). Neste processo aplica-se etanol (70%, v/v) para extrair os hidratos de carbono solúveis do macerado foliar, enquanto que os hidratos de carbono insolúveis são hidrolizados pelo ácido clorídrico (1.1%, v/v) aplicado durante 30 minutos a 95°C. A concentração de hidratos de carbono nos extractos é determinada, após a reacção com a antrona, por medição da absorvância da solução a 625 nm, recorrendo à comparação com uma recta de calibração previamente conhecida. A quantificação dos hidratos de carbono foi realizada no Departamento de Engenharia Florestal do Instituto Superior de Agronomia em Lisboa.

Azoto foliar

A concentração de azoto nas folhas foi determinada nas mesmas três árvores por cada espécie (*Q. rotundifolia* e *Q. suber*) nas quais se efectuaram as medições das trocas gasosas e realizaram as curvas A/ci e A/luz. Por cada árvore foram amostradas entre 20 e 30 folhas, anexas às utilizadas na realização de curvas A/ci e A/luz (i.e. folhas do mesmo ramo e ano). Retiraram-se os pecíolos das folhas e o material vegetal foi colocado a secar numa estufa a 80°C durante 48h; depois foi finamente moído e passado por um crivo de malha 0.5 mm para análise posterior. O teor de azoto total foi determinado num analisador automático de azoto (Leco, modelo FP-528, USA) com base no método de Kjeldahl (Bremner e Mulvaney, 1982). A quantificação do azoto foliar foi realizada no Laboratório de Nutrição Animal do Instituto de Ciências Agrárias Mediterrânicas (ICAM) nas instalações da Universidade de Évora.

Clorofila

A concentração de clorofila nas folhas foi determinada nas mesmas três árvores por cada espécie (*Q. rotundifolia* e *Q. suber*) nas quais se efectuaram as medições das trocas gasosas e realizaram as curvas A/ci e A/luz. Por cada árvore foram amostradas quatro folhas, anexas às utilizadas na realização de curvas A/ci e A/luz. De cada folha retiraram-se, ao meio do dia solar, seis discos foliares de 0.6 cm de diâmetro, os quais constituíram uma amostra. As amostras foram guardadas a 4°C (no frigorífico) e a quantificação das clorofilas procedeu-se nas 48h seguintes. O teor de clorofila foi determinado espectrofotometricamente, registando para tal a absorvância a 645 nm e 663 nm dos extractos vegetais em solução aquosa de acetona (80%), e utilizando as equações propostas por Arnon (1949). Para evitar a conversão de clorofilas noutros pigmentos como sejam as feofitinas, adicionou-se carbonato de magnésio à solução de extracção da clorofila (Lichtenthaler, 1987).

4.2.4. Tratamento estatístico dos dados

A estatística descritiva foi efectuada conforme descrito em 3.2.3. Os efeitos da espécie, das datas de medição e respectiva interacção nos parâmetros determinados neste trabalho, foram também efectuados conforme descrito em 3.2.3.

Ajustaram-se modelos de regressão não linear entre a densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD) e a taxa de assimilação de carbono (A)

$$(A = \Phi \text{PPFD} / \sqrt{1 + \Phi^2 \text{PPFD}^2 / A_{\text{maxc}}^2}) - R_d$$

(ci) e A. Os ajustamentos dos modelos foram efectuados com o citado programa *SigmaPlot*. Os modelos foram considerados válidos quando $P < 0.05$. A estimativa dos parâmetros fotossintéticos do modelo proposto por Farquhar *et al.* (1980) e Farquhar e von Caemmerer (1982) com modificações por Sharkey (1985) (V_{cmax}^2 , J_{max}^3 , R_d^4 e V_{TPU}^5) foi efectuada no já referido módulo programado em *MS Excell*.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Variação sazonal da condutância estomática e taxa fotossintética

O potencial hídrico de base (Ψ_{base}) não diferiu, para cada espécie, entre o Outono (13 de Outubro de 1999) e a Primavera (19 de Maio de 2000) ($P > 0.05$), tendo sido menor no Verão (23 de Agosto de 1999) ($P < 0.05$) relativamente às duas outras estações (Tabela 4.I). No Verão, o Ψ_{base} dependeu da espécie, tendo sido mais elevado em *Q. rotundifolia* relativamente a *Q. suber* ($P < 0.05$). A Figura 4.4. representa a evolução diária da taxa fotossintética (A) e da condutância estomática (gs) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* com valores da manhã, do meio-dia e da tarde, no Verão (23 de Agosto de 1999), Outono (13 de Outubro de 1999) e na Primavera (19 de Maio de 2000). Verificou-se que gs e A

² V_{cmax} Velocidade de carboxilação máxima

³ J_{max} , taxa máxima de transporte de electrões

⁴ R_d , respiração

⁵ V_{TPU} , velocidade de utilização de trioses fosfato

variaram paralelamente em ambas as espécies ao longo do dia. Os valores máximos de gs e A registaram-se, em todas as estações, na medição da manhã.

Tabela 4.I. Potencial hídrico de base (Ψ_{base}) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* no Verão (23 de Agosto de 1999), Outono (13 de Outubro de 1999) e na Primavera (19 de Maio de 2000). Os valores são médias ($n = 12$ a $16 \pm$ erro padrão da média). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni.

Espécie	Estação	Ψ_{base} (MPa)
<i>Q. rotundifolia</i>	Primavera	-0.10 ± 0.00 a
	Verão	-1.16 ± 0.02 b
	Outono	-0.09 ± 0.00 a
<i>Q. suber</i>	Primavera	-0.13 ± 0.01 a
	Verão	-1.48 ± 0.03 c
	Outono	-0.10 ± 0.07 a

A condutância estomática e a fotossíntese apresentaram valores baixos durante todo do dia no Verão, apenas ligeiramente superiores na medição da manhã, gs de $0.110 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Q. rotundifolia* e de $0.060 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Q. suber* e A de $4.21 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Q. rotundifolia* e $2.62 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Q. suber*. No Outono, observou-se, em ambas as espécies, uma recuperação de gs, para cerca de duas vezes mais, e de A, para cerca de quatro vezes mais, em relação ao Verão anterior. Nesta estação do ano, gs foi de $0.199 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Q. rotundifolia* e de $0.115 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Q. suber*; enquanto que A foi de $15.24 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Q. rotundifolia* e de $10.23 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Q. suber*. Na Primavera seguinte gs e A não atingiram os valores do Outono. De salientar que as medições da Primavera foram efectuadas em folhas jovens, em ambas as espécies, o que poderá justificar os valores de gs e A menores nesta altura do ano.

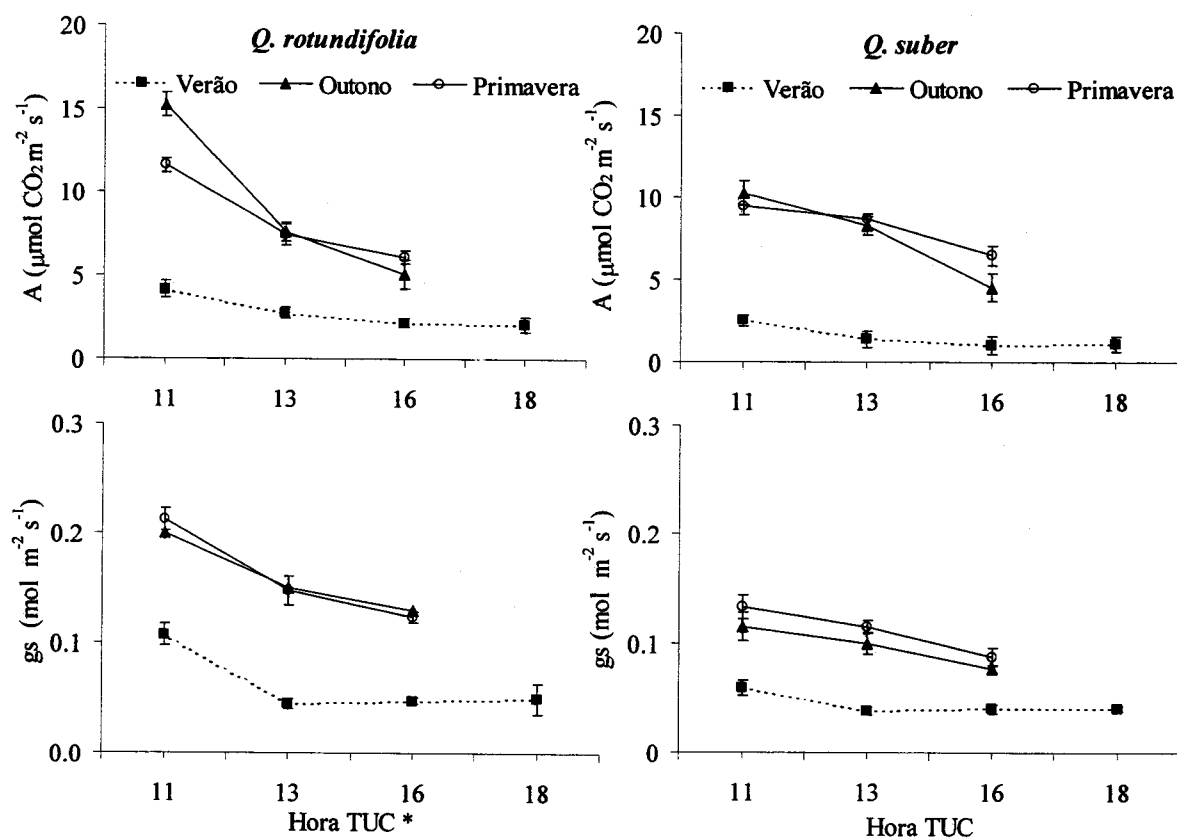


Figura 4.4. Cursos diurnos de taxa fotossintética (A) e condutância estomática (gs), em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*, no Verão (23 de Agosto de 1999), Outono (13 de Outubro de 1999) e na Primavera (19 de Maio de 2000). Cada ponto corresponde ao valor médio ($n = 12$) e as barras verticais (por vezes não representáveis à escala do gráfico) aos respectivos erros-padrão.

* TUC, Tempo Universal Coordenado segundo meridiano de Greenwich.

4.3.2. Parâmetros fotossintéticos

Os parâmetros; velocidade de carboxilação máxima ($V_{c_{max}}$), taxa máxima de transporte de electrões (J_{max}) velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}) e respiração (R_d) variaram, em ambas as espécies, com a época do ano (Verão e Outono) (Tabela 4.II e Fig. 4.5). No Verão, $V_{c_{max}}$, decresceu 33% e 26%, J_{max} , decresceu 20% e 17% e V_{TPU} decresceu 58% e 63%, respectivamente na azinheira e sobreiro, em relação ao Outono ($P < 0.01$ e $P < 0.05$) enquanto que R_d foi mais elevada ($P < 0.01$) no Verão, aumentou 3.7 e 1.8 vezes, respectivamente na azinheira e sobreiro. No Verão, a limitação pela utilização de trioses fosfato (V_{TPU}) constituiu, em ambas as espécies, a função limitante da taxa de

assimilação (Fig. 4.6 e 4.7); enquanto que no Outono, a regeneração de RuBP constituiu também uma função limitante da taxa de assimilação. A limitação estomática relativa (RSL) foi nas duas espécies mais elevada no Verão do que no Outono ($P < 0.05$) (Tabela 4.II). O sobreiro apresentou maior $V_{c_{max}}$ do que a azinheira ($P < 0.01$), em ambas as épocas do ano; no entanto, não se verificaram diferenças entre as duas espécies relativamente aos parâmetros J_{max} , V_{TPU} e R_d .

Tabela 4.II. Parâmetros fotossintéticos: velocidade máxima de carboxilação ($V_{c_{max}}$), transporte máximo de electrões (J_{max}), respiração mitocondrial (R_d), velocidade de utilização de trioses fostato (V_{TPU}) e limitação estomática relativa (RSL, %), em *Q. rotundifolia* e em *Q. suber*, no Verão e no Outono de 1999. Os valores foram obtidos a partir do modelo de Farquhar *et al.* (1980) com modificações por Sharkey (1985) para cada curva A/ci ajustada com $R^2 > 0.99$ e correspondem a médias ($n = 12$) $\pm$ erro padrão da média. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni.

Estação	$V_{c_{max}}$ $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	J_{max} $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	R_d $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	V_{TPU} $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	RSL %
<i>Quercus rotundifolia</i>					
Verão	31.96 $\pm$ 2.27 a	100.80 $\pm$ 6.33 a	2.34 $\pm$ 0.36 a	2.68 $\pm$ 0.29 a	39.5 $\pm$ 1.3 a
Outono	47.91 $\pm$ 1.27 b	125.20 $\pm$ 7.61 b	0.63 $\pm$ 0.17 b	6.41 $\pm$ 0.11 b	25.2 $\pm$ 2.2 b
<i>Quercus suber</i>					
Verão	40.63 $\pm$ 2.61 b	103.14 $\pm$ 12.46 a	2.27 $\pm$ 0.27 a	2.27 $\pm$ 0.27 a	39.7 $\pm$ 1.5 a
Outono	54.64 $\pm$ 3.93 c	125.82 $\pm$ 8.65 b	1.26 $\pm$ 0.34 b	6.20 $\pm$ 0.30 b	29.9 $\pm$ 2.4 b
ANOVA (dois factores)	$V_{c_{max}}$	J_{max}	R_d	V_{TPU}	RSL
Espécie	F = 6.783	F = 0.009	F = 0.154	F = 1.292	F = 0.265
	P < 0.01	P > 0.05	P > 0.05	P > 0.05	P > 0.05
Data	F = 33.858	F = 5.484	F = 30.149	F = 198.331	F = 31.367
	P < 0.01	P < 0.05	P < 0.01	P < 0.01	P < 0.01
Espécie x Data	F = 1.485	F = 0.021	F = 0.445	F = 0.142	F = 0.170
	P > 0.05	P > 0.05	P > 0.05	P > 0.05	P > 0.05

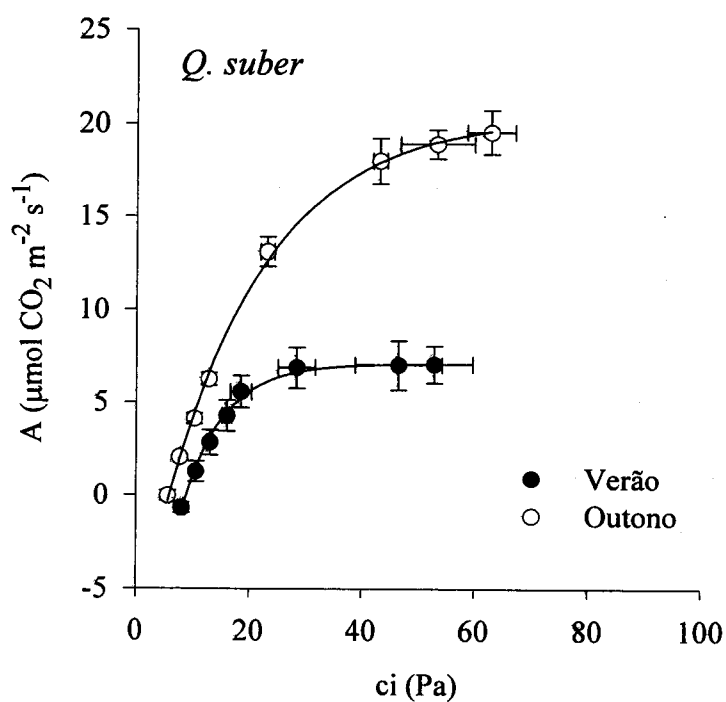
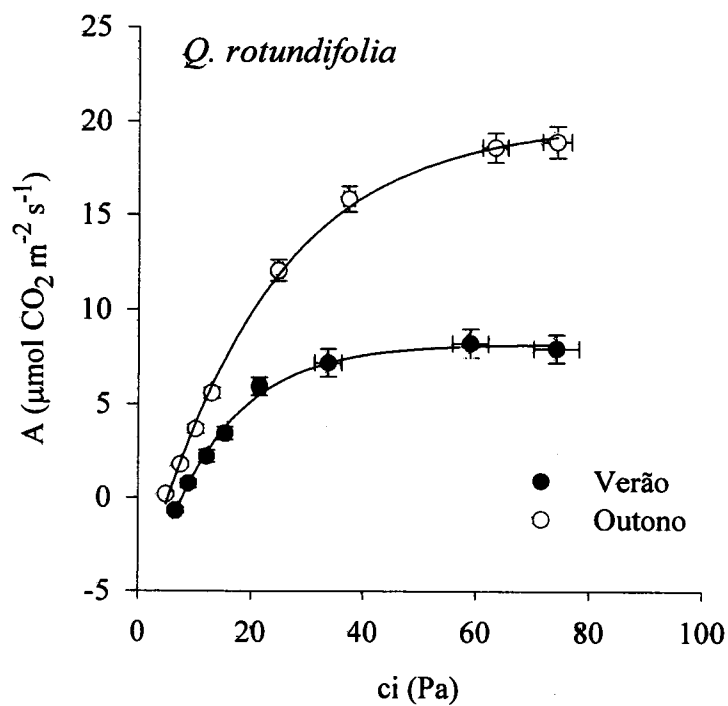


Figura 4.5. Curvas de respostas da taxa de assimilação ao CO₂ intercelular (ci) em azinheira, *Q. rotundifolia*, e em sobreiro, *Q. suber*, no Verão e Outono. Cada ponto corresponde ao valor médio (n = 10 a 12) e as barras aos respectivos erros-padrão. As curvas foram ajustadas segundo o modelo proposto por Farquhar *et al.* (1980) com modificações por Sharkey (1985) (descrito no ponto 4.2.2) em que $R^2 > 0.99$ do ajustamento para cada curva.

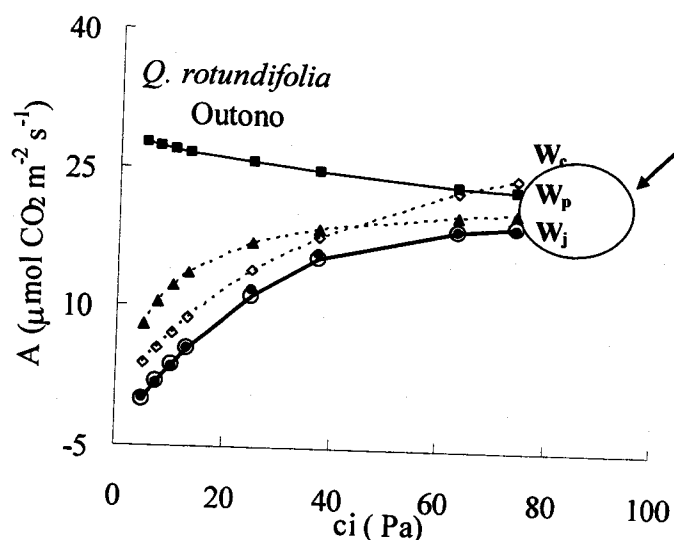
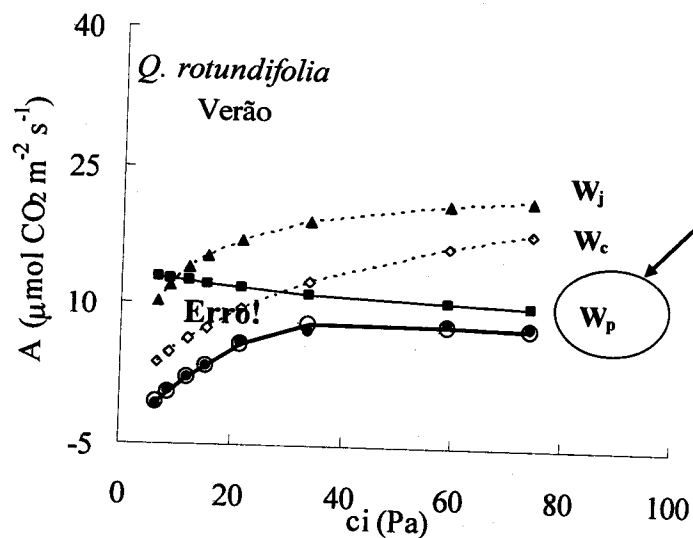


Figura 4.6. Resposta da taxa de assimilação (A) à concentração interna de CO_2 (c_i), valores medidos ($\bullet$) e valores ajustados ($\circ$) no Verão e no Outono em azinheira *Q. rotundifolia*. A taxa de assimilação ajustada é uma função dos mínimos da taxa de carboxilação (W_c), taxa de regeneração de RubP (W_j) e da taxa de utilização de trioses fosfato (W_p). Todos os modelos ajustados têm $R^2 > 0.99$. Os pontos traçam uma curva representativa para cada período do ano (Verão e Outono), cujos valores médios ($n = 12$) estão na Tabela 4.II. As setas apontam para a função limitante da taxa de assimilação para os valores máximos de c_i .

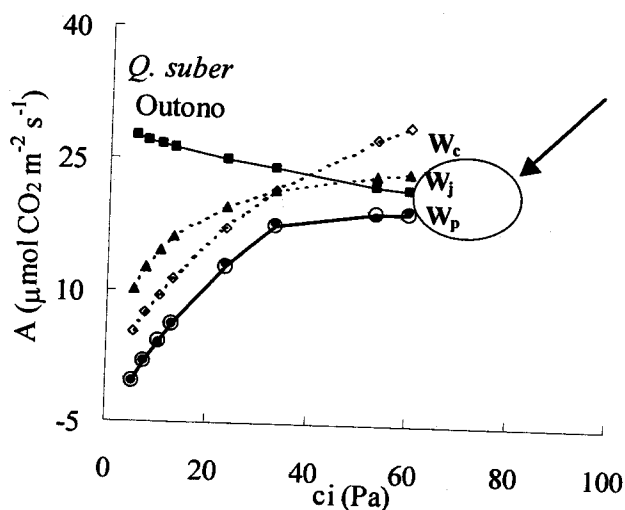
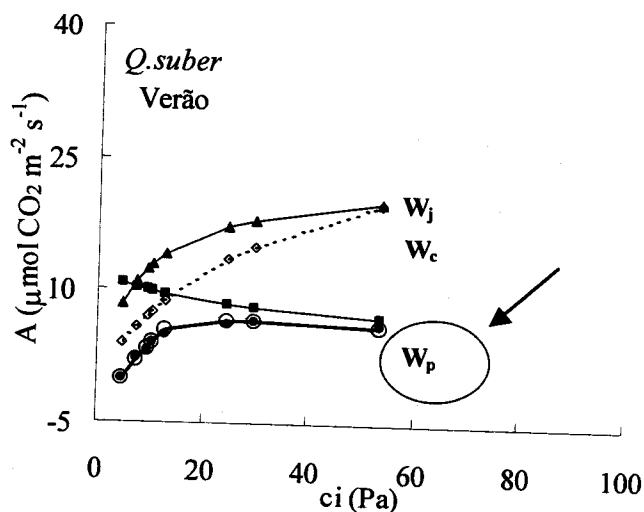


Figura 4.7. Resposta da taxa de assimilação (A) à concentração interna de CO_2 (c_i), valores medidos ($\bullet$) e valores ajustados ($\circ$) no Verão e no Outono em sobreiro *Q. suber*. A taxa de assimilação ajustada é uma função dos mínimos da taxa de carboxilação (W_c), taxa de regeneração de RubP (W_j) e da taxa de utilização de trioses fosfato (W_p). Todos os modelos ajustados têm $R^2 > 0.99$. Os pontos traçam uma curva representativa para cada período do ano (Verão e Outono), cujos valores médios ($n = 12$) estão na Tabela 4.II. As setas apontam para a função limitante da taxa de assimilação para os valores máximos de c_i .

4.3.3. Actividade da Rubisco, estrutura e composição química da folha

Os resultados da ANOVA (dois factores) mostram que a data de medição (Verão ou Outono) e a espécie determinaram diferenças significativas ($P < 0.01$, Tabelas 4.III e 4.IV) na actividade da Rubisco (apenas a data), no teor de azoto, de açúcares solúveis e amido, nas folhas. Enquanto que na área foliar específica (SLA) e no teor de clorofila apenas a espécie determinou uma diferença significativa ($P > 0.05$, Tabelas 4.III e 4.IV).

Tabela 4.III. Resultados do teste estatístico ANOVA (a dois factores) para os parâmetros: actividade da Rubisco, clorofila foliar total e azoto.

	Actividade Rubisco	Clorofila total	Azoto
Espécie	F = 2.63 P > 0.05	F = 23.32 P < 0.01	F = 180.74 P < 0.01
Data	F = 30.09 P < 0.01	F = 9.48 P > 0.05	F = 201.53 P < 0.01
Espécie x Data	F = 3.37 P > 0.05	F = 0.02 P > 0.05	F = 11.36 P < 0.01

Tabela 4.IV. Resultados do teste estatístico ANOVA (a dois factores) para os parâmetros: açúcares solúveis, amido e área foliar específica (SLA).

	Açúcares solúveis	Amido	Área foliar específica (SLA)
Espécie	F = 30.68 P < 0.01	F = 68.54 P < 0.01	F = 36.449 P < 0.01
Data	F = 35.89 P < 0.01	F = 89.00 P < 0.01	F = 1.170 P > 0.05
Espécie x Data	F = 12.56 P < 0.01	F = 18.98 P < 0.01	F = 1.128 P < 0.05

A actividade da Rubisco e o teor de azoto foram menores, em ambas as espécies, no Verão em contraste com o Outono (Fig.4.8). A azinheira apresentou maior actividade da Rubisco (apenas no Outono), teor em clorofila e em azoto nas folhas relativamente ao sobreiro ($P < 0.05$).

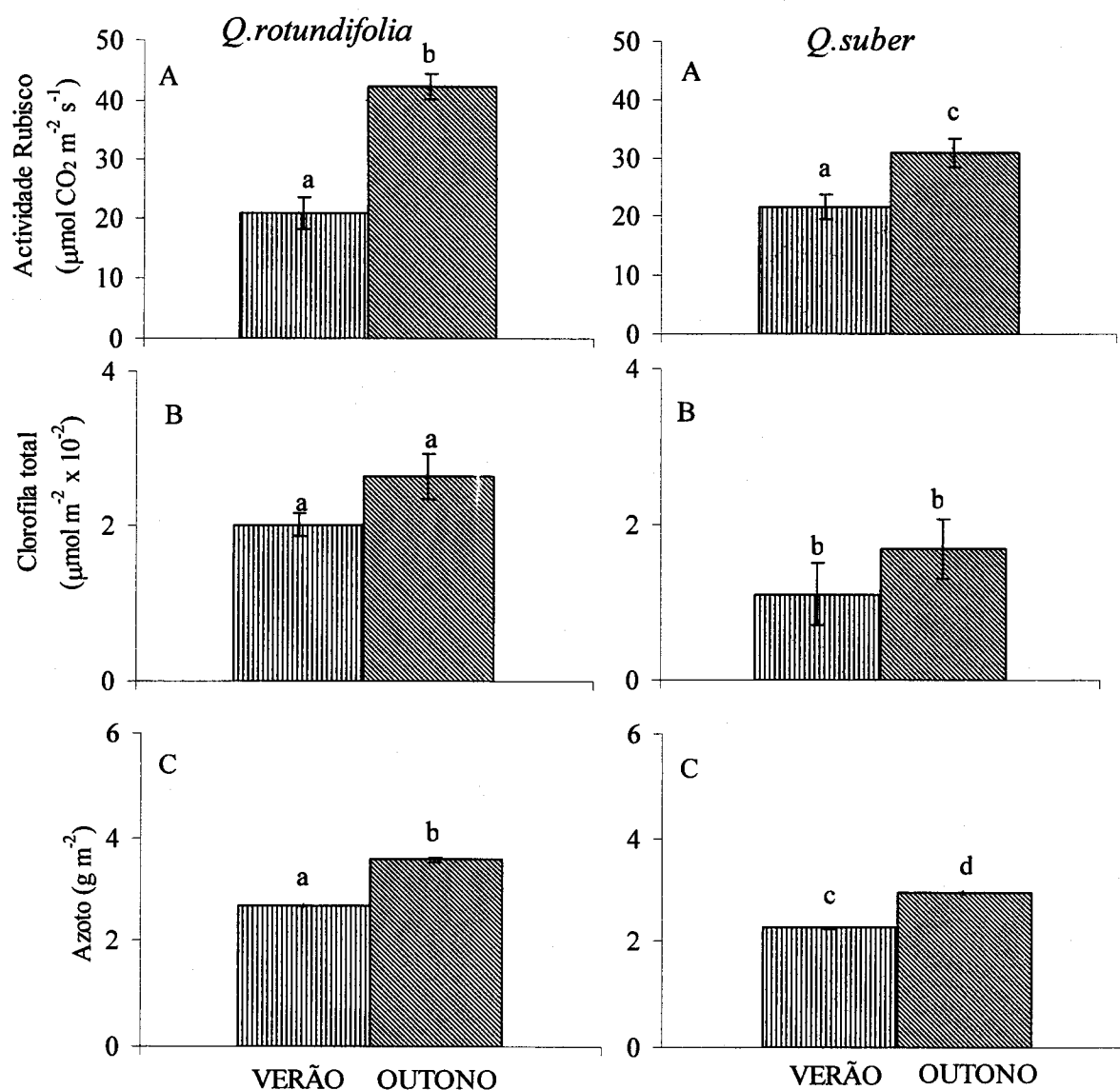


Figura 4.8. As colunas representam: **A**, actividade da Rubisco. **B**, clorofila total e **C**, azoto em folhas de *Q. rotundifolia* e *Q. suber* durante o Verão 1999 (riscas verticais) e Outono 1999 (riscas inclinadas). As barras representam os erros padrões das médias (n=12). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni (Tabela 4.III).

Os teores em açúcares solúveis e em amido foram também menores, para ambas as espécies, no Verão comparativamente ao Outono (Fig. 4.9). Em ambas as datas de medição (Outono e Verão) a azinheira apresentou teores de açúcares solúveis e de amido mais elevados relativamente ao sobreiro ($P < 0.05$). Todavia, a azinheira apresentou menor SLA relativamente ao sobreiro, para os períodos de Verão e de Outono ($P < 0.05$) (Fig. 4.9).

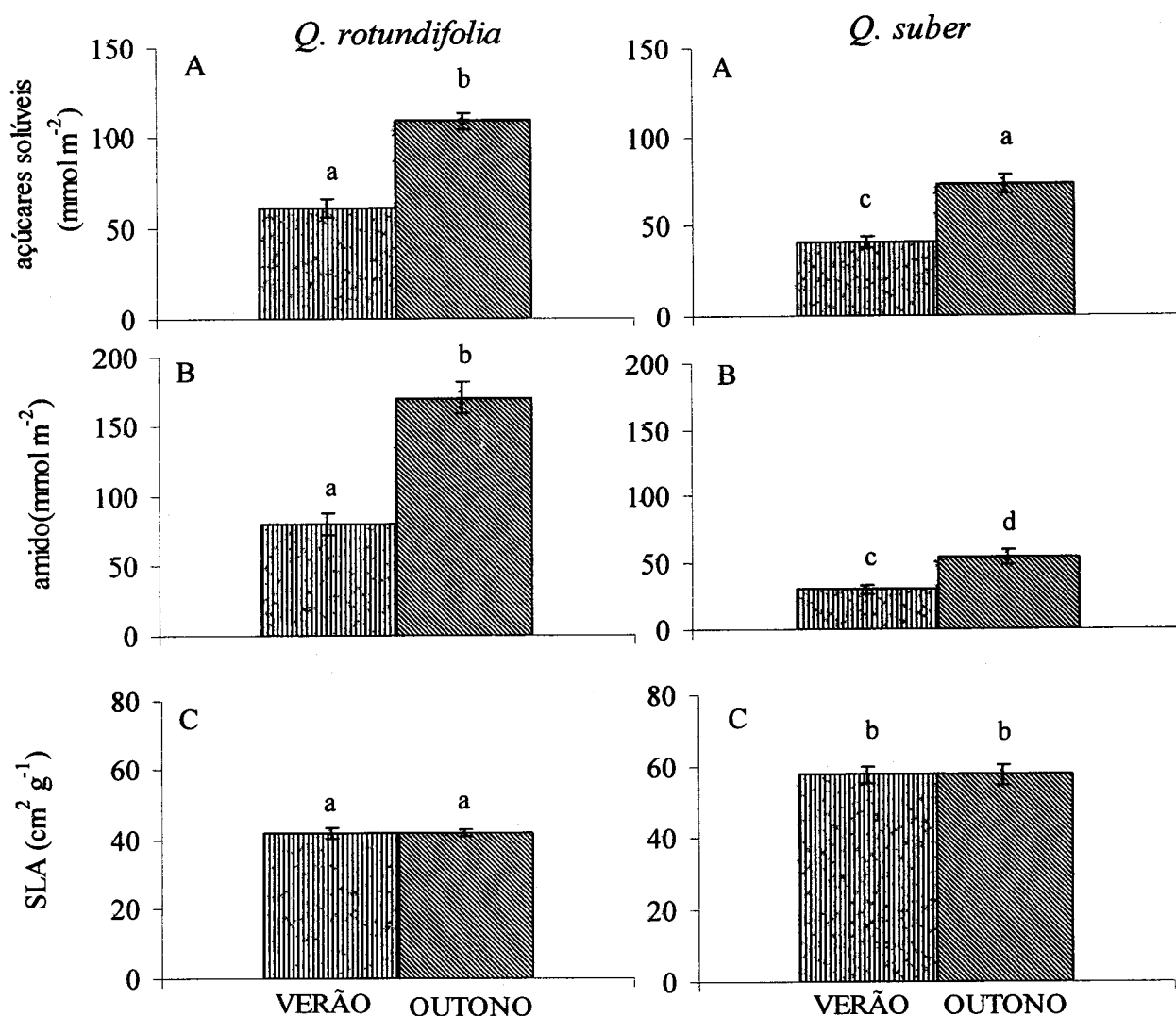


Figura 4.9. As colunas representam A, açúcares solúveis; B, amido e C, área foliar específica (SLA) em folhas de *Q. rotundifolia* e *Q. suber* durante o Verão 1999 (riscas verticais) e Outono 1999 (riscas inclinadas). As barras representam os erros padrões das médias (n=12). Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P>0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni (Tabela 4.IV).

4.3.4. Eficiência quântica e capacidade fotossintética máxima

A Figura 4.10. ilustra a relação entre a taxa fotossintética (A) e a densidade de fluxo fotónico (PPFD) e na Tabela 4.V figuram os valores da eficiência quântica (Φ) e da taxa fotossintética máxima (A_{maxc}) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber*, no Verão e Outono. A_{maxc} foi, em ambas as espécies, menor no Verão relativamente ao Outono ($P<0.01$), Φ foi tendencialmente menor no Verão, apesar de a diferença entre as

estações não ser significativa. Não se verificaram diferenças entre as espécies para os referidos parâmetros fotossintéticos ($A_{\max}$ e Φ) no Outono. Todavia, no verão, $A_{\max}$ foi menor no sobreiro relativamente à azinheira

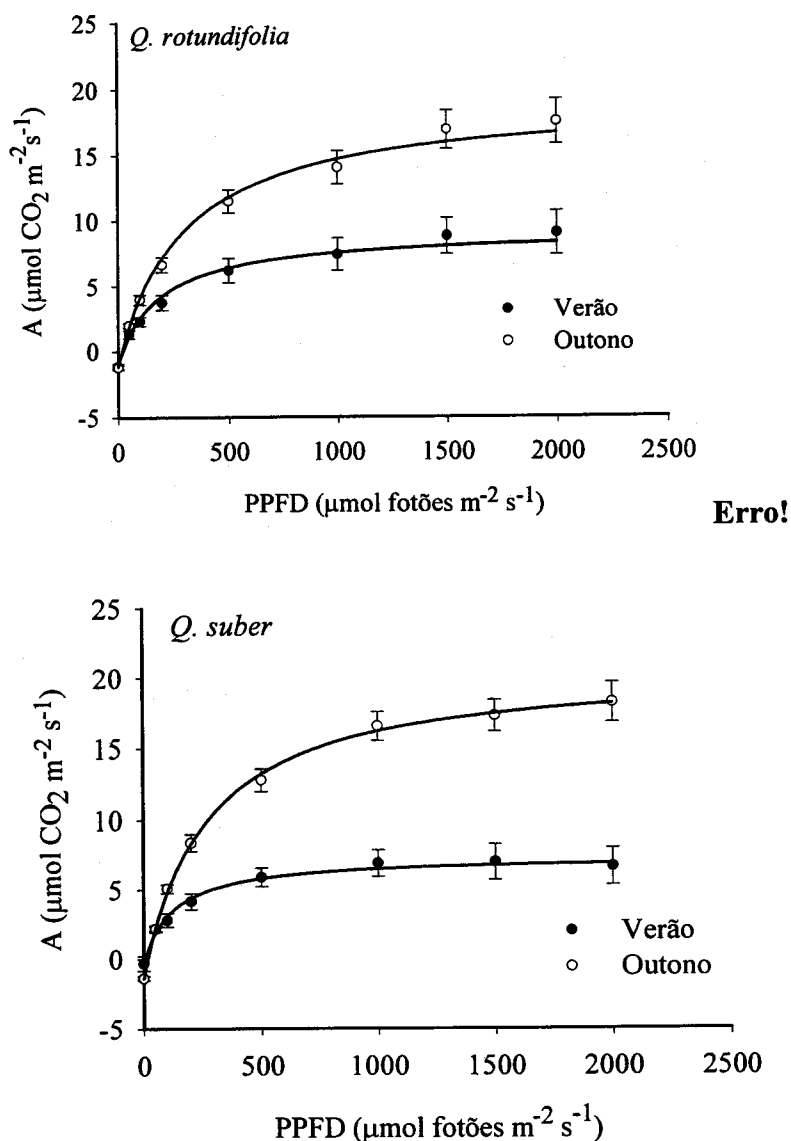


Figura 4.10. Curvas de resposta da taxa fotossintética a diferentes densidades de fluxo de fotões (PPFD), a concentração saturante de CO_2 em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* no Verão e Outono de 1999. Cada ponto corresponde ao valor médio ($n = 12$) das medições para igual PPFD e as barras verticais os respectivos erros padrão. As curvas foram ajustadas segundo o modelo $A = \frac{\Phi \text{PPFD}}{\sqrt{1 + \frac{\Phi^2 \text{PPFD}^2}{A_{\max}^2}}} - R_d$ (Harley *et al.*, 1986 e Hogan *et al.*, 1996) em que R^2 para cada curva foi >0.99 .

Tabela 4.V. Parâmetros fotossintéticos: eficiência quântica (Φ) e capacidade fotossintética máxima ($A_{\max}$) em *Q. rotundifolia* e *Q. suber* no Verão e Outono de 1999. Os valores foram obtidos a partir do modelo para cada curva A/luz ajustada com

$$A = \Phi PPFD / \sqrt{\left(1 + \Phi^2 PPFD^2 / A_{\max}^2\right)} - R_d$$

$R^2 > 0.99$ e correspondem a médias ($n = 12$) $\pm$ erro padrão da média Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$), resultados de ANOVA (a dois factores) seguida de testes múltiplos de Bonferroni.

Espécie	Estação	Φ ($\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol fotões}$) $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	$A_{\max}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
<i>Q. rotundifolia</i>	Verão	0.056 $\pm$ 0.003 a	11.46 $\pm$ 1.78 a
	Outono	0.069 $\pm$ 0.005 a	21.97 $\pm$ 1.75 b
<i>Q. suber</i>	Verão	0.075 $\pm$ 0.009 a	7.31 $\pm$ 0.81 c
	Outono	0.084 $\pm$ 0.006 a	23.02 $\pm$ 1.73 b
ANOVA		Φ	$A_{\max}$
(dois factores)		($\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol fotões}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
		F = 3.91	F = 0.76
Espécie		P=0.06	P>0.05
		F = 1.65	F = 55.10
Data		P>0.05	P<0.01
		F = 0.06	F = 2.16
Espécie x Data		P>0.05	P>0.05

4.4. DISCUSSÃO

Variação sazonal na estrutura da folha

A massa foliar por unidade de área foliar (LMA, g m^{-2}), ou o seu inverso, a área foliar específica (SLA, $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$) é um parâmetro estrutural relevante na interpretação da capacidade de aclimação da fotossíntese de diferentes espécies, face à variação das condições ambientais. Neste sentido, importa caracterizar a variação temporal e inter-específica deste parâmetro estrutural foliar. Assim, os valores de SLA no sobreiro, no Verão ($57.6 \pm 0.29 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$), foram semelhantes aos obtidos por Faria *et al.* (1996) ($58.5 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$) e Faria *et al.* (1998) ($55.3 \text{ cm}^2 \text{g}^{-1}$) e aos obtidos por Cerasoli (2002)

($65.2 \pm 0.43 \text{ cm}^{-2} \text{ g}^{-1}$) em folhas da mesma espécie e em períodos do ano correspondentes. Na azinheira, os valores de SLA, no Verão ($41.6 \pm 0.29 \text{ cm}^{-2} \text{ g}^{-1}$) foram menores que os obtidos por Faria *et al.* (1998) ($52.3 \text{ cm}^{-2} \text{ g}^{-1}$) na mesma espécie mas superiores aos de *Q. ilex*. ($38 \text{ cm}^{-2} \text{ g}^{-1}$) por Valladares *et al.* (2000). Não se verificou, em qualquer das espécies estudadas, qualquer variação sazonal de SLA entre o período de Verão e o Outono seguinte. Também Cerasoli (2002) não encontrou, em *Q. suber*, qualquer variação sazonal deste parâmetro. Poderia esperar-se que os valores de SLA diminuíssem com o aumento da idade da folha, uma vez que em folhas mais velhas se vão acumulando compostos de reserva e estruturais (Sabaté *et al.* 1999, Niinemets *et al.*, 2004). Esta ausência de variação sazonal de SLA, pode ser devida à retranslocação dos compostos de carbono para folhas e/ou caules jovens durante o Outono, já que neste período do ano ocorre geralmente, nestas espécies, crescimento vegetativo (Sá, 2001).

Variação sazonal da condutância estomática e da taxa de fotossíntese

A condutância estomática (gs) e a taxa de fotossíntese (A) foram fortemente inibidas durante o período estival, em ambas as espécies. Neste período do ano, as condições ambientais, em particular o défice hídrico do solo, promoveram um decréscimo da condutância estomática limitando a absorção de dióxido de carbono. No entanto, as limitações à fotossíntese, durante o período estival, não foram apenas de ordem estomática, tendo ocorrido também, em ambas as espécies, limitações a nível bioquímico. A eficiência quântica (Φ) e a capacidade de transporte de electrões ($J_{\max}$) foram menores, em ambas as espécies, durante o período estival. Quando os estomas fecham e a radiação incidente nas folhas é elevada, como acontece nas plantas durante Verão do clima tipo mediterrânico, ocorrem geralmente processos de foto-inibição (Werner *et al.*, 2001a, b), os quais sendo intensos podem danificar os componentes das membranas tilacoidais e promover decréscimos de $J_{\max}$. Também, a velocidade de carboxilação máxima ($V_{c_{\max}}$) contribuiu para limitar a fotossíntese durante o período estival em ambas as espécies. Os dados da actividade da Rubisco corroboram esta limitação a nível bioquímico. Este paralelismo entre a actividade da Rubisco e $V_{c_{\max}}$ observou-se também em outros trabalhos com caducifólias, como em *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior* e *Corylus avelana* (Niinemets *et al.*, 1998) e em videira,

Vitis vinifera, (Maroco *et al.*, 2002). No entanto, comparando as duas espécies do presente estudo, no período de Outono, verificou-se que a azinheira evidenciou maior actividade da Rubisco relativamente ao sobreiro (Fig. 4.8) correspondendo no entanto a menor $V_{c_{max}}$ (Tabela 4.II). Também Niinemets *et al.* (1998) obtiveram resultados semelhantes em *Tilia cordata* i.e. uma diminuição de $V_{c_{max}}$ com o aumento de actividade da Rubisco determinada *In vitro*. Esta discordância, entre $V_{c_{max}}$ e actividade da Rubisco *in vitro*, poderá ser atribuída à elevada resistência à difusão do CO_2 nos espaços intercelulares até aos locais de carboxilação, devido a um espessamento das paredes celulares com lenhina. No presente trabalho, poder-se-á colocar a hipótese de que a menor área foliar específica (SLA) na azinheira (folhas mais espessas e/ou mais densas) relativamente ao sobreiro estar associada a um aumento da resistência de difusão de CO_2 até aos locais de carboxilação da enzima Rubisco, o qual acarretaria uma diminuição de $V_{c_{max}}$, relativamente ao sobreiro.

A diminuição da actividade da Rubisco, quando as plantas são sujeitas a uma secura moderada ou intensa e prolongada do solo (ex. Giménez *et al.*, 1992; Medrano *et al.*, 1997; Maroco *et al.*, 2002; Parry *et al.*, 2002; Bota *et al.*, 2004), pode estar relacionada com alterações a nível da expressão genética da enzima; eventualmente associadas a alterações da razão carbono / azoto na folha (Paul e Driscoll, 1997; Nielsen *et al.*, 1999). Durante o período estival ocorre um reajuste nas concentrações de carbono e azoto foliares, promovendo alteração na razão carbono/azoto (C/N). Esta alteração, da razão C/N, resulta de reajustes no metabolismo da planta, face a condições ambientais pouco favoráveis, e que incluem um decréscimo da assimilação de carbono, um decréscimo da absorção de azoto durante os períodos de défice hídrico (Lawlor e Cornic, 2002) e um decréscimo na utilização de compostos de carbono devido à redução do crescimento vegetativo (Chaves, 1991). No entanto, os resultados deste trabalho indicam que um dos factores que mais contribuiu, além da limitação estomática (RSL= 39.5% na azinheira e 39.7% no sobreiro), para a limitação da fotossíntese durante o período estival foi o decréscimo na disponibilidade de fosfato inorgânico (Pi) atribuído ao decréscimo na velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}). A concentração de Pi no cloroplasto depende, da taxa de síntese de trioses fosfato, compostos em C_3 provenientes do Ciclo de Calvin, e da sua taxa de exportação para o citoplasma, mediante a troca com Pi. No período estival a síntese de trioses fosfato decresce, de acordo com as menores taxas fotossintéticas, e a sua exportação para o citoplasma também decresce,

face à diminuição do crescimento vegetativo em condições de déficit hídrico (Chaves, 1991).

No presente estudo não foram quantificadas as trioses fosfato. No entanto, a concentração de hidratos de carbono solúveis (frutose, glucose - compostos C_6 - e sacarose - composto C_{12} -,) e insolúveis (amido), formados a partir dos compostos intermediários C_3 decresceu. Este decréscimo estival na concentração de compostos de carbono nas folhas, é frequente em plantas mediterrânicas, tal como em *Q. suber* (Cerasoli, 2002), em *Q. ilex* (Larcher e Thomaser-Thin, 1988) ou em *Vitis vinifera* (Rodrigues *et al.*, 1993) e está de acordo com as baixas taxas fotossintéticas estivais podendo também ser atribuído à menor actividade de enzimas intervenientes no processo de síntese (ex. enzima sacarose-fosfato-sintetase; Vassey *et al.* (1991), Maroco *et al.* (2002). Esta diminuição de hidratos de carbono poderá ainda estar relacionada, não apenas com a sua síntese, mas também com o eventual aumento no consumo para a respiração de manutenção, nas condições de stresse estival.

Parâmetros fotossintéticos e azoto foliar

Assim, verificou-se uma variação sazonal (entre o Verão e o Outono) nos valores dos parâmetros fotossintéticos (V_{cmax} , J_{max} , e V_{TPU} , expressos por unidade de área foliar), tanto em *Q. rotundifolia* como em *Q. suber*, a qual não pode ser atribuída a uma variação sazonal de SLA, uma vez que parâmetro estrutural foi semelhante entre estes dois períodos do ano. No Verão, quando os potenciais hídricos de base (Ψ_{base}) foram mais negativos relativamente ao Outono (Verão cerca de -1.5 MPa na azinheira e -1.7 MPa no sobreiro, no Outono cerca de -0.17 MPa na azinheira e -0.14 MPa no sobreiro) observaram-se valores significativamente mais baixos de V_{cmax} , J_{max} , e V_{TPU} . Resultados semelhantes foram obtidos na quercínea californiana *Q. douglasii* (Xu e Baldocchi, 2003) em que o V_{cmax} apresentou valores máximos na Primavera, quando a temperatura do ar era moderada e o teor de água no solo elevado e decresceu no Verão, quando a temperatura do ar aumentou e teor de água no solo diminuiu.

Entretanto, os valores de V_{cmax} e J_{max} obtidos para *Q. rotundifolia* e *Q. suber* (Tabela 4.II), encontram-se dentro dos limites estimados de V_{cmax} ($35-71 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e de J_{max} ($94-167 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para arbustos esclerófilos (Wullschlegel (1993). São também da mesma ordem de grandeza dos valores obtidos por

Maroco *et al.* (2002) em folhas desenvolvidas de *Q. suber* em vaso ($V_{c_{max}}$ entre 30 e 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e J_{max} entre de 60 e 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou ainda numa espécie caducifólia de clima temperado, *Q. rubra*, em que se observaram $V_{c_{max}} = 51 \pm 15$ e $J_{max} = 127 \pm 9$ (Loreto e Sharkey, 1990) ou em *Q. prinus* (árvore caducifólia de clima seco) em que $V_{c_{max}} = 57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Turnbull *et al.*, 2002). No entanto, maiores velocidades de carboxilação máxima ($V_{c_{max}}$) foram registadas em *Q. petrea* e em *Q. robur* (árvores caducifólias de clima temperado) e em *Q. alba* (caducifólia de clima temperado frio), com valores máximos de $V_{c_{max}}$ respectivamente de 127, de 87.7, de 90.5 e de 78 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Wilson *et al.*, 2000; Dreyer *et al.*, 2001; Xu e Baldocchi, 2003). A comparação destes parâmetros fotossintéticos entre espécies perenifólias e caducifólias deve contudo merecer alguma precaução, considerando que ocorrem geralmente diferenças inter-específicas na estrutura da folha (podendo ser definida pelo parâmetro SLA) e bioquímicas. De uma forma geral as espécies perenifólias mediterrânicas, tal como as quercíneas do presente trabalho, encontram-se adaptadas a ambientes pouco favoráveis, quer em nutrientes, quer em condições ambientais, pelo que as folhas apresentam geralmente uma maior espessura e densidade (menor SLA) e também uma maior longevidade. Neste tipo de folha a condutância do CO_2 no mesófilo é geralmente mais baixa, se comparada por exemplo com espécies de folha caducifólia ou herbácea, devido à maior limitação na difusão do CO_2 , pelo que a concentração de CO_2 junto da Rubisco é também inferior (Warren e Adams, 2004). Por outro lado as espécies perenifólias de clima mediterrânico exibem geralmente uma menor actividade fotossintética em função do azoto foliar quando comparadas com espécies caducifólias de clima temperado (Niinemets *et al.*, 2004), provavelmente porque uma percentagem considerável do azoto foliar é investida em mecanismos de tolerância aos stresses ambientais e de defesa contra a herbivoria; assim não é investido no aparelho fotossintético ou então é investida na formação de Rubisco, mas que aqui funciona como um composto de armazenamento de azoto (Warren e Adams, 2004).

O teor de azoto total nas folhas de sobreiro, no Verão ($2.69 \pm 0.02 \text{ g m}^{-2}$), foi semelhante ao obtido por Faria *et al.* (1996) ($2.58 \pm 0.02 \text{ g m}^{-2}$) e por Cerasoli (2002) ($2.47 \pm 0.18 \text{ g m}^{-2}$) também em sobreiro na mesma estação do ano. A azinheira apresentou um teor de azoto ($3.57 \pm 0.10 \text{ g m}^{-2}$) ligeiramente superior ao encontrado por Mediavilla *et al.* (2003) (2.35 ± 0.05) na mesma espécie. Todavia, e de uma forma geral, em ambas as espécies (sobreiro e azinheira) os teores de azoto estão próximos de cerca

de 3.0 g m^{-2} referido para o género *Quercus* (Xu e Baldocchi, 2003). Não obstante, no Verão verificou-se um menor teor de azoto na folha relativamente ao Outono seguinte. Os trabalhos de Sabaté *et al.* (1999) e Sabaté *et al.* (1994) em *Q. ilex* na Catalunha evidenciam igualmente uma diminuição dos teores de azoto foliar durante o Verão com maiores valores no Outono. Estes resultados poderão ser justificados quer pelo decréscimo na disponibilidade de azoto, particularmente sob a forma de NO_3^+ , no solo, durante os períodos de défice hídrico (Gallardo *et al.*, 2000), quer pelo decréscimo na absorção deste nutriente pelas raízes e sua assimilação na planta. O decréscimo da transpiração, durante o período de défice hídrico no Verão (secção 3.3. deste trabalho), determina um decréscimo na absorção de azoto pelas raízes (Lawlor e Cornic, 2002). Por outro lado, a redução da actividade da enzima – nitrato redutase –, enzima que reduz o nitrato (NO_3^-) absorvido pelas raízes a amónio (NH_4^+) para ser assimilado, também ocorre nas condições de défice hídrico do solo (Foyer *et al.*, 1998).

Em ambas as espécies, a variação sazonal de azoto foliar, obtida neste estudo, está de acordo com variação sazonal dos valores da taxa fotossintética máxima (A_{maxc}) e velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}). Este resultado está de acordo com a relação linear positiva entre o teor de azoto e a capacidade fotossintética descrita por Field e Mooney (1986) e a elevada correlação entre o teor de azoto (expresso por unidade de massa foliar) e V_{cmax} encontrada por exemplo por Xu e Baldocchi (2003). Por outro lado, os resultados do presente estudo indicam que não houve, em nenhum dos *Quercus*, uma variação sazonal na distribuição de azoto entre o sistema de transporte de electrões e a Rubisco. De facto a razão $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ mantém-se com valores muito semelhantes (entre 2.3 e 3.2) para o Verão e o Outono. A diminuição simultânea de V_{cmax} e J_{max} , observada no presente trabalho, constitui um ajuste entre o Ciclo de Calvin e o transporte de electrões, correspondendo a um funcionamento fotossintético mais eficiente (ex. Thompson *et al.* 1992; Wullschleger, 1993; Xu e Baldocchi, 2003). A razão $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$ para ambas as espécies (azinheira entre 2.6 e 3.2 e sobreiro entre 2.3 e 2.6) é mais elevada do que o valor médio (1.67) referido por Medlyn *et al.* (2002), mas próxima dos valores máximos (2.5) em *Q. douglasii* (Xu e Baldocchi, 2003).

Como nota final salientam-se dois aspectos:

- a) as duas espécies de *Quercus* apresentaram uma recuperação da capacidade fotossintética no Outono, após o período estival, o que traduz uma apreciável resistência do aparelho fotossintético ao défice hídrico;
- b) a importância das variações sazonais observadas nos parâmetros fotossintéticos, sugerem que devem ser tidas em conta nos modelos de simulação da fotossíntese ao nível da copa, no sentido de tornar os resultados de simulação mais próximos de uma situação real.

4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arnon, D.I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* **24**: 1-15.
- Bainbridge, G.M., Madgwick, P., Parmar, S., Mitchell, R., Pitts, J., Keys, A.J. e Parry, M.A.J. (1995). Engineering rubisco to change its catalytic properties. *J. Exp. Bot.* **46**: 1269-1276.
- Bota, J., Medrano, H., Flexas J. (2004). Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New Phytol.* **162**:671-681.
- Bremner, J.M. e Mulvaney, C.S. (1982). Nitrogen - total. In: Page, A.L., Miller R.H. e Keeney D.R. (eds) *Methods of soil analysis - part 2*. Soil Science Society of America, Wisconsin. pp. 595-624.
- Buckley, T.N., Farquhar, G.D. e Mott, K.A. (1997) Qualitative effects of patchy stomatal conductance distribution features on gas-exchange calculations. *Plant, Cell Environ.* **20**: 8867-8880.
- Cerasoli, S. (2002). Partição e mobilização do carbono e do azoto no sobreiro (*Quercus suber* L.). Dissertação de Doutoramento, Universidade Técnica de Lisboa, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. 96 pp.

- Chaves, M.M. (1991). Effects of water deficits on Carbon Assimilation. *J. Exp. Bot.* **42**: 1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P. e Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Funct. Plant. Biol.* **30**: 239-264.
- Dreyer, E., Le Roux, X., Montpied, P., Daudet, F.A. e Masson, F. (2001). Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedling from seven temperate tree species. *Tree Physiol.* **21**: 223-232.
- Escalona, J.M., Flexas, J. e Medrano, H. (1999). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress causes putative non stomatal inhibition of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Aust. J. Plant Physiol.* **26**: 421-433.
- Evans, J.R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* **78**: 9-19.
- Faria, T., Garcia-Plazaola, J.L., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S. e Chaves, M.M. (1996). Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiol.* **16**: 115-123.
- Faria, T., Silvério, D., Breia, E., Cabral, R., Abadia, A., Abadia, J., Pereira, J.S. e Chaves, M.M. (1998). Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plant* **102**: 419-428.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. e Berry, J.A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of CO₃ species. *Planta* **149**: 78-90.
- Farquhar, G.D. e von Caemmerer, S. (1982). Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. e Ziegler, H. (eds) *Encyclopedia of plant physiology*. Springer-Verlag, Berlin. vol. 12B. pp. 54-587.
- Farquhar, G.D. e Sharkey, T.D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **33**: 317-345.

- Field, C. e Mooney, H.A. (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish, T. J. (ed). *On the Economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 25-55.
- Flexas, J. e Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Ann. Bot.* **89**: 183-189.
- Foyer, C.H., Valadier, M.H., Migge, A. e Becker, T.W. (1998) Drought-induced effects on nitrate reductase activity and mRNA and coordination of nitrogen and carbon metabolism In: maize leaves. *Plant Physiol.* **117**: 283-292.
- Franks, P.J., Cowan, I.R. e Farquhar, G.D. (1997). The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit: information revealed by different experimental procedure with two rainforest trees. *Plant, Cell Environ.* **20**: 142-145.
- Gallardo, A., Rodríguez-Saucedo, J.J., Covelo, F. e Fernández-Alés (2000). Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. *Plant and Soil*, **222**: 71-82.
- Giménez, C., Mitchell, V.J., Lawlor, D.W. (1992) Regulation of photosynthesis rate of two sunflowers hybrids under water stress. *Plant Physiol.* **98**: 516-524.
- Harley, P.C., Tenhunen, J. e Lange, O.L. (1986). Use of an analytical model to study limitations on net photosynthesis in *Arbutus unedo* under field conditions. *Oecologia* **70**: 393-401.
- Harley, P.C., Thomas, R.B., Reynolds, J.F. e Strain, B.R. (1992). Modelling photosynthesis of cotton growth In: elevated CO₂. *Plant, Cell Environ.* **15**: 271-282.
- Hogan, K.P., Whitehead, D., Kallarackal, J., Buwalda, J. G., Meekings, J. e Rogers, G.N.D. (1996). Photosynthetic activity of leaves of *Pinus radiata* and *Nothofagus fusca* after 1 year of growth at elevated CO₂. *Aust. J. Plant Physiol.* **23**: 623-630.
- Jones, H.G. (1985). Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant, Cell Environ.* **8**: 95-104.

- Larcher, W. e Thomaser-Thin, W. (1988). Seasonal changes in energy content and storage patterns of Mediterranean sclerophylls in a northernmost habitat. *Acta Oecologica* **9**: 271-283.
- Lawlor, D.W. (2002). Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Ann. Bot.* **89**: 1-15.
- Lawlor, D.W. e Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits *In*: higher plants. *Plant, Cell Environ.* **25**: 275-294.
- Leegood, R.C. (1993). Carbon metabolism. *In*: Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C. e Long, S.P. (eds). *Photosynthesis and production in a changing environment*. Chapman and Hall, London. pp. 247-267.
- Lichtenthaler, H.K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* **148**: 350-381.
- Long, S.P. e Bernacchi, C.J. (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of errors. *5th International Workshop on Field Tenerife, Techniques for Environmental Physiology*. Canary Islands, Spain.
- Loreto, F. e Sharkey, T.D. (1990). A gas-exchange study of photosynthesis and isoprene emission in *Quercus rubra* L. *Planta* **182**: 523-531.
- Maroco, J.P., Rodrigues, M.L., Lopes, C. e Chaves, M.M. (2002). Limitation to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought - metabolic and modelling approaches. *Funct. Plant. Biol.* **29**: 451-459.
- McDonald, A. J. e Davies W.J. (1996). Keeping in touch: responses of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply. *Adv. Bot Research* **22**: 230-300.
- Mediavilla, S. e Escudero, A. (2003). Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiology* **23**: 987-996.

- Medlyn, B.E., Dreyer, E., Ellsworth, D.S., Forestreuter, M., Harley, P.C., Kirschbaum, M.U.F., Le Roux, X., Montpied, P., Walcroft, A.S., Wang, K. e Loustau, D. (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell Environ.* **25**: 1167-1179.
- Medrano, H., Parry, M.A.J., Socias, X. e Lawor, D.W. (1997). Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. *Ann. Applied Biol.* **131**: 491-501.
- Mott, K.A. e Buckley, T.N. (2000). Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. *Trends in Plant Sci.* **5**: 258-262.
- Nielsen, T.H., Krapp, U. e Sitii, M. (1999). The sugar-mediated regulation of genes encoding the small subunit of ADP glucose pyrophosphorylase is modified by phosphate and nitrogen. *Plant, Cell Environ.* **21**: 443-454.
- Niinemets, Ü., Bilger, W., Kull, O. e Tenhunen, J.D. (1998). Acclimation to high irradiance in temperate deciduous trees *In*: the field: changes in xanthophyll cycle pool size and in photosynthetic capacity along a canopy light gradient. *Plant, Cell Environ.* **21**: 1205-1218.
- Niinemets, Ü., Tenhunen, J. e Beyschlag, W. (2004). Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Funct. Plant Biol.* **31**: 1179-1193.
- Parry, M.A., Andraloj, P.J., Khan, S., Lea, P.J. e Keys, A.J. (2002). Rubisco activity: effects of drought stress. *Ann. Bot.* **89**: 833-839.
- Paul, M.J. e Driscoll, S.P. (1997). Sugar repression of photosynthesis: The role of carbohydrates in signalling nitrogen through source: sink imbalance. *Plant, Cell Environ.* **20**: 110-116.
- Pearcy, R.W. (1983). The light environment and growth of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* **58**: 19-25.
- Pereira, J.S., Beyschlad, G., Lange, O.L., Beyschlad, W. e Tenhunen, J.D. (1987). Comparative phenology of four Mediterranean shrub species growing in Portugal.

In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (eds.) *Plant response to stress: functional analysis in Mediterranean ecosystems*. NATO ASI Séries. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 503-513.

- Robyt, J.F. e White, B.J. (1990). *Biochemical techniques: theory and practice*. Waveland Press, Illinois.
- Rodrigues, M.L., Chaves, M.M., Wendler, R., David, M.M., Quick, W.P., Leegood, R.C., Stitt, M. e Pereira, J.S. (1993). Osmotic adjustment in water stressed grapevine leaves in relation to carbon assimilation. *Aust. J. Plant Physiol.* **20**: 309-322.
- Sá, C. (2001). *Influência do coberto arbóreo (Quercus suber L.) em processos ecofisiológicos da vegetação herbácea em área de montado*. Dissertação de Doutoramento, Universidade de Évora, Évora. 206 pp.
- Sabaté, S. e Gracia, C. A. (1994). Canopy nutrient content of a *Quercus ilex* L. forest: fertilization and irrigation effects. *Forest Ecol. Manag.* **68**: 31-37.
- Sabaté, S., Sala, A. e Gracia, C.A. (1999). Leaf traits and canopy organization. In: Rodá, F., Retana, J., Gracia, C.A. e Bellot, J. (ed.). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forest: ecological studies*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 121-133.
- Schulze, E.D., Kelliher, F.M., Körner, C., Lloyd, J. e Leuning, R. (1994). Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **25**: 629-660.
- Sharkey, T.D. (1985) Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review* **78**:71-75.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.P. e Lawlor, D.W. (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* **401**: 914-917.
- Thompson, W.A., Huang, L.K. e Kriedemann, P.E. (1992). Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees.

II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Aust. J. Plant Physiol.* **19**: 19-42.

- Turnbull, M.H., Whitehead, D., Tissue, D.T., Schuster, W.S.F., Brown, K.J., Engel, V.C. e Griffin, K.L. (2002). Photosynthetic characteristics in canopies of *Quercus rubra*, *Quercus prinus* and *Acer rubrum* differ in response to soil water supply. *Oecologia* **130**: 515-524.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Perez-Corona, E., e Manrique, E. (2002). Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytol.* **156**: 457-467.
- Vassey, T.L., Quick, W.P., Sharkey, T.D. e Stitt, M. (1991). Water stress, carbon dioxide and light effects on sucrose phosphate synthase activity in *Phaseollus vulgaris*. *Physiol. Plantarum* **81**: 37-44.
- Warren, C. R. e Adams, M.A. (2004). Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Sci.* **9**: 270-274.
- Werner, C., Ryel, R.J., Correia, O. e Beyschlag, W. (2001a). Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model. *Plant, Cell Environ.* **24**: 27-40.
- Werner, C., Ryel, R.J., Correia, O. e Beyschlag, W. (2001b). Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. *Acta Oecologica* **22**: 129-138.
- Wilson, K. B., Baldocchi, D. D., e Hanson, P. J. (2000). Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology* **20**: 565-578.
- Wullschleger, S.D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants: a retrospective analysis of the A/ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.* **44**: 907-920.

- Xu, L. e Baldocchi, D.D. (2003). Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiol.* **23**: 865.

5. DISTRIBUIÇÃO DA RADIAÇÃO NA COPA DE ÁRVORES ISOLADAS DE AZINHEIRA E SUA RELAÇÃO COM A ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO QUÍMICA DAS FOLHAS

5.1. INTRODUÇÃO

A radiação é, de todos os factores ambientais que afectam o desenvolvimento da planta, aquele que apresenta maior variação espaço- temporal (Percy, 1999). Significa isto que, para uma dada localização geográfica, existe uma variação temporal, em que a radiação varia com o dia e estação do ano e também com as características de nebulosidade do dia. Contudo, a radiação recebida por cada folha, numa árvore, depende não só da variação temporal deste parâmetro, como também da sua localização na copa, e da existência ou não de folhas e ramos circundantes (variando, portanto, com a estrutura da copa). Este ambiente heterogéneo de radiação na copa implica que as folhas respondam, morfológica e fisiologicamente, de uma forma diferenciada (Caldwell *et al.*, 1986; Valladares e Percy, 1999). Esta capacidade de resposta foliar é direccionada para a optimização da fotossíntese da folha e da copa (Percy e Sims, 1994; Baldochi e Harley, 1995; Niinemets *et al.*, 1998a, Warren e Adams, 2001; Meir *et al.*, 2002) e determinante para a produtividade geral da planta (Caldwell *et al.*, 1986; Valladares e Percy, 1999).

A capacidade de optimização da fotossíntese em função da radiação pode considerar-se tanto um mecanismo de regulação (de curto prazo) como um processo de aclimação (de longo prazo). Neste último intervêm alterações na estrutura da folha (ex. alteração da espessura) e alterações bioquímicas (ex. alteração na concentração das enzimas intervenientes no processo fotossintético ou na concentração dos compostos intervenientes na cadeia de transporte de electrões ou ainda na concentração de pigmentos fotossintéticos (Brooks *et al.*, 1996, Percy, 1999).

As folhas expostas a elevada densidade de fluxo fotónico fotossintético (PPFD) adquirem mais massa foliar por unidade de área, devido geralmente a um acréscimo na espessura da folha (Percy e Sims, 1994; Percy, 1999) e maior capacidade fotossintética relativamente a folhas expostas a menor PPFD (Harley e Baldocchi, 1995;

Hollinger, 1996; Niinemets e Tenhunen, 1997, Niinemets *et al.*, 1998b). Esta maximização da fotossíntese para PPFD elevada requer um maior investimento na velocidade máxima de carboxilação pela enzima Rubisco ($V_{c_{max}}$) e no transporte de electrões (J_{max}). Considerando que a Rubisco constitui cerca de 60-70% do azoto foliar, vários autores (ex. Field e Mooney, 1986) referem uma relação positiva entre a capacidade fotossintética e o teor azoto foliar, quando ambos os parâmetros são expressos por área foliar. Esta relação implica que, ocorra na copa um gradiente de distribuição do azoto foliar em função do gradiente de radiação, no qual, as folhas expostas a maior PPFD, localizadas nas zonas exteriores ou de topo da copa, apresentam mais azoto relativamente às folhas localizadas em zonas mais interiores ou na base da copa.

Há uma vasta bibliografia que examina a aclimação da capacidade fotossintética aos vários níveis de radiação recebida pelas folhas da copa. Porém, esses estudos incidiram principalmente em povoamentos arbóreos de coberto contínuo: i) coníferas norte-europeias do género *Picea* (Lewandowska e Jarvis, 1977); ii) angiospérmicas caducifólias temperadas como *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* e *Corylus avellana* (Niinemets, 1998a); iii) ou esclerófilas mediterrânicas como *Quercus coccifera* e *Q. ilex* (Tenhunen *et al.*, 1986; Sabaté *et al.*, 1999; Balaguer *et al.*, 2001; Valladares *et al.*, 2000, 2002). Daí surge a indicação que a capacidade de aclimação face à radiação depende de cada espécie. Não obstante, as espécies mediterrânicas poderiam mostrar menor capacidade de resposta, reflectindo deste modo uma estratégia conservativa dos recursos em face às condições ambientais, por vezes pouco favoráveis, a que estão sujeitas (Schlichting, 1986; Robinson e Robinson, 1988; Valladares *et al.*, 2000).

No entanto, nas plantas mediterrânicas falta ainda muito por esclarecer quanto à capacidade de resposta das folhas face à radiação (Valladares *et al.*, 2002). Dificuldade adicional é também a escassez de informação disponível sobre processos de aclimação à radiação em copas de árvores isoladas (Kull e Kruijt, 1999), como existem nos montados, onde a distribuição da radiação nas copas é tridimensionalmente mais heterogénea. Apesar da quase ausência dessa informação, ela revela-se crucial para permitir a modelação das trocas gasosas, quer a nível da árvore, quer do ecossistema. Desta maneira poder-se-ia contribuir para o melhor ajustamento dos modelos de

fotossíntese no sentido de simular uma situação mais próxima da real aclimação das folhas à distribuição da radiação na copa.

O objectivo do trabalho consiste no estudo da aclimação estrutural e bioquímica das folhas da azinheira (*Quercus rotundifolia*) em relação aos diferentes microambientes de radiação proporcionados pela copa, num povoamento disperso de montado. Pretendeu-se testar a hipótese de que na azinheira a aclimação estrutural ou morfológica, face à radiação recebida, é preponderante em relação à aclimação bioquímica da fotossíntese.

5.2. MATERIAL E MÉTODOS

5.2.1. Distribuição da radiação na copa

Entre Junho e Julho de 1999 mediu-se a densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD) em sete a oito locais, seleccionados ao acaso, por cada copa em três azinheiras (árvores nºs 1, 2 e 3) (Tabela 5.I) durante sete dias. Para tal, distribuíram-se os sensores de radiação fotossinteticamente activa (PAR) (modelo LI-190SA, LI-COR, USA) na copa e colocou-se mais um sensor acima e fora da copa para referência (Fig. 5.1.). Todos os sensores foram ligados a um equipamento de armazenamento de dados (*Data-Logger*, modelo DL2, Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK), para recolha de dados de PAR, com intervalos de 30 segundos e médias de 10 minutos. Os sensores foram previamente calibrados, através de um sensor com calibração de origem (modelo LI-190SA, LI-COR, USA). Na instalação dos sensores houve sempre o cuidado destes ficarem num plano horizontal em relação à inclinação dos raios solares ao meio-dia solar e de garantir que as posições relativas dos sensores representassem tanto quanto possível a PPFD do ambiente das folhas envolventes, as quais seriam posteriormente recolhidas para análise.

Tabela 5.I. Datas de amostragem de PPFD para cada árvore no ano de 1999

Árvore nº	Datas
1	23 de Junho a 01 de Julho
2	14 a 22 de Julho
3	25 a 31 de Julho

Na análise dos resultados da densidade de fluxo de fótons da radiação fotossinteticamente activa (PPFD) optou-se por utilizar o integral da PPFD recebida, durante todo o período de amostragem, e não os valores mais elevados ou as médias, pois a aclimação morfológica e bioquímica das folhas parece depender mais do integral da PPFD do que dos valores máximos (Percy, 1999).

Calculou-se a PPFD relativa para cada sensor ($PPFD_{ri}$) que corresponde ao valor acumulado durante o intervalo de tempo de leituras em relação ao sensor referência (ao qual corresponde 100% da PPFD).

Após os períodos de amostragem da PPFD (Tabela 5.I), no dia 2 de Agosto de 1999, recolheram-se folhas, num raio inferior a 10 cm em relação ao sensor, para a quantificação da área foliar específica (SLA) e dos teores de clorofila, azoto, lenhina, celulose e hemicelulose; em que as respectivas metodologias se descrevem posteriormente.

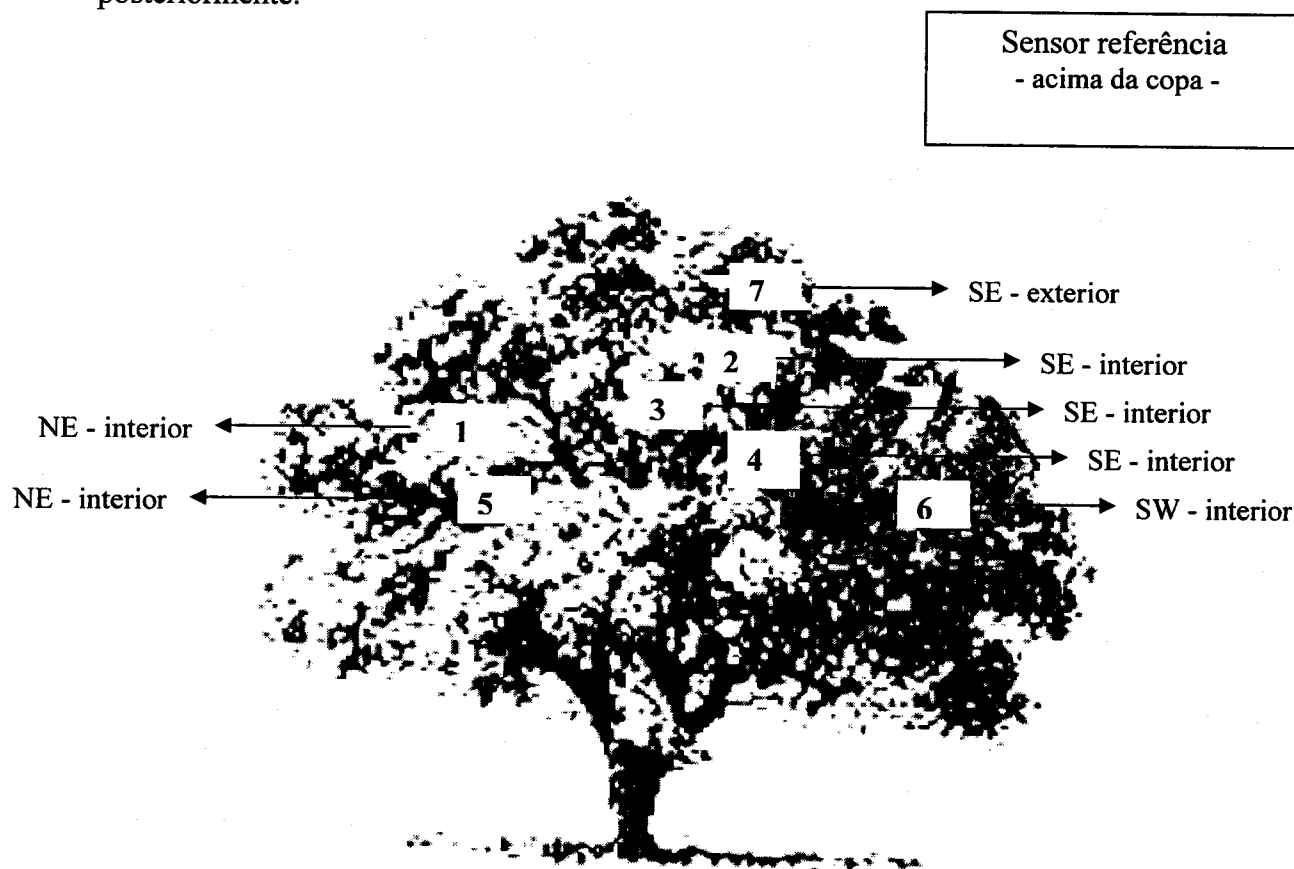


Figura 5.1. Ilustração exemplificativa da distribuição dos sensores de PAR na azinheira nº 1, em sete pontos com diferentes posições (conforme pontos cardiais; interior > 1.5 m dentro da copa) e sensor referência colocado acima da copa.

Em Fevereiro de 2000, quando os ramos apresentavam gemas foliares incipientes, criaram-se condições artificiais de sombra em folhas de três azinheiras (árvores nº1, 2 e 3). Por conseguinte, colocaram-se individualmente quatro ramos por árvore dentro de sacos feitos com rede de ensombramento (aprox. 80% sombra em relação à radiação incidente) (Fig. 5.2.) e com dimensões de 1.0 m de largura por 1.5 m de comprimento. Em cada árvore mediu-se a densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD) durante sete dias (Tabela 5.II), no interior dos sacos e em quatro pontos da copa expostos a sul. Para tal, usaram-se os sensores referidos anteriormente também no ponto 5.2.1. Colocou-se ainda um sensor acima e fora da copa para efeito de referência. Todos os sensores foram ligados ao *Data-logger* havendo automaticamente registos de 30 segundos e médias de 10 minutos. Designaram-se as folhas dentro dos sacos como 'folhas ensombradas' (Fsm) e as folhas expostas ao sol como 'folhas sol' (Fsl).

Após os períodos de amostragem de PPFD (Tab. 5.II.) realizaram-se, no dia 8 de Julho, medições de condutância estomática e taxa fotossintética e recolheram-se folhas, num raio inferior a 10 cm em relação ao sensor, para a quantificação da área foliar específica (SLA) e teores de clorofila e hidratos de carbono não estruturais foliares; em que as respectivas metodologias se descrevem posteriormente.

Tabela 5.II. Datas de amostragem da PAR para cada árvore no ano de 2000

Árvore nº	Data
1	09 a 20 de Junho
2	23 de Junho a 07 de Julho
3	15 a 22 de Maio



Figura 5.2. Pormenor dos sacos de sombra em volta dos ramos de azinheira e ligação de sensores de PAR ao *Data-Logger*.

5.2.2. Trocas gasosas - Valores máximos de condutância estomática e taxa fotossintética

Foram amostradas quatro folhas de sol e quatro folhas ensombradas, no interior de cada saco, por árvore (somando quatro árvores de *Q. rotundifolia*), posicionadas na vertente sul da copa. Nestas folhas realizaram-se as medições da taxa fotossintética (A) e da condutância estomática (gs), usando um IRGA portátil, modelo LI-6400 (*LI-COR*, Nebraska, USA) (vide também secção 3.2.2.).

As medições de condutância estomática e taxa fotossintética foram efectuadas durante a manhã (8.00-10.30h), no intuito de indicar os valores máximos, em condições ambientais para os referidos parâmetros.

5.2.3. Análises foliares: estruturais e bioquímicas

Área foliar específica

Para determinar a área foliar específica (SLA) elegeram-se 30 folhas expandidas e aparentemente saudáveis, num raio de 10 cm em torno de cada sensor de PAR. As folhas colhidas foram imediatamente colocadas em malas térmicas para evitar perda de peso, sobretudo por respiração. No laboratório retiraram-se-lhes os pecíolos e mediram-

se as respectivas áreas foliares conjuntas, das 30 folhas, num equipamento medidor de área foliar (combinação de um medidor portátil de área foliar modelo LI-3000A da *LI-COR* com uma plataforma de bancada modelo LI-3050A da *LI-COR*). Posteriormente, as folhas foram colocadas numa estufa a 80°C durante 48h, período após o qual o peso seco estabilizava e pesadas numa balança com quatro casas decimais (Mettler, Toledo PB 3002).

Clorofila

Para a quantificação da concentração da clorofila seleccionaram-se 10 folhas expandidas e aparentemente saudáveis, num raio de 10 cm à volta de cada sensor de PAR. Não foi quantificada a concentração de clorofila nas folhas ensombradas, devido a problemas logísticos. As folhas foram guardadas a 4°C e a quantificação da concentração da clorofila efectuou-se, nas amostras conjuntas das 10 folhas, nas 48h seguintes à sua recolha, segundo a metodologia descrita no ponto 4.2 deste trabalho.

Azoto foliar

Para a quantificação da concentração de azoto nas folhas seleccionaram-se entre 30 a 40 folhas expandidas e aparentemente saudáveis, num raio de 10 cm a partir de cada sensor de PAR. Retiraram-se os pecíolos das folhas e o material vegetal foi colocado a secar numa estufa a 80°C durante 48h; depois foi finamente moído e passado pelo crivo de malha 0.5 mm para posterior análise. A quantificação da concentração de azoto efectuou-se nas amostras conjuntas das 30 a 40 folhas segundo a metodologia descrita no ponto 4.2 deste trabalho.

Hidratos de carbono não estruturais foliares

Para a quantificação da concentração de hidratos de carbono não estruturais (açúcares solúveis e amido) nas folhas seleccionaram-se, ao meio-dia solar, quatro folhas dentro de cada saco de ensombramento e quatro folhas próximas de cada ponto amostrado a sul. De cada folha retiraram-se seis discos foliares de 0.6 cm de diâmetro, os quais foram de imediato colocados em azoto líquido (-80°C), sendo posteriormente guardados numa ultracongeladora (-80°C) até se realizarem as medições, segundo a metodologia descrita na secção 4.2.

Celulose, Hemicelulose e Lenhina

A quantificação das fibras foi efectuada segundo a metodologia proposta por Van Soest (1963), a qual consiste numa solubilização sequencial do material orgânico em detergentes de meio neutro para meio de ácido forte. Numa primeira fase, a amostra foi lavada em meio neutro (são retiradas as proteínas, lípidos e hidratos de carbono) e a fracção insolúvel que ficou constituiu o NDF (*“Neutral Detergent Fiber”*), formado pela hemicelulose, celulose e lenhina. Em seguida procedeu-se à lavagem com meio ácido e a fracção insolúvel constituiu o ADF (*“Acid Detergent Fiber”*) que corresponde à celulose e lenhina. Por fim hidrolizou-se o material orgânico com ácido sulfúrico forte e assim obteve-se o ADL (*“Acid Detergent Lignin”*) que corresponde à lenhina.

5.2.4. Curvas A/ci e A/luz

Realizaram-se curvas de resposta da fotossíntese à variação da concentração intercelular de dióxido de carbono, (A/ci), e curvas de resposta da fotossíntese à densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD), (A/luz), em doze folhas dentro dos sacos sombra e em igual número em folhas expostas ao sol. As curvas A/ci e A/luz foram realizadas nos períodos de Verão durante a manhã (em Agosto). Por questões de ordem logística, já que a morosidade na realização de uma curva A/ci ou A/luz é aproximadamente 1.30h, não foi possível efectuar medições nos dois tipos de folhas (folhas sol e folhas ensombradas) no Verão do mesmo ano. Por tal motivo, realizaram-se as curvas A/ci e A/luz em folhas de sombra no Verão de 2000 e utilizou-se, para comparação entre os dois tipos de folhas, os resultados das referidas curvas de resposta da fotossíntese em folhas expostas ao sol e realizadas no Verão de 1999 (vide secção 4.3). A metodologia aplicada na realização das curvas de resposta da fotossíntese à concentração intercelular de CO₂ (A/ci) e à radiação (A/luz) encontra-se descrita na secção 4.2 deste trabalho. A taxa máxima de carboxilação ($V_{c_{max}}$), a taxa máxima de transporte de electrões (J_{max}) e a taxa de respiração (R_d), foram determinadas a partir das curvas A/ci e do modelo proposto por Farquhar *et al.* (1980) com modificações por Sharkey (1985) (vide secção 4.2 deste trabalho). A eficiência quântica (Φ) e taxa fotossintética máxima (A_{max}) formam determinadas a partir das curvas A/luz e do modelo proposto por Harley *et al.* (1986) e Hogan *et al.*, (1996) (vide secção 4.2).

5.2.5. Tratamento estatístico dos dados

A estatística descritiva e a apresentação dos gráficos foram efectuadas nos programas referidos em 3.2.3.. O efeito do regime da PPFD nas diversas variáveis foi testado pela realização de testes T-Student no programa *Statistica* (StatSoft, Inc, Tulsa, USA, versão 7.0), após verificação das premissas de normalidade e homogeneidade das variâncias (Zar, 1999), para a comparação entre os diferentes tratamentos.

Ajustaram-se modelos de regressão não linear entre a densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa relativa (PPFD_{rl}) e a área foliar específica (SLA) ($SLA = a \times \exp(-b \times PPFD_{rl})$) e a PPFD_{rl} e o teor foliar em clorofila total, azoto, celulose e lenhina; ($y = a + b \ln PPFD_{rl}$). Os ajustamentos dos modelos foram efectuados utilizando o programa *SigmaPlot* (Systat software, Inc, USA, versão, 8.0). Os modelos foram considerados válidos quando $P < 0.05$.

5.3. RESULTADOS

5.3.1 Distribuição da radiação na copa

Os valores de PPFD_{rl} variaram entre 8 e 78% nos vários sensores (Figs. 5.3., 5.4 e 5.5; Tabela 5.III) e os valores de PPFD máximos diários no sensor referência foram entre 1650 e 1855 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Tabela 5.III. Distribuição da densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa relativa (PPFD_{rl}, %) em três árvores com sete a oito sensores e valores máximos absolutos de PPFD no sensor REF (PPFD_{max}, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

Árvore nº	PPFD _{max} sensor	PPFD _{rl} (%)							
		sensor nº							
	REF	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1852±21	20	23	35	16	8	23	76	---
2	1747±32	49	78	23	22	26	27	19	40
3	1653±43	27	17	66	40	31	52	23	---

A Tabela 5.IV apresenta a distribuição da $PPFD_{fl}$ em 4 sensores colocados em folhas ensombradas (SPAR) e 4 sensores colocados em folhas sol, (LPAR) relativamente ao sensor referência (colocado acima da copa em que $PPFD=100\%$) em três árvores *Q. rotundifolia* em períodos de 7 dias, durante o Verão de 2000. Os valores máximos diários de PPFD no sensor referência oscilaram entre 1800 e 2100 $\mu\text{mol fotões m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e $PPFD_{fl}$ nos sensores de sombra variou entre 5 e 20% e nos sensores de sol variou entre 42% e 86%.

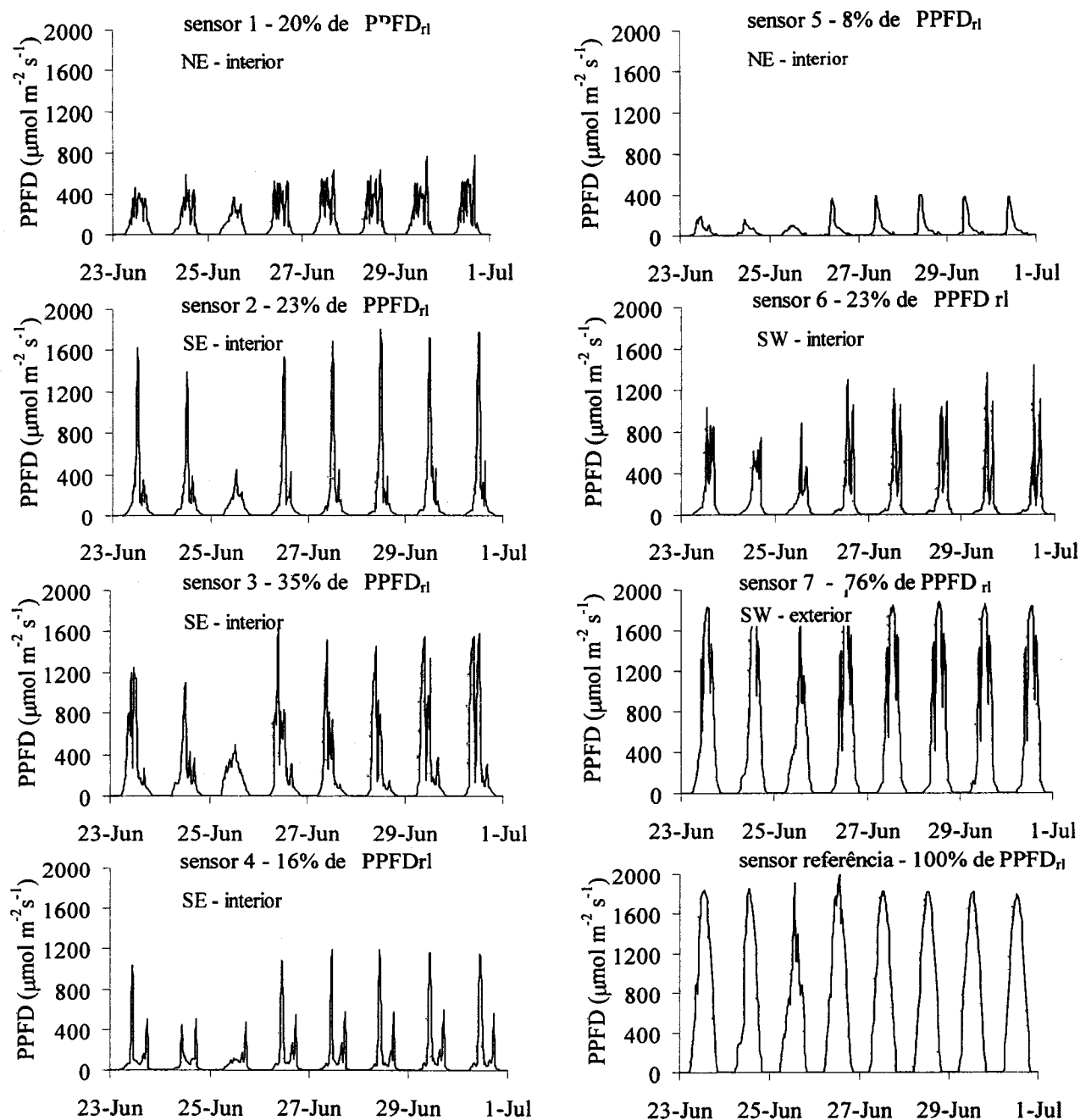


Figura 5.3. Variação diária de PPFD_{rl} entre 23 de Junho e 1 de Julho de 1999 em 7 sensores com diferentes posições no interior da copa e de um sensor referência colocado acima da copa, na azinheira designada por árvore nº 1.

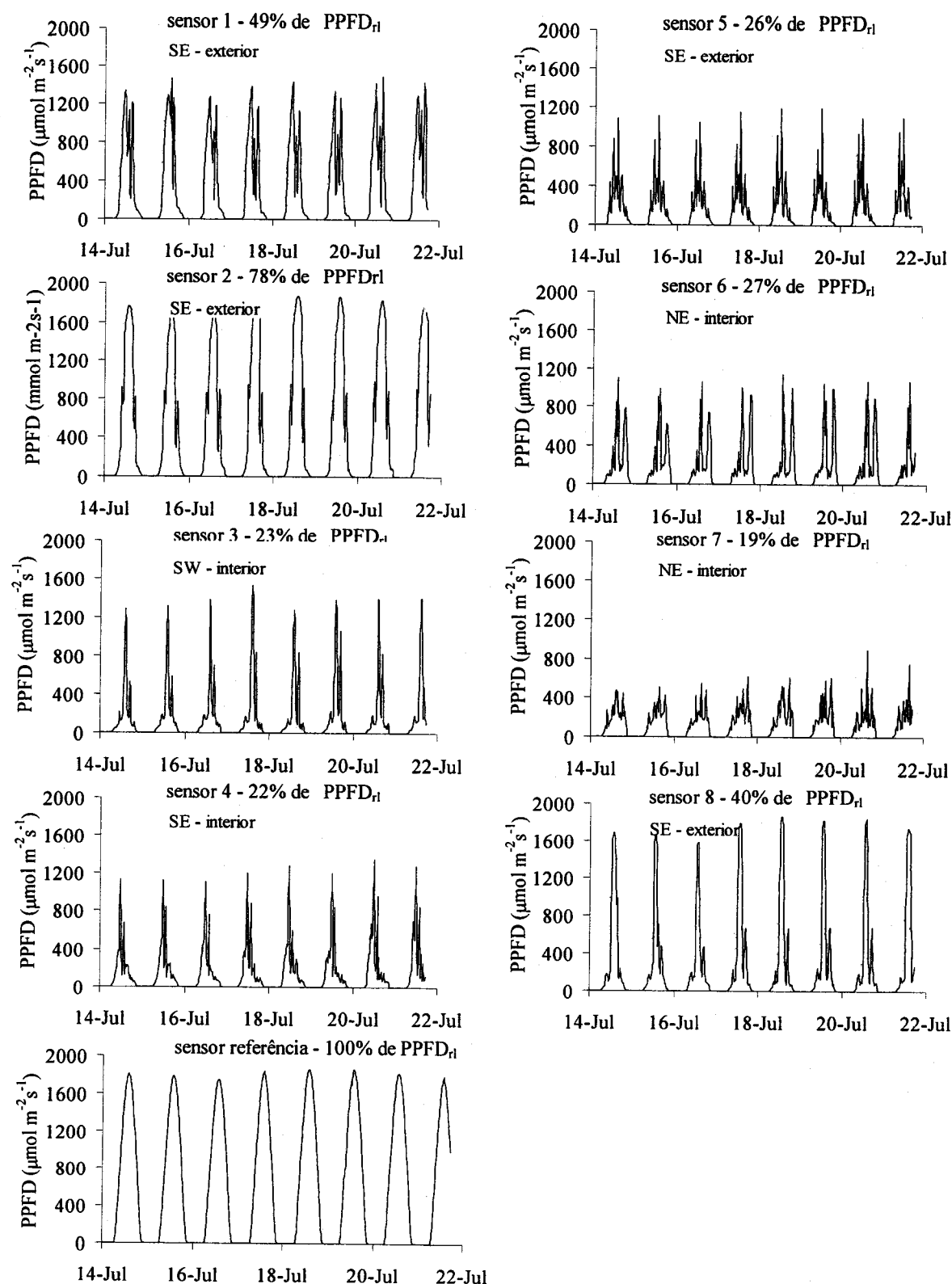


Figura 5.4. Variação diária de $PPFD_{ref}$ entre 14 e 22 de Julho de 1999 em 8 sensores com diferentes posições no interior da copa e de um sensor referência colocado acima da copa, na azinheira designada por árvore nº 2.

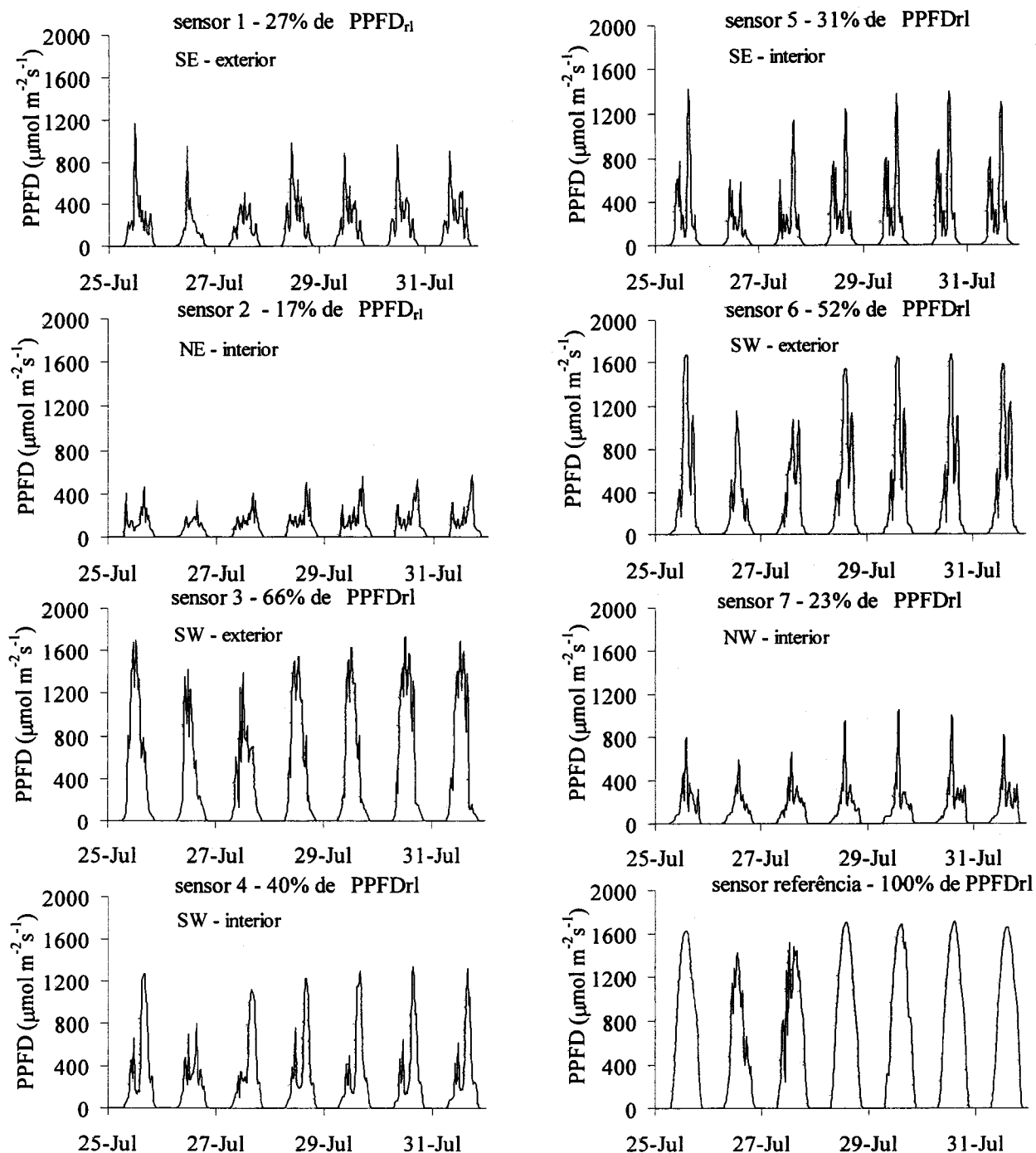


Figura 5.5. Variação diária de PPFD_{ref} entre 25 e 31 de Julho de 1999 em 7 sensores com diferentes posições no interior da copa e de um sensor referência colocado acima da copa, na azinheira designada por árvore nº 3.

Tabela 5.IV. Distribuição da densidade de fluxo de fótons da radiação fotossinteticamente activa relativa ($PPFD_{rl}$, %) em três árvores com 4 sensores colocados em folhas ensombradas (SPAR) e 4 sensores colocados em folhas sol (LPAR) e valores máximos absolutos de PPFD no sensor REF ($PPFD_{max}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Árvore n°	PPFD _{max} sensor	PPFD _{rl} (%)							
		SPAR				LPAR			
	REF	1	2	3	4	1	2	3	4
1	1886 ±22	7	14	12	5	77	86	80	73
2	1812 ±106	10	13	20	16	73	72	68	58
3	2093 ±57	17	19	16	18	65	42	67	49

5.3.2. Estrutura e composição química da folha

Os resultados apresentados nas Figuras 5.6. e 5.7., referem-se a parâmetros estruturais (área foliar específica, SLA) e bioquímicos (teor foliar em: clorofila total, azoto, celulose, hemicelulose e lenhina) das folhas no Verão de 1999.

Verificou-se uma relação exponencial entre a SLA e o integral diário da densidade de fluxo de fótons da radiação fotossinteticamente activa (PPFD) (expressa em % da PPFD do sensor de referência, $PPFD_{rl}$) recebida pelas folhas ($R^2 = 0.75$) em que a SLA diminui com o aumento da $PPFD_{rl}$ (Fig. 5.6).

Não existe qualquer relação entre a $PPFD_{rl}$ e o teor de azoto, clorofila, celulose, hemicelulose ou lenhina, quando estes parâmetros são expressos em percentagem da massa foliar, sendo todavia notória uma correlação entre o teor de azoto ($R^2 = 0.50$, $P < 0.001$), celulose ($R^2 = 0.27$, $P < 0.05$) e lenhina ($R^2 = 0.26$, $P < 0.05$), quando expressos por área foliar, e a $PPFD_{rl}$ (Fig. 5.7). A elevada variabilidade dos valores relativos ao teor de clorofila não permite observar qualquer tendência em função da PPFD relativa recebida pela folha.

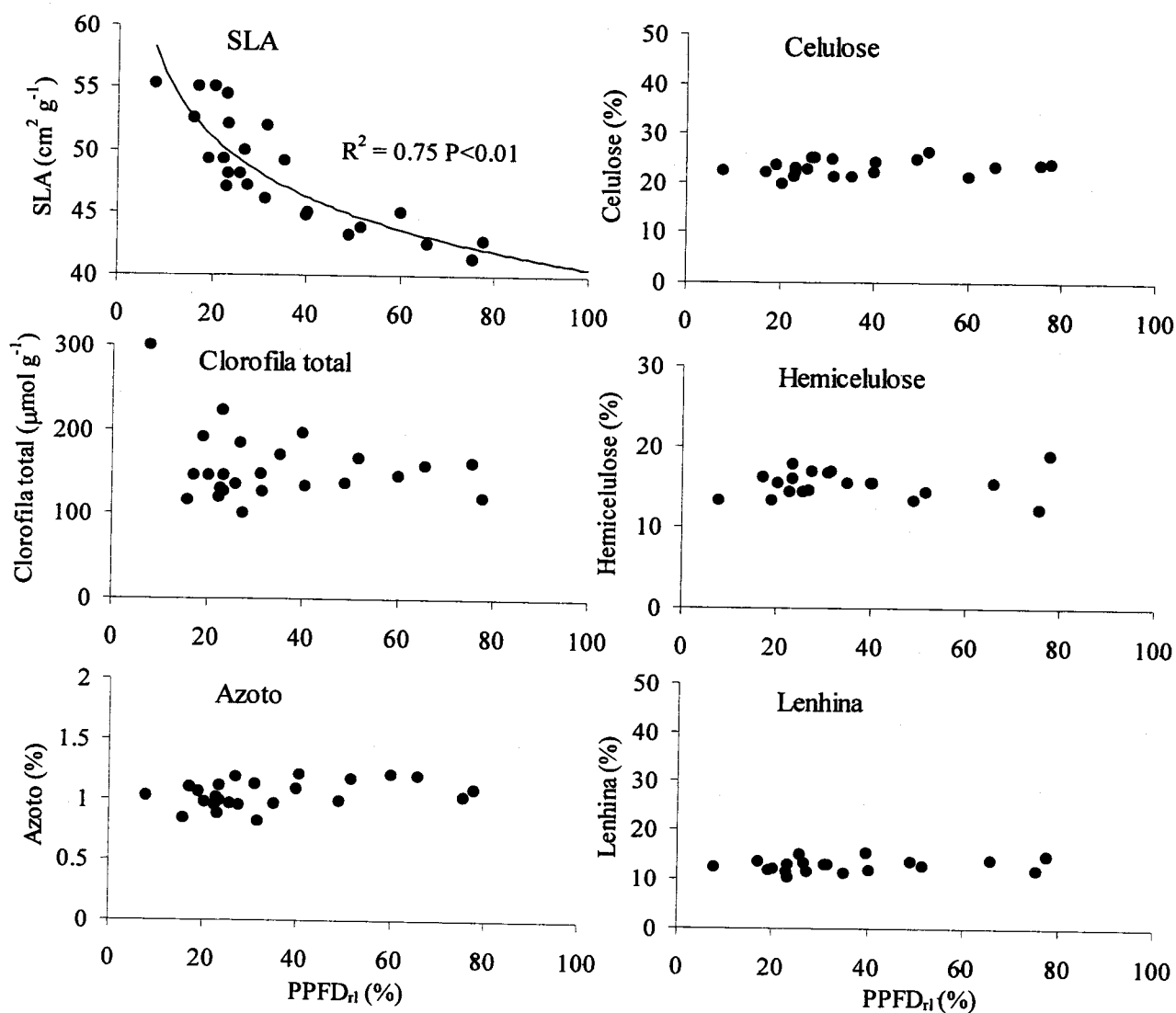


Figura 5.6. Relação entre a densidade de fluxo de fótons da radiação fotossinteticamente activa (PPFD_n) expressa em %PPFD do sensor referência, para diferentes locais da copa da azinheira, *Q. rotundifolia*, na área foliar específica (SLA) e no teor foliar em: clorofila total, azoto, celulose, hemicelulose e lenhina (os quatro últimos em % da massa foliar). Os dados de SLA foram ajustados por uma regressão não linear ($SLA = a \times \exp(-b \times PPFD_n)$).

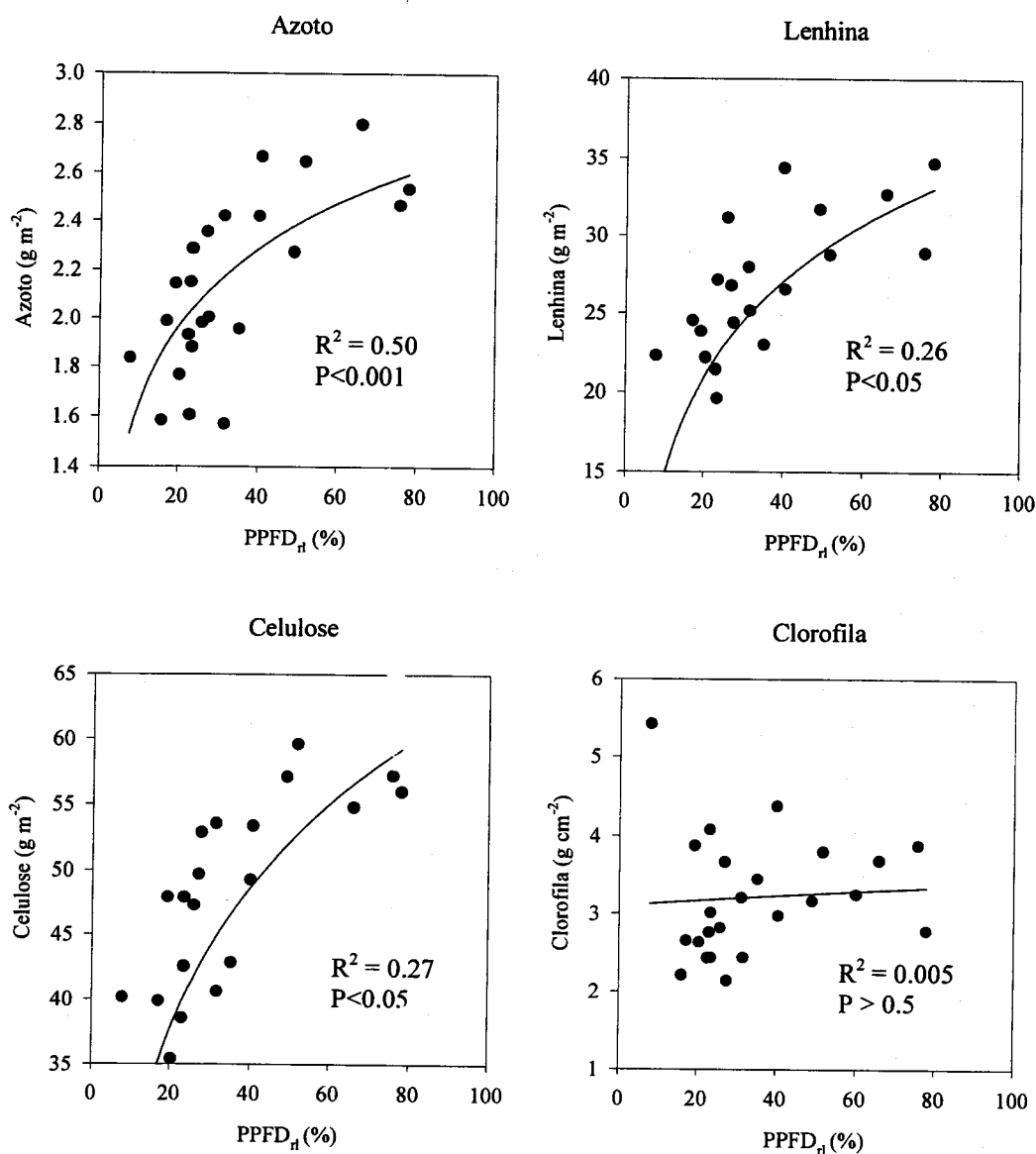


Figura 5.7. Relação entre a densidade de fluxo de fótons da radiação fotossinteticamente activa (PPFD_n) expressa em %PPFD do sensor referência, em diferentes locais da copa da azinheira, *Q. rotundifolia*, no teor foliar, expresso por área, em: clorofila total, azoto, celulose e lenhina. Os dados foram ajustados por uma regressão não linear ($y = a + b \ln \text{PPFD}_n$).

5.3.3. Taxa fotossintética e condutância estomática

Os resultados apresentados na Figura 5.8. referem-se a valores máximos de taxa fotossintética e condutância estomática, em condições ambientais, medidos em folhas de sol (Fsl) e em folhas ensombradas (Fsm). As Fsm apresentaram menor taxa fotossintética máxima, menor condutância estomática máxima e menor eficiência do

uso da água instantânea (razão entre a taxa fotossintética e condutância estomática máximas) relativamente às Fsl ($P < 0.05$).

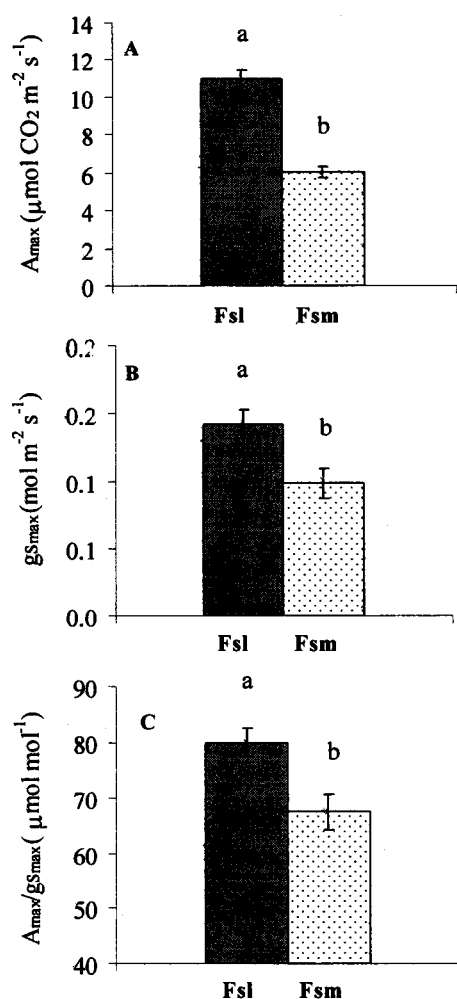


Figura 5.8. Taxa fotossintética máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (A_{max}) (A), condutância estomática máxima (g_{smax}) ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (B), eficiência do uso da água instantânea (A_{max}/g_{smax}) (C) em folhas ensombradas (Fsm) e folhas sol (Fsl) de *Q. rotundifolia*. As colunas são médias ($n=12$) e as barras os respectivos erros padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$) entre as folhas Fsm e Fsl, resultados de teste T-Student.

5.3.4. Estrutura e composição química da folha

Os resultados apresentados na Figura 5.9. referem-se a parâmetros estruturais (área foliar específica, SLA) e bioquímicos (teor foliar em: açúcares solúveis, amido e azoto) em folhas ensombradas (Fsm) e em folhas de sol (Fsl).

As folhas ensombradas (Fsm) apresentaram maior SLA relativamente às folhas de sol (Fsl) ($P < 0.05$). Pelo contrário, os teores foliares em açúcares solúveis, amido e em azoto foram menores ($P < 0.05$) nas folhas ensombradas, relativamente às folhas sol.

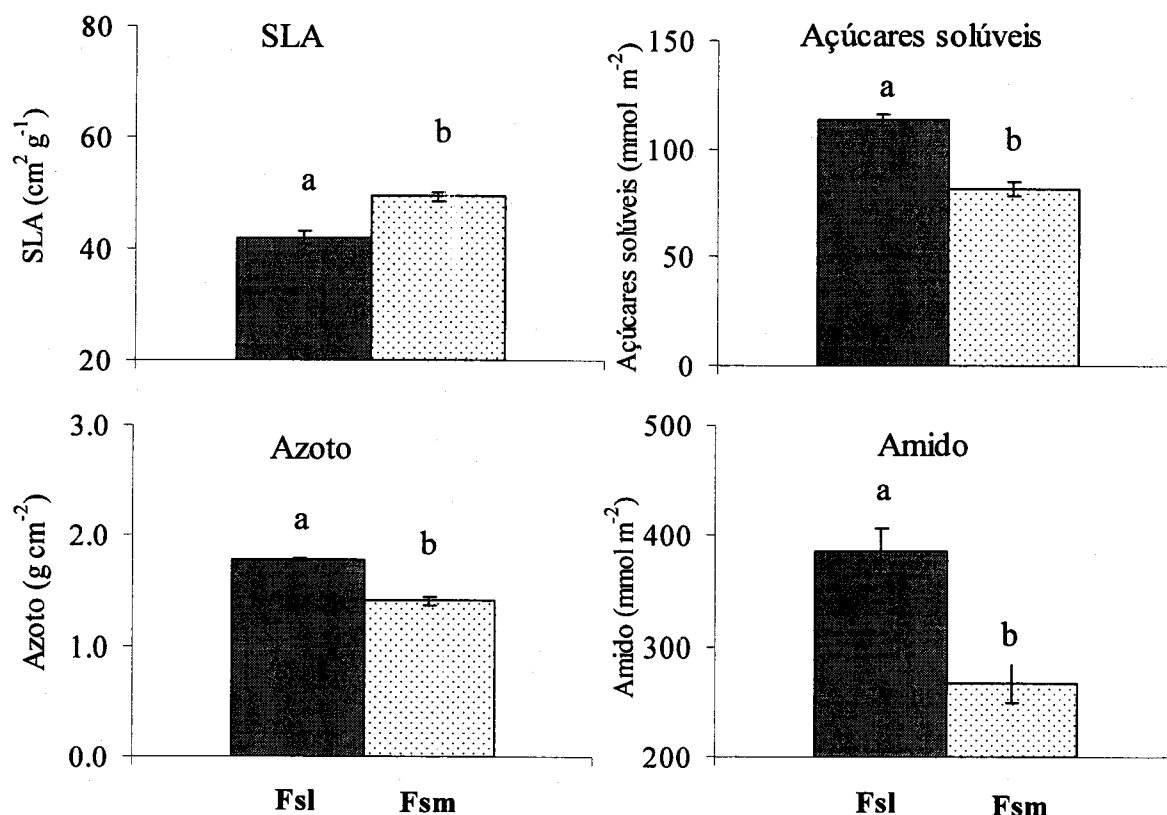


Figura 5.9. Área foliar específica (SLA) ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), teor foliar em: azoto (g m^{-2}), açúcares solúveis e amido (mmol m^{-2}) em folhas de ensombradas (Fsm) e folhas de sol (Fsl) de *Q. rotundifolia*. As colunas são médias ($n = 12$) e as barras os respectivos erros padrão. Letras iguais indicam que não existem diferenças significativas ($P > 0.05$) entre as estações, resultados de teste T-Student.

5.3.5. Parâmetros fotossintéticos

A Tabela 5.V apresenta os valores dos parâmetros fotossintéticos: taxa máxima de carboxilação ($V_{c_{\max}}$), taxa máxima de transporte de electrões ($J_{\max}$), velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}), respiração (R_d), eficiência quântica (Φ) e capacidade fotossintética máxima ($A_{\max}$), derivados a partir das curvas A/c_i e A/luz , nas

folhas ensombradas e em folhas de sol, conforme descrito na metodologia, expressos por unidade de área foliar e expressos por unidade de massa foliar

Tabela 5.V. Velocidade máxima de carboxilação ($V_{c_{max}}$), velocidade máxima de transporte de electrões (J_{max}), taxa de respiração (R_d), velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}) determinados segundo o modelo da fotossíntese proposto por Farquhar *et al.* (1980) com modificações por Sharkey (1985), eficiência quântica (Φ) e fotossíntese máxima (A_{max}), expressos quer por unidade de área foliar, quer por unidade de massa foliar em folhas de sombra (F_{sm}) e folhas de sol (F_{sl}). Para a determinação destes parâmetros $n = 12$, em que n é número de curvas de resposta da taxa fotossintética ao CO_2 intercelular e à luz. Letras iguais indicam que não há diferenças significativas ($P > 0.05$) entre as estações, pelo teste T-Student.

Folhas	$V_{c_{max}}$	J_{max}	R_d
Expressos por unidade de área foliar			
	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Fsm	29.60±1.80 a	068.08±3.63 a	1.35±0.10 a
Fsl¹⁾	31.96±2.27 a	100.80±6.33 b	2.34±0.36 b
Folhas	$V_{c_{max}}$	J_{max}	R_d
Expressos por unidade de massa foliar			
	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$
Fsm	0.146±0.009 a	0.34±0.02 a	0.0066±0.0005 a
Fsl¹⁾	0.127±0.010 b	0.40±0.03 a	0.0073±0.0016 a

1) Resultados também apresentados na Tabela 4.II na secção 4.3 deste trabalho (resultados relativos a curvas A/ci e A/luz realizadas em folhas de sol no Verão de 1999).

Tabela 5.V. (continuação)

Folhas	V_{TPU}	A_{max}	Φ
Expressos por unidade de área foliar			
	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol fotões}^{-1}$
Fsm	2.35±0.22 a	12.48±2.55 a	0.069±0.002 a
Fsl¹⁾	2.68±0.29 a	11.66±1.78 a	0.056±0.003 b

Folhas	V_{TPU}	A_{max}	Φ
Expressos por unidade de área foliar			
	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol fotões}^{-1}$
Fsm	0.0116±0.0011 a	0.29±0.01 a	0.0013±0.0001 a
Fsl¹⁾	0.0106±0.0013 a	0.27±0.03 a	0.0014±0.0001 a

1) resultados também apresentados na Tabela 4.II na secção 4.3 deste trabalho (resultados relativos a curvas A/ci e A/luz realizadas em folhas de sol no Verão de 1999).

Os valores da capacidade máxima de transporte de electrões (J_{max}) e da respiração (R_d), expressos por unidade de área foliar, foram mais elevados nas folhas de sol (Fsl), relativamente às folhas de sombra (Fsm) (Tabela 5.V). Porém, a eficiência quântica (Φ), por unidade de área foliar foi mais elevada nas folhas ensombradas (Fsm) relativamente às folhas de sol (Fsl). Ainda a capacidade fotossintética máxima (A_{max}), a velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e a velocidade de utilização de trioses fosfato (V_{TPU}) não diferiram entre os dois tipos de folha quando expressos em função da área foliar. Todavia, quando se expressa o parâmetros V_{cmax} por unidade de massa foliar, observa-se que as folhas de sol (Fsl) apresentam menores valores face às folhas ensombradas (Fsm) (Tabela 5.V).

5.4. DISCUSSÃO

A alteração da área foliar específica (SLA), observada no corrente trabalho em azinheira, face à distribuição heterogénea da radiação na copa constituiu uma adaptação

morfológica foliar. De facto, verificou-se que a área foliar específica das folhas de azinheira diminuiu com o aumento da densidade de fluxo de fotões (PPFD) em diferentes locais da copa. Este resultado está de acordo com o facto do parâmetro SLA ser fortemente dependente da PPFD (Specht e Rundel, 1990; Rambal *et al.*, 1996) variando com o seu gradiente no interior da copa (Hollinger, 1989; Ellsworth e Reich, 1993; Rambal *et al.*, 1996, Warren e Adams, 2001; Meir *et al.*, 2002). Os resultados encontrados na literatura, quanto à variação de SLA em relação à PPFD recebida na copa, são na sua maioria para cobertos arbóreos densos e contínuos, em árvores de clima temperado (ex. *Quercus petraea* em Inglaterra, Meir *et al.*, 2002) ou mais escassamente em árvores esclerófilas de clima mediterrânico (ex. *Quercus ilex* em Espanha, Sabaté *et al.*, 1999). Nos trabalhos referidos, as árvores apresentam copas fechadas, nas quais ocorrem gradientes verticais de PPFD, e as folhas no topo, expostas a maior PPFD, apresentam menor SLA relativamente às folhas da base. As azinheiras em estudo são árvores relativamente isoladas e as copas são geralmente abertas, pelo que a distribuição da PPFD e variação de SLA, nestas condições, têm mais a ver com a posição norte-sul das folhas e com a existência de folhas e ramos vizinhos do que com um perfil vertical do copado (Infante *et al.*, 2001). No presente trabalho a relação negativa entre a SLA e a PPFD, observada em azinheira poderá estar mais relacionada com um aumento da espessura das folhas, do que com um aumento da densidade foliar, em ambientes com maior intensidade de PPFD. De facto, a concentração de hidratos de carbono estruturais (celulose, hemicelulose e lenhina, por unidade de massa foliar) não se alterou com o nível de PPFD. Porém, a concentração de amido foi também superior nas folhas de sol, o que poderá ter também contribuído para a diminuição de SLA nestas folhas.

O menor valor de SLA nas folhas de sol pode ser vantajoso e então representar uma estratégia adaptativa em situações de défice de pressão de vapor do ar elevado e baixa disponibilidade hídrica no solo (Specht e Specht, 1989 e Sabaté *et al.*, 1999), como ocorrem no Verão mediterrânico. Assim, as folhas com menor SLA podem contribuir para um aumento da eficiência do uso da água (expressa como a razão entre a assimilação de carbono e a condutância estomática), tal como neste trabalho em azinheira, uma vez que a superfície foliar exposta à transpiração é menor face à massa foliar que contribui para a assimilação de carbono. No entanto, há a considerar alguns aspectos menos favoráveis no metabolismo fotossintético da planta, resultantes de

baixos valores de SLA. Por um lado, esse decréscimo de SLA promove um aumento da resistência do mesófilo na difusão de CO₂, podendo advir daí uma forte limitação à assimilação carbónica (Sabaté *et al.*, 1999), situação essa que é agravada pela diminuição da condutância estomática em condições de secura. Por outro lado, cria no mesófilo fotossintético destas folhas um gradiente de intensidade da PPFD em que as células abaxiais recebem menos PPFD. Apesar destas considerações, as folhas de sol deverão ter contribuído mais, em termos relativos, na assimilação de carbono na copa do que as folhas expostas a menos radiação uma vez que a concentração de hidratos de carbono não estruturais, resultantes directos do processo fotossintético, foram mais elevados nas folhas expostas a maior radiação. Se por um lado as folhas de sol denotam maior taxa de assimilação, por outro lado mostraram maior consumo de hidratos de carbono na respiração. Parece que o facto das folhas de sol serem mais espessas que as folhas de sombra, explica os resultados da respiração foliar, em que se registaram maiores valores de respiração, por unidade de área foliar, nestas folhas tendo em conta a maior biomassa por unidade de área. Julga-se que este incremento de respiração deva ser principalmente atribuído a taxas de respiração de manutenção superiores nas primeiras folhas, ainda que em períodos de crescimento possa ser igualmente atribuído a um aumento da respiração de crescimento (Björkman, 1981, Pearcy, 1999).

Neste trabalho em azinheira o efeito da PPFD no teor de azoto foliar foi apenas notório quando este parâmetro bioquímico foi expresso em função da área foliar e não se verificou qualquer efeito quando expresso por unidade de massa foliar. Um resultado semelhante foi obtido em árvores isoladas de sobreiro (*Q. suber*) num ecossistema de montado (Faria *et al.*, 1996), semelhante ao do corrente trabalho, em que as diferenças no teor de azoto foliar entre as folhas de sol e folhas de sombra se observaram apenas quando este parâmetro foi expresso por área foliar. Outros trabalhos recentes em gimnospérmicas, como seja *Pinus ponderosa* (Bond *et al.*, 1999), *Pinus pinaster* (Warren e Adams, 2001) ou em angiospérmicas de clima temperado como *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula* e *Tilia cordata* (Niinemets *et al.*, 1998a), *Acer saccharum* (Niinemets e Tenhunen, 1997) *Bétula pendula*, *Fagus sylvatica* (Meiri *et al.*, 2002) ou em angiospérmicas de clima mediterrânico como *Quercus ilex* (Sabaté *et al.*, 1995), *Q. ilex* subs *balota* (*Q. rotundifolia*), *Q. coccifera*, *Q. faginea* e *Q. suber* (Niinemets *et al.*, 2004) indicam uma relação positiva entre a PPFD e o teor de azoto (por unidade de área foliar) não

tendo havido qualquer relação positiva e a existir seria fraca entre eles, caso ambos fossem expressos em função da massa foliar.

Os resultados aqui obtidos para a azinheira indicam que a PPFD na qual as folhas se desenvolveram foi determinante da eficiência quântica (Φ) (por unidade de área foliar). As folhas de sombra apresentaram uma Φ mais elevada, talvez devido a um investimento superior em clorofila, em relação às folhas de sol. Porém, a PPFD recebida pelas folhas não influenciou $A_{\max}$ ou $V_{c_{\max}}$, quando se expressam estes parâmetros por unidade de área foliar, mas devido ao efeito da PPFD em SLA, as folhas expostas a PPFD elevado apresentaram menor $A_{\max}$ e menor $V_{c_{\max}}$, quando se expressam estes parâmetros por unidade de massa foliar. Seria esperado que ocorresse nas folhas, uma aclimação da capacidade fotossintética em função da PPFD; i.e. que as folhas de sombra, com menor teor de azoto (por unidade de área foliar), apresentassem menor capacidade fotossintética, relativamente às folhas de sol, com mais azoto.

A justificação para que não se tenha verificado aclimação bioquímica da fotossíntese face à PPFD recebida poderá estar relacionada com o facto de os valores de $A_{\max}$ e $V_{c_{\max}}$ poder depender mais das condições hídricas do solo e/ou da atmosfera do que da PPFD. Dito doutro modo, sob condições hídricas pouco favoráveis, durante o Verão mediterrânico, não se expressa a aclimação da capacidade fotossintética a diferentes PPFD sendo essa mesma capacidade sempre baixa, provavelmente devido aos processos de foto-inibição. Neste sentido, também os trabalhos de Warren e Adams (2001) em *Pinus pinaster* sugerem que quando existem outros factores limitantes da capacidade fotossintética que não a PPFD, tais como o stresse hídrico, a relação entre $A_{\max}$ e o teor de azoto foliar ou a PPFD pode não ser positiva.

Como nota final salienta-se que os resultados deste trabalho indicam uma aclimação morfológica das folhas à PPFD, em detrimento da aclimação bioquímica, tal como ocorreu em vários outros trabalhos (ex. Hollinger, 1996; Rambal *et al.*, 1996; Niinemets *et al.*, 1998a, b; Bond *et al.*, 1999; Warren e Adams, 2001; Meir *et al.*, 2002). Desta forma, a massa foliar investida por unidade de área (inverso de SLA) parece representar um factor chave na aclimação à intensidade luminosa sob a qual as folhas se desenvolveram.

5.5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Valladares, F., Pérez-Corona, M.E., Baquedano, F.J., Castillo, F.J. e Manrique, E. (2001). Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Funct. Ecol.* **15**:124-135.
- Baldocchi, D.D. e Harley, P.C. (1995). Scaling carbon dioxide and water vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II Model testing and application. *Plant, Cell Environ.* **18**: 1157-1173.
- Björkman, O. (1981). Responses to different quantum flux densities. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. e Ziegler, H. (eds). *Physiological plant ecology I. Encyclopedia of plant physiology*. vol.12A Springer-Verlag, Berlin. pp. 57-108.
- Bond, B.J., Farnsworth, B.T., Coulombe, R.A. e Winner, W.E. (1999). Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia* **120**: 183-192.
- Brooks, J.R., Sprugel, D.G. e Hinckley, T.M. (1996). The effect of light acclimation during and after foliage expansion on photosynthesis of *Abies amabilis* within the canopy. *Oecologia* **107**: 21-32.
- Caldwell, M.M., Meister, H.P., Tenhunen, J.D., Lange, O.L. (1986). Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees* **1**: 25-41.
- Ellsworth, D.S. e Reich, P.B. (1993). Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* **96**: 169-178.
- Faria, T., García-Plazaola, J.L., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S. e Chaves, M.M. (1996). Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiol.* **16**: 115-123.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. e Berry, J.A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**: 78-90.

- Field, C. e Mooney, H.A. (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish, T.J. (ed). *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 25-55.
- Harley, P.C. e Baldocchi, D.D. (1995). Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parameterization. *Plant, Cell Environ.* **18**: 1146-1156.
- Harley, P.C., Tenhunen, J.D. e Lange, O.L. (1986). Use of an analytical model to study limitations on net photosynthesis in *Arbutus unedo* under field conditions. *Oecologia* **70**: 393-401.
- Hogan, K.P., Whitehead, D., Kallarackal, J., Buwalda, J.G., Meekings, J. e Rogers, G.N.D. (1996). Photosynthetic activity of leaves of *Pinus radiata* and *Nothofagus fusca* after 1 year of growth at elevated CO₂. *Aust. J. Plant Physiol.* **23**: 623-630.
- Hollinger, D.Y. (1989). Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in broad-leaved evergreen montane forest. *Funct. Ecol.* **3**: 53-62.
- Hollinger, D.Y. (1996). Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiol.* **16**: 627-634.
- Infante, J. M., Mauchamp, A., Fernández-Alés, R., Joffre, R. e Rambal, S. (2001). Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak trees: evidences in support of the pipe model theory. *Tree Physiol.* **21**: 409-414.
- Kull, O. e Kruijt, B. (1999). Acclimation of photosynthesis to light: a mechanistic approach. *Funct. Ecol.* **13**: 24-36.
- Lewandowska, M. e Jarvis, P. G. (1977). Changes in chlorophyll and carotenoid content, specific leaf area and dry weight fraction in *Stika spruce*, in response to shading and season. *New Phytol.* **79**: 247-256.
- Meir, P., Kruijt, B., Broadmeadow, M., Barbosa, E., Kull, O., Carswell, F., Nobre, A. e Jarvis, A.J. (2002). Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. *Plant, Cell Environ.* **25**: 343-357.

- Niinemets, Ü., Bilger, W., Kull, O. e Tenhunen, J.D. (1998b). Acclimation to high irradiance in temperate deciduous trees in the field: changes in xanthophyll cycle pool size and in photosynthetic capacity along a canopy light gradient. *Plant, Cell Environ.* **21**: 1205-1218.
- Niinemets, Ü., Kull, O. e Tenhunen, J.D. (1998a). An analysis of light effect on foliar morphology, physiology and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiol.* **18**: 681-696.
- Niinemets, Ü. e Tenhunen, J.D. (1997). A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for foliage morphological plasticity. *Plant, Cell Environ.* **20**: 845-866.
- Niinemets, Ü., Tenhunen, J. e Beyschlag, W. (2004). Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Funct. Plant Biol.* **31**: 1179-1193.
- Pearcy, R.W. (1999). Responses of plants to heterogeneous light environment. In: Pugnaire, F.I. e Valladares, F. (ed) *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker Inc, New York. pp. 270-313.
- Pearcy, R.W. e Sims, D.A. (1994). Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. In: Calwell, M.M. e Pearcy, R.W. (ed). *Exploitation of environment heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and belowground*. Physiological Ecology, Academic Press, San Diego. pp. 145-174.
- Rambal, S., Damesin, C., Joffre, R., Méthy, M. e Lo Seen, D. (1996). Optimization of carbon gain in canopies of Mediterranean evergreen oaks. *Ann. Sci. Forest* **53**: 547-560.
- Robinson, D. e Robinson, I.H. (1988). Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Funct. Ecol.* **2**:249-257.
- Sabaté, S., Sala, A. e Gracia, C.A. (1995). Nutrient content in *Quercus ilex* canopies: Seasonal and spatial variation within a catchment. *Plant and Soil* **168-169**: 297-304.

- Sabaté, S., Sala, A. e Gracia, C.A. (1999). Leaf traits and canopy organization. In: Rodá, F., Retana, J., Gracia, C. A. e Bellot, J. (eds) *Ecology of Mediterranean evergreen oak forest. Ecological studies*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 121-133.
- Schlichting, C. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 667-693.
- Sharkey, T.D. (1985) Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review* **78**:71-75.
- Specht, R.L. e Rundel, P.W. (1990). Sclerophylly and foliar nutrient status of Mediterranean-climate plant communities in Southern Australia. *Austr. J. Bot* **38**: 459-474.
- Specht, R.L. e Specht, A. (1989). Canopy structure in *Eucalyptus*-dominated communities in Australia along climatic gradients. *Oecol. Plant.* **10**: 191-213.
- Tenhunen, J.D., Harley, P.C., Beyschlad, W. e Lange, O.L. (1986). A model of net photosynthesis for leaves of the sclerophyll *Quercus coccifera*. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (ed) *Plant responses to stress, functional analysis in Mediterranean ecosystems*. Springer-Verlag, Heidelberg, NATO ASI series. 339-354.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Pérez-Corona, E. e Manrique, E. (2002). Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytol.* **156**: 457-467.
- Valladares, F., Martínez-Ferri, E., Balaguer, L., Pérez-Corona, E. e Manrique, E. (2000). Low leaf-level responses to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy. *New Phytol.* **148**: 79-91.
- Valladares, F. e Pearcy, R.W. (1999). The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* **121**: 171-182.

- Van Soest, P.J. (1963). Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *J. Assoc. Ofic. Anal. Chemistry* **49**: 5466-5551.
- Walters, M. e Reich, P.B. (1996). Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* **77**: 841-853.
- Warren, C.R. e Adams, M.A. (2001). Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant, Cell Environ.* **24**: 597-609.
- Zar, J. (1999). *Biostatistical analysis* (4th ed) Prentice-Hall Inc., Englewood Cliff.

6. FLUXOS DE CARBONO E DE ÁGUA NUM MONTADO – SIMULAÇÕES COM O MODELO *GOTILWA+*

6.1. INTRODUÇÃO

Nos ecossistemas mediterrânicos, os fluxos de carbono e de água entre a vegetação e a atmosfera são fortemente condicionados pela ausência de precipitação, particularmente no Verão, quando esta se encontra associada a elevado potencial evaporativo da atmosfera e radiação também elevada (Pereira *et al.*, 2004). Estas condições de secura induzem o fecho dos estomas durante o dia, ocasionando restrições na assimilação de carbono, intensificadas pela ocorrência de processos de foto-inibição (Chaves *et al.*, 2003) e na transpiração. As previsões de alteração climática para zonas mediterrânicas ibéricas incluem um aumento da temperatura associado a um acréscimo do défice hídrico estival, tanto em intensidade como na duração (Miranda *et al.*, 2002). Atendendo a esta previsão na intensificação dos factores de stresse ambiental, torna-se fundamental entender o funcionamento dos ecossistemas mediterrânicos no sentido de prever, se a médio e longo prazo, estes ecossistemas funcionarão como sumidouros ou fontes de CO₂ para a atmosfera.

A escolha de um modelo adequado que permita a descrição do funcionamento de um ecossistema mediterrânico, nomeadamente a quantificação dos fluxos de carbono e da água entre a vegetação e a atmosfera, deve ser cuidadosa, não só na forma como o modelo considera o efeito do défice hídrico nos vários processos, mas também na escala temporal que o modelo utiliza, uma vez que a escala de base mensal não representa o efeito sazonal da precipitação (Hoff *et al.*, 2002). Nos ecossistemas mediterrânicos o balanço de carbono i.e. a assimilação de carbono versus a respiração, é altamente dependente das condições hídricas do solo. A validade dos resultados da modelação dos fluxos de carbono nestes ecossistemas depende da capacidade dos modelos conseguirem reproduzir os efeitos do défice hídrico associado à temperatura elevada, tanto na assimilação como na respiração das plantas e do solo (Reichstein *et al.*, 2002). A respiração do solo integra diferentes componentes (Hanson *et al.*, 2000, Hogberg *et al.*, 2001) tais como: a decomposição da matéria orgânica pelos microrganismos livres no solo, a respiração da rizosfera, a respiração das raízes e a

respiração da fauna. A contribuição relativa de cada um destes componentes não está determinada (Tate *et al.*, 1993; Thierron e Laudelout, 1996). Aliás, torna-se um processo complicado porque, por um lado, há dificuldade em separar os diferentes componentes e, por outro, essa contribuição depende do tipo de ecossistema. Uma estimativa deficiente da respiração do solo pode induzir um erro muito relevante na estimativa do balanço de carbono do ecossistema, já que a respiração do solo pode corresponder a cerca de 20 a 40% das entradas anuais de dióxido de carbono na atmosfera (Reichstein *et al.*, 2002).

De uma maneira geral, os modelos de respiração do solo são modelos empíricos que incluem uma função exponencial da temperatura e da precipitação (ex. Raich *et al.* 2002) e, quando são aplicados aos ecossistemas sujeitos a défices hídricos prolongados, integram um coeficiente relacionado com a disponibilidade de água no solo (ex. Gracia *et al.*, 1999a).

Porém, são relativamente escassos os trabalhos publicados sobre a quantificação dos fluxos do dióxido de carbono e da água, ao nível do ecossistema em florestas mediterrânicas, sendo a maioria dos trabalhos decorridos em florestas boreais, temperadas ou tropicais (ex. Valentini *et al.*, 1996; Baldocchi, 1997; Goulden *et al.*, 1998; Willians *et al.*, 1998), nas quais os episódios de défice hídrico são ligeiros quando ocorrem. Dois dos trabalhos aplicados a florestas europeias mediterrânicas, de *Quercus ilex* em Puéchabon (França,) são de Reichstein *et al.* (2002) com o modelo *PROXEL_{NEE}* e de Hoff *et al.*, (2002) com o modelo *FOREST-BGC* (BioGeochemical Cycles). Todavia ambos os modelos são de base mecanicista dos vários processos funcionais (ex. estrutura da copa, balanço de energia, trocas gasosas, etc.) e foram inicialmente desenvolvidos para florestas temperadas (no modelo *FOREST-BGC*) ou de coníferas no Norte da Europa (no modelo *PROXEL_{NEE}*), sendo posteriormente modificados e parametrizados para espécies mediterrânicas de modo a tentar reproduzir o efeito do défice hídrico inerente ao clima mediterrânico.

Um dos modelos de simulação construído especificamente para o ambiente mediterrânico, no qual o défice hídrico é a principal condicionante das trocas gasosas (dióxido de carbono e vapor de água), foi o modelo *GOTILWA+*. Este acrónimo resulta das primeiras letras do título inglês [*Growth of Trees is Limited by Watter*] (Gracia *et al.*, 1997, 1999a, b). Trata-se de um modelo de base fisiológica que permite

simular o balanço de carbono e de água numa floresta, em resposta ao clima, às alterações de estrutura da floresta (densidade de árvores e distribuição por classes de valores relativos a medições do diâmetro do tronco da árvore), às técnicas de manejo agroflorestal, às características do solo e às alterações climáticas. Este modelo tende a simular o crescimento de uma floresta, considerando a dinâmica de água no sistema como um factor determinante no funcionamento das comunidades vegetais. O aspecto mais particular do modelo *GOTILWA+*, em relação a outros modelos de crescimento aplicados às florestas, reside na possibilidade de simular fluxos de carbono e da água em florestas sujeitas ao défice hídrico (Gracia *et al.*, 1997, 1999b), particularmente importante no caso das florestas mediterrânicas (Piñol *et al.*, 1991; Rambal 1993; Rodá *et al.*, 1999). O *GOTILWA+* é um modelo muito complexo que envolve uma série de parâmetros para a caracterização estrutural da vegetação, do solo e do clima, para além de um conjunto de submodelos: ex. o modelo de fotossíntese de Farquhar *et al.* (1980), o da condutância estomática de Leuning (1995), de respiração do solo (relação exponencial de Q_{10} ¹). Em concreto, o modelo *GOTILWA+* estima o fluxo de carbono do ecossistema do modo seguinte: [o fluxo de carbono do ecossistema (NEE, *net ecosystem exchange*) = a produtividade primária bruta (GPP, *gross primary production*) – (a respiração autotrófica das plantas (R_a) + a respiração heterotrófica do solo (R_h)). A produtividade primária bruta (GPP) provém da actividade fotossintética das plantas e depende das suas características fisiológicas e morfológicas, para além de depender dos factores ambientais. O efeito do défice hídrico na actividade fotossintética tem sido amplamente estudado ao nível da folha (ex. Tenhunen *et al.*, 1987a, b; Chaves, 1991; Infante *et al.*, 2001). Assim, de um modo geral, têm sido encontradas relações de proporcionalidade entre a taxa fotossintética e a condutância estomática, resultado que torna viável a utilização do modelo de Ball *et al.* (1987) ou os modelos dele derivados, como seja o de Leuning (1995). De facto, o *GOTILWA+* associa uma derivação do modelo de Leuning (1995) para estimar a condutância estomática, em que foi incorporada uma função do potencial hídrico de base, tornando assim este modelo aplicável às condições de défice hídrico.

No modelo *GOTILWA+* a respiração do solo é estimada com base no teor de matéria orgânica no solo e nas respectivas taxas de decomposição. A taxa de

¹ Q_{10} é um factor indicador da sensibilidade de um dado processo à temperatura; é definido como um factor de incremento da velocidade de uma reacção química quando a temperatura aumenta 10°C (Van't Hoff, 1898).

decomposição, e portanto a libertação de CO₂, depende grandemente da temperatura (através do parâmetro Q₁₀) e do teor de água no solo (Gracia *et al.*, 1997, 1999a). Por sua vez, a respiração das plantas é calculada pelo modelo com base na quantidade de biomassa viva (respiração de manutenção) e na quantidade de hidratos de carbono disponíveis para crescimento (respiração de crescimento).

O fluxo de vapor de água libertado para a atmosfera, ou seja, a evaporação total do ecossistema, engloba a perda por interceptação da água nas copas, a transpiração e a evaporação do solo. O modelo *GOTILWA+* estima a transpiração (E), segundo a equação de Penman-Monteith (Monteith, 1965) acoplada para a atmosfera (MacNaughton e Jarvis, 1983 e Jarvis e MacNaughton, 1986). Este submodelo de transpiração tem sido aplicado com eficácia em comunidades vegetais de coberto uniforme e contínuo; contudo, em povoamentos esparsos a interpretação dos fluxos de vapor de água é muito mais complexa e não são totalmente válidos os pressupostos teóricos dos modelos de Penman e Monteith (David *et al.*, 2000) apesar de ser utilizada em povoamentos esparsos como as *dehesas* espanholas (Infante, 1997).

Entre as aplicações do modelo *GOTILWA+* encontradas na bibliografia, podem destacar-se as simulações do crescimento em florestas mediterrânicas, face às alterações climáticas, com as espécies *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *P. pinaster*, *P. sylvestris* e *Fagus sylvatica* (Sabaté *et al.*, 2002). De uma forma geral, observa-se que o *GOTILWA+* apresenta um bom desempenho na predição das trocas de carbono e de água entre a atmosfera e a floresta e dá sinais dalgum bom “realismo” modelar, na medida em que responde em termos de variáveis mesuráveis, como sejam a produção primária bruta (GPP), a respiração do ecossistema, a transpiração como resposta à temperatura, a radiação e o aumento de CO₂, etc. Todavia, os resultados saídos da simulação com o *GOTILWA+* foram comparados com os obtidos por outros modelos (no âmbito do projecto *LTEEF*, Mohren e Kramer, 1997; Mohren, 1999), empregando para validação as medidas de fluxos de CO₂ e da água obtidos no âmbito do projecto europeu *EUROFLUX* (Valentini, 1999). Porém, toda essa modelação de fluxos de CO₂ e do vapor de água pelo *GOTILWA+* tem sido até à data efectuada em florestas densas em que o estrato arbóreo domina a estrutura vegetal. Recentemente, Pla (2002) desenvolveu um módulo relativo à vegetação arbustiva para incorporar no modelo *GOTILWA+*, de maneira a tornar possível a simulação da dinâmica da sucessão da fitomassa aérea na vegetação arbustiva

mediterrânica, como identificador potencial do risco de incêndio. Até ao presente trabalho, não tinha sido ainda tentada nenhuma simulação conjunta aos dois estratos vegetais (arbóreo e arbustivo). De facto, tal interacção entre estes dois estratos vegetativos cria uma dinâmica do ecossistema completamente diferente em relação àquela que se pode simular para um único estrato arbóreo já que na última se verifica uma competição pelos recursos, como a água, a luz e os nutrientes. Neste contexto, o objectivo do actual trabalho foi testar o comportamento do modelo *GOTILWA+* na simulação dos fluxos de carbono e da água do ecossistema de montado. Este estudo pretende ser apenas uma primeira abordagem na aplicação do *GOTILWA+*, face a uma situação em que interagem conjuntamente os estratos arbóreo e arbustivo. Porque o 'módulo arbustivo' foi unicamente desenvolvido com o intuito de simular riscos de incêndio (Pla, 2002), salvaguarda-se a existência de parâmetros e modalidades que ainda não estão integralmente afinados no *GOTILWA+*, particularmente para um ecossistema de tipo montado. Claro que os modelos nunca estão plenamente esgotados e, neste contexto, o *GOTILWA+* tem vindo a auferir regularmente de ajustamentos no intuito de se obter uma melhor aproximação à realidade, tanto mais quanto as versões subsequentes que são criadas.

6. 2. MATERIAL E MÉTODOS

6.2.1. Caracterização do local em estudo

A tabela 6.I resume as principais características biofísicas do montado da Herdade da Alfarrobeira que serviu como local de estudo (Fig. 6.1.). Os parâmetros recolhidos no período entre 1999 e 2001 entraram na simulação de fluxos de carbono e da água neste montado, tal como estimados por intermédio do modelo *GOTILWA+*.

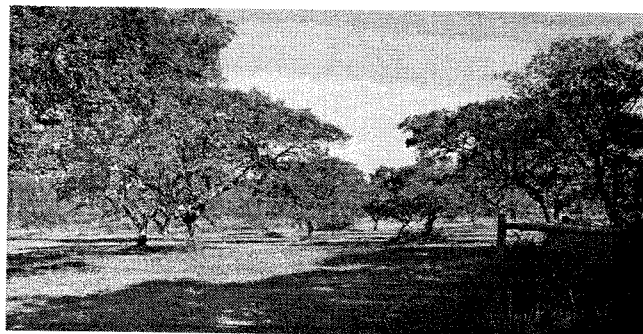


Figura 6.1. Aspecto geral do montado (Herdade da Alfarrobeira).

Tabela 6.I. Características do local de estudo.

Localização	Herdade da Alfarrobeira, Évora, Portugal 38° 32' N e 8° 01' W
Tipo de ecossistema	Montado misto de azinheira e sobreiro
Coberto vegetal arbóreo (essencialmente <i>Q. rotundifolia</i>)	32 %
Espécies arbóreas (cobertura aproximada %)	<i>Quercus rotundifolia</i> (80%) <i>Quercus suber</i> (20%) <i>Fraxinus angustifolia</i> (linhas de água temporárias)
Vegetação arbustiva dominante	<i>Cistus salviifolius</i> (> 50%) <i>Quercus coccifera</i> <i>Myrtus communis</i>
Altura média das árvores	5 a 6 m
Idade média árvores (aprox.)	80 a 90 anos ²
Índice de área foliar das árvores	0.5 ³
Densidade de <i>Q. rotundifolia</i>	35 a 45 árvores/ha
Temperatura média anual (1951-80)	15.4 °C ⁴
Precipitação anual (1951-80)	664.6 mm ⁴
Tipo de solo	litólico não húmico de granitos ou rochas afins com afloramentos rochosos de granitos ⁵

6.2.2. Validação do modelo *GOTILWA+*

O *GOTILWA+* é um modelo mono-específico, significa isto que considera apenas uma única espécie no estrato arbóreo, no processo de simulação dos fluxos de carbono e de água. Em conformidade, a azinheira (*Quercus rotundifolia*) foi obviamente a árvore eleita, dada a sua predominância no montado em estudo. Deste modo aproveitaram-se os dados fisiológicos e morfológicos estudados e/ou disponíveis nesta espécie. No entanto,

² valor estimado em árvore num local próximo do local de estudo (David, 2000)

³ Pereira *et al.* (2004)

⁴ INMG (1991)

⁵ Cardoso (1974)

houve necessidade de colmatar a escassez de dados sobre azinheira no que se refere à estrutura das árvores, os quais provieram da espécie afim, concretamente os povoamentos de *Q. ilex* na Catalunha (Gracia *et al.*, 1999a), sempre que não se dispunha dalguma informação mais próxima. Já se referiu que o modelo *GOTILWA+* também pode considerar a simulação de um estrato arbustivo, ainda que num contexto particular de simular riscos de incêndio (Pla, 2002). Não obstante, no presente trabalho a simulação incluiu ambos os estratos arbóreo e arbustivo. Para tal, houve que assumir que o sargaço (*Cistus salviifolius*) era o arbusto dominante no montado em estudo. Mais uma vez foi empregue a informação disponível: dados fisiológicos e morfológicos obtidos por Simões (2002) ou os adaptados por Pla (2002) para *Quercus coccifera*.

A Tabela 6.II. sintetiza os parâmetros fisiológicos e fenológicos ao nível da folha, da copa e do ecossistema que foram aproveitados para a validação do modelo.

Tabela 6.II. Parâmetros utilizados na validação do modelo para o montado

Parâmetro	Metodologia	Fonte
Fluxo de CO ₂ no ecossistema de montado (em 1999)	Medição pelo método das flutuações instantâneas (<i>eddy covariance</i>)	Proj. MEDEF ⁶ . dados cedidos por Pereira, J.S. ⁷
Transpiração em árvores de azinheira (em 2001)	Estimativa da transpiração com base no método de fluxo de seiva segundo David (2000)	Dados cedidos por David, T.S. ⁸
Trocas gasosas ao nível da folha (entre 1999 e 2001)	Condutância estomática e taxa fotossintética - vide secção 3.2.	Secção 3.3
Padrão anual da produção de folhada de azinheira (entre 1999 e 2001)	Produção de folhada segundo metodologia descrita em Sá (2001)	Dados não publicados cedidos por Sá, C. ⁹

6 MEDEF⁶, Carbon and water fluxes of Mediterranean Forests and impacts of land use/cover changes financed CEC - Programme ENVIRONMENT (DG XII Contract Nr.ENV4-CT97-0455). 1998-1999.

7 Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.

8 Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras.

9 Departamento de Biologia, Universidade de Évora, Évora

Os valores dos vários parâmetros provêm dalguns trabalhos de investigação que decorreram no mesmo local de estudo e foram gentilmente cedidos pelos autores.

Fluxo de CO₂ no ecossistema

Remete-se para Aubinet *et al.* (2002) a referência descritiva da metodologia usada na quantificação dos fluxos de carbono e da água de um ecossistema pelo método das flutuações instantâneas (*eddy covariance*). Entretanto, os dados necessários foram medidos na instalação montada na área de estudo (Fig. 6.2).

Transpiração ao nível das copas

Os dados de transpiração da copa em árvores individuais de azinheira foram gentilmente cedidos por David T.S.¹⁰. A metodologia usada pelo autor (Fig. 6.3.) encontra-se descrita na secção 3.2.2. deste trabalho.

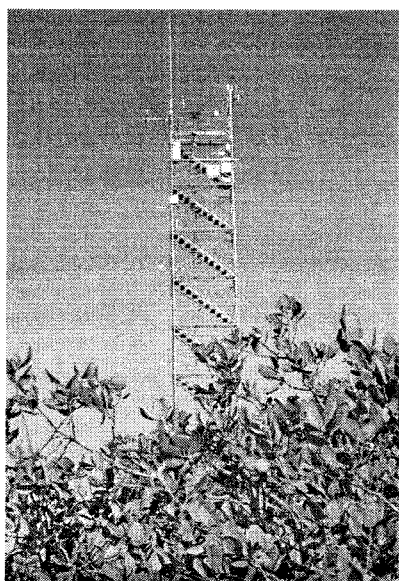


Figura 6.2. Torre de medição dos dados meteorológicos e dos fluxos de carbono e da água (com autorização dos autores, Pereira J.S.¹¹ e David, J.S.¹²).



Figura 6.3. Medição do fluxo de seiva em *Q. rotundifolia* pelo método de Granier (1985, 1987a e 1987b) (com autorização do autor, David, T.S.¹³).

¹⁰ David, T.S., Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras

¹¹ Pereira, J.S., Dptº Engenharia Florestal, ISA, Lisboa

¹² David, J.S., Dptº Engenharia Florestal, ISA, Lisboa

Condutância estomática e da taxa fotossintética

A descrição da metodologia utilizada para a determinação da condutância estomática e da taxa fotossintética, a meio do dia solar, encontra-se na secção 3.2.2. deste trabalho.

Produção de folhada

Os dados de produção da folhada em azinheira, *Q. rotundifolia*, usados neste trabalho foram gentilmente cedidos por Sá, C.¹⁴. A folhada foi quantificada segundo a metodologia descrita em Sá (2001). Esta autora instalou, sob a copa de 5 azinheiras adultas, 8 colectores cónicos (por cada árvore). Os colectores eram constituídos por um aro metálico de 0.5 m de diâmetro e uma rede de *nylon* com 1 m de altura e malha de 2 mm e que envolvia o aro formando um cesto; este foi fechado na extremidade com um cordel. Os colectores ficaram suspensos, apoiados em três estacas de madeira e orientados segundo os pontos cardeais em torno de tronco da árvore, dois em cada orientação sendo que um deles a situava a 2 m e o outro a 4 m de distância do tronco. A área total dos colectores foi 7.85 m², o que correspondeu a 1.57 m² por árvore. A folhada foi recolhida mensalmente entre Janeiro de 1999 e Dezembro de 2001.

6.2.3 Processos funcionais simulados pelo GOTILWA+

O modelo subdivide o ecossistema em quatro vertentes i.e. o clima, a estrutura do coberto, a ecofisiologia do sistema e a hidrologia do solo, incluindo as numerosas interações entre elas (Fig.6.4.).

Intercepção e extinção da radiação

Para determinar ao longo do dia a fotossíntese da copa ou do coberto é fundamental conhecer a densidade de fluxo de fotões da radiação fotossinteticamente activa (PPFD) interceptada em cada estrato para cada hora do dia. A estrutura das copas/coberto, geralmente de grande complexidade, determina directamente a percentagem de radiação absorvida. Mas, o GOTILWA+ usa uma simplificação da realidade, seguindo Campbell (1986), ao avaliar somente o índice de área foliar (LAI) e

¹³ David, T.S., Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras

¹⁴ Sá, C., Dptº Biologia, Universidade de Évora, Évora

os ângulos das folhas (com distribuição elipsoidal) e, em suma, admitir que a intensidade da radiação decresce só e exponencialmente com a "profundidade" da copa (para as árvores) ou do coberto (para os arbustos), em função de um coeficiente de extinção da radiação. No modelo de Campbell (1986), o coeficiente de extinção (k) é calculado assumindo uma distribuição elipsoidal dos ângulos foliares (Eq. 6.1).

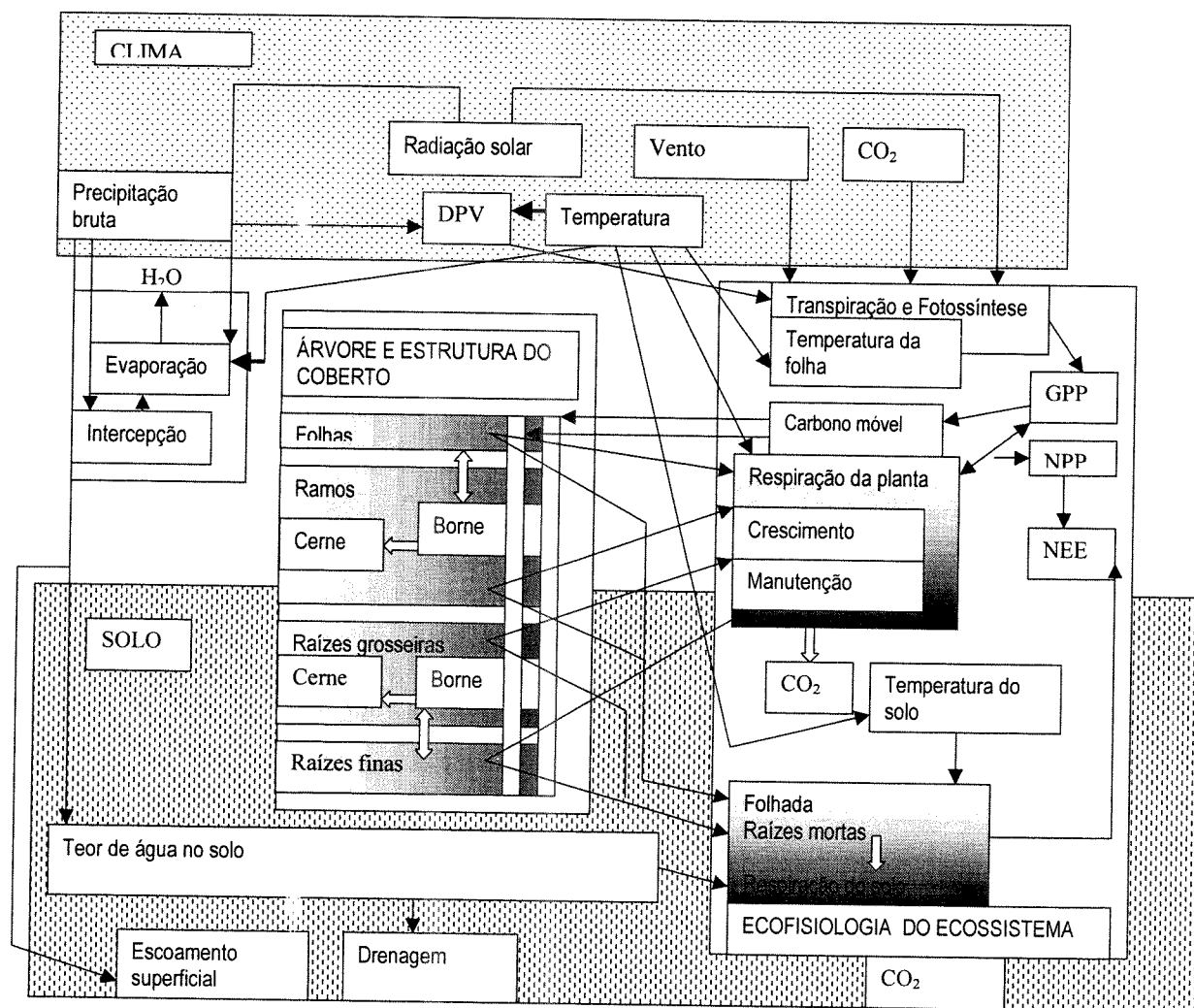


Figura 6.4. Esquema geral do modelo *GOTILWA+*, em que se evidenciam os processos funcionais principais e as suas interações (adaptado de Gracia *et al.* 1999a).

$$k = \frac{\left(x^2 + \left(\tan\left(\frac{\pi}{2}\right) - \beta' \right)^2 \right)^{0.5}}{\left(x + 1.744(x + 1.182)^{-0.733} \right)} \sin \beta' \quad \text{Eq. 6.1}$$

sendo x a relação entre o eixo vertical e horizontal de uma elipse e β' o ângulo foliar.

Conhecendo o coeficiente de extinção e a distribuição do ângulo das folhas, são determinados LAI_{sol} e LAI_{sombra} ou seja o índice de área foliar para a parte da copa/coberto que está exposta respectivamente ao sol e à sombra (Eqs.6.2.1 e 6.2.2),

$$LAI_{sol} = \left(1 - e^{\frac{-kLAI}{\sin \beta'}} \right) \frac{\sin \beta'}{k} \quad \text{Eq. 6.2.1}$$

$$LAI_{sombra} = LAI - LAI_{sol} \quad \text{Eq. 6.2.2}$$

sendo k o coeficiente de extinção da radiação e β' o ângulo foliar.

Para cada fracção de LAI (sol e sombra) é determinada a PPFD incidente (Eqs. 6.3.1 e 6.3.2), no pressuposto que 42% da radiação solar global (R_s) corresponde a radiação fotossinteticamente activa (400-700 nm) (Packham *et al.*, 1992),

$$PPFD_{sol} = \frac{4.6}{6.10^7} Q_{sol} 0.42 \quad \text{Eq. 6.3.1}$$

$$PPFD_{sombra} = \frac{4.6}{6.10} Q_{sombra} 0.42 \quad \text{Eq. 6.3.2}$$

em que Q_{sol} e Q_{sombra} , correspondem à radiação incidente nas folhas de sol e de sombra

Balanço energético

O modelo utiliza uma aproximação para o balanço energético ao nível da folha (Gates, 1980) (Eq. 6.4), o qual considera que para uma dada temperatura da folha, o balanço energético está em equilíbrio. Se algum dos componentes se altera, a temperatura da folha vai sofrer alteração até que seja atingido novo equilíbrio.

$$R_i + L\downarrow = \alpha R_i + R\uparrow + C_v + \lambda E \quad \text{Eq. 6.4}$$

Significa isto que a energia que “chega à folha” (soma da radiação incidente de curto comprimento de onda (R_i) mais a radiação incidente de longo comprimento de onda ($L\downarrow$)) equivale à energia que “parte da folha”, ou seja à soma da radiação de curto

comprimento de onda reflectida (αR_i), da radiação de longo comprimento ($R\uparrow$), da transferência de calor sensível entre a folha e o ar (convecção, C_v) e transferência de calor latente quando a água se evapora (transpiração, E). A transpiração (E) é calculada a partir da equação de Penman-Monteith (Monteith, 1965) segundo o modelo de acoplamento à atmosfera proposto por McNaughton e Jarvis (1983) e Jarvis McNaughton (1986) (Eq. 6.5).

$$E = \Omega E_q + (1-\Omega) E_i \quad \text{Eq. 6.5}$$

sendo E a transpiração, E_q a fracção da transpiração que depende da radiação líquida ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ folha min}^{-1}$), E_i a fracção da transpiração que depende do défice de pressão de vapor ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ folha min}^{-1}$) (Eqs. 6.5.1 e 6.5.2) e Ω um coeficiente de desacoplamento (varia entre 0 - numa situação de acoplamento entre a superfície evaporante e a atmosfera e 1 - para uma situação de desacoplamento entre a superfície evaporante e a atmosfera) (Eq. 6.5.3).

$$E_q = \frac{F_a \Delta R_n}{(\Delta + \gamma) \lambda} \quad \text{Eq. 6.5.1}$$

em que F_a é o factor que modifica a condutância em função do tipo de folha (anfi-estomática ou hipo-estomática), Δ o declive da curva de pressão de vapor saturante *versus* temperatura (Pa K^{-1}), R_n a densidade de fluxo correspondente ao balanço da radiação (W m^{-2}), λ o calor latente de vaporização da água (J Kg^{-1}) e γ a constante psicrométrica (Pa K^{-1}).

$$E_i = \frac{F_a \rho C_p g_c \text{DPV}}{\lambda \gamma} \quad \text{Eq. 6.5.2}$$

sabendo que C_p é o calor específico do ar a pressão constante ($1012 \text{ J Kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$), g_c (m s^{-1}) a condutância da copa que depende da condutância estomática e do índice de área foliar, DPV o défice de pressão de vapor (Pa), λ o calor latente de vaporização da água (J Kg^{-1}) e γ a constante psicrométrica (Pa K^{-1}).

$$\Omega = \frac{\Delta + \gamma}{(\Delta + \gamma) + \left[\frac{\gamma g_l \frac{P_o}{R (T_{fl} + 273.1)}}{g_s} \right]} \quad \text{Eq. 6.5.3}$$

indicando g_l a condutância da camada limite ao vapor de água (m s^{-1}), g_s a condutância estomática (m s^{-1}), R a constante universal dos gases ($8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), P_o a pressão normal (101.3 k Pa) e T_{fl} a temperatura da folha (K).

No *GOTILWA+* o balanço energético está acoplado ao processo de determinação da fotossíntese e da condutância estomática através da temperatura da folha. Assim, a temperatura da folha é calculada de um modo interactivo, envolvendo a equação do balanço energético que por sua vez está ligada à fotossíntese e à condutância estomática.

Condutância estomática

A determinação da condutância estomática (g_s) é adaptada da versão de Leuning (1995), a qual utiliza o modelo semi-empírico de Ball-Berry (Ball *et al.*, 1987) que pressupõe uma forte dependência de g_s em relação à assimilação de carbono (A). O modelo de Leuning (1995) está adaptado para situação de plantas sem limitações hídricas no solo. No modelo *GOTILWA+* introduziu-se no sub-modelo da condutância estomática um factor relacionado com a quantidade relativa de água no solo (W_{fac}) (Gracia *et al.*, 1999a) (Eq. 6.6).

$$g_s = g_0 + \frac{g_1 \cdot W_{fac} \cdot A}{(ca - \Gamma) \left[1 + \frac{DPV}{g_{sDO}} \right]} \quad \text{Eq. 6.6}$$

figurando A como a taxa de assimilação líquida ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_0 a condutância estomática quando a radiação incidente na folha tende para zero ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_1 e g_{sDO} as constantes empíricas do modelo de Leuning (1995), ca a concentração atmosférica de CO_2 (mol mol^{-1}), Γ o ponto de compensação para o CO_2 (Pa), W_{fac} o factor que relaciona g_s com o teor relativo de água no solo e DPV o défice de pressão de vapor do ar (kPa).

$$W_{\text{fac}} = \frac{W_{\text{solo}} + W_{\text{gs0}}}{W_{\text{gs max}} - W_{\text{gs0}}} \quad \text{Eq. 6.7}$$

em que W_{solo} é o volume de água no solo ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), W_{gs0} o teor de água no solo para o qual g_s é mínimo no modelo de Leuning (1995) e W_{gsmax} o teor de água no solo para o qual g_s é máximo no modelo de Leuning (1995).

Fotossíntese

A determinação da taxa líquida de assimilação de CO_2 (A) é efectuada a partir do modelo bioquímico da fotossíntese de Farquhar *et al.* (1980) e Farquhar e von Caemmerer (1982). Segundo este modelo bioquímico da fotossíntese, (A) é o resultado da taxa de carboxilação (Vc), à qual se subtrai o efeito da fotorespiração (Vo) (já que neste processo se forma uma molécula de CO_2 por duas reacções de oxigenação) e a respiração mitocondrial (Rd).

$$A = Vc - 0.5Vo - Rd \quad \text{ou} \quad A = Vc \left(1 - \frac{\Gamma}{c_i} \right) - Rd$$

em que Vc é a taxa de carboxilação e Vo é a taxa de oxigenação da ribulose 1,5-bifosfato-carboxilase-oxigenase (Rubisco) e Rd a respiração mitocondrial.

Este modelo bioquímico prevê o cálculo da taxa de carboxilação em condições de limitação pela Rubisco (W_c), isto é quando a concentração de CO_2 intercelular é baixa (Eq. 6.8) ou quando o factor limitante é o transporte de electrões (W_j), isto é quando a intensidade da radiação é um factor limitante (Eq. 6.9). Sendo a taxa de carboxilação (Vc) determinada pelo valor mínimo das seguintes taxas de carboxilação seja $Vc = \min \{W_c, W_j\}$:

$$W_c = V_{c_{\text{max}}} \cdot \frac{c_i - \Gamma}{c_i + K_c \left(1 + \frac{O_i}{K_o} \right)} \quad \text{Eq. 6.8}$$

em que $V_{c_{\text{max}}}$ é a taxa máxima de actividade da Rubisco em presença de níveis saturantes de RubP e de CO_2 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Γ o ponto de compensação para o CO_2 na ausência de respiração mitocondrial (P_a), O_i e c_i as concentrações intercelulares de

O₂ e CO₂ respectivamente (mol mol⁻¹), K_c a constante de Michaelis-Menten para o CO₂ (Pa) e K_o a constante de Michaelis-Menten para o O₂ (Pa).

$$W_j = \frac{J}{\left[4 \left(\frac{1 + 2\Gamma}{c_i} \right) \right]} \quad \text{Eq. 6.9}$$

em que J é a taxa de transporte de electrões (μmol m⁻² s⁻¹), c_i a concentração intercelular de CO₂ (mol mol⁻¹) e Γ o ponto de compensação para o CO₂ na ausência de respiração mitocondrial (Pa).

Assim, a quantidade de carbono assimilado pelo processo fotossintético, por unidade de área foliar e durante um certo período de tempo, corresponde à produção primária bruta (GPP, g C m⁻² dia⁻¹) que é calculada a partir da taxa de assimilação líquida (mínimo das duas funções (W_c e W_j) e da respiração mitocondrial.

$$A = \min \{W_c, W_j\} - R_d \quad \text{Eq. 6.10}$$

Respiração das plantas

A respiração das plantas engloba a respiração de manutenção (para manter o funcionamento dos vários órgãos e tecidos) e a respiração de crescimento (para formação de novos órgãos e tecidos). No modelo *GOTILWA+* é estimada a energia gasta para a manutenção de cada órgão da planta segundo Gracia *et al.* (1999a, b). Na determinação das taxas de respiração de manutenção das folhas (Eq. 6.11), ramos e raízes (Eq. 6.12) intervêm: o teor de carbono estrutural e não estrutural em cada órgão (corrigidos com diferentes coeficientes de respiração) e o efeito da temperatura (factor Q₁₀ corrigido para a temperatura) (Gracia *et al.*, 1999a).

Respiração de manutenção nas folhas

$$R_f = 55.5 C_{mf} Q_{10,T} + 33.3 (1 - C_{mf}) Q_{10,T} \quad \text{Eq. 6.11}$$

sendo R_f a taxa de respiração nas folhas, C_{mf} a fracção de carbono móvel nas folhas, Q_{10,T} o valor de Q₁₀ para a temperatura T, 55.5 e 33.3 os coeficientes energéticos para a respiração do carbono não estrutural (C_m) e carbono estrutural (1-C_m).

$$Q_{10.T} = Q_{10.25} \frac{T_{ar}-25}{10} \quad \text{Eq. 6.11.1}$$

sendo T_{ar} a temperatura do ar.

Respiração de manutenção dos tecidos lenhosos

A respiração dos tecidos lenhosos é estimada com base num valor de respiração base de 35 cal por peso seco e por ar^o (a 25°C) (Gracia *et al.*, 1999a) e corrigida para a temperatura segundo o valor de $Q_{10.T}$. O modelo considera constante a proporção de xilema na secção transversal do tronco.

Respiração de manutenção das raízes finas

$$R_{rf} = B_{rf} \cdot Q_{10T} (0.1) \cdot (33.3) + 55.5(1-0.1) \quad \text{Eq. 6.12}$$

correspondendo R_{rf} à taxa de respiração das raízes finas, B_{rf} a biomassa das raízes finas, os valores 55.5 e 33.3 aos coeficientes energéticos para a respiração do carbono não estrutural (1-0.1) e carbono estrutural (0.1). Nas raízes considera-se que somente 10% é carbono estrutural, pelo que 90% é carbono não estrutural (Canadell *et al.*, 1999; Gracia *et al.*, 1999a).

Respiração de crescimento

A respiração de crescimento é estimada tendo em conta que em média 1.00 g de hidratos de carbono origina 0.68 g de novos tecidos, pelo que o restante será consumido no processo de respiração de crescimento (Gracia *et al.*, 1999b).

Produção Primária Líquida (NPP)

No modelo *GOTILWA+* a produção primária líquida (NPP) é estimada pelo balanço entre a produtividade primária bruta (GPP), calculada a partir do modelo da fotossíntese de Farquhar *et al.* (1980) e Farquhar e von Caemmerer (1982) e das respirações de manutenção e de crescimento. A estimativa de NPP obedece a um conjunto de regras de prioridade, relativas ao transporte de carbono nos diversos tecidos, que se baseiam num modelo hierárquico:

1. se o carbono assimilado excede os custos em carbono para a respiração, então o carbono excedente é utilizado para aumentar o carbono armazenado, primeiro nas folhas e posteriormente nos tecidos lenhosos. O carbono restante é utilizado para a formação da nova biomassa.
- 1.1. A formação ou a queda das folhas estão também dependentes da temperatura, *GOTILWA+* utiliza para tal um valor de Q_{10} baseado na temperatura mensal média,
2. quando o GPP não compensa a respiração de manutenção, é utilizado o carbono armazenado nas folhas e no caule para compensar a respiração nas folhas e caule, enquanto o carbono armazenado nas raízes principais é utilizado para respiração das raízes finas;
3. se o carbono armazenado não compensa os gastos em respiração, então ocorre a queda das folhas de forma a reduzir a área foliar e equilibrar e compensar as disponibilidades em carbono com a respiração.
- 3.1. A translocação de carbono das folhas ocorre antes da abscisão foliar. A quantidade de carbono translocado depende da quantidade de carbono móvel armazenado nas folhas. O peso específico das folhas que caem depende da quantidade de carbono translocado, antes da queda (Sabaté, 1994).
4. se o equilíbrio não for atingido, mesmo com a queda de todas as folhas, significa que o metabolismo da árvore não é viável e a árvore morre;
5. quando o GPP excede os gastos em respiração e armazenamento de carbono, o restante carbono é translocado para a formação de novos tecidos.

O modelo assume ainda que:

- i) a área foliar suportada por uma árvore é proporcional à área da secção transversal de borne, sendo mantido um valor constante.
- ii) a proporção entre a biomassa de raízes finas e a área da secção transversal de borne é mantida constante.

Estrutura do coberto e hidrologia

No modelo *GOTILWA+*, a floresta é inicialmente caracterizada pelos valores de diâmetros do tronco das árvores medidos a uma altura de 1.30 m (DAP). Assim, dentro

de uma mesma classe de diâmetros, assume-se que as árvores têm uma estrutura vegetal e um comportamento fisiológico equivalentes. A estrutura do coberto determina a percentagem da precipitação bruta que é interceptada pela copa e evaporada (I_c) e que efectivamente chega ao solo, geralmente designada por precipitação líquida (Fig. 6.5.). No modelo, a perda por interceptação (I_c) é estimada, para cada episódio de chuva, a partir do índice de área foliar (LAI) e da precipitação bruta (Eq. 6.13) (Gracia *et al.*, 1999b). A água que chega ao solo pode ser utilizada pelas plantas na transpiração (E), ou ser sujeita a evaporação, drenagem (D) ou escoamento superficial (SF). O escoamento superficial (SF) é estimado a partir da precipitação líquida e da razão entre o teor em água no solo (W_{solo}) e a sua capacidade máxima de saturação (WFP_{max}) (Eq. 6.14) (Porta *et al.*, 1993) enquanto a drenagem (D) é estimada pela lei de Darcy¹⁵.

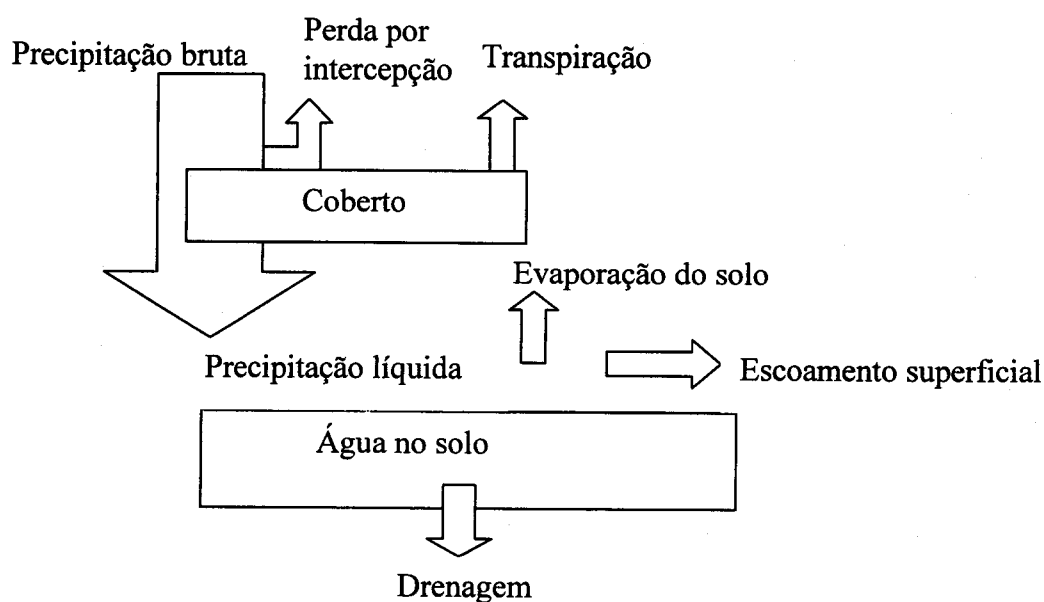


Figura 6.5. Fluxos de água simulados pelo GOTILWA+ (nota: a dimensão das setas não indica proporções relativas dos vários fluxos).

$$I_c = 0.1225 \cdot LAI \cdot 0.9965 \cdot Pg \cdot e^{CP_g}$$

Eq. 6.13

¹⁵ Lei de Darcy, o fluxo de água é calculado com base no gradiente de pressão hidrostática entre dois pontos e a condutividade hidráulica do meio ambiente.

$$SF = (P_{ghora} - I_c) (W_{solo} / WFP_{max}) \quad \text{Eq. 6.14}$$

onde LAI é a área foliar, P_g a precipitação bruta, P_{ghora} a precipitação bruta por hora (mm), I_c a interceptação (mm), W_{solo} o teor de água no solo, WFP_{max} a capacidade de saturação máxima e C uma constante.

O teor de água no solo (W_{solo}) por massa ou volume (expresso em massa, gramas de água/gramas de solo ou em volume, cm^3 de água/ cm^3 de solo) é estimado a partir do balanço hídrico e corresponde à precipitação bruta menos a evapotranspiração (transpiração + perda por interceptação + evaporação do solo), a drenagem (D) e o escoamento (R).

A capacidade máxima de saturação do solo (WFP_{max}) é determinada, tendo em consideração um conjunto de características do solo:

- a) a densidade das partículas de solo (D_p), massa por unidade de volume das partículas sólidas. Este valor é geralmente característico para cada horizonte de solo e não depende da estrutura do solo nem do tamanho das partículas sólidas. Um valor médio de densidade é assumido como 2.65 mg m^{-3} (Porta *et al.*, 1993) corrigido consoante o teor de matéria orgânica no solo (Gracia *et al.*, 1999b),
- b) a densidade aparente do solo (D_s), massa do solo por unidade de volume do solo (poros e partículas sólidas). Este valor fornece informação sobre a compactação do solo é determinada segundo as equações propostas por Honeysett e Ratkowsky (1989),
- c) a porosidade do solo (P), calculada partir da densidade das partículas (D_p) e da densidade aparente (D_s),
- d) a capacidade de saturação do solo (WFP) é calculada em função da porosidade e da densidade das partículas sólidas do solo (Eq. 6.15)

$$WFP = 100 \left[\frac{P}{(100 - P) D_p} \right] \quad \text{Eq. 6.15}$$

Matéria orgânica no solo e sua taxa de decomposição

No modelo o solo é dividido em duas camadas ou horizontes: uma camada orgânica (horizonte LF) e uma camada mineral (horizonte AB) havendo uma

transferência de matéria orgânica da primeira camada para a segunda. A matéria orgânica tem a sua proveniência em folhas, ramos ou frutos que caem e também em raízes. Para determinar a quantidade de matéria orgânica presente em cada camada, o modelo considera as entradas de matéria orgânica (directamente a partir das plantas), a quantidade de matéria orgânica transferida entre as camadas (que depende da taxa de transferência) e a taxa de decomposição em cada camada de solo. Ambas as taxas (de transferência e decomposição) são função da temperatura e do teor de água do solo.

A taxa de decomposição da matéria orgânica em cada horizonte é expressa por uma função exponencial negativa, derivada a partir do modelo de Olson (1963)¹⁶ e que depende da temperatura do solo ($Q_{10}^{(T_{\text{solo}}-25)/10}$), estimada a partir da temperatura do ar com um deslocamento temporal de 11 dias, e ainda de um factor (que varia entre 0 e 1) relativo à precipitação acumulada no mês anterior (δ), no horizonte LF, e de um factor (que varia entre 0 e 1) que depende da humidade do solo (ϕ) no horizonte AB. (Fig. 6.6.) (Eqs. 6.16 e 6.17).

$$\frac{LF_1}{LF_0} = \delta(1 - e^{-k})Q_{10}^{\frac{t-25}{10}} \quad \text{Eq. 6.16}$$

$$\frac{AB_1}{AB_0} = \phi(1 - e^{-k})Q_{10}^{\frac{t-25}{10}} \quad \text{Eq. 6.17}$$

constando LF_1 , AB_1 e LF_0 , AB_0 como o teor de matéria orgânica (M.O.) no tempo final e no tempo inicial respectivamente nos horizontes LF e AB. O modelo calcula a quantidade de M.O. decomposta e as quantidades de carbono libertadas para a atmosfera por respiração heterotrófica.

Queda de folhas

A queda das folhas está relacionada com um valor de queda basal, o qual é função da temperatura e também com o balanço de carbono na árvore. Em períodos desfavoráveis, em que a produção primária bruta (GPP) e o carbono móvel armazenado não compensam os gastos de carbono pela respiração das plantas, ocorre queda de

¹⁶ $X/X_0 = e^{-kt}$, em que X_0 é a matéria orgânica no tempo inicial, X a matéria orgânica no tempo final; k a taxa de decomposição e t o intervalo de tempo (Olson, 1963).

folhas. Uma considerável diminuição da biomassa foliar poderá permitir a manutenção do equilíbrio de carbono e caso este não seja atingido, a árvore morre.

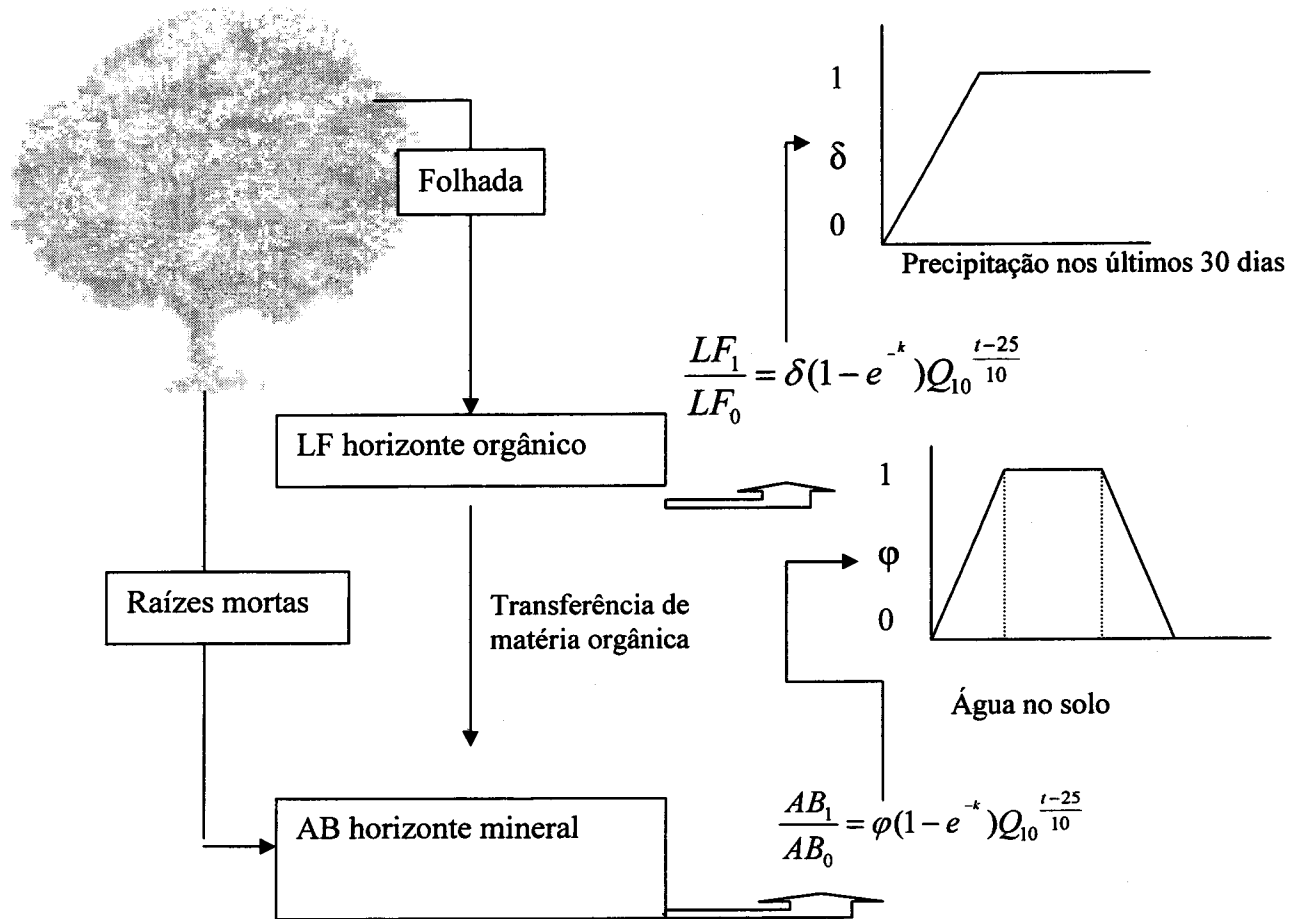


Figura 6.6. Factores que determinam a taxa de decomposição da matéria orgânica no horizonte LF e AB (adaptado de Gracia *et al.*, 1999a).

Mortalidade das raízes finas

O modelo *GOTILWA+* considera como raízes finas aquelas com o diâmetro inferior a 2.5 mm. Estas raízes têm um período de renovação que varia entre semanas e anos (Hendrick e Pregitzer, 1992). As raízes finas envolvem uma proporção importante do carbono alocado pela planta na formação de biomassa e desempenham também um papel significativo na transferência de nutrientes da planta para o solo. No modelo, a linha de base da mortalidade das raízes finas é definida como η e a taxa de mortalidade

das raízes é determinada por três factores: a) temperatura do solo expressa pelo factor Q_{10} , b) teor de água no solo e c) fenologia da planta.

A temperatura do solo e o teor de água do solo têm um efeito muito acentuado na taxa de mortalidade das raízes finas, quando estes parâmetros apresentam valores diferentes dos valores óptimos (considera-se um valor óptimo para a temperatura cerca de 25°C e para o teor de água no solo cerca de 50% da capacidade de campo). m_1 define a taxa de mortalidade induzida pela temperatura do solo e m_2 a taxa de mortalidade induzida pelo teor de água no solo. O período de crescimento vegetativo das raízes finas é determinado em função da temperatura, antes e após este período a taxa de mortalidade das raízes (m_3) é determinada pela seguinte equação:

$$m_1 = \eta + Q_{10}^{\frac{T-25}{10}} \quad \text{Eq. 6.18}$$

$$m_3 = \eta + f\left(\sum_{dia} T_{dia}\right) \quad \text{Eq. 6.19}$$

em que η é uma constante que traduz uma linha basal de mortalidade das raízes finas. A taxa de mortalidade das raízes (m) é determinada pelo máximo das três taxas: m_1 , m_2 ou m_3 . ou seja $m = \max\{m_1, m_2, m_3\}$

Fenologia

A fenologia da planta ou seja a sua actividade sazonal depende: i) do estado de desenvolvimento anual, modulado pelo efeito do aumento da temperatura (Leinonen, 1997) e ii) da presença de condições de secura do ar e do solo. No clima mediterrânico, tal como no caso deste trabalho, o período de secura coincide com temperaturas elevadas. Nestas condições, os estomas fecham e diminui a assimilação de carbono. Então, a respiração das plantas é superior à fotossíntese e ocorre a queda das folhas até que seja estabelecido um novo balanço positivo de carbono. Nos casos da azinheira e do sobreiro, sendo ambas árvores perenifólias, a formação de novas folhas só ocorre quando a fotossíntese consegue repor os níveis de hidratos de carbono gastos no Inverno.

6.2.4. Variáveis de entrada

O modelo *GOTILWA+* toma os seguintes dados climáticos: temperaturas máximas e mínimas diárias, precipitação, velocidade do vento, radiação global solar e pressão de vapor, determinada à temperatura mínima (geralmente de madrugada). Torna-se necessária uma base de dados com valores diários; todavia quando se dispõe apenas de dados mensais, o modelo incorpora uma subrotina 'geradora de clima' que gera os valores diários a partir de uma série de dados mensais (Gracia *et al*, 2002). As variáveis de entrada para o modelo figuram nas Tabelas 6.III a 6.XI seguintes, conforme a respectiva tipologia.

Tabela 6.III. Coordenadas geográficas da Herdade da Alfarrobeira.

Coordenadas	Valores
Latitude	38° 32' N
Longitude	8° 01' W

Tabela 6.IV. Variáveis climáticas.

Variável	Símbolo	Unidades
Radiação solar global	Rs	MJ m ⁻² dia ⁻¹
Temperatura máxima diária	T _{max}	°C
Temperatura mínima diária	T _{min}	°C
Precipitação	Pg	mm dia ⁻¹
Velocidade média do vento	WS	m s ⁻¹
Concentração atmosférica de CO ₂	CO ₂	ppm
Défice de pressão de vapor	DPV	k Pa

Tabela 6.V. Parâmetros da condutância foliar.

Parâmetro	Símbolo	Valor	Unidades	Fonte
Condutância residual (cuticular)	gr	0.01	mol m ⁻² s ⁻¹	1)
Constante do modelo de Leuning	g1	9.27	adimensional	2)
Factor de resposta de g _s a DPV	g _{sDO}	1.5	k Pa	1)
Teor de água no solo para g _s =0	W _{gs0}	0.02	m ³ m ⁻³	3)
Teor de água no solo para g _s =max	W _{gsmax}	0.102	m ³ m ⁻³	3)
Dimensão característica foliar	D	0.2	m	3)
Área foliar total/projectada		2	adimensional	4)
Parâmetro da distribuição elipsoidal	X	1	vh ⁻¹	5)
Folha anfi ou hipo-estomática		hip.	adimensional	

1) Leunng (1995); 2) derivado a partir de Leunng (1995); 3) base de dados para *Q. ilex* (Gracia *et al.*, 1999b); 4) dados não publicados cedidos por David T.S.¹⁷; 5) Campbell (1986).

Tabela 6.VI. Parâmetros da fotossíntese.

Parâmetro	Símbolo	Valor	Unidades ²²	Fonte
Taxa máxima de carboxilação a 25°C	V _{cmax}	47.91	μmol m ⁻² s ⁻¹	1)
Energia de activação de V _{cmax}	E _a	82000	J mol ⁻¹	2)
Pressão parcial intercelular de CO ₂	c _i	33.3	Pa	2)
Taxa máxima de oxigenação a 25°C	V _o _{max}	6.8103	μmol m ⁻² s ⁻¹	2)
Energia de activação de V _o _{max}	E _a	44000	J mol ⁻¹	2)
Pressão parcial intercelular de O ₂	O _i	17.6	Pa	2)
Taxa máxima de transporte de electrões a 25°C	J _{max}	125.2	μmol m ⁻² s ⁻¹	1)
Energia de activação de J _{max}	E _a	37000	J mol ⁻¹	2)
Parâmetro de curvatura de J _{max}	E _d	220000	J mol ⁻¹	2)
Parâmetro de resposta do transporte de electrões à temperatura	S	710	J mol ⁻¹ K ⁻¹	2)
Curvatura da resposta do transporte de electrões à radiação	ε	0.7	An/PPFD	2)
Constante de Michaelis-Menten da Rubisco para o CO ₂	K _c 25°C	40.4	Pa	2)
Energia de activação de K _c _{max}	E _a	84200	J mol ⁻¹	2)
Pressão parcial intercelular de C() ₂	C _i	39.63	Pa	2)
Constante de Michaelis-Menten da Rubisco para o O ₂	K _o 25°C	24800	Pa	2)
Energia de activação de K _o _{max}	E _a	15200	J mol ⁻¹	2)
Pressão parcial intercelular de O ₂	O _i	19.11	Pa	2)
Taxa de respiração a 25°C	R _d	1.5	μmol m ⁻² s ⁻¹	1)
Factor do efeito da temperatura a 25°C	Q ₁₀	2.7	adimensional	2)

1) resultados na secção 4.3. deste trabalho para *Q. rotundifolia*.

2) Farquhar *et al.* (1980) e Farquhar e von Caemmerer (1982).

Tabela 6.VII. Parâmetros de condutividade hidráulica do solo.

Parâmetro	Símbolo	Valor	Unidades	Fonte
Gradiente hidráulico	w _g	0.6	m m ⁻¹	1)
Condutividade hidráulica do solo	w _c	0.48	m dia ⁻¹	1)
Profundidade média do solo	s _d	1	m	1)
Capacidade de campo	WFP	90	%	1)

¹⁷ David, T.S. - Estação Florestal Nacional, INIAP, Oeiras.

Volume de pedras	sv	70	%	1)
1) derivado a partir de Cardoso (1974)				

Tabela 6.VIII. Dinâmica do carbono no solo.

Parâmetro	Símbolo	Valor	Unidades	Fonte
Teor de matéria orgânica nos horizontes orgânicos	LF _{MO}	500	g cm ²	1)
Teor de carbono orgânico nos horizontes minerais	AB _{MO}	0.57	% peso seco	2)
Taxa de decomposição da matéria orgânica nos horizontes orgânicos LF	k (LF)	0.0015	dia ⁻¹	1)
Taxa de decomposição da matéria orgânica nos horizontes minerais AB	k (AB)	0.00075	dia ⁻¹	1)
Efeito da temperatura do solo	Q10	2	adimensional	3)
Taxa de transferência da matéria orgânica dos horizontes orgânicos para os horizontes minerais		300	adimensional	4)
Parâmetros descritor do efeito do teor de água no solo sobre a decomposição da matéria orgânica	W _{min}	20	m ³ m ⁻³	4)
	W _{max}	105	m ³ m ⁻³	

1) Sá (2001); 2) Cardoso (1974); 3) derivado a partir de Banza (2002); 4) Olson (1963).

Tabela 6.IX. Constantes utilizadas pelo *GOTILWA+*

Parâmetro	Valor 1)	Unidades
Fracção PAR da radiação global	42	%
Relação $\mu\text{E watt}^{-1}$ da radiação global	460	
Concentração base de CO ₂ ,	36.0	Pa
Equivalência energética da matéria orgânica	4700	cal g ⁻¹
Relação da matéria orgânica/carbono	210	adimensional
Teor em azoto por 100 g de peso seco de folhas	12	g
Taxa de respiração de compostos estruturais nas folhas, 25°C	3330	cal g ⁻¹ dia ⁻¹
Taxa de respiração de compostos não estruturais nas folhas, 25°C	5550	cal g ⁻¹ dia ⁻¹
Taxa de respiração de componentes vivos da madeira, 25°C	35	cal g ⁻¹ dia ⁻¹
Tecido vegetal formado por 100 g de C investido	68	g

1) Gracia *et al.* (1999b)

Tabela 6.X. Parâmetros estruturais das árvores.

Parâmetro	Símbolo	Valor	Unidade	Fonte
Coeficiente para relação alométrica entre a biomassa aérea e o diâmetro do tronco. $Biomassa = \alpha * DAP^\beta$	α	12.586	adimensional	1)
Coeficiente para relação alométrica entre a biomassa aérea e o diâmetro do tronco. $Biomassa = \alpha * DAP^\beta$	β	1.325	adimensional	1)
Relação entre as biomassas subterrânea e aérea	B_s/B_a	1.1	adimensional	4)
Índice que relaciona área foliar com secção transversal do borne	α -LAI	0.4	$m^2 cm^{-2}$	2)
Índice que relaciona área de borne com área total transversal	α -vigor	0.3	adimensional	2)
Índice que relaciona biomassa de raízes finas com área de borne	α fine roots	9.5	$g cm^{-2}$	4)
Massa foliar específica	LSM	24.2	$mg cm^{-2}$	5)
Máximo carbono móvel armazenado nas folhas	Cm_{fmax}	0.4	%	3)
Máximo carbono móvel armazenado na madeira	Cm_{mmax}	0.4	%	3)
Fracção de madeira que respira	W_r	0.4	%	4)
Queda das folhas em condições óptimas	QF_{max}	0.003	$g m^{-2} dia^{-1}$	3)
Morte das raízes em condições óptimas	m_{max}	0.008	$g m^{-2} dia^{-1}$	3)
Relação entre borne e biomassa de ramos	B_b/B_r	0.00015	$g g^{-1}$	4)
Relação entre biomassa de ramos e biomassa total	B_r/B_t	0.25	$kg kg^{-1}$	4)
Densidade da madeira	Wd	0.9	$g cm^3$	2)

1) ~~com~~ derivado de com. pess); 2) David (2000); 3) derivado por Pla (2002) para *Quercus coccifera*; 4) derivado da base de dados para *Q. ilex* (Gracia *et al.*, 1999b); 5) resultados deste trabalho

Tabela 6. XI. Parâmetros estruturais dos arbustos.

Parâmetro	Símbolo	Valor	Unidades	Fonte
Biomassa aérea				
Biomassa de folhas	B_f	151.1	$g m^{-2}$	1)
Biomassa de ramos de secção fina (<6 mm)	B_{rf}	34.3	$g m^{-2}$	2)
Biomassa de ramos de secção média (6-25 mm)	B_{rm}	676,1	$g m^{-2}$	2)
Biomassa de ramos de secção grosseira (>25mm)	B_{rg}	0.0	$g m^{-2}$	2)
Taxa de passagem de BRF a BRM	k_2	0.0025	dia^{-1}	3)
Taxa de passagem de BRM a BRG	k_3	0.001	dia^{-1}	3)

Tabela 6. XI. (continuação)

Necromassa subterrânea				
Necromassa fina (folhas)	N_f	6.5	g	1)
Necromassa média (ramos < 25 mm)	N_m	767.7	g	1)
Necromassa grosseira (ramos > 25 mm)	N_g	0.0	g	1)
Tempo de permanência da necromassa de secção fina (< 6mm)	NRF	100	dia ⁻¹	3)
Tempo de permanência da necromassa de secção média (6 - 25 mm)	NRM	400	dia ⁻¹	3)
Tempo de permanência da necromassa de secção grosseira (> 25mm)	NRG	1500	dia ⁻¹	3)
Relação entre a biomassa subterrânea e aérea	B_s/B_a	0.7	adimensional	1)
Índice que relaciona a biomassa de raízes finas com área de borne	α	0.1	g cm ⁻²	3)
Massa foliar específica	LSM	12.0	mg cm ⁻²	1)
Máximo carbono móvel armazenado nas folhas	Cm_{fmax}	0.4	%	3)
Máximo carbono móvel armazenado na madeir	Cm_{mmax}	0.4	%	3)
Fracção de madeira que respira	W_r	0.01	%	3)
Queda das folhas em condições óptimas	QF_{max}	0.002	g m ⁻² dia ⁻¹	3)
Morte das raízes em condições óptimas	m_{max}	0.008	g m ⁻² dia ⁻¹	3)
Relação entre a biomassa de ramos e a biomassa total	B_r/B_t	0.69	adimensional	1)
Densidade da madeira	Wd	0.9	g cm ³	3)

1) de *Cistus salviifolius* em Simões (2002); 2) adaptado de Simões (2002) para *Cistus salviifolius*; 3) adaptado por Pla (2002) para *Quercus coccifera*.

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Fluxo de carbono do ecossistema no ano de 1999

Tal como foi já referido, o fluxo de carbono do ecossistema (NEE) depende da produção primária bruta (GPP) e da respiração autotrófica das plantas (Ra) e da respiração heterotrófica do solo (Rh) pela seguinte equação: $NEE = GPP - (Ra + Rh)$.

A Figura 6.7.A apresenta a variação anual do fluxo de carbono do ecossistema durante o ano de 1999 com valores diários medidos pelo método das flutuações

instantâneas ¹⁸ (*eddy covariance*) e com os valores diários estimados pelo modelo *GOTILWA+*, enquanto a Figura 6.7.B ilustra os respectivos desvios. A dispersão dos círculos abertos (valores estimados) e dos quadrados fechados (valores medidos) e a ordem de grandeza dos desvios (< 10% em relação ao valor medido) sugerem que o modelo apresenta uma razoável sensibilidade aos parâmetros ambientais precipitação e temperatura (Figs. 6.7.C e 6.7.D). Um outro critério para verificar o ajustamento do modelo à realidade é apresentar graficamente os valores medidos, neste caso o fluxo de carbono medido pelo método das flutuações instantâneas, em relação aos valores estimados pelo modelo (Fig. 6.8.). Na observação desta figura verifica-se no período do ano entre Janeiro e Julho (entre dia 1 e dia 214 do ano de 1999) e entre Novembro e Dezembro (entre dia 305 e dia 365 do ano de 1999) (Fig. 6.8.A), o ajustamento do modelo parece ser mais eficiente ($R^2 = 0.69$; $P < 0.01$) do que entre Agosto e Outubro (entre dia 214 e dia 304 do ano de 1999) ($R^2 = 0.16$; $P > 0.05$) (Fig. 6.8.B). Neste último período, as diferenças entre os valores medidos e estimados são sistemáticas e apontam para uma subestimativa, por parte do modelo, nos valores de fluxo de carbono do ecossistema, i.é. o modelo estima como absorção de CO₂ da atmosfera quando ocorre uma emissão de CO₂. Também o ajuste entre os valores de fluxo de carbono medidos e os estimados é particularmente fraco nas situações após eventos de precipitação que ocorrem depois de períodos mais ou menos longos de secura (Setembro e Outubro), como é indicado pelas setas na Figura 6.7. Nestas condições o modelo simula absorção de CO₂ da atmosfera quando ocorre uma acentuada emissão de CO₂ para a atmosfera.

¹⁸ dados obtidos no âmbito do Projecto MEDEFU (*Carbon and Water Fluxes of Mediterranean Forest and Impacts of Land use/cover Changes, 1998-1999*) e cedidos por Pereira J.S. (Dptº Engenharia Florestal, ISA, Lisboa)

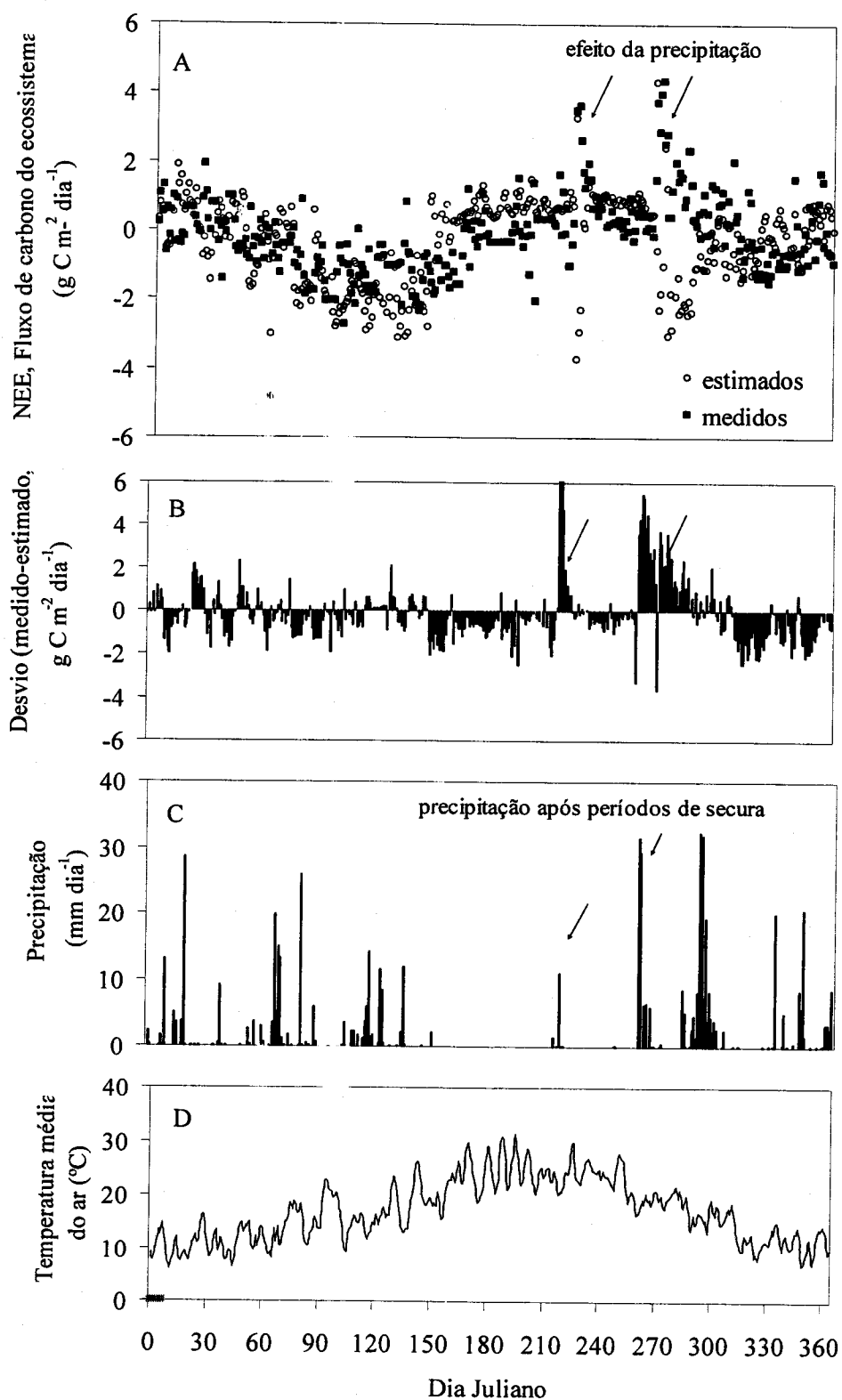


Figura 6.7. Fluxo de carbono do ecossistema medido (quadrados fechados) e estimado pelo modelo *GOTILWA+* (círculos abertos) (A); desvios entre os valores medidos e os estimados (B); precipitação (C) e temperatura média do ar (D) no ano de 1999. As setas apontam episódios de precipitação após períodos de secura.

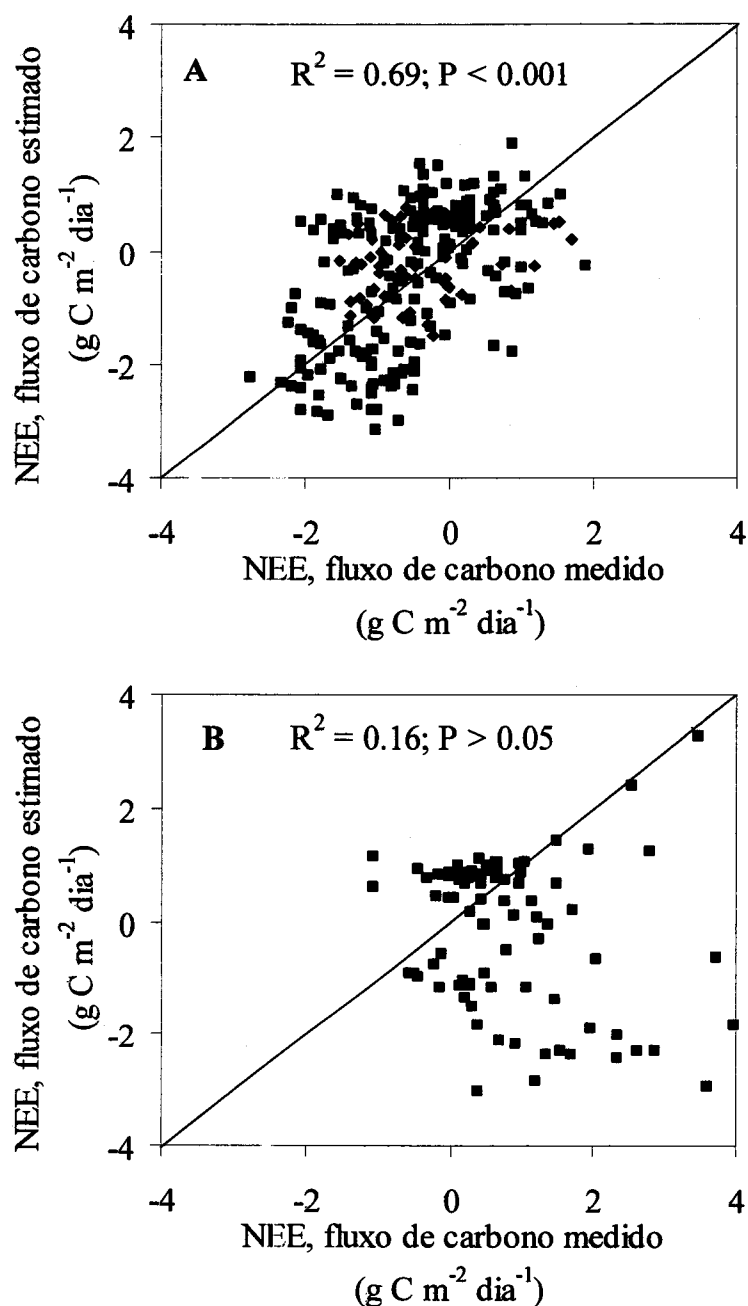


Figura 6.8. Comparação entre o fluxo de carbono diário estimado pelo *GOTILWA+* e medido pelo método das flutuações instantâneas no ano de 1999. A, entre dia 1 e dia 214 e entre dia 305 e dia 365, B, entre dia 214 e dia 304.

6.3.2. Condutância estomática e taxa fotossintética

Os modelos de condutância estomática (g_s) derivado de Leuning (1995) e da fotossíntese (A) proposto por Farquhar *et al.* (1980) e Farquhar e von Caemmerer (1982)

inseridos no *GOTILWA+* reproduzem os valores de g_s e A medidos, ao meio dia, quer na magnitude, quer no padrão sazonal, durante o período de 1999 a 2001 (Figs. 6.9. e 6.10).

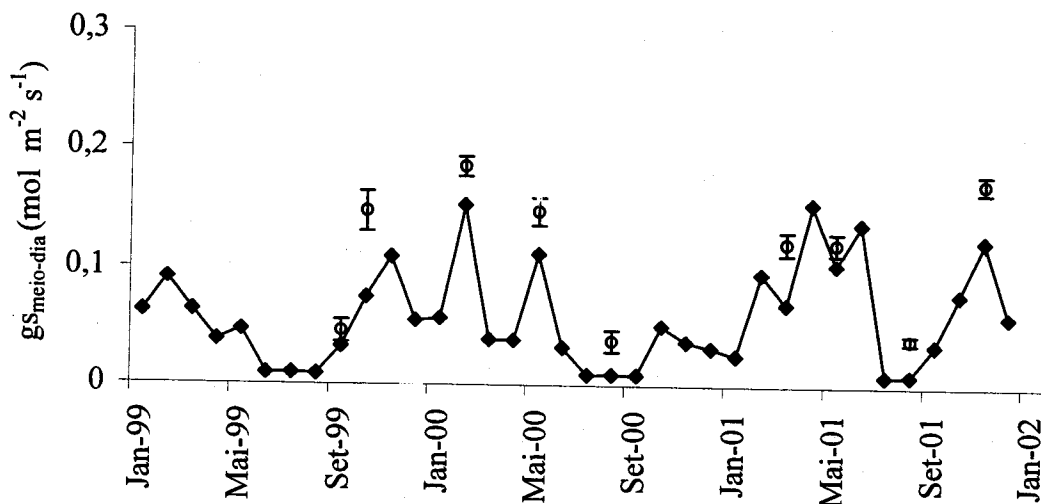


Figura 6.9. Condutância estomática ao meio do dia ($g_{s_{\text{meio-dia}}}$) simulada pelo *GOTILWA+* (quadrados) e medida (vide secção 3.2. deste trabalho) (círculos) em *Q. rotundifolia* entre 1999 e 2001.

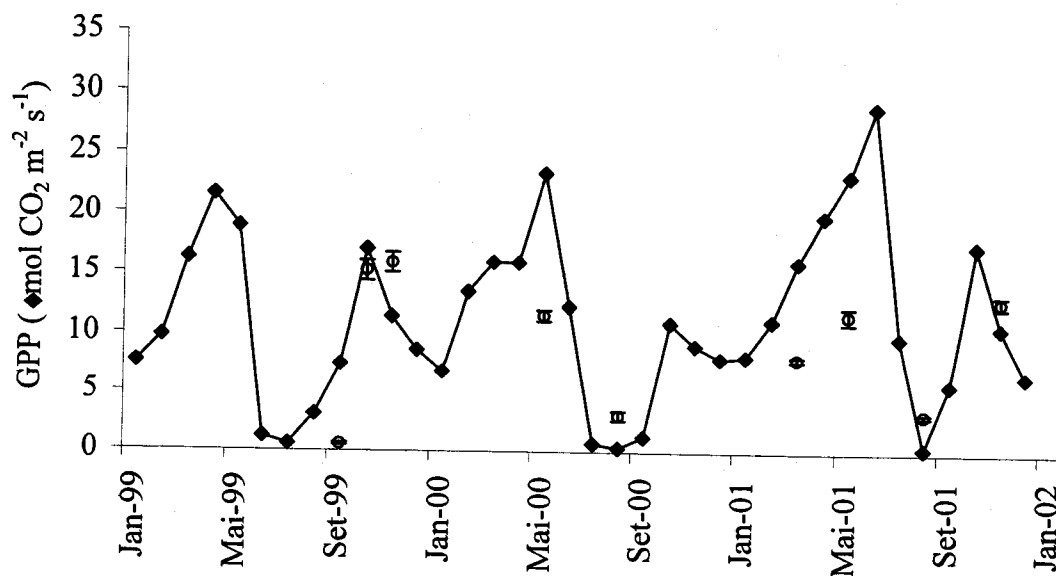


Figura 6.10. Produção primária bruta (GPP) do ecossistema de montado simulada pelo *GOTILWA+* (quadrados) e medida (vide secção 3.2. deste trabalho) (círculos) em *Q. rotundifolia* entre 1999 e 2001.

Nos três anos de simulação (1999 a 2001), os máximos simulados de g_s e A , medidos a meio do dia, foram obtidos nos períodos de Primavera, entre Abril e Maio, (g_s com valores médios entre 0.112 e 0.104 mol m⁻² s⁻¹; A entre 21.5 e 28.9 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) e de Outono, entre Outubro e Novembro (g_s com valores médios entre 0.110 e 0.125 mol m⁻² s⁻¹; A entre 11.1 e 17.4 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). Os mínimos de g_s e A foram obtidos durante os períodos de Verão (g_s com valores médios entre 0.009 e 0.1000 mol m⁻² s⁻¹; A entre 0.3 e 0.6 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹).

6.3.3. Fluxo de carbono e de água do ecossistema nos anos de 1999-2001

A Figura 6.11A ilustra os resultados da simulação do fluxo de CO₂ no montado, para os anos 1999-2001. De uma forma geral, verifica-se que este ecossistema mediterrânico funciona como um sumidouro de dióxido de carbono da atmosfera quando as temperaturas são amenas (temperatura média do ar entre 17°C e 20°C) e não existem limitações hídricas no solo, i.e. durante os meses de Primavera (com valores máximos de NEE¹⁹ entre -2.99 e -3.14 g C m⁻² dia⁻¹ nos meses de Maio, dos 3 anos) e Outono (com valores máximos de NEE entre -1.44 e -2.26 g C m⁻² dia⁻¹ nos meses de Setembro/Outubro, dos 3 anos). Todavia, nos períodos de Verão, quando não ocorre precipitação e as temperaturas são elevadas (temperatura média do ar entre 22°C e 23°C), e durante o Inverno, quando as temperaturas são baixas (temperatura média do ar entre 8°C e 9°C), os valores simulados de fluxos de CO₂ apontam para que o ecossistema funcione tendencialmente como uma fonte de dióxido de carbono para a atmosfera (com valores máximos de NEE entre 1.25 e 1.50 g C m⁻² dia⁻¹ nos meses de Agosto/Setembro e com valores máximos de NEE entre 1.48 e 1.87 g C m⁻² dia⁻¹ nos meses de Dezembro a Fevereiro dos 3 anos). Para este balanço estival de CO₂ contribuem essencialmente a redução da fotossíntese e o aumento da respiração das plantas. Durante este período do ano as taxas fotossintéticas são significativamente mais baixas relativamente à Primavera e ao Outono (Fig. 6.10). Este decréscimo é atribuído, quer a restrições na absorção de CO₂, por diminuição da condutância estomática (Fig. 6.9), quer à diminuição da capacidade fotossintética, por diminuição de $V_{c_{max}}$ e J_{max} (resultados na Tabela 4.II).

¹⁹ Valores negativos de NEE significa decréscimo de CO₂ e valores positivos incremento de CO₂ na atmosfera

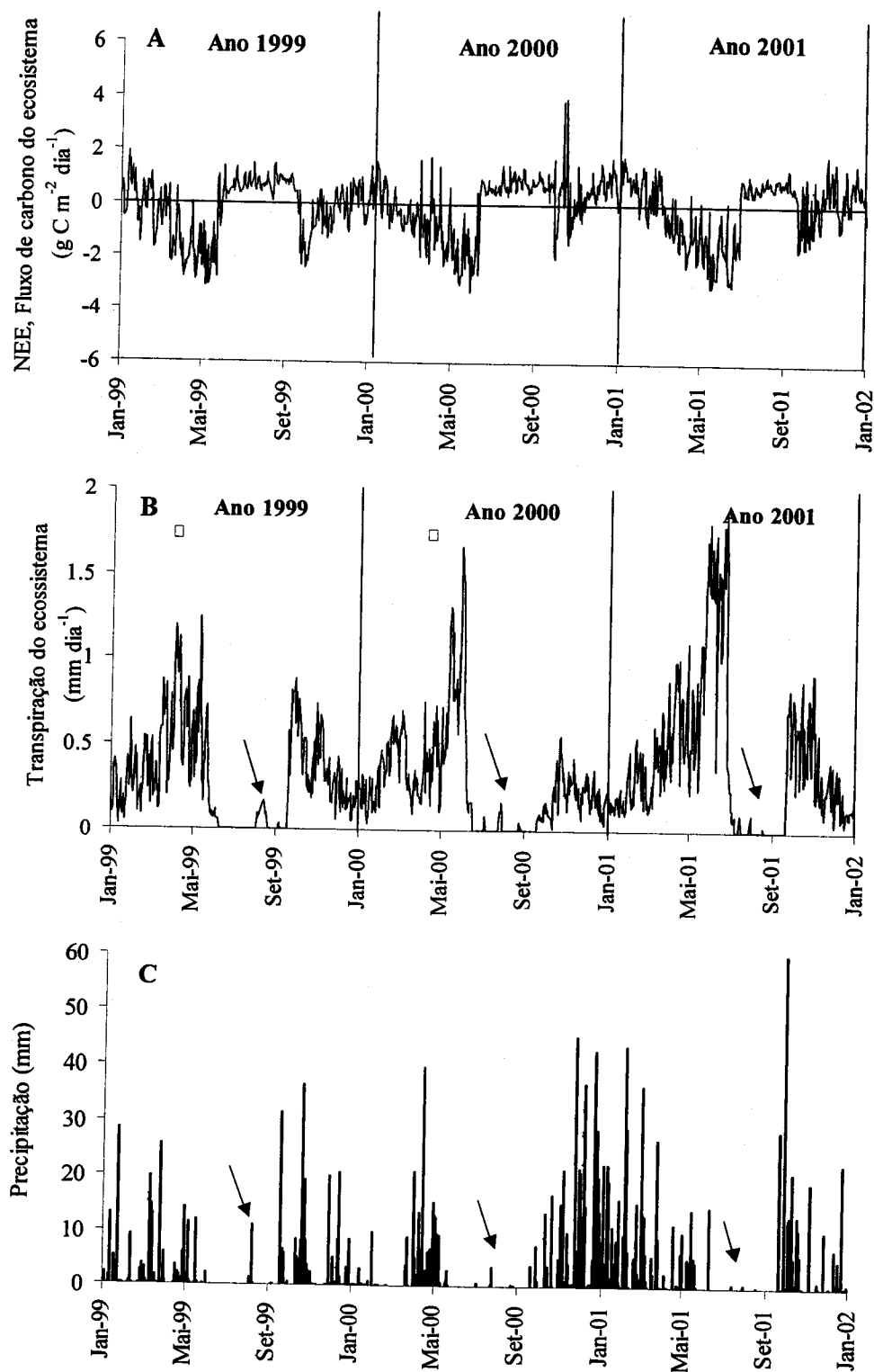


Figura 6.11. Fluxo de carbono do ecossistema simulado com o modelo *GOTILWA+* (por área de solo) (A), transpiração do ecossistema simulada com o modelo *GOTILWA+* (por área de solo) (B) e precipitação (C), para os anos de 1999 a 2001.

A Figura 6.11B apresenta os resultados da simulação da transpiração no montado para os anos 1999-2001. O padrão anual da transpiração segue aproximadamente o padrão de

fluxo de carbono. A transpiração do ecossistema foi mais elevada nos meses de Primavera, particularmente em dias de radiação solar intensa e défice de pressão de vapor do ar elevados (dados climáticos não apresentados), com valores máximos de transpiração diária entre 1.24 mm dia^{-1} e 1.87 mm dia^{-1} nos meses de Maio/Junho, dos 3 anos, quando a condutância estomática (gs) foi também elevada (gs com valores médios entre 0.112 e $0.104 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Registou-se um decréscimo da transpiração do ecossistema durante os meses de Verão, que correspondem a uma situação de ausência de precipitação, com valores mínimos de transpiração do ecossistema que atingiram 0 mm dia^{-1} nos meses de Julho/Setembro, dos 3 anos, conjuntamente com um decréscimo da condutância estomática (gs com valores médios entre 0.009 e $0.1000 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). De referir que o modelo simula o efeito dos episódios de precipitação estival na transpiração do ecossistema sendo registado um acentuado acréscimo de transpiração (seta na Fig. 6.11B). Nos meses de Outono, após as chuvas outonais, a transpiração do ecossistema aumentou, com valores máximos de transpiração do ecossistema entre 0.56 mm dia^{-1} e 0.93 mm dia^{-1} nos meses de Setembro/Outubro, dos 3 anos, e um acréscimo da condutância estomática (gs com valores médios entre 0.110 e $0.125 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Este padrão sazonal da transpiração do ecossistema está também de acordo com o padrão sazonal de transpiração das azinheiras estimado pelo método do fluxo de seiva (Fig.3.3.) e cujos resultados se apresentam na secção 3.3 deste trabalho.

6.3.4. Relação entre a produtividade bruta (e a transpiração do ecossistema) com variáveis ambientais

A Figura 6.12. mostra a relação entre dados diários de produtividade bruta (GPP) e de transpiração do ecossistema, obtidos por simulação com o modelo *GOTILWA+* para o período entre 1999-2001, com: a radiação solar diária (Figs. 6.12A e 6.12B) e o défice de pressão de vapor médio do ar (DPV) (Figs. 6.12C e 6.12D) para duas situações distintas quanto à disponibilidade hídrica do solo. O modelo representa o efeito da disponibilidade hídrica do solo em GPP e na transpiração do ecossistema. Desta forma, a disponibilidade hídrica do solo, estimada pelo potencial hídrico de base, influenciou a relação de GPP e da transpiração do ecossistema com os referidos parâmetros ambientais. Quando o potencial hídrico de base foi inferior a -1.3 MPa i.e. numa situação de défice hídrico do solo, geralmente obtida no final dos períodos de Verão, a

transpiração e GPP foram independentes da radiação solar diária e do DPV tendo sido obtido sempre valores baixos. Por outro lado, quando o potencial hídrico de base foi superior a -0.5 MPa, que corresponde a situações de ausência de déficit hídrico do solo, a transpiração e a GPP apresentaram uma relação positiva com radiação solar e com o DPV. Os resultados da simulação indicam que, para períodos de ausência de déficit hídrico, ocorre uma relação assintótica entre GPP e o DPV. Sendo que, a partir de valores de DPV superiores a 2 kPa se verificam limitações na assimilação de carbono.

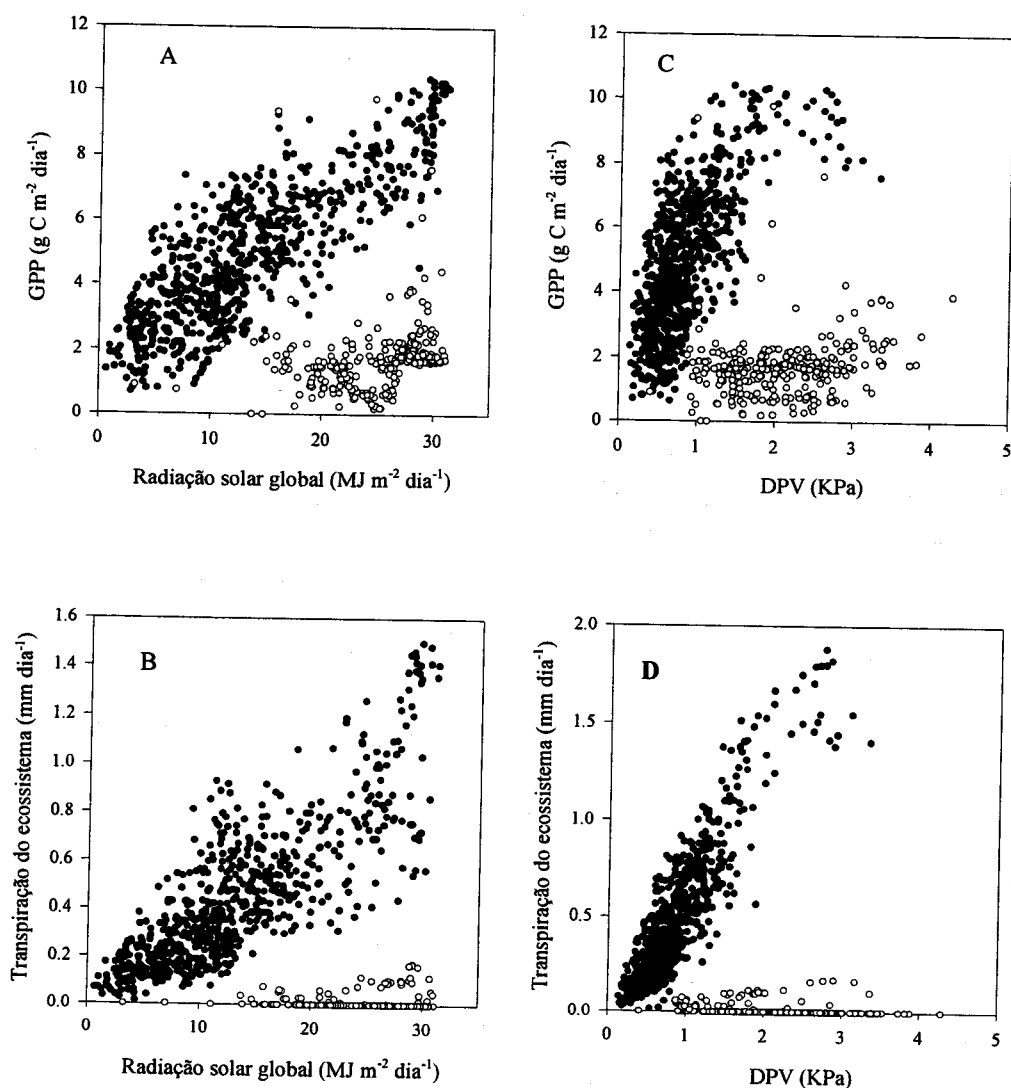


Figura 6.12. Relação entre a produtividade bruta diária (GPP) e transpiração do ecossistema com: (A) a radiação solar global diária e (B) o déficit de pressão de vapor médio diário do ar (DPV) (C) e (D), nos meses em que o potencial hídrico de base foi superior a -0.5 MPa (círculos fechados) e nos meses em que o potencial hídrico de base foi inferior a -1.3 MPa (círculos abertos).

6.3.5. LAI e a fenologia das árvores

O modelo simula o índice de área foliar (LAI) das árvores entre 0.5 e 0.7, este valor é próximo do valor de 0.5, referido para o montado em estudo (Pereira *et al.*, 2004). O pico de queda das folhas de *Q. rotundifolia* simulado é aproximado do real, tanto quantitativamente, como no período do ano em que ocorre (Fig. 6.13.). Não obstante, o modelo apresenta uma linha basal de queda das folhas elevada durante todo o ano e que não corresponde ao observado.

6.3.6. LAI dos arbustos

O *GOTILWA+* sobrestima o LAI dos arbustos durante o Verão. O estrato arbustivo no local de estudo era essencialmente formado por *Cistus salviifolius*. Num local próximo ao deste trabalho, Simões (2002) refere um LAI de cerca de 2.0, verificando-se um decréscimo para 0.5 durante o Verão. Nesta espécie de *Cistus*, a queda das folhas inicia-se entre Maio e Junho e ocorre durante todo o Verão (Simões, 2002). Os valores máximos de LAI dos arbustos simulados rondam os 2.0. Todavia, os valores mínimos simulados estão sobrestimados em relação aos reais/observados em cerca de 100%.

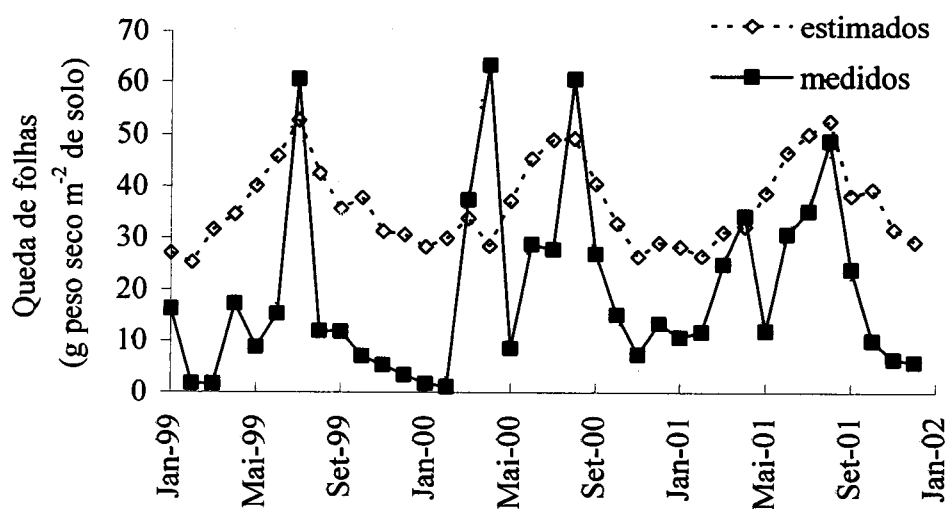


Figura 6.13. Variação mensal da quantidade de folhas caídas (g de folhas por m² de solo) para os anos de 1999 a 2001. A linha a cheio são valores reais (Sá²⁰, dados não publicados) e a linha a tracejado são valores simulados pelo modelo *GOTILWA+*.

²⁰ Sá, C., Dpt Biologia, Universidade de Évora, Évora.

6.4. DISCUSSÃO

O coeficiente de correlação da recta (linha 1:1) ajustada aos valores de fluxo de carbono do ecossistema medido e valores estimados pelo *GOTILWA+* foi particularmente baixo (para o período do ano entre Agosto e Outubro de 1999 entre os dias 214 e 304) (Fig. 6.8.B). Este resultado poderá provavelmente ser justificado por uma fraca estimativa, por parte do modelo, da respiração heterotrófica (do solo) ou da respiração das plantas. A respiração heterotrófica e das plantas representam uma elevada contribuição no balanço de carbono a nível de um ecossistema, entre 30 a 65% e 35 a 70%, respectivamente, do fluxo total de CO_2 libertado na atmosfera (Reichstein *et al.*, 2002) pelo que os erros na estimativa destes processos poderão representar desvios significativos na estimativa do balanço de carbono do ecossistema.

De uma forma geral, os modelos empíricos de simulação da respiração heterotrófica utilizam uma função da temperatura e da humidade de solo (ex. Janssens *et al.*, 1999; Buchmann, 2000; Longdoz *et al.*, 2000). No *GOTILWA+* a respiração heterotrófica é estimada com base nas taxas de decomposição da matéria nos horizontes AB (orgânico) e LF (mineral) do solo. Para tal, utiliza uma função exponencial que depende da temperatura do solo através do parâmetro Q_{10} , ($Q_{10}^{(T_{\text{solo}}-25)/10}$) e de um factor (que varia entre 0 e 1) relativo à precipitação acumulada no mês anterior (δ), para o horizonte LF, ou de um factor (que varia entre 0 e 1) relativo à humidade do solo (ϕ) para o horizonte AB (Eq. 6.16, 6.17). Este modelo poderá não simular correctamente a respiração do solo devido, provavelmente, ao facto o valor de Q_{10} ser sempre constante i. e. o modelo não considera a influência das condições hídricas do solo na relação entre a taxa de decomposição da matéria orgânica e a temperatura do solo. Trabalhos realizados na mesma área de estudo (Banza, 2002) evidenciaram que o factor Q_{10} , para a respiração do solo, pode variar entre 0.64 e 1.85 quando o teor de água no solo é entre 5% a 35% (volume de água/volume de solo). De facto, a sensibilidade do processo respiratório face à temperatura (traduzida pelo Q_{10}) depende muito em especial das condições hídricas do solo (Howard e Howard, 1993; Banza, 2002; Reichstein *et al.*, 2002, Reichstein *et al.*, 2003; Pereira *et al.*, 2004), sendo que o parâmetro Q_{10} pode variar entre 1.1, em condições de défice hídrico do solo até 2.6, em condições de solo sem défice hídrico (Reichstein *et al.*, 2003). Assim, os erros de estimativa da respiração do solo por parte do *GOTILWA+* deverão ocorrer

essencialmente durante os períodos de déficit hídrico do solo, quando o valor de Q_{10} do modelo deveria ser mais baixo, significa que o efeito da temperatura na respiração do solo nestas condições hídricas é reduzido. Seria importante, afim de aumentar a fiabilidade dos resultados estimados, incluir modelo de respiração do solo nesta componente de variação temporal de Q_{10} , consoante a disponibilidade hídrica do solo. São ainda relativamente escassos os modelos empíricos de respiração do solo com dados em ecossistemas de clima mediterrânico que incluam este aspecto. Porém, e recentemente, Reichstein *et al.* (2003) aduziram um modelo de respiração heterotrófica, de base empírica, com dados de diferentes ecossistemas, incluindo o mediterrânico, que considera o efeito do teor de água no solo na sensibilidade da respiração à temperatura do solo. Para tal, este modelo considera uma função tipo Arrhenius, que inclui a diminuição da energia de activação com o aumento da temperatura, de acordo com Lloyd e Taylor (1994) e um factor dependente do teor relativo em água no solo. Os resultados da aplicação deste modelo de respiração do solo são razoáveis pelo que poderá ser uma alternativa ao algoritmo usado pelo *GOTILWA+*.

O modelo *GOTILWA+* também não simula o efeito dos eventos episódicos de precipitação, durante os períodos de Verão, no fluxo de carbono da atmosfera. Nestas condições, ocorre um forte incremento da respiração do solo i.e., de emissão de CO_2 para a atmosfera quando o modelo simula um incremento da fotossíntese i.e., da absorção de CO_2 na atmosfera. No recente artigo de Jarvis *et al.* (em preparação), com base no trabalho de Birch (1958, 1959, 1960 e 1964), sobre o impacto dos processos de secura e re-hidratação na libertação de nutrientes do solo, são propostas três hipóteses para a explicação do incremento da respiração do solo: 1) a estrutura do solo é alterada com os processos de secura e re-hidratação, tornando acessíveis os substratos orgânicos para a decomposição microbiana e que de outra forma eram inacessíveis (ex. Denef *et al.*, 2001); 2) os microrganismos que morreram durante o período de secura libertam os nutrientes que por sua vez serão reutilizados (ex. Bottner, 1985); 3) ocorre um rápido aumento na quantidade de microrganismos e fungos como resposta ao aumento da disponibilidade hídrica do solo (Scheu e Parkinson, 1994).

Este efeito, dos episódios de chuva após períodos de déficit hídrico do solo no fluxo de carbono da atmosfera, pode ser transcrito para um modelo de respiração de solo ($R^2 > 0.81$, linha 1:1) baseado na temperatura (por uma função exponencial de Q_{10}) e no

teor de água do solo, acrescentando um factor de correcção baseado nas rápidas alterações das taxas de mineralização de carbono de acordo com Jarvis *et al.* (em preparação). Este incremento da respiração do solo tem consequências no NEE, não só a curto prazo (emissão CO₂ para a atmosfera) mas também a médio/longo prazo. O aumento da mineralização da matéria orgânica determina uma maior disponibilidade de nutrientes para as plantas, aspecto particularmente importante em ecossistemas de solos pobres como nos montados, que simultaneamente com o aumento da disponibilidade hídrica poderá contribuir para um considerável incremento da fotossíntese a médio prazo (absorção de CO₂ da atmosfera) (Jarvis *et al.*, em preparação).

A simulação da queda de folha das árvores indica que ocorre um linha basal de queda durante todo ano e que não corresponde à realidade (Fig. 6.13). Significa que, no modelo, a assimilação de carbono não compensa totalmente os gastos de carbono na respiração da planta e as folhas caem. O modelo poderá sobrestimar a respiração da planta face à realidade. No modelo *GOTILWA+*, a respiração das plantas é estimada por uma função exponencial da temperatura, através do parâmetro Q₁₀. O valor de Q₁₀, para uma dada temperatura (T), é calculado da seguinte forma: $Q_{10} = Q_{10(25)}^{((T-25)/10)}$ em que Q₁₀₍₂₅₎ é o valor de Q₁₀ a 25°C. Este modelo não considera a eventual aclimação da respiração à temperatura que poderá ter ocorrido nas folhas de azinheira. Esta aclimação da respiração à temperatura pode significar uma alteração na sensibilidade da resposta e, assim, uma alteração de Q₁₀, a qual diminui com o aumento de temperatura (Fig. 6.14; Atkin e Tjoelker, 2003). Também os estudos em *Eucalyptus globulus* (Pereira *et al.*, 1986) e *E. pauciflora* (Atkin e Tjoelker, 2003) revelaram a existência de aclimação à temperatura em folhas adultas resultantes de variações sazonais de temperatura.

Afim de tornar a simulação de fluxo de CO₂ no montado mais próxima da situação real, seria importante considerar, a aclimação da respiração das plantas à temperatura, a sensibilidade de resposta da respiração do solo à temperatura, de acordo com a disponibilidade hídrica do solo e o rápido incremento da respiração do solo face aos episódios de chuva.

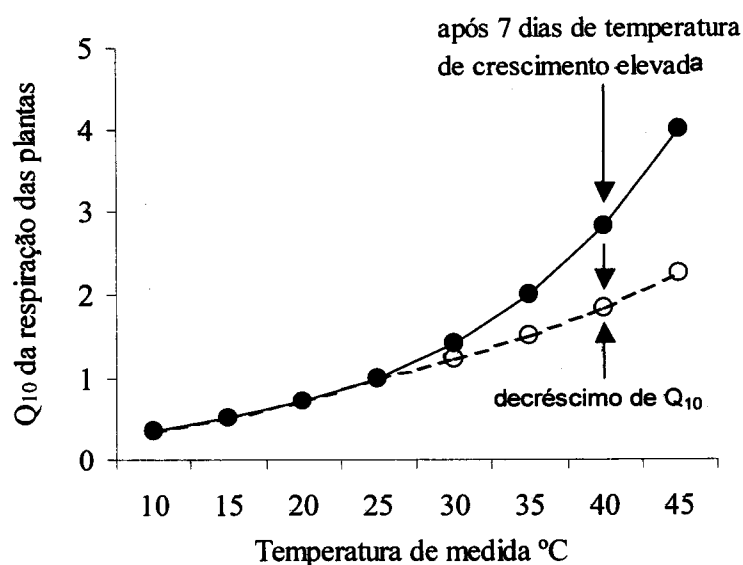


Figura 6.14. Esquema do processo de aclimação da respiração das plantas à temperatura. Alterações na temperatura de crescimento da planta alteram a sensibilidade na resposta da respiração face às temperaturas de medição (adaptado de Atkin e Tjoelker, 2003).

Outros aspectos a considerar quanto à aplicação do modelo *GOTILWA+*, no ecossistema de montado poderão incluir: 1) melhorar a caracterização da estrutura da árvore: área foliar, biomassa de ramos, folhas e raízes; este aspecto constitui ainda uma lacuna que deve de futuro ser preenchida, pelo que os submodelos relativos à caracterização estrutural da árvore com base em dados mensuráveis e não destrutivos serão de incluir, 2) melhorar a informação sobre os processos de aclimação da fotossíntese às condições ambientais e permitir alterações sazonais nos parâmetros fisiológicos, nomeadamente na velocidade máxima de carboxilação ($V_{c_{max}}$), transporte máximo de electrões (J_{max}), 3) simular eficazmente a transpiração num ecossistema constituído por árvores esparsas; em comunidades vegetais de coberto contínuo e uniforme, o processo transpiratório tem sido descrito e interpretado segundo o modelo de Penman-Monteith (Monteith, 1965), mas em povoamentos arbóreos esparsos, como o caso dos montados, a interceptação dos fluxos de vapor de água é extremamente complexa, não sendo totalmente válidos os pressupostos teóricos subjacentes ao modelo de Penman-Monteith (David, 2000; Domingo, *et al.*, 2003), 4) informação sobre a interacção entre os diferentes estratos (arbóreo, arbustivo e herbáceo) quanto ao balanço de carbono, de energia e utilização de nutrientes e água do solo; a presença de árvores

isoladas promove duas situações distintas na utilização dos recursos, fora ou sob a influência das árvores. O solo sob as copas tem mais matéria orgânica (Escudero *et al.*, 1985; Gallardo, 2003) e maior capacidade de retenção de água (Joffre e Rambal, 1988, 1993) além de maior concentração de nutrientes em relação ao solo fora da influência da copa (Escudero *et al.*, 1985; Nunes *et al.*, 2001).

No modelo *GOTILWA+* deverão também ser aperfeiçoados alguns aspectos mais gerais como o facto de o modelo simular uma única espécie, não incluir o ciclo de nutrientes, não distinguir heterogeneidade espacial horizontal, não incluir processos de herbivoria ou ataque por insectos e requerer um grande volume de informações da floresta. Pelas razões aduzidas, será desejável uma continuidade de trabalho no sentido de progressivamente se ajustar o modelo à realidade dos fluxos de carbono e de água para um ecossistema tipo savana como é o montado.

6.5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Atkin, A K. e Tjoelker, M.G. (2003). Thermal acclimation and dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Sci.* **8**: 343-351.
- Aubinet, M., Clement, R., Elbers, J.A., Foken, T., Grelle, A., Ibrom, A., Moncrieff, J., Pilegaard, K., Rannik, U. e Rebmann, C. (2002). Methodology for data acquisition, storage and treatment *In*: Valentini, R. (ed) *Fluxes of carbon, water and energy of European forests*. Springer-Verlag. pp 9-34.
- Baldocchi, D. (1997). Measuring and modelling carbon dioxide and water vapour exchange over a temperate broad-leaved forest during the 1995 summer drought. *Plant, Cell Environ.* **20**: 1108-1122.
- Ball, J.T., Woodrow, I.E. e Berry, J.A. (1987). A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *In*: Biggins, I. (ed) *Progress in photosynthesis research*. Martinus Nijhoff Publishers, Netherlands. pp. 221-224.

- Banza, J. (2002). *O papel do solo no balanço do carbono no ecossistema de um montado alentejano*. Trabalho de Fim de Curso, Universidade de Évora, Évora.
- Bottner, P. (1985). Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with ^{14}C and ^{15}N labelled plant material. *Soil Biol. Biochem.* **17**: 329-337.
- Birch, H.F. (1958). The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, **10**: 9-31.
- Birch, H.F. (1959). Further observations on humus decomposition and nitrification. *Plant and Soil*, **11**: 262-286.
- Birch, H.F. (1960) Nitrification in soil after different periods of dryness. *Plant and Soil*, **12**: 81-96.
- Birch, H.F. (1964) Mineralisation of plant nitrogen following alternate wet and dry conditions. *Plant and Soil*, **20**: 43-49.
- Buchmann, N. (2000). Biotic and abiotic factors regulating soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biol. Biochem.* **32**: 1625-1635.
- Campbell, G.S. (1986). Extinction coefficients for radiation in plan canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agric. Forest Meteorol.* **36**: 317-321.
- Canadell, J., Djema, A., López, B., Lloret, F., Yarley, S., Siscart, D.E e Gracia, C.A. (1999). Structure and dynamics of the root system. In Rodá, F., Retana, J., Bellot, J. e Gracia, C.A. (eds) *Ecology of Mediterranean evergreen oak forest*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 47-59.
- Cardoso, J.C. (1974). A classificação de solos de Portugal – nova versão. *Boletim de solos do S.R.O.A.* **17**: 14-46.
- Chaves, M.M. (1991). Effects of water deficits on Carbon Assimilation. *J. Exp. Bot.* **42**: 1-16.

- Chaves, M.M., Maroco, J.P. e Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Funct. Plant. Biol.* **30**: 239-264.
- David, T.S. (2000). *Intercepção da precipitação e transpiração em árvores isoladas de Quercus rotundifolia Lam.* Dissertação de Doutoramento, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. 155 pp.
- Denef, K., Six, J., Bossuyt, H., Frey, S. D., Elliot, E. T., Merckx, R. e Paustian, K. (2001). Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial activity dynamics. *Soil Biol. Biochem.* **33**: 1599-1611.
- Domingo F., Villagarcía, L. e Were, A. (2003) Cómo se puede medir y estimar la evapotranspiración?: estado actual de evolución. *Ecosistemas, Rev. Cien. Técn. Ecol. Méd. Amb.* **1**: <http://aeet.org/ecosistemas/031/informe1.htm>
- Escudero, A., Garcia, B., Gomez, J.M. e Luis, E. (1985). The nutrient cycling in *Quercus rotundifolia* and *Quercus pyrenaica* ecosystems (*dehesas*) of Spain. *Acta Oecologica* **6**: 73-86.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. E Berry, J.A (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**: 78-90.
- Farquhar, G.D. e von Caemmerer, S. (1982). Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. e Ziegler, H. (eds) *Encyclopedia of plant physiology*. vol. 12B. Springer-Verlag, Berlin. pp. 54-587.
- Gallardo, A. (2003). Effect of tree canopy on the spatial distribution of soil nutrients in a Mediterranean dehesa. *Pedobiologia* **47**: 117-125.
- Gates, D.M. (1980). *Biophysical ecology*. Springer Verlag, New York.
- Goulden, M.L., Munger, J.W. e Fan, S.M. (1998). Exchange of carbon dioxide by deciduous forest: response to interannual climate variability. *Science* **271**: 1576-1578.

- Gracia, C.A., Sabaté, S. e Tello, E. (1997). Modelling the responses to climate change of a Mediterranean forest managed at different thinning intensities: Effects on growth and water fluxes. *In: Mohren, G.M.J., Kramer, K. e Sabaté, S. (eds) Impacts of global change on tree physiology and forest ecosystems*. Forestry Sciences. Kluwer Publishers, Dordrecht. pp. 243-252.
- Gracia, C.A, Sabaté, S. e Sanchez, A. (1999a). GOTILWA+ An integrated model of forest growth. Model documentation and user's guide. <http://www.creaf.uab.es/gotilva+>
- Gracia, C. A., Tello, E., Yarley, S. e Bellot, J. (1999b). GOTILWA+ An integrated model of water dynamics and forest growth. *In: Rodá, F., Retana, J., Gracia, C.A. e Bellot, J. (eds) Ecology of Mediterranean evergreen oak forest*. Springer-Verlag. Berlin. pp. 1-373.
- Gracia, C.A, Sabaté, S. e Sánchez, A (2002). El cambio climático y la reserva de agua en el bosque mediterráneo. *Ecosistemas, Rev. Cien. Técn. Ecol. Méd. Amb.* 2: <http://www.aeet.org/ecosistemas/022/investigacion4.htm>.
- Granier, A. (1985). Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci .Forest.* 42: 193-200.
- Granier, A. (1987a). Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas-fir par une nouvelle méthode thermique. *Ann. Sci .Forest.* 44: 1-14.
- Granier, A. (1987b). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* 3: 309-320.
- Hanson, P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T. e Andrews, J.A. (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observation. *Biogeochemistry* 48: 115-146.
- Hendrick, R.L. e Pregitzer, K.S. (1992). The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology* 73: 1094-1104.

- Hoff, C., Rambal, S. e Joffre, R. (2002). Simulating carbon and water flows and growth in a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* coppice using the FOREST-BGC model. *Forest Ecol. Manag.* **164**: 121-136.
- Hogberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A. F.S., Ekblad, A., Hogberg, M.N., Nyberg, G., Ottosson-Lofvenius, M. e Red, D.J. (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* **411**: 789-792.
- Honeysett, J.L. e Ratkowsky, D.A. (1989). The use of ignition loss to estimate bulk density of forest soils. *J. Soil Sci.* **40**: 299-308.
- Howard, D. M. e Howard, J. A. (1993). Relationships between CO₂ evolution, moisture content and temperature for a range of soil types. *Soil Biol. Biochem.* **25**: 1537-1546.
- Infante, J.M., Rambal, S. e Joffre, R. (1997) Modelling transpiration in holm-oak savannah trees: scaling up from leaf to the canopy. *Agric. Forest Meteorol.* **87**: 273-289.
- Infante, J.M., Mauchamp, A., Fernández Alés, R., Joffre, R. e Rambal, S. (2001). Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak trees: evidences in support of the pipe model theory. *Tree Physiol.* **21**: 409-414.
- Janssens, J., Dore, S., Epron, D., Lankreijer, H., Buchman, N., Longdoz, B., Brossaud, J. e Montagnani, L. (2002). Climatic influences on seasonal and spatial differences in soil CO₂ efflux. In: Valentini, R. (ed) *Fluxes of carbon, water and energy of European forests*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 235-253.
- Jarvis, A.J. e MacNaughton, K.G. (1986). Stomatal control of transpiration: Scaling up from leaf to region. *Adv. Ecol. Research* **15**: 1-49.
- Joffre, R. e Rambal, S. (1988). Soil water improvement by trees in rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica* **9**: 405-422.
- Joffre, R. e Rambal, S. (1993). How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* **74**: 570-582.

- Leinonen, I. (1997). *Frost hardiness and annual development of forest trees under changing climate*. PhD Thesis. Faculty of Forestry, University of Joensuu.
- Leuning, R. (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell Environ.* **18**: 339-355.
- Lloyd, J. e Taylor, J. A. (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Func. Ecol.* **8**: 315-323.
- Longdoz, B., Yernaux, M., e Aubinet, M. (2000). Soil CO₂ efflux measurements in a mixed forest: impact of chamber disturbances, spatial variability and seasonal evolution. *Global Change Biol.* **6**: 907-917.
- MacNaughton, K.G. e Jarvis, P.G (1983). Predicting effects of vegetation changes on transpiration and evapotranspiration. In: Kozlowski, T.T. (ed.) *Water deficits and plant growth*. Academic Press, New York. pp.1-47.
- Miranda, P., Coelho, F.E.S., Tomé, A.R. e Valente, M.A. (2002). 20th century Portuguese climate and climate scenarios. In: Santos, F.D., Forbes, K. e Moita, R. (eds) *Climate change in Portugal: scenarios, impacts and adaptation measures*. Gradiva, Lisboa. pp. 25-83.
- Mohren, G.M.J. e Kramer, K. (1997). Simulation of direct effects of CO₂ and temperature increase on forest growth: the LTEEF project. In: Mohren, G.M.J., Kramer, K. e Sabaté, S. (ed) *Impacts of global change on tree physiology and forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers. pp. 307-317.
- Mohren, G.M.J. (1999). Long term effects of CO₂-increase and climate change on European forest. In: Valentini, R. e Bruning, C. (eds). *Greenhouse gases and their role in climate change: the status of research in Europe*. European Commission DG XII/B I EUR (19085 EN). pp. 20-31.
- Monteith, J.L. (1965). Evaporation and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **19**: 205-234.

- Nunes, J.D., Sá, C., Soares-David, T., Madeira, M. e Gazarini, L. (2001). Influência de árvores isoladas de *Quercus rotundifolia* Lam. e as características do solo. *Revista de Biologia* 17: 311-325.
- Olson, J.S. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Packham, J.R., Harding, D.J.L., Hilton, G.M. e Stuttard, R.A. (1992). *Functional ecology of woodlands and forests*. Chapman and Hall, London.
- Pereira, J. S., Tenhunen, J., Lange O. L., Beyschlag, W., Meyer, A. e David, M.M. (1986). Seasonal and diurnal patterns in leaf gas exchange of *Eucalyptus globulus* trees growing in Portugal. *Can. J. For. Res.* 16: 177-184.
- Pereira, J.S., David, J.S., David, T.S., Caldeira, M.-C. e Chaves, M.M. (2004). Carbon and water fluxes in Mediterranean-type ecosystems: constraints and adaptations. *Progress in Botany* 65: 467-498.
- Piñol, J., Lledó, M.J. e Escarré, A. (1991). Hydrological balance of two Mediterranean forested catchments (Prades, northeast Spain). *Hydrol. Sci. J.* 36: 95-107.
- Pla, F.E. (2002). *Modelització de la dinàmica de combustible en ecosistemes arbustius mediterranis*. Tesi doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.
- Porta, J., López-Acevedo, M. e Roquero, C. (1993). *Edafologia para la agricultura y el medio ambiente*. Mundi-Prensa. Madrid.
- Rambal, J.R. (1993). The differential role of mechanisms for drought resistance in a Mediterranean evergreen shrub: a simulation approach. *Plant, Cell Environ.* 16: 35-44.
- Raich, J. W., Potter, C. S. e Bhagawati, D. (2002) Interannual variability in global soil respiration. *Global Change Biol.* 8: 800-812.
- Reichstein, M., Rey, A., Freibaner, A., Tenhunen, J.D., Valentini, R., Banza, J., Casals, P., Cheng, Y., Grünzweig, J.M., Irvine, J., Joffre, R., Law, B.E., Loustau,

- D., Miglietta, F., Oechel, W., Ourcival, J.-M., Pereira, J.S., Peressotti, A., Ponti, F., Qi, Y., Rambal, S., Rayment, M., Romanya, J., Rossi, F., Tedeschi, V., Tirone, G. Xu, M. e Yakir, D. (2003). Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices I. *Global Biogeochem. Cycles* **17**: 1-15.
- Reichstein, M., Tenhunen, J.D., Roupsard, O., Ourcival, J.-M., Rambal, S., Miglietta, F., Peressotti, A., Pecchiari, M., Tirone, G. e Valentini, R. (2002). Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biol.* **8**: 999-1017.
 - Rodá, F., Mayor, X., Sabaté, S. e Diego, V. (1999). Water and nutrient limitations to primary production. In Rodá, F., Mayor, X., Sabaté, S. e Diego, V. (eds) *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin. pp. 183-193.
 - Sá, C. (2001). *Influência do coberto arbóreo (Quercus suber L.) em processos ecofisiológicos da vegetação herbácea em área de montado*. Dissertação de doutoramento, Universidade de Évora, Évora. 206 pp.
 - Sabaté, S. e Gracia, C. A. (1994). Canopy nutrient content of a *Quercus ilex* L. forest: fertilization and irrigation effects. *Forest Ecol. Manag.* **68**: 31-37.
 - Sabaté, S., Gracia, C.A. e Sanchez, A. (2002). Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forest in Mediterranean region. *Forest Ecol. Manag.* **162**: 23-27.
 - Scheu, S. e Parkinson, D. (1994). Changes in bacterial and fungal biomass C, bacterial and fungal biovolume and ergosterol content after drying-remoistering and incubation of different layers of cool temperate soils. *Soil Biology Biochem.* **26**: 1515-1525.
 - Simões, P.D. (2002). *Dinâmica de biomassa (carbono) e nutrientes em Cistus salviifolius L. e Cistus ladanifer L.: influências nas características do solo*. Dissertação de doutoramento, Universidade de Évora, Évora. 265 pp.

- Sperry, S. (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agric. Forest Meteorol.* **104**: 13-23.
- Tate, K.R., Ross, D.J., O'Brien, B.J. e Kelliher, F.M. (1993). Carbon storage and turnover, and respiratory activity, in the litter and soil of an old-growth southern beech (*Nothofagus*). *Forest. Soil Biol. Biochem.* **25**: 1601-1612.
- Tenhunen, J.D., Beyschlad, W., Lange, O.L. e Harley, P.C. (1987a). Changes during summer drought in leaf CO₂ uptake rates of macchia shrubs growing in Portugal: Limitation due to photosynthetic capacity, carboxylation efficiency and stomatal conductance. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (eds) *Plant response to stress: functional analysis in Mediterranean ecosystems*. NATO ASI Series. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 305-327.
- Tenhunen, J.D., Pearcy, R.W. e Lange, O.L. (1987b). Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. In: Zeiger, E., Farquhar, G.D. e Cowan, I. R. (eds) *Stomatal function*. Stanford Univ. Press, Stanford. pp. 311-321.
- Thierron, V. e Laudelout, H. (1996). Contribution of root respiration to total CO₂ efflux from the soil of a deciduous forest. *Can. J. For. Res.* **26**: 1142-1148.
- Valentini, R. (1999). The role of flux monitoring networks in carbon dioxide source/sinks estimation in terrestrial ecosystems. In: Valentini, R. e Bruning, C. (eds) *Greenhouse gases and their role in climate change: the status of research in Europe*. European Commission DG XII/B I EUR (1998 EN). pp.1-6.
- Valentini, R., de Angelis, P. e Matteucci, G. (1996). Seasonal net carbon dioxide exchange of a beech forest with the atmosphere. *Global Change Biol.* **2**: 207.
- Van't Hoff, J.H. (1898). Lectures on theoretical and physical chemistry In: *Chemical Dynamics* part I, translated from German by R.A. Lehfeldt. Edward Arnold, London. pp: 224-229.
- Williams, M., Malhi, Y. e Nobre, A. D. (1998). Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in a Brazilian rain forest: a modelling analysis. *Plan, Cell Environ.* **21**: 953-968.

7. DISCUSSÃO GERAL

O déficit hídrico do Verão mediterrânico determinou em *Q. rotundifolia* e em *Q. suber* uma variação sazonal do potencial hídrico foliar medido ao nascer do sol; com valores entre -0.40 e -1.52 ± 0.05 MPa e entre -0.30 e -2.38 ± 0.06 MPa respectivamente. O controlo estomático das trocas gasosas causou restrições na transpiração das árvores, estimada pelo fluxo de seiva, em cerca de 53% na azinheira e 70% no sobreiro. O potencial hídrico mínimo (medido em folhas expostas ao sol e a meio dia solar) não decresceu abaixo de -2.6 MPa na azinheira e de -3.0 MPa no sobreiro. Estes valores poderão estar próximo do valor de potencial hídrico crítico de cavitação para estas espécies.

A intensificação do déficit hídrico, nos períodos de secura mais alargados, associada a um incremento da temperatura, tal como está previsto na alteração climática futura, faz prever que a capacidade de sumidouro de CO_2 nos montados ficará debilitada. A capacidade das espécies enfrentarem os períodos de déficit hídrico em melhores condições hídricas poderá constitui uma mais valia para a assimilação de carbono. Na azinheira, os valores de potenciais hídricos foliares de base foram menos negativos e os estomas estiveram mais abertos, pelo menos nas primeiras horas da manhã relativamente ao sobreiro. Esta capacidade poderá estar relacionada com a existência de raízes mais profundas que atinjam toalhas freáticas, como indica o trabalho de David *et al.* (2004) em *Q. rotundifolia*, ou com menor razão entre a área foliar e a biomassa de raízes que contribui para a absorção de água. Porém, a maior condutância estomática da azinheira não parece contribuir com um concomitante aumento da assimilação de carbono pelo que a eficiência do uso da água instantânea (A/g_s) é menor em relação ao sobreiro. A azinheira aparenta possuir mais recursos, ao nível dos compostos foliares intervenientes no processo fotossintético, tais como sejam o azoto, a clorofila e a actividade da Rubisco. No entanto, também as folhas da azinheira são mais espessas e densas e têm mais hidratos de carbono estruturais, pelo que a resistência à difusão de CO_2 deverá ser maior e desta maneira não expressa uma elevada capacidade fotossintética.

Os resultados da aplicação do modelo *GOTILWA+* para a estimativa do balanço (ou fluxo) anual de carbono do montado, que depende da assimilação de carbono, da

respiração das plantas e da respiração do solo, evidencia que este balanço foi particularmente vulnerável às restrições hídricas durante o período estival. A capacidade do montado em funcionar anualmente como um sumidouro de CO₂, depende em particular da capacidade de resposta da fotossíntese e da respiração, das plantas e do solo, face ao défice hídrico. Durante o Estio, quando ao défice hídrico se associa à temperatura alta e à radiação elevada, a assimilação do carbono foi baixa tanto no sobreiro como na azinheira, relativamente aos períodos em que houve condições ambientais favoráveis (Primavera e Outono). A taxa de assimilação de carbono, medida no campo decresceu, no Verão face a períodos do ano em que as condições ambientais foram favoráveis, entre 92% e 96%, devido à existência de limitações estomáticas e restrições a nível bioquímico do sistema fotossintético. O decréscimo da condutância estomática, constituiu uma limitação à fotossíntese (RSL) de cerca de 40% enquanto que a capacidade máxima de carboxilação pela enzima Rubisco ($V_{c_{max}}$) decresceu entre 26% e 33% em relação ao Outono. A respiração das plantas depende da temperatura através de uma relação exponencial positiva (traduzida pelo parâmetro Q_{10}). Assim, durante as condições ambientais estivais a respiração é elevada. Deste modo, o fluxo de carbono estimado do ecossistema (NEE) pode ser positivo e os valores estimados foram de 1.25 e 1.50 g C m⁻² dia⁻¹ numa base diária, nos meses de Agosto/Setembro.

Quando as condições ambientais são favoráveis, nomeadamente em disponibilidade hídrica e em temperatura, tal como sucede na Primavera e Outono, o NEE estimado pelo modelo *GOTILWA* + atingiu valores negativos, entre -3.14 e -2.26 g C m⁻² dia⁻¹, para os quais contribuíram a elevada actividade fotossintética, particularmente durante a manhã. A recuperação da capacidade fotossintética no Outono, após as restrições estivais a este processo fisiológico, marcou um contributo positivo na assimilação anual de carbono.

Os resultados obtidos no presente trabalho apontam para que a assimilação de carbono nas folhas ensombradas possa representar uma importante contribuição para a assimilação de carbono ao nível da árvore, particularmente sob as condições ambientais pouco favoráveis de Verão. As copas das azinheiras são geralmente abertas, devido a podas intensas, expondo as folhas à elevada radiação. Nestas folhas ocorrem fortes restrições à assimilação de carbono, devido às limitações estomáticas e bioquímicas da fotossíntese.

A modelação dos fluxos de carbono e da água no ecossistema de montado é altamente complexa, não só pela existência restrições hídricas - o factor água no solo funciona como uma “chave” que altera o funcionamento do ecossistema -, mas essencialmente pela estrutura complexa deste ecossistema. Um modelo que queira simular os fluxos de carbono e água no montado deve ter em conta a co-existência integrada de três estratos vegetais (arbóreo, arbustivo e herbáceo). Nesse intuito, o modelo deve prever e modelar as interações entre os diferentes estratos como, por exemplo, quantificar o fluxo lateral de energia entre os vários estratos vegetativos ou o uso diferencial dos recursos hídricos e dos nutrientes. Uma outra dificuldade em modelar os fluxos de carbono e da água nestes ecossistemas, prende-se com a eventual existência de uma heterogeneidade funcional entre árvores, particularmente quanto à utilização dos recursos hídricos, pelo que o pressuposto inicial do modelo *GOTILWA+* em que as árvores da mesma classe de diâmetros funcionam do mesmo modo poderá efectivamente não corresponder à realidade.

Em suma torna-se fundamental avaliar, de uma forma integrada, a contribuição dos diferentes estratos vegetativos no balanço de carbono do ecossistema de montado, por forma a delinear as medidas de gestão que favoreçam a contribuição futura destes ecossistemas na mitigação do incremento de CO₂ atmosférico. Relativamente ao que foi discutido, a análise detalhada do balanço de carbono e da água do ecossistema parece ser o caminho adequado para estabelecer a ponte de união entre os processos fisiológicos e o manejo agrosilvopastoril correcto. Para tal, a combinação da informação ecofisiológica das espécies com o uso de modelos de simulação de crescimento das florestas, poderia constituir uma ferramenta eficaz para analisar o comportamento das espécies e dos ecossistemas face às alterações climáticas expectantes.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Nesta parte do trabalho listam-se todas as referências bibliográficas citadas na parte geral desta dissertação i.e. nos Capítulos 1, 2 e 7 (Discussão Geral).

- Aguiar, F.B. e Grilo, J.T. (1975). *Carta de Solos da Herdade da Mitra*. Universidade de Évora, Évora (não publicado).
- Albuquerque, P.M. (1954). *Carta ecológica de Portugal*. Ministério da Economia, Direcção Geral dos Serviços Agrícolas, Lisboa.
- Baldocchi, D. D., Xu, L. e Kiang, N. (2004). How plant functional-type, weather, seasonal drought, and soil physical properties alter water and energy fluxes of an oak-grass savanna and annual grassland. *Agricultural and Forest Meteorology* **123**: 13-39.
- Banza, J. (2002). *O papel do solo no balanço do carbono no ecossistema de um montado alentejano*. Trabalho de Fim de Curso, Universidade de Évora, Évora.
- Beyschlag, W., Lange, O.L. e Tenhunen, J.D. (1987). Diurnal patterns of leaf internal CO₂ partial pressure of the sclerophyll shrub *Arbutus unedo* growing in Portugal. In: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (Ed.) *Plant response to stress: functional analysis in Mediterranean ecosystems*. NATO ASI Séries. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 355-368
- Blanco-Castro, E., Costa-González, M.A., Costa-Tenorio, M., Bombin, R.E., García-Antón, M., Fuster, M.G., Manzaneque, A.G, Manzaneque, F.G., Saiz, J.C.M., Juaristi, C.M., Pajares, P.R. e Sáinz-Ollero, H. (1997). In: Costa-Tenorio, M., Juaristi, C.M. e Sáinz-Ollero, H. (eds) *Los bosques ibéricos - una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta, Barcelona.

- Cardoso, J.C. (1974). A classificação de solos de Portugal – nova versão. *Boletim de solos do S.R.O.A.* 17: 14-46.
- Carqueijeiro, M.I.. (2004). *Efeito do défice hídrico nas trocas gasosas em Quercus rotundifolia* Lam.. Trabalho de Fim de Curso, Universidade de Évora, Évora.
- Carvalhosa, A.B., Carvalho, A.M.G. e Alves, C.A.M. (1969). *Notícia Explicativa da Folha 40-A, Évora, da Carta Geológica de Portugal*, escala 1:50 000. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa.
- Castroviejo S., Lainz, M., López González, G., Montserrat, P., Muñoz Garmendia, F., Paiva, J. e Villar, L.. (1990). *Flora Ibérica*, vol II. C.S.I.C., Madrid.
- Cerasoli, S. (2002). *Partição e mobilização do carbono e do azoto no sobreiro (Quercus suber L.)*. Dissertação de doutoramento, Universidade Técnica de Lisboa, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. 86 pp.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P. e Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Funct. Plant. Biol.* 30: 239-264.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J. P., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T., e Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field. photosynthesis and growth. *Ann. Bot.* 89: 907-916.
- Damesin, C., Rambal, S. e Joffre, R. (1998a). Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica* 19: 195-204.
- Damesin, C., Rambal, S., e Joffre, R. (1998b). Seasonal and annual changes in leafs in two co-occurring Mediterranean oaks: relations to leaf growth and drought progression. *Funct. Ecol.* 12: 778-785.

- David, T.S., Ferreira, M.I., Cohen, S., Pereira, J.S. e David, J.S. (2004). Constraints on transpiration from an evergreen oak tree in southern Portugal. *Agric. Forest Meteorol.* **122**: 193-205.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W., Winter, K., Meyer, A., Schreiber, U., Pereira, J.S., Kruger, A., Czygan, F.C. e Lange, O.L. (1989). Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O₂ evolution, photosynthetic capacity, and carotenoid composition during the midday depression of net CO₂ uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. *Planta* **177**: 377-387.
- DGF (1999). *Inventário Florestal. Distribuição da floresta em Portugal Continental*. Direcção Geral das Florestas, Lisboa.
- Eamus, D. e Prior, L. (2001). Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Adv. Ecol. Research* **32**: 113-197.
- Eckardt, F., Heim, G., Methy, M., e Sauveyon, R. (1975). Interception de l'énergie rayonnante, échanges gazeux et croissance dans une forêt méditerranéenne a feuillage persistant (*Quercetum ilicis*). *Photosynthetica* **9**: 145-156.
- Escudero, A. e Mediavilla, S. (2003). Decline in photosynthetic nitrogen use efficiency with leaf age and nitrogen reabsorption as determinant of leaf life span. *J. Ecol.* **91**: 880-889.
- Faria, T., García-Plazaola, J.L., Abadia, A., Cerasoli, S., Pereira, J.S. e Chaves, M.M. (1996). Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiol.* **16**: 115-123.
- Faria, T., Silvério, D., Breia, E., Cabral, R., Abadia, A., Abadia, J., Pereira, J.S., e Chaves, M.M. (1998). Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plant* **102**: 419-428.

- Fotelli, M.N., Radoglou, K.M. e Constantinidou, H-IA. (2000). Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiol.* **20**: 1065-1075.
- Franco, J.A (1971). *Nova flora de Portugal (Continente e Açores)*. vol. I, Lisboa.
- García-Plazaola, J.L., Faria, T., Abadia, J., Abadia, A., Chaves, M.M. e Pereira, J.S. (1997). Seasonal changes in xanthophylls composition and photosynthesis of cork oak (*Quercus suber* L.) leaves under Mediterranean climate. *J. Exp. Bot.* **48**: 1667-1674.
- Goulden, M.L. (1996). Carbon assimilation and water-use efficiency by neighboring Mediterranean-climate oaks that differ in water access. *Tree Physiol.* **16**: 417-424.
- Harley, P.C., Tenhunen, J.D., Beyschlag, W. e Lange, O.L. (1987). Seasonal changes in the net photosynthesis rates and photosynthetic capacity in leaves of *Cistus salvifolius*, a european Mediterranean semi-deciduous shrub. *Oecologia* **74**: 380-388.
- Herms, D.A. e Mattson, W.J. (1992). The dilemma of plant to grow or to defend. *Rev. Biol.* **67**: 283-335.
- INMG (1991). *O Clima de Portugal*. Normais Climatológicas da região de Alentejo e Algarve, correspondentes a 1950-80. Fascículo XLIX, vol. 4, 4ª região. Instituto de Meteorologia e Geofísica, Lisboa, 98pp.
- Infante, J.M., Domingo, F., Fernández Alés, R., Joffre, R. e Rambal, S. (2003). *Quercus ilex* transpiration as affected by a prolonged drought period. *Biol. Plantarum* **46**: 49-55.
- Infante, J.M., Mauchamp, A., Fernández Alés, R., Joffre, R. e Rambal, S. (2001). Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak trees: evidences in support of the pipe model theory. *Tree Physiol.* **21**: 409-414.

- Infante, J.M., Rambal, S. e Joffre, R. (1997). Modelling transpiration in holm-oak savannah: scaling up from the leaf to the tree scale. *Agric. Forest Meteorol.* **87**: 273-289.
- Jackson, R. B., Sperry, J.S. e Dawson, T.E. (2000). Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Sci.* **5**: 482-488.
- Joffre, R., Rambal, J.R. e Winkel, T. (2001). Respuestas de las plantas mediterráneas a la limitación de agua: desde la hoja hasta el dosel. In: Zamora, R. e Pugnaire, F.I. (ed). *Ecossistemas mediterráneos: análisis funcional*. CSIC, AEET, Castillo Edisart, S.L., Madrid. pp.351-372.
- Kolb, T.E. e Stone, J.E. (2000). Differences in leaf gas and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. *Tree Physiol.* **20**: 1-12.
- Kull, O. e Niinemets, Ü. (1993) Variation in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth, *Corylus avelana* L. and *Lonicera xylosteum* L. *Tree Physiol.* **12**: 311-318.
- Larcher, W. (1995). *Physiological plant ecology* (3rd ed.). Springer-Verlag, Berlin.
- Levitt, J. (1972). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell Environ.* **25**: 275-294.
- Lossaint, P. (1973). Soil-vegetation relationships in Mediterranean ecosystems of Southern France. In: di Castri, F. e Mooney, H.A. (eds). *Mediterranean type ecosystems, origin and structure*. Ecological studies 7. Chapman & Hall Ltd, London. pp. 199-210.
- Lumaret, R., Mir, C., Michaud, H. e Raynal, V. (2002). Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Mol Ecol.* **11**: 2327-2336.

- Maroco, J. P., Breia, E., Faria, T., Pereira, J. S., e Chaves, M. M. (2002). Effects of long-term exposure to elevated CO₂ and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. *Plant, Cell and Environment* **25**: 105-113.
- Martínez-Vilalta, J., Mangirón, M., Ogaya, R., Sauret, M., Serrano, L., Peñuelas, J. e Piñol, J. (2003). Sap flow of three co-occurring Mediterranean woody species under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiol.* **23**: 747-758.
- Mediavilla, S. e Escudero, A. (2003a). Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytol.* **159**: 203-211.
- Mediavilla, S. e Escudero, A. (2003b). Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiol.* **23**: 987-996.
- Mediavilla, S. e Escudero, A. (2004). Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecol. Manag.* **187**: 281-294.
- Mediavilla, S., Santiago, H., e Escudero, A. (2002). Stomatal and mesophyll limitations to photosynthesis in one evergreen and one deciduous Mediterranean oak species. *Photosynthetica* **40**: 553-559.
- Miller, P.C. (1981). Similarities and limitations of resource utilization in Mediterranean type ecosystems In: Miller, P.C. (ed) *Resource use by chaparral and matorral: a comparasion of vegetation function in two Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin. pp. 369-438.
- Miranda, P., Coelho, F.E.S., Tomé, A.R. e Valente, M.A. (2002). 20th century Portuguese climate and climate scenarios. In: Santos, F.D., Forbes, K. e Moita, R.

(Ed.) *Climate change in Portugal: scenarios, impacts and adaptation measures*. Gradiva, Lisboa. pp. 25-83.

- Natividade, J.V. (1950). *Subericultura*. Direcção Geral das Florestas, Lisboa.
- Niinemets, Ü. (1996). Changes in foliage distribution with relative irradiance and tree size: Differences between the saplings of *Acer platanoides* and *Quercus robur*. *Ecol. Research* **11**: 269-281.
- Niinemets, Ü. (1997a). Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Funct. Ecol.* **11**: 518-531.
- Niinemets, Ü. (1997b). Acclimation to low irradiance in *Picea abies*: influences of past and present light climate on foliage structure and function. *Tree Physiol.* **17**: 723-732.
- Niinemets, Ü. (1997c) Distribution patterns of foliar carbon and nitrogen as affected by tree dimensions and relative light conditions in the canopy *Picea abies*. *Trees* **11**: 144-154.
- Niinemets, Ü. J. D. Tenhunen, N. R. Cantá, M. M. Chaves, T. Faria, J. S. Pereira e J. F. Reynolds (1999) Interactive effects of nitrogen and phosphorus on the acclimation potential of foliage photosynthetic properties of cork oak, *Quercus suber*, to elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Global Change Biology* **5**: 455-470.
- Peñuelas, J., Filella, I., Llusà, J., Siscart, D. e Piñol, J. (1998). Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *J. Exp. Bot.* **49**: 229-238.
- Peñuelas, J., Filella, I., Loreto, F., Piñol, J. e Siscart, D. (2000). Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biol. Plantarum* **43**: 47-53.

- Pereira, J.S., Beyschlad, G., Lange, O.L., Beyschlad, W. e Tenhunen, J.D. (1987). Comparative phenology of four mediterranean shrub species growing in Portugal. *In* Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (eds). *Plant response to stress: functional analysis in Mediterranean ecosystems*. NATO ASI Séries. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 503-513.
- Pereira, J.S., Correia, A.V., Correia, A.P., Branco, M., Bugalho, M., Caldeira, M.C., Cruz, C.S., Freitas, H., Oliveira, A.C., Pereira, M.C., Reis, R.M. e Vasconcelos, M.J. (2002). Forest and biodiversity *In*: Santos, F.D., Forbes, K. e Moita, R. (eds) *Climate change in Portugal: scenarious, impacts and adaptation measures*. Gradiva, Lisboa. pp. 369-409.
- Pereira, J.S., David, J.S., David, T.S., Caldeira, M. C. e Chaves, M.M. (2004). Carbon and water fluxes in Mediterranean-type ecosystems: constraints and adaptations. *Progress in Botany* **65**: 467-498.
- Rambal, S., Damesin, C., Joffre, R., Méthy, M. e Lo Seen, D. (1996). Optimization of carbon gain in canopies of Mediterranean evergreen oaks. *Ann. Sci. Forest* **53**: 547-560.
- Reichstein, M., Tenhunen, J.D., Rouspard, O., Ourcival, J.-M., Rambal, S., Miglietta, F., Peressotti, A., Pecchiari, M., Tirone, G. e Valentini, R. (2002). Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biol.* **8**: 999-1017.
- Rivas-Matínez, S., Sánchez-Mata, D. e Costa, M. (1999). North American boreal and Western temperate forest vegetation. *Itinera Geobotanica* **12**: 5-316.
- Rodá, F., Mayor, X., Sabaté, S. e Diego, V. (1999). Water and nutrient limitations to primary production. *In*: Rodá, F., Mayor, X., Sabaté, S. e Diego, V. (eds). *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 183-193.

- Sá, C. (2001). *Influência do coberto arbóreo (Quercus suber L.) em Processos ecofisiológicos da vegetação herbácea em área de montado*. Dissertação de doutoramento, Universidade de Évora, Évora. 206 pp.
- Sabaté, S., Sala, A. e Gracia, C.A. (1999). Leaf traits and canopy organization. In: Rodá, F., Retana, J., Gracia, C.A. e Bellot, J. (eds) *Ecology of Mediterranean evergreen oak forest: ecological studies*. Springer, Berlin. pp. 121-133.
- Sala, A. e Tenhunen, J.D. (1996). Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agric. Forest Meteorol.* **78**: 203-222.
- Salleo, S. e Lo Gullo, M.A. (1990). Sclerophylly and plant water relations in three Mediterranean *Quercus* species. *Ann. Bot.* **65**: 270.
- SCE. (1976). *Carta Militar de Portugal*. Série M 888, Folha 459. Valverde – Évora, 1:25 000. Serviço Cartográfico do Exército, Lisboa.
- Specht, R.L. e Rundel, P.W. (1990). Sclerophylly and foliar nutrient status of Mediterranean-climate plant communities in Southern Australia. *Austr. J. Bot* **38**: 459-474.
- Specht, R.L. e Specht, A. (1989). Canopy structure in *Eucaliptus*- dominated communities in Australia along climatic gradients. *Oecol. Plant.* **10**: 191-213.
- Sperry, J.S. (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agric. Forest Meteorol.* **104**: 13-23.
- SROA (1969). *Carta dos Solos de Portugal*. Folha 40-A, Évora. 1:50 000. Serviço de Reconhecimento e de Ordenamento Agrário, Lisboa.

- Tenhunen, J.D., Beyschlad, W., Lange, O.L. e Harley, P.C. (1987a). Changes during summer drought in leaf CO₂ uptake rates of machia shrubs growing in Portugal: Limitation due to photosynthetic capacity, carboxylation efficiency and stomatal conductance. *In*: Tenhunen, J.D., Catarino, F.M., Lange, O.L. e Oechel, W.C. (eds). *Plant response to stress: functional analysis in Mediterranean ecosystems*. NATO ASI Séries. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 305-327.
- Tenhunen, J.D., Pearcy, R.W. Lange, O.L. (1987b). Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. *In*: Zeiger, E., Farquhar, G.D, Cowan, I.R. (ed). *Stomatal function*. Stanford Univ. Press, Stanford. pp. 311-321.
- Terradas, J. e Savé, R. (1992). The influence of summer and winter stress and water relationships on the distribution of *Quercus ilex* L. *Vegetatio* **99**: 137-145.
- Tirone, G., Dore, S., Matteucci, G., Greco, S. e Valentini, R. (2002). Evergreen Mediterranean forests: carbon and water fluxes, balances, ecological and ecophysiological determinants. *In*: Valentini, R. (ed). *Fluxes of carbon, water and energy of European forests*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 125-149.
- Turner, I.M. (1994). Sclerophilly: primarily protective? *Funct. Ecol.* **8**: 669-675.
- Tutin, T.G., Burger, N.A., Chater, A.O, Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M., Valentini, D.H., Walters, S.M. e Weeb, D.A. (1993) *Flora Europaea*. vol.1. (2nd ed), Cambridge Univ.Press, Cambridge.
- Tyree, M.T. e Cochard, H. (1996). Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Ann. Sci. Forest.* **53**: 173-180.
- Valladares, F., Martínez-Ferri, E., Balaguer, L., Perez-Corona, E. e Manrique, E. (2000). Low leaf-level responses to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy. *New Phytol.* **148**: 79-91.

- Walter, H. (1973). *Vegetation of the earth*. (2nd ed.), Springer Verlag, New York
- Xu, L. e Baldocchi, D.D. (2003). Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiol.* **23**: 865.

