

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

**Dinâmica de biomassa (carbono) e nutrientes
em *Cistus salviifolius* L. e *Cistus ladanifer* L.
Influência nas características do solo**

Maria Paula Duarte Simões

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

Orientador: Professor Doutor Luiz Carlos Gazarini

Co-orientador: Professor Doutor Manuel A. V. Madeira

Esta tese não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

**Évora
2002**

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

**Dinâmica de biomassa (carbono) e nutrientes
em *Cistus salviifolius* L. e *Cistus ladanifer* L.
Influência nas características do solo**



Maria Paula Duarte Simões

140 699

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

Orientador: Professor Doutor Luiz Carlos Gazarini

Co-orientador: Professor Doutor Manuel A. V. Madeira

Esta tese não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

**Évora
2002**

ERRATA

“No lugar das erratas se achará a correcção de alguma repetição viciosa ou outros defeitos que inadvertidamente escaparam. O leitor inteligente emendará os erros de pontuação.”

in Rimas de Bocage

Advertência final da 1ª edição

Página	Parágrafo	Linha	Onde se lê	Leia-se
6	5º	6	com matéria orgânica	com a matéria orgânica
20	3º	1	<i>Q. rotundifolia</i>	<i>Quercus rotundifolia</i>
20	3º	2	<i>Quercus suber</i>	<i>Q. suber</i>
25	2º	5	5 anos	2,5 anos
45	4º	7	concentrações	concentração
48	6º	3	aquele	àquele
62	2º	2	folhas quinzena ⁻¹	folhas
62	2º	3	folhas quinzena ⁻¹	folhas
79	1º	2	espécies	espécie
94	1º	7	71,6	71,6 cm ² g ⁻¹
97	2º	4	diferentes diferentes	diferentes
99	Título da figura	1	Figura 4.2.11	Figura 4.2.10
120	3º	4	utilizadas	utilizados
137	4º	4	terem	tenham
144	2º	6	nas das quantidades	nas quantidades
172	3º	1	devolvidas	devolvidos
181	2º	3	cerca do triplo	atingiu cerca do triplo
216	2º	3	tenha	tenha sido
218	2º	4	N-N ₄	N-NH ₄
221	3º	1	N-NO ₃	N-NO ₃

Este trabalho foi financiado por:

- PRODEP II. Medida 5. Acção 5.2 - Formação Avançada no Ensino Superior. Projecto 5.2/ALE/193.005/94 Doutoramentos.
- projecto PRAXIS AGR/3/3.2/25/94 – “Sistemas de Produção Florestal em Condições Sustentáveis - Efeitos das Alterações Globais e Regionais no Ambiente”.
- projecto PAMAF 4005 – “Ecologia dos montados de *Quercus suber* e *Quercus rotundifolia*: interceptação, transpiração, ciclo de nutrientes e vegetação espontânea”.
- projecto PRAXIS AGR/3/3.2/2187/95 – “Processos hídricos, pedológicos e biológicos em montados de *Quercus suber* e *Quercus rotundifolia*”.

agradecimentos

Aos Professores Doutores Luiz Gazarini e Manuel Madeira pela orientação do trabalho experimental e da elaboração desta dissertação. Aos seus ensinamentos, disponibilidade e atenção, se deve grande parte deste trabalho.

Aos responsáveis pelo Laboratório de Solos do Departamento de Ciências do Ambiente do ISA, Laboratório de Análise de Águas do CEA da UE, Laboratório de Nutrição Animal do ICAM da UE e Laboratório de Física de Solos do Departamento de Fitotecnia da UE, Professores Doutores Manuel Madeira, Manuela Morais, Manuel Cancela d'Abreu e Maria do Rosário Oliveira, pela disponibilização dos mesmos para a execução das análises químicas. Aos técnicos respectivos, pelo auxílio e apoio prestados. À Lena Mafalda também pela sua amizade.

Aos Srs. Jorge Velez, Zé Rato, Duarte Rochinha, Anabela Engeitado, Ana Valério e Eng^a. Célia Nunes do Laboratório de Botânica do ICAM da UE, pela forma cuidadosa e dedicada com que me ajudaram nos trabalhos de campo e laboratório.

Às Dr^{as}. Isabel Pereira e Celeste Sá, pela sua amizade, ajuda e apoio, particularmente na execução dos trabalhos experimentais.

Ao Eng^o. Jorge Nunes pela preciosa ajuda, em particular nas análises das soluções e, claro, pela amizade e apoio.

À Anabela e à Carla, para além da ajuda, a amizade, a paciência e o carinho dedicados.

Ao Luiz Gazarini, a amizade e o incentivo.

À São Castro, a amizade e compreensão.

Ao Luís Ferreira, a amizade e apoio.

A todo o Departamento de Biologia de UE, e em particular aos meus colegas de Secção, pelo seu apoio.

À Ana, à São, à Méia, à João, ao Quim, ao Nuno e ao Tó, a amizade de tantos anos.

À minha Família, o amor e a compreensão incondicionais.

A todos os que me ajudaram e encorajaram durante a realização deste trabalho.

Montemor-o-Novo, Setembro de 2002

ÍNDICE

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
LISTA DE SÍMBOLOS, UNIDADES E ABREVIATURAS	xi
ÍNDICE DE FIGURAS	xiii
ÍNDICE DE QUADROS	xxiii
1. INTRODUÇÃO	1
2. CARACTERIZAÇÃO DO LOCAL DE ESTUDO	13
2.1 LOCALIZAÇÃO	15
2.2 CLIMA	16
2.3 GEOLOGIA E LITOLOGIA	17
2.4 SOLOS	18
2.5 VEGETAÇÃO	19
3. METODOLOGIAS	23
3.1 AMOSTRAGENS E DETERMINAÇÕES	25
3.1.1 Dados meteorológicos	25
3.1.2 Seleção dos arbustos para amostragem	25
3.1.3 Fenologia	26
3.1.4 Biomassa	28
3.1.4.1 Quantificação da biomassa total	28
3.1.4.2 Variação sazonal da biomassa aérea	29
3.1.4.3 Variação sazonal da queda de folhada	30
3.1.4.4 Produção de biomassa aérea	30
3.1.4.5 Dinâmica foliar dos nutrientes	31
3.1.5 Decomposição das folhas	31
3.1.6 Intercepção da precipitação	34
3.1.7 Solo	35
3.1.7.1 Camadas orgânicas	35
3.1.7.2 Camadas minerais	35
3.1.7.2.1 Teor de humidade	35
3.1.7.2.2 Caracterização física	36
3.1.7.2.3 Caracterização de parâmetros químicos	36
3.2 METODOLOGIA LABORATORIAL	37
3.2.1 Triagem e medições	37
3.2.2 Preparação de materiais para análise	39
3.2.2.1 Materiais orgânicos	39
3.2.2.2 Materiais terrosos	39
3.2.2.3 Soluções	40
3.2.3 Métodos analíticos	40

3.2.3.1 Materiais orgânicos	40
3.2.3.2 Materiais terrosos	41
3.2.3.3 Soluções	43
3.3 CÁLCULOS E MÉTODOS ESTATÍSTICOS	43
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	51
4.1 FENOLOGIA	53
4.1.1 Padrão geral de sucessão das fenofases	53
4.1.2 Fenologia caulinar	54
4.1.3 Fenologia foliar	61
4.1.4 Fenologia dos órgãos reprodutivos	70
4.1.5 Discussão	72
4.2 BIOMASSA	83
4.2.1 Quantificação e variação sazonal da biomassa aérea	83
4.2.2 Razão biomassa radical: biomassa aérea	103
4.2.3 Quantificação da folhada e padrões de queda	106
4.2.4 Produção primária líquida	111
4.2.5 Discussão	113
4.3 DINÂMICA DE NUTRIENTES NA BIOMASSA	121
4.3.1 Componentes da biomassa aérea	121
4.3.1.1 Azoto	121
4.3.1.2 Fósforo	127
4.3.1.3 Potássio	130
4.3.1.4 Cálcio	133
4.3.1.5 Magnésio	137
4.3.2 Concentrações comparativas da biomassa aérea e radical	140
4.3.3 Componentes da folhada	145
4.3.3.1 Azoto	145
4.3.3.2 Fósforo	148
4.3.3.3 Potássio	151
4.3.3.4 Cálcio	154
4.3.3.5 Magnésio	157
4.3.3.6 Fluxo de nutrientes através da folhada	160
4.3.4 A idade das folhas e a concentração de nutrientes	162
4.3.4.1 Translocação de nutrientes	166
4.3.5 Discussão	170
4.4 DECOMPOSIÇÃO	177
4.4.1 Matéria orgânica remanescente	177
4.4.2 Dinâmica de nutrientes	179
4.4.2.1 Azoto	179
4.4.2.2 Fósforo	184
4.4.2.3 Potássio	186
4.4.2.4 Cálcio	187
4.4.2.5 Magnésio	189
4.4.3 Discussão	191
4.5 INTERCEPÇÃO DA PRECIPITAÇÃO	199
4.5.1 Quantificação e variação sazonal da intercepção	199
4.5.2 pH	201
4.5.3 Concentração de nutrientes	202

4.5.3.1 Azoto	202
4.5.3.1.1 Azoto nítrico	202
4.5.3.1.2 Azoto amoniacal	204
4.5.3.2 Fósforo	206
4.5.3.3 Enxofre	207
4.5.3.4 Cloro	209
4.5.3.5 Catiões básicos	210
4.5.3.5.1 Potássio	210
4.5.3.5.2 Cálcio	212
4.5.3.5.3 Magnésio	213
4.5.3.5.4 Sódio	215
4.5.4 Fluxo de nutrientes através da precipitação	217
4.5.5 Discussão	219
4.6 SOLO	225
4.6.1 Camadas orgânicas	225
4.6.2 Camadas minerais	226
4.6.2.1 Teor de humidade	226
4.6.2.2. Massa volúmica aparente	227
4.6.2.3 Retenção de água	228
4.6.2.4 Características químicas do solo	230
4.6.3 Discussão	232
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	237
BIBLIOGRAFIA	243
ANEXO	265

RESUMO

Estudou-se a fenologia e a variação sazonal da biomassa e da queda de folhada de *Cistus salviifolius* L. (CS) e *C. ladanifer* L. (CL), numa comunidade arbustiva de montado, durante cerca de 2 anos. Analisou-se a distribuição de N, P, K, Ca e Mg na biomassa e os fluxos dos mesmos, com especial ênfase para os ciclos internos e para o fluxo de devolução ao solo, através da folhada. Determinaram-se as taxas de decomposição e os padrões de libertação de nutrientes da folhada, durante pouco mais de 4 anos, correlacionando-se os padrões observados com a composição química inicial das folhas. Também se quantificou a intercepção da precipitação e a sua alteração por influência do coberto, assim como, as quantidades de nutrientes envolvidas nos fluxos para o solo. Finalmente, avaliou-se o efeito dos arbustos nas características do solo sob a sua influência.

O período de crescimento vegetativo foi longo, tendo-se evidenciado uma forte correlação entre as taxas de crescimento e a precipitação. A emergência e expansão foliares iniciaram-se no outono, após as primeiras chuvas, atingiram as taxas máximas no inverno e primavera e prolongaram-se até ao início do verão. A senescência e abscisão foliares antes da secura estival, como mecanismo de adaptação à secura, foram muito acentuadas, principalmente no CS.

A biomassa aérea foi de 920-1.075 e 1.605-1.936 g m⁻², respectivamente para o CS e o CL. Os caules e ramos (78 e 69% do total) predominaram na base das copas, enquanto as folhas (16 e 26%) se concentraram nos terços médio e superior das mesmas. A razão biomassa subterrânea:biomassa aérea foi de 0,7 e 0,8. A média anual da massa de folhada foi, respectivamente para o CS e o CL, de 335-379 e 434-459 g m⁻² (68 e 87% de folhas). A produção primária líquida atingiu no CL (1.414 g m⁻²) cerca do dobro do CS (713 g m⁻²).

As concentrações de nutrientes foram mais elevadas nas folhas do CS do que nas do CL, à excepção do P. Os valores determinados nas folhas verdes foram, contudo, consideravelmente diferentes dos determinados nas da folhada. Para o N e o P verificaram-se decréscimos para cerca de metade a um terço nas folhas da folhada, enquanto para o Ca estas tinham um teor 1,6 vezes superior ao das jovens. Determinaram-se taxas de translocação de N de 50-73% no CS e de 73-85% no CL, enquanto as de P foram, respectivamente, de 57-75 e 49-72% e as de K de 36-63 e 55-78%. O retorno anual médio de N, P, K, Ca e Mg para o solo, através da folhada, foi

respectivamente de 2,29, 0,21, 1,54, 4,98 e 0,92 g m⁻², para o CS e de 1,72, 0,41, 1,55, 4,64 e 0,95 g m⁻², para o CL.

A taxa de decomposição k foi de -0,78 ano⁻¹, para o CS, e de -0,41 ano⁻¹, para o CL. Observou-se um período de retenção de N bastante prolongado (cerca de 1 ano, no CS e de 3, no CL), provavelmente devido a baixos teores de N e elevadas razões C:N e lenhina:N da folhada. As proporções remanescentes no final do período de estudo eram respectivamente de 8 e 58%. A proporção residual de P foi de 6% para o CS e de 15% para o CL, apesar da libertação inicial ter sido mais rápida na segunda. O K foi rapidamente libertado em ambas as espécies, por lixiviação, tendo o remanescente no final sido de 2 e 12%. Respectivamente para a primeira e a segunda espécies, as proporções residuais finais foram de 3 e 25%, para o Ca, e de 4 e 38%, para o Mg.

A intercepção da precipitação atingiu proporções de 34-45%, no CS, e de 5-37%, no CL. Verificou-se um enriquecimento de nutrientes na precipitação, por influência das copas, por lixiviação e/ou lavagem, mas os fluxos via precipitação foram inferiores aos observados através da folhada.

Ambas as espécies aumentaram a humidade e a capacidade de retenção de água do solo e concentraram nutrientes nas áreas sob as suas copas, embora esta influência se tenha circunscrito quase exclusivamente até à profundidade de 5 cm. O desenvolvimento destas “ilhas de fertilidade” sugere que os arbustos em apreço constituem um factor poderoso na recuperação do solo, criando áreas que poderão favorecer a regeneração de espécies arbustivas e arbóreas mais exigentes e os processos de sucessão progressiva, apesar da competição por água e dos efeitos alelopáticos destas duas espécies.

Palavras-chave: *Cistus salviifolius* L., *Cistus ladanifer* L., fenologia, biomassa, folhada, decomposição, intercepção da precipitação, dinâmica de nutrientes, interacção planta-solo.

ABSTRACT

Phenology, standing biomass and litterfall seasonal variation of *Cistus salviifolius* L. (CS) and *C. ladanifer* L. (CL) were studied in a shrubland stand, over a 2-year period. N, P, K, Ca and Mg allocation and fluxes were assessed, emphasizing the internal cycles and litterfall fluxes to the soil. Decomposition dynamics of leaf litter and the pattern of nutrient release were studied over a 4-year period. Influence of canopies on interception loss, throughfall chemistry and nutrient fluxes through rainwater were also determined. Finally the effects of shrubs on soil properties were assessed.

Vegetative growth period was long and a strong correlation between growth rates and precipitation was determined. Leaf emergence and leaf area increment began in autumn soon after the first rains and stopped in the early summer. Winter and spring were the periods of maximum growth rates. Leaf senescence and abscission in late spring were mainly observed in CS, meaning an important adaptation to summer drought.

Mean annual standing biomass was 920-1,075 g m⁻² for CS and 1,605-1,936 g m⁻² for CL. Stems and branches (making up 78 and 69% of the total) were concentrated at the bottom of the canopy while leaves (16 and 26%) were mainly found in its middle and upper thirds. Root to shoot biomass ratios varied between 0.7 and 0.8. Mean annual amount of litterfall was 335-379 and 434-459 g m⁻², for CS and for CL respectively (68 and 87% of leaves). Net primary production of CL (1,414 g m⁻²) was about twice that of CS (713 g m⁻²).

Nutrient concentrations were greater in CS leaves than in those of CL, excepting for P. The concentrations of N and P were lower in leaf litter (one half to one third) than in live leaves of both species. Conversely, the concentration of Ca in abscised leaves was almost double than that in live foliage. The translocation rates of N, P and K were 50-73%, 57-75% and 36-63%, respectively, in CS and 73-85%, 49-72% and 55-78%, in CL. Mean annual return of N, P, K, Ca and Mg to the soil through litterfall was respectively 2.29, 0.21, 1.54, 4.98 and 0.92 g m⁻² in CS and 1.72, 0.41, 1.55, 4.64 and 0.95 g m⁻² yr⁻¹ in CL.

Annual decomposition rates k were -0.78 yr⁻¹ for CS and -0.41 yr⁻¹ for CL. There was a pronounced N immobilization, during 1 year in CS and 3 in CL, probably due to the influence of initial litter quality (low N concentrations and high C:N and lignin:N ratios). The remaining proportions at the end of the study period were 8 e 58% of the

initial. The remaining proportions of P were 6% for CS and 15% for CL, in spite of the faster initial release in the latter. The release of K through leaching was fast in both species, the retained proportions having been 2 and 12%. At the end of the study, the remaining proportions of Ca were 3 e 25%, and those of Mg were 4 and 38%, respectively.

The proportions of rainwater interception were 34-45% in CS and 5-37% in CL. Incident precipitation was enriched, through leaching and/or washing, after passing through shrub canopies. Nutrient inputs in throughfall were lower than litterfall fluxes.

Both species changed soil properties. An increase of soil water and nutrient contents was observed beneath shrub canopies, although this influence was almost confined to the 5 cm top soil. The development of these 'islands of fertility' beneath the shrub canopies suggests that the maintenance of the shrubs might promote soil rehabilitation, with potential effects on the regeneration of later successional species, in spite of both competition for water and allelopathic effects reported for these species.

Keywords: *Cistus salviifolius* L., *Cistus ladanifer* L., phenology, biomass, litterfall, decomposition, throughfall, nutrient fluxes, plant-soil interactions.

Lista de símbolos, unidades e abreviaturas

Símbolo/ Abreviatura	Definição	Unidade
LAI	índice de área folia ("leaf area index")	adimensional
LAR	razão de área foliar ("leaf area ratio")	$\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$
LWR	razão de peso foliar ("leaf weight ratio")	adimensional
MO	matéria orgânica	g
PB	precipitação bruta	l m^{-2}
PPL	produção primária líquida	$\text{g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$
PSC	precipitação sob coberto	l m^{-2}
PSCL	precipitação sob o coberto de <i>Cistus ladanifer</i>	l m^{-2}
PSCS	precipitação sob o coberto de <i>Cistus salviifolius</i>	l m^{-2}
SLA	área foliar específica ("specific leaf area")	$\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1.1. Localização da Herdade da Mitra num extracto da Carta Militar de Portugal, Folha 459, Valverde – Évora, 1:25 000 (formato digital) (SCE, 1976).	15
Figura 2.2.1. Diagrama ombrotérmico da Herdade da Mitra, baseado nos valores médios de 30 anos (1951-1980) da temperatura (T) e precipitação (P). Valores da Estação Meteorológica Évora/Mitra (Reis & Gonçalves, 1985).	16
Figura 2.3.1. Localização da Herdade da Mitra na Carta Geológica de Portugal, Folha 40-A, Évora, 1:50.000 (IGC, 1969).	18
Figura 2.4.1. Localização da Herdade da Mitra na Carta de Solos, Folha 40-A, Évora, 1:50 000 (SROA, 1969).	19
Figura 3.1.1. Raminhos do <i>C. salviifolius</i> (CS) e do <i>C. ladanifer</i> (CL) seleccionados para monitorização de parâmetros fenológicos e fenométricos.	27
Figura 3.1.2. Aspecto parcial dos recipientes de recolha da folhada do <i>C. salviifolius</i> e do <i>C. ladanifer</i> .	30
Figura 3.1.3. Aspecto parcial das redes de recolha da folhada e dos sacos de decomposição do <i>C. salviifolius</i> .	32
Figura 3.1.4. Pormenor dos sacos de decomposição do <i>C. salviifolius</i> .	33
Figura 3.1.5. Pormenor dos sacos de decomposição do <i>C. ladanifer</i> .	33
Figura 3.1.6. Pormenor dos colectores da precipitação sob o coberto do <i>C. ladanifer</i> .	35
Figura 4.1.1. Padrão geral de sucessão das fenofases (FL – floração; FMF – formação e maturação dos frutos; DS – disseminação das sementes; CV - crescimento vegetativo; QF – queda de folhas) observadas no <i>C. salviifolius</i> e no <i>C. ladanifer</i> , durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os resultados apresentados baseiam-se nos 2 anos de observação.	53
Figura 4.1.2. Variação quinzenal da precipitação (P) e da temperatura média do ar (T), durante os períodos de amostragem da fenologia.	54
Figura 4.1.3. Variação quinzenal do número de braquiblastos no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.	55
Figura 4.1.4. Variação quinzenal do alongamento dos macroblastos (MB), dos braquiblastos (BB) e do total (TT) dos raminhos do <i>C. salviifolius</i> , durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.	58
Figura 4.1.5. Variação quinzenal do alongamento dos macroblastos (MB), dos braquiblastos (BB) e do total (TT) dos raminhos do <i>C. ladanifer</i> , durante as	

estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 58

Figura 4.1.6. Variação quinzenal da taxa de alongamento (cm dia^{-1}) do total dos raminhos (macroblastos e braquiblastos) do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 59

Figura 4.1.7. Variação quinzenal da taxa de alongamento (cm dia^{-1}) dos macroblastos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 60

Figura 4.1.8. Variação quinzenal da taxa de alongamento (cm dia^{-1}) dos braquiblastos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 60

Figura 4.1.9. Variação quinzenal da emergência (EMG) e abscisão (ABC) foliares acumuladas por raminho, no total dos raminhos (macroblastos e braquiblastos) do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. O número de folhas presentes por raminho pode ser obtido, em cada data, pela diferença entre o número de folhas que emergiram e o número das que caíram. 62

Figura 4.1.10. Variação quinzenal da expansão da área foliar nos macroblastos (MB), nos braquiblastos (BB) e no total (TT) dos raminhos do *C. salviifolius*, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 64

Figura 4.1.11. Variação quinzenal da expansão da área foliar nos macroblastos (MB), nos braquiblastos (BB) e no total (TT) dos raminhos do *C. ladanifer*, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 64

Figura 4.1.12. Variação quinzenal da taxa de expansão da área foliar ($\text{cm}^2 \text{dia}^{-1}$) das folhas formadas no total dos raminhos (macroblastos e braquiblastos) do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 65

Figura 4.1.13. Variação quinzenal da taxa de expansão da área foliar ($\text{cm}^2 \text{dia}^{-1}$) das folhas formadas nos macroblastos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 67

Figura 4.1.14. Variação quinzenal da taxa de expansão da área foliar ($\text{cm}^2 \text{dia}^{-1}$) das folhas formadas nos braquiblastos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores

apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. 67

Figura 4.1.15. Quantidade de folhas formadas (FFM) e caídas (FCD) no total de raminhos (TT), nos macroblastos (MB) e nos braquiblastos (BB) do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), no fim das estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. As barras representam o limite superior de confiança de 95%. 69

Figura 4.2.1. Proporções (%) dos diferentes componentes da biomassa aérea (caules e ramos – C+R; folhas – F; flores – FL e frutos – FT), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL). Os valores apresentados são as médias dos 2 anos de estudo. 83

Figura 4.2.2. Variação bimestral da biomassa dos componentes fotossinteticamente activos (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3). 92

Figura 4.2.3. Variação da precipitação (P) e das temperaturas máxima (TM), média (TME) e mínima (Tm) do ar, durante o período de amostragem da biomassa. Os marcadores nas linhas e o sombreado nas barras assinalam a quinzena que antecedeu o corte. 92

Figura 4.2.4. Variação bimestral da razão de peso foliar (LWR), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3). 93

Figura 4.2.5. Variação bimestral do índice de área foliar (LAI), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3). 93

Figura 4.2.6. Variação bimestral do índice da área foliar específica (SLA), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3). 94

Figura 4.2.7. Variação bimestral do índice da razão de área foliar (LAR), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3). 95

Figura 4.2.8. Variação bimestral da biomassa dos componentes fotossinteticamente inactivos (caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL e frutos – FT), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3). 96

Figura 4.2.9. Variação bimestral dos componentes da necromassa (folhas senescentes – FS e ramos mortos - RM), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3). 97

Figura 4.2.10. Variação sazonal da distribuição vertical (g m^{-2}) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos

mortos – RM) e do índice de área foliar acumulado (LAI ac), do *C. salviifolius*, em 1995. 98 e 99

Figura 4.2.11. Variação sazonal da distribuição vertical (g m^{-2}) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) e do índice de área foliar acumulado (LAI ac), do *C. ladanifer*, em 1995. 101 e 102

Figura 4.2.12. Distribuição dos componentes da biomassa radical até à profundidade de 50 cm (raízes ≤ 2 mm – $R \leq 2$ mm; raízes de 2 a 5 mm – R_{2-5} mm; raízes ≥ 5 mm – $R \geq 5$ mm), pelas zonas estudadas (A, B e C – ver texto), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL). 106

Figura 4.2.13. Proporção anual (média dos 2 anos amostrados – 1994 e 1995) dos diferentes componentes da folhada (%) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). 108

Figura 4.2.14. Variação quinzenal da massa de folhas e outros componentes da folhada (g m^{-2}) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Médias + limites superiores de confiança e 95% ($n=20$). 110

Figura 4.2.15. Variação quinzenal da precipitação (P) e da temperatura média do ar (T), durante o período de amostragem da folhada. 110

Figura 4.2.16. Variação quinzenal da massa de resíduos não foliares (ramos, flores e frutos) da folhada (g m^{-2}) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Médias + limites superiores de confiança e 95% ($n=20$). 111

Figura 4.2.17. Distribuição proporcional (%) da produção primária líquida pelos componentes da biomassa de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), de Set.-99 a Set.-00. 113

Figura 4.3.1. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de N (linhas), por unidade de massa (mg g^{-1}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995. 124

Figura 4.3.2. Variação bimestral da área ($\text{cm}^2 \text{ m}^{-2}$) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de N (linhas), por unidade de área (mg cm^{-2}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995. 125

Figura 4.3.3. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de N (linhas) (mg g^{-1}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995. 126

Figura 4.3.4. Variação bimestral da acumulação de N (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995. 126

Figura 4.3.5. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de P (linhas), por unidade de massa (mg g^{-1}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995. 128

Figura 4.3.6. Variação bimestral da área ($\text{cm}^2 \text{ m}^{-2}$) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de P (linhas), por unidade de área (mg cm^{-2}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	128
Figura 4.3.7. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de P (linhas) (mg g^{-1}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	129
Figura 4.3.8. Variação bimestral da acumulação de P (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa, do <i>C. salviifolius</i> (CS) e do <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	129
Figura 4.3.9. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de K (linhas), por unidade de massa (mg g^{-1}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	131
Figura 4.3.10. Variação bimestral da área ($\text{cm}^2 \text{ m}^{-2}$) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de K (linhas), por unidade de área (mg cm^{-2}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	131
Figura 4.3.11. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de K (linhas) (mg g^{-1}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	132
Figura 4.3.12. Variação bimestral da acumulação de K (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa, do <i>C. salviifolius</i> (CS) e do <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	133
Figura 4.3.13. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de Ca (linhas), por unidade de massa (mg g^{-1}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	135
Figura 4.3.14. Variação bimestral da área ($\text{cm}^2 \text{ m}^{-2}$) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de Ca (linhas), por unidade de área (mg cm^{-2}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	135
Figura 4.3.15. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de Ca (linhas) (mg g^{-1}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	136
Figura 4.3.16. Variação bimestral da acumulação de Ca (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa, do <i>C. salviifolius</i> (CS) e do <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	136
Figura 4.3.17. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de Mg (linhas), por unidade de massa (mg g^{-1}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	138

Figura 4.3.18. Variação bimestral da área ($\text{cm}^2 \text{ m}^{-2}$) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de Mg (linhas), por unidade de área (mg cm^{-2}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	138
Figura 4.3.19. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de Mg (linhas) (mg g^{-1}), no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	139
Figura 4.3.20. Variação bimestral da acumulação de Mg (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa, do <i>C. salviifolius</i> (CS) e do <i>C. ladanifer</i> (CL), durante o ano de 1995.	139
Figura 4.3.21. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m^{-2}) e respectiva concentração de N, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	146
Figura 4.3.22. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m^{-2}) e da respectiva concentração de N, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	147
Figura 4.3.23. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m^{-2}) e respectiva concentração de P, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	149
Figura 4.3.24. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m^{-2}) e da respectiva concentração de P, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	150
Figura 4.3.25. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m^{-2}) e respectiva concentração de K, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	152
Figura 4.3.26. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m^{-2}) e da respectiva concentração de K, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	153
Figura 4.3.27. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m^{-2}) e respectiva concentração de Ca, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	155
Figura 4.3.28. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m^{-2}) e da respectiva concentração de Ca, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	156
Figura 4.3.29. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m^{-2}) e respectiva concentração de Mg, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	158
Figura 4.3.30. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m^{-2}) e da respectiva concentração de Mg, em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	159
Figura 4.3.31. Variação da concentração de N (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).	163

Figura 4.3.32. Variação da concentração de P (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).	163
Figura 4.3.33. Variação da concentração de K (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).	164
Figura 4.3.34. Variação da concentração de Ca (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).	165
Figura 4.3.35. Variação da concentração de Mg (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).	166
Figura 4.4.1. Evolução da proporção residual (%) de matéria orgânica (MO) das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), desde o início (Outubro-94) até ao termo (Dezembro-98) do período experimental. As barras representam o intervalo de confiança de 95%. As letras (a e b) indicam valores significativamente diferentes ($p<0,05$) após 246, 810, 1161 e 1365 dias.	178
Figura 4.4.2. Variação da precipitação (P) e das temperaturas médias do ar (TA) e nos 10 cm superficiais do solo (TS), para os intervalos de tempo correspondentes aos períodos de amostragem, durante o processo de decomposição.	178
Figura 4.4.3. Evolução da proporção residual (%) de N, durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	180
Figura 4.4.4. Evolução da concentração de N na MO (mg g^{-1}) e da razão C:N, durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	181
Figura 4.4.5. Regressões entre a MO remanescente (%) e a concentração de N (%) no material residual das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	182
Figura 4.4.6. Necromassa remanescente (linha inferior) e quantidade remanescente de N (linha superior), em função da concentração de N no material residual das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e de <i>C. ladanifer</i> (CL).	183
Figura 4.4.7. Evolução da proporção residual (%) de P, durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	184
Figura 4.4.8. Evolução da concentração de P na MO (mg g^{-1}) e da razão C:P, durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	185
Figura 4.4.9. Evolução da proporção residual (%) de K, durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	187
Figura 4.4.10. Evolução da concentração de K na MO (mg g^{-1}), durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	187

Figura 4.4.11. Evolução da proporção residual (%) de Ca, durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	188
Figura 4.4.12. Evolução da concentração de Ca na MO (mg g ⁻¹), durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	189
Figura 4.4.13. Evolução da proporção residual (%) de Mg, durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	190
Figura 4.4.14. Evolução da concentração de Mg na MO (mg g ⁻¹), durante a decomposição das folhas de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	190
Figura 4.5.1. Variação da precipitação bruta (PB) e da precipitação sob o coberto de <i>C. salviifolius</i> (PSCS) e de <i>C. ladanifer</i> (PSCL) (l m ⁻²), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.	200
Figura 4.5.2. Variação do pH da precipitação bruta (PB) e da precipitação sob o coberto de <i>C. salviifolius</i> (PSCS) e de <i>C. ladanifer</i> (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.	202
Figura 4.5.3. Variação da concentração de N-NO ₃ na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de <i>C. salviifolius</i> (PSCS) e de <i>C. ladanifer</i> (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.	204
Figura 4.5.4. Variação da concentração de N-NH ₄ na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de <i>C. salviifolius</i> (PSCS) e de <i>C. ladanifer</i> (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.	205
Figura 4.5.5. Variação da concentração de P-PO ₄ na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de <i>C. salviifolius</i> (PSCS) e de <i>C. ladanifer</i> (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.	207
Figura 4.5.6. Variação da concentração de S-SO ₄ na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de <i>C. salviifolius</i> (PSCS) e de <i>C. ladanifer</i> (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.	208
Figura 4.5.7. Variação da concentração de Cl na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de <i>C. salviifolius</i> (PSCS) e de <i>C. ladanifer</i> (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.	210
Figura 4.5.8. Variação da concentração de K na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de <i>C. salviifolius</i> (PSCS) e de <i>C. ladanifer</i> (PSCL),	

nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem. 211

Figura 4.5.9. Variação da concentração de Ca na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem. 213

Figura 4.5.10. Variação da concentração de Mg na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem. 215

Figura 4.5.11. Variação da concentração de Na na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem. 216

Figura 4.6.1. Quantidades médias de nutrientes acumulados nas camadas orgânicas do solo, sob a copa de *C. salviifolius* (SCS) e de *C. ladanifer* (SCL), durante 1994 e 1995. 226

Figura 4.6.2. Variação do teor de humidade no solo, sob a copa do *C. salviifolius* (SCS) e do *C. ladanifer* (SCL) e fora da influência das copas (FC), em Fevereiro de 1995. 227

Figura 4.6.3. Variação do teor de humidade no solo, sob a copa do *C. salviifolius* (SCS) e do *C. ladanifer* (SCL) e fora da influência das copas (FC), em Maio de 1995. 227

ÍNDICE DE QUADROS

Quadro 3.1.1 Principais parâmetros dendrométricos dos arbustos do <i>C. salviifolius</i> (CS) e do <i>C. ladanifer</i> (CL), sobre os quais incidiu o estudo.	25
Quadro 4.1.1. Valores médios do alongamento (ALG) e da taxa de alongamento caulinar (TAC) do conjunto dos raminhos (TT), dos macroblastos (MB) e dos braquiblastos (BB) e da quantidade de braquiblastos formados (QBB), no final das estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).	56
Quadro 4.1.2. Valores médios (cm dia ⁻¹) das taxas de alongamento caulinar máximas (TACM), do total de raminhos (TT), dos macroblastos (MB) e dos braquiblastos (BB), e períodos (PE) em que os mesmos ocorreram, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10.	59
Quadro 4.1.3. Valores médios da expansão da área foliar (EAF), da taxa de expansão da área foliar (TEAF) e da quantidade de folhas formadas (QF), no conjunto dos raminhos (TT), nos macroblastos (MB) e nos braquiblastos (BB), no final das estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).	63
Quadro 4.1.4. Valores médios (cm ² dia ⁻¹) das taxas de expansão da área foliar máximas (TEAFM) das folhas do total de raminhos (TT), dos macroblastos (MB) e dos braquiblastos (BB) e períodos (PE) em que os mesmos ocorreram, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10.	66
Quadro 4.1.5. Valores médios da quantidade de botões (QBT), flores (QFL) e frutos (QFT) formados, quantidade de frutos que disseminaram as sementes (QDS) e proporções (%) de botões que atingiram a ântese, a frutificação e a disseminação das sementes, no final das estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no <i>C. salviifolius</i> (CS) e no <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).	71
Quadro 4.2.1. Valores anuais médios (g m ⁻²) dos componentes da biomassa aérea (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS; ramos mortos – RM), do <i>C. salviifolius</i> (CS) e do <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=6 (médias dos 6 cortes, com 3 plantas por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).	84
Quadro 4.2.2. Valores anuais médios do índice de área foliar (LAI), área foliar específica (SLA), razão de peso foliar (LWR) e razão de área foliar (LAR), para o <i>C. salviifolius</i> (CS) e o <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro	

padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 3 plantas por corte). Não foram determinadas diferenças significativas ($P<0,05$). 85

Quadro 4.2.3. Distribuição vertical dos valores médios (g m^{-2}) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS; ramos mortos – RM), de *C. salviifolius*, registados em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 1 planta por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 87

Quadro 4.2.4. Distribuição vertical dos valores médios do índice de área foliar (LAI), área foliar específica (SLA), razão de peso foliar (LWR) e razão de área foliar (LAR), de *C. salviifolius*, registados em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 1 planta por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 87

Quadro 4.2.5. Distribuição vertical dos valores médios (g m^{-2}) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS; ramos mortos – RM), de *C. ladanifer*, registados em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 1 planta por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 89

Quadro 4.2.6. Distribuição vertical dos valores médios do índice de área foliar (LAI), área foliar específica (SLA), razão de peso foliar (LWR) e razão de área foliar (LAR), de *C. ladanifer*, registados em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 1 planta por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 89

Quadro 4.2.7. Valores médios (g m^{-2}) da biomassa aérea (BA), subterrânea (BS) e total (BT) e da razão biomassa subterrânea:biomassa aérea (BS:BA), de *C. salviifolius* (CS) e de *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=3$. Não foram determinadas diferenças significativas ($P<0,05$). 104

Quadro 4.2.8. Valores médios da biomassa radical (g m^{-2}) de *C. salviifolius* (CS) e de *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=3$. Não foram determinadas diferenças significativas ($P<0,05$). 105

Quadro 4.2.9. Massa anual de folhada e dos seus componentes (g m^{-2}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=20$. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 107

Quadro 4.2.10. Biomassa total (BT) (g m^{-2}), produção total de biomassa (PTB), acumulação líquida de biomassa (ALB), queda de folhada (QF) e produção primária líquida (PPL) ($\text{g m}^{-2} \text{ano}^{-1}$), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), de Set.-99 a Set.-00. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=3$ (biomassa) e $n=12$ (folhada). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 112

Quadro 4.3.1. Médias das concentrações bimestrais de nutrientes (mg g^{-1}) nos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), em 1995. Médias na mesma coluna, para cada componente, com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).	122
Quadro 4.3.2. Acumulação de nutrientes ($\text{g m}^{-2} \text{ano}^{-1}$) nos componente da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 3 plantas por corte). Médias na mesma coluna, para o mesmo componente, com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).	123
Quadro 4.3.3. Médias das concentrações bimestrais de nutrientes nas folhas fotossinteticamente activas do <i>C. salviifolius</i> (CS) e do <i>C. ladanifer</i> (CL), expressas por unidade de área foliar (mg cm^{-2}), em 1995. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).	124
Quadro 4.3.4. Valores médios (mg g^{-1}) da matéria orgânica (MO) e das concentrações de nutrientes na biomassa aérea (BA) e subterrânea (BS) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL). Médias com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).	140
Quadro 4.3.5. Valores médios da distribuição de nutrientes (g m^{-2}) na biomassa aérea (BA) e subterrânea (BS) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=3$. Médias com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).	141
Quadro 4.3.6. Valores (mg g^{-1}) das concentrações (amostras compostas) de nutrientes nos componentes da biomassa radical (raízes finas – $R \leq 2 \text{ mm}$; raízes médias – $R 2-5 \text{ mm}$ e raízes grossas – $R \geq 5 \text{ mm}$) de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL).	141
Quadro 4.3.7. Valores médios da distribuição de nutrientes (g m^{-2}) na biomassa radical (raízes finas – $R \leq 2 \text{ mm}$; raízes médias – $R 2-5 \text{ mm}$ e raízes grossas – $R \geq 5 \text{ mm}$), de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=3$. Médias com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).	142
Quadro 4.3.8. Médias das concentrações mensais de nutrientes (mg g^{-1}) nos componentes da folhada de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL). Médias na mesma coluna, para cada componente, com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).	145
Quadro 4.3.9. Retorno de nutrientes ($\text{g m}^{-2} \text{ano}^{-1}$) ao solo, através da folhada de <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=20$. Médias na mesma coluna, para cada componente, com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).	160
Quadro 4.3.10. Translocação de nutrientes antes da abscisão foliar (diferença percentual entre a máxima quantidade acumulada na biomassa foliar e a quantidade perdida anualmente através da folhada), em <i>C. salviifolius</i> (CS) e <i>C. ladanifer</i> (CL), em 1994, 1995 e média dos 2 anos (erro padrão).	167

Quadro 4.3.11. Translocação de nutrientes antes da abscisão foliar (diferença percentual entre a máxima quantidade acumulada na biomassa foliar e a quantidade que seria perdida anualmente através da folhada, se todas as folhas caíssem no período de máxima queda), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1994, 1995 e média dos 2 anos (erro padrão). 168

Quadro 4.3.12. Translocação de nutrientes antes da abscisão foliar (diferença percentual entre a máxima concentração, por unidade de massa, na biomassa foliar e a concentração, por unidade de massa, nas folhas da folhada, no período de máxima queda), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1994, 1995 e média dos 2 anos (erro padrão). 169

Quadro 4.3.13. Translocação de nutrientes antes da abscisão foliar (diferença percentual entre a máxima concentração, por unidade de área, na biomassa foliar e a concentração, por unidade de área, nas folhas da folhada, no período de máxima queda), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1994, 1995 e média dos 2 anos (erro padrão). 169

Quadro 4.4.1. Proporção (%) de matéria orgânica residual (PR) no termo do período de estudo, taxa de decomposição ($k \text{ ano}^{-1}$) no termo do período de estudo (a), taxas de decomposição, calculadas em referência à matéria orgânica residual após os 65 dias iniciais, ao fim de 1 ano (b), 2 (c), 3 (d) e 4 (e) anos e período de semi-vida (PSV, em anos), das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). 179

Quadro 4.4.2. Composição inicial (mg g^{-1}) das folhas (amostras compostas) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), utilizadas no estudo da decomposição (L – lenhina; H – holocelulose: celulose + hemicelulose). 181

Quadro 4.5.1. Valores médios dos eventos pluviosos (l m^{-2}), para a precipitação bruta (PB), precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL) e para a interceptação da precipitação pela copa das mesmas espécies (ICS e ICL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=4$ (para a PB) e $n=12$ (para a PSCS e PSCL). 199

Quadro 4.5.2. Valores médios de pH e das concentrações de nutrientes ($\mu\text{mol l}^{-1}$) na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 201

Quadro 4.5.3. Retorno de nutrientes ao solo, através da precipitação bruta (PB) e da precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=4$ (para PB) e $n=12$ (para PSCS e PSCL). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 217

Quadro 4.6.1. Massa das camadas orgânicas (g m^{-2}) e respectiva concentração de nutrientes (mg g^{-1}), sob a copa de *C. salviifolius* (SCS) e *C. ladanifer* (SCL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=12$. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 225

Quadro 4.6.2. Massa volúmica aparente (g cm^{-3}) do solo (MVS) e da fracção terra fina (MVTF), do solo sob a copa do *C. salviifolius* e do *C. ladanifer* (SC) e fora da influência das copas (FC). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=10$. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 228

Quadro 4.6.3. Teores de humidade (pF 2,0, pF 2,54 e pF 4,2) do solo (%) sob a copa do *C. salviifolius* e do *C. ladanifer* (SC) e fora da influência das copas (FC). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=10$. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 229

Quadro 4.6.4. Valores do pH e das concentrações em C total (CT), humificado (CH) e não humificado (CNH), N, bases de troca e respectiva soma (S) e P e K extraíveis, no solo sob a copa de *C. salviifolius* (SCS) e de *C. ladanifer* (SCL), bem como fora da influência das copas (FC). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=12$. Médias para cada elemento e profundidade com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$). 230

1. INTRODUÇÃO

“Há duas maneiras de passear num bosque. Uma é experimentar um ou vários caminhos (de modo a sair do bosque o mais depressa possível, ou chegar a casa da avó do Pequeno Polegar, ou de Hänsel e Gretel); a segunda é caminhar de modo a descobrir como o bosque é e por que são acessíveis certas veredas, e outras não.”

Umberto Eco

in Seis Passeios nos Bosques da Ficção

Os ecossistemas mediterrânicos são caracterizados por uma grande variedade de condições ambientais, que podem limitar o crescimento das plantas e os processos de sucessão (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000). Nestas áreas, os verões quentes e secos alternam com invernos moderadamente frios e húmidos (Aschmann, 1973). A precipitação ocorre fundamentalmente durante o fim do outono e os primeiros meses do inverno, sendo comuns os eventos pluviosos intensos (Bellot & Escarré, 1998). O período de maior disponibilidade de água coincide com o período de temperaturas mais baixas. Durante a estação seca, as temperaturas são mais elevadas e a humidade relativa é mais baixa, o que resulta em acentuadas deficiências hídricas durante o verão (Arianoutsou & Mardiris, 1987). Os períodos de secura mediterrânicos são, para além disso, bastante variáveis, quer no que respeita ao seu início, quer à sua duração.

As plantas dominantes nas regiões de clima mediterrânico são árvores e arbustos perenifólios com boa capacidade de tolerância ao período seco (Mooney & Dunn, 1970). Segundo Kummerow (1989) e Andreu *et al.* (1998), os arbustos representam mesmo as formas mais características destes ecossistemas, sendo as áreas cobertas por vegetação arbustiva superiores às ocupadas por formações arbóreas. Apesar de já terem sido desenvolvidos bastantes estudos sobre a estrutura e o funcionamento da vegetação mediterrânica, que têm tornado patentes algumas das adaptações às condições climáticas (Aschmann, 1973), as espécies mediterrânicas defrontam-se, em muitas regiões, com outras características restritivas, como as deficiências minerais do solo, períodos de vento intenso e incêndios frequentes (Mooney & Dunn, 1970). Dado o elevado número de factores de stresse, é necessário um complexo conjunto de capacidades adaptativas às várias restrições (Mooney & Dunn, 1970).

Uma grande parte do sul de Portugal está ocupada por ecossistemas do tipo mediterrânico naturais. Durante muitos anos, observou-se nesta região uma sucessão de factos indicadores de um processo de degradação destes ecossistemas: abandono da agricultura de sequeiro tradicional nas zonas marginais, aumento da pressão urbanística, implantação industrial e de vias de comunicação nos melhores solos, degradação dos solos e intensificação dos fogos (Sequeira, 1988). Segundo a mesma fonte, tais factos têm conduzido à degradação da vegetação e à afectação das qualidades do solo.

Em resultado destes processos de degradação, tem-se assistido, nesta região, à expansão de várias espécies arbustivas, nomeadamente de cistáceas, oleáceas e anacardiáceas. O seu escasso potencial de aproveitamento e utilização, faz com que estas áreas coloquem uma problemática especial em função da sua rentabilidade. Sendo as suas perspectivas pouco claras, a sua utilização implica, quase sempre, transformações drásticas com profundas implicações no meio (Luis *et al.*, 1989). Contudo, embora algumas destas espécies vivam normalmente em solos degradados ou pouco evoluídos, a menor pressão que sobre elas é actualmente exercida pelo homem tem resultado na regeneração de espécies florestais sempreverdes e esclerófilas de *Quercus* como, por exemplo, *Quercus rotundifolia* (Lousã *et al.*, 1987). Não é, por isso, ainda claro se estas formações são apenas etapas regressivas, cada vez mais degradadas, ou se poderão representar uma situação de transição e evoluir para etapas sucessionais mais avançadas.

O aumento da concentração atmosférica de CO₂ e outros compostos implica alterações globais com possíveis consequências climáticas como o aquecimento global, o aumento da frequência dos períodos secos, em algumas regiões, ou a alteração dos regimes de precipitação (Nilsson *et al.*, 1995). O conhecimento detalhado da produtividade dos ecossistemas, bem como das reservas e partilha do carbono, da dinâmica dos nutrientes, da decomposição da matéria orgânica e da química do solo têm vindo a assumir uma importância crescente no contexto da investigação das alterações globais na terra. Este conhecimento reveste-se de particular importância na região mediterrânica, onde se espera que os impactos das alterações globais na vegetação se façam sentir de forma acentuada (De Angelis *et al.*, 2000; Sabaté *et al.*, 2002).

As alterações sazonais que ocorrem nas plantas, durante o seu desenvolvimento, são decisivas na determinação das adaptações de cada espécie às alterações sazonais do ambiente. A sua importância é tanto maior quanto mais acentuadas forem as variações sazonais e a intensidade dos períodos de stresse. A variabilidade da precipitação e a estação seca longa e severa, que caracterizam o clima mediterrânico, constituem exemplos de condições limitantes para as quais as plantas desenvolvem estratégias adaptativas (Miller, 1981; Puigdefábregas & Pugnaire, 1999). O crescimento vegetativo ocorre, na maioria dos casos, na estação

húmida, quando as condições são mais favoráveis, enquanto a queda de folhas e ramos, relacionada em muitos casos com uma redução dos órgãos de assimilação, têm lugar durante a estação seca (Orshan, 1989). Contudo, as plantas perenifólias mediterrânicas, embora basicamente xerófilas, podem apresentar diferentes estratégias adaptativas, relacionadas nomeadamente com a estrutura e anatomia foliar (Mitrakos & Chistodoulakis, 1981) e com os padrões gerais de crescimento e de partição do carbono (Catarino *et al.*, 1981).

O conhecimento dos ciclos de vida das espécies arbustivas mediterrânicas pode aumentar a precisão das previsões de crescimento das plantas que compõem estas comunidades (Montenegro *et al.*, 1979). Estes estudos podem, ainda, ser relacionados com aspectos estruturais e funcionais das comunidades, podendo, por exemplo, contribuir para a construção de modelos de produção (Montenegro, 1987), já que permitem estimar os padrões de tendência sazonal de utilização da água e de fixação do carbono, característicos de cada espécie (Pereira *et al.*, 1987).

Apesar de terem já sido efectuados bastantes estudos sobre a fenologia de comunidades de tipo mediterrânico, em várias partes do mundo (Lieth, 1974; Mooney *et al.*, 1974; Kummerow *et al.*, 1981; Mooney & Kummerow, 1981; Montenegro, 1987; Orshan *et al.*, 1988; Telhada, 1988; Orshan, 1989; Gratani & Crescente, 1997) e até mesmo em Portugal, sobre várias espécies do género *Cistus* (Pereira *et al.*, 1987; Correia, 1988; Correia *et al.*, 1992; Borges *et al.* 1992; Oliveira *et al.*, 1994), é ainda necessário reunir mais informação sobre aspectos da ecologia destas espécies que, até agora, na melhor das hipóteses foram apenas tratados separadamente. Só o estudo conjunto destes aspectos com outras vertentes da partição do carbono e dos nutrientes, permitirá avaliar a capacidade competitiva das espécies do género *Cistus*. Tanto mais que a análise de uma característica adaptativa isoladamente é, na generalidade, inconclusiva, visto o valor adaptativo ser atributo apenas de um conjunto de características (Kummerow, 1989).

O desequilíbrio das comunidades arbustivas mediterrânicas, no respeitante à biomassa e, conseqüentemente, aos reservatórios de C, é muitas vezes agravado pela acção antropogénica, nomeadamente no que se refere à frequência dos incêndios (Coomes *et al.*, 2002).

A informação disponibilizada pelo estudo integrado das trocas de energia e CO₂ (e nutrientes) nos ecossistemas é fundamental em qualquer estudo respeitante

às alterações climáticas globais, à modelação do balanço de carbono e à deposição seca de poluentes atmosféricos.

A variabilidade espacial e temporal da estrutura das copas relaciona-se de forma estreita com as estratégias de adaptação ao stresse e de optimização dos ganhos de C, podendo a plasticidade das plantas desempenhar um papel crucial em ambientes temporalmente heterogéneos (Werner *et al.*, 2001).

A atenção dedicada pelos investigadores à relação entre a estrutura da copa, a interceptação da luz e a fotossíntese aumentou bastante desde o trabalho pioneiro de Monsi & Saeki (1953). Muitos destes estudos têm, no entanto, sido efectuados em sistemas com copas contínuas e homogéneas (Loomis *et al.*, 1968; Kuroiwa, 1969; Eckardt *et al.*, 1971; Caldwell *et al.*, 1983; Flénet *et al.*, 1996), mormente em formações florestais (Webb *et al.*, 1983; Osawa, 1990; Gazarini *et al.*, 1990; Gholz *et al.*, 1991; Cummings *et al.*, 2002), sendo escassos os realizados em comunidades arbustivas (Tappeiner & Cernusca, 1998). Contudo, a importância da dinâmica das comunidades arbustivas e dos factores que influenciam o seu desenvolvimento é bem conhecida, sendo o seu conhecimento essencial para uma boa gestão e utilização destas comunidades (Alldredge *et al.*, 2001).

Os estudos dos ciclos de nutrientes e do fluxo de energia implicam, também, informação quantitativa sobre a formação de folhada. A queda de folhada é dos principais processos de transferência de matéria orgânica e nutrientes para o solo e o ponto de partida para a reciclagem de nutrientes (Gray & Schlesinger, 1981; Santa Regina & Gallardo, 1989). Assim, a queda de folhada afecta, não só as características do solo, como também a nutrição e os padrões de crescimento das plantas (Arianoutsou, 1989).

A quantidade da folhada depende do tipo de ecossistema, variando entre $60 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, na tundra do ártico, e $2.540 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, em florestas tropicais (Lowman, 1988). Em regiões onde a disponibilidade de nutrientes pode ser limitada, como sucede em muitos ecossistemas do tipo mediterrânico (Escarré *et al.*, 1984a; Arianoutsou, 1989; Gallardo & Merino, 1999), este processo reveste-se de particular importância. A folhada que se acumula no solo, em conjunto com matéria orgânica resultante da decomposição das raízes, constitui a principal fonte de energia e bioelementos para a microflora e a mesofauna do solo, devolvendo ao mesmo tempo nutrientes que rapidamente ficam disponíveis para reutilização pelas plantas

(Merino & Martin-Vicente, 1988; Núñez-Olivera *et al.*, 1993; Martin *et al.*, 1996). O conhecimento da dinâmica da produção de folhada pode, para além disso, ser utilizado na gestão e exploração dos ecossistemas mediterrânicos, em termos dos ciclos de nutrientes e da sua influência na produtividade (Duvigneaud & Denaeyer-De Smet, 1970).

Nas regiões de tipo mediterrânico, apesar de já terem sido efectuados bastantes estudos sobre a dinâmica da folhada de comunidades arbóreas (Rapp & Lossaint, 1981; Escarré *et al.*, 1984a; Escudero *et al.*, 1985), são poucos os que contemplam as espécies arbustivas (Merino & Martin-Vicente, 1988; Arianoutsou, 1989; Núñez-Olivera *et al.*, 1993), sendo de grande interesse aumentar a informação sobre essas formações.

Embora a queda de folhada constitua a principal via de retorno de nutrientes ao solo, o crescimento e a produtividade das comunidades dependem da dinâmica da sua decomposição e mineralização, através das quais os elementos minerais essenciais são disponibilizados para o desenvolvimento das plantas (Schlesinger & Hasey, 1981; Berendse, 1994; Jamaludheen & Kumar, 1999; Kavvadias *et al.*, 2001). O controlo dos padrões de decomposição da folhada e subsequente libertação dos nutrientes exercem, por isso, forte influência nos ecossistemas, quer no respeitante aos aspectos estruturais, quer aos funcionais (Ibrahima *et al.*, 1995).

Apesar da decomposição da folhada ter já sido bastante estudada em ecossistemas florestais das regiões temperadas (Aber *et al.*, 1990), estes estudos são mais escassos na região mediterrânica, destacando-se os efectuados por Gallardo & Merino (1993, 1998 e 1999), Van Wesemael (1993), Ibrahima *et al.* (1995), Cortez *et al.* (1996), De Angelis *et al.* (2000) e Kavvadias *et al.* (2001). Em Portugal, não existe muita informação detalhada sobre este processo, principalmente em espécies arbustivas (Simões *et al.*, em publicação), tornando-se, por isso, necessário não só a recolha de informação de base como, também, a realização de estudos de longa duração.

Em conjunto com a devolução de nutrientes associada à folhada, os fluxos relacionados com a água, que distribuem precipitação rica em nutrientes pelos vários reservatórios bióticos e abióticos das formações vegetais, constituem uma das mais importantes vias de devolução de nutrientes ao solo, que não deve ser

negligenciada no estudo dos ciclos biogeoquímicos dos ecossistemas (Forgeard *et al.*, 1980; Thimonier, 1998; Gordon *et al.*, 2000).

Os fluxos de nutrientes através da folhada e da precipitação, que em grande parte dependem da sua composição química, bem como a sua interacção, constituem factores críticos para a manutenção de algumas associações da fauna do solo. Para além disso, a libertação dos nutrientes durante os processos de decomposição da folhada, particularmente a mineralização de N, podem desempenhar um papel muito importante no controle das flutuações sazonais das populações da fauna do solo (Gordon *et al.*, 2000).

Os estudos dos fluxos da precipitação nas comunidades vegetais envolvem aspectos físicos, como a quantificação e a distribuição das várias vias através das quais a água atinge o solo, e aspectos químicos referentes à composição das diferentes soluções resultantes (Leonardi *et al.*, 1993).

A precipitação que atinge os cobertos vegetais, distribui-se por dois fluxos, que chegam ao solo por vias diferentes. Uma parte da água atinge o solo atravessando directamente as copas, donde resulta uma repartição da precipitação mais heterogénea do que nos espaços abertos; este fluxo é designado *precipitação sob coberto* (PSC). A outra parte, quantitativamente menor, atinge a base das plantas por escorrência ao longo dos ramos e troncos, sendo este fluxo denominado *escorrência cortical*. Uma terceira parte não atinge o solo, por se evaporar, e é referida como *intercepção*.

Ao atravessar o coberto, a água da precipitação dissolve elementos das partículas em suspensão na baixa atmosfera e da deposição seca na vegetação - lavagem - removendo simultaneamente substâncias dos tecidos vegetais, especialmente das folhas - lixiviação - o que a torna um importante meio de transporte de nutrientes para o solo (Tukey, 1970; Bellot & Escarré, 1989a; Leonardi *et al.*, 1993). A composição química da água que se infiltra no solo é determinante para as reacções que aí vão ocorrer (Ugolini *et al.*, 1977).

As copas das formações vegetais funcionam, assim, como um “filtro poroso” que influencia a quantidade e a distribuição espacial da precipitação (Bellot & Escarré, 1998) e modifica as características químicas da água que o atravessa, determinando uma heterogeneidade espacial dos fluxos de água e elementos para o solo (Bellot & Escarré, 1989b; Bellot & Escarré, 1991).

No entanto, embora exista concordância geral sobre as causas das alterações químicas sofridas pela água da precipitação ao atravessar o coberto vegetal, a contribuição relativa dos diferentes processos – deposição húmida, deposição seca, lixiviação e absorção – para a composição química da precipitação sob coberto ainda não está suficientemente esclarecida (Ignatova, 1995).

O estudo comparativo da composição da precipitação sob coberto e da precipitação bruta permite a discriminação entre a influência da vegetação (efeito de filtro da deposição seca e oculta e processos de troca) e a deposição húmida (Thimonier, 1998). A precipitação sob coberto pode ainda ser utilizada na quantificação dos fluxos de compostos envolvidos em processos de acidificação ou eutrofização do solo, como é o caso de compostos de N e S (Thimonier, 1998).

Existe já bastante informação sobre a interacção precipitação-vegetação, em numerosos ecossistemas, sobretudo no respeitante a formações florestais temperadas e tropicais (Forgeard *et al.*, 1980; Bellot & Escarré, 1998). Contudo, os estudos sobre a distribuição da precipitação (intercepção, infiltração e armazenamento de água) e sobre a modificação da sua composição química, em comunidades arbustivas, são bastante escassos (Gray & Schlesinger, 1981; Martinez-Meza & Whitford, 1996).

Os padrões específicos da composição química da folhada, quer no referente às concentrações de nutrientes, quer ao conteúdo de compostos secundários que controlam ou limitam a decomposição, bem como as modificações que cada planta produz na composição química da água da precipitação interceptada pela copa, condicionam a variação espacial das condições envolventes de cada planta (Ugolini *et al.*, 1977; Miles, 1985; Schlesinger *et al.*, 1996; Binkley & Giardina, 1998; Vogt *et al.*, 1995).

Apesar da escassez de estudos sobre as interacções entre as diferentes espécies e o solo, é geralmente aceite que as plantas podem exercer importantes efeitos nos ciclos de nutrientes e na fertilidade e humidade do solo (Perala & Alban, 1982; Berendse, 1994; Berendse, 1998). Afectando não só as características do solo, como o microambiente que rodeia as plantas, as diferentes espécies provocam diferenças na estabilidade estrutural do solo e no conteúdo de matéria orgânica (Andreu *et al.*, 1998). Muitas das características do solo influenciadas pelas plantas, como a acidez e a disponibilidade de nutrientes, são, por sua vez, de primordial

importância para o seu crescimento e sobrevivência (Van Breemen & Finzi, 1998). O conhecimento detalhado dos processos físicos, químicos e biológicos relacionados com o solo é, assim, essencial para a compreensão do funcionamento dos ecossistemas terrestres (Coleman *et al.*, 1983).

É sabido que as propriedades físicas e químicas dos solos evoluem durante o curso da sucessão e os efeitos das plantas, nessa evolução, são predominantes durante a sucessão primária (Van Breemen & Finzi, 1998). Essas mudanças, por vezes difíceis de reconhecer, podem ser detectadas, a partir de plantas isoladas (Vogt *et al.*, 1995), pela formação de “ilhas de fertilidade”, como se tem verificado em paisagens de clima semi-árido (Van Breemen & Finzi, 1998), com plantas arbustivas que concentram nutrientes no solo (N, P, K) das áreas localizadas sob a sua copa, enquanto as áreas adjacentes estão submetidas a uma actividade biológica muito menos intensa. Essas ilhas de fertilidade são fundamentalmente promovidas por factores autogénicos que, para além da fixação simbiótica de N, incluem a absorção de nutrientes e a sua devolução e concentração sob as copas por intermédio da folhada (Simões *et al.*, 2001), a interceptação de partículas de solo da atmosfera pela copa (Parsons *et al.*, 1992), a concentração de água e nutrientes (gotejo e escorrimento) na base do caule dos arbustos (Martinez-Meza & Whitford, 1996; Whitford *et al.*, 1997), melhoria das taxas de infiltração e expansão do sistema radical e acesso à água das camadas profundas (Van Breemen & Finzi, 1998; Schlesinger & Pilmanis, 1998).

As alterações dos parâmetros químicos do solo, a longo prazo, em conjunto com a conhecida importância da fauna do solo na produtividade e biodiversidade dos ecossistemas, reforçam a necessidade do conhecimento da interacção entre as vias de retorno de nutrientes ao solo e os processos químicos e biológicos que nele ocorrem (Gordon *et al.*, 2000).

Face ao desafio que representam os ecossistemas mediterrânicos, não só pelas áreas que ocupam, como pela sua complexidade física e geológica, assim como pela sua história antropogénica, é da maior importância aumentar a informação de base que, em Portugal, é ainda bastante limitada. Esta informação é essencial, se quisermos utilizar, gerir e conservar estes ecossistemas que correspondem, geralmente, a estádios sucessionais bastante frágeis (Scarascia-Mugnozza *et al.*, 2000).

O presente estudo foi realizado na perspectiva de aumentar o conhecimento sobre a biologia de duas espécies do género *Cistus* - *C. salviifolius*¹ L. e *C. ladanifer* L., duas das espécies dominantes nas comunidades arbustivas do sul de Portugal. As plantas do género *Cistus* desenvolvem-se em solos de baixa fertilidade, pelo que, tal como a maioria das espécies mediterrânicas, dependem particularmente da conservação e reciclagem dos nutrientes vegetais. Espera-se, com este estudo, melhorar o conhecimento sobre os aspectos estruturais e funcionais destes arbustos, assim como, a compreensão da sua dependência e adaptação ao ambiente.

O trabalho desenvolvido visou os seguintes objectivos:

- Determinação comparativa dos padrões sazonais de crescimento vegetativo e reprodutivo, das duas espécies em apreço, e das relações entre o crescimento e o desenvolvimento das plantas e as condições ambientais, nomeadamente no referente às estratégias específicas de adaptação à alternância de condições de humidade e de secura.
- Estudo da assimilação e partição do C nas diversas estruturas dos cobertos, assim como, da variação espacial e temporal dos componentes produzidos.
- Análise da distribuição de nutrientes na biomassa e dos fluxos dos mesmos, com especial ênfase para os ciclos internos e para o fluxo de devolução ao solo, através da folhada.
- Determinação das taxas de decomposição e dos padrões de libertação de nutrientes da folhada e avaliação da relação dos padrões observados com a composição química inicial das folhas.
- Avaliação da intercepção da precipitação e da alteração da sua composição por influência do coberto, assim como, das quantidades de nutrientes envolvidas nos fluxos para o solo.
- Avaliação do efeito dos arbustos nas características do solo, comparando as áreas sob e fora da influência das respectivas copas.

¹Ortografia de acordo com Castroviejo *et al.* (1993).

A dissertação apresentada foi estruturada em cinco capítulos. Para além da presente Introdução (Capítulo 1.), procede-se à caracterização do local de estudo (Capítulo 2.) e à exposição dos métodos e técnicas utilizadas (Capítulo 3.), seguindo-se os resultados obtidos e a respectiva discussão (Capítulo 4.). Finalmente, tecem-se algumas considerações finais acerca dos resultados obtidos (Capítulo 5.).

2. CARACTERIZAÇÃO DO LOCAL DE ESTUDO

"Alice não fazia a mais pequena ideia do que era a latitude e a longitude, mas achava que eram palavras muito bonitas e imponentes de se dizer."

Lewis Carroll

in Alice no País das Maravilhas

2.1 LOCALIZAÇÃO

O trabalho experimental desenvolvido no âmbito do presente estudo decorreu na zona SW do Centro de Estudos e Experimentação da Mitra (C. E. E. M.), pertencente à Universidade de Évora, vulgarmente também conhecido por Herdade da Mitra (38° 32' N; 8° 01' W; 240 m de altitude). A Herdade da Mitra, que ocupa uma área de 268 ha, encontra-se junto à povoação de Valverde, a uma distância de aproximadamente 9,6 km em linha recta da cidade de Évora (IGC, 1977) e confronta a NW com as ribeiras de Valverde e da Peramanca e a SW e a NE com as herdades do Barrocal e da Alfarrobeira respectivamente (Figura 2.1.1).

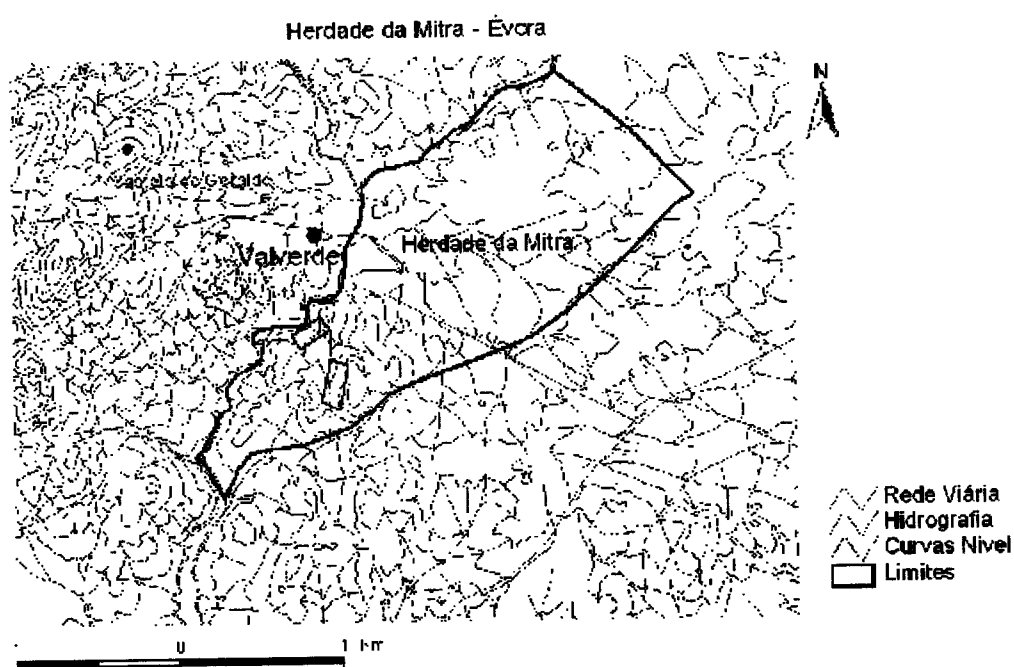


Figura 2.1.1. Localização da Herdade da Mitra num extracto da Carta Militar de Portugal, Folha 459, Valverde – Évora, 1:25 000 (formato digital) (SCE, 1976).

2.2 CLIMA

De acordo com os dados publicados da Estação Climatológica mais próxima (Évora/Mitra), para o período 1951-1980 (INMG,1991), o clima da região é de tipo Mediterrânico (Figura 2.2.1).

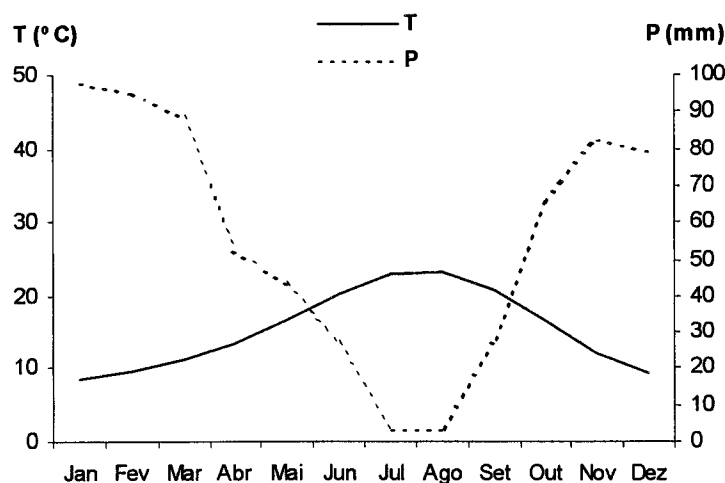


Figura 2.2.1. Diagrama ombrotérmico da Herdade da Mitra, baseado nos valores médios de 30 anos (1951-1980) da temperatura (T) e precipitação (P). Valores da Estação Meteorológica Évora/Mitra (Reis & Gonçalves, 1985).

No referido período de 30 anos, registou-se uma temperatura média anual do ar de 15,4 °C, sendo a média das máximas do mês mais quente (Agosto) de 31,3 °C e a média das mínimas do mês mais frio (Janeiro) de 3,8 °C. No mesmo período, registou-se uma precipitação média anual de 664,6 mm, distribuída fundamentalmente entre Outubro e Maio (91% do total), tendo Janeiro sido o mês de precipitação mais elevada (média de 97,7 mm). O período seco (em que o valor da precipitação média mensal foi inferior ao dobro da temperatura média mensal correspondente) durou 4 meses (Junho a Setembro), correspondendo os meses restantes (Outubro a Maio) ao período chuvoso. Não se verificou nenhum valor de precipitação média mensal acima de 100 mm.

A humidade relativa média variou de 75% (às 9 h) a 65% (18 h) e a evaporação anual média (observada em evaporímetro de Piche) foi de 1.760 mm. O vento predominante foi do quadrante Norte, particularmente de Noroeste, embora, durante

o inverno, os ventos e rajadas mais fortes se tenham feito sentir de Sudoeste, acompanhados de chuva.

Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é mesotérmico húmido com Verão seco e muito quente (Csa) e pela classificação de Thornthwaite, é sub-húmido chuvoso, mesotérmico, com grande deficiência de água no verão e pequena concentração estival da eficiência térmica (C2 B2 s2 a') (Reis e Gonçalves, 1987).

Através da aproximação bioclimática de Rivas-Martínez *et al.* (1999), verifica-se que a Herdade da Mitra se insere no bioclima Mediterrânico Pluvial-Oceânico, andar bioclimático Mesomediterrânico Inferior (o índice de termicidade obtido foi de 326) de ombrotipo Seco a Sub-húmido (o índice ombrotérmico anual foi de 3,6).

2.3 GEOLOGIA E LITOLOGIA

A Herdade da Mitra insere-se numa zona em exposição predominantemente NW, apresentando duas áreas distintas quanto ao relevo. Uma área NE de relevo ondulado suave com declives a variarem entre 2 e 4%, na qual dominam as rochas eruptivas (quartzodioritos e granodioritos de grão médio não porfiróide) e outra área menor a SW com relevo bastante ondulado em que os declives chegam a ultrapassar os 20%, à qual se encontram associadas rochas metamórficas (gnaisses granitóides e migmatitos) (Carvalhosa *et al.*, 1969; Aguiar & Grilo, 1975; Nunes, 1998) (Figura 2.3.1). A separação entre as duas áreas é consubstanciada pela presença de uma faixa de corneanas, geralmente anfibólicas, resultante de metamorfismo de contacto que atravessa a herdade na direcção N-S (Condeça, 1998).

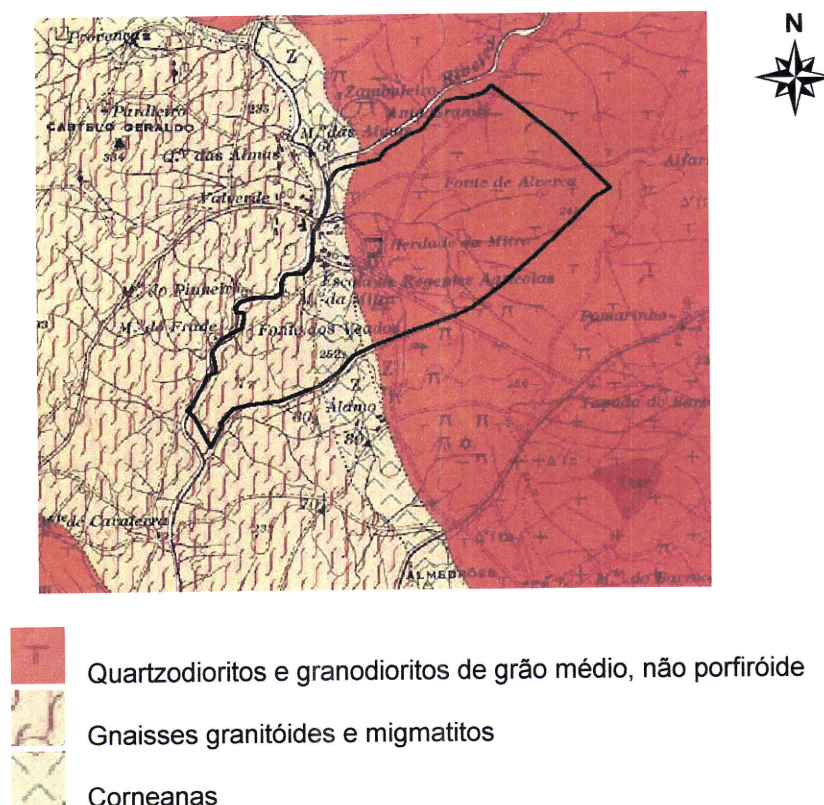


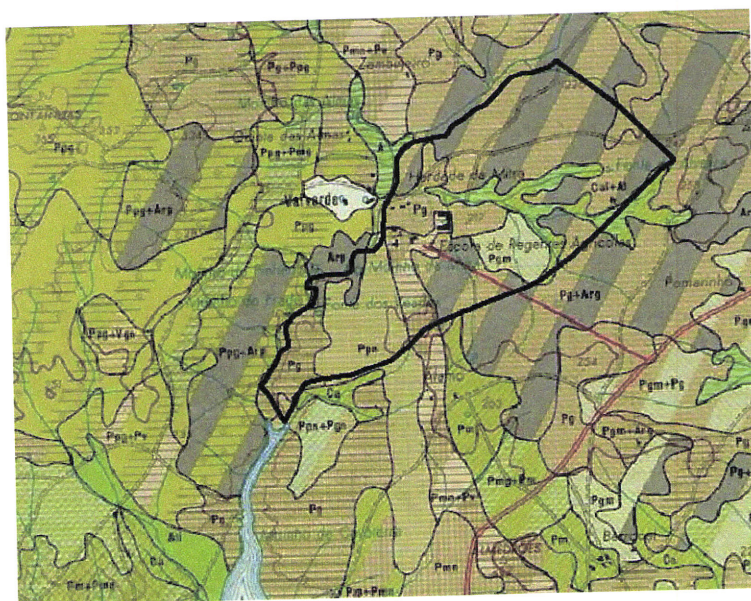
Figura 2.3.1. Localização da Herdade da Mitra na Carta Geológica de Portugal, Folha 40-A, Évora, 1:50.000 (IGC, 1969).

2.4 SOLOS

Os solos predominantes na Herdade da Mitra, de acordo com a Classificação dos Solos de Portugal (Cardoso, 1974), são os Solos Litólicos Não Húmicos (Figura 2.4.1).

A parcela experimental enquadra-se num complexo de Litossolos dos Climas de Regime Xérico de gnaisses e de Solos Litólicos Não Húmicos Pouco Insaturados Normais de gnaisses (Aguar & Grilo, 1975). A sua textura é arenosa a arenosa-franca, normalmente com bastantes elementos grosseiros e mesmo pedras e pedras miúdas. Nas camadas subsuperficiais, verifica-se a existência de rocha com textura gnáissica bastante alterada, deixando-se penetrar por algumas raízes. A rocha, por vezes, apresenta-se manchada por cores variadas. Estes solos apresentam, ainda, drenagem interna deficiente sendo a externa regular.

No local de estudo, para além dos solos que compõem o referido complexo, assumem particular importância à escala do local, os Solos Mediterrânicos Pardos de Materiais Não Calcários Normais (Aguiar & Grilo, 1975).



Pg – Solos litólicos não húmicos de granitos ou rochas afins
Ppn – Solos litólicos não húmicos de gneisses ou rochas afins
Pmn – Solos mediterrâneos pardos de rochas cristalofílicas
Cal – Solos hidromórficos de aluviões ou colúviais, de textura ligeira
Al – Aluviossolos modernos

Figura 2.4.1. Localização da Herdade da Mitra na Carta de Solos, Folha 40-A, Évora, 1:50 000 (SROA, 1969).

2.5 VEGETAÇÃO

Segundo a Carta de Zonas Ecológicas de Albuquerque (1982), a Herdade da Mitra está inserido na Zona Submediterrânica e Andar Basal, com altitude inferior a 400 m. De entre as zonas fitogeográficas em Portugal Continental, definidas por Franco (1971, 1984) e Franco & Rocha-Afonso (1994, 1998), localiza-se na zona Centro, cujo limite Norte é dado pela linha de queda pluviométrica anual dos 1250-1500 mm, situando-se o limite Sul próximo das formações geológicas do Plistocénico e Pliocénico no Sul do Ribatejo, e pelas formações miocénica e granítica no Alto Alentejo nordocidental. Dentro da zona Centro, e segundo os mesmos autores, enquadra-se na subdivisão Centro-Oeste, que se estende desde o litoral para Este até ao limite oriental de formações calcárias, e dentro desta, segundo as formações geológicas, insere-se na Região Centro-Oeste cintrana.

De acordo com a Biogeografia de Portugal Continental de Costa *et al.* (1998), mais recentemente desenvolvida, a partir dos trabalhos de Rivas-Martínez *et al.* (1990) para a Península Ibérica, a Herdade da Mitra está situada no Superdistrito Alto Alentejano, o mais extenso de Portugal. Este Superdistrito é constituído por uma área quase plana, interrompida por algumas serras de pequena altitude (Monfurado, Montemuro, Ossa), onde predominam as formações xistentas e graníticas. Quase toda a sua área se situa no andar mesomediterrânico sub-húmido, podendo atingir o termomediterrânico na encosta oeste da Serra de Monfurado. Neste Superdistrito são dominantes os montados em solos siliciosos de *Pyro-Quercetum rotundifoliae* e os sobreirais do *Sanguisorbo-Quercetum suberis*. Quanto aos matos subseriais os estevais do *Genisto hirsutae-Cistetum ladaniferi*, o urzal-esteval *Erico australis-Cistetum populifolii* e os urzais do *Halimio ocymoidis-Ericetum umbellatae* são vulgares em todo o território. Este Superdistrito inclui-se, numa escala sucessivamente crescente, no Subsector Araceno-Pacense, Sector Mariânico-Monchiquense, Província Luso-Extremadurense, Região Mediterrânica e Reino Holártico.

A vegetação da área de estudo insere-se na série *Pyro bourgaeanae-Quercetum rotundifoliae* S., sendo a formação vegetal dominante (principalmente nos afloramentos rochosos) composta por carrascal alto (*Hyacinthoido-Quercetum coccifera*) que representa a primeira etapa de substituição da série acima referida (Capelo, 1996).

O estrato arbóreo é constituído por azinheiras (*Q. rotundifolia* Lam.) e sobreiros (*Quercus suber* L.) dispersos (montado esparso). No sub-bosque que lhe está associado, figuram alguns dos géneros que conformam a verdadeira vegetação mediterrânica, nomeadamente *Cistus* (*C. salviifolius* L., *C. ladanifer* L., *C. crispus* L. e *C. monspeliensis* L.) *Rosmarinus* (*Rosmarinus officinalis* L.), *Lavandula* (*Lavandula stoechas* L.) e *Halimium* (Dunal) Spach. Encontram-se, ainda, elementos característicos das florestas tropicais xerofíticas do Pliocénico, como *Quercus coccifera* L., *Olea europaea* var. *sylvestris* Brot., *Pistacia lentiscus* L., *Myrtus communis* L., *Arbutus unedo* L., *Phillyrea angustifolia* L. e *Osyris alba* L. e relíquias lauroides dos elementos tropicais mesofíticos do mesmo período, como *Smilax aspera* L., *Aristolochia longa* L. e *Lonicera implexa* Aiton (Tutin *et al.*, 1968, 1972, 1976, 1980, 1993; Franco, 1971, 1984; Capelo, 1996; Franco & Rocha-Afonso, 1994, 1998).

Apesar da espécie dominante ser o *Cistus salviifolius* que, juntamente com o *C. ladanifer*, são consideradas pioneiras na colonização de áreas degradadas e, portanto, indicadoras de influência antropogénica, a presença de espécies como *Myrtus communis*, *Arbutus unedo* e *Calicotome villosa* (Poiret) Link sugere que esta vegetação poderá potencialmente evoluir para etapas sucessionais mais avançadas.

O estrato herbáceo, por sua vez, é caracterizado por formações anuais que se incluem na *Helianthemetea Guttati* e formações ruderais da classe *Stellaria Mediae*.

Os valores de albedo determinados (David, 2000) nos estratos arbustivo e herbáceo (Out. 97 a Set.98), para alturas solares superiores a 40°, variaram entre 14% (verão) e 16% (inverno).

As amostragens e determinações foram efectuadas numa parcela com cerca de 4 ha, vedada 2,5 anos antes do início do período de estudo (Julho de 1991). Desde então, a vegetação desta área, que anteriormente tinha sido utilizada para pastoreio por gado caprino, ficou protegida do pastoreio, não tendo, para além disso, sido sujeita a qualquer tipo de actividade humana. Não se conhece a ocorrência de incêndios, pelo menos, nos últimos 30 anos.

3. METODOLOGIAS

“Efectivamente, não sabia o caminho, e pôs-se à procura dele de faia em faia. Mas não o encontrava [...]”

Gonzalo Torrente Ballester
in Doménica

3.1 AMOSTRAGENS E DETERMINAÇÕES

3.1.1 Dados meteorológicos

Os dados meteorológicos utilizados foram obtidos na Estação Meteorológica da Mitra, sob a responsabilidade do Centro de Geofísica de Évora (CGE), em colaboração com o Instituto de Ciências Agrárias Mediterrânicas (ICAM). Devido a algumas lacunas de amostragem nos períodos abrangidos pelo presente estudo, utilizaram-se os valores medidos na Estação Meteorológica de Currais (38° 31' N; 7° 47' W; 230 m alt.), ou na Estação Meteorológica de Évora, do Instituto de Meteorologia.

3.1.2 Selecção dos arbustos para amostragem

Os arbustos das espécies objecto de estudo apresentavam alguma variabilidade, na dimensão e na estrutura, devida quer a factores de origem endógena, quer às condições ambientais, o que é frequente em espécies espontâneas. Esta variabilidade terá, provavelmente, sido mais acentuada, visto a área ter estado sujeita a pastoreio com gado caprino, até 5 anos antes do início do período de estudo, pelo que, plantas com desenvolvimentos diferentes podiam, eventualmente, ter a mesma idade.

De modo a minimizar os factores de heterogeneidade da amostragem, seleccionaram-se, aleatoriamente, indivíduos fisionomicamente semelhantes, cujas dimensões e estrutura fossem representativos das populações de ambas as espécies (Quadro 3.1.1).

Quadro 3.1.1 Principais parâmetros dendrométricos dos arbustos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), sobre os quais incidiu o estudo.

	CS	CL
Altura	60-70 cm	100-120 cm
Área de projecção da copa	2.826-5.024 cm ²	3.846-7.850 cm ²
Diâmetro da base do caule principal	3-5 cm	4-6 cm

Procurou-se, ainda, que nenhum dos indivíduos seleccionados estivesse sujeito a ensombramento e que se verificasse homogeneidade nas condições climáticas e edáficas em que os mesmos se encontravam.

3.1.3 Fenologia

O estudo fenológico efectuado não abrangeu a parte radical das plantas, devido às dificuldades de que se reveste este tipo de estudos em solos muito pedregosos, como é o caso do local de estudo, tendo-se limitado apenas à parte aérea.

Para a descrição dos raminhos, utilizou-se a distinção em macroblastos e braquiblastos temporários, proposta por Orshan (1989):

- macroblastos: ramos longos, cujo alongamento não cessa;
- braquiblastos temporários: ramos que se desenvolvem nas axilas das folhas dos macroblastos; mantêm-se curtos durante o verão, iniciando o alongamento na estação pluviosa e dando, subsequentemente, origem a macroblastos, na primavera seguinte.

As observações e as medições fenológicas foram efectuadas em 10 plantas de cada espécie, ao longo de 2 ciclos anuais, 1993-94 e 1994-95, iniciando-se e terminando ambas em Setembro. A monitorização da abscisão foliar e da maturação e deiscência das cápsulas prolongou-se, no primeiro ano, até ao final de Janeiro do ano seguinte e no segundo ano até final de Abril, do ano seguinte.

Em cada um dos arbustos, seleccionou-se um ramo terminal (macroblasto) vigoroso e aparentemente saudável, tendo-se procurado que os mesmos tivessem posições e exposições variadas (Figura 3.1.1). Os ramos foram marcados com fitas (plásticas) coloridas ao nível do último par de folhas formadas na época de crescimento anterior. Após o início do crescimento, monitorizaram-se, quinzenalmente, vários parâmetros fenológicos e fenométricos (qualitativos e quantitativos).

Parâmetros fenológicos observados (contagem e esquematização da posição):

- emergência, senescência e abscisão foliar;
- formação de gemas vegetativas;
- formação e queda de raminhos;

- formação de gemas florais;
- floração;
- formação e maturação dos frutos;
- dispersão das sementes;
- outros (como quebra de ramos ou frutos e acção de fitófagos).

Parâmetros fenométricos determinados:

- comprimento e diâmetro dos macroblastos, imediatamente acima da fita de marcação até à zona de inserção do último par de folhas;
- comprimento e diâmetro dos braquiblastos, desde a sua inserção até à zona de inserção da último par de folhas;
- comprimento e largura de cada folha formada, quer nos macroblastos, quer nos braquiblastos.

CS



CL



Figura 3.1.1. Raminhos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL) seleccionados para monitorização de parâmetros fenológicos e fenométricos.

A meio da estação de crescimento, colheram-se folhas de vários arbustos de cada uma das espécies estudadas (985 no *C. salviifolius* e 622, no *C. ladanifer*), para estabelecimento de uma relação entre o comprimento e a largura das folhas e a

área respectiva. Depois de colhidas, as amostras foram transportadas para o laboratório, em sacos de plástico fechados e devidamente identificados.

3.1.4 Biomassa

A amostragem da biomassa arbustiva (aérea e subterrânea) foi realizada através de métodos directos e destrutivos.

Antes da colheita de cada amostra, procedeu-se à medição, tão rigorosa quanto possível, da altura, área de projecção da copa (aproximando visualmente a projecção da copa a um círculo ou uma elipse e medindo os 2 diâmetros que melhor a definiam) e diâmetro da base do caule principal, de cada arbusto a amostrar.

3.1.4.1 Quantificação da biomassa total

A quantificação da biomassa arbustiva total foi efectuada numa única data, Junho de 1996, em 3 arbustos de cada espécie.

Em cada um dos arbustos seleccionados, após o corte do respectivo caule, junto ao solo, colheu-se a biomassa aérea total e quantificou-se a biomassa radical, por escavação.

Para a obtenção da biomassa aérea definiram-se duas secções de amostragem:

- a primeira correspondeu a uma coluna vertical, resultante da projecção no solo de uma área quadrangular de 2.500 cm^2 , centrada no caule principal do indivíduo; para este efeito, utilizou-se uma armação metálica quadrangular de $50 \times 50\text{ cm}$, colocada à superfície do solo;
- a segunda abrangeu a zona exterior à primeira, até ao limite de projecção vertical da copa;

Para a obtenção da biomassa radical definiram-se três secções de amostragem:

- a primeira, até 50 cm de profundidade, foi equivalente à definida para a biomassa aérea, tendo-se utilizado a mesma armação metálica;
- a segunda, até à mesma profundidade, foi igualmente equivalente à definida para a biomassa aérea;

- a terceira, para a qual se manteve a mesma profundidade, correspondeu à área exterior à projecção vertical da copa, até 150 cm de distância do caule principal.

A biomassa radical foi colhida, em qualquer das três secções definidas, apenas até 50 cm de profundidade.

Toda a biomassa colhida, tanto a da parte aérea como a da parte subterrânea, foi transportada para o laboratório, em sacos de plástico fechados e devidamente identificados.

3.1.4.2 Variação sazonal da biomassa aérea

A variação sazonal da biomassa aérea foi estudada, por amostragem, durante os anos de 1994 e 1995, bimestralmente, com início em Janeiro, em 3 arbustos de cada espécie.

Para a obtenção das amostras, definiu-se uma coluna vertical, resultante da projecção no solo de uma área quadrangular de 2.500 cm², representativa do coberto. Esta coluna obteve-se colocando, no topo da copa dos arbustos seleccionados, uma armação metálica quadrangular de 50 x 50 cm (a utilizada para a colheita da biomassa total, ponto 3.1.4.1), amovível sobre 4 estacas metálicas verticais.

No primeiro ano de estudo, toda a biomassa contida nesta coluna vertical foi cortada e colhida sem qualquer tipo de discriminação referente à sua distribuição espacial, em qualquer dos 3 arbustos seleccionados. No segundo ano, este método foi aplicado apenas a 2 dos arbustos. Para a descrição detalhada da distribuição vertical da fitomassa, o terceiro arbusto foi amostrado pelo método dos cortes estratificados (Monsi & Saeki, 1953), em estratos de 10 cm de altura. Para facilitar a individualização dos estratos, a estrutura metálica utilizada continha uma quadrícula de arame de 10 cm.

Imediatamente após o corte, toda a biomassa colhida foi transportada para o laboratório, em sacos de plástico fechados e devidamente identificados.

3.1.4.3 Variação sazonal da queda de folhada

A quantificação da folhada foi efectuada durante um período de 2 anos e 5 meses (Agosto de 1993 a Dezembro de 1995). Para o efeito, utilizaram-se recipientes de rede (1,5 mm de malha) distribuídos sob a copa de 20 arbustos de cada espécie, escolhidos ao acaso (Lavado *et al.*, 1989; Marquez *et al.*, 1989). Os recipientes de colheita foram presos a quatro estacas metálicas e ao caule de cada indivíduo, de modo a formarem um quadrado de 80 cm de lado, a cerca de 6 cm acima da superfície do solo. Para impedir perdas de materiais, por arrastamento, foram dobradas de modo a assumirem forma de “caixa” (Figuras 3.1.2).

A folhada caída nas redes foi colhida quinzenalmente (em meados e no fim de cada mês) e transportada para o laboratório, em sacos de papel devidamente identificados.



Figura 3.1.2. Aspecto parcial dos recipientes de recolha da folhada do *C. salviifolius* e do *C. ladanifer*.

3.1.4.4 Produção de biomassa aérea

Em Setembro de 1999, seleccionaram-se e identificaram-se, com etiquetas plásticas, 33 arbustos de cada espécie. Procedeu-se à medição, tão rigorosa quanto possível, da sua altura, área de projecção vertical da copa (aproximando

visualmente a projecção da copa a um círculo ou uma elipse e medindo os 2 diâmetros que melhor a definiam) e diâmetro da base do caule principal.

Durante a estação de crescimento de 1999-2000, cortaram-se, em cada espécie, 21 destes arbustos, para avaliação da produção de biomassa aérea. Os cortes foram efectuados bimestralmente, em 3 arbustos de cada espécie, com início e fim em Setembro, de cada ano. Antes de cada corte, repetiram-se as medições efectuadas na altura da selecção. Colheu-se toda a biomassa aérea de cada indivíduo cortado e transportou-se para o laboratório, em sacos de plástico fechados e devidamente identificados.

Exclusivamente para efeitos de quantificação da produção de biomassa aérea, quantificou-se a massa de folhada a partir dos arbustos restantes (12 em cada espécie), segundo o método descrito no ponto 3.1.4.3 (Queda de folhada).

Durante o período abrangido pela amostragem para quantificação da produção de biomassa, a necromassa caída nos colectores foi colhida mensalmente e transportada para o laboratório, em sacos de plástico fechados e devidamente identificados.

3.1.4.5 Dinâmica foliar dos nutrientes

Dada a dificuldade encontrada na separação, por idades, das folhas obtidas nos cortes efectuados para quantificação da biomassa, foi necessário proceder à colheita paralela de folhas, para o estudo da dinâmica foliar dos nutrientes. A amostragem dessas folhas realizou-se entre Novembro de 1994 e Setembro de 1995, nas mesmas datas em que se efectuaram os cortes para o estudo da variação sazonal da biomassa aérea (ponto 3.1.4.2). Colheram-se individualmente folhas que, com segurança, pudessem ser consideradas folhas jovens, mas completamente expandidas, folhas maduras e folhas senescentes. As folhas colhidas foram transportadas para o laboratório, em sacos de plástico fechados e devidamente identificados.

3.1.5 Decomposição das folhas

A dinâmica da decomposição das folhas estudou-se através da monitorização da respectiva perda de peso, bem como da libertação de nutrientes, pela técnica dos

sacos de decomposição (“litter bags”) (Bocock & Gilbert, 1957; Bocock *et al.*, 1960; Gallardo & Merino, 1993). O período de estudo abrangeu 51 meses (Outubro de 1994 a Dezembro de 1998).

No início de Outubro de 1994, os sacos de decomposição foram colocados à superfície do solo, sob as copas de arbustos da espécie de origem das folhas respectivas, escolhidos ao acaso (Figura 3.1.3). Distribuíram-se conjuntos de 16 sacos por local, num total de 20 locais por espécie. Para o *C. salviifolius*, cada local correspondeu a um indivíduo, visto nesta espécie as copas se encontrarem razoavelmente individualizadas, tendo os sacos sido colocados segundo uma circunferência. Já para o *C. ladanifer*, os locais corresponderam a conjuntos de indivíduos cujas copas se sobrepunham formando “galerias”, pelo que, os sacos se colocaram em linha recta. Os sacos de cada conjunto foram presos uns aos outros e ao solo, com fio de arame e grampos metálicos, para evitar o seu arrastamento ou remoção pela chuva, vento e animais (Figuras 3.1.4 e 3.1.5).





Figura 3.1.4. Pormenor dos sacos de decomposição do *C. salviifolius*.



Figura 3.1.5. Pormenor dos sacos de decomposição do *C. ladanifer*.

A amostragem foi efectuada com intervalos de 2 a 4 meses, nos 2 primeiros anos, e de cerca de 6 meses, no período restante (Dezembro de 1994, Fevereiro, Abril, Junho, Setembro e Dezembro de 1995, Abril, Julho e Dezembro de 1996,

Junho e Dezembro de 1997 e Junho e Dezembro de 1998). Em cada data de amostragem, colheram-se 15 sacos por espécie que foram de imediato transportados para o laboratório, em sacos de papel devidamente identificados.

3.1.6 Intercepção da precipitação

A amostragem da precipitação bruta e sob coberto decorreu durante os anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. As amostras foram obtidas em colectores de vidro, com 450 ml de capacidade (9 cm de altura e 43 cm² de superfície de captação), identificados com etiquetas plásticas (espécie, nº do arbusto, nº do colector e orientação segundo os pontos cardeais). Por forma a evitar contaminações, a boca dos frascos foi tapada com rede de *nylon* de 1,5 mm de malha, lavada com água destilada, presa com elásticos. Visto nos arbustos em apreço, o início da ramificação dos caules se encontrar muito próximo da superfície do solo, não foi possível amostrar o escoamento ao longo dos troncos.

Para a colheita de amostras da precipitação bruta, colocaram-se 4 colectores, segundo a orientação dos pontos cardeais, num suporte de madeira a cerca de 1 m acima da superfície do solo. Para as da precipitação sob coberto, distribuíram-se 3 colectores sob a copa de 4 arbustos de cada espécie, num total de 12 colectores por espécie. Embora distribuídos aleatoriamente, houve o cuidado de assegurar que a distribuição dos colectores abrangesse orientações variadas (Figuras 3.1.6).

No fim de cada evento pluvioso (6 no primeiro ano e 16 no segundo), procedeu-se à colheita das amostras contidas nos colectores, procurando evitar a evaporação ou a acumulação de períodos pluviosos diferentes. Após a colheita, lavaram-se os colectores com água destilada. As amostras que indiciassem contaminação por materiais de natureza diferente da dos arbustos em estudo (outras plantas, algas, insectos ou aves) foram eliminadas, tendo as restantes sido transportadas para o laboratório, em recipientes de plástico fechados e devidamente identificados.



Figura 3.1.6. Pormenor dos colectores da precipitação sob o coberto do *C. ladanifer*.

3.1.7 Solo

3.1.7.1 Camadas orgânicas

As camadas orgânicas formadas sob a copa dos arbustos foram amostradas nos indivíduos utilizados para o estudo da variação sazonal da biomassa aérea e nas mesmas datas (ponto 3.1.4.2). A amostragem dessas camadas foi efectuada numa área delimitada por uma armação metálica quadrangular, com 50 cm x 50 cm (a mesma utilizada nas amostragens da biomassa, pontos 3.1.4.1 e 3.1.4.2), centrada no caule principal de cada arbusto. As amostras colhidas foram transportadas para o laboratório, em sacos de plástico fechados e devidamente identificados.

3.1.7.2 Camadas minerais

3.1.7.2.1 Teor de humidade

As camadas minerais do solo foram amostradas mensalmente, em meados de cada mês, entre Dezembro de 1994 e Novembro de 1995, para determinação do respectivo teor de humidade.

As amostras foram colhidas com uma sonda de perfuração (diâmetro aproximado de 4,5 cm), sob a copa de 6 arbustos, de cada espécie, e em 6 locais sem influência das copas, a três níveis de profundidade: 0-5, 5-15 e 15-30 cm. Devido ao facto de o solo ser delgado e muito pedregoso, não foi possível amostrar além da profundidade de 30 cm. Nos meses de Julho, Agosto, Setembro e Outubro, dada a ausência de precipitação, não se justificou a execução da amostragem.

As amostras colhidas foram transportadas para o laboratório, em caixas metálicas fechadas e devidamente identificadas.

3.1.7.2.2 Caracterização física

Em Novembro de 2000 colheram-se amostras não perturbadas para determinação da retenção de água a vários valores de pF, às profundidades de 0-5 e 5-10 cm. Em cada profundidade colheram-se 20 amostras sob a copa de arbustos de ambas as espécies e 20 em locais fora da influência das copas, metade das quais foram colhidas por intermédio de anéis metálicos e a outra metade através de anilhas de borracha, que foram enterrados com o auxílio de uma sonda de Grove, retirados do solo por escavação, vedados com tampas metálicas e transportados para o laboratório.

Para determinação da massa volúmica aparente foram colhidas, em Março de 2002, amostras não perturbadas às profundidades utilizadas para a determinação da retenção de água. Colheram-se para cada profundidade, 12 amostras sob a copa de arbustos das duas espécies e 12 em locais fora da influência das copas. As amostras foram colhidas por intermédio de cilindros metálicos com cerca de 6 cm de diâmetro e 8 cm de altura, através do procedimento descrito acima, para as colheitas com anéis.

3.1.7.2.3 Caracterização de parâmetros químicos

As camadas minerais do solo foram amostradas para caracterização química, em Maio de 1997. As amostras foram colhidas com uma sonda de perfuração (diâmetro aproximado de 4,5 cm), sob a copa de 24 arbustos, de cada espécie, e em 24 locais fora da sua influência, a quatro níveis de profundidade: 0-5, 5-10, 10-20 e 20-30 cm. Na execução deste procedimento, embora os locais de amostragem se

tenham distribuído aleatoriamente, abrangeram várias distâncias ao caule principal e várias orientações segundo os pontos cardeais.

As amostras colhidas, num total de 288, foram misturadas duas a duas, de acordo com o local e a profundidade, constituindo 144 amostras compostas após o que, foram transportadas para o laboratório, em sacos de plástico fechados e devidamente identificados.

3.2 METODOLOGIA LABORATORIAL

3.2.1 Triagem e medições

Fenologia

Em cada uma das folhas colhidas para estabelecimento de uma relação entre o comprimento e a largura das folhas e a área respectiva, mediu-se a área projectada, o comprimento e a largura máxima. Para a medição da área, utilizou-se um Medidor de Área Foliar LI-COR, modelo LI-3000A.

Biomassa

Toda a biomassa aérea colhida (total e estratificada) foi separada por componentes: folhas verdes, folhas senescentes, raminhos verdes, caules e ramos lenhosos, caules e ramos mortos, flores e frutos. Os caules e ramos lenhosos foram ainda separados em três classe, em função do seu diâmetro: caules e ramos finos (diâmetro ≤ 3 mm), médios (diâmetro 3-5 mm) e grossos (diâmetro ≥ 5 mm). A biomassa radical, depois de separada do material terroso por crivagem, com um crivo de 2 mm de malha, foi separada em três grupos de raízes, segundo o seu diâmetro: raízes finas (diâmetro ≤ 2 mm), médias (diâmetro 2-5 mm) e grossas (diâmetro ≥ 5 mm).

A área foliar projectada foi medida, com um medidor de área foliar, em sub-amostras de todas as amostras de folhas (verdes e senescentes), proporcionais ao peso total, para se poder estimar a área foliar total.

Todos os componentes da biomassa, bem como as folhas colhidas para o estudo da dinâmica foliar dos nutrientes, foram secos (a 80° C) em sacos de papel devidamente identificados, em estufa de ventilação forçada, até peso constante e o seu peso seco obtido separadamente.

Procurou-se que todo o procedimento decorresse com a maior brevidade possível, tendo-se, para além disso, conservado toda a fitomassa, a aguardar processamento, no frio (a 4° C) (Evans, 1972), no máximo de 2 dias.

Por mistura de sub-amostras proporcionais aos pesos quantificados, formaram-se amostras compostas, sendo uma amostra para cada componente, espécie e data. De cada uma, colheram-se 5 tomas de 1 g, por componente e planta, para determinação do teor de cinza.

Folhada

A necromassa foi separada por componentes: folhas, ramos, flores e frutos. Todos os componentes da folhada foram, então, secos (a 40° C) em sacos de papel, devidamente identificados, em estufa de ventilação forçada, para uniformização da humidade, e os seus pesos obtidos separadamente.

Por mistura de sub-amostras proporcionais aos pesos quantificados, formaram-se amostras compostas, quinzenais no caso das folhas e mensais no dos outros componentes. De cada amostra composta, retiraram-se 3 sub-amostras que foram secas (a 80° C) em estufa de ventilação forçada, até peso constante, para determinação do teor de água.

Folhas para estudo da decomposição

Para o estudo da decomposição seleccionaram-se, para cada espécie, as folhas caídas no pico de queda (segunda quinzena de Junho e mês de Julho de 1994, no *C. salviifolius*, e segunda quinzena de Junho e primeira de Julho, do mesmo ano, no *C. ladanifer*). Foram utilizados cerca de 700 g (peso seco) de folhas, para cada espécie, misturando quantidades de folhas proporcionais à quantidade colhida.

As folhas seleccionadas, com exclusão das que não aparentavam queda natural, foram distribuídas aleatoriamente por conjuntos de cerca de 2,5 g (Gallardo & Merino, 1993). Cada conjunto foi pesado e colocado num saco de "nylon", com 13x13 cm e 1 mm de malha (suficientemente apertada para impedir grandes perdas de folhas, mas suficientemente larga para permitir a actividade microbiana aeróbia e a livre entrada da fauna do solo), fechado e identificado com etiqueta plástica, num total de 320 sacos.

Os sacos amostrados, durante o decurso do estudo da decomposição, foram secos (a 40° C), imediatamente após a colheita, em estufa de ventilação forçada, para uniformização do seu teor de água. Os resíduos de folhas, depois de separados e limpos de materiais estranhos (orgânicos e minerais), foram secos (a 80° C) e o peso seco de cada conjunto obtido individualmente.

As quinze amostras colhidas por espécie, em cada período amostrado, foram misturadas numa única amostra composta, tendo-se constituído um total de 13 amostras compostas, para cada espécie, ao longo do estudo.

Retiraram-se sub-amostras, tanto das misturas das folhas seleccionadas para a decomposição, como dos resíduos orgânicos das folhas em decomposição, para determinação do respectivo teor de cinza.

Camadas orgânicas do solo

As amostras das camadas orgânicas do solo, após a remoção de partículas minerais de maiores dimensões e raízes, foram secas (a 80° C) em estufa de ventilação forçada, para obtenção do respectivo peso seco.

3.2.2 Preparação de materiais para análise

3.2.2.1 Materiais orgânicos

As amostras correspondentes à biomassa aérea e radical, folhada, folhas em decomposição e camadas orgânicas do solo foram fragmentadas, moídas e homogeneizadas num moinho rotativo, passando por um crivo de 1 mm.

3.2.2.2 Materiais terrosos

As amostras compostas, colhidas para caracterização química, foram secas (a 40° C) em estufa de ventilação forçada, para perderem o excesso de humidade. Procedeu-se depois à sua crivagem, por crivo com malha de 2 mm, para separação dos elementos grosseiros e da terra fina, tendo-se, em seguida, obtido o peso de ambas as fracções individualmente.

Das amostras da fracção terra fina retiraram-se sub-amostras de cerca de 50 g para análise química.

3.2.2.3 Soluções

As soluções, obtidas na amostragem da precipitação bruta e sob coberto, foram filtradas, através de fibra de vidro lavada (para facilitar a conservação da amostra) e os seus volumes obtidos, individualmente. As amostras da precipitação bruta, colhidas na mesma data, foram misturadas proporcionalmente aos seus volumes, constituindo uma única amostra composta, para cada evento pluvioso. As da precipitação sob coberto misturaram-se três a três, por sorteio, em quantidades proporcionais aos volumes quantificados, obtendo-se, deste modo, quatro amostras compostas, por espécie e data. As amostras compostas obtidas foram conservadas, sob congelamento (a -18°C).

Após o descongelamento, as amostras foram de imediato filtradas sob vácuo, através de uma membrana de nitrato de celulose com uma porosidade de $0,45\text{ }\mu\text{m}$ de diâmetro.

3.2.3 Métodos analíticos

3.2.3.1 Materiais orgânicos¹

O teor de cinza determinou-se, por combustão em forno de "muffla", durante 6 horas a 450°C (McClaugherty *et al.*, 1985; Gallardo & Merino, 1993).

O N foi determinado por intermédio de um sistema de destilação *Kjeltec Auto 1030 Analyser*, baseado no método Kjeldahl (Bremner & Mulvaney, 1982).

A solubilização dos elementos minerais (P, K, Ca e Mg) obteve-se por digestão dos resíduos orgânicos num digestor *CEM Microwave Digestion System Model MDS-81 D* (CEM Corporation, Mathews, N.C.). Para o efeito colocou-se 0,5 g de material orgânico em tubos LDV (Line Digestion Vessel), o qual foi posto em

¹ As determinações de N, P, K, Ca e Mg foram efectuadas no Laboratório de Solos do Departamento de Ciências do Ambiente do Instituto Superior de Agronomia e as de lenhina, celulose e hemicelulose no Laboratório de Nutrição Animal do Instituto de Ciências Agrárias Mediterrânicas (Universidade de Évora).

contacto com 10 ml de HNO_3 concentrado a 65%. A solução resultante da digestão foi evaporada em copos de "Fourneau", tendo o respectivo resíduo sido solubilizado em banho de areia, pela adição de 10 ml de HCl 3M e filtrado para balões volumétricos de 250 ml. O P foi determinado por colorimetria, a partir da solução filtrada, usando-se para o desenvolvimento da cor uma solução de molibdato de amónio, tartarato de potássio e antimónio e ácido sulfúrico. A quantificação foi efectuada num espectrofotómetro de U.V./Visível, no comprimento de onda de 882 nm, segundo o método de Murphy & Riley (1962) adaptado por Watanabe & Olsen (1965). As concentrações de K, Ca e Mg foram determinadas por intermédio de espectrofotometria de absorção atómica (EAA).

O conteúdo de lenhina, celulose e hemicelulose foi determinado pelo método dos detergentes (Goering & Van Soest, 1979; Van Soest & Robertson, 1985). A celulose foi calculada como a diferença entre os teores de ADF ("acid detergent fiber") e ADL ("acid detergent lignin") e a hemicelulose como a diferença entre os teores de NDF ("neutral detergent fiber") e ADF.

3.2.3.2 Materiais terrosos²

O teor de humidade do solo foi determinada pelo método gravimétrico (Rundel & Jarrell, 1989). As amostras das camadas minerais, colhidas para o efeito, foram pesadas e secas (a 105° C) em caixas metálicas de tara conhecida, em estufa de ventilação forçada, até atingirem peso constante, durante 48 horas, após o que se pesaram novamente.

Os cilindros com amostras não perturbadas das camadas minerais, para determinação da massa volúmica aparente foram limpos de poeiras e terra aderentes à sua superfície externa, de modo a que os pesos obtidos fossem referidos apenas ao cilindro e ao solo contido no seu volume interno. As amostras foram, seguidamente, secas (a 105° C) em estufa de ventilação forçada, durante 48 horas, para obtenção do peso seco.

² A determinação da humidade a diferentes valores de pF foi efectuada no Laboratório de Física de Solos do Departamento de Fitotecnia da Universidade de Évora e a do pH, C orgânico, N, bases de troca (Ca, Mg, K e Na) e P e K extraíveis no Laboratório de Solos do Departamento de Ciências do Ambiente do Instituto Superior de Agronomia.

A determinação da humidade a pF 2,0 e 2,54 foi efectuada pelo método da placa de pressão e a pF 4,2 pelo método da membrana de pressão. As amostras colhidas para o efeito, após saturação com água destilada, foram colocadas sobre placas porosas apropriadas e submetidas a forças extractivas, respectivamente, de 0,1, 0,33 e 15 bar. Quando atingido o equilíbrio, foram pesadas em pesa-filtros de tara conhecida e secas (105°C) em estufa de ventilação forçada, para obtenção do peso seco.

Os valores de pH foram determinados em suspensões do solo, em água e em solução de cloreto de potássio 1 M (suspensões de 1:2,5), pelo método electrométrico, recorrendo a um potenciómetro digital de eléctrodo de vidro da marca *Metrohm*, com precisão até 0,01.

O C orgânico total foi determinado pela combustão a 1200° C de uma amostra de 1 g de terra, num aparelho da marca *Ströhlein Instruments*. A fracção correspondente à matéria orgânica não humificada foi separada pelo método descrito por Bruckert (1979), e o respectivo teor de C foi determinado por via húmida. O teor de C correspondente à fracção humificada foi determinado pela diferença entre o teor de C total e o da fracção não humificada.

O N (Kjeldahl) foi determinado pelo sistema referido para os materiais orgânicos.

As bases de troca (Ca, Mg, K e Na) foram extraídas de uma amostra de 5 g de terra à qual se adicionaram 50 ml de uma solução de acetato de amónio 1M ajustada a pH 7. Após a agitação durante uma hora em agitador rotativo, procedeu-se à centrifugação da suspensão e à filtração do sobrenadante. As bases de troca foram quantificadas por EAA.

A determinação do teor de P e K extraíveis foi efectuada pelo método de Egner-Riehm. Para o efeito adicionaram-se 50 ml de uma solução extractante de lactato de amónio e ácido acético (pH 3,7 – 3,8) a 2,5 g de terra, agitando-se a suspensão durante duas horas. Após centrifugação e filtração, o P foi determinado

por colorimetria, a um comprimento de onda de 882 nm, segundo o método de Murphy & Riley (1962) adaptado por Watanabe & Olsen (1965), e o K por EAA.

3.2.3.3 Soluções³

Os valores de pH foram medidos directamente nas soluções, pelo método electrométrico.

O P foi medido directamente nas soluções, utilizando mais uma vez o método colorimétrico de Murphy & Riley (1962) adaptado por Watanabe & Olsen (1965).

A determinação dos cationes principais (Ca, Mg, K e Na) foi executada directamente nas soluções, ou após diluição em água destilada, por EAA.

O Cl e o S-SO₄ foram determinados por electroforese capilar num Water Capillary Ion Analyzer da *Millipore*, após filtração (filtros Acrodisc-Gelmar 0,45 µm) e degaseificação das amostras, por ultrasons.

O azoto sob forma amoniacal (N-NH₄) foi determinado por colorimetria, através do método do fenol-nitroprussiato, a um comprimento de onda de 636 nm (Dorich & Nelson, 1983). O azoto sob forma nítrica (N-NO₃) foi determinado pelo método espectrométrico do 2,6-dimetilfenol, segundo a norma portuguesa, NP 4338-1 de 1996.

3.3 CÁLCULOS E MÉTODOS ESTATÍSTICOS

Fenologia

A partir dos valores da área, comprimento e largura, medidos nas folhas colhidas para o efeito, foi possível estabelecer, para cada espécie, um factor de correlação, entre o comprimento e a largura das folhas e a respectiva área (Anexo I). Os factores de correlação determinados foram utilizados para estimar, quinzenalmente, a área de cada uma das folhas formadas nos raminhos marcados, o que permitiu calcular, para cada um, a área foliar total e a expansão da área foliar.

³ A determinação de Cl, S-SO₄ e N-NO₃ foi efectuada no Laboratório de Análise de Águas do Centro de Ecologia Aplicada da UE e a de P, N-NH₄ e cationes básicos (Ca, Mg, K e Na) no Laboratório de Solos do Departamento de Ciências do Ambiente do Instituto Superior de Agronomia.

A existência de diferenças significativas entre as duas espécies foi determinada através de análises de variância (ANOVAS's) de classificação simples, após transformação dos dados através da transformação de Box-Cox, quando necessário (para obtenção de homogeneidade de variâncias), seguidas de testes múltiplos de Student-Newman-Keuls (Sokal & Rohlf, 1995), sempre que justificado. Em alguns casos, em que não foi possível homogeneizar as variâncias dos dados, as comparações efectuaram-se por meio de testes não paramétricos de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf, 1995), seguidos de testes de comparação múltipla específicos (Sprent, 1993).

Biomassa

As quantidades médias de cada componente da fitomassa (biomassa e necromassa) por unidade de área do solo, estimou-se, para cada espécie e período de amostragem, a partir dos valores de peso fresco da fitomassa colhida, da área de colheita respectiva e da perda média de humidade das sub-amostras das amostras compostas respectivas. O peso seco de cada uma das amostras compostas, formadas por componente, espécie e data, obteve-se, por extrapolação, a partir da perda média de humidade de 3 sub-amostras secas (a 80° C), em estufa de ventilação forçada, até peso constante.

O teor médio de cinza obteve-se através da média ponderada da cinza de cada componente, com a respectiva proporção na biomassa total de cada arbusto.

Os índices foliares foram calculados relativamente à biomassa total ou à biomassa de cada estrato, dependendo do objectivo. O índice de área foliar (LAI) foi determinado através da razão entre o somatório das áreas das amostras de folhas e a superfície do solo correspondente à sua projecção vertical e a área foliar específica (SLA) através da razão entre o somatório das áreas foliares das amostras e o peso respectivo. A razão de peso foliar (LWR) foi obtida, em cada amostra, através do quociente entre o peso das folhas e o peso total da biomassa aérea, tendo a LAR resultado do produto da LWR pela SLA.

Os valores anuais da produção total de biomassa (PTB), da acumulação líquida de biomassa (ALB) e da produção primária líquida (PPL) foram calculados apenas para a biomassa aérea. A PTB e a ALB foram determinadas através da diferença entre as quantidades finais e as quantidades iniciais, respectivamente da biomassa total e dos componentes vivos da biomassa, por unidade de área do solo, durante

um ano. A partir da soma da ALB com a quantidade de folhada caída durante o mesmo ano, avaliou-se a PPL.

As estimativas e extrapolações, a partir dos resultados obtidos, foram efectuadas assumindo que a cobertura do solo pelas copas das espécies em apreço era de 100%.

A existência de diferenças significativas entre as duas espécies no respeitante às quantidades de biomassa aérea e radical e aos componentes da última foi determinada por meio de testes *t* de Student (Sokal & Rohlf, 1995), ao passo que as comparações entre os componentes da biomassa aérea foram efectuadas por meio de ANOVAS's de classificação simples, após transformação dos dados através da transformação de Box-Cox, quando necessário (para obtenção de homogeneidade de variâncias), seguidas de testes múltiplos de Student-Newman-Keuls, sempre que tal se justificou. Nos casos em que não foi possível homogeneizar as variâncias dos dados, aqueles testes foram substituídos, respectivamente, por testes não paramétricos de Mann-Whitney e por testes múltiplos de Kruskal-Wallis, seguidos de testes de comparação múltipla específicos.

Dinâmica de nutrientes

As concentrações anuais médias da fitomassa (biomassa e necromassa) foram determinadas, para os vários elementos, sob a forma de médias ponderadas. A partir dos pesos quantificados para cada componente e das concentrações determinadas, calculou-se, para cada nutriente, a quantidade acumulada na biomassa e o retorno potencial para o solo através da folhada. As proporções contidas nos componentes da folhada e da biomassa produzida foram calculadas, para cada nutriente, a partir da massa de cada componente e da concentrações respectiva.

A existência de diferenças significativas entre os parâmetros da biomassa das duas espécies foi determinada por meio de testes *t* de Student e os da necromassa por meio de ANOVAS's de classificação simples, após transformação dos dados através da transformação de Box-Cox, quando necessário (para obtenção de homogeneidade de variâncias), seguidas de testes múltiplos de Student-Newman-Keuls, sempre que tal se justificou. Nos casos em que não se observou homogeneidade de variâncias utilizaram-se, respectivamente, testes não

paramétricos de Mann-Whitney e testes múltiplos de Kruskal-Wallis, seguidos de testes de comparação múltipla específicos.

Estimou-se o grau de covariância dos componentes da folhada caída com as concentrações de nutrientes, e das concentrações entre si, através do cálculo dos coeficientes de correlação de Pearson e respectivos níveis de significância.

A proporção da translocação (T_1 e 3) interna dos nutrientes contidos nas folhas foi calculada de três formas:

$$T_1 = [100 \times (MQB_f - QF_f)] / MQB_f$$

em que MQB_f corresponde à máxima quantidade contida na biomassa foliar e QF_f à quantidade anualmente devolvida através das folhas da folhada (Del Arco *et al.*, 1991);

$$T_2 = [100 \times (MCMB_f - CMMF_f)] / MCMB_f$$

em que $MCMB_f$ corresponde à máxima concentração, por unidade de massa, na biomassa foliar e $CMMF_f$ à concentração, por unidade de massa, nas folhas da folhada, no período de máxima queda (Aerts, 1996);

$$T_3 = [100 \times (MCAB_f - CAMF_f)] / MCAB_f$$

em que $MCAB_f$ corresponde à máxima concentração, por unidade de área, na biomassa foliar e $CAMF_f$ à concentração, por unidade de área, nas folhas da folhada, no período de máxima queda (Aerts, 1996).

Calculou-se, ainda, a translocação potencial (T_p), que toma como referência a quantidade de nutriente que se perderia anualmente, se todas as folhas passassem pelas alterações associadas à senescência e caíssem no período de máxima abscisão, da seguinte forma

$$T_p = [100 \times (MQB_f - QCMF_f)] / MQB_f$$

em que MQB_f corresponde à máxima quantidade contida na biomassa foliar e $QCMF_f$ resulta do produto da concentração das folhas da folhada, no período de máxima queda, pela produção anual de folhas na folhada (Del Arco *et al.*, 1991).

Decomposição das folhas

As proporções de necromassa remanescente calcularam-se, sob a forma de percentagem da quantidade inicial, pela razão entre o peso residual de cada amostra de folhada colhida e o respectivo peso inicial. A partir destes valores e do teor médio de cinza, calcularam-se as proporções remanescentes da matéria orgânica inicial.

A comparação das proporções remanescentes de matéria orgânica nas duas espécies foi efectuada por meio de testes t de Student (unilaterais), após transformação dos dados para obtenção de homogeneidade de variâncias.

A taxa anual de decomposição (k), correspondente ao declive da recta de regressão entre o logaritmo do peso remanescente e o intervalo de tempo em que ocorreu essa perda, calculou-se através da expressão

$$\ln (x/x_0) = -kt$$

deduzida a partir da equação de Olson (1963):

$$(x/x_0) = e^{-kt}$$

em que x_0 é o peso inicial de folhas, x é o peso remanescente das mesmas folhas após o intervalo de tempo t , e t é o intervalo de tempo (em anos).

Esta taxa foi calculada para os períodos de decomposição correspondentes a 12, 21, 33, 46 e 51 meses, em relação ao início do processo, e a 12, 24, 36 e 48 meses em relação ao material remanescente após a fase de lixiviação inicial (ao fim dos primeiros 90 dias).

O período de semi-vida ($T_{0.5}$) das folhas em decomposição, considerada como o tempo (em anos) necessário para que a sua massa se reduza a metade (Olson, 1963), foi calculada a partir da taxa de decomposição, como:

$$T_{0.5} = 0,693/k$$

Determinou-se o “turnover”, considerado como o período de tempo necessário para que a folhada se reduza quer à fracção $1/e = 0,368$ do inicial, quer a 95%, quer ainda a 99%, através do cálculo do inverso de k , de $3/k$ e de $5/k$, respectivamente (Olson, 1963).

As proporções residuais de nutrientes, em percentagem da quantidade inicial, foram calculadas, em cada período de tempo amostrado, através da razão entre a quantidade determinada para cada nutriente, nas folhas decompostas (a partir da massa e concentrações residuais), e a quantidade inicialmente determinada em amostras das folhas utilizadas no estudo da decomposição (massa e concentrações iniciais).

A evolução das concentrações de nutrientes, em função da matéria orgânica, determinou-se calculando, para cada período amostrado, a razão entre as quantidades determinadas para cada nutriente e para o peso seco isento de cinza, nas folhas decompostas. As concentrações iniciais de nutrientes expressam-se, também, em relação ao material orgânico, isto é, ao material isento de cinza.

Os cálculos das razões C/N e C/P foram efectuados, assumindo a proporção de carbono como 50% da matéria orgânica, tal como considerado por outros autores (McClaugherty *et al.*, 1985, Gallardo & Merino, 1993), em estudos de decomposição similares.

A existência de correlações entre a matéria orgânica remanescente e a concentração de N no material residual, foi determinada através de regressões lineares.

Precipitação bruta e sob coberto

As concentrações médias da precipitação bruta e sob coberto, em cada evento pluvioso, foram calculadas a partir dos resultados obtidos nas amostras correspondentes aquele período, permitindo assim uma análise da variação temporal dos parâmetros analisados. As concentrações anuais médias foram determinadas, para os vários elementos, sob a forma de médias ponderadas.

A partir dos volumes quantificados e das concentrações determinadas, calcularam-se os fluxos anuais de elementos químicos através da precipitação bruta e sob coberto, por unidade de área do solo, assumindo como 100% a área de cobertura do solo, pelas copas das espécies em estudo. Os fluxos de hidrogenião

foram determinados da mesma forma, tendo as concentrações sido calculadas a partir dos valores de pH.

A comparação entre os valores médios obtidos para a precipitação colhida, as concentrações respectivas e os fluxos de nutrientes foi efectuada através de ANOVA's de classificação simples (após transformação dos dados para obtenção de homogeneidade de variâncias), seguidas de testes múltiplos de Student-Newman-Keuls, sempre que justificado. Nos casos em que não foi possível homogeneizar as variâncias dos dados, as comparações efectuaram-se por meio de testes não paramétricos de Kruskal-Wallis, seguidos de testes de comparação múltipla específicos.

Parâmetros do solo

A quantidade de matéria orgânica foi calculada a partir dos pesos secos médios das amostras das camadas orgânicas, considerando que o teor de matéria orgânica dessas amostras corresponde à diferença para 100, do seu teor de cinza. As concentrações de cinza e nutrientes nas camadas orgânicas foram obtidas pelo cálculo da média ponderada das concentrações das várias amostras analisadas, para cada data e espécie. Os cálculos das quantidades de nutrientes acumulados por unidade de solo foram efectuados a partir dos valores das concentrações de nutrientes e das massa totais das camadas orgânicas.

A existência de diferenças significativas entre a massa de camadas orgânicas do solo sob o coberto das duas espécies e respectivos teores de nutrientes foi determinada por meio de testes *t* de Student ou, sempre que não se observou homogeneidade de variâncias, através de testes não paramétricos de Mann-Whitney.

O teor de humidade do solo, em percentagem, foi obtido pela diferença entre os pesos das amostras colhidas antes e após a respectiva secagem. A capacidade de retenção de água a diferentes valores de pF foi determinada em percentagem numa base volumétrica.

A massa volúmica aparente das camadas minerais do solo foi determinada matematicamente pela razão entre a massa de solo seco contido no cilindro e o volume interno desse cilindro.

As concentrações anuais médias para os diferentes níveis de profundidade das camadas minerais do solo, expressos em relação à terra fina seca (a 105°C), foram determinadas, para os vários elementos, sob a forma de médias ponderadas.

Os valores médios dos parâmetros das camadas minerais do solo foram comparados através de ANOVAS's de classificação simples, após transformação dos dados para obtenção de homogeneidade de variâncias, seguidas de testes múltiplos de Student-Newman-Keuls ou, sempre que não se observou homogeneidade de variâncias, através de testes múltiplos de Kruskal-Wallis seguidos de testes de comparação múltipla específicos.

Para testar a existência ou não de homogeneidade de variâncias entre as médias, utilizou-se o programa *Homov, Version 2.1, Applied Biostatistics*, após o que, quando necessário, se procedeu a transformações de Box-Cox (Sokal & Rohlf, 1995). Os testes restantes foram efectuados através do programa *Statgraphics Plus, Version 7*, da *Statistical Graphics Corporation*, excepto o teste múltiplo específico para Kruskal-Wallis, que foi executado no programa *Microsoft Excel 97*, através da fórmula referida por Sprent (1993).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

“[...] mas foi só porque não se deu ao trabalho de reflectir durante tempo suficiente, sucede isto muitas vezes, achamos que já se pode afirmar que não vale a pena esperar conclusões só porque resolvemos parar no meio do caminho que nos levaria a elas.”

José Saramago

in A Cavema

4.1 FENOLOGIA

4.1.1 Padrão geral de sucessão das fenofases

Com base nas observações e determinações efectuadas durante os 2 anos de estudo, foi possível definir as seguintes fenofases: crescimento vegetativo, floração, formação e maturação dos frutos e queda de folhas. O padrão sequencial e a duração destas fenofases foram coincidentes nas duas espécies estudadas (Figura 4.1.1).

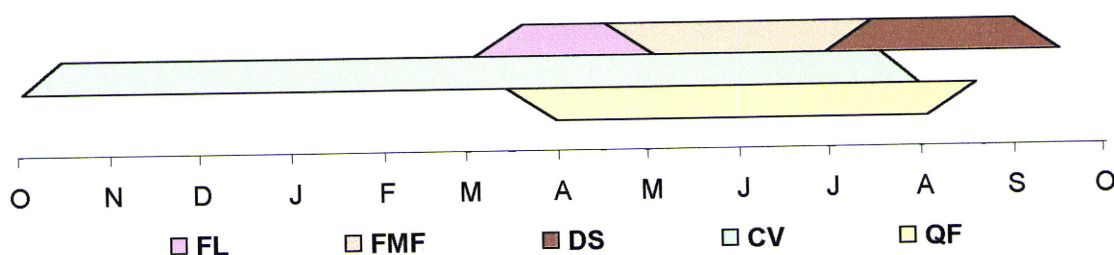


Figura 4.1.1. Padrão geral de sucessão das fenofases (FL – floração; FMF – formação e maturação dos frutos; DS – disseminação das sementes; CV - crescimento vegetativo; QF – queda de folhas) observadas no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os resultados apresentados baseiam-se nos 2 anos de observação.

O desenvolvimento vegetativo (resultante da conjugação do alongamento caulinar com a expansão da área foliar) iniciou-se, em ambas as espécies, no outono, após as primeiras chuvas, e prolongou-se até ao verão, altura em que se interrompeu devido ao stresse hídrico (Figuras 4.1.1 e 4.1.2). A floração ocorreu em Março e Abril, tendo a maioria dos frutos atingido a maturação no final de Junho, após o que teve início a dispersão das sementes.

Apesar das várias fenofases terem sido sincronizadas nas duas espécies, observaram-se algumas diferenças que determinaram padrões de crescimento característicos para cada uma delas, nomeadamente no que diz respeito à formação de braquiblastos e às taxas de alongamento caulinar e de expansão da área foliar. Os maiores incrementos vegetativos ocorreram igualmente em períodos semelhantes, mas as taxas de crescimento foram diferentes. As duas espécies diferiram igualmente na quantidade de flores e frutos formados, tendo as proporções

de folhas caídas, relativamente à produção de cada uma das espécies, atingido também valores consideravelmente diferentes.

Para além das diferenças verificadas entre as duas espécies, ocorreram variações entre os 2 anos estudados, directamente relacionadas com os factores climáticos, nomeadamente com a precipitação. A existência de correlações entre o crescimento e as condições climáticas do ano em curso é igualmente referida por Hoffmann & Hoffmann (1976), em regiões com ocorrência de stresse hídrico.

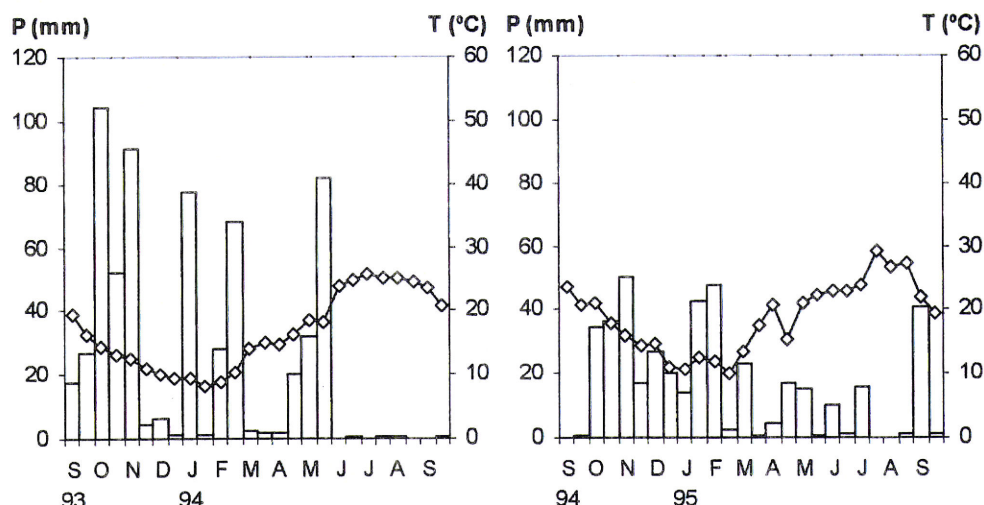


Figura 4.1.2. Variação quinzenal da precipitação (P) e da temperatura média do ar (T), durante os períodos de amostragem da fenologia.

4.1.2 Fenologia caulinar

O crescimento dos ramos iniciou-se no outono, para qualquer das espécies, e prolongou-se até meados do verão. A sua curva de crescimento apresentou a clássica forma sigmoide, igualmente referida para as mesmas espécies (Correia *et al.*, 1992) e para outras espécies arbustivas mediterrânicas (Montenegro *et al.*, 1979; Gill & Mahall, 1986; Montenegro, 1987; Oliveira *et al.*, 1994; Gratani & Crescente, 1997).

Em Outubro, após as primeiras chuvas, observou-se o início do alongamento dos macroblastos, o qual terminou apenas em Junho ou Julho, dependendo do ano, meses em que foi atingido o comprimento máximo. A formação dos braquiblastos teve início igualmente no outono, embora um pouco mais tarde (Novembro do primeiro ano de estudo, e Dezembro do segundo), tendo a sua formação sido em maior quantidade e mais regular, ao longo do tempo, no *C. salviifolius*, relativamente

ao *C. ladanifer*. O alongamento destes raminhos iniciou-se imediatamente a seguir à sua formação. Quer a formação de braquiblastos, quer o seu alongamento, prolongou-se até ao verão (Junho ou Julho).

A formação de braquiblastos no *C. salviifolius* foi mais intensa durante o inverno e a primavera (Figura 4.1.3). No primeiro ano de estudo, formaram-se em maior quantidade durante Fevereiro e Março (aumentando, em média, de 3 ± 0 para 10 ± 2), voltando a ter um aumento considerável nos meses de Maio e Junho (em média, de 11 ± 2 para 14 ± 2). No segundo ano, o primeiro incremento observou-se na primeira quinzena de Dezembro (de 0 para 2 ± 0 , em média), e o segundo entre o início de Fevereiro e meados de Abril (em média, de 3 ± 0 para 10 ± 1). O número total de braquiblastos, formados nesta espécie, foi em média de 15 e de 11 (Quadro 4.1.1), respectivamente no primeiro e no segundo anos.

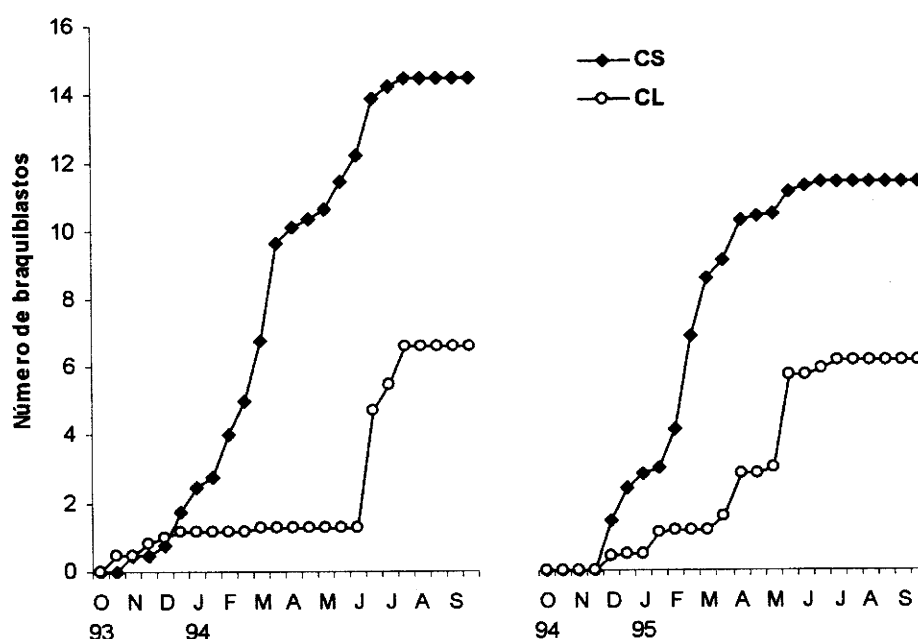


Figura 4.1.3. Variação quinzenal do número de braquiblastos no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

Os braquiblastos do *C. ladanifer* formaram-se, não só em menor quantidade, como mais tarde, tendo os maiores valores sido registados na primavera e no verão (Figura 4.1.3). No primeiro ano formaram-se quase exclusivamente durante a segunda quinzena de Junho e o mês de Julho (aumentando, em média, de 1 ± 0 para 7 ± 1). No segundo ano, aumentaram entre meados de Março e meados de Abril (de

1±0 para 3±1, em média), tendo sofrido o maior incremento na segunda quinzena de Maio (de 3±1 para 6±1, em média). O total de braquiblastos formados foi, nesta espécie, em média de 7, no primeiro ano e de 6, no segundo (Quadro 4.1.1).

Quadro 4.1.1. Valores médios do alongamento (ALG) e da taxa de alongamento caulinar (TAC) do conjunto dos raminhos (TT), dos macroblastos (MB) e dos braquiblastos (BB) e da quantidade de braquiblastos formados (QBB), no final das estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P < 0,05$).

	ALG (cm)			TAC (cm dia ⁻¹)			QBB
	TT	MB	BB	TT	MB	BB	
CS - 93/94	50,6 a (8,4)	5,7 a (0,8)	44,8 a (8,1)	0,18 a (0,03)	0,02 a (0,00)	0,16 a (0,03)	15 a (2)
CS - 94/95	32,0 b (4,7)	5,2 a (0,4)	26,9 b (4,8)	0,11 b (0,02)	0,02 a (0,00)	0,09 b (0,02)	11 ab (2)
CL - 93/94	27,4 b (5,5)	12,8 b (2,5)	14,6 b (3,7)	0,10 b (0,02)	0,05 b (0,01)	0,05 b (0,01)	7 b (1)
CL - 94/95	15,9 b (3,2)	5,9 a (1,4)	9,9 b (2,9)	0,06 b (0,01)	0,02 a (0,01)	0,03 b (0,01)	6 b (1)

As taxas de alongamento caulinar foram calculadas com base no período de crescimento vegetativo total (285 dias).

O alongamento do conjunto dos raminhos (resultante da combinação do alongamento dos macroblastos e dos braquiblastos) do *C. salviifolius* foi mais acentuado durante o inverno e a primavera (Figura 4.1.4). No primeiro dos 2 anos de estudo, os maiores incrementos médios do comprimento ocorreram durante os meses de Março e Abril (de 7,2±1,3 para 43,9±8,4 cm), sendo ainda de destacar o alongamento registado no mês de Junho (de 45,9±8,4 para 51,1±8,3 cm), certamente relacionado com a elevada precipitação do mês de Maio, que atingiu 114 mm (Figura 4.1.2). A contribuição proporcional dos macroblastos e dos braquiblastos para estes valores foi, contudo, acentuadamente diferente. Enquanto o alongamento dos macroblastos representou apenas 4 e 27 %, respectivamente para o primeiro e para o segundo incremento, os restantes 96 e 73% corresponderam ao alongamento dos braquiblastos. No segundo ano, o aumento do comprimento dos raminhos foi mais acentuado de meados de Fevereiro a meados de Abril (de 7,2±0,7 para 31,8±4,6 cm), sendo os macroblastos responsáveis por 7% do aumento e os braquiblastos por 93%. Em média, o alongamento total foi, no primeiro ano, de 50,6 cm, dos quais, 12% corresponderam ao alongamento dos macroblastos e 88%

dos braquiblastos, enquanto no segundo ano, foi de 32,0 cm, que equivaleram a proporções de 16 e 84%, respectivamente (Figura 4.1.4 e Quadro 4.1.1).

No *C. ladanifer*, o alongamento ocorreu, no primeiro ano, essencialmente do início de Março ao fim de Junho (em média, de $6,8 \pm 0,7$ para $27,9 \pm 5,2$ cm), devendo-se 49% do incremento aos macroblastos e 51% aos braquiblastos; é de destacar que, durante este período, o incremento mais acentuado ocorreu do início de Março a meados de Abril (em média, de $6,8 \pm 0,7$ para $18,4 \pm 3,7$ cm), para o qual os macroblastos contribuíram em 35% e os braquiblastos em 65%. No segundo ano, o maior aumento ocorreu entre meados de Março e meados de Abril (em média, de $8,9 \pm 1,6$ para $15,6 \pm 3,0$ cm), devido em proporções de 27 e 73%, respectivamente aos macroblastos e aos braquiblastos. Os valores do alongamento total foram, em média, de 27,4 cm, sendo os macroblastos responsáveis por 46% e os braquiblastos por 54%, no primeiro ano, e de 15,9 cm, tendo as contribuições relativas dos dois tipos de raminhos sido, respectivamente, de 37 e 63%, no segundo ano (Figura 4.1.5 e Quadro 4.1.1).

Os valores das taxas de alongamento do total de raminhos (macroblastos e braquiblastos, em conjunto) foram mais elevados no *C. salviifolius* (em média, $0,18 \text{ cm dia}^{-1}$, no primeiro ano e $0,11 \text{ cm dia}^{-1}$, no segundo) do que no *C. ladanifer* ($0,10$ e $0,06 \text{ cm dia}^{-1}$, respectivamente) (Figura 4.1.6 e Quadro 4.1.1). Apesar de os valores médios de alongamento obtidos por Montenegro *et al.* (1979) e Montenegro (1987), para espécies arbustivas perenifólias e decíduas facultativas, nas zonas tipicamente mediterrânicas do Chile e da Califórnia, serem um pouco mais baixos ($2,9 \pm 1,2$ a $25,9 \pm 3,3$ cm), as taxas de alongamento, indicadas por estes autores ($0,05 \pm 0,01$ a $0,14 \pm 0,12 \text{ cm dia}^{-1}$), são da mesma ordem de grandeza.

O período (1 de Março a 15 de Abril) em que foram obtidos os valores médios mais elevados ($0,76$ e $0,50 \text{ cm dia}^{-1}$, no *C. salviifolius* e $0,26$ e $0,18 \text{ cm dia}^{-1}$, no *C. ladanifer*) foi perfeitamente sincronizado nas duas espécies e nos 2 anos de estudo (Quadro 4.1.2). No primeiro ano, obteve-se um máximo secundário ($0,17 \text{ cm dia}^{-1}$, em ambas as espécies), durante o mês de Junho, provavelmente devido à elevada precipitação (114 mm) que ocorreu no mês anterior (Figura 4.1.2). Correia *et al.* (1992), por seu turno, determinaram as máximas taxas de alongamento, em várias espécies de *Cistus*, durante Abril e Maio dos anos de 1983 e 1984.

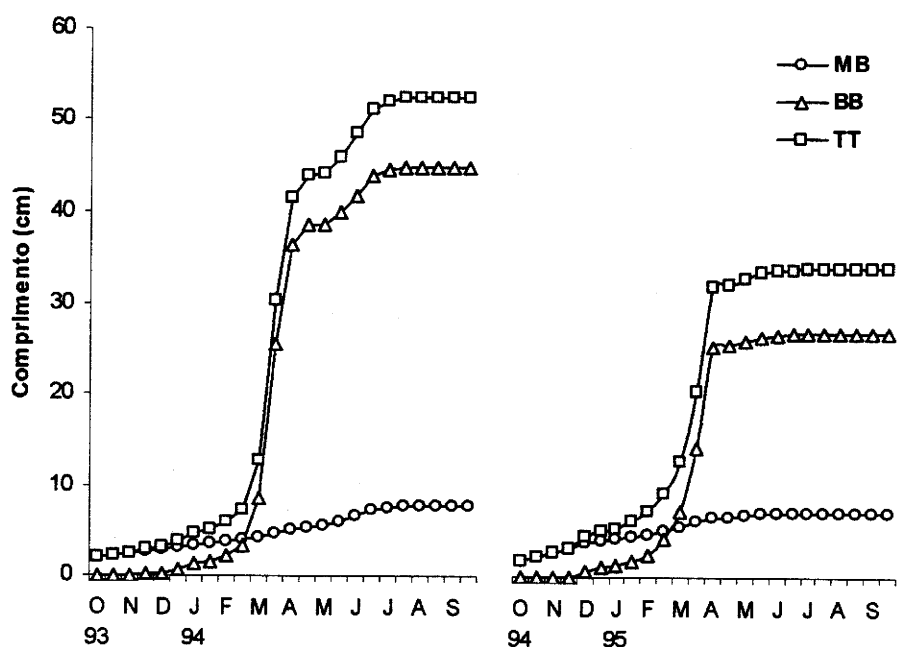


Figura 4.1.4. Variação quinzenal do alongamento dos macroblastos (MB), dos braquiblastos (BB) e do total (TT) dos raminhos do *C. salviifolius*, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

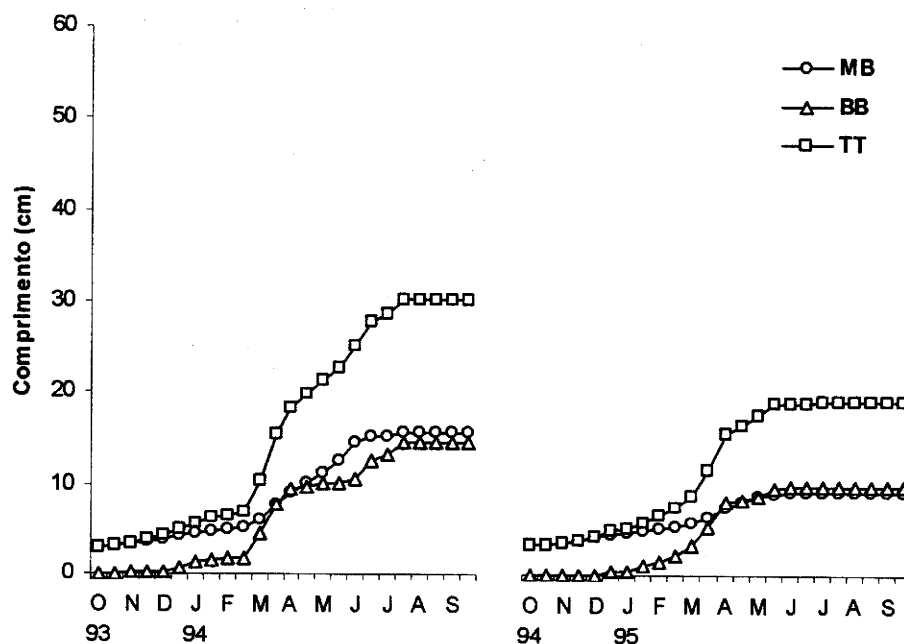


Figura 4.1.5. Variação quinzenal do alongamento dos macroblastos (MB), dos braquiblastos (BB) e do total (TT) dos raminhos do *C. ladanifer*, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

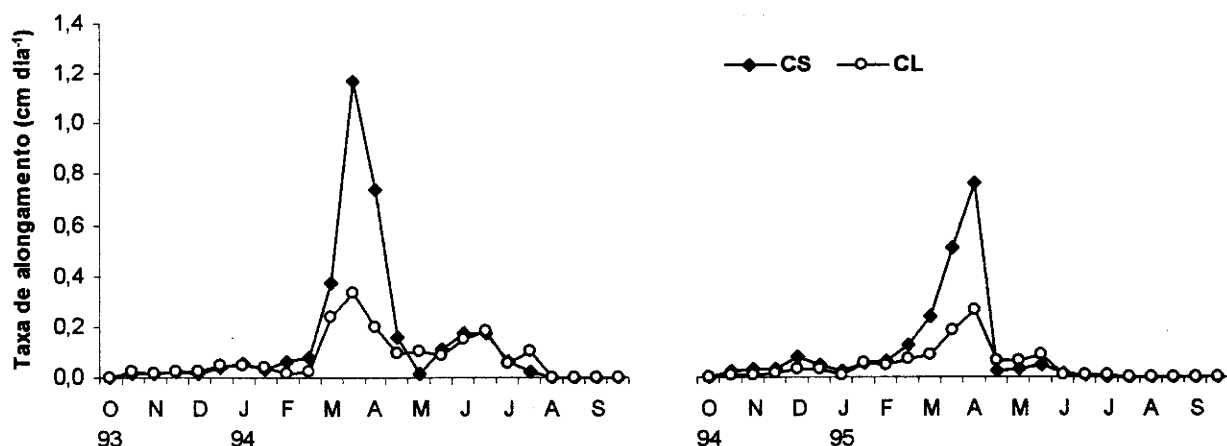


Figura 4.1.6. Variação quinzenal da taxa de alongamento (cm dia^{-1}) do total dos raminhos (macroblastos e braquiblastos) do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

Quadro 4.1.2. Valores médios (cm dia^{-1}) das taxas de alongamento caulinar máximas (TACM), do total de raminhos (TT), dos macroblastos (MB) e dos braquiblastos (BB), e períodos (PE) em que os mesmos ocorreram, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=8$ a 10.

	TT		MB		BB	
	TACM	PE	TACM	PE	TACM	PE
CS - 93/94	0,76 (0,23)	1 Mar-15 Abr	0,04 (0,01)	1-30 Jun	0,74 (0,23)	1 Mar-15 Abr
CS - 94/95	0,50 (0,15)	1 Mar-15 Abr	0,04 (0,00)	1-31 Mar	0,47 (0,15)	1 Mar-15 Abr
CL - 93/94	0,26 (0,04)	1 Mar-15 Abr	0,09 (0,01)	1 Mar-30 Jun	0,17 (0,03)	1 Mar-15 Abr
CL - 94/95	0,18 (0,05)	1 Mar-15 Abr	0,05 (0,01)	15 Mar-15 Mai	0,16 (0,02)	15 Mar-15 Abr

Se, contudo, considerarmos as taxas de alongamento dos macroblastos e dos braquiblastos, em separado, observam-se algumas diferenças na ordem de grandeza das duas espécies e, também, nos períodos de ocorrência dos máximos e na sua duração.

Os valores calculados para a taxa de alongamento dos macroblastos foram mais elevados no *C. ladanifer* (valores médios de 0,05 e 0,02 cm dia^{-1}) do que no *C. salviifolius* (0,02 cm dia^{-1} , em ambos os anos), ao passo que os dos braquiblastos foram na primeira espécie (0,05 e 0,03 cm dia^{-1} , em média) mais baixos do que na segunda (0,16 e 0,09 cm dia^{-1}) (Figuras 4.1.7 e 4.1.8 e Quadro 4.1.1).

Estas relações de grandeza mantêm-se, se a comparação for efectuada entre os máximos determinados para a taxa de alongamento, dos dois tipos de raminhos. Para os macroblastos, os valores máximos, registados no *C. salviifolius* entre 1 e 30 de Junho, do primeiro ano, e entre 1 e 31 de Março, do segundo, foram, em média, de 0,04 cm dia⁻¹, em ambos os anos. No *C. ladanifer*, estes valores atingiram médias de 0,09 cm dia⁻¹, de 1 de Março a 30 de Junho, no primeiro ano, e de 0,05 cm dia⁻¹, entre 15 de Março e 15 de Maio, no segundo (Figura 4.1.7 e Quadro 4.1.2).

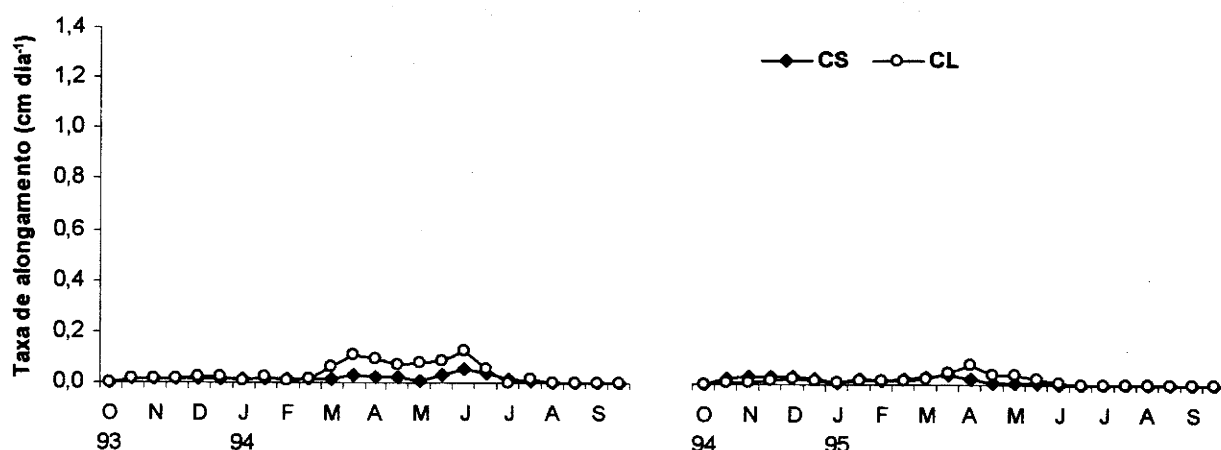


Figura 4.1.7. Variação quinzenal da taxa de alongamento (cm dia⁻¹) dos macroblastos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

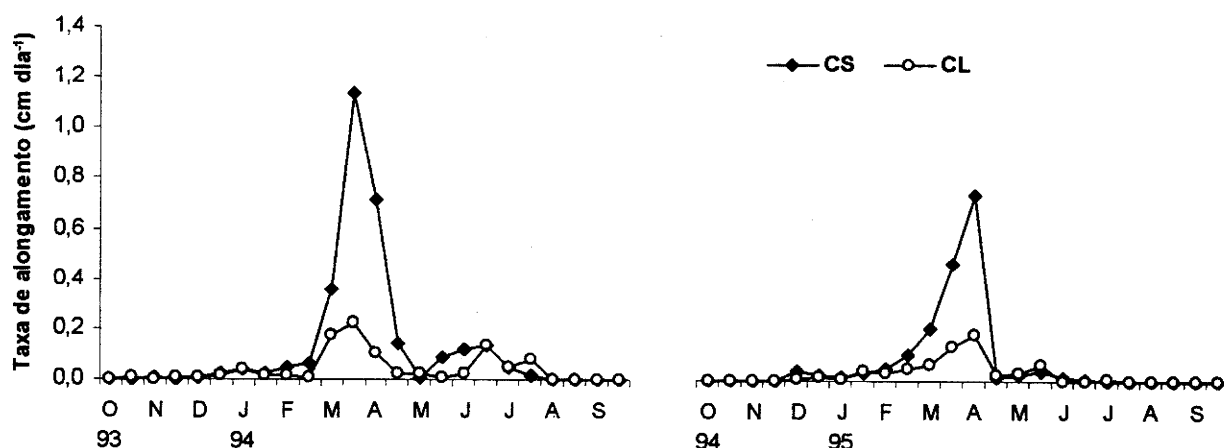


Figura 4.1.8. Variação quinzenal da taxa de alongamento (cm dia⁻¹) dos braquiblastos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

Relativamente aos braquiblastos, os máximos foram registados, em ambas as espécies e em ambos os anos, entre 1 de Março e 15 de Abril. No *C. salviifolius*, atingiram valores médios de 0,74 cm dia⁻¹, no primeiro ano de estudo, e de 0,47 cm dia⁻¹, no segundo, enquanto no *C. ladanifer*, as médias mais elevadas foram apenas de 0,17 e 0,16 cm dia⁻¹, respectivamente no primeiro e no segundo anos (Figura 4.1.8 e Quadro 4.1.2). No primeiro ano de estudo, obtiveram-se máximos secundários de 0,13 cm dia⁻¹, em ambas as espécies, entre 1 e 30 de Junho, no *C. salviifolius*, e entre 15 e 30 de Junho, no *C. ladanifer*, provavelmente relacionados com a elevada precipitação registada em Maio, como anteriormente foi referido. Gill & Mahall (1986) obtiveram em Abril as taxas de alongamento mais elevadas, para a espécie perenifólia *Ceanothus megacarpus*, na Califórnia.

Quanto ao diâmetro dos raminhos, que variou entre 0,1 e 0,3 cm, no *C. salviifolius* e entre 0,2 e 0,4 cm, no *C. ladanifer*, o aumento ocorreu, nos dois tipos de raminhos, e em ambas as espécies, no fim do outono e no inverno, tendo ocorrido novo incremento na primavera, em todos os raminhos do *C. ladanifer* e nos macroblastos do *C. salviifolius*, estes últimos apenas no primeiro ano. Os maiores incrementos nunca foram, em média, superiores a 0,1 cm.

4.1.3 Fenologia foliar

A emergência das folhas, bem como a expansão da área foliar, teve início em Outubro, após as primeiras chuvas e prolongou-se até Julho, tal como o crescimento dos raminhos. Este período é igualmente referido para o desenvolvimento vegetativo destas e de outras espécies arbustivas mediterrânicas (Gill & Mahall, 1986; Telhada, 1988; Correia *et al.*, 1992). Tal como a formação de raminhos, também a de folhas ocorreu em maior quantidade, no *C. salviifolius*, do que no *C. ladanifer*.

No *C. salviifolius*, a emergência foliar foi máxima em Fevereiro e na primeira quinzena de Março, tendo-se determinado, em média, a formação de 9 a 12 folhas quinzena⁻¹, no primeiro ano, e 8 a 11 folhas quinzena⁻¹, no segundo (83 a 100% das quais formadas nos braquiblastos); no primeiro ano, observou-se um novo máximo entre meados de Maio e o fim de Junho, com valores médios de 11 a 19 folhas quinzena⁻¹ (82 a 89% nos braquiblastos) (Figura 4.1.9). No *C. ladanifer*, a intensidade da emergência foliar aumentou um pouco mais tarde, tendo os máximos sido calculados entre meados de Junho e meados de Julho, com valores médios de

10 a 12 folhas quinzena⁻¹ (80 a 83% das quais formadas nos braquiblastos), no primeiro ano. No segundo ano registaram-se 2 máximos, o primeiro dos quais entre meados de Março e meados de Abril, e o segundo na segunda quinzena de Maio, tendo-se formado, em média, 6 folhas quinzena⁻¹ (67 a 83% nos braquiblastos), em qualquer destes períodos (Figura 4.1.9).

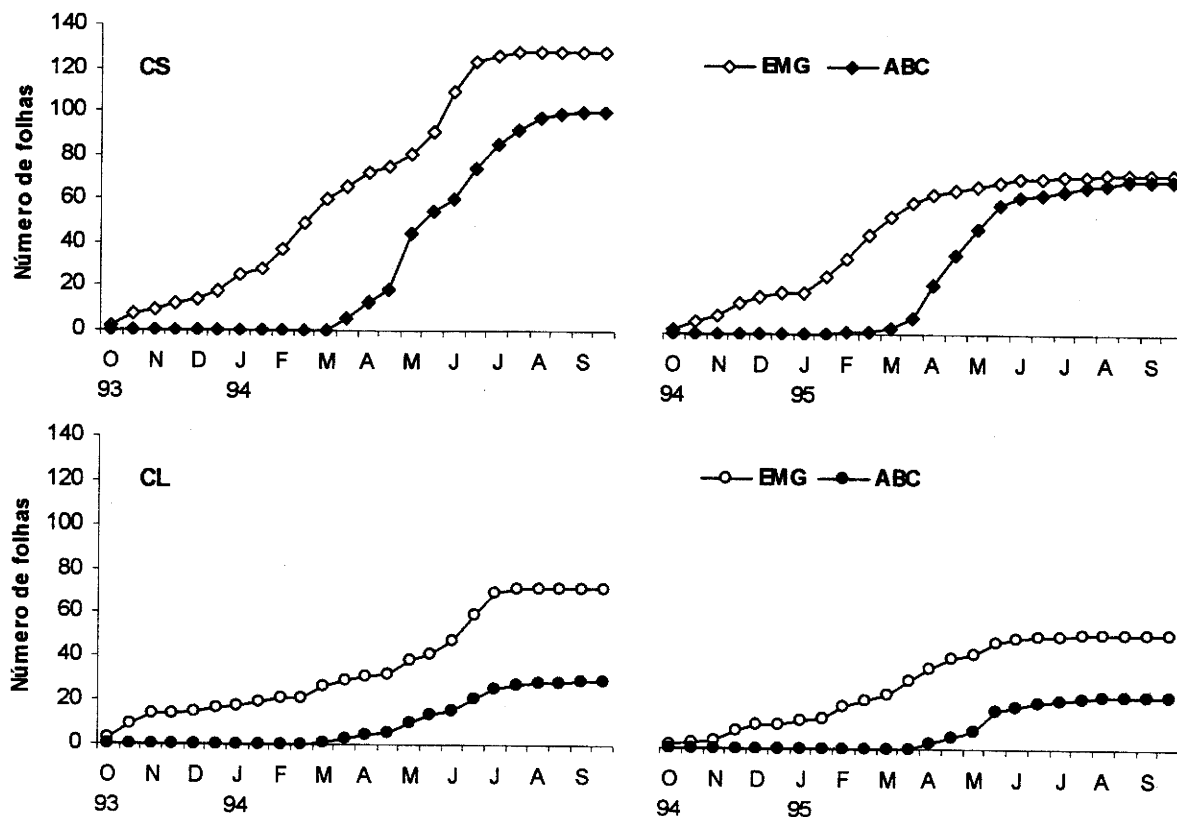


Figura 4.1.9. Variação quinzenal da emergência (EMG) e abscisão (ABC) foliares acumuladas por raminho, no total dos raminhos (macroblastos e braquiblastos) do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. O número de folhas presentes por raminho pode ser obtido, em cada data, pela diferença entre o número de folhas que emergiram e o número das que caíram.

O total de folhas formadas, respectivamente no primeiro e no segundo ano de estudo, no *C. salviifolius* foi em média de 128 e 73 folhas quinzena⁻¹ (82 e 78% das quais formadas nos braquiblastos) e no *C. ladanifer* de 71 e 52 folhas quinzena⁻¹ (68 e 62% das quais nos braquiblastos) (Quadro 4.1.3).

Quadro 4.1.3. Valores médios da expansão da área foliar (EAF), da taxa de expansão da área foliar (TEAF) e da quantidade de folhas formadas (QF), no conjunto dos raminhos (TT), nos macroblastos (MB) e nos braquiblastos (BB), no final das estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	EAF (cm ²)			TEAF (cm ² dia ⁻¹)			QF		
	TT	MB	BB	TT	MB	BB	TT	MB	BB
CS - 93/94	57,8 a (6,1)	24,6 a (1,5)	33,2 a (5,0)	0,20 a (0,02)	0,09 a (0,01)	0,12 a (0,02)	128 a (9)	23 ab (1)	105 a (9)
CS - 94/95	28,7 a (3,1)	14,8 a (1,5)	13,9 a (2,1)	0,10 a (0,01)	0,05 a (0,01)	0,05 a (0,01)	73 b (6)	16 c (1)	57 b (6)
CL - 93/94	164,1 b (26,1)	91,0 b (9,7)	73,1 b (17,7)	0,58 b (0,09)	0,32 b (0,03)	0,26 b (0,06)	71 b (9)	24 a (0)	48 b (9)
CL - 94/95	128,7 b (20,9)	87,0 b (11,9)	41,8 ab (10,0)	0,45 b (0,07)	0,31 b (0,04)	0,15 ab (0,03)	52 b (7)	20 b (1)	32 b (6)

As taxas de expansão da área foliar foram calculadas com base no período de crescimento vegetativo total (285 dias).

A emergência e expansão das folhas tiveram como consequência óbvia o aumento da área foliar. Todavia, apesar de o incremento do número de folhas ter sido mais elevado no *C. salviifolius*, foi o *C. ladanifer* que apresentou maior área foliar final.

No *C. salviifolius*, a expansão foliar foi, em média, mais acentuada entre meados de Fevereiro e meados de Abril (de 17,8±3,1 para 36,5±5,8 cm²), com um novo máximo entre meados de Maio e o final de Junho (41,2±5,9 para 55,3±6,1 cm²), no primeiro ano e entre meados de Janeiro e meados de Março (de 10,5±1,5 para 22,2±2,8 cm²), no segundo (Figura 4.1.10). No *C. ladanifer*, ocorreu um incremento acentuado da área foliar desde o início de Março até meados de Julho (em média, de 34,0±4,7 para 160,6±25,4 cm²), no primeiro ano, e de meados de Janeiro a meados de Maio (em média, de 20,2±2,1 para 115,5±17,4 cm²), no segundo (Figura 4.1.11).

À semelhança da emergência das folhas, também a expansão da área foliar foi, no *C. salviifolius*, mais relevante nos braquiblastos do que nos macroblastos. Todos os incrementos referidos se deveram em proporções médias de 34 a 36% à expansão das folhas dos macroblastos, e de 64 a 66% às dos braquiblastos. No *C. ladanifer*, pelo contrário, a expansão das folhas dos macroblastos contribuiu, em média, com proporções entre 56 a 68% do total, enquanto as dos braquiblastos se ficaram apenas por 32 a 44%.

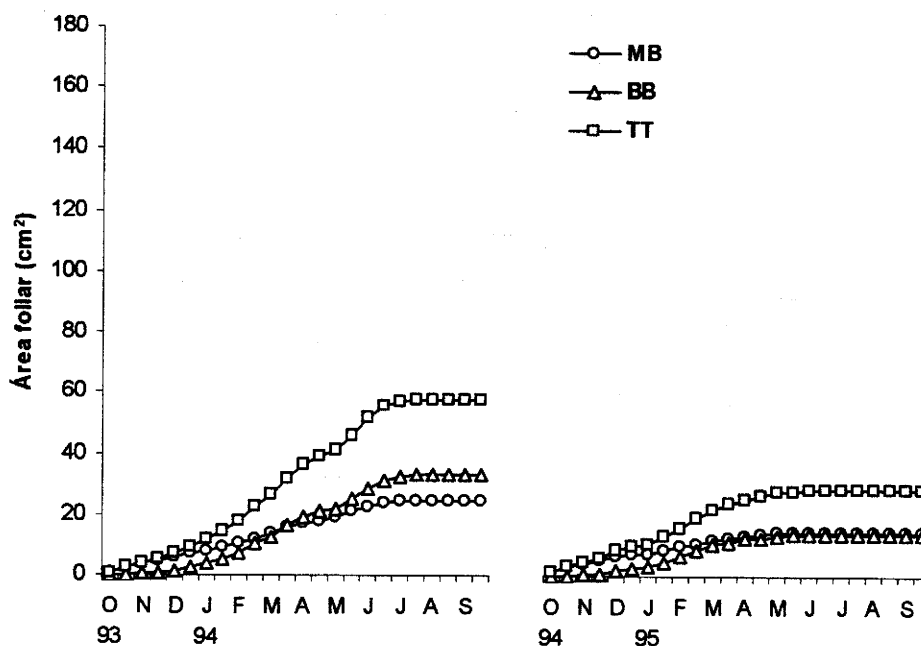


Figura 4.1.10. Variação quinzenal da expansão da área foliar nos macroblastos (MB), nos braquiblastos (BB) e no total (TT) dos raminhos do *C. salviifolius*, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

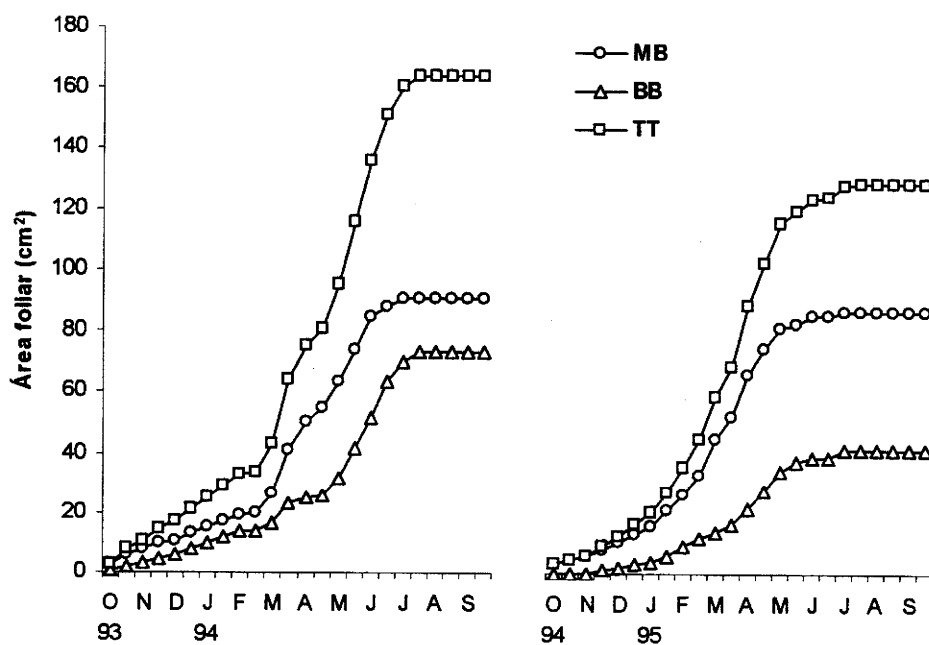


Figura 4.1.11. Variação quinzenal da expansão da área foliar nos macroblastos (MB), nos braquiblastos (BB) e no total (TT) dos raminhos do *C. ladanifer*, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

Se não tivesse ocorrido queda de folhas, a área foliar final, no *C. salviifolius*, teria sido de 57,8 cm² (dos quais, 42% nos macroblastos, e 58% nos braquiblastos), no primeiro ano, e de 28,7 cm² (49 e 51%, respectivamente), no segundo. No *C. ladanifer*, para os mesmos anos, teria sido de 164,1 e de 128,7 cm² (dos quais 55 e 69% nos macroblastos e 45 e 31% nos braquiblastos) (Quadro 4.1.3). Nas zonas tipicamente mediterrânicas do Chile e da Califórnia, Montenegro *et al.* (1979) e Montenegro (1987) determinaram áreas foliares totais médias, no final da estação de crescimento, de 2,5±0,5 a 117±16,1 cm², para espécies arbustivas perenifólias e decíduas facultativas.

Ao contrário do que sucedeu com as taxas de alongamento dos raminhos, as taxas de expansão da área foliar, das folhas formadas no conjunto dos raminhos (macroblastos e braquiblastos), foram no *C. ladanifer*, superiores às do *C. salviifolius* (Figura 4.1.12). Os valores médios obtidos, respectivamente no primeiro e no segundo anos de estudo, foram de 0,58 e 0,45 cm² dia⁻¹, no *C. ladanifer*, e de 0,20 e 0,10 cm² dia⁻¹, no *C. salviifolius* (Quadro 4.1.3). Montenegro *et al.* (1979) e Montenegro (1987) referem valores de 0,03±0,01 a 1,19±0,43 cm² dia⁻¹, para arbustos do Chile e da Califórnia.

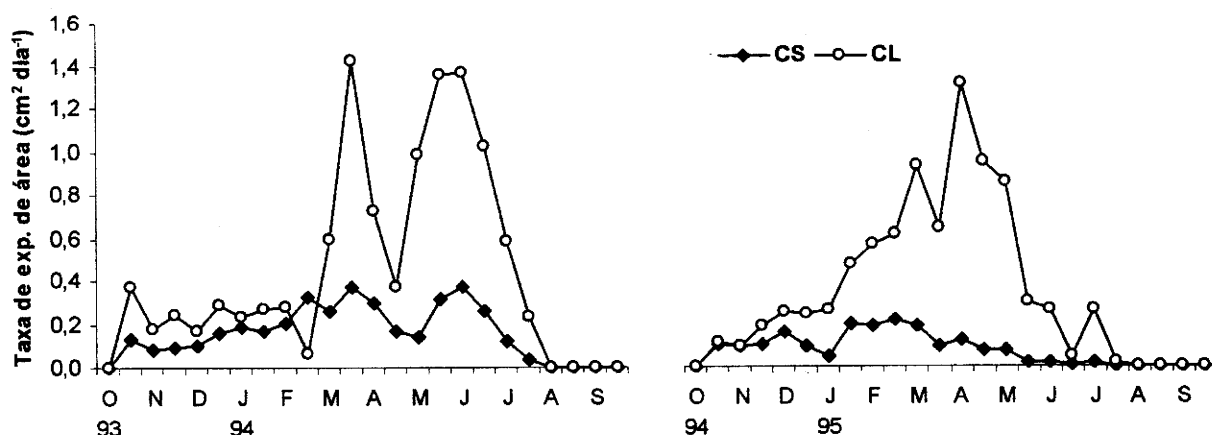


Figura 4.1.12. Variação quinzenal da taxa de expansão da área foliar (cm² dia⁻¹) das folhas formadas no total dos raminhos (macroblastos e braquiblastos) do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

Também ao contrário do ocorrido para as taxas de alongamento dos raminhos, não se determinou sincronização entre os períodos de ocorrência das taxas de expansão de área máximas, nem entre as espécies, nem entre os anos

considerados. Para o *C. salviifolius*, o valor médio mais elevado do primeiro ano, 0,28 cm² dia⁻¹, obteve-se entre 15 de Fevereiro e 30 de Junho, enquanto o do segundo ano, 0,19 cm² dia⁻¹, foi calculado para o período de 15 de Janeiro a 15 de Março. No *C. ladanifer*, as médias mais elevadas, 0,94 cm² dia⁻¹, no primeiro ano, e 0,84 cm² dia⁻¹, no segundo, ocorreram, respectivamente, entre 1 de Março e 15 de Julho e entre 1 de Fevereiro e 15 de Maio (Quadro 4.1.4).

Quadro 4.1.4. Valores médios (cm² dia⁻¹) das taxas de expansão da área foliar máximas (TEAFM) das folhas do total de raminhos (TT), dos macroblastos (MB) e dos braquiblastos (BB) e períodos (PE) em que os mesmos ocorreram, durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10.

	TT		MB		BB	
	TEAFM	PE	TEAFM	PE	TEAFM	PE
CS - 93/94	0,28 (0,03)	15 Fev-30 Jun	0,10 (0,01)	15 Fev-30 Jun	0,18 (0,02)	15 Fev-30 Jun
CS - 94/95	0,19 (0,01)	15 Jan-15 Mar	0,07 (0,01)	15 Jan-15 Mar	0,13 (0,01)	15 Jan-15 Mar
CL - 93/94	0,94 (0,13)	1 Mar-15 Jul	0,57 (0,08)	1 Mar-30 Jun	0,59 (0,07)	1 Mai-15 Jul
CL - 94/95	0,84 (0,10)	1 Fev-15 Mai	0,57 (0,08)	1 Fev-15 Mai	0,40 (0,02)	1 Abr-15 Mai

Se, tal como para os raminhos, se considerarem as taxas de expansão da área foliar, das folhas formadas nos macroblastos e nos braquiblastos, separadamente, encontram-se, não só diferenças de grandeza entre os valores médios anuais obtidos para as duas espécies, como também entre os máximos médios e os períodos de ocorrência respectivos. Contudo, embora a formação de folhas tenha sido mais intensa no *C. salviifolius*, todas as taxas de expansão de área foliar foram mais elevadas no *C. ladanifer*, independentemente da localização das folhas, nos macroblastos ou nos braquiblastos, contrariamente ao determinado para as taxas de alongamento dos raminhos (Figuras 4.1.13 e 4.1.14).

Os valores médios determinados para a taxa de expansão da área foliar das folhas formadas nos macroblastos, foram, respectivamente no primeiro e no segundo anos, de 0,09 e 0,05 cm² dia⁻¹, no *C. salviifolius* e de 0,32 e 0,31 cm² dia⁻¹, no *C. ladanifer* (Quadro 4.1.3). Os máximos calculados para esta taxa, variaram de 0,10 a 0,07 cm² dia⁻¹, respectivamente entre 15 de Fevereiro e 30 de Junho e entre 15 de Janeiro e 15 de Março, no *C. salviifolius*. No *C. ladanifer*, o máximo foi de

0,57 $\text{cm}^2 \text{dia}^{-1}$, em ambos os anos, tendo sido registado entre 1 de Março e 30 de Junho, no primeiro ano, e entre 1 de Fevereiro e 15 de Maio, no segundo (Quadro 4.1.4 e Figura 4.1.13).

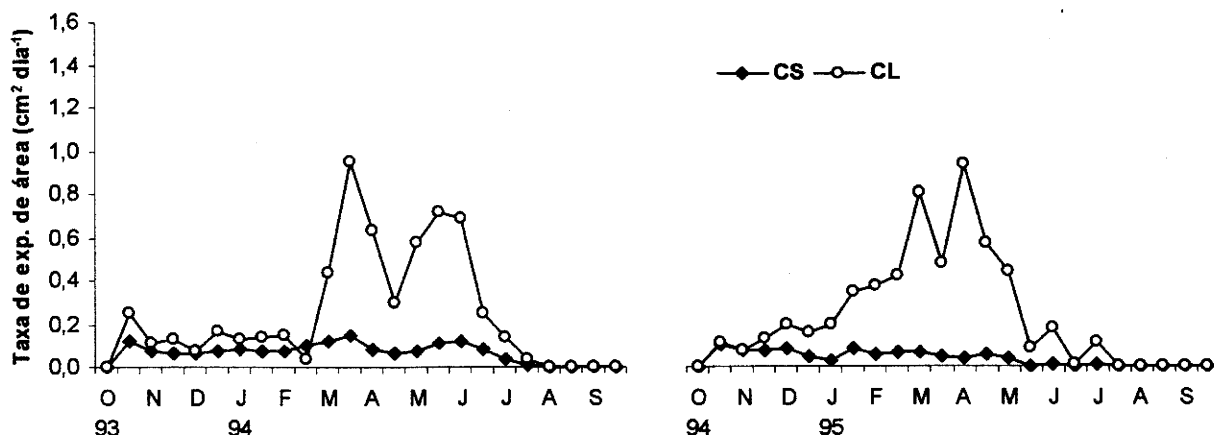


Figura 4.1.13. Variação quinzenal da taxa de expansão da área foliar ($\text{cm}^2 \text{dia}^{-1}$) das folhas formadas nos macroblastos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

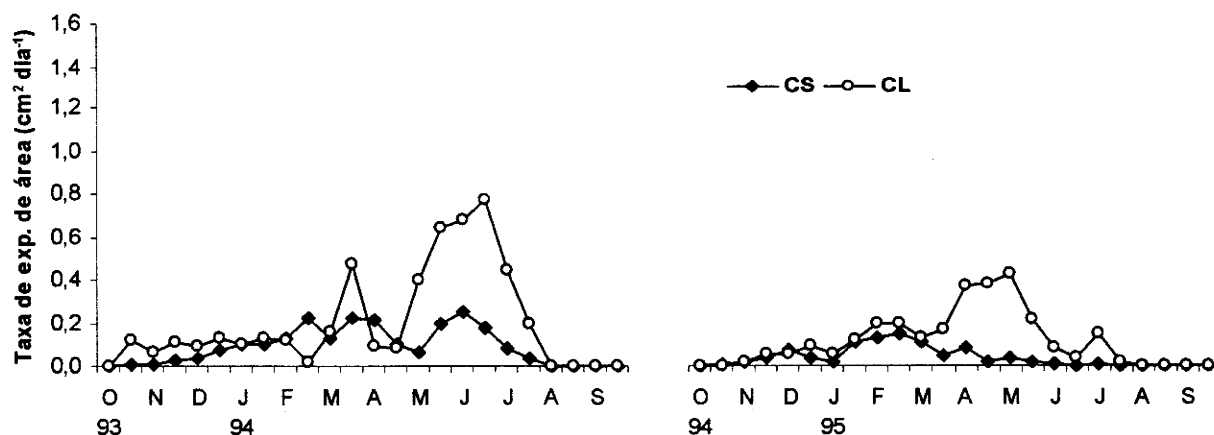


Figura 4.1.14. Variação quinzenal da taxa de expansão da área foliar ($\text{cm}^2 \text{dia}^{-1}$) das folhas formadas nos braquiblastos do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante as estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente.

Relativamente às folhas formadas nos braquiblastos, as médias das taxas de expansão de área foram de 0,12 e 0,05 $\text{cm}^2 \text{dia}^{-1}$, no *C. salviifolius* e de 0,26 e 0,15 $\text{cm}^2 \text{dia}^{-1}$, no *C. ladanifer* (Quadro 4.1.3). Na primeira espécie, os valores

médios mais elevados, 0,18 e 0,13 cm² dia⁻¹, foram, em ambos os anos, registados nos mesmos períodos que os máximos das folhas formadas nos macroblastos (Quadro 4.1.4 e Figura 4.1.14). Na segunda espécie, estes valores, 0,59 e 0,40 cm² dia⁻¹, ocorreram um pouco mais tarde: entre 1 de Maio e 15 de Julho, no primeiro ano, e entre 1 de Abril e 15 de Maio, do segundo (Quadro 4.1.4 e Figura 4.1.14).

A senescência e abscisão foliares iniciaram-se, em ambas as espécies, no mês de Março e prolongaram-se até ao fim do verão, tendo a queda de folhas sido mais acentuada no *C. salviifolius*, quer no que diz respeito à duração do período de queda mais intensa, quer à quantidade de folhas caídas. Outros autores (Floret *et al.*, 1989; Orshan, 1989; Cabezudo *et al.*, 1992) referem períodos semelhantes, para esta fenofase, nas mesmas espécies.

No primeiro ano de estudo, a queda de folhas foi máxima, em ambas as espécies, durante a primeira quinzena de Maio (em média, 26 e 5 folhas quinzena⁻¹, respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*) e de meados de Junho a meados de Julho (respectivamente, 13 e 5 folhas quinzena⁻¹, em média) (Figura 4.1.9). Qualquer destes períodos correspondeu a épocas de aumento da temperatura e diminuição da pluviosidade (Figura 4.1.2). No segundo ano, os valores médios de queda foram mais elevados em Abril e Maio (11 a 16 folhas quinzena⁻¹), no *C. salviifolius*, e entre meados de Abril e meados de Junho (3 a 9 folhas quinzena⁻¹), no *C. ladanifer* (Figura 4.1.9). Estes períodos coincidiram, tal como no ano anterior, com épocas de subida da temperatura e de baixa pluviosidade (Figura 4.1.2). Junho e Julho são os meses referidos por Correia (1988) para a abscisão foliar máxima, em *C. salviifolius* e *C. ladanifer*, e por Gill & Mahall (1986) em *Ceanothus megacarpus*.

No final, respectivamente no primeiro e no segundo ano de estudo, tinham caído, em média, 78 e 96% da totalidade das folhas formadas no *C. salviifolius*, em cada uma das estações de crescimento, o mesmo se tendo passado com 42 e 46% das que se tinham formado no *C. ladanifer* (Figura 4.1.15). Os valores obtidos para o *C. salviifolius* são da mesma ordem de grandeza que os indicados por outros autores (Pereira *et al.*, 1987; Correia, 1988; Correia *et al.*, 1992), para a mesma espécie (76 e 84%), enquanto os calculados para o *C. ladanifer* são um pouco inferiores ao indicado por Correia *et al.* (1992), para esta espécie (65%).

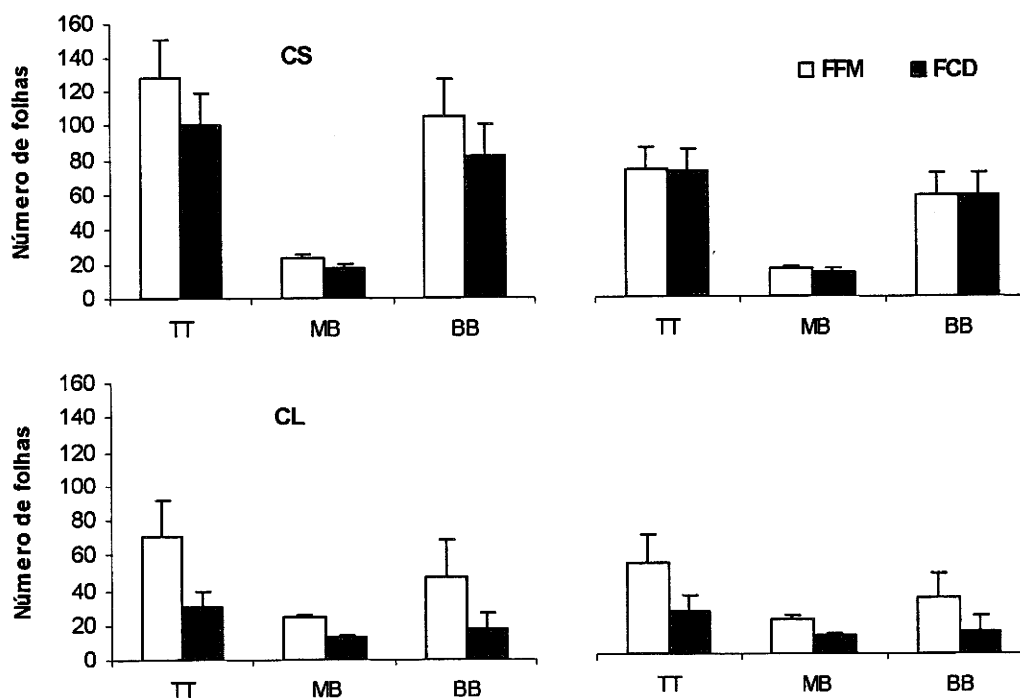


Figura 4.1.15. Quantidade de folhas formadas (FFM) e caídas (FCD) no total de raminhos (TT), nos macroblastos (MB) e nos braquiblastos (BB) do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), no fim das estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95. Os valores apresentados são as médias de 8 a 10 raminhos. Cada raminho ocorria num arbusto diferente. As barras representam o limite superior de confiança de 95%.

As épocas de queda máxima das folhas dos macroblastos coincidiram genericamente com as da queda das folhas dos braquiblastos. No entanto, tal como no respeitante à formação das folhas, também as proporções das que caíram nos braquiblastos foram superiores às das que caíram nos macroblastos, de forma especialmente notória no *C. salviifolius*. Nesta espécie, em média, cerca de 80% do total de folhas caídas, nos períodos de queda máxima, eram folhas dos braquiblastos, enquanto apenas 20% se encontravam nos macroblastos. No *C. ladanifer*, as proporções foram, em média, respectivamente, de 60 e 40%. Estas proporções não se alteram substancialmente se, ao invés de considerarmos apenas as folhas caídas nos períodos de queda máxima, tivermos em consideração a totalidade das folhas caídas ao longo de todo o período de estudo. Assim, em média, das 100 folhas caídas, no primeiro ano, no *C. salviifolius*, 18% tinham-se formado nos macroblastos e 82% nos braquiblastos; das 71 caídas, no segundo ano, as proporções foram, respectivamente, de 20 e 80%. No *C. ladanifer*, para o qual o total de folhas caídas foi, em média, de 30, no primeiro ano, e de 24, no

segundo, as proporções das que se encontravam nos macroblastos foram de 43 e 46%, enquanto nos braquiblastos foram de 57 e 54%, respectivamente (Figura 4.1.15).

Tendo, quer a produção de folhas, quer a sua senescência e abscisão, ocorrido durante períodos bastante prolongados e de forma mais ou menos contínua, a renovação das folhas aconteceu de forma gradual, ao longo de quase todo o ano. A longevidade média das folhas é, assim, difícil de determinar e depende da sua época de formação.

As folhas de emergência outonal caíram na primavera seguinte, tendo a sua duração média sido de $5 \pm 0,2$ meses, no *C. salviifolius*, e de $6 \pm 0,3$ meses, no *C. ladanifer*. As que foram produzidas durante o inverno duraram igualmente até à primavera seguinte, no *C. salviifolius*, tendo tido uma duração média de $3 \pm 0,3$ meses, e até à primavera ou mesmo até ao verão, no *C. ladanifer*, tendo sobrevivido $5 \pm 0,4$ meses. A duração das folhas formadas na primavera foi bastante diferente, ao compararmos as duas espécies, já que no *C. salviifolius* caíram ainda durante a primavera do mesmo ano ou no outono seguinte, durando apenas $3 \pm 0,4$ meses, enquanto no *C. ladanifer* a idade média destas folhas foi de $11 \pm 0,3$ meses, visto só terem caído na primavera do ano seguinte. Finalmente as de emergência estival tiveram, no *C. salviifolius*, uma duração média bastante prolongada; no primeiro ano, sobreviveram $10 \pm 0,9$ meses, caindo rapidamente, no verão e outono seguintes, tendo no segundo ano caído após $2 \pm 0,6$ meses; no *C. ladanifer*, a abscisão destas folhas, que duraram $10 \pm 0,3$ meses, só se verificou na primavera seguinte, em ambos os anos. Os resultados obtidos para o *C. salviifolius* são semelhantes aos indicados por Pereira *et al.* (1987), para a mesma espécie.

4.1.4 Fenologia dos órgãos reprodutivos

A formação de órgãos reprodutivos, embora sincronizada nas duas espécies, ocorreu no *C. salviifolius* em quantidades bastante superiores às do *C. ladanifer*.

As gemas florais começaram a formar-se no inverno, tornando-se visíveis a olho nu em Fevereiro e prolongando-se a sua formação até Março, data em que teve início a ântese. No *C. salviifolius* formaram-se, em média, em cada raminho, 13,7 gemas, no primeiro ano e 10,4, no segundo. No *C. ladanifer*, o número de

gemas florais foi muito inferior, tendo-se calculado valores médios de 1,9 e 1,2, respectivamente no primeiro e no segundo ano (Quadro 4.1.5).

Quadro 4.1.5. Valores médios da quantidade de botões (QBT), flores (QFL) e frutos (QFT) formados, quantidade de frutos que disseminaram as sementes (QDS) e proporções (%) de botões que atingiram a ântese, a frutificação e a disseminação das sementes, no final das estações de crescimento de 1993/94 e 1994/95, no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=8 a 10. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P < 0,05$).

	QBT	QFL	%	QFT	%	QDS	%
CS - 1993/94	13,7 a (2,8)	7,9 a (1,3)	70 (20)	7,5 a (1,2)	68 (22)	6,9 a (0,9)	65 (24)
CS - 1994/95	10,4 a (1,5)	6,3 a (0,7)	70 (28)	6,3 a (0,7)	70 (28)	5,8 a (0,6)	66 (30)
CL - 1993/94	1,9 b (0,2)	2,0 b (0,3)	100 (0)	2,0 b (0,3)	100 (0)	1,9 b (0,2)	96 (11)
CL - 1994/95	1,2 b (0,4)	1,2 b (0,4)	100 (0)	1,2 b (0,4)	100 (0)	1,2 b (0,4)	100 (0)

A floração processou-se essencialmente entre a segunda quinzena de Março e o fim de Abril. Apesar de a primavera ser o período referido para a floração de numerosas espécies mediterrânicas (Arianoutsou-Faraggitaki & Diamantopoulou, 1985; Telhada, 1988; Arroyo, 1990; Borges *et al.*, 1992), alguns autores (Brandt & Gottsberger, 1988) observaram um período de floração mais longo no *C. salviifolius* (cerca de 2 meses e meio), do que no *C. ladanifer* (cerca de 1 mês e meio). No *C. salviifolius* calcularam-se médias de 7,9 flores por raminho (correspondentes a 70% do total de botões formados), no primeiro ano, e 6,3 (70% dos botões), no segundo, enquanto no *C. ladanifer*, os valores médios foram respectivamente de 2,0 e 1,2 (100% dos botões formados) (Quadro 4.1.5). A partir das observações que, paralelamente se realizaram no total dos arbustos, calcularam-se, respectivamente no primeiro e no segundo ano, valores médios de 128 ± 12 e 30 ± 6 flores por indivíduo, na primeira espécie, e 44 ± 8 e 9 ± 3 flores por indivíduo, na segunda. O número de flores foi máximo na primeira quinzena de Abril, com valores médios de 5 e 1 flores por raminho (58 e 23 flores por indivíduo), respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*.

A formação dos frutos iniciou-se a seguir à floração, prosseguiu o seu desenvolvimento e maturação até ao final de Junho (7,5 e 6,3 frutos por raminho, no *C. salviifolius* e 2 e 1,2, no *C. ladanifer*) (Quadro 4.1.5). Desde a formação dos frutos

até à sua maturação, decorreu um período de 1 a 2 meses. Correia (1988) e Acosta *et al.* (1993) indicam o mesmo período para o desenvolvimento deste processo, nas mesmas espécies, enquanto a maturação de frutos, de espécies mediterrânicas, com maiores quantidades de reservas se prolonga por períodos bastante mais longos (Arianoutsou-Faraggitaki & Diamantopoulos, 1985; Arianoutsou & Mardiris, 1987; Pereira *et al.*, 1987). A disseminação das sementes observou-se a partir de Julho, no *C. salviifolius*, e a partir de Agosto, no *C. ladanifer*, prolongando-se em ambas as espécies, até ao outono seguinte. Contudo, nas observações paralelas efectuadas ao nível dos indivíduos, verificou-se que, no fim de Julho, a deiscência já tinha ocorrido em mais de 50% dos frutos mas, como os raminhos amostrados se encontravam perto do topo, terão sido os últimos a abrir. Os frutos que atingiram esta fenofase corresponderam, no *C. salviifolius*, apenas a cerca de 65% do número total de botões, ao passo que, no *C. ladanifer*, esta proporção atingiu quase 100% (Quadro 4.1.5). A formação e desenvolvimento dos órgãos reprodutivos foram observados em períodos idênticos, nas mesmas espécies, bem como noutras espécies de *Cistus* (Telhada, 1988; Floret *et al.*, 1989; Orshan, 1989; Cabezudo *et al.*, 1992; Hidalgo *et al.*, 1996).

4.1.5 Discussão

O desenvolvimento e o crescimento das plantas dependem das alterações sazonais e anuais, mais ou menos regulares, dos parâmetros ambientais. Sendo a quantidade de carbono fixada pelas plantas determinada pela disponibilidade de recursos incluindo luz, água, temperatura e nutrientes (Miller, 1981; Mooney, 1981), alguns destes parâmetros condicionam a sucessão dos eventos fenológicos, podendo mesmo limitar a ocorrência das várias fenofases a períodos determinados (Mooney *et al.*, 1974; Arroyo, 1990; Larcher, 1995).

No clima mediterrânico, caracterizado por invernos frios e chuvosos e verões quentes e secos (Aschmann, 1973; Di Castri, 1981), tem sido destacada a influência da interacção da disponibilidade de água com a temperatura, no desenvolvimento e na produtividade das comunidades (Di Castri, 1981; Miller, 1981). Simultaneamente, a disponibilidade de nutrientes é apontada como factor limitante, durante a maior parte do ano, nomeadamente no que se refere à deficiência de azoto e fósforo, comum nos ecossistemas arbustivos destas regiões (Mooney, 1981).

Assim, a monitorização de eventos fenológicos como, por exemplo, o alongamento caulinar, a expansão foliar, a floração, a frutificação, a dispersão das sementes e a senescência e abscisão foliar, constitui um aspecto primordial em estudos de vegetação, nas regiões de clima mediterrânico. A quantificação destes processos ajuda a clarificar a dinâmica sazonal do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, aumentando, simultaneamente, a precisão das previsões de crescimento para as espécies arbustivas que compõem estas comunidades (Montenegro *et al.*, 1979; Montenegro, 1987). Dependendo a sua expressão, quer de factores geneticamente controlados, quer de alterações fisiológicas mediadas pela disponibilidade de recursos, no meio em que as plantas se desenvolvem (Anderson, 1974; Borchert, 1975; Maillettte, 1982; Pereira *et al.*, 1987; Ne'eman, 1993; Davies & Ashton, 1999), as determinações efectuadas, em conjunto com informação sobre os parâmetros ambientais, reflectem as interações entre as plantas e o ambiente, salientando a capacidade adaptativa e as estratégias específicas de utilização dos recursos disponíveis e de fixação e partilha de carbono, nos períodos favoráveis (Mooney *et al.*, 1974; Miller, 1981; Arianoutsou-Faraggitaki & Diamantopoulos, 1985; Arianoutsou & Mardiris, 1987; Gratani & Crescente, 1997).

A monitorização da ocorrência das diversas fenofases e da emergência, desenvolvimento e queda dos diferentes órgãos, em raminhos seleccionados ao acaso, permitiu a obtenção de um elevado grau de resolução da dinâmica do crescimento das espécies estudadas. Foi, assim, possível proceder a uma análise de crescimento detalhada de cada raminho que emergiu em cada uma das gemas marcadas para o efeito. Contudo, apesar de se considerar que a metodologia utilizada apresenta vantagens, sobre as que implicam métodos destrutivos, foram detectados alguns problemas na sua aplicação. Por um lado, a variabilidade individual existente em ambas as espécies, teve como consequência uma elevada heterogeneidade no desenvolvimento das gemas terminais dos raminhos. Por outro lado, nem sempre foi fácil definir, com precisão, o vértice vegetativo dos raminhos, o que dificultou a medição do comprimento respectivo. Por outro lado, ainda, a área foliar foi apenas estimada, visto a metodologia utilizada ter sido não destrutiva, e as dimensões do pecíolo das folhas não ter permitido a sua medição directa. Para além disso, a marcação dos raminhos, com fitas coloridas, pode também não estar isenta de acções impeditivas do seu normal desenvolvimento. Finalmente, também não foi tida em consideração a acção predadora dos insectos fitófagos, cuja actividade foi,

por vezes, observada. Apesar dos problemas detectados, considera-se que os resultados obtidos reflectem o desenvolvimento característico de cada espécie.

Em ambas as espécies e durante ambas as estações de amostragem, o crescimento vegetativo teve início no outono e prolongou-se até ao verão, tendo tido uma duração de, aproximadamente, 285 dias. O período de crescimento vegetativo, idêntico ao referido por Correia *et al.* (1992), é mais longo do que o de outras espécies mediterrânicas arbustivas de maior porte (*Quercus coccifera* e *Arbutus unedo*) que, simultaneamente, apresentam taxas de crescimento mais elevadas (Pereira *et al.*, 1987). O período em que se processa o crescimento, quer do *C. salviifolius* quer do *C. ladanifer*, no qual não há limitação hídrica e/ou térmica, é o período ideal para a fixação do carbono (Mooney *et al.*, 1974; Arianoutsou-Faraggitaki & Diamantopoulos, 1985).

Em Outubro, após as primeiras chuvas, iniciou-se o desenvolvimento da gema apical acima do último par de folhas da estação de crescimento anterior, do qual resultou a emergência do primeiro par de folhas e o alongamento dos macroblastos. Após a emergência foliar apical e o início do alongamento dos macroblastos, nos quais foram produzidas novas folhas, seguiu-se o desenvolvimento das gemas axilares (em Novembro ou Dezembro, dependendo do ano), que deram origem a braquiblastos, nos quais igualmente se iniciou a produção foliar. As baixas temperaturas do inverno abrandaram o crescimento, principalmente no que se refere aos braquiblastos, não tendo, no entanto, constituído factor impeditivo do alongamento caulinar ou da expansão foliar. O mesmo padrão é referido para outras espécies mediterrânicas por Montenegro *et al.* (1979) e Boorse *et al.* (1998). Durante a primavera, quando as condições de temperatura e humidade do solo eram mais adequadas, o crescimento vegetativo tornou-se mais rápido. Com o aumento do stresse hídrico, durante o verão, o potencial hídrico foliar diminuiu acentuadamente. Para o *C. salviifolius*, o valor registado a meio do dia, diminuiu de -0,6, no inverno (Pereira, comunic. pessoal) para -1,9 MPa, em Agosto (Pereira & Gazarini, 1998). Esta diminuição, que coincidiu com um aumento marcado dos níveis da radiação solar diária, teve como consequência o abrandamento do alongamento caulinar e da expansão foliar, até à sua interrupção, durante o mês de Agosto (Baker *et al.*, 1982; Comstock & Mahall, 1985).

Não se evidenciou, em nenhuma das espécies um crescimento rítmico, com períodos de crescimento activo curtos, alternando com longos intervalos de

dormência, como o referido por Borchert (1975), para *Quercus palustris*. Para cada raminho, o padrão de crescimento seguiu a curva sigmoide clássica, referida para outras espécies mediterrânicas (Montenegro *et al.*, 1979; Gill & Mahall, 1986; Correia *et al.*, 1992; Molinas & Caritat, 1989; Oliveira *et al.*, 1994; Gratani & Crescente, 1997; Kaplan & Gutman, 1999).

Embora o crescimento vegetativo tenha sido sincronizado nas duas espécies, observaram-se diferenças, quer na quantidade de braquiblastos e folhas produzidos, quer no comprimento total dos raminhos e na área foliar final. As duas espécies diferiram também, de forma acentuada, no respeitante à contribuição relativa dos macroblastos e dos braquiblastos, para os valores finais de alongamento caulinar e de expansão foliar.

Os comprimentos máximos dos raminhos foram atingidos em Junho ou Julho, dependendo do ano. No *C. salviifolius*, o alongamento total foi de cerca de 42 cm (média dos 2 anos), dos quais 14% corresponderam ao alongamento dos macroblastos e 86% ao dos braquiblastos. No *C. ladanifer*, o valor médio do alongamento total foi aproximadamente de 22 cm, tendo a contribuição dos macroblastos sido de 42% e a dos braquiblastos de 58%. Para esta diferença de proporções contribuiu, em grande medida, a desigualdade verificada na quantidade de braquiblastos formados, que atingiu um valor médio de 13, no *C. salviifolius*, e apenas de 7, no *C. ladanifer*. Esta relação negativa entre o alongamento de macroblastos e a produção de braquiblastos foi igualmente determinada por Correia (1988). Assim, embora a taxa de alongamento dos macroblastos tenha sido maior no *C. ladanifer* ($0,03 \text{ cm dia}^{-1}$), do que no *C. salviifolius* ($0,02 \text{ cm dia}^{-1}$), o número de braquiblastos e a respectiva taxa de alongamento foram superiores no *C. salviifolius*, relativamente ao *C. ladanifer* (respectivamente, $0,13$ e $0,04 \text{ cm dia}^{-1}$), pelo que a taxa de alongamento total, do conjunto dos raminhos formados, foi bastante mais elevada no *C. salviifolius*, no qual atingiu um valor de $0,14 \text{ cm dia}^{-1}$ (média dos 2 anos), ao passo que no *C. ladanifer* esta taxa foi apenas de $0,08 \text{ cm dia}^{-1}$. Estes resultados reflectem-se nas características da copa de cada uma das espécies, densamente ramificada, no *C. salviifolius*, e com ramos mais longos e menos ramificados, no *C. ladanifer*.

A quantidade de folhas produzidas foi, em qualquer dos anos amostrados, mais elevada no *C. salviifolius* do que no *C. ladanifer*, tendo-se obtido valores de produção, respectivamente, de cerca de 100 e 62 folhas (médias dos 2 anos). A

produção total de área foliar foi, contudo, maior no *C. ladanifer*, com um valor médio de aproximadamente 146 cm², do que no *C. salviifolius*, no qual atingiu apenas cerca de um terço deste valor (43 cm²). No *C. salviifolius*, quer o número de folhas formadas, quer a expansão de área foliar foram maiores nos braquiblastos (respectivamente 80 e 53%, do total), do que nos macroblastos (20 e 47%), enquanto no *C. ladanifer* as folhas se distribuíram entre os dois tipos de raminhos de forma diferente. Nesta espécie, apesar de a proporção de folhas formadas nos braquiblastos (64% do total) ter sido igualmente superior à das formadas nos macroblastos (36%), a área foliar produzida nestes (61% do total) foi maior do que a formada naqueles (39%). Destes valores resultou que, a taxa de expansão da área foliar, no *C. salviifolius*, foi maior nos braquiblastos (0,08 cm² dia⁻¹), do que nos macroblastos (0,07 cm² dia⁻¹), enquanto no *C. ladanifer* esta taxa foi, nos braquiblastos (0,20 cm² dia⁻¹) bastante menor do que nos macroblastos (0,31 cm² dia⁻¹). Assim, embora no *C. ladanifer* as folhas se tenham formado em menor número, a taxa de expansão da área foliar total foi bastante mais elevada (0,51 cm² dia⁻¹, no *C. ladanifer*, e 0,15 cm² dia⁻¹, no *C. salviifolius*), pelo que, esta espécie produziu substancialmente mais área foliar total, por raminho.

O alongamento caulinar total, resultante da combinação do alongamento dos macroblastos e dos braquiblastos, foi máximo, em ambas as espécies e em ambos os anos, entre o início de Março e o meio de Abril. Contudo, as duas espécies diferiram na ordem de grandeza dos valores determinados. A taxa de alongamento caulinar, calculada para este período, foi de 0,63 e 0,22 cm dia⁻¹ (médias dos 2 anos), respectivamente para o *C. salviifolius* e para o *C. ladanifer*.

O período de emergência e expansão foliares máximas foi um pouco mais longo, já que teve início no inverno, prolongando-se até perto do fim da primavera. O número máximo de folhas presentes foi alcançado em Março e Abril, no *C. salviifolius* (50 a 60 folhas, correspondentes a cerca de 20 a 30 cm²), e entre Maio e Julho, no *C. ladanifer* (35 a 45 folhas, equivalentes, aproximadamente, a 80 a 100 cm²). Correia *et al.* (1992) obtiveram este máximo no período de Maio a Julho, para ambas as espécies. À semelhança do ocorrido para a taxa de alongamento caulinar, também para a taxa de expansão foliar, os máximos obtidos não foram da mesma ordem de grandeza. No entanto, para esta taxa, o *C. ladanifer*, com um máximo médio de 0,89 cm² dia⁻¹, apresentou valores muito mais elevados do que o *C. salviifolius*, cuja média não ultrapassou 0,24 cm² dia⁻¹.

A maioria das folhas (90 a 95%) persistiu até ao final de Março, em ambas as espécies. A senescência e a abscisão foliar tiveram início no mês de Março, atingiram o máximo em Abril e Maio, prolongando-se até ao final do verão. Com o aumento do stresse hídrico, no início do período seco, o potencial hídrico foliar baixou e as folhas começaram gradualmente a secar e a cair, começando pelas mais velhas (Davis *et al.*, 2002). Este padrão de comportamento foi igualmente verificado noutras espécies arbustivas perenifólias na Grécia (Diamantoglou & Mitrakos, 1981; Arianoutsou-Faraggitaki & Diamantopoulou, 1985), em Itália (Gratani & Crescente, 1997), na Califórnia (Krause & Kummerow, 1977) e no Chile, (Gilberto & Estay, 1978; Montenegro *et al.*, 1979).

A queda de folhas foi mais acentuada no *C. salviifolius*, quer no que diz respeito à duração do período de queda mais intensa, quer à quantidade de folhas caídas. Após o final de Maio, enquanto no *C. ladanifer* ainda permaneciam cerca de 65% das folhas produzidas até à data, no *C. salviifolius* restavam pouco mais de 25% (médias dos 2 anos), agrupadas na extremidade dos ramos. No final da estação de crescimento, o *C. ladanifer* conservava uma quantidade substancial de folhas (56%), enquanto no *C. salviifolius*, a proporção de queda atingiu 88%. A regulação da área foliar tem sido apontada como um importante mecanismo de adaptação às condições de secura características do verão mediterrânico (Mooney & Dunn, 1970; Mooney & Kummerow, 1971; Orshan *et al.*, 1988; Lambers *et al.*, 2000), devendo as espécies com um padrão de comportamento do tipo do observado nestas duas espécies de *Cistus*, segundo alguns autores (Mooney & Kummerow, 1971; Hoffmann & Hoffmann, 1976; Borchert, 1980; Orshan *et al.*, 1988), ser consideradas decíduas ou semi-decíduas estivais facultativas. Esta tipologia tem sido sugerida para estas espécies (Herrera, 1984; Correia *et al.*, 1992), bem como para outras do mesmo género, como o *C. albidus*, o *C. clusii*, o *C. crispus*, o *C. monspeliensis* (Correia *et al.*, 1992; Navarro & Cabezudo, 1998) e o *C. incanus* (Gratani & Bombelli, 2000).

A duração média das folhas produzidas durante o outono, foi de cerca de 150 dias, no *C. salviifolius*, e de 180 dias, no *C. ladanifer*, tendo a duração máxima sido de cerca de 210 dias. Para as produzidas durante a primavera, a duração média foi de cerca de 90 dias, no *C. salviifolius*, e de 330 dias, no *C. ladanifer*, tendo a duração máxima sido, respectivamente de 300 e 390 dias.

Visto que, as folhas que permaneceram no final da estação de crescimento em curso, para além de serem folhas de emergência tardia, caíram na primavera da estação de crescimento seguinte, a duração máxima das folhas foi, na generalidade, inferior a 1 ano. É possível que o papel das folhas de verão seja desencadear a produção das folhas de inverno, quando as condições de humidade se tornam favoráveis (Arianoutsou-Faraggitaki & Diamantopoulos, 1985). Embora de forma não muito evidente, pode considerar-se que, estas espécies de *Cistus* apresentam um certo grau de dimorfismo foliar, sendo as folhas de inverno substituídas, no verão, por folhas mais espessas e com menor área foliar (Correia, 1988; Correia *et al.*, 1992). Ambas as espécies se mantêm, assim, sempre verdes à custa da substituição sequencial das folhas por folhas novas e não através da longevidade das mesmas. Esta característica é comum a outras espécie mediterrânicas (Arianoutsou-Faraggitaki & Diamantopoulos, 1985), nomeadamente a outras espécies de *Cistus*, como o *C. incanus* (Gratani & Bombelli, 2000).

As espécies perenifólias investem uma quantidade considerável de assimilados na elaboração de folhas (Mooney & Kummerow, 1971; Fischer & Turner, 1978). Para além de terem que substituir grande parte das folhas, ao longo do ano, têm, simultaneamente que aumentar gradualmente a área foliar (Pereira *et al.*, 1987). No *C. salviifolius*, a quantidade de novas folhas, necessária para a manutenção da mesma área foliar por planta, durante a estação de crescimento, é superior à necessária no *C. ladanifer*. Contudo, dado que, na primeira espécie, a quantidade de biomassa por unidade de área foliar é bastante menor, a quantidade de carbono fixado para a produção foliar, poderá, em termos absolutos, ser inferior ao que se poderia esperar (Pereira *et al.*, 1987). Considerando que o aumento do stresse hídrico pode determinar uma diminuição na duração foliar (Fischer & Turner, 1978) a maior longevidade foliar no *C. ladanifer*, em relação ao *C. salviifolius*, poderá, assim, ser necessária para cobrir o maior dispêndio de fotossintetizados, compostos secundários e estruturais fisicamente mais resistentes, utilizados na produção foliar, rentabilizando, assim, o carbono investido e mantendo positivo o balanço de carbono (Mooney, 1981; Miller & Hajek, 1981; Comstock & Mahall, 1985; Martin & Pastor, 1988; Reich & Walters, 1992).

Apesar de ambas as espécies interromperem o crescimento, durante o verão, apresentam estratégias diferentes para evitar a secura. Enquanto o *C. salviifolius*, ao reduzir substancialmente a área foliar, apresenta um comportamento mais

aproximado das decíduas estivais facultativas, pelo menos em anos particularmente secos, o *C. ladanifer* é uma espécie mais tolerante à secura, rentabilizando o provável maior investimento foliar com a maior longevidade. Na perspectiva de a maior longevidade das folhas ser uma das estratégias adaptativas, às condições mediterrânicas, das espécies perenifólias, sobre as decíduas facultativas (Gray, 1983; Navarro & Cabezudo, 1998; Joffre *et al.*, 1999; Gratani & Bombelli, 2000), os resultados obtidos indicam que a produção foliar do *C. ladanifer* pode apresentar vantagem competitiva, em relação ao *C. salviifolius*, ao explorar de forma mais eficiente os períodos favoráveis para a fixação de carbono e armazenamento de produtos fotossintéticos para o crescimento e a reprodução (Arianoutsou & Mardiris, 1987).

As gemas florais formaram-se nos braquiblastos, tornando-se visíveis a olho nu durante o inverno, estação em que se processou o seu crescimento até à ântese, que ocorreu na primavera, com o máximo em Abril. Este evento, provavelmente desencadeado pelo fotoperíodo e pela temperatura (Mooney & Kummerow, 1981; Arroyo, 1985), bem como pelo decréscimo sazonal da disponibilidade hídrica do solo (Kummerow, 1989), coincidiu com uma elevada actividade dos insectos, o que evidencia a polinização entomófila destas espécies (Mooney & Kummerow, 1981; Brandt & Gottsberger, 1988; Abe, 2001). Seguiu-se, de imediato, a formação dos frutos, cujo desenvolvimento teve lugar em Maio e Junho, tendo a dispersão das sementes ocorrido de Julho até ao outono seguinte. A floração, a produção de frutos e a maturação destes seguiram um padrão marcadamente sazonal, que se terá relacionado com os factores climáticos e com o período óptimo para o sucesso reprodutivo (Ramírez, 2002). A produção de gemas florais, bem como a de flores e frutos, foi, contudo, bastante mais elevada no *C. salviifolius*, com uma produção (média dos 2 anos) de cerca de 12, 7 e 7, respectivamente, para os botões, as flores e os frutos, do que no *C. ladanifer*, que produziu um valor médio aproximado de 2, para qualquer dos órgãos reprodutivos. Apesar da maior produção, verificada no *C. salviifolius*, a proporção de gemas florais bem sucedidas foi bastante inferior à do *C. ladanifer*. Na primeira espécie, apenas cerca de 70% das gemas produziram flor e fruto, tendo a proporção das que originaram frutos com disseminação de sementes sido ainda menor (cerca de 65%). Na segunda espécie, todos os botões atingiram as fases de ântese floral e frutificação, tendo cerca de 98% dos frutos formados conseguido disseminar as sementes.

Apesar do padrão geral de sucessão das fenofases, característico das espécies, se ter mantido nos dois anos amostrados, verificou-se uma certa variabilidade interanual nos padrões de crescimento. Esta variabilidade pode ser explicada pela variação das condições climáticas, que se verificaram entre os anos, usuais nos climas mediterrânicos, nomeadamente no que diz respeito às flutuações da precipitação anual (Mooney & Dunn, 1970; Arianoutsou & Mardiris, 1987; Pereira *et al.*, 1987; Spiecker, 1995), o mais imprevisível dos factores dos climas mediterrânicos (Kummerow *et al.*, 1981; Kummerow, 1989). Segundo Borchert (1975) o ritmo de crescimento exógeno pode, em condições de flutuação climática, sobrepor-se ao ritmo endógeno básico. Apesar de a disponibilidade de água poder desempenhar um papel decisivo no crescimento das espécies arbustivas mediterrânicas (Arroyo, 1985; Gutiérrez, 1988; Sharp & Davies, 1989), outros factores, como a disponibilidade de nutrientes (Orshan & Diskin, 1968), a temperatura do ar e do solo e o fotoperíodo (Benacchio & Blair, 1972; Mooney & Kummerow, 1981; Weinig, 2000; Routhier & Lapointe, 2002) podem condicionar o seu ritmo biológico.

No estudo vertente, o crescimento de ambas as espécies relacionou-se com a precipitação, dependendo o princípio, quer do alongamento caulinar, quer da emergência foliar, do início do período pluvioso. Este facto indica que estas espécies exploram as reservas hídricas das camadas superiores do solo, possuindo, provavelmente, um sistema radical de distribuição superficial, como indicado para outras espécies arbustivas mediterrânicas (Mooney & Kummerow, 1981). Verificou-se, para além disso, ao contrário de Gill & Mahall (1986), que obtiveram maior produção de folhas e ramos, no ano mais seco, que tanto a produção de órgãos vegetativos (folhas e raminhos), como a de órgãos reprodutivos (flores e frutos) foi maior no primeiro ano de estudo, do que no segundo, o que se terá relacionado com a maior disponibilidade hídrica, no primeiro dos 2 anos de estudo. Os valores de precipitação, registados entre 1 de Setembro e 31 de Maio, foram de 619 mm, no primeiro ano, e de 354 mm, no segundo. As taxas de crescimento das folhas e dos raminhos foram também mais elevadas no primeiro ano do que no segundo, em ambas as espécies. Baker *et al.* (1982) obtiveram, em espécies arbustivas perenifólias da Califónia, valores de crescimento vegetativo e actividade reprodutiva mais elevados nos anos de maior precipitação. Keeley & Keeley (1988) obtiveram correlações positivas entre a quantidade de frutos produzidos e a

precipitação registada durante o período de desenvolvimento dos mesmos (a precipitação acumulada durante Abril e Maio, do estudo vertente, foi de 136 e 37 mm, respectivamente em 1994 e 1995). Estes resultados sugerem que os padrões fenológicos, das espécies em questão, são mais directamente influenciados pelas condições da estação de crescimento em curso, do que pelas das estações anteriores (Baker *et al.*, 1982).

É de realçar, ainda, que a precipitação parece ter influenciado, não só a ordem de grandeza dos valores das taxas de crescimento, como também, o ritmo sazonal, visto que ambas as espécies reagiram rapidamente à precipitação verificada durante o mês de Maio, no primeiro ano, num total de 114 mm (apenas 15 mm, no segundo ano), prolongando o crescimento máximo até mais tarde. A emergência e a expansão foliares aumentaram, de forma particularmente acentuada no mês seguinte (Junho), o que não se observou no segundo ano de estudo. Finalmente, em ambas as espécies, a proporção de folhas caídas, em relação ao total produzido, foi maior no segundo ano, do que no primeiro.

As curvas de alongamento caulinar e de expansão da área foliar, assim como a produção de flores e frutos, demonstram que tanto o crescimento vegetativo como o desenvolvimento reprodutivo ocorreram em períodos característicos e com taxas específicas para cada uma das espécies. Os períodos em que ocorreram os maiores incrementos foram semelhantes, mas as taxas de crescimento foram diferentes, diferenciando as espécies, também, na forma como efectuaram a partição do carbono.

A relação do crescimento vegetativo com a precipitação e o facto de a floração ter ocorrido em raminhos do ano e só após o período do máximo desenvolvimento vegetativo, bem como a acentuada redução da superfície assimilatória, observada em ambas as espécies durante o verão, sugerem que o crescimento dependa mais das taxas de fotossíntese da estação de crescimento em curso, do que das reservas acumuladas na estação anterior (Mooney & Kummerow, 1981; Arianoutsou-Faraggitaki & Diamantopoulos, 1985; Pereira *et al.*, 1987; Montenegro *et al.*, 1988).

4.2 BIOMASSA

4.2.1. Quantificação e variação sazonal da biomassa aérea

A biomassa aérea atingiu valores elevados, comparativamente com outras espécies mediterrânicas arbustivas (Kummerow *et al.*, 1981; Gray & Schlesinger, 1981; Tappeiner & Cernusca, 1989, 1996; Papió & Trabaud, 1991), ou mesmo arbóreas (Gracia *et al.*, 1984). Em 1994, registaram-se valores médios (médias de medições bimestrais) de 1.075 g m^{-2} , para o *C. salviifolius*, e de 1.936 g m^{-2} , para o *C. ladanifer*, enquanto em 1995 se registou uma diminuição, em ambas as espécies, tendo estes valores sido, respectivamente, de 920 e de 1.605 g m^{-2} . Papió & Trabaud (1991) referem, para *C. salviifolius*, valores de 700 a 2.400 g m^{-2} .

Os caules e ramos foram o componente predominante, constituindo em média, 78% do total, no *C. salviifolius*, e 69%, no *C. ladanifer*, seguiram-se, respectivamente para a primeira e a segunda espécie, as folhas com 16 e 26%, os frutos com 5 e 4%, e as flores com 1% (Figura 4.2.1). Papió & Trabaud (1991) obtiveram proporções de folhas de 16 a 23%, num conjunto de espécies arbustivas perenifólias, entre as quais se encontrava o *C. salviifolius* (20%).

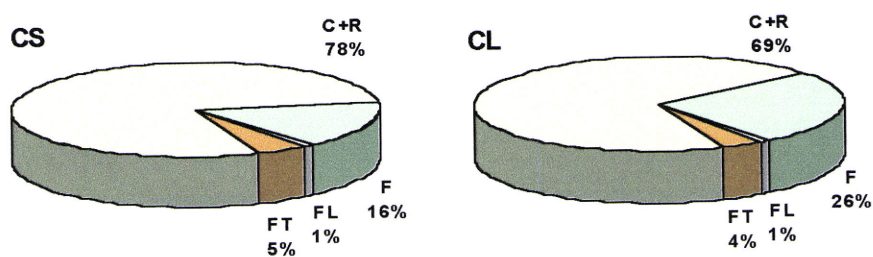


Figura 4.2.1. Proporções (%) dos diferentes componentes da biomassa aérea (caules e ramos – C+R; folhas – F; flores – FL e frutos – FT), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL). Os valores apresentados são as médias dos 2 anos de estudo.

Os componentes fotossinteticamente activos, folhas e raminhos verdes, em conjunto, atingiram, em média, proporções mais baixas no *C. salviifolius* (19% da biomassa aérea) do que no *C. ladanifer* (27%).

No *C. salviifolius*, as folhas verdes, que constituíram a quase totalidade das folhas presentes (cerca de 95%), perfizeram, em média, 163,6 g m⁻², no primeiro ano, e 139,6 g m⁻², no segundo (Quadro 4.2.1). A estes valores de biomassa foliar, corresponderam razões de peso foliar (LWR) de 0,18 e 0,17, respectivamente (Quadro 4.2.2). A área foliar foi, igualmente, mais baixa no segundo ano, tendo-se calculado índices de área foliar (LAI) médios, de 1,48 e 1,27, enquanto para a área foliar específica (SLA), as médias determinadas foram, respectivamente para o primeiro e segundo anos, de 85,1 e 80,7 cm² g⁻¹ (Quadro 4.4.2). Os valores obtidos para o LAI são semelhantes aos determinados por Gracia *et al.* (1984) para *Cistus monspeliensis* (1,57), em Espanha, e os registados para a SLA são idênticos ao indicado por Hevia *et al.* (1999) para *Nothofagus dombeyi* (75,7 cm² g⁻¹), no Chile e um pouco mais elevados do que o referido por Papatheodorou *et al.* (1998), para *Quercus coccifera*. A partir da SLA e da LWR, calcularam-se valores médios de razão de área foliar (LAR) de 16,3 e 15,5 cm² g⁻¹, respectivamente para 1994 e 1995 (Quadro 4.2.2).

Quadro 4.2.1. Valores anuais médios (g m⁻²) dos componentes da biomassa aérea (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS; ramos mortos – RM), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=6 (médias dos 6 cortes, com 3 plantas por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	FV	RV	CL+RL	FL	FT	FS	RM
CS - 1994	163,6 a (19,8)	34,6 a (7,5)	730,7 a (70,4)	9,9 a (9,6)	44,0 a (20,5)	5,3 a (2,1)	87,2 a (18,6)
CS - 1995	139,6 a (27,4)	33,9 a (12,6)	621,4 a (66,9)	4,8 a (4,0)	46,7 a (24,2)	7,7 a (3,2)	66,3 a (11,4)
CL - 1994	482,0 b (78,2)	56,8 a (12,8)	1167,1 b (68,0)	20,2 a (14,1)	75,2 a (28,7)	31,2 a (11,2)	103,3 a (31,7)
CL - 1995	380,6 b (41,5)	40,0 a (9,0)	1019,5 b (44,4)	3,0 a (1,7)	54,2 a (14,8)	21,9 a (10,6)	85,7 a (35,1)

No *C. ladanifer*, as folhas amostradas corresponderam, também, quase exclusivamente a folhas verdes (94%). Respectivamente em 1994 e 1995, a biomassa foliar média foi de 482,0 e 380,6 g m⁻² (Quadro 4.2.1) e o LAI médio de 2,56 e 2,07 (Quadro 4.2.2). Comparativamente ao *C. salviifolius*, as folhas do

C. ladanifer, não só atingiram valores mais elevados, quer em termos de massa, quer de área, como constituíram uma fracção superior da biomassa total. Assim, nesta espécie, os valores médios da LWR, 0,25 em ambos os anos, foram igualmente mais elevados (Quadro 4.2.2). Para a SLA, pelo contrário, determinaram-se valores mais baixos, com médias, respectivamente no primeiro e segundo anos, de 51,1 e 52,1 cm² g⁻¹ (Quadro 4.2.2). A LAR média, de 13,3 e 13,5 cm² g⁻¹, para além de apresentar menor variabilidade interanual no *C. ladanifer*, foi mais baixa do que na espécie anterior, porque, embora os valores de LWR tenham sido mais elevados, a diferença não foi suficiente para compensar os menores valores de SLA (Quadro 4.2.2).

Quadro 4.2.2. Valores anuais médios do índice de área foliar (LAI), área foliar específica (SLA), razão de peso foliar (LWR) e razão de área foliar (LAR), para o *C. salviifolius* (CS) e o *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=6 (médias dos 6 cortes, com 3 plantas por corte). Não foram determinadas diferenças significativas (P<0,05).

	LAI	SLA (cm ² g ⁻¹)	LWR	LAR (cm ² g ⁻¹)
CS - 1994	1,48 (0,34) a	85,1 (11,5) a	0,18 (0,03) a	16,3 (4,9) a
CS - 1995	1,27 (0,36) a	80,7 (11,7) a	0,17 (0,03) a	15,5 (4,4) a
CL - 1994	2,56 (0,56) a	51,1 (4,1) a	0,25 (0,03) a	13,3 (2,3) a
CL - 1995	2,07 (0,41) a	52,1 (6,9) a	0,25 (0,03) a	13,5 (2,9) a

A biomassa dos raminhos verdes constituiu a fracção minoritária do conjunto dos caules e ramos (médias anuais de 4 a 5%). A maior proporção deste conjunto foi, em ambas as espécies, constituída pelos caules e ramos lenhosos, que corresponderam a médias anuais de 86% do total deste componente, no *C. salviifolius* e de 89%, no *C. ladanifer*. Contudo, enquanto na primeira espécie, foram maioritariamente constituídos pelos ramos mais finos (diâmetro ≤ 3 mm) com 42%, seguindo-se os mais grossos (diâmetro ≥ 5 mm) com 33% e os intermédios (diâmetro de 3 a 5 mm) com 25%, na segunda espécie, a maior proporção foi a dos grossos com 62%, seguindo-se os médios com 23% e os finos com 15%. As proporções médias dos ramos mortos foram de 10 e 7%, respectivamente para o *C. salviifolius* e para o *C. ladanifer*. Papió & Trabaud (1991) obtiveram, em

C. salviifolius, proporções de 21% da biomassa total para os raminhos de diâmetro < 2,5 mm (16-30% para *Rosmarinus officinalis*, *Phillyrea angustifolia* e *Pistacia lentiscus*), 26% para os de diâmetro 2,5-5 mm (11-15% para as outras espécies) e 16% para os mortos (9-24% para as outras espécies).

As razões necromassa : biomassa (0,10 no *C. salviifolius* e 0,08 no *C. ladanifer*) foram inferiores às obtidas por Papió & Trabaud (1991) (0,11-0,19). Segundo estes autores, a proporção de necromassa pode depender da idade, da ocorrência de períodos críticos de stresse hídrico e da competição entre os arbustos ou entre os componentes do mesmo indivíduo. Visto que as duas espécies em estudo se encontravam em condições idênticas, os resultados obtidos resultam, provavelmente, de diferente influência genotípica.

As maiores proporções médias da biomassa aérea foram determinadas, em ambas as espécies, nos estratos inferiores da copa, diminuindo progressivamente no sentido do topo. No *C. salviifolius*, a proporção máxima foi de 30,8%, no estrato 0-10 cm, e a mínima de 2,4%, no estrato 50-60 cm, variando no *C. ladanifer*, entre um máximo de 20,7%, igualmente no estrato 0-10 cm, e um mínimo de 2,9%, no estrato 90-100 cm. Apesar desta semelhança, as espécies apresentaram algumas diferenças na distribuição vertical dos diferentes componentes da biomassa aérea. Considerou-se que a melhor forma de definir esta distribuição vertical, por componente, seria agrupar os estratos amostrados (de 10 cm) de modo a dividir as copas em três partes: terços inferior, médio e superior, correspondentes, respectivamente, aos estratos 0-20, 20-40 e 40-60 cm, no *C. salviifolius*, e 0-30, 30-70 e 70-100 cm, no *C. ladanifer*.

Verificou-se, assim, que a maior parte das folhas fotossinteticamente activas do *C. salviifolius* se encontrava no terço médio da copa, para o qual se registaram, em média, 85,9 g m⁻² (52% da biomassa foliar), correspondentes a uma LWR de 0,21 (Quadros 4.2.3 e 4.2.4). Seguiu-se o terço superior, com 45,1 g m⁻² (31%) e 0,38 e, por fim, o terço inferior, com 32,8 g m⁻² (18%) e 0,05. Papió & Trabaud (1991) determinaram, em arbustos desta espécie, o mesmo tipo de distribuição da biomassa foliar.

Quadro 4.2.3. Distribuição vertical dos valores médios (g m^{-2}) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS; ramos mortos – RM), de *C. salviifolius*, registados em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 1 planta por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).

Altura (cm)	FV	RV	CL+RL	FL	FT	FS	RM
50-60	9,4 a (1,4)	2,4 a (0,9)	2,7 a (0,9)	2,1 a (2,0)	8,7 a (4,4)	0,2 a (0,1)	1,1 a (0,6)
40-50	35,7 ab (8,5)	9,8 a (3,6)	21,7 a (3,0)	3,6 a (3,5)	20,7 a (14,9)	0,8 a (0,3)	6,1 ab (2,0)
30-40	46,6 b (10,3)	13,6 a (5,4)	90,0 b (11,0)	2,7 a (2,7)	10,3 a (6,1)	0,9 a (0,5)	14,1 b (3,1)
20-30	39,2 ab (13,1)	7,7 a (2,4)	153,3 c (17,1)	0,5 a (0,4)	3,1 a (1,0)	0,5 a (0,4)	15,2 b (2,9)
10-20	23,1 ab (8,3)	4,4 a (2,0)	214,3 d (11,0)	0,2 a (0,2)	0,8 a (0,2)	0,4 a (0,2)	11,1 b (2,2)
0-10	9,6 a (4,2)	1,8 a (0,9)	321,6 e (8,0)	0,0 a (0,0)	0,1 a (0,1)	0,3 a (0,2)	6,7 ab (2,0)

Quadro 4.2.4. Distribuição vertical dos valores médios do índice de área foliar (LAI), área foliar específica (SLA), razão de peso foliar (LWR) e razão de área foliar (LAR), de *C. salviifolius*, registados em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 1 planta por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).

Altura (cm)	LAI	SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	LWR	LAR ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
50-60	0,07 (0,02) a	63,5 (9,1) a	0,44 (0,12) a	31,3 (10,8) a
40-50	0,27 (0,08) a	67,8 (8,7) a	0,37 (0,09) a	27,5 (8,4) a
30-40	0,40 (0,11) a	77,0 (9,6) a	0,26 (0,06) ab	22,1 (6,2) a
20-30	0,38 (0,14) a	85,8 (11,4) a	0,17 (0,06) ab	16,4 (6,1) a
10-20	0,24 (0,09) a	93,0 (13,0) a	0,08 (0,03) b	8,8 (3,1) a
0-10	0,11 (0,05) a	106,6 (14,0) a	0,03 (0,01) b	3,2 (1,3) a

A variação vertical da SLA (Quadro 4.2.4) foi inversa à da LWR, tendo as médias mínimas sido registadas no topo da copa e as máximos na base (66,6, 80,8 e 97,0 cm² g⁻¹, respectivamente nos terços superior, médio e inferior). A distribuição vertical da área foliar (Quadro 4.2.4) seguiu um padrão um pouco diferente do da biomassa, visto que, embora o LAI médio mais elevado, 0,78 (53% da área foliar) se tenha determinado para o terço médio, o do terço inferior, 0,36 (24%), foi mais alto que o do terço superior, 0,34 (23%). A LAR apresentou valores médios mais elevados na zona superior da copa (28,0 cm² g⁻¹, no terço do topo), diminuindo até à base (19,0 e 5,6 cm² g⁻¹, nos terços médio e inferior, respectivamente) (Quadro 4.2.4). Dependendo esta razão, quer da SLA, quer da LWR, apresentou um padrão de variação idêntico ao da LWR, visto que, apesar da SLA aumentar no sentido inverso (do topo da copa para a base), esta variação foi compensada pelo maior aumento proporcional da LWR da base para o topo da copa, sendo a influência desta última preponderante.

No *C. ladanifer*, a predominância das folhas verdes ocorreu, à semelhança da espécie anterior, no terço médio da copa, para o qual a biomassa foliar média foi de 224,6 g m⁻² (55%), equivalente a uma LWR média de 0,45 (Quadros 4.2.5 e 4.2.6). No terço superior, a biomassa foliar média foi de cerca de metade, 117,0 g m⁻² (29%), tendo a média mais baixa, 68,5 g m⁻² (16%) sido determinada para o terço inferior; os valores de LWR correspondentes foram, respectivamente, de 0,62 e 0,11. Tal como no *C. salviifolius*, a menor SLA média, 43,6 cm g⁻¹, foi registada para as folhas do topo (Quadro 4.2.6) e a maior, 59,8 cm g⁻¹, para as da base (51,0 cm g⁻¹, nas do terço médio). A distribuição proporcional da área foliar foi semelhante à da biomassa: o LAI médio mais elevado, 1,19 (56% da área foliar) foi o do terço médio, seguindo-se o do terço superior, 0,52 (24%) e o do terço inferior, 0,41 (19%) (Quadro 4.2.6). À semelhança da espécie anterior, o maior dos valores médios, calculados para a LAR, foi o do terço superior (28,0 cm² g⁻¹), seguindo-se os dos terços médio (23,7 cm² g⁻¹) e inferior (7,1 cm² g⁻¹) (Quadro 4.2.6). Também nesta espécie, tal como na anterior, a influência da LWR na LAR se fez sentir de forma mais acentuada do que a da SLA. A distribuição da biomassa foliar é idêntica à indicada por Papió & Trabaud (1991), para *Pistacia lentiscus*.

Quadro 4.2.5. Distribuição vertical dos valores médios (g m^{-2}) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS; ramos mortos – RM), de *C. ladanifer*, registados em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 1 planta por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).

Altura (cm)	FV	RV	CL+RL	FL	FT	FS	RM
90-100	20,5 ab (4,7)	3,3 ab (1,3)	2,4 a (1,6)	1,2 a (1,0)	9,5 ab (4,8)	0,5 a (0,2)	0,4 a (0,3)
80-90	40,4 bcde (5,6)	6,4 a (1,8)	5,2 a (2,8)	1,4 a (1,0)	6,1 ab (2,0)	0,8 a (0,3)	0,5 a (0,3)
70-80	56,0 def (5,0)	6,6 a (0,8)	14,5 ab (4,1)	0,2 a (0,2)	11,8 a (4,4)	2,5 a (1,3)	1,7 a (0,8)
60-70	64,8 f (6,5)	6,9 a (1,3)	26,7 ab (5,3)	0,4 a (0,2)	9,7 ab (2,2)	3,9 a (2,0)	3,2 a (1,0)
50-60	60,8 ef (6,1)	4,4 ab (0,5)	40,1 ab (5,9)	0,2 a (0,1)	6,6 ab (1,5)	2,4 a (1,4)	7,7 a (1,6)
40-50	54,2 def (5,1)	3,5 ab (0,8)	53,3 bc (5,4)	0,3 a (0,2)	3,9 ab (1,0)	1,9 a (1,1)	8,9 a (1,2)
30-40	44,8 cdef (7,0)	4,3 ab (1,3)	80,8 cd (9,0)	0,2 a (0,1)	1,4 b (0,5)	2,6 a (1,4)	7,2 a (1,3)
20-30	36,8 bcd (4,8)	3,5 ab (1,0)	111,6 d (13,7)	0,0 a (0,0)	0,5 b (0,5)	2,1 a (1,2)	8,3 a (4,5)
10-20	25,9 bc (5,6)	2,5 ab (0,7)	155,1 e (18,7)	0,0 a (0,0)	0,2 b (0,1)	2,1 a (1,1)	11,5 a (6,2)
0-10	5,8 a (0,7)	0,3 b (0,1)	257,1 f (24,6)	0,0 a (0,0)	0,2 b (0,2)	1,6 a (1,1)	14,8 a (7,2)

Quadro 4.2.6. Distribuição vertical dos valores médios do índice de área foliar (LAI), área foliar específica (SLA), razão de peso foliar (LWR) e razão de área foliar (LAR), de *C. ladanifer*, registados em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 1 planta por corte). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).

Altura (cm)	LAI	SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	LWR	LAR ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
90-100	0,09 (0,02) ab	41,9 (3,8) a	0,57 (0,09) ab	25,3 (5,6) a
80-90	0,17 (0,03) abc	42,4 (3,8) a	0,67 (0,05) a	28,8 (4,2) a
70-80	0,25 (0,03) bc	45,0 (4,2) a	0,61 (0,06) ab	28,5 (5,2) a
60-70	0,31 (0,04) c	47,5 (4,3) a	0,57 (0,05) ab	27,9 (4,7) a
50-60	0,32 (0,06) c	51,1 (5,3) a	0,50 (0,06) ab	26,9 (5,3) a
40-50	0,29 (0,06) c	51,6 (5,7) a	0,43 (0,03) bc	22,8 (4,1) a
30-40	0,26 (0,07) bc	54,2 (6,0) a	0,32 (0,05) cd	18,4 (4,1) a
20-30	0,22 (0,05) bc	57,3 (7,9) a	0,24 (0,04) de	14,8 (3,9) ab
10-20	0,18 (0,05) abc	61,9 (9,7) a	0,14 (0,03) ef	9,3 (2,9) ab
0-10	0,04 (0,00) a	66,0 (10,6) a	0,02 (0,00) f	1,4 (0,3) b

Os raminhos verdes, à semelhança das folhas verdes, prevaleceram, em ambas as espécies, no terço médio da copa, com valores médios de 21,4 g m⁻² (53%), no *C. salviifolius*, e 19,1 g m⁻² (46%), no *C. ladanifer* (Quadros 4.2.3 e 4.2.5). O terço superior, com 12,2 g m⁻² (30%), na primeira espécie, e 16,4 g m⁻² (40%), na segunda, apresentou valores intermédios, tendo o terço inferior, em ambas as espécies, com 6,3 g m⁻² (17 e 15%, respectivamente), sido o que apresentou os valores médios mais baixos.

Os caules e ramos lenhosos predominaram na base da copa (Quadros 4.2.3 e 4.2.5), tendo-se determinado, respectivamente para os terços inferior, médio e superior, valores médios de 535,9, 243,3 e 24,4 g m⁻² (67, 30 e 3%), no *C. salviifolius*, e de 523,8, 200,9 e 22,1 g m⁻² (70, 27 e 3%), no *C. ladanifer*. Papió & Trabaud (1991) determinaram uma distribuição semelhante em várias espécies arbustivas mediterrânicas (*Cistus salviifolius*, *Rosmarinus officinalis*, *Phillyrea angustifolia* e *Pistacia lentiscus*). Encontrou-se, ainda, alguma variação na distribuição deste conjunto de componentes, segundo as classes de diâmetros consideradas. Os caules e ramos de diâmetro ≥ 5 mm distribuíram-se essencialmente pelo terço inferior da copa (94 e 86%, em média). Quanto aos de diâmetro 3-5 mm e ≤ 3 mm, embora se tenham distribuído maioritariamente pelos estratos da base da copa, os primeiros predominaram no terço inferior (64%), no *C. salviifolius*, distribuindo-se de forma homogénea pelos terços inferior e médio (44 e 48%), no *C. ladanifer*, enquanto que, com os segundos se passou a situação oposta, isto é, distribuíram-se de forma equilibrada entre os terços inferior e médio (44 e 49%), na primeira espécie, e foram mais abundantes no terço inferior (55%) da segunda (37% no terço médio).

Os órgãos reprodutivos formaram-se quase exclusivamente nos dois terços superiores da copa. No *C. salviifolius* (Quadro 4.2.3), registaram-se médias, respectivamente nos terços superior e médio, de 5,6 e 3,2 g m⁻² (62 e 35%) para as flores, e 29,4 e 13,4 g m⁻² (48 e 46%) para os frutos. No *C. ladanifer* (Quadro 4.2.5), os valores determinados para os mesmos estratos foram de 2,9 e 1,0 g m⁻² (74 e 26%), para as flores, e de 27,3 e 21,7 g m⁻² (45 e 53%), para os frutos.

As folhas senescentes, que constituíram, em média, uma pequena proporção da biomassa foliar (nunca ultrapassaram 1%, em nenhum dos estratos), apresentaram respectivamente nos terços superior, médio e inferior, valores médios

de 1,0, 1,5 e 0,7 g m⁻² (39, 45 e 16%), no *C. salviifolius*, e de 3,8, 10,8 e 5,8 g m⁻² (19, 47 e 35%), no *C. ladanifer* (Quadros 4.2.3 e 4.2.5). Para os ramos mortos, os valores mais elevados ocorreram na base da copa, tendo-se determinado, respectivamente nos terços inferior e médio, 17,9 e 29,3 g m⁻² (34 e 53%), na primeira espécie, e 34,6 e 27,0 g m⁻² (41 e 55%), na segunda (Quadros 4.2.3 e 4.2.5). A proporção determinada para o terço superior do *C. salviifolius* (13%) foi um pouco mais alta do que para o *C. ladanifer* (4%).

Registaram-se, tanto no *C. salviifolius* como no *C. ladanifer*, variações sazonais da biomassa aérea que, para alguns componentes se correlacionaram estreitamente com as variações de precipitação e temperatura.

O padrão de variação sazonal da biomassa foliar foi o mesmo em ambas as espécies (Figura 4.2.2), parecendo ter sido fortemente influenciado pela variação da precipitação (Figura 4.2.3). O aumento da biomassa foliar iniciou-se no outono, com as primeiras chuvas, e prolongou-se até ao fim do inverno e princípio da primavera, tendo os valores mais elevados sido de cerca de 220 a 240 g m⁻², no *C. salviifolius*, e de 550 a 760 g m⁻², no *C. ladanifer*. Com o início da estação seca e com a subida das temperaturas, a biomassa foliar começou a decrescer atingindo, no verão, valores de um terço a metade dos máximos. O acréscimo registado, na massa de folhas verdes, em ambas as espécies, entre Maio e Julho de 1994, ter-se-á relacionado com o aumento da disponibilidade de água no solo, devido à elevada precipitação que ocorreu em Maio (114 mm), após a sua quase ausência em Março e Abril (27 mm).

A variação da biomassa foliar reflectiu-se directamente na da LWR (Figura 4.2.4). Os valores desta razão começaram a subir com a emergência e a expansão foliares, no outono, tendo sido registados incrementos até Janeiro. Os máximos atingidos, respectivamente em 1994 e 1995, foram de 0,34 e 0,26, no *C. salviifolius*, e de 0,35 e 0,34, no *C. ladanifer*. Com o início da abscisão foliar, na primavera, estes valores começaram a diminuir, tendo-se determinado mínimos, de 0,13 e 0,06, para a primeira espécie, em Setembro de ambos os anos (com um mínimo secundário de 0,10, em Maio de 1994, devido à baixa precipitação de Março e Abril), e de 0,17 e 0,16, para a segunda espécie, em Setembro e Julho, respectivamente do primeiro e do segundo anos.

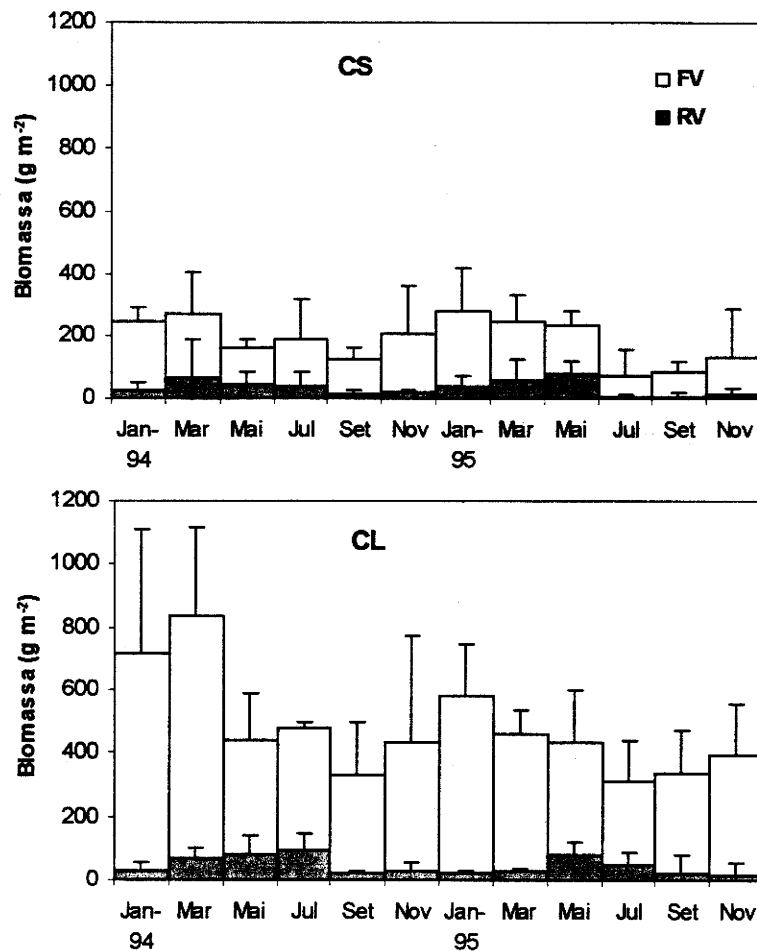


Figura 4.2.2. Variação bimestral da biomassa dos componentes fotossinteticamente activos (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3).

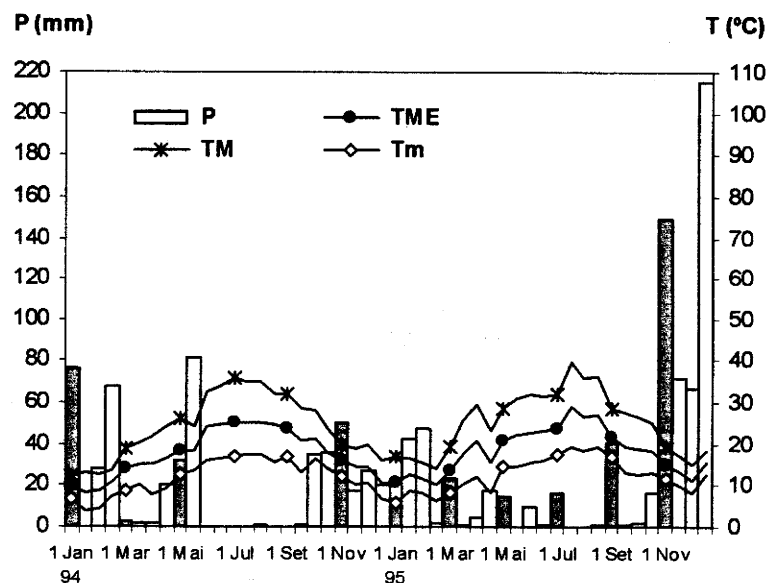


Figura 4.2.3. Variação da precipitação (P) e das temperaturas máxima (TM), média (TME) e mínima (Tm) do ar, durante o período de amostragem da biomassa. Os marcadores nas linhas e o sombreado nas barras assinalam a quinzena que antecedeu o corte.

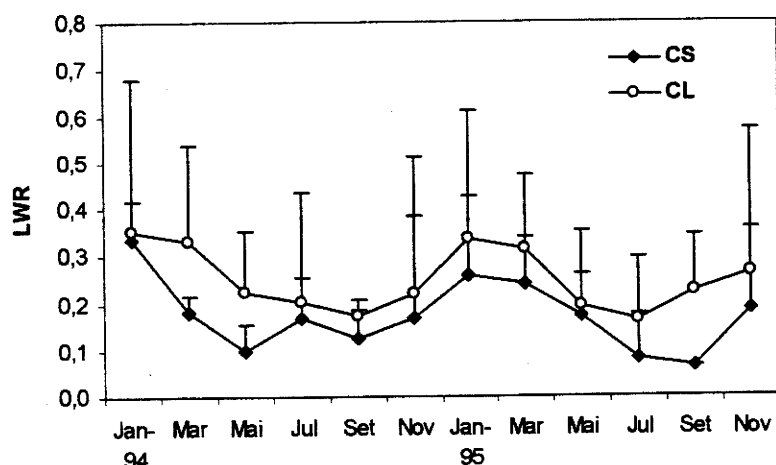


Figura 4.2.4. Variação bimestral da razão de peso foliar (LWR), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3).

A variação da área foliar, ao longo do ano, foi idêntica à da biomassa. O LAI foi máximo em Janeiro e Março, de ambos os anos, tendo-se obtido valores de 2,16 a 2,51, para o *C. salviifolius*, e de 3,00 a 4,78, para o *C. ladanifer*. Os mínimos, de 0,33 a 0,87, na primeira espécie, e de 1,00 a 1,74, na segunda, foram calculados em Julho e Setembro (Figura 4.2.5). Gazarini (1988) e Tappeiner & Cernusca (1996, 1998) determinaram valores máximos de LAI de 1,9 a 3,5 e mínimos de 1,9, em cobertos de *Rhododendron* spp. e *Vaccinium* spp., e Kruger *et al.* (1988) indicam 1,07-2,93 para árvores e arbustos esclerófilos, na África do Sul.

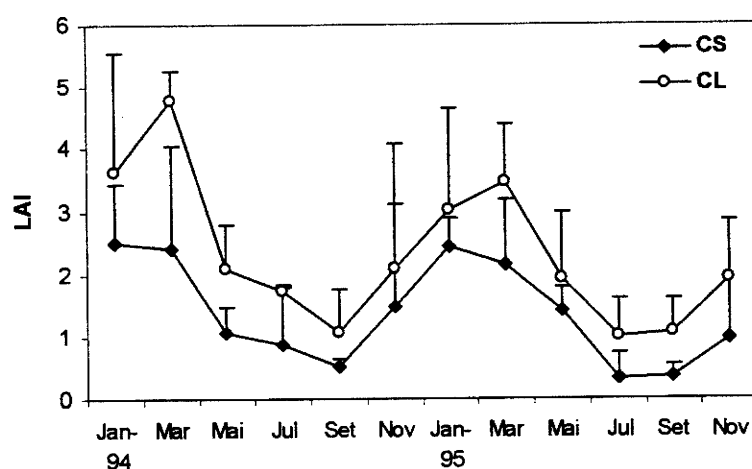


Figura 4.2.5. Variação bimestral do índice de área foliar (LAI), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3).

O padrão de variação da SLA foi idêntico nas duas espécies (Figura 4.2.6). Tal como a biomassa e a área foliares, aumentou regularmente ao longo da estação de crescimento, tendo-se obtido os valores máximos no fim do inverno e início da primavera, ao que se seguiu um decréscimo, até aos valores mínimos, no fim do verão. Respectivamente para o *C. salviifolius* e para o *C. ladanifer*, os valores mais elevados foram de cerca de 113 e 63 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$, e os mais baixos de 48 e 34 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$. Pereira *et al.* (1987) determinaram um valor de 71,6 para folhas de *C. salviifolius*, no fim da estação de crescimento.

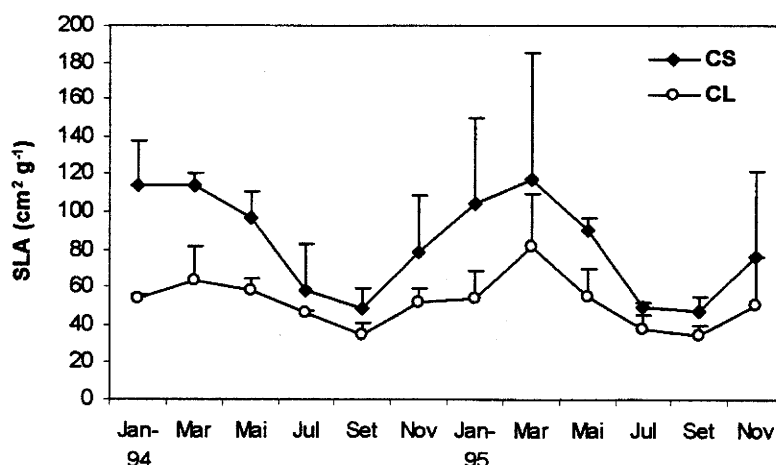


Figura 4.2.6. Variação bimestral do índice da área foliar específica (SLA), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3).

Dependendo a LAR da SLA e da LWR, o seu padrão de variação anual foi idêntico ao indicado para estes índices, parecendo ser especialmente coincidente, no *C. salviifolius*, com o da LWR e, no *C. ladanifer*, com o da SLA (Figura 4.2.7). Os máximos observaram-se no fim do inverno e início da primavera (27,8 a 38,4 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$, no *C. salviifolius*, e 21,1 a 25,3 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$, no *C. ladanifer*) e os mínimos no fim do verão (3,0 a 6,0 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$, na primeira espécie, e 6,0 a 6,2 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$, na segunda).

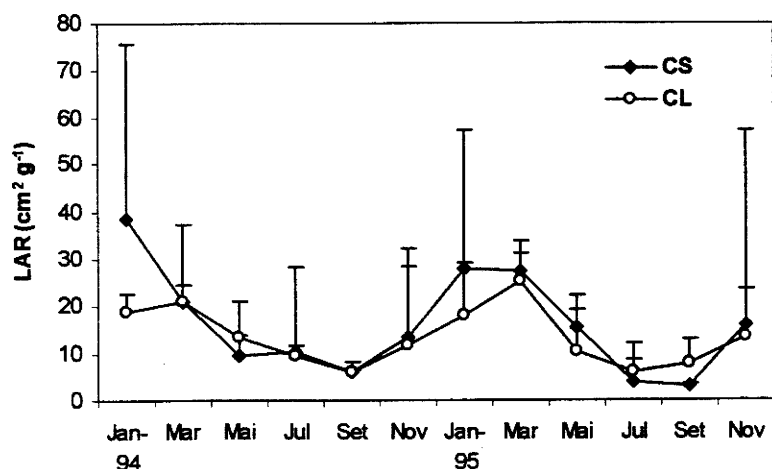


Figura 4.2.7. Variação bimestral do índice da razão de área foliar (LAR), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3).

O padrão de variação da biomassa dos raminhos verdes pareceu depender essencialmente, tal como o das folhas, do regime de pluviosidade (Figuras 4.4.2 e 4.2.3). Os valores determinados subiram com a disponibilidade de água no solo, tendo os máximos sido atingidos ao longo primavera para o *C. salviifolius*, com cerca de 60 a 80 g m⁻², e um pouco mais tarde, no fim da primavera e início do verão, para o *C. ladanifer*, com cerca de 80 a 100 g m⁻²; os mínimos registaram-se no verão e início do outono, para a primeira espécie (cerca de 5 a 15 g m⁻²), e durante o outono, para a segunda (aproximadamente 20 g m⁻²).

Não foi possível definir um padrão de variação sazonal da biomassa dos caules e ramos lenhosos, dadas as flutuações inerentes à variabilidade individual dos arbustos (Figura 4.2.8).

A época de floração teve uma duração temporal bastante limitada, tendo-se registado a ocorrência de flores apenas de Março a Maio (Figura 4.2.8), embora a presença de botões se tenha verificado desde Janeiro. Os máximos foram registados para ambas as espécies, em Março, tendo os valores, determinados no primeiro ano, sido de 57,7 g m⁻², no *C. salviifolius*, e de 87,6 g m⁻², no *C. ladanifer*, no segundo ano, ocorreu um decréscimo bastante acentuado, tendo estes valores sido, respectivamente, de 24,9 e 9,3 g m⁻². A produção de frutos verificou-se logo após a floração (Figura 4.2.8). No *C. salviifolius*, os valores mais elevados (135,5 g m⁻², em 1994, e 156,7 g m⁻², em 1995) ocorreram em Maio, enquanto no

C. ladanifer, o pico de 1994 ($173,5 \text{ g m}^{-2}$) foi registado em Julho, e o de 1995 ($105,7 \text{ g m}^{-2}$) em Maio, tal como para a espécie anterior.

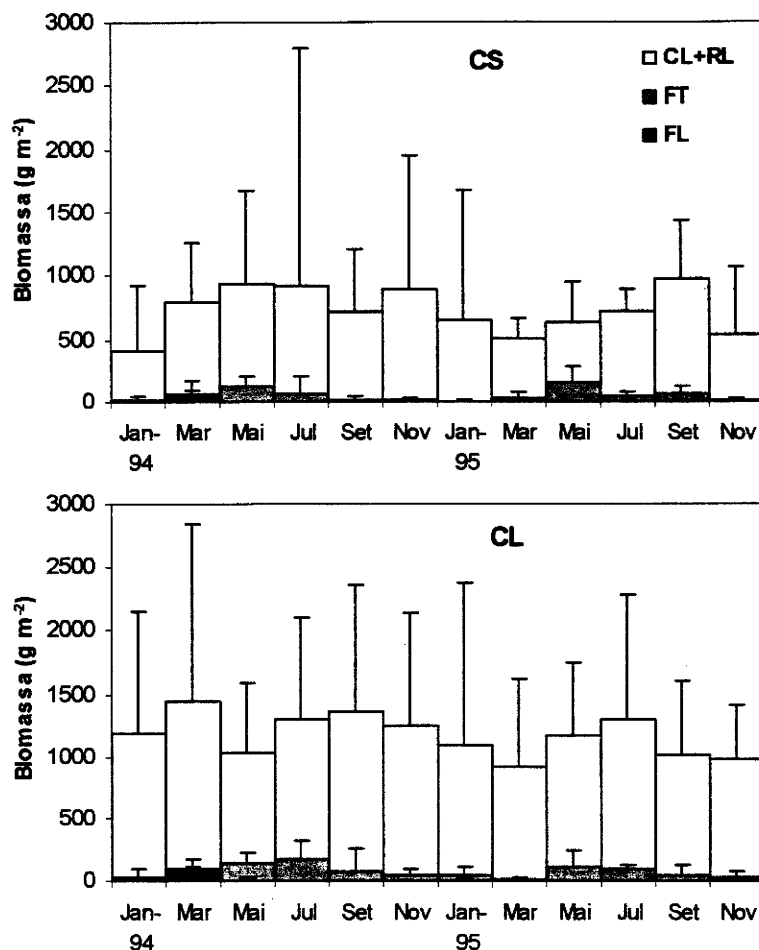


Figura 4.2.8. Variação bimestral da biomassa dos componentes fotossinteticamente inactivos (caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL e frutos – FT), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3).

Embora a senescência das folhas tenha ocorrido ao longo de todo o ano (Figura 4.2.9), os valores mais relevantes foram os que se encontraram no fim da primavera e início do verão, tendo-se calculado, cerca de 15 a 18 g m^{-2} , para o *C. salviifolius*, e de 65 a 67 g m^{-2} , para o *C. ladanifer*. No segundo ano, determinou-se para o *C. salviifolius*, um pico secundário (cerca de 17 g m^{-2}), em Setembro, provavelmente devido à elevada precipitação registada (43 mm).

Para os ramos mortos, não se determinou nenhum padrão de variação (Figura 4.2.9). No *C. salviifolius*, os valores médios variaram entre $44,1$ e $166,9 \text{ g m}^{-2}$, em

1994 e entre 34,3 e 100,6 g m^{-2} , em 1995; para o *C. ladanifer*, os limites foram de 45,6 e 255,9 g m^{-2} , no primeiro ano, e de 27,4 e 255,6 g m^{-2} , no segundo.

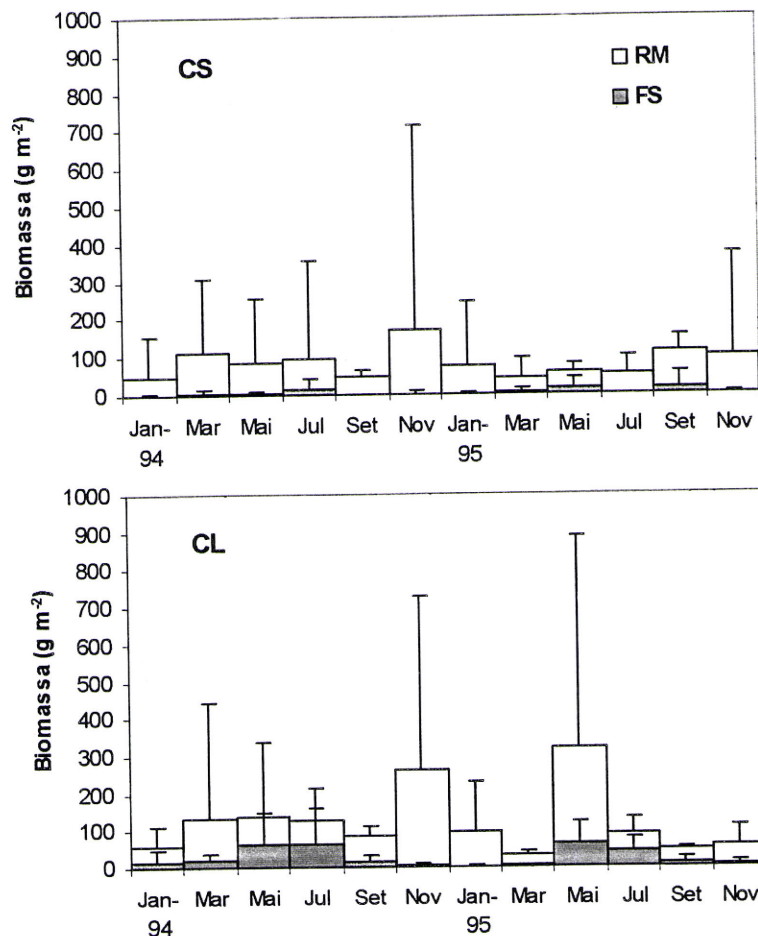


Figura 4.2.9. Variação bimestral dos componentes da necromassa (folhas senescentes – FS e ramos mortos - RM), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), em 1994 e 1995. Médias + limites superiores de confiança de 95% (n=3).

Embora os padrões médios, apresentados para a distribuição vertical dos diferentes componentes da biomassa aérea, tenham ocorrido na generalidade das datas de amostragem, em algumas épocas do ano observaram-se tendências um pouco diferentes diferentes, em qualquer das espécies, nomeadamente no referente aos parâmetros foliares.

No *C. salviifolius*, embora as proporções da biomassa das folhas fotossinteticamente activas tenham variado, em todas as estações, entre 40 e 60%, no terço médio, entre 20 e 50%, no terço superior, e entre 10 e 30%, no inferior, determinou-se um padrão sazonal de variação da distribuição vertical destas proporções (Figura 4.2.10).

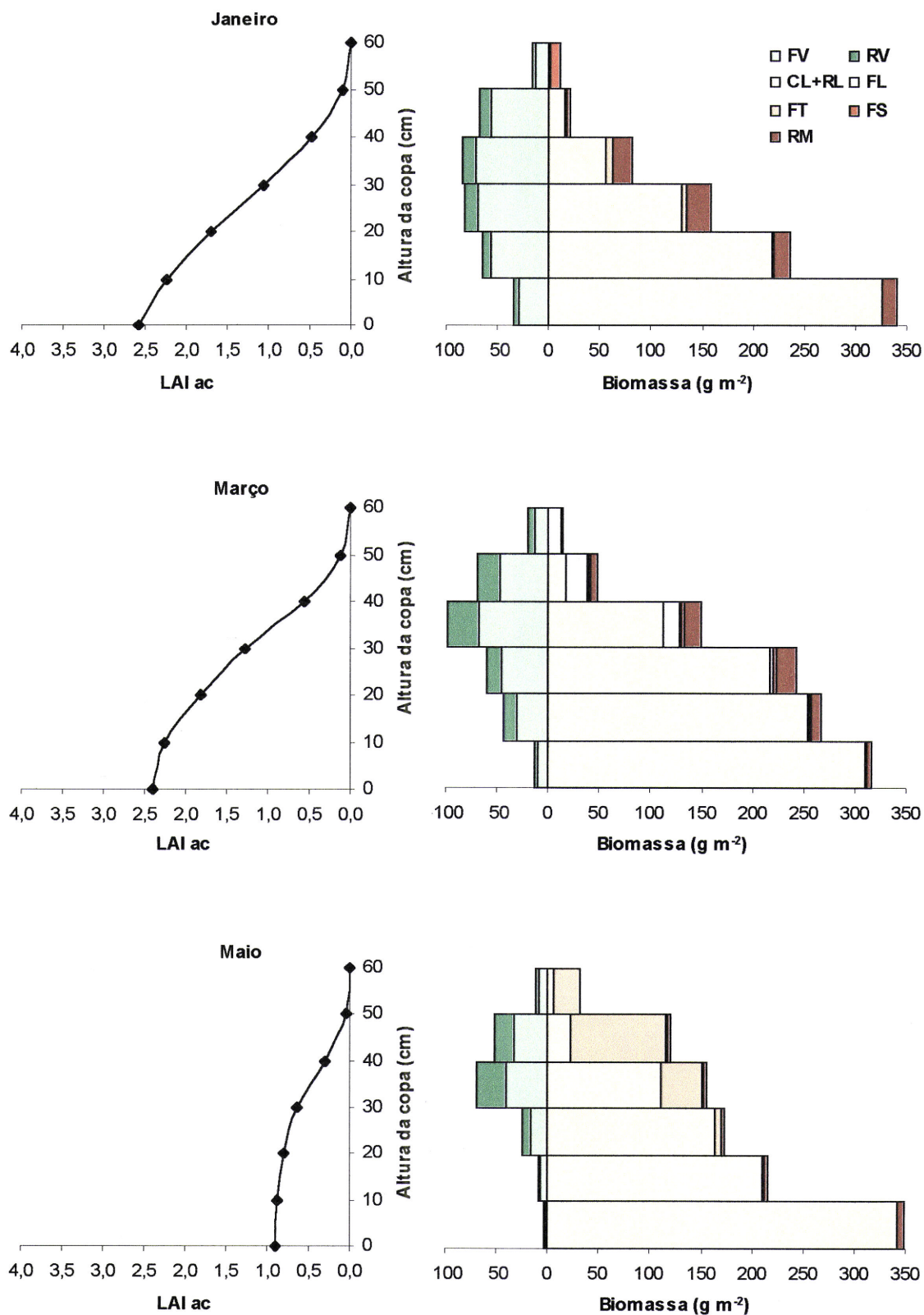


Figura 4.2.10. Variação sazonal da distribuição vertical (g m⁻²) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) e do índice de área foliar acumulado (LAI ac), do *C. salvifolius*, em 1995 (continua).

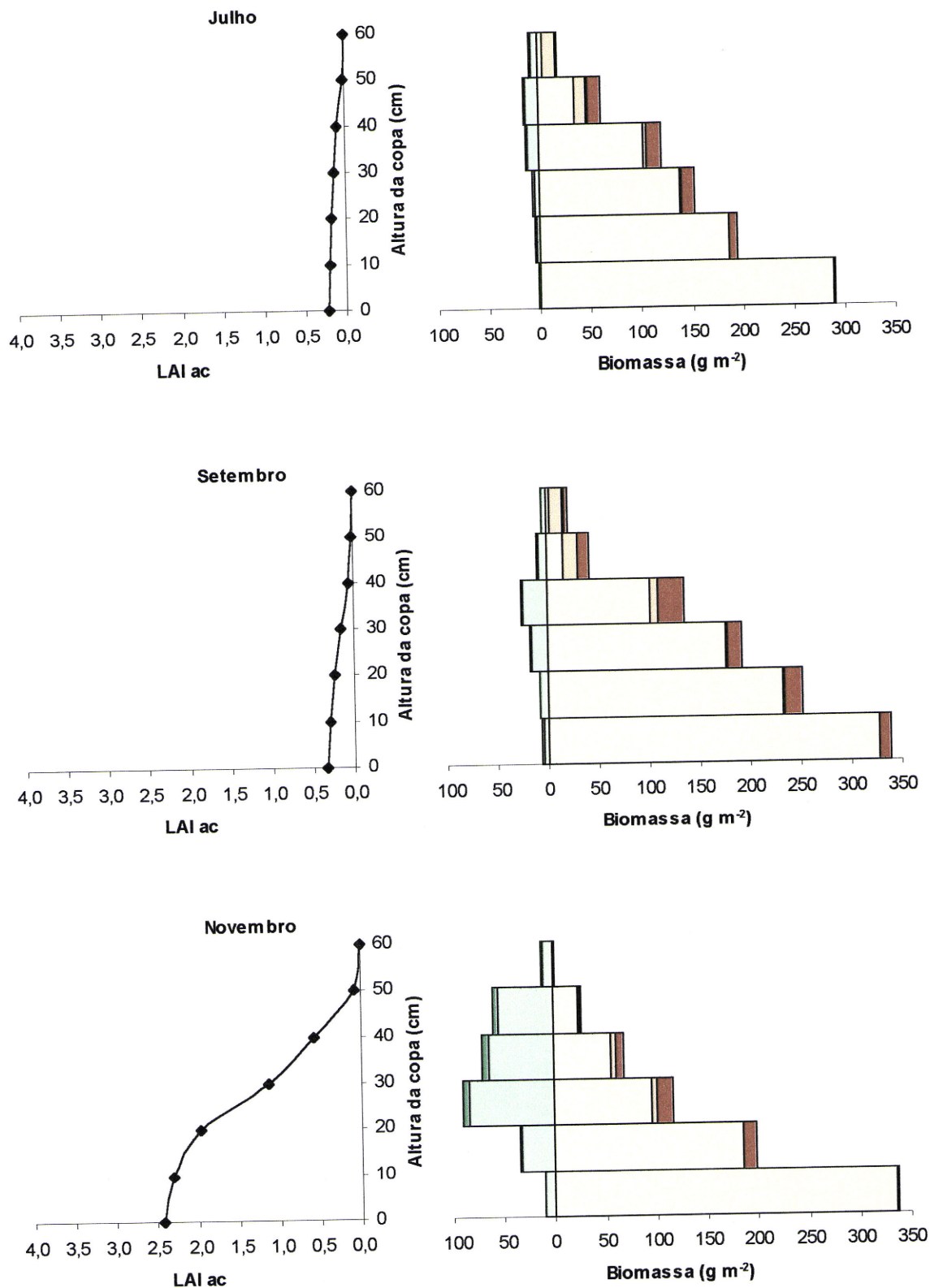


Figura 4.2.11. (continuação) Variação sazonal da distribuição vertical (g m^{-2}) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) e do índice de área foliar acumulado (LAI ac), do *C. salvifolius*, em 1995.

No outono e inverno, as proporções do terço médio eram as mais elevadas (50 a 60%) e as dos terços superior e inferior eram da mesma ordem de grandeza (20 a 30%). Ao longo da primavera e verão, verificou-se um aumento das proporções do terço superior (40 a 50%, em Maio e Julho), em detrimento do inferior (10%). Visto as folhas do topo da copa serem as mais novas, terão sido as últimas a passar pelo processo de senescência. No fim do verão, as maiores proporções voltaram a localizar-se na zona média (60%) e as proporções dos terços superior e inferior foram novamente semelhantes (20%). Esta tendência de variação, igualmente verificada para a área foliar, é também referida por Barradas & Garcia Novo (1987), para *Halimium halimifolium*. As proporções da área e da biomassa foliares relacionaram-se, contudo, de forma oposta nos terços do topo e da base. Enquanto no terço superior, a biomassa foliar apresentou sempre proporções mais elevadas do que a área, no terço inferior, verificou-se o inverso, isto é, as da área foram as mais altas. Esta inversão terá resultado das diferenças entre os valores de SLA, os quais foram mais elevados nos estratos inferiores da copa, comparativamente aos superiores (Quadro 4.2.4).

À semelhança da espécie anterior, também no *C. ladanifer* se verificou a preponderância da biomassa foliar, em todas as estações, no terço médio da copa, (50 a 60%), seguido do superior (20 a 40%) e do inferior (10 a 20%). Nesta espécie, observou-se, igualmente, a tendência para o aumento relativo da biomassa foliar do terço superior, embora menos acentuada e mais tardia, já que foi mais nítida apenas nos meses de Verão (30 a 40%, entre Julho e Setembro) (Figura 4.2.11). Este aumento ter-se-á devido, não só ao facto de as folhas do topo serem as últimas a passar pelo processo de senescência, tal como no *C. salviifolius*, mas também à maior longevidade das folhas do *C. ladanifer* (referida no cap. 4.1 Fenologia). À semelhança do *C. salviifolius*, o padrão de variação vertical da área foliar apresentou a mesma tendência que o da biomassa, isto é, no terço superior, as proporções da biomassa foliar foram superiores as da área, enquanto no terço inferior, as proporções da área foliar foram as mais altas. Esta diferença de grandeza foi, contudo, menos acentuada, no *C. ladanifer*, provavelmente porque a diferença entre a SLA dos estratos da base e do topo também foi menos pronunciada (Quadro 4.2.6).

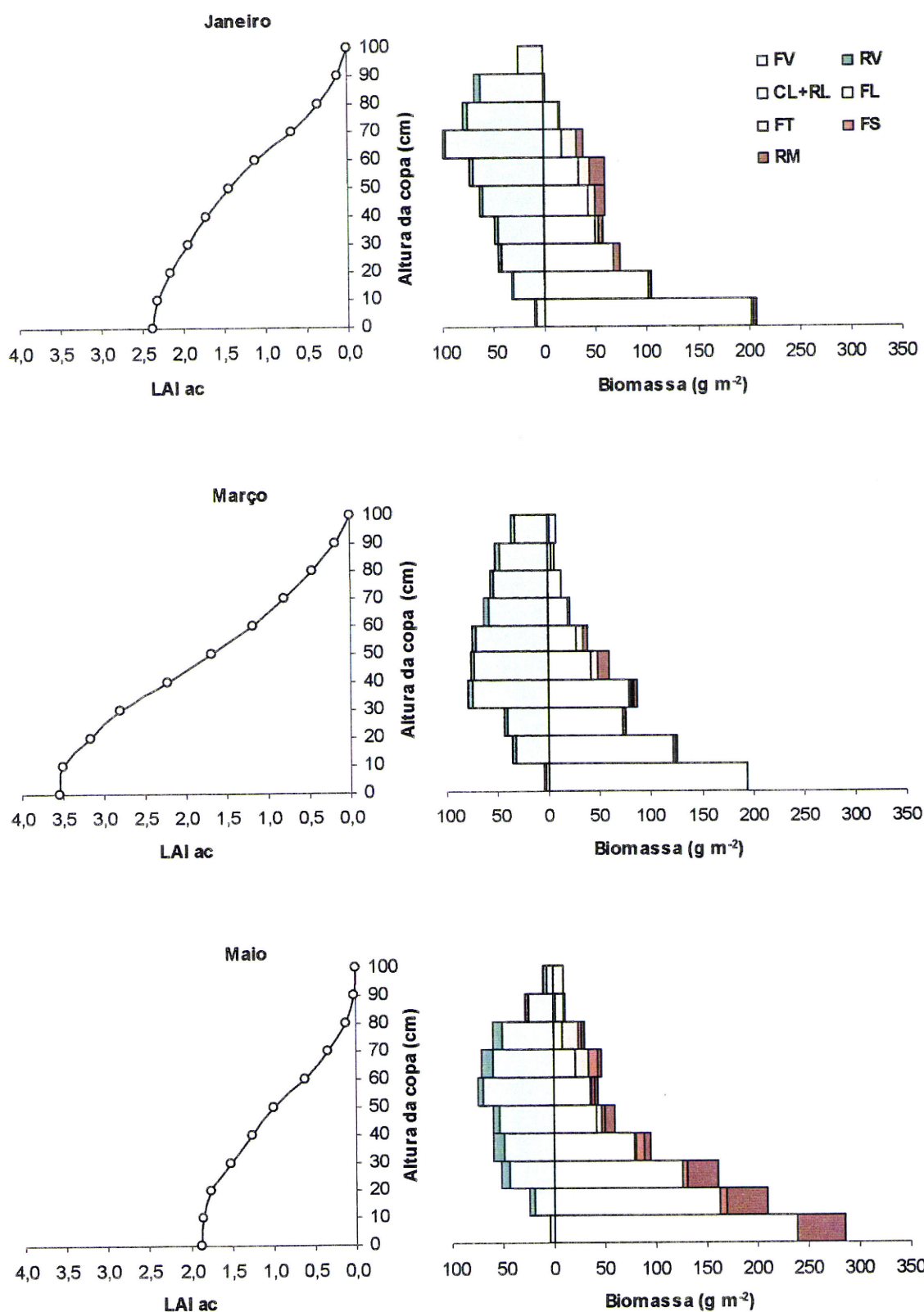


Figura 4.2.11. Variação sazonal da distribuição vertical (g m^{-2}) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) e do índice de área foliar acumulado (LAI ac), do *C. ladanifer*, em 1995 (continua).

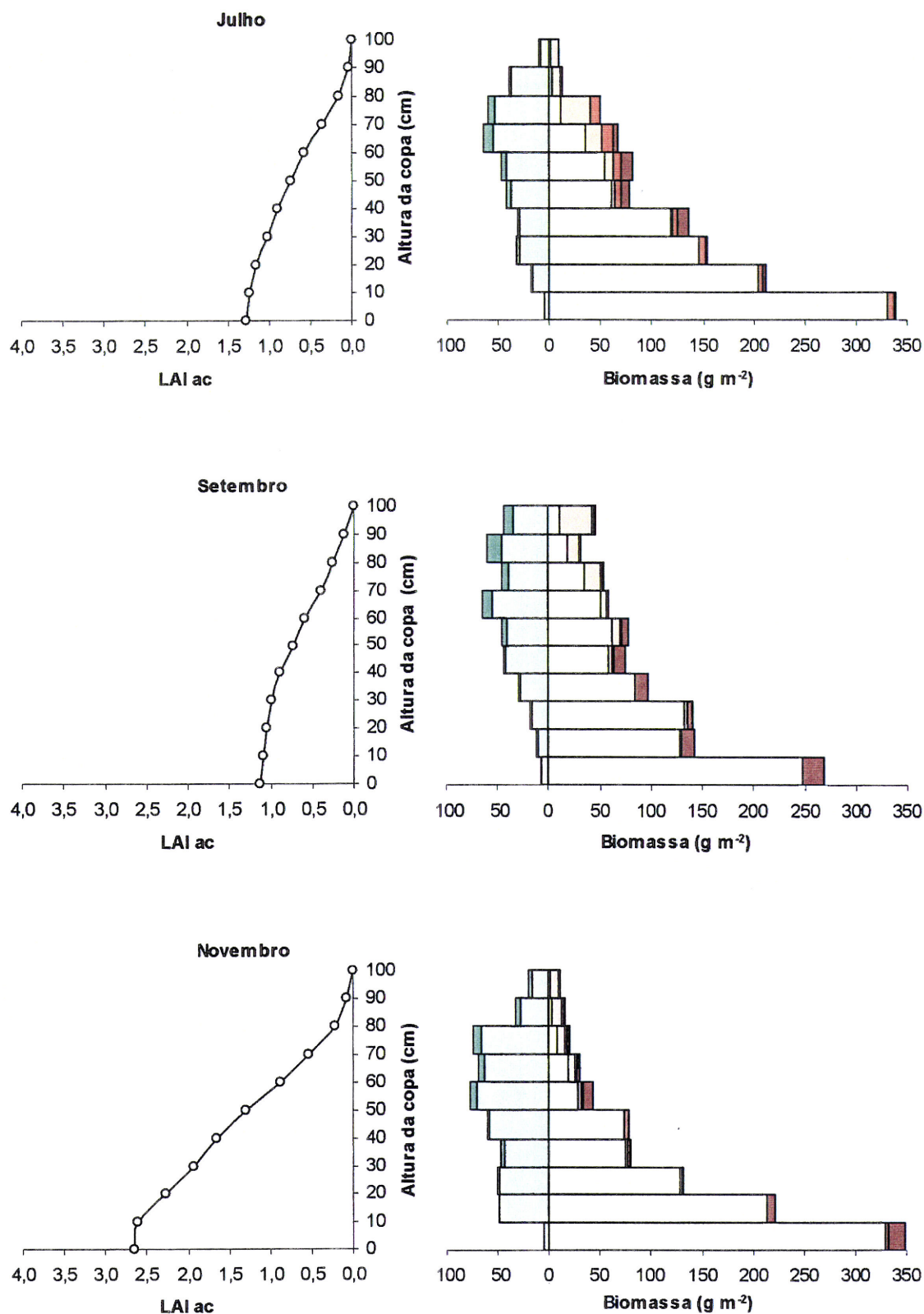


Figura 4.2.11. (continuação) Variação sazonal da distribuição vertical (g m⁻²) dos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) e do índice de área foliar acumulado (LAI ac), do *C. ladanifer*, em 1995.

Os padrões sazonais de variação da SLA, LWR e LAR foram, em qualquer dos estratos, idênticos aos determinados para a biomassa aérea total, em cada espécie.

Tal como para as folhas verdes, também para os raminhos verdes se verificou, em algumas épocas do ano, tendência para um aumento das proporções distribuídas no topo da copa. Esta tendência ocorreu, no *C. salviifolius* (Figura 4.2.10), entre Maio e Julho, tendo-se registado, para o terço superior, proporções de 35 a 45% (5 a 10%, no terço inferior). No *C. ladanifer* (Figura 4.2.11), esta tendência, à semelhança da observada nas folhas, ocorreu um pouco mais tarde, tendo-se determinado a proporção máxima, 60% (5%, no terço inferior), no mês de Setembro.

No que diz respeito a desvios sazonais aos padrões médios referidos para os caules e ramos lenhosos, para além das variações inerentes à variabilidade dos indivíduos, pareceu haver, no *C. ladanifer*, uma tendência, não identificada no *C. salviifolius*, para o aumento proporcional deste componente (principalmente dos raminhos finos e de diâmetro intermédio) nos terços médio (35 a 45%) e superior (25%) da copa, no mês de Setembro, provavelmente devido à lenhificação dos novos lançamentos (Figuras 4.2.10 e 4.2.11).

Quanto aos órgãos reprodutivos, apenas nos frutos se verificou alguma variabilidade temporal, comparativamente com o padrão de distribuição vertical médio. O decréscimo da sua biomassa, de Setembro a Março, decorrente da maturação e deiscência, foi mais acentuado no terço superior do que no terço médio, em ambas as espécies, provavelmente porque, localizando-se no topo da copa, estavam mais expostos ao impacto da precipitação, o que terá facilitado a sua queda (Figuras 4.2.10 e 4.2.11).

4.2.2. Razão biomassa radical:biomassa aérea

A biomassa total, assim como a biomassa aérea ou radical, embora inferior à indicada para espécies mediterrânicas arbóreas (Lledó *et al.*, 1992; Canadell *et al.*, 1999; Ibáñez *et al.*, 1999), foi elevada em comparação com outras espécies mediterrânicas arbustivas (Kummerow, 1981b; Merino & Martin-Vicente, 1981;

Kummerow & Wright, 1988; Lledó *et al.*, 1992). Os valores respeitantes ao *C. salviifolius* foram, contudo, inferiores aos obtidos para o *C. ladanifer*.

A biomassa total média foi de 2.344 g m⁻², para o *C. salviifolius*, e de 3.179 g m⁻² para o *C. ladanifer*. A biomassa aérea atingiu valores, respectivamente, de 1.371 e 1.823 g m⁻², correspondentes a 59 e 57% da biomassa total. Quanto à biomassa subterrânea, há que ter em conta que as raízes abaixo de 50 cm de profundidade e, lateralmente, para além de 150 cm de distância do caule principal não foram quantificadas. Para além disso, parte das raízes finas poderá não ter sido colhida, durante a amostragem. Assim, pode-se apenas afirmar que a massa de raízes foi de, pelo menos, 973 g m⁻², para o *C. salviifolius*, e 1.356 g m⁻², para o *C. ladanifer*, equivalendo estes valores a 41 e 43% da biomassa total (Quadro 4.2.7).

Quadro 4.2.7. Valores médios (g m⁻²) da biomassa aérea (BA), subterrânea (BS) e total (BT) e da razão biomassa subterrânea:biomassa aérea (BS:BA), de *C. salviifolius* (CS) e de *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=3. Não foram determinadas diferenças significativas (P<0,05).

	CS	CL
BA	1371 (220) a	1823 (168) a
BS	973 (197) a	1356 (23) a
BT	2344 (416) a	3179 (188) a
BS:BA	0,7 (0,0) a	0,8 (0,1) a

Os valores da razão biomassa subterrânea:biomassa aérea (BS:BA) foram de 0,7, no *C. salviifolius* e 0,8, no *C. ladanifer*. Os valores inferiores a 1, obtidos em ambas as espécies estão em concordância com os estudos de Kummerow (1981a), Kummerow *et al.* (1981) e Kummerow & Wright (1988), segundo os quais os sistemas radicais das plantas de regiões áridas não têm, obrigatoriamente, que ser muito desenvolvidos. Estes autores referem razões BS:BA de 0,3 a 0,9, para comunidades arbustivas do Chile e Califórnia. As razões obtidas no presente estudo poderão, contudo, ser mais elevadas visto a biomassa radical ter, provavelmente, sido subestimada. Os valores obtidos só poderão, para além disso, ser considerados válidos para a estação em que foi efectuada a amostragem visto, à semelhança de outras espécies mediterrânicas (Escarré *et al.*, 1984a), existirem

variações sazonais, tanto nos valores da biomassa aérea, como nos da biomassa radical, particularmente no que se refere às raízes finas. Se, por exemplo, as razões forem calculadas a partir dos mesmos valores de biomassa radical e dos valores de biomassa aérea determinados em Março do ano anterior (1995), obtêm-se valores de 1,2, para o *C. salviifolius* e de 1,0, para o *C. ladanifer*. Escarré *et al.* (1984a) obtiveram razões de cerca de 1, a partir da biomassa radical de *Quercus ilex*, até 40 cm de profundidade.

As duas espécies diferiram no respeitante à proporção das raízes, segundo as classes de diâmetro consideradas (Quadro 4.2.8). No *C. salviifolius*, as raízes finas (de diâmetro igual ou inferior a 2 mm) e as raízes grossas (de diâmetro igual ou superior a 5 mm), com massas médias, respectivamente, de 354 e 351 g m⁻², foram os principais componentes, contribuindo ambas com proporções de 36% da biomassa radical. As raízes de diâmetro intermédio (2 a 5 mm), com 268 g m⁻², foram as que atingiram menor proporção (28%). No *C. ladanifer*, as raízes mais grossas, com uma massa média de 520 g m⁻² foram o componente predominante, tendo constituído 38% da biomassa radical; os valores médios determinados para a massa das raízes finas e de diâmetro intermédio, respectivamente 414 e 422 g m⁻², corresponderam a uma proporção de 31%. Nos estudos que realizaram em comunidades arbustivas mediterrânicas da Califórnia, Kummerow & Wright (1988) também verificaram predominância das raízes mais grossas. Contudo, as proporções indicadas por estes autores (19% para as raízes de diâmetro < 0,25 mm, 5% para as diâmetro 0,25-0,5 mm e 76% para as de diâmetro > 0,5 mm) são bastante diferentes das obtidas para as espécies de *Cistus* em apreço.

Quadro 4.2.8. Valores médios da biomassa radical (g m⁻²) de *C. salviifolius* (CS) e de *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=3. Não foram determinadas diferenças significativas (P<0,05).

	CS	CL
Raízes<2 mm	354 (81) a	414 (38) a
Raízes 2-5 mm	268 (50) a	422 (6) a
Raízes>5 mm	351 (77) a	520 (66) a

A distribuição horizontal da biomassa radical, nas zonas consideradas (zona A - uma coluna quadrangular, de 50 cm de lado, centrada no caule principal do arbusto, até 50 cm de profundidade ; zona B - zona circundante à zona A, até ao limite de projecção vertical da copa, até à mesma profundidade; zona C - zona exterior à área de projecção vertical da copa, até 150 cm de distância do caule principal, também com a mesma profundidade) foi semelhante nas duas espécies (Figura 4.2.12).

Determinaram-se, respectivamente para o *C. salviifolius* e para o *C. ladanifer*, na zona A, 39 e 40% de raízes finas, 58 e 46% de raízes de diâmetro médio e 51 e 64% de raízes grossas. Na zona B, obtiveram-se, respectivamente para a primeira e para a segunda espécie, 54 e 53% de raízes finas, 35 e 49%, de raízes médias e 29 e 31% de raízes grossas. Na zona C, determinaram-se, respectivamente, para as raízes finas, médias e grossas, 7, 7 e 20%, no *C. salviifolius*, e 7, 5 e 5%, no *C. ladanifer*. Verificou-se, assim, que a maior parte da biomassa radical ocorria na área correspondente à projecção vertical da copa (48 e 51% do total), diminuindo progressivamente com a distância ao caule principal.

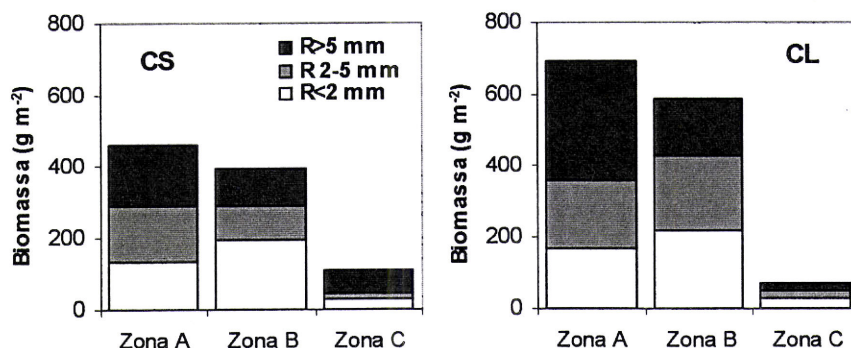


Figura 4.2.12. Distribuição dos componentes da biomassa radical até à profundidade de 50 cm (raízes ≤ 2 mm – $R_{\leq 2}$ mm; raízes de 2 a 5 mm – R_{2-5} mm; raízes ≥ 5 mm – $R_{\geq 5}$ mm), pelas zonas estudadas (A, B e C – ver texto), do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL).

4.2.3 Quantificação da folhada e padrões de queda

Os valores da massa anual de folhada (média dos 2 anos) foram de cerca $360 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, para o *C. salviifolius* e $450 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, para o *C. ladanifer*.

Em qualquer dos anos de estudo, a massa de folhada atingiu valores substancialmente mais elevados no *C. ladanifer* do que no *C. salviifolius*, não se tendo, contudo, verificado diferenças significativas entre as espécies. No primeiro dos 2 anos de estudo, a produção anual média foi de 378,7 g m⁻², para o *C. salviifolius*, e de 443,5 g m⁻², para o *C. ladanifer* (Quadro 4.2.9). No segundo ano, ocorreu uma ligeira diminuição na primeira espécie, 334,6 g m⁻², e um aumento na segunda, 459,1 g m⁻². Não se verificaram, contudo, diferenças significativas entre a produção dos 2 anos, em qualquer das espécies. Estes valores são da mesma ordem de grandeza dos obtidos, para comunidades arbustivas mediterrânicas, em França, na Califórnia e na Austrália, por Gray & Schlesinger (1981), e para comunidades arbóreas de *Quercus ilex*, em Espanha, por Rodà *et al.* (1999), respectivamente 384 e 395 g m⁻² ano⁻¹. Os valores determinados para o *C. ladanifer* são, contudo, um pouco superiores aos apresentados por Marquez *et al.* (1989) e Núñez-Olivera *et al.* (1993) para a mesma espécie (359 g m⁻² ano⁻¹).

Quadro 4.2.9. Massa anual de folhada e dos seus componentes (g m⁻²), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=20. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	Folhas	Ramos	Flores	Frutos	Total
CS - 1994	254,2 a (16,67)	9,9 a (1,02)	59,4 a (4,32)	55,2 a (4,03)	378,7 ab (22,33)
CS - 1995	230,4 a (12,54)	16,1 b (1,45)	40,4 a (3,42)	47,8 ac (3,60)	334,6 ab (16,39)
CL - 1994	387,3 b (30,15)	9,4 a (1,38)	24,4 b (2,44)	22,4 b (2,55)	443,5 b (34,85)
CL - 1995	392,2 b (28,41)	15,9 b (2,17)	5,9 c (1,02)	45,1 c (5,75)	459,1 b (33,94)

As folhas foram, em ambas as espécies, o componente predominante da folhada (Figura 4.2.13). No *C. salviifolius* constituíram 68% do total, tendo quer as flores, quer os frutos, contribuído com uma proporção anual média de 14%, enquanto a dos ramos foi apenas de 4%. No *C. ladanifer*, a proporção média das folhas foi de 87% do total, seguindo-se os frutos com 7%, enquanto quer os ramos, quer as flores constituíram apenas 3% do total. Estas proporções são idênticas às observadas por outros autores para comunidades perenifólias arbustivas (Arianoutsou, 1989; Lavado *et al.*, 1989; Marquez *et al.*, 1989; Núñez-Olivera *et al.*, 1993).

Tal como a massa total de folhada, também a das folhas atingiu no *C. ladanifer* valores significativamente superiores à do *C. salviifolius*, tendo-se determinado, respectivamente em 1994 e 1995, médias de 387,3 e 392,2 g m⁻², na primeira espécie, e de 254,2 e 230,4 g m⁻², na segunda (Quadro 4.2.9). Não se verificaram, contudo, diferenças significativas entre os dois anos, em nenhuma das espécies. Marquez *et al.* (1988) obtiveram, para populações de *C. ladanifer* com 10 e 20 anos, valores um pouco mais baixos (respectivamente, 325 e 286 g m⁻²) do que os determinados no presente estudo, para a mesma espécie.

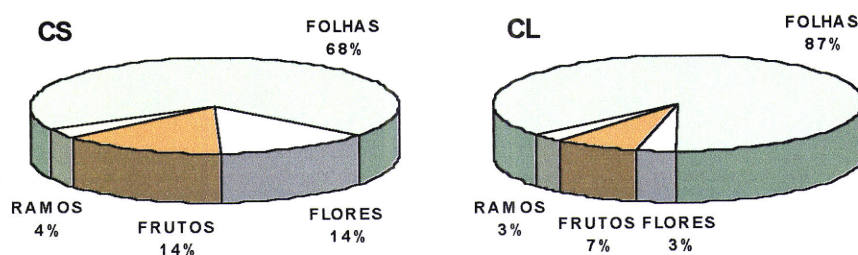


Figura 4.2.13. Proporção anual (média dos 2 anos amostrados – 1994 e 1995) dos diferentes componentes da folhada (%) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

A massa dos outros componentes da folhada foi, em cada espécie, da mesma ordem de grandeza, nos 2 anos de estudo. Contudo, ao contrário do que aconteceu com a massa de folhas, a dos restantes componentes foi mais elevada no *C. salviifolius* (a média dos 2 anos foi de 114,3±5,3 g m⁻²) do que no *C. ladanifer* (61,5±4,5 g m⁻²).

No *C. salviifolius*, as maiores proporções dos resíduos não foliares corresponderam, em ambos os anos considerados, às flores (48 e 39% do total) e às cápsulas (44 e 46% do total). Apesar da massa destes componentes ter diminuído no segundo ano, não se encontraram diferenças significativas entre os dois anos. O mesmo não aconteceu para os ramos, que foram o componente que menos contribuiu para o total (8 e 15%). No *C. ladanifer*, as flores e as cápsulas foram também os principais componentes dos resíduos não foliares. Determinaram-se, contudo, diferenças significativas entre os 2 anos, já que, enquanto a proporção de flores diminuiu acentuadamente no segundo ano (de 43 para 9% do total dos resíduos não foliares), a de cápsulas sofreu um incremento (de 40 para 67%). As proporções de ramos (17 e 24%, respectivamente em 1994 e 1995) foram superiores às calculadas para o *C. salviifolius*. Em comparação com outros valores

encontrados para a mesma espécie (Núñez-Olivera *et al.*, 1993), determinaram-se valores mais baixos para a produções de flores e, pelo contrário, mais altos para a de cápsulas e ramos, o que se poderá dever a diferentes graus de maturidade das formações estudadas.

A queda de folhada foi marcadamente sazonal, apresentando ambas as espécies um pico de queda na primavera e início do verão, antes da secura estival, e uma acentuada redução nos meses de outono e inverno. Todos os componentes da folhada variaram ao longo do tempo, correlacionando-se a sua produção com a sucessão de fenofases, em cada uma das espécies.

O padrão de queda das folhas (Figura 4.2.14) ajustou-se, em ambas as espécies, ao da folhada total, correspondendo as folhas caídas nos meses de Março, Abril, Maio e Junho, a cerca de 70 e 80% do total, respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*.

No primeiro ano, no entanto, a produção de folhas distribuiu-se um pouco irregularmente, principalmente no *C. salviifolius*, prolongando-se a queda até ao início de Agosto, provavelmente devido à irregularidade da precipitação, nomeadamente à baixa quantidade ocorrida em Março (4,7 mm) e à elevada quantidade ocorrida em Maio (113,7 mm). No segundo ano de estudo, porém, o pico de queda concentrou-se nos meses de Abril e Maio e na primeira quinzena de Junho, tendo-se observado os valores máximos no mês de Maio, em ambas as espécies (Figuras 4.2.14 e 4.2.15).

Para além das folhas, os únicos componentes que apresentaram padrões temporais de queda definidos foram as flores (Figura 4.2.16). Verificou-se que as duas espécies floriram de Março a Maio, tendo-se registado queda de flores quase exclusivamente nestes meses. A produção de cápsulas (Figura 4.2.16) variou ao longo do ano, tendo os picos de queda sido observados entre Maio e Junho, em qualquer dos anos. Para o *C. salviifolius*, contudo, verificaram-se picos secundários em Agosto, de 1994 e em Novembro, de 1995, enquanto para o *C. ladanifer* o mesmo ocorreu no mês de Dezembro de ambos os anos. A irregularidade observada na queda das cápsulas, ocorreu igualmente, mas de forma ainda mais acentuada, na queda dos ramos (Figura 4.2.16).

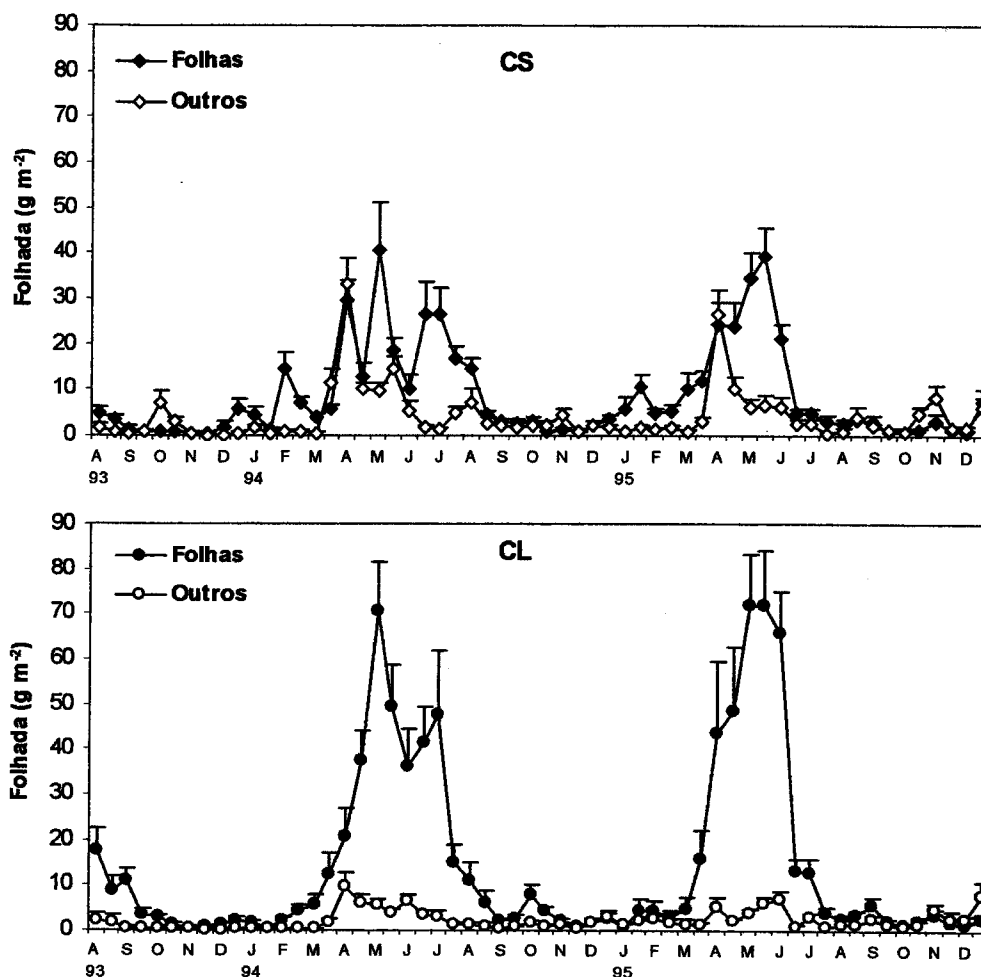


Figura 4.2.14. Variação quinzenal da massa de folhas e outros componentes da folhada (g m^{-2}) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Médias + limites superiores de confiança e 95% ($n=20$).

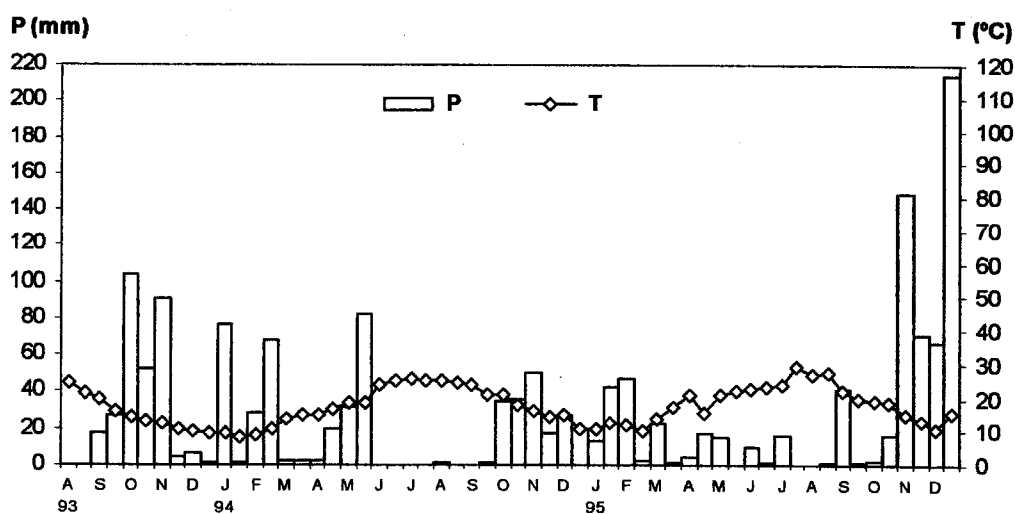


Figura 4.2.15. Variação quinzenal da precipitação (P) e da temperatura média do ar (T), durante o período de amostragem da folhada.

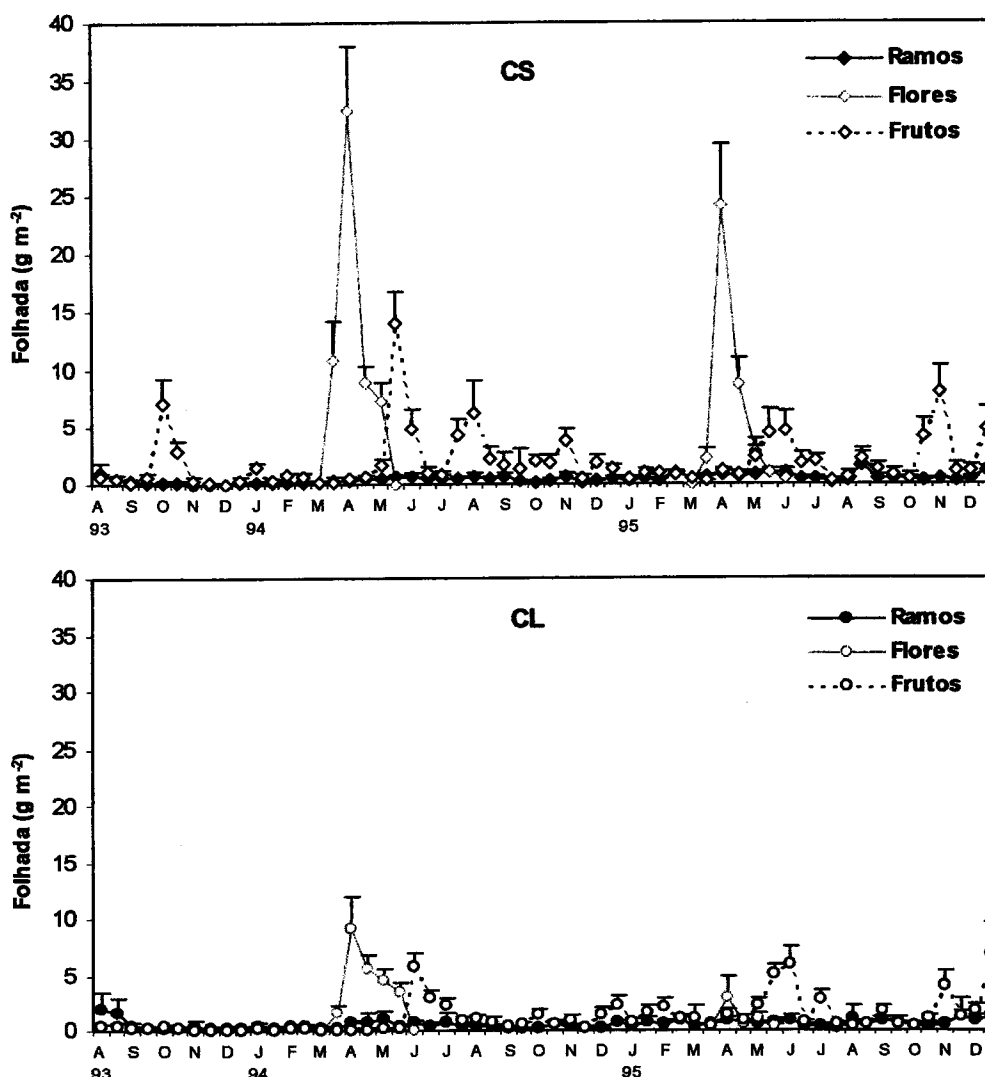


Figura 4.2.16. Variação quinzenal da massa de resíduos não foliares (ramos, flores e frutos) da folhada (g m^{-2}) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Médias + limites superiores de confiança e 95% ($n=20$).

4.2.4 Produção primária líquida

A biomassa aérea total do *C. ladanifer* (1.525 g m^{-2}) foi 1,5 vezes superior à do *C. salviifolius* (1.009 g m^{-2}), tendo a quantidade anual de folhada sido igualmente um pouco mais elevada na primeira (434 g m^{-2}) do que na segunda (346 g m^{-2}). Os resultados mostraram ainda que quer a produção total de biomassa aérea, quer a acumulação líquida de biomassa, foram também mais elevadas (2,2 e 2,7 vezes) no *C. ladanifer* (1.038 e 980 g m^{-2}) do que no *C. salviifolius* (471 e 367 g m^{-2}) (Quadro 4.2.10). Os valores obtidos enquadram-se nos intervalos indicados por Kummerow

et al. (1981), para comunidades de arbustivas perenifólias mediterrânicas, no Chile e Califórnia (1.200-2.800 e 450-700 g m⁻², respectivamente para a biomassa total e para a acumulação líquida), assim como no indicado por Gray (1983) para a acumulação (1.056 g m⁻²) no mesmo tipo de comunidades. Comparativamente com os valores apresentados por Gray & Schlesinger (1981) e Gray (1983) para a biomassa total do mesmo tipo de comunidades, na Califórnia (1.400-3.146 e 7.705 g m⁻², respectivamente) podem, contudo, ser considerados baixos, resultando esta diferença essencialmente das quantidades de caules e ramos lenhosos.

Quadro 4.2.10. Biomassa total (BT) (g m⁻²), produção total de biomassa (PTB), acumulação líquida de biomassa (ALB), queda de folhada (QF) e produção primária líquida (PPL) (g m⁻² ano⁻¹), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), de Set.-99 a Set.-00. Os valores representam a média (erro padrão), para n=3 (biomassa) e n=12 (folhada). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	BT	PTB	ALB	QF	PPL
	g m ⁻²	g m ⁻² ano ⁻¹			
CS	1009 a (156)	471 a (182)	367 a (146)	346 a (15)	713 a (146)
CL	1525 a (12)	1038 a (138)	980 b (86)	434 a (48)	1414 b (86)

Os valores obtidos para a acumulação líquida de biomassa e para a queda de folhada permitiram estimar a produção primária líquida (PPL). De acordo com o esperado, a PPL determinada foi maior (2,0 vezes) para o *C. ladanifer* (1.414 g m⁻²) do que para o *C. salviifolius* (713 g m⁻²). Gray & Schlesinger (1981) referem um intervalo de valores mais baixos (362 a 850 g m⁻²), para espécies arbustivas mediterrânicas, enquanto Escarré *et al.* (1984a) indicam um valor de 930 g m⁻², para *Quercus ilex*. Estas diferenças poderão, contudo, ser parcialmente devidas a diferentes estádios de maturação das formações, visto a PPL ser geralmente mais elevada nos estádios iniciais do desenvolvimento, diminuindo nos estádios posteriores até valores bastante baixos, nas formações mais velhas (Escarré *et al.*, 1984a; Alldredge *et al.*, 2001).

As duas espécies também diferiram no respeitante à partição da nova biomassa produzida. Enquanto no *C. salviifolius*, 48% da PPL foram utilizados na produção de folhas e 39% na de ramos, no *C. ladanifer*, as proporções foram

respectivamente de 44 e 53%. Verificou-se, assim, que a produção de folhas foi 1,2 vezes superior à de ramos na primeira e 0,8 vezes inferior, na segunda (Figura 4.2.17).

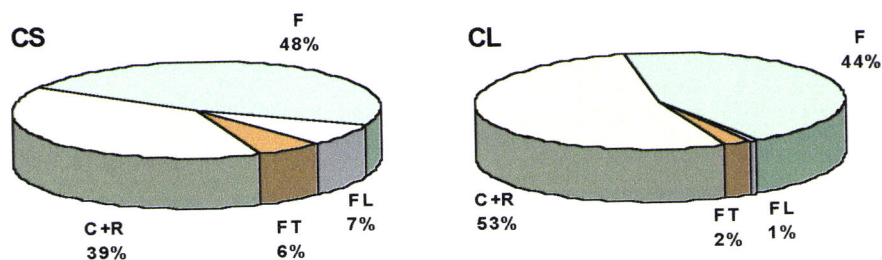


Figura 4.2.17. Distribuição proporcional (%) da produção primária líquida pelos componentes da biomassa de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), de Set.-99 a Set.-00.

4.2.5 Discussão

A estrutura da copa (densidade, dispersão espacial e inclinação dos componentes das plantas) influencia consideravelmente o microclima, a utilização da radiação fotossinteticamente activa e as trocas de CO₂ nos cobertos vegetais (Campbell & Norman, 1989; Tappeiner & Cernusca, 1996), dependendo estes processos essencialmente da distribuição vertical da área foliar (Whitehead *et al.*, 1990; Tappeiner & Cernusca, 1998). A capacidade de assimilação de C das diversas espécies vegetais, assim como os respectivos padrões de partição e utilização, são factores determinantes da produtividade dos cobertos e da dinâmica dos ecossistemas (Oechel & Lawrence, 1981; Oechel *et al.*, 1981).

Por outro lado, a queda de folhada representa um dos principais aspectos das relações entre os sistemas planta e solo. A deposição anual de folhada e bioelementos desta na superfície do solo é a principal via de devolução de matéria orgânica e nutrientes, constituindo um processo condicionante da reciclagem nos ecossistemas mediterrânicos (Escudero *et al.*, 1985; Lavado *et al.*, 1989). Este processo depende, contudo, da quantidade de folhada, visto a composição química e a velocidade de decomposição serem características, não só de cada espécie mas, também, de cada componente da folhada. Dependendo a periodicidade da queda de folhada de factores endógenos e exógenos (Fassbender & Grimm, 1981; Rapp & Lossaint, 1981), as proporções dos diversos componentes variam, não só com as espécies e a idade e estrutura da comunidade como, também, com os

factores edáficos, climáticos e biológicos (Núñez-Olivera *et al.*, 1993). Para além disso, não sendo a queda de folhada, na generalidade, regular ao longo do ano, cada componente apresenta um padrão de queda diferente.

Têm sido apontadas algumas possibilidades de erro associados à metodologia utilizada, no respeitante à distribuição dos componentes do coberto, nomeadamente nos diferentes estratos, devido à eventual inclinação do solo (Seeber, 1984; Tappeiner, 1985). Os mesmos autores referem que as medições da área foliar e as determinações do peso seco também são procedimentos passíveis de inexactidões. Apesar dos eventuais erros cometidos, a metodologia utilizada parece ter sido adequada à generalidade dos objectivos propostos.

Os resultados obtidos para a biomassa das plantas estudadas enquadram-se nos intervalos obtidos para comunidades arbustivas do sul de França (Papió & Trabaud, 1991), sendo comparativamente mais elevados do que os indicados para o mesmo tipo de comunidades na Califórnia (Kummerow *et al.*, 1981). Esta diferença foi igualmente observada por Papió & Trabaud (1991), segundo os quais pode ser explicada pela estrutura mais densa e compacta das espécies mediterrânicas.

As diferenças determinadas, entre as duas espécies estudadas, no respeitante à quantidade de biomassa (a do *C. ladanifer* atingiu quase o dobro da do *C. salviifolius*) e à distribuição proporcional pelos diversos componentes (enquanto na primeira a proporção de folhas atingiu cerca de 0,4 vezes a de caules, na segunda foi apenas de 0,2 vezes) são comuns em comunidades arbustivas de climas do tipo mediterrânico (Kummerow *et al.*, 1981; Papió & Trabaud, 1991).

Quanto aos índices foliares, o valor médio de LAI do *C. ladanifer* (2,3) foi 1,6 vezes maior do que o do *C. salviifolius* (1,4), enquanto o de SLA, pelo contrário, foi na segunda ($83 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) 1,6 vezes superior à da primeira ($52 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$). Estes valores enquadram-se nos intervalos indicados por Barradas & Garcia-Novo (1987) para *Halimium halimifolium* (1,65-1,73), por Kummerow *et al.* (1981) para comunidades arbustivas perenifólias do Chile (1,0-4,4) e da Califórnia (1,0-3,6) e por Gray (1982) para espécies arbustivas decíduas estivais (1,3). Comparativamente, contudo, com outras espécies arbustivas mediterrânicas, como por exemplo *Erica arborea* e *Arbutus unedo*, para as quais Gracia *et al.* (1984) indicam valores de LAI, respectivamente, de 5,19 e 9,20, as espécies em estudo têm valores mais baixos, o

que representa uma vantagem nos estádios pioneiros da sucessão, dadas as mais baixas necessidades de nutrientes para o desenvolvimento e reprodução dos indivíduos (Gracia *et al.*, 1984).

Apesar das diferenças quantificadas, ambos os cobertos se caracterizaram por uma estrutura em duas “camadas”: a metade superior, composta principalmente por componentes fotossinteticamente activos (folhas e raminhos verdes) e a inferior, constituída por material fotossinteticamente inactivo (caules e ramos lenhosos e mortos). Uma estrutura semelhante foi descrita para outras espécies arbustivas, como *Cistus salviifolius*, *Rosmarinus officinalis*, *Phyllirea angustifolia* e *Pistacia lentiscus* (Papió & Trabaud, 1991), *Cistus monspeliensis*, *Erica arborea* e *Arbutus unedo* (Gracia *et al.*, 1984), *Halimium halimifolium* (Barradas & Garcia Novo, 1987), *Rhododendron* spp. e *Vaccinium* spp. (Gazarini, 1988; Tappeiner & Cernusca, 1989, 1996, 1998) e diversas espécies arbustivas no Chile e Califórnia (Kummerow *et al.*, 1981).

Nos estudos que Tappeiner & Cernusca (1996) efectuaram em diversos tipos de coberto, definiram 3 tipos de estrutura, no respeitante à distribuição vertical da biomassa foliar: tipo 1) uma pirâmide de base larga; tipo 2) uma pirâmide de base estreita; tipo 3) uma pirâmide invertida. No presente estudo, a estrutura da copa das duas espécies tende a aproximar-se do tipo 3), tal como referido para outras comunidades arbustivas (Tappeiner & Cernusca, 1996, 1998). Segundo os mesmos autores, o facto de grande parte dos fotossintatos produzidos nas copas do tipo 3) serem investidos em caules e ramos, que elevam as folhas bastante acima da superfície do solo, determina uma elevada absorção e utilização da radiação na metade superior da copa, o que aumenta a capacidade fotossintética por unidade de área foliar, relativamente às copas dos tipos 1) e 2). Para além disso, exerce efeitos decisivos na diminuição do curso diário da temperatura foliar e do fluxo de calor do solo. É de salientar a importância de que se reveste a capacidade fotossintética nas plantas dos climas mediterrânicos que, para reduzir a perda de água por transpiração durante o verão, precisam de fechar os estomas limitando a absorção de CO₂ (Escarré *et al.*, 1984a).

As diferenças entre as quantidades e distribuição vertical da biomassa das duas espécies resultaram em diferentes valores e padrões dos diferentes índices de massa e área. Estas diferenças apontam para diferentes estratégias de investimento

nos diferentes órgãos da planta, o que pode representar diferentes estratégias de ocupação do espaço e utilização dos recursos.

As variações sazonais das quantidades e distribuição vertical dos componentes da fitomassa, mais evidentes nos componentes fotossinteticamente activos, correlacionaram-se estreitamente com o padrão de disponibilidade hídrica. Após o máximo na primavera, a biomassa das folhas e dos raminhos verdes diminuiu acentuadamente durante a estação seca (no fim do verão, a biomassa foliar era 2 a 3 vezes inferior à máxima e a dos raminhos 3 a 7 vezes), devido à senescência e abscisão foliares e à lenhificação dos raminhos. Como consequência da variação da massa, os valores de LAI no final do verão eram cerca de um terço dos máximos observados no início da primavera. A redução acentuada da superfície de transpiração, através da abscisão foliar, como forma de evitar parcialmente a secura estival tem sido referida para outras espécies de *Cistus* (Stephanou & Manetas, 1997; Gratani & Bombelli, 1999; Werner *et al.*, 1999; Oliveira & Peñuelas, 2000), assim como para espécies de *Ceanothus* (Comstock & Mahal, 1985).

O aumento da SLA no sentido da base da copa, assim como o decréscimo verificado durante o verão, igualmente observados em *Cistus albidus* (Oliveira & Peñuelas, 2000) e *Cistus incanus* (Gratani & Bombelli, 1999, 2000), assim como noutras espécies arbustivas e arbóreas mediterrânicas (Escarré *et al.*, 1984a; Cunningham *et al.*, 1999), representam uma forma de reduzir a transpiração durante o período de secura estival. A redução da transpiração tem como consequência a alteração do balanço energético das folhas o que, poderá levar a um aquecimento intenso, sobretudo das folhas dos estratos superiores, mais expostas à radiação incidente do que as dos inferiores (Mooney & Dunn, 1970). Contudo, a diminuição da superfície foliar facilitará a difusão do calor (Mooney & Dunn, 1970; Escarré *et al.*, 1984a; Gratani & Crescente, 1997; Abril & Hanano, 1998; Routhier & Lapointe, 2002), pelo que a diminuição do LAI e da SLA parecem representar uma vantagem adaptativa à secura e às elevadas temperaturas que se fazem sentir durante o verão.

Visto a eficiência fotossintética das copas depender da acção conjugada da área foliar e da inclinação das folhas (Duncan, 1971; Campbell & Norman, 1989; Dickmann *et al.*, 1990; Gratani & Bombelli, 1999, 2000; Werner *et al.*, 1999; Oliveira & Peñuelas, 2000), será necessário estudar esta questão, nomeadamente a

variação dos ângulos foliares ao longo do dia. Outra questão, igualmente importante, a necessitar estudo mais aprofundado são as relações hídricas. A rápida renovação das folhas, nestas espécies, bem como a sua rápida emergência após o início do período chuvoso sugere uma relação estreita entre a disponibilidade hídrica e a área foliar.

A biomassa radical poderá ser superior à obtida, dada a reduzida profundidade abrangida pela amostragem. De facto, por observação directa, verificou-se que muitas raízes penetravam através das fissuras das rochas, tornando difícil a sua localização e amostragem. Este tipo de distribuição ter-lhes-á permitido atingir, quer lateralmente quer em profundidade, zonas superiores à amostrada. Mooney & Dunn (1970) verificaram a distribuição de raízes de algumas espécies arbustivas perenifólias até profundidades de 8-9 m, em regiões de tipo mediterrânico na Califórnia, Chile e Israel. A plasticidade observada foi igualmente referida para outras espécies arbustivas mediterrânicas (Kummerow, 1981a; Kummerow & Wright, 1988). Assim, embora os valores obtidos para a razão biomassa radical : biomassa aérea (0,7 e 0,8) sejam superiores aos referidos por Lodhiyal & Lodhiyal (1997) e por Kummerow (1981b), para outras comunidades sujeitas a períodos secos prolongados (respectivamente 0,08-0,29 e 0,3-0,9), estão provavelmente subestimados.

O aumento desta razão, nas plantas das regiões mediterrânicas, parece aumentar a disponibilidade de água e/ou nutrientes ao nível das folhas, visto poder resultar numa melhor condição hídrica das mesmas (Castell *et al.*, 1994). Presume-se, assim, que a obtenção de água em profundidades superiores à amostrada no presente estudo permitirá às plantas a sobrevivência durante os períodos de seca mais longos.

A produção primária foi bastante elevada nas duas espécies. O valor obtido para o *C. salviifolius* (713 g m^{-2}), enquadra-se no intervalo referido por Fischer & Turner (1978) para comunidades de zonas semi-áridas (250 a 1.000 g m^{-2}), onde a disponibilidade hídrica é considerada o principal factor limitante da produtividade das plantas (Orshan & Diskin, 1968; Fischer & Turner, 1978; Peralá & Alban, 1982; Castell *et al.*, 1994). No respeitante ao *C. ladanifer*, embora a quantidade de biomassa e a área foliar se assemelhem às de outras comunidades arbustivas, a

produção de biomassa (1.414 g m^{-2}) é superior à indicada por Gray (1982) para comunidades arbustivas do tipo mediterrânico, na Califórnia (1.056 g m^{-2}), enquadrando-se nos intervalos indicados por este autor, para florestas temperadas ($1.000\text{-}1.200 \text{ g m}^{-2}$) sendo, contudo, inferiores aos referidos por Fischer & Turner (1978) para regiões sem limitações hídricas (até 3.000 gm^{-2}).

A maior proporção da biomassa produzida pelo *C. salviifolius* (48%) foi investida em folhas (39% em caules e ramos), enquanto no *C. ladanifer*, o investimento em caules e ramos (53%) foi maior do que em folhas (44%). Gray (1982) indica para comunidades arbustivas do tipo mediterrânico, na Califórnia, 52% para as folhas e 40% para caules e ramos. Tendo em consideração que as taxas de crescimento das comunidades mediterrânicas são baixas, comparativamente com as de regiões temperadas (Perala & Alban, 1982; Castell *et al.*, 1994), as elevadas proporções de fotossintatos investidas na produção de componentes fotossinteticamente activos nas duas espécies representam, segundo Lodhiyal & Lodhiyal (1997), uma eficiente estratégia para obtenção de elevadas taxas de crescimento. A razão produção de folhas : biomassa foi mais elevada no *C. ladanifer* (0,6) do que no *C. salviifolius* (0,4) o que, de acordo com as conclusões de Gray (1982) nos estudos que realizou, sugere que a primeira é mais eficiente na produção de folhas do que a segunda. As taxas de acumulação determinadas foram de 2,7 e 1,6, respectivamente para o *C. salviifolius* e o *C. ladanifer*. Gray (1982) obteve um valor mais elevado (7,2).

Embora a produção seja variável de ano para ano (Gray, 1982), os elevados valores obtidos para a produção e acumulação de biomassa, assim como para a taxa de acumulação, parecem indicar, por um lado, que as comunidades estudadas ainda não atingiram um equilíbrio estável. Por outro lado, estando a produção de biomassa relacionada com a deficiência hídrica (Webb *et al.*, 1983), parecem sugerir elevada eficiência de utilização de água e nutrientes por parte destas espécies e, portanto, boa adaptação às condições ambientais.

A restituição de biomassa através da folhada foi elevada comparativamente com os valores referidos para outras comunidades mediterrânicas arbustivas ou mesmo arbóreas. Os valores determinados para o *C. salviifolius* ($335\text{-}379 \text{ g m}^{-2}$) foram superiores ao determinado por Lavado *et al.* (1989), para *Myrtus communis* e *Pistacia lentiscus* ($120 \text{ a } 236 \text{ g m}^{-2}$) e por Gordon *et al.* (2000), para formações de

coníferas 204-311 g m⁻²), aproximando-se dos referidos por Rodà *et al* (1999), para *Quercus ilex* (395 g m⁻²) e Gray & Schlesinger (1981), para várias comunidades arbustivas mediterrânicas em França, na Califórnia e na Austrália (384 g m⁻²). No respeitante ao *C. ladanifer*, os valores obtidos (434-459 g m⁻²) são inferiores ao referido por Arianoutsou (1989), para formações de *Quercus coccifera* e *Arbutus unedo* (500-600 g m⁻²) e por Santa Regina & Gallardo (1989), para coníferas (880 g m⁻²), enquadrando-se no intervalo indicado por Carceller *et al.* (1989), para florestas de caducifólias (360 a 490 g m⁻²). A biomassa restituída através da folhada representou 73% da produção anual total para o *C. salviifolius* e 42%, para o *C. ladanifer*.

Alguns estudos referem uma relação directa entre as variações anuais da precipitação e a produção de folhada (Merino & Martin-Vicente, 1988), ao passo que noutros, foi determinada uma independência relativa entre estas duas variáveis (Haase, 1999). No respeitante ao estudo vertente, a produção de folhada das duas espécies não apresentou diferenças significativas entre os 2 anos de estudo, quer no que se refere à produção total, quer à produção de folhas, apesar de o segundo ano ter sido um ano bastante mais seco (381 mm, entre Setembro de 1994 e Agosto de 1995), do que o primeiro (621 mm, entre Setembro de 1993 e Agosto de 1994).

As folhas, com proporções de 68-69 e 84-87% do total, respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*, foram o componente maioritário da folhada de qualquer das espécies. Estas proporções são idênticas às obtidas por outros autores para comunidades arbustivas (Gray & Schlesinger, 1981; Arianoutsou, 1989; Lavado *et al.*, 1989; Marquez *et al.*, 1989; Núñez-Olivera *et al.*, 1993) e florestais (Tanner, 1980; Caritat *et al.*, 1994; Martin *et al.* 1994, 1996; Santa Regina, 2000).

A restituição anual de folhas no *C. salviifolius*, (230-254 g m⁻²) foi próxima da quantidade de folhas da biomassa (140-222 g m⁻²), o que significa a quase total renovação anual das folhas. No *C. ladanifer*, a renovação foi apenas parcial, visto a quantidade de folhas na biomassa (381-519 g m⁻²) ter sido superior à da folhada (367-392 g m⁻²). Segundo Núñez-Olivera *et al.* (1993), que observaram valores idênticos no *C. ladanifer*, uma elevada taxa de renovação permite às plantas ter sempre folhas relativamente novas e, portanto, fotossinteticamente mais eficientes. A razão acumulação de folhas : devolução de folhas no *C. ladanifer* (0,7) foi mais elevada do que no *C. salviifolius* (0,4), tendo ambas sido inferiores à determinada por Gray (1982) em comunidades arbustivas mediterrânicas (1,0).

Ao longo do ano, observaram-se variações sazonais na queda de todos os componentes da folhada, relacionando-se a sua produção com a sucessão de fenofases, em cada uma das espécies. A queda de folhas, embora se tenha verificado ao longo de todo o ano, foi marcadamente sazonal, tendo o máximo ocorrido na primavera e início do verão (70 a 80% do total), antes da secura estival. Este padrão foi igualmente determinado noutras formações mediterrânicas perenifólias arbustivas e arbóreas (Rapp & Lossaint, 1981; Gray, 1982; Lavado *et al.*, 1989; Rosich *et al.*, 1989; Núñez-Olivera *et al.*, 1993; Caritat *et al.*, 1994; Rapp *et al.* 1999).

Sendo a produtividade real dos ecossistemas dependente, não só, da quantidade de carbono fixado pelas plantas mas, também, da partição que efectuam entre tecido produtivo e tecido de suporte (Arianoutsou, 1989), a conservação do carbono fixado é muito importante, exercendo o padrão sazonal da queda das folhas acentuada influência no padrão de disponibilização e nos ciclos de nutrientes (Brasell & Sinclair, 1983).

O padrão observado nas espécies em estudo pode revestir-se de elevado valor ecológico nas condições mediterrânicas. Por um lado, através da queda gradual das folhas, e sua subsequente decomposição, vão sendo disponibilizadas pequenas quantidades de nutrientes, que podem ser utilizadas pelas plantas cujo crescimento ocorre, praticamente, ao longo de todo o ano. Segundo Monk (1966), este processo constitui um importante mecanismo de conservação dos nutrientes. Por outro lado, a abscisão das folhas envelhecidas, com menor rendimento fotossintético antes do período de secura estival e em simultâneo com o período de crescimento vegetativo mais intenso, permite a transferência de água e nutrientes para folhas mais jovens e eficazes, o que segundo Arianoutsou (1989) e Lavado *et al.* (1989), representa um eficiente mecanismo de economia energética. Para além disso, o facto de a abscisão foliar máxima ocorrer antes do período de secura estival, diminui a perda de nutrientes do sistema visto, nesta época do ano, a lixiviação pela precipitação ser reduzida (Núñez-Olivera *et al.*, 1993). A queda estival das folhas assegura ainda a permanência de uma camada de resíduos orgânicos sobre a superfície do solo, ao longo do período mais seco do ano, o que produz um efeito benéfico sobre o balanço térmico do solo (Binkley & Giardina, 1998; Schlesinger & Pilmanis, 1998), a retenção de água e a reciclagem de nutrientes (Rapp & Lossaint, 1981; Andreu *et al.*, 1998).

4.3 DINÂMICA DE NUTRIENTES NA BIOMASSA

4.3.1 Componentes da biomassa aérea

4.3.1.1 Azoto

As concentrações médias mais elevadas de N, nos componentes da biomassa aérea do *C. salviifolius*, foram encontradas nas folhas verdes ($17,24 \text{ mg g}^{-1}$) e nas flores ($14,88 \text{ mg g}^{-1}$). As concentrações das folhas senescentes ($9,09 \text{ mg g}^{-1}$), assim como as dos frutos ($9,62 \text{ mg g}^{-1}$) e dos raminhos verdes ($8,07 \text{ mg g}^{-1}$) foram cerca de metade das registadas nas folhas verdes. Os ramos mortos ($4,58 \text{ mg g}^{-1}$) e os caules e ramos lenhosos ($4,48 \text{ mg g}^{-1}$) foram os componentes com concentrações médias mais baixas (Quadro 4.3.1). No *C. ladanifer*, a concentração média das flores ($13,50 \text{ mg g}^{-1}$) foi ligeiramente superior à das folhas verdes ($13,14 \text{ mg g}^{-1}$), tendo as dos frutos ($9,32 \text{ mg g}^{-1}$) e raminhos verdes ($8,23 \text{ mg g}^{-1}$) sido, tal como na espécie anterior, bastante mais baixas. Relativamente às folhas verdes, a concentração das folhas senescentes ($4,72 \text{ mg g}^{-1}$) foi cerca de um terço. As menores concentrações foram também registadas nos ramos mortos ($4,02 \text{ mg g}^{-1}$) e nos caules e ramos lenhosos ($3,75 \text{ mg g}^{-1}$) (Quadro 4.3.1). Segundo Escarré *et al.* (1984a), que obtiveram resultados idênticos em *Quercus ilex*, esta é a situação mais frequente em plantas lenhosas.

O principal reservatório de N no *C. salviifolius* correspondeu aos caules e ramos lenhosos, com um valor médio de $2,79 \text{ g m}^{-2}$ (45% do total na biomassa aérea), seguindo-se as folhas verdes, com $2,41 \text{ g m}^{-2}$ (36%), os frutos, com $0,42 \text{ g m}^{-2}$ (7%), os ramos mortos, com $0,30 \text{ g m}^{-2}$ (5%), os raminhos verdes, com $0,27 \text{ g m}^{-2}$ (4%) e, por fim, as folhas senescentes e as flores, ambas com $0,07 \text{ g m}^{-2}$ (1%); no caso do *C. ladanifer*, as folhas verdes, com $5,00 \text{ g m}^{-2}$, foram o componente com maior proporção armazenada (49% do total), seguidas pelos caules e ramos lenhosos, com $3,83 \text{ g m}^{-2}$ (39%) e, tal como na espécie anterior, pelos frutos, ramos mortos, raminhos verdes, folhas senescentes e flores, respectivamente, com 0,44, 0,34, 0,33, 0,10 e 0,02 g m^{-2} (4, 3, 3, 1 e 0%) (Quadro 4.3.2).

Quadro 4.3.1. Médias das concentrações bimestrais de nutrientes (mg g^{-1}) nos componentes da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1995. Médias na mesma coluna, para cada componente, com letras diferentes são significativamente diferentes ($P < 0,05$).

	N	P	K	Ca	Mg
FV					
CS	17,24 a	1,61 a	7,71 a	11,91 a	3,02 a
CL	13,14 b	1,71 b	6,90 b	6,77 a	2,11 b
RV					
CS	8,07 a	1,60 a	11,97 a	7,25 a	2,08 a
CL	8,23 a	1,68 a	9,79 a	8,68 a	1,61 a
CL+RL					
CS	4,48 a	0,72 a	3,93 a	5,70 a	1,24 a
CL	3,75 a	0,49 a	2,89 a	13,99 b	0,77 a
FL					
CS	14,88 a	2,61 a	10,94 a	8,34 a	2,12 a
CL	13,50 a	2,16 a	10,73 a	2,31 a	1,43 a
FT					
CS	9,62 a	1,71 a	8,25 a	7,57 a	2,23 a
CL	9,32 a	1,44 a	5,93 a	3,32 a	1,37 a
FS					
CS	9,09 a	0,88 a	4,86 a	16,65 a	2,81 a
CL	4,72 a	0,59 a	3,60 a	9,01 a	2,15 a
RM					
CS	4,58 a	0,56 a	3,16 a	6,34 a	1,20 a
CL	4,02 a	0,44 a	2,12 a	11,95 a	0,91 a

O padrão de variação da concentração de N por unidade de massa foliar coincidiu, em ambas as espécies, embora de forma mais nítida no *C. salviifolius*, com o da variação da biomassa (Figura 4.3.1). As concentrações foram mais elevadas nos meses de inverno e mais baixas nos de verão. Os valores registados no *C. salviifolius*, para além de terem sido mais elevados do que no *C. ladanifer*, apresentaram maior variabilidade sazonal, tendo os limites sido de $10,79 \text{ mg g}^{-1}$, no mês de Julho, e $21,28 \text{ mg g}^{-1}$, em Novembro, ao passo que, no *C. ladanifer*, variaram entre $10,14 \text{ mg g}^{-1}$, em Setembro, e $14,85 \text{ mg g}^{-1}$, em Novembro.

Quadro 4.3.2. Acumulação de nutrientes ($\text{g m}^{-2} \text{ano}^{-1}$) nos componente da biomassa (folhas verdes – FV; raminhos verdes – RV; caules e ramos lenhosos – CL+RL; flores – FL; frutos – FT; folhas senescentes – FS e ramos mortos – RM) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1995. Os valores representam a média (erro padrão), para $n=6$ (médias dos 6 cortes, com 3 plantas por corte). Médias na mesma coluna, para o mesmo componente, com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).

	N	P	K	Ca	Mg
FV					
CS	2,41 a (0,65)	0,22 a (0,06)	1,08 a (0,33)	1,66 a (0,41)	0,42 a (0,09)
CL	5,00 b (0,77)	0,65 b (0,17)	2,62 b (0,57)	2,58 a (0,39)	0,80 b (0,12)
RV					
CS	0,27 a (0,08)	0,05 a (0,02)	0,41 a (0,15)	0,25 a (0,08)	0,07 a (0,03)
CL	0,33 a (0,05)	0,07 a (0,01)	0,39 a (0,11)	0,35 a (0,04)	0,06 a (0,01)
CL+RL					
CS	2,79 a (0,46)	0,45 a (0,08)	2,44 a (0,37)	3,54 a (0,43)	0,77 a (0,09)
CL	3,83 a (0,23)	0,50 a (0,02)	2,95 a (0,11)	14,26 b (1,25)	0,79 a (0,06)
FL					
CS	0,07 a (0,06)	0,01 a (0,01)	0,05 a (0,05)	0,04 a (0,03)	0,01 a (0,01)
CL	0,02 a (0,02)	0,00 a (0,00)	0,02 a (0,02)	0,00 a (0,00)	0,00 a (0,00)
FT					
CS	0,42 a (0,22)	0,08 a (0,04)	0,36 a (0,22)	0,33 a (0,18)	0,10 a (0,06)
CL	0,44 a (0,19)	0,07 a (0,03)	0,28 a (0,13)	0,16 a (0,06)	0,06 a (0,03)
FS					
CS	0,07 a (0,02)	0,01 a (0,00)	0,04 a (0,01)	0,13 a (0,06)	0,02 a (0,01)
CL	0,10 a (0,04)	0,01 a (0,01)	0,08 a (0,04)	0,20 a (0,09)	0,05 a (0,03)
RM					
CS	0,30 a (0,06)	0,04 a (0,01)	0,21 a (0,09)	0,42 a (0,08)	0,08 a (0,02)
CL	0,34 a (0,16)	0,04 a (0,01)	0,18 a (0,05)	1,02 a (0,53)	0,08 a (0,03)

Se tomarmos em consideração a área foliar específica e as suas diferenças, isto é, se ao invés de exprimirmos a concentração de N por unidade de massa foliar, o fizermos por unidade de área, verifica-se que as folhas do *C. ladanifer*, com um valor médio de $0,24 \text{ mg cm}^{-2}$, apresentam uma concentração mais elevada do que as do *C. salviifolius*, com $0,19 \text{ mg cm}^{-2}$ (Quadro 4.3.3). Resultados idênticos são

referidos por Hevia *et al.* (1999), que compararam, no Chile, a espécie perenifólia *Nothofagus dombeyi* (com concentrações de N de 12,7 mg g⁻¹ e 0,17 mg cm⁻²) com as caducifólias *N. obliqua* (20,0 mg g⁻¹ e 0,16 mg cm⁻²) e *N. pumilio* (17,5 mg g⁻¹ e 0,12 mg cm⁻²). Segundo os mesmos autores, esta situação é consequência da diferença entre os valores da SLA, mais elevados nas espécies caducifólias (150,99 e 157,73 cm² g⁻¹) do que na perenifólia (75,73 cm² g⁻¹). Da mesma forma, no estudo vertente, o valor médio de SLA foi mais elevado para o *C. salviifolius* (80,7 cm² g⁻¹) do que para o *C. ladanifer* (52,1 cm² g⁻¹) (Quadro 4.2.2). Visto a intercepção da luz ser função da área foliar, e não da sua massa, o mais elevado conteúdo de N por unidade de área, no *C. ladanifer*, pode indicar maior capacidade fotossintética nesta espécie, tal como referido por Hevia *et al.* (1999) para *Nothofagus dombeyi*. Sabaté *et al.* (1995) também determinaram o mesmo tipo de influência da SLA nas concentrações, em *Quercus ilex*.

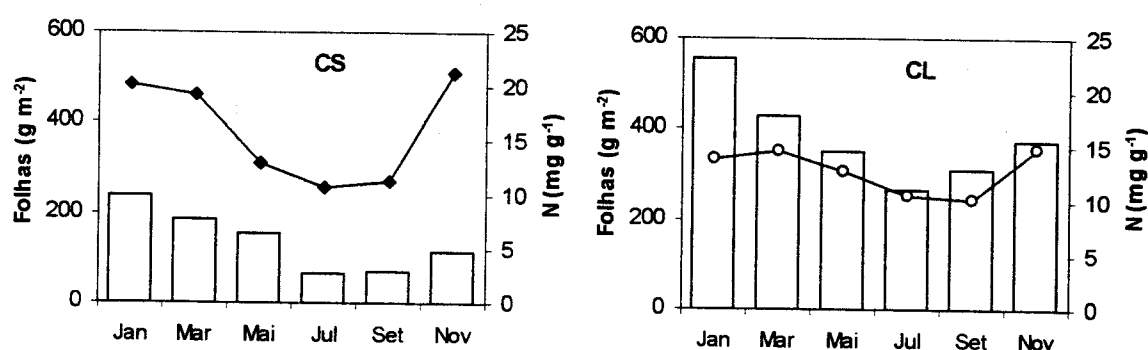


Figura 4.3.1. Variação bimestral da biomassa (g m⁻²) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de N (linhas), por unidade de massa (mg g⁻¹), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

Quadro 4.3.3. Médias das concentrações bimestrais de nutrientes nas folhas fotossinteticamente activas do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), expressas por unidade de área foliar (mg cm⁻²), em 1995. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P < 0,05$).

	N	P	K	Ca	Mg
CS	0,19 a	0,02 a	0,08 a	0,13 a	0,03 a
CL	0,24 a	0,03 b	0,13 b	0,12 a	0,04 a

A variação sazonal da concentração de N por unidade de área foliar, no *C. salviifolius* (Figura 4.3.2), manteve-se relativamente constante durante o período

de expansão foliar mais intensa (de Outubro a Janeiro), tendo-se registado o valor mais elevado em Novembro ($0,26 \text{ mg cm}^{-2}$); com o início da senescência, durante a primavera, começou a diminuir, tendo apresentado decréscimos acentuados em Maio ($0,14 \text{ mg cm}^{-2}$), que possivelmente se terão devido à translocação que ocorreu antes da abscisão; em Julho, estes valores sofreram um acréscimo, provavelmente devido aos menores valores de SLA das folhas de verão. No *C. ladanifer*, as oscilações foram mais acentuadas, tendo a variação sido nitidamente inversa à da área foliar e da SLA. Assim, a concentração foi mínima ($0,18 \text{ mg cm}^{-2}$) em Março, aumentando até Setembro, mês em que atingiu o máximo ($0,30 \text{ mg cm}^{-2}$).

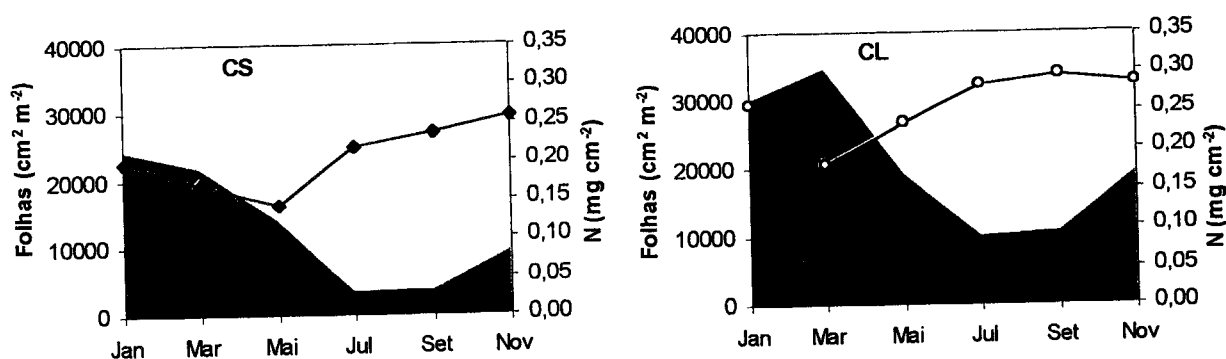


Figura 4.3.2. Variação bimestral da área ($\text{cm}^2 \text{ m}^{-2}$) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de N (linhas), por unidade de área (mg cm^{-2}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

A variação da concentração de N nos componentes não foliares da biomassa do *C. salviifolius* foi idêntica à da sua biomassa, isto é, as maiores concentrações ocorreram nos meses húmidos e as menores nos secos (Figura 4.3.3). Todos os componentes deste conjunto apresentaram o mesmo padrão de variação, devendo-se os máximos (Setembro, Novembro e Janeiro) principalmente às concentrações dos raminhos verdes ($12,84$, $16,35$ e $10,41 \text{ mg g}^{-1}$); os valores de Março e Maio foram influenciados principalmente pelos botões e pelas flores ($15,03$ e $13,43 \text{ mg g}^{-1}$).

No *C. ladanifer*, não obstante a pequena variabilidade detectada ao longo do ano, também se verificou coincidência entre a variação da quantidade de biomassa e a concentração de N, com excepção do mês de Março, o que se deveu à elevada contribuição dos raminhos verdes ($10,09 \text{ mg g}^{-1}$) e dos botões ($14,08 \text{ mg g}^{-1}$), cujas concentrações foram máximas neste período.

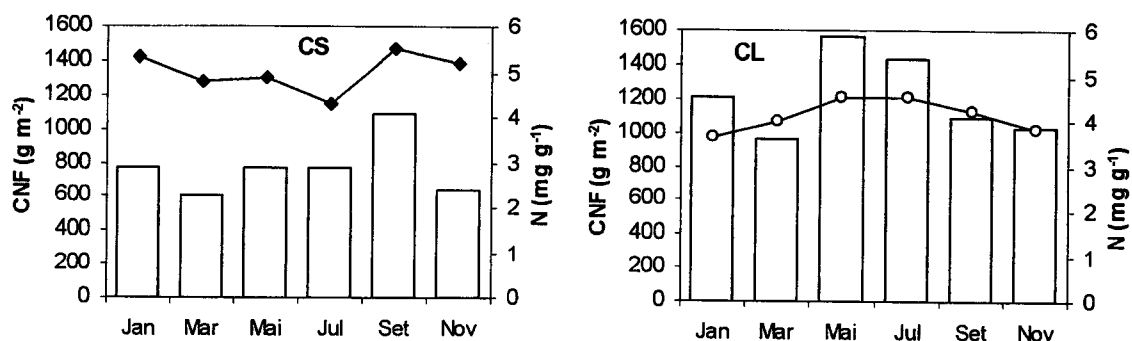


Figura 4.3.3. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de N (linhas) (mg g^{-1}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

As maiores quantidades de N localizado nas folhas fotossinteticamente activas foram registadas, em ambas as espécies, no inverno e início da primavera, período da biomassa foliar máxima, e as menores no verão, em coincidência com a biomassa mínima (Figura 4.3.4). As maiores quantidades ocorreram, assim, em Janeiro e Março, tendo os valores determinados sido de 4,79 e 3,63 g m^{-2} (54 e 56% do total na biomassa aérea), no *C. salviifolius*, e de 7,73 e 6,24 g m^{-2} (64 e 62%), no *C. ladanifer*. Nos meses em que a quantidade foi mais baixa, Julho e Setembro, registaram-se valores de 0,72 e 0,82 g m^{-2} (18 e 12%), na primeira espécie, e de 2,82 e 3,15 g m^{-2} (30 e 41%), na segunda.

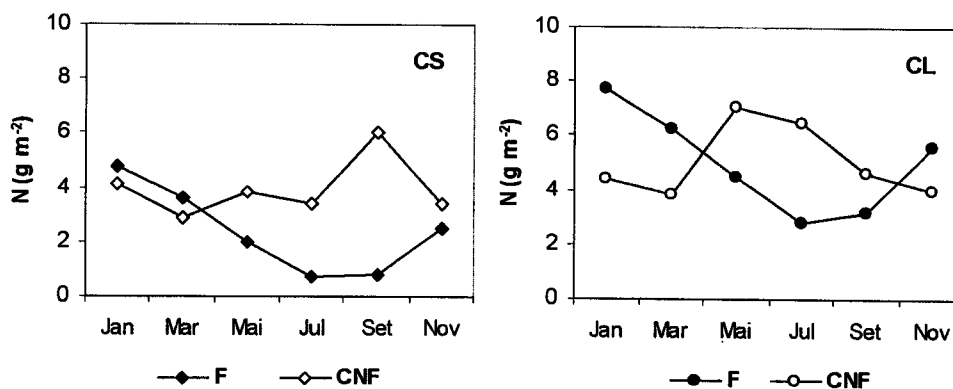


Figura 4.3.4. Variação bimestral da acumulação de N (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

O padrão de variação da quantidade de N nos restantes componentes da biomassa aérea diferiu entre as duas espécies (Figura 4.3.4). No *C. salviifolius*, registou-se um máximo acentuado (6,00 g m^{-2} , correspondentes a 88%) em Setembro, devido essencialmente à elevada quantidade, 4,69 g m^{-2} (69%),

armazenada nos caules e ramos lenhosos, principalmente nos ramos mais finos ($2,88 \text{ g m}^{-2}$, ou seja 42%). No *C. ladanifer*, o máximo ocorreu em Maio e Julho, com valores de $7,08$ e $6,50 \text{ g m}^{-2}$ (61 e 70%), como consequência das quantidades dos caules e ramos lenhosos, $4,00$ e $4,83 \text{ g m}^{-2}$ (35 e 52 %) e dos frutos, $1,11$ e $0,86 \text{ g m}^{-2}$ (10 e 9%). Ao longo do resto do ano, as flutuações foram reduzidas.

4.3.1.2 Fósforo

Nos componentes da biomassa aérea, as maiores concentrações médias de P, foram registadas, em ambas as espécies, nas flores ($2,61 \text{ mg g}^{-1}$ e $2,16 \text{ mg g}^{-1}$, respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*), seguindo-se os frutos ($1,71$ e $1,44 \text{ mg g}^{-1}$) e as folhas ($1,61$ e $1,71 \text{ mg g}^{-1}$) e raminhos verdes ($1,60$ e $1,68 \text{ mg g}^{-1}$). As concentrações das folhas senescentes ($0,88$ e $0,59 \text{ mg g}^{-1}$) foram, respectivamente, metade e um terço das observadas nas folhas verdes. As mais baixas foram as dos caules e ramos lenhosos ($0,72$ e $0,49 \text{ mg g}^{-1}$) e dos ramos mortos ($0,56$ e $0,44 \text{ mg g}^{-1}$) (Quadro 4.3.1).

As maiores quantidades de P, tal como as de N, localizaram-se nos caules e ramos lenhosos do *C. salviifolius* e nas folhas verdes do *C. ladanifer*, tendo os valores médios determinados sido, respectivamente, de $0,45$ e $0,65 \text{ g m}^{-2}$ (52 e 46%, do total na biomassa aérea). Na primeira espécie, o segundo maior reservatório foi constituído pelas folhas verdes, $0,22 \text{ g m}^{-2}$ (26%), seguindo-se os frutos, $0,08 \text{ g m}^{-2}$ (9%), os raminhos verdes, $0,05 \text{ g m}^{-2}$ (6%), os ramos mortos, $0,04 \text{ g m}^{-2}$ (4%) e, finalmente, as flores e as folhas senescentes, $0,01 \text{ g m}^{-2}$ (1%). Na segunda espécie, por seu lado, as quantidades distribuídas foram observadas, por ordem decrescente de grandeza, nos caules e ramos lenhosos, $0,50 \text{ g m}^{-2}$ (39%), seguidos pelos raminhos verdes e frutos, ambos com $0,07 \text{ g m}^{-2}$ (5%), ramos mortos $0,04 \text{ g m}^{-2}$ (3%) e folhas senescentes, $0,01 \text{ g m}^{-2}$ (1%), tendo a reserva contida nas flores (0,3%) sido negligenciável (Quadro 4.3.2).

A concentração foliar de P por unidade de massa, ao contrário da de N, foi mais baixa no *C. salviifolius* do que no *C. ladanifer*. O seu padrão de variação foi, no entanto, idêntico nas duas espécies e semelhante ao do N, isto é, as maiores concentrações verificaram-se nas épocas da biomassa mais elevada (Figura 4.3.5). Na primeira espécie, determinaram-se valores de $1,04 \text{ mg g}^{-1}$ (Julho) a $1,90 \text{ mg g}^{-1}$ (Janeiro) e na segunda entre $1,18 \text{ mg g}^{-1}$ (Maio) e $2,55 \text{ mg g}^{-1}$ (Janeiro).

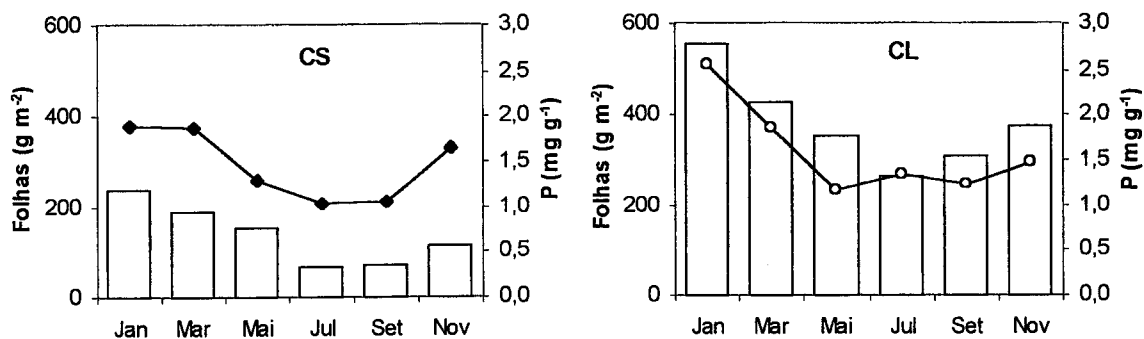


Figura 4.3.5. Variação bimestral da biomassa (g m⁻²) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de P (linhas), por unidade de massa (mg g⁻¹), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

Se, tal como para o N, exprimirmos a concentração de P por unidade de área foliar, verifica-se que no *C. ladanifer* o valor médio (0,03 mg cm⁻²) continua a ser mais elevado do que no *C. salviifolius* (0,02 mg cm⁻²) (Quadro 4.3.3). O padrão de variação sazonal foi semelhante nas duas espécies. A concentração manteve-se relativamente estável durante a estação de crescimento (0,02 mg cm⁻², no *C. salviifolius*, e 0,03 a 0,05 mg cm⁻², no *C. ladanifer*), diminuiu na primavera (respectivamente, 0,01 e 0,02, em Maio), devido à translocação que precedeu a abscisão foliar, voltando a aumentar, em seguida (Figura 4.3.6).

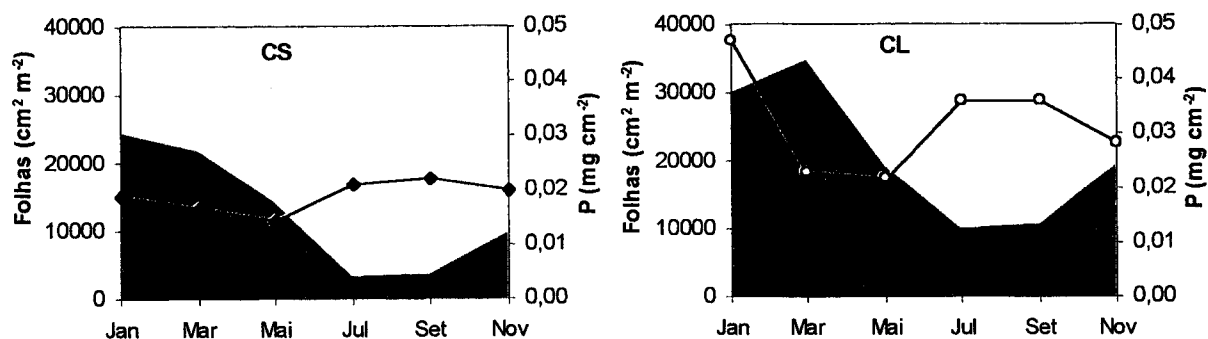


Figura 4.3.6. Variação bimestral da área (cm² m⁻²) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de P (linhas), por unidade de área (mg cm⁻²), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

Não se evidenciou um padrão de variação da concentração de P, nos componentes não foliares da biomassa, de forma tão clara como para o N. Manteve-se, contudo, a tendência para as maiores concentrações ocorrerem nas épocas de biomassa máxima (Figura 4.3.7). Em Março, os valores calculados

deveram-se principalmente aos botões (2,70 mg g⁻¹, no *C. salviifolius*, e 2,31 mg g⁻¹, no *C. ladanifer*), enquanto os de Julho e Setembro foram influenciados pelos raminhos verdes (1,47 e 1,84 mg g⁻¹, na primeira espécie, e 1,95 e 1,77 mg g⁻¹, na segunda) e pelos frutos (1,66 e 1,60 mg g⁻¹ e 1,68 e 0,89 mg g⁻¹, respectivamente).

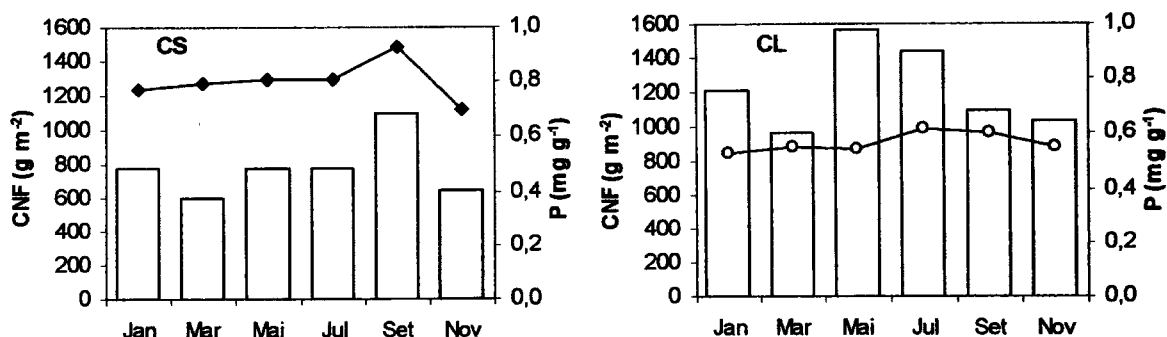


Figura 4.3.7. Variação bimestral da biomassa (g m⁻²) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de P (linhas) (mg g⁻¹), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

O padrão de variação da fixação foliar de P foi, em ambas as espécies, semelhante ao do N. Determinou-se um aumento da quantidade no outono e inverno, tendo os máximos, 0,45 e 1,42 g m⁻² (43 e 69% do total na biomassa aérea), respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*, ocorrido em Janeiro. Estes valores foram diminuindo ao longo da primavera e verão até atingirem os mínimos, 0,07 e 0,36 g m⁻² (10 e 29%), em Julho, e 0,08 e 0,38 g m⁻² (7 e 37%), em Setembro (Figura 4.3.8).

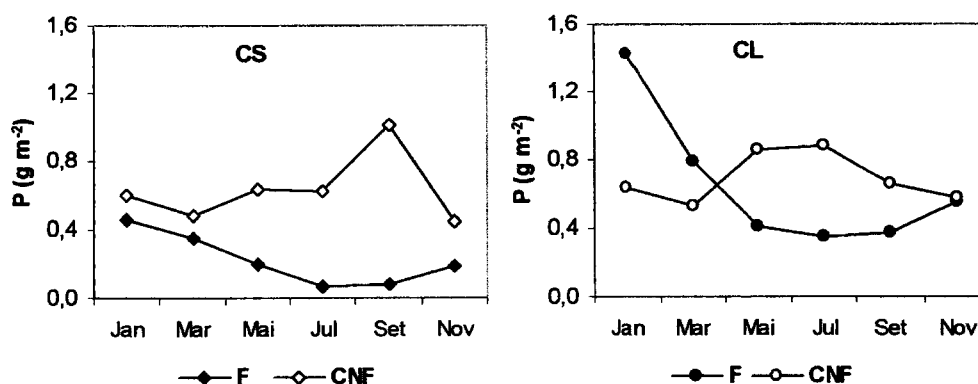


Figura 4.3.8. Variação bimestral da acumulação de P (g m⁻²) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa, do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

Nos restantes componentes da biomassa aérea, a quantidade máxima de P, tal como a de N, não ocorreu em simultâneo nas duas espécies (Figura 4.3.8). Enquanto no *C. salviifolius* ocorreu um máximo acentuado ($1,01 \text{ g m}^{-2}$, correspondentes a 93% do total na biomassa aérea) em Setembro, no *C. ladanifer*, $0,86$ a $0,89 \text{ g m}^{-2}$ (67 a 71%) se manteve por um período mais longo (de Maio a Julho). Estes máximos reflectem, à semelhança do N, as elevadas quantidades dos ramos lenhosos mais finos ($0,53 \text{ g m}^{-2}$, equivalentes a 48%), no *C. salviifolius* e dos raminhos verdes, $0,12$ e $0,10 \text{ g m}^{-2}$ (9 e 8%), dos caules e ramos lenhosos, $0,46$ e $0,59 \text{ g m}^{-2}$ (36 e 47 %) e dos frutos, $0,16$ e $0,15 \text{ g m}^{-2}$ (12%, em ambos os casos), no *C. ladanifer*. Durante o restante período de amostragem, a variabilidade foi baixa.

4.3.1.3 Potássio

As maiores concentrações médias de K foram registadas, tanto para o *C. salviifolius* como para o *C. ladanifer*, nas flores (respectivamente, $10,94$ e $10,73 \text{ mg g}^{-1}$) e nos raminhos verdes ($11,97$ e $9,79 \text{ mg g}^{-1}$), seguindo-se as folhas verdes ($7,71$ e $6,90 \text{ mg g}^{-1}$) e os frutos ($8,25$ e $5,93 \text{ mg g}^{-1}$). Comparativamente às das folhas verdes, as concentrações das folhas senescentes ($4,86$ e $3,60 \text{ mg g}^{-1}$) foram pouco superiores a metade. Os valores mais baixos determinaram-se nos caules e ramos lenhosos ($3,93$ e $2,89 \text{ mg g}^{-1}$) e nos ramos mortos ($3,16$ e $2,12 \text{ mg g}^{-1}$) (Quadro 4.3.1).

As maiores quantidades de K foram determinadas nos caules e ramos lenhosos, com médias de $2,44 \text{ g m}^{-2}$ (55% do total), para o *C. salviifolius*, e $2,95 \text{ g m}^{-2}$ (47%), para o *C. ladanifer*, seguindo-se, por ordem decrescente de grandeza, as folhas verdes, respectivamente, com $1,08$ e $2,62 \text{ g m}^{-2}$ (23 e 38%), os raminhos verdes, com $0,41$ e $0,39 \text{ g m}^{-2}$ (8 e 6%), os frutos, com $0,36$ e $0,28 \text{ g m}^{-2}$ (8 e 4%), os ramos mortos, com $0,21$ e $0,18 \text{ g m}^{-2}$ (5 e 3%), as folhas senescentes, com $0,04$ e $0,08 \text{ g m}^{-2}$ (1%) e as flores, com $0,05$ e $0,02 \text{ g m}^{-2}$ (1 e 0,3%) (Quadro 4.3.2).

A concentração de K por unidade de massa das folhas fotossinteticamente activas variou de modo semelhante às de N e P. Os valores mais elevados registaram-se no fim do inverno e início da primavera, altura em que ocorreu a biomassa máxima, e os mais baixos no fim do verão (Figura 4.3.9). Os mínimos, $4,00$ e $3,78 \text{ mg g}^{-1}$, no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*, respectivamente, foram

determinados em Setembro, tendo os máximos, 9,73 e 9,19 mg g⁻¹, ocorrido em Março.

A concentração foliar de K foi mais elevada no *C. ladanifer*, quando expressa por unidade de área, embora tenha sido mais alta no *C. salviifolius*, quando expressa por unidade de massa, à semelhança do verificado para as concentrações de N. Esta situação deverá, tal como apontado para aquele elemento, ser decorrente da diferença obtida entre os valores de SLA nas duas espécies. Assim, os valores anuais médios do conteúdo foliar de K foram de 0,08 mg cm⁻², para o *C. salviifolius*, e de 0,13 mg cm⁻², para o *C. ladanifer* (Quadro 4.3.3). Na primeira espécie, o máximo, 0,11 mg cm⁻², determinou-se no verão (Julho), altura em que as folhas presentes eram mais pequenas e mais espessas, em coincidência com os valores mínimos de SLA. Na segunda espécie, na qual a diferença entre folhas de inverno e folhas de verão é menos notória, o máximo, 0,15 mg cm⁻², foi calculado em Janeiro, altura em que, quer a SLA, quer a expansão foliar se aproximavam dos máximos (Figura 4.3.10).

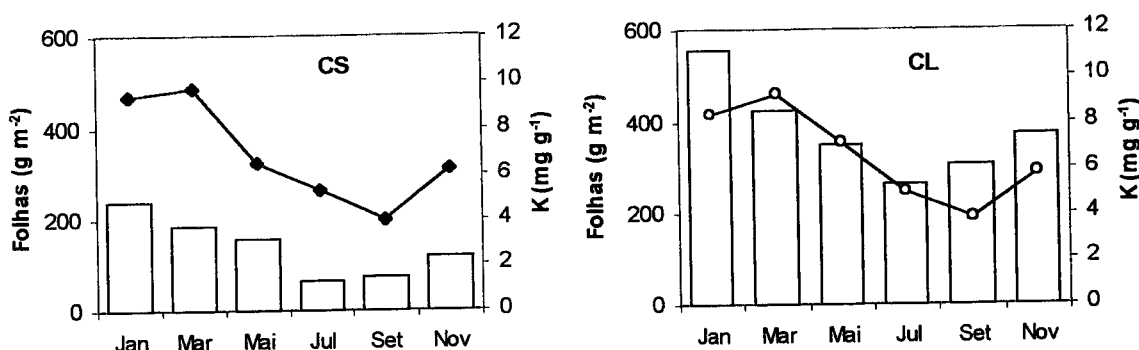


Figura 4.3.9. Variação bimestral da biomassa (g m⁻²) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de K (linhas), por unidade de massa (mg g⁻¹), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

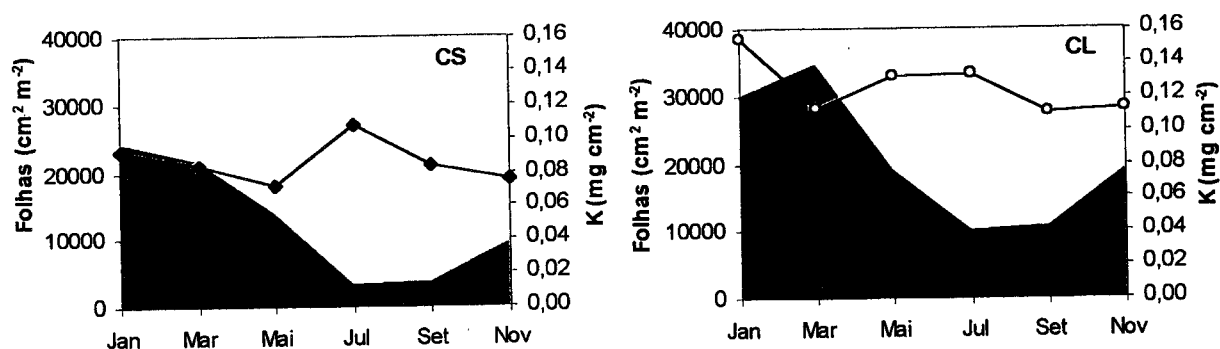


Figura 4.3.10. Variação bimestral da área (cm² m⁻²) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de K (linhas), por unidade de área (mg cm⁻²), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

As concentrações de K nos componentes não foliares da biomassa (Figura 4.3.11) do *C. salviifolius* foram mais elevadas no fim do inverno e na primavera (5,32 a 5,47 mg g⁻¹), fundamentalmente devido às concentrações dos raminhos fotossinteticamente activos (11,23 a 14,01 mg g⁻¹) e à presença de botões e flores (5,27 a 11,53 mg g⁻¹), com um máximo secundário em Setembro (4,51 mg g⁻¹) ocasionado, não só pela elevada biomassa de raminhos lenhosos, mas também pela sua concentração (4,92 mg g⁻¹); o mínimo (2,98 mg g⁻¹) foi registado em Novembro. No *C. ladanifer*, a variabilidade foi mais reduzida, já que os valores calculados se situaram entre 2,95 mg g⁻¹, em Setembro, e 3,60 mg g⁻¹, em Março, tendo o máximo sido influenciado, quer pelas concentrações dos raminhos verdes (12,08 mg g⁻¹) e dos ramos lenhosos finos (4,60 mg g⁻¹) e médios (4,94 mg g⁻¹), quer pela presença de botões (11,42 mg g⁻¹).

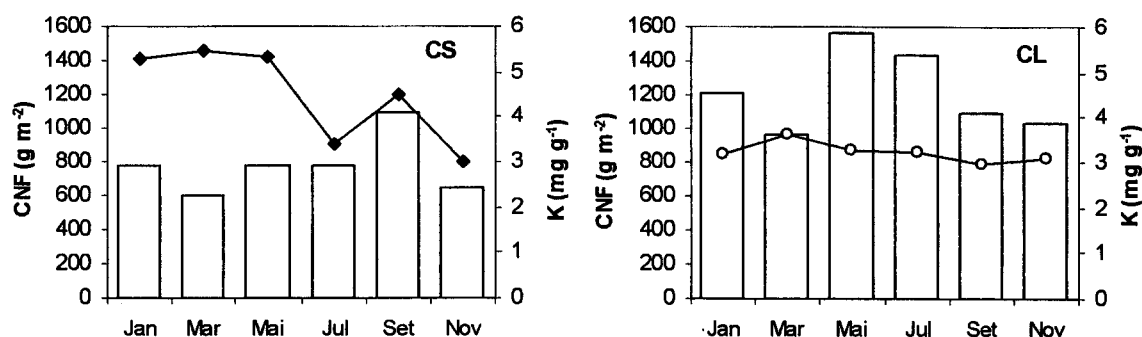


Figura 4.3.11. Variação bimestral da biomassa (g m⁻²) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de K (linhas) (mg g⁻¹), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

A variação sazonal da quantidade foliar de K acompanhou a de N e P. Foi máxima no inverno, aquando da maior quantidade de biomassa, tendo atingido em Janeiro valores de 2,24 g m⁻² (35% do total), no *C. salviifolius* e de 4,63 g m⁻² (55%), no *C. ladanifer*. A mínima coincidiu com a biomassa mais baixa, tendo-se determinado, respectivamente em Julho e Setembro, valores de 0,35 e 0,29 g m⁻² (12 e 6%), na primeira espécie e de 1,32 e 1,18 g m⁻² (22 e 27%), na segunda (Figura 4.3.12).

Nos componentes não foliares da biomassa aérea do *C. salviifolius*, a variação sazonal foi bastante acentuada (Figura 4.3.12). Em Setembro ocorreu um máximo de 4,93 g m⁻² (94%), devido à elevada quantidade dos ramos lenhosos mais finos,

com $2,27 \text{ g m}^{-2}$ (43%) e dos ramos mortos, com $0,64 \text{ g m}^{-2}$ (12%). São ainda de realçar dois máximos secundários, o primeiro dos quais de $4,12 \text{ g m}^{-2}$ (65%), em Janeiro, devido às quantidades presentes nos caules e ramos lenhosos, com $3,45 \text{ g m}^{-2}$ (54%), e o segundo de $4,13 \text{ g m}^{-2}$ (80%), em Maio, causado pelas dos frutos, $1,39 \text{ g m}^{-2}$ (27%) e raminhos verdes, $0,90 \text{ g m}^{-2}$ (17%). No *C. ladanifer*, a quantidade foi máxima em Maio ($5,09 \text{ g m}^{-2}$, equivalentes a 67%), devido aos raminhos verdes, com $0,90 \text{ g m}^{-2}$ (12%) e aos frutos, com $0,74 \text{ g m}^{-2}$ (10%) e em Julho ($4,61 \text{ g m}^{-2}$, que corresponderam a 78%), devido aos caules e ramos lenhosos, com $3,31 \text{ g m}^{-2}$ (56%) e aos frutos, com $0,61 \text{ g m}^{-2}$ (10%).

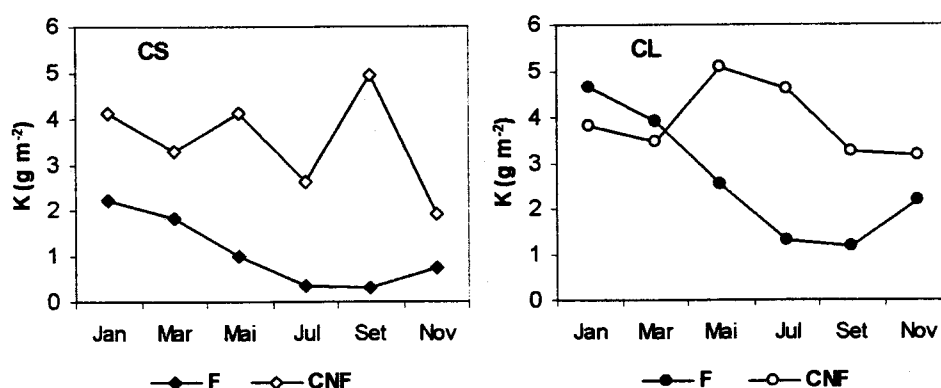


Figura 4.3.12. Variação bimestral da acumulação de K (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa, do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

4.3.1.4 Cálcio

As duas espécies diferiram, de forma particularmente acentuada, no referente às concentrações médias de Ca dos diferentes componentes da biomassa aérea. No *C. salviifolius*, o valor mais elevado foi determinado para as folhas senescentes ($16,65 \text{ mg g}^{-1}$), seguindo-se as folhas verdes ($11,91 \text{ mg g}^{-1}$), as flores ($8,34 \text{ mg g}^{-1}$), os frutos ($7,57 \text{ mg g}^{-1}$), os raminhos verdes ($7,25 \text{ mg g}^{-1}$), os ramos mortos ($6,34 \text{ mg g}^{-1}$) e os caules e ramos lenhosos ($5,70 \text{ mg g}^{-1}$). No *C. ladanifer*, a maior concentração foi a dos caules e ramos lenhosos ($13,99 \text{ mg g}^{-1}$), seguidos pelos ramos mortos ($11,95 \text{ mg g}^{-1}$), folhas senescentes ($9,01 \text{ mg g}^{-1}$), raminhos verdes ($8,68 \text{ mg g}^{-1}$), folhas verdes ($6,77 \text{ mg g}^{-1}$), frutos ($3,32 \text{ mg g}^{-1}$) e flores ($2,31 \text{ mg g}^{-1}$) (Quadro 4.3.1). Ao contrário do determinado para o N, P e K, as concentrações das folhas senescentes foram superiores (1,3-1,4) às das folhas verdes.

As maiores quantidades de Ca na biomassa aérea determinaram-se, em ambas as espécies, nos caules e ramos lenhosos, com médias de $3,54 \text{ g m}^{-2}$ (57% do total na biomassa aérea) no *C. salviifolius* e de $14,26 \text{ g m}^{-2}$ (77%) no *C. ladanifer*, seguindo-se as folhas verdes, respectivamente com $1,66 \text{ g m}^{-2}$ (25%) e $2,58 \text{ g m}^{-2}$ (14%). Na primeira espécie, os componentes com maior quantidade foram, seguidamente, os ramos mortos, $0,42 \text{ g m}^{-2}$ (7%), os frutos, $0,33 \text{ g m}^{-2}$ (5%), os raminhos verdes, $0,25 \text{ g m}^{-2}$ (4%), as folhas senescentes, $0,13 \text{ g m}^{-2}$ (2%) e as flores, $0,04 \text{ g m}^{-2}$ (1%), enquanto na segunda espécie, foram os ramos mortos, $1,02 \text{ g m}^{-2}$ (6%), os raminhos verdes, $0,35 \text{ g m}^{-2}$ (2%), as folhas senescentes, $0,20 \text{ g m}^{-2}$ (1%), e os frutos, $0,16 \text{ g m}^{-2}$ (1%), tendo a quantidade presente nas flores (0,03%) sido a mais baixa (Quadro 4.3.2).

No *C. salviifolius*, as concentrações foliares de Ca por unidade de massa foram mínimas no outono ($8,65 \text{ mg g}^{-1}$, em Novembro) e máximas na primavera ($17,64 \text{ mg g}^{-1}$, em Maio) (Figura 4.3.13). A ocorrência do mínimo durante o início da emergência foliar e do máximo antes da abscisão foliar, num período em que as folhas predominantes eram folhas maduras, indica que a concentração terá aumentado por acumulação deste elemento. Esta tendência de aumento da concentração com a idade das folhas também se observou no *C. ladanifer*, embora os máximos ($7,48$ a $7,59 \text{ mg g}^{-1}$) se tenham registado um pouco mais cedo (Janeiro e Março). Estes valores devem-se, provavelmente, à existência de grandes quantidades de folhas da época de crescimento anterior, dada a sua maior longevidade nesta espécie, relativamente ao *C. salviifolius*. Em Maio, após a queda destas folhas mais velhas, as concentrações decresceram até ao mínimo ($5,35 \text{ mg g}^{-1}$).

As concentrações de Ca por unidade de área foram semelhantes nas duas espécies, tendo os valores médios sido de $0,12$ a $0,13 \text{ mg cm}^{-2}$ (Quadro 4.3.3). O padrão sazonal de variação foi também semelhante, tendo os máximos sido determinados na primavera e no verão ($0,17$ a $0,20 \text{ mg cm}^{-2}$) e os mínimos no outono e no inverno ($0,09$ a $0,14 \text{ mg cm}^{-2}$) (Figura 4.3.14).

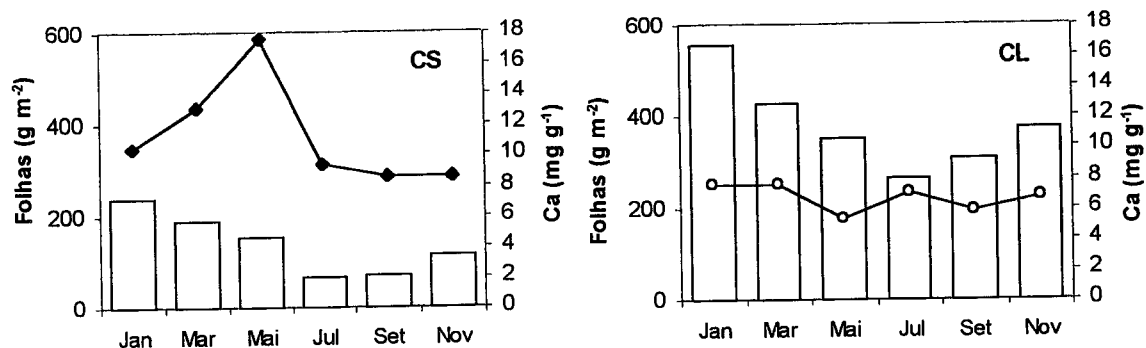


Figura 4.3.13. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de Ca (linhas), por unidade de massa (mg g^{-1}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

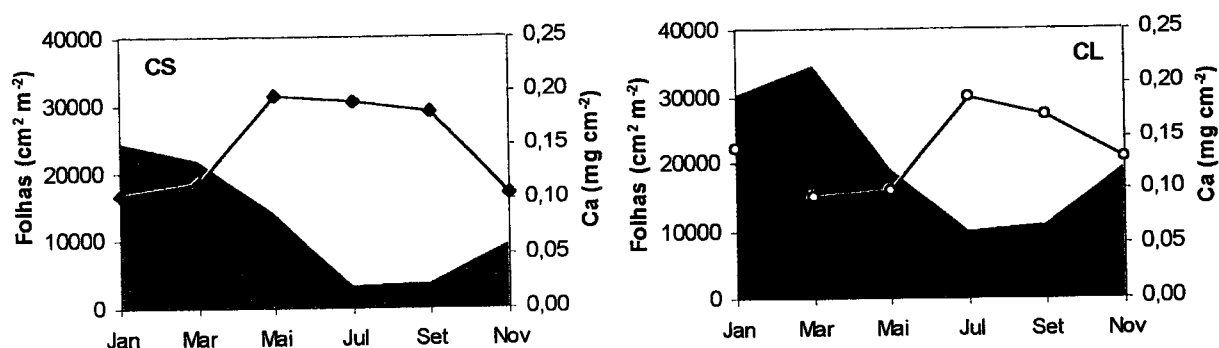


Figura 4.3.14. Variação bimestral da área ($\text{cm}^2 \text{m}^{-2}$) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de Ca (linhas), por unidade de área (mg cm^{-2}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

A concentração de Ca no conjunto dos restantes componentes da biomassa variou, no *C. salviifolius*, entre $5,22 \text{ mg g}^{-1}$ (Julho) e $7,02 \text{ mg g}^{-1}$ (Janeiro), podendo o máximo ser atribuído às concentrações registadas nos caules e ramos lenhosos ($7,18 \text{ mg g}^{-1}$) (Figura 4.3.15). No *C. ladanifer*, os limites do intervalo de variação, de $10,31 \text{ mg g}^{-1}$ (Maio) e de $17,41 \text{ mg g}^{-1}$ (Novembro), terão sido determinados pelos raminhos. O mínimo coincidiu com a máxima biomassa deste componente que, simultaneamente, tinha baixos valores de concentração ($5,88 \text{ mg g}^{-1}$), e o máximo ocorreu após a sua lenhificação e consequente aumento da concentração ($16,68 \text{ mg g}^{-1}$); o máximo terá sido ainda influenciado pelas elevadas concentrações na necromassa ($10,48 \text{ mg g}^{-1}$, nas folhas, e $12,62 \text{ mg g}^{-1}$, nos ramos).

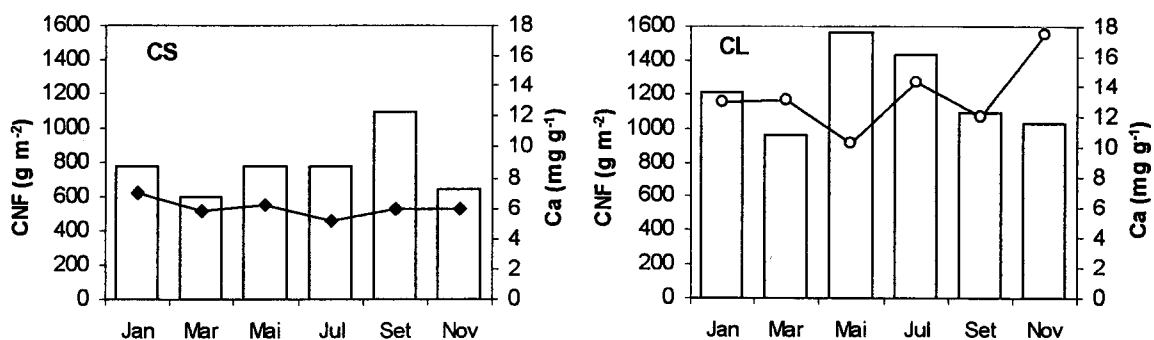


Figura 4.3.15. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de Ca (linhas) (mg g^{-1}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

As maiores quantidades foliares de Ca ocorreram em Janeiro, devido à influência da quantidade de biomassa deste componente. Os máximos foram de $2,49 \text{ g m}^{-2}$ (31%), no *C. salviifolius* e de $4,15 \text{ g m}^{-2}$ (21%), no *C. ladanifer*. Para a primeira espécie, determinou-se um novo máximo em Maio, de $2,74 \text{ g m}^{-2}$ (36%), devido à elevada concentração registada nesse mês (Figura 4.3.13). Os mínimos foram determinados em Julho ($0,63$ e $1,86 \text{ g m}^{-2}$, correspondentes a 13 e 8%) e Setembro ($0,63$ e $1,81 \text{ g m}^{-2}$, que corresponderam a 9 e 12%) (Figura 4.3.16).

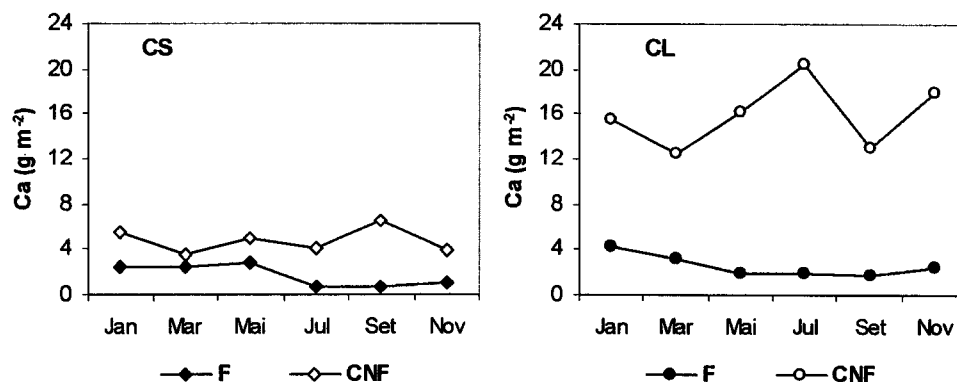


Figura 4.3.16. Variação bimestral da acumulação de Ca (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa, do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

Quanto à quantidade de Ca nos restantes componentes da biomassa aérea (Figura 4.3.16) destaca-se um máximo de $6,52 \text{ g m}^{-2}$ (91% do total na biomassa aérea), em Setembro, no *C. salviifolius*, que pode ser atribuído aos caules e ramos lenhosos, $4,95 \text{ g m}^{-2}$ (69%), principalmente aos mais finos, $2,32 \text{ g m}^{-2}$ (32%), resultantes da lenhificação dos raminhos novos, e ainda aos ramos mortos,

0,61 g m⁻² (8%), aos frutos, 0,46 g m⁻² (6%) e às folhas senescentes, 0,33 g m⁻² (5%). No *C. ladanifer*, registaram-se dois máximos acentuados em Julho e em Novembro, respectivamente de 20,52 e 17,98 g m⁻² (92 e 88%), ambos provocados por um aumento da quantidade dos caules e ramos lenhosos (18,85 e 17,03 g m⁻², equivalentes a 84 e 83%).

4.3.1.5 Magnésio

As maiores concentrações médias de Mg nos componentes da biomassa aérea foram encontradas nas folhas verdes (3,02 mg g⁻¹) e senescentes (2,81 mg g⁻¹) do *C. salviifolius*, tendo, nesta espécie, os valores dos raminhos verdes, flores e frutos sido da mesma ordem de grandeza (2,08 a 2,23 mg g⁻¹), enquanto os mais baixos foram os dos caules e ramos lenhosos e dos ramos mortos (1,20 a 1,24 mg g⁻¹). No *C. ladanifer*, as concentrações médias deste elemento foram mais baixas, tendo os valores determinados sido de 2,15, 2,11, 1,61, 1,43, 1,37, 0,91 e 0,77 mg g⁻¹, respectivamente nas folhas senescentes, folhas verdes, raminhos verdes, flores, frutos, ramos mortos e caules e ramos lenhosos (Quadro 4.3.1).

As maiores quantidades de Mg nos componentes da biomassa aérea do *C. salviifolius* foram determinadas nos caules e ramos lenhosos com 0,77 g m⁻² (53% do total na biomassa aérea) e nas folhas verdes com 0,42 g m⁻² (28%). As quantidades presentes nos restantes componentes variaram entre 1 e 6% do total. No *C. ladanifer*, as folhas verdes com 0,80 g m⁻² e os caules e ramos lenhosos com 0,79 g m⁻² continham proporções idênticas (44 e 43%). (Quadro 4.3.2). Nenhum dos restantes componentes continha quantidades superiores a 4% do total.

O padrão de variação da concentração foliar de Mg por unidade de massa foi semelhante ao do Ca (Figura 4.3.17). No *C. salviifolius*, a concentração mais baixa (2,59 mg g⁻¹) verificou-se em Setembro e a mais alta (3,42 mg g⁻¹) em Maio. No *C. ladanifer*, embora os valores terem sido mais baixos e com menores oscilações, o máximo (2,46 mg g⁻¹) foi registado em Janeiro e o mínimo (1,82 mg g⁻¹) em Maio.

Ao expressar as concentrações de Mg por unidade de área foliar, obteve-se um valor médio ligeiramente mais elevado no *C. ladanifer* (0,04 mg cm⁻²) do que no *C. salviifolius* (0,03 mg cm⁻²), ao contrário do que aconteceu quando se expressaram por unidade de massa (Quadros 4.3.1 e 4.3.3). Este facto ter-se-á devido, à semelhança do verificado com as concentrações de N e K, aos menores valores de

SLA da primeira espécie, relativamente à segunda. O padrão de variação do conteúdo de Mg foi, em ambas as espécies, inverso ao da variação da área foliar, tendo os maiores conteúdos sido determinados em Julho e Setembro (0,05 a 0,06 mg cm⁻²), nas folhas de verão (Figura 4.3.18).

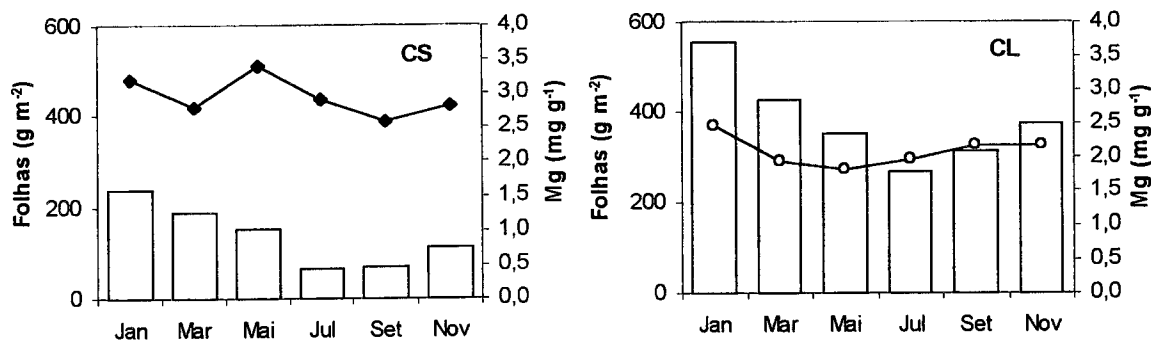


Figura 4.3.17. Variação bimestral da biomassa (g m⁻²) de folhas fotossinteticamente activas (colunas) e concentrações foliares de Mg (linhas), por unidade de massa (mg g⁻¹), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

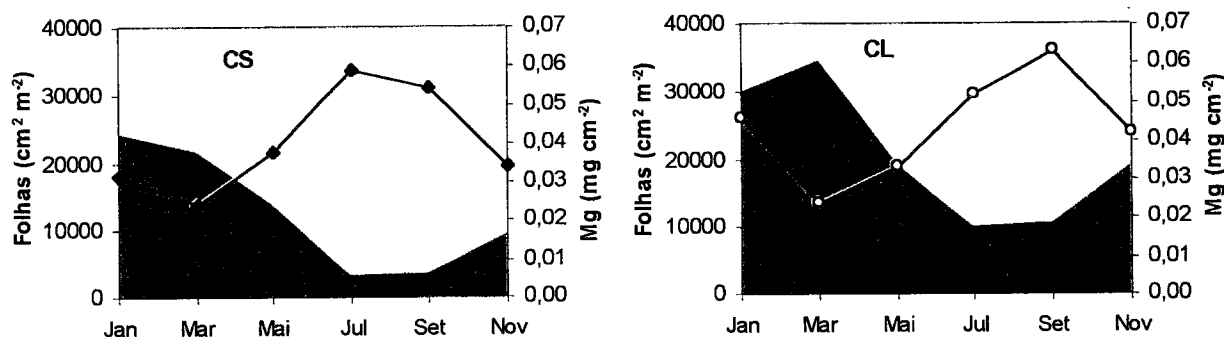


Figura 4.3.18. Variação bimestral da área (cm² m⁻²) de folhas fotossinteticamente activas (áreas) e concentrações foliares de Mg (linhas), por unidade de área (mg cm⁻²), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

A variação temporal da concentração de Mg nos restantes componentes da biomassa foi bastante reduzida. Os limites do intervalo determinado foram de 1,12 e 1,63 mg g⁻¹, no *C. salviifolius* e de 0,74 e 1,13 mg g⁻¹, no *C. ladanifer* (Figura 4.3.19). O máximo, registado no mês de Maio, terá sido provocado pelas elevadas concentrações registadas nos frutos (2,42 e 1,64 mg g⁻¹, respectivamente).

A quantidade de Mg nas folhas foi máxima, tal como a de N, P, K e Ca, em Janeiro, com valores de 0,76 g m⁻² (43% do Mg total), no *C. salviifolius* e de 1,36 g m⁻² (60%), no *C. ladanifer*. Na primeira espécie, os valores mais baixos, 0,20 e 0,19 g m⁻² (18 e 11%), observaram-se em Julho e Setembro, enquanto na

segunda, o mínimo, $0,52 \text{ g m}^{-2}$ (31%), foi determinado apenas em Julho (Figura 4.3.20).

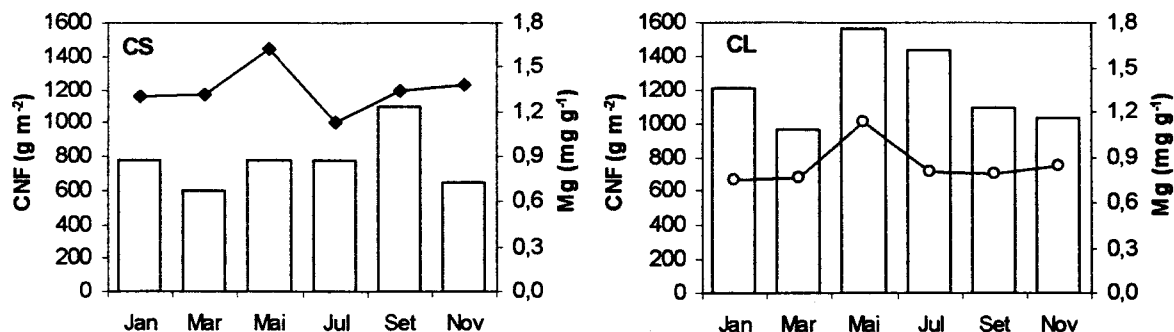


Figura 4.3.19. Variação bimestral da biomassa (g m^{-2}) dos componentes não foliares (CNF) da biomassa (colunas) e concentrações de Mg (linhas) (mg g^{-1}), no *C. salviifolius* (CS) e no *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

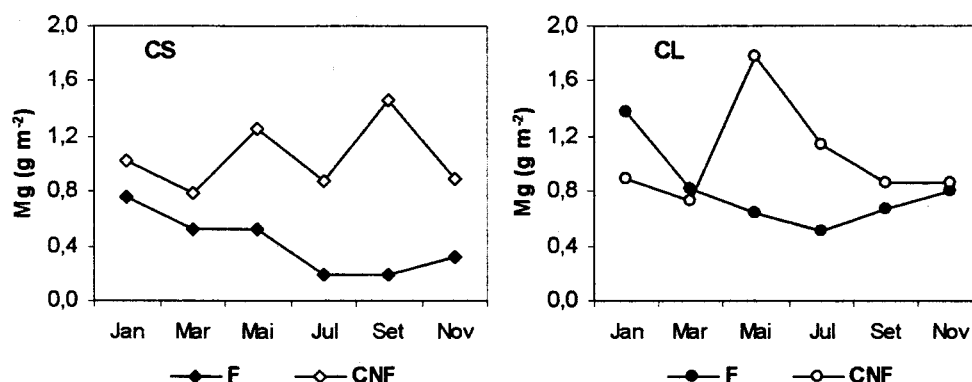


Figura 4.3.20. Variação bimestral da acumulação de Mg (g m^{-2}) nas folhas (F) e nos componentes não foliares (CNF) da biomassa, do *C. salviifolius* (CS) e do *C. ladanifer* (CL), durante o ano de 1995.

Nos componentes não foliares do *C. salviifolius* ocorreu um máximo em Setembro, destacando-se ainda dois máximos secundários em Janeiro e Maio. Os valores registados, respectivamente de $1,46 \text{ g m}^{-2}$ (89% do total na biomassa aérea), $1,02 \text{ g m}^{-2}$ (57%) e $1,26 \text{ g m}^{-2}$ (70%), deveram-se à elevada quantidade dos caules e ramos lenhosos ($1,16$, $0,85$ e $0,64 \text{ g m}^{-2}$, equivalentes a 70, 48 e 36%), podendo o último ser também atribuído à quantidade dos frutos, $0,36 \text{ g m}^{-2}$ (20%). No *C. ladanifer* o máximo, de $1,14$ a $1,78 \text{ g m}^{-2}$ (69 a 73%), prolongou-se de Maio a Julho, devido ao incremento das quantidades presentes na generalidade dos órgãos vegetativos e nos frutos (estes últimos, com valores de $0,12$ e $0,17 \text{ g m}^{-2}$, continham 7%) (Figura 4.3.20).

4.3.2 Concentrações comparativas da biomassa aérea e radical

As concentrações de nutrientes apresentaram diferenças entre as duas espécies, tendo os valores determinados para a biomassa aérea sido, na generalidade, mais elevados do que para a biomassa subterrânea.

A concentração de N na biomassa aérea (respectivamente 5,56 e 5,77 mg g⁻¹, no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*) foi mais elevada do que na biomassa subterrânea (3,66 e 3,37 mg g⁻¹) (Quadro 4.3.4). A razão C:N na biomassa subterrânea do *C. salviifolius* (126) foi 1,4 vezes maior do que na aérea (87). No caso do *C. ladanifer* a diferença foi ainda mais acentuada (1,7 vezes), visto esta razão ter sido de 138 na biomassa subterrânea e 83 na aérea. Dada a diferença entre os valores da biomassa aérea e subterrânea, bem como às respectivas concentrações de N, a imobilização deste nutriente foi, em ambas as espécies, maior na biomassa aérea do que na biomassa radical, à semelhança do obtido por Escarré *et al.* (1999), em *Quercus ilex*. As médias determinadas foram mais elevadas no *C. ladanifer* com valores de 11,12 e 4,57 g m⁻², respectivamente na biomassa aérea e subterrânea (71 e 29% do N total), do que no *C. salviifolius* com 7,58 e 3,57 g m⁻² (68 e 32%), devido às diferenças de massa (Quadro 4.3.5).

Quadro 4.3.4. Valores médios (mg g⁻¹) da matéria orgânica (MO) e das concentrações de nutrientes na biomassa aérea (BA) e subterrânea (BS) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Médias com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	MO	N	P	K	Ca	Mg
	BA					
CS	964 a	5,56 a	0,86 a	4,59 a	6,92 a	1,61 a
CL	955 a	5,77 a	0,69 a	3,74 a	11,17 a	1,13 b
	BS					
CS	921 a	3,66 a	0,45 a	2,23 a	11,93 a	1,29 a
CL	931 a	3,37 a	0,45 a	1,98 a	9,32 a	1,25 a

As concentrações de N na biomassa radical (Quadro 4.3.6) foram, em ambas as espécies, mais elevadas nas raízes finas (4,60 e 4,09 mg g⁻¹, respectivamente, no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*), seguindo-se as raízes grossas (3,32 e 3,40 mg g⁻¹) e, finalmente, as raízes de diâmetro médio (2,88 e 2,62 mg g⁻¹). Escarré *et al.* (1999)

obtiveram resultados idênticos para *Quercus ilex*. No *C. salviifolius*, tendo os valores calculados, não só para a massa como para as concentrações de N, sido mais elevados nas raízes finas seguindo-se, por ordem decrescente de grandeza, as raízes grossas e as médias, as maiores quantidades de N na biomassa radical determinaram-se nas raízes finas, com $1,63 \text{ g m}^{-2}$ (45% do N acumulado na biomassa radical), seguidas pelas grossas, com $1,17 \text{ g m}^{-2}$ (33%) e pelas médias, com $0,77 \text{ g m}^{-2}$ (22%) (Quadro 4.3.7). No *C. ladanifer*, apesar da maior concentração de N ter sido a das raízes finas, a maior quantidade determinou-se nas grossas, com $1,77 \text{ g m}^{-2}$ (39% do N imobilizado na biomassa radical), devido à elevada massa destas; seguiram-se as raízes finas com $1,69 \text{ g m}^{-2}$ (37%) e as médias com $1,10 \text{ g m}^{-2}$ (24%) (Quadro 4.3.7).

Quadro 4.3.5. Valores médios da distribuição de nutrientes (g m^{-2}) na biomassa aérea (BA) e subterrânea (BS) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=3$. Médias com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).

	N	P	K	Ca	Mg
BA					
CS	7,58 (1,22) a	1,16 (0,19) a	6,23 (1,00) a	9,49 (1,52) a	2,20 (0,35) a
CL	11,12 (1,03) a	1,34 (0,12) a	7,14 (0,66) a	19,64 (1,81) b	2,13 (0,20) a
BS					
CS	3,57 (0,73) a	0,44 (0,09) a	2,17 (0,44) a	11,61 (2,34) a	1,26 (0,26) a
CL	4,57 (0,06) a	0,60 (0,01) a	2,69 (0,03) a	12,6 (0,50) a	1,69 (0,03) a

Quadro 4.3.6. Valores (mg g^{-1}) das concentrações (amostras compostas) de nutrientes nos componentes da biomassa radical (raízes finas – $R \leq 2 \text{ mm}$; raízes médias – $R 2-5 \text{ mm}$ e raízes grossas – $R \geq 5 \text{ mm}$) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

	N	P	K	Ca	Mg
$R \leq 2 \text{ mm}$					
CS	4,60	0,50	2,57	8,13	1,60
CL	4,09	0,45	2,14	6,52	1,28
$R 2-5 \text{ mm}$					
CS	2,88	0,37	2,03	11,44	1,18
CL	2,62	0,44	2,03	8,66	1,18
$R \geq 5 \text{ mm}$					
CS	3,32	0,45	2,03	16,14	1,07
CL	3,40	0,45	1,82	12,08	1,28

Quadro 4.3.7. Valores médios da distribuição de nutrientes (g m^{-2}) na biomassa radical (raízes finas – $R \leq 2$ mm; raízes médias – R 2-5 mm e raízes grossas – $R \geq 5$ mm), de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=3$. Médias com letras diferentes são significativamente diferentes ($P < 0,05$).

	N	P	K	Ca	Mg
$R \leq 2$ mm					
CS	1,63 a (0,37)	0,18 a (0,04)	0,91 a (0,21)	2,88 a (0,66)	0,57 a (0,13)
CL	1,69 a (0,15)	0,19 a (0,02)	0,88 a (0,08)	2,70 a (0,25)	0,53 a (0,05)
R 2-5 mm					
CS	0,77 a (0,14)	0,10 a (0,02)	0,55 a (0,10)	3,07 a (0,57)	0,32 a (0,06)
CL	1,10 a (0,02)	0,18 b (0,00)	0,86 a (0,01)	3,65 a (0,05)	0,50 a (0,01)
$R \geq 5$ mm					
CS	1,17 a (0,26)	0,16 a (0,04)	0,71 a (0,16)	5,67 a (1,25)	0,38 a (0,08)
CL	1,77 a (0,22)	0,23 a (0,03)	0,95 a (0,12)	6,29 a (0,79)	0,67 a (0,08)

A concentração de P na biomassa subterrânea do *C. salviifolius* ($0,45 \text{ mg g}^{-1}$) foi cerca de metade da determinada na biomassa aérea ($0,86 \text{ mg g}^{-1}$), ao passo que no *C. ladanifer*, embora também tenha sido menor, ($0,45$ e $0,69 \text{ mg g}^{-1}$, respectivamente), a diferença foi menos pronunciada (Quadro 4.3.4). A razão N:P na biomassa aérea do *C. salviifolius* (6) foi ligeiramente inferior à da biomassa radical (8), ao passo que no *C. ladanifer* os valores determinados foram idênticos (8). As quantidades de P, à semelhança das de N, foram maiores na biomassa aérea do que na biomassa radical. Os valores registados na biomassa aérea foram de $1,16$ e $1,34 \text{ g m}^{-2}$ (73% e 69% do P total), respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*, e na subterrânea de $0,44$ e $0,60 \text{ g m}^{-2}$ (27 e 31%) (Quadro 4.3.5).

As concentrações de P na biomassa radical (Quadro 4.3.6) do *C. salviifolius* foram, tal como as de N, mais elevadas nas raízes finas ($0,50 \text{ mg g}^{-1}$), seguindo-se as grossas ($0,45 \text{ mg g}^{-1}$) e, por fim, as médias ($0,37 \text{ mg g}^{-1}$). As raízes do *C. ladanifer*, por seu lado, apresentaram concentrações semelhantes ($0,44$ a $0,45 \text{ mg g}^{-1}$). A maior quantidade radical de P, tal como a de N, determinou-se, no *C. salviifolius*, nas raízes finas, seguindo-se as grossas e as médias, respectivamente com $0,18$, $0,16$ e $0,10 \text{ g m}^{-2}$ (equivalentes a 40, 37 e 23%). No *C. ladanifer*, o P foi acumulado em maior quantidade nas raízes grossas, com

0,23 g m⁻² (38%), tendo as quantidades determinadas para as finas e as médias, respectivamente 0,19 e 0,18 g m⁻² (31%), sido semelhantes (Quadro 4.3.7).

A concentração de K na biomassa aérea do *C. salviifolius* (4,59 mg g⁻¹) foi mais elevada do que na biomassa subterrânea (2,23 mg g⁻¹), o mesmo se tendo passado no *C. ladanifer* (3,74 e 1,98 mg g⁻¹, respectivamente) (Quadro 4.3.4). Contudo, embora as concentrações tenham sido mais elevadas no *C. salviifolius*, verificou-se maior acumulação no *C. ladanifer*, visto a influência da biomassa se ter sobreposto à das concentrações. As quantidades determinadas no *C. ladanifer* foram de 7,14 g m⁻² (72% do K total) na biomassa aérea e de 2,69 g m⁻² (28%) na subterrânea, enquanto no *C. salviifolius* os valores registados foram de 6,23 e 2,17 g m⁻² (75 e 25%), respectivamente (Quadro 4.3.5).

Entre os componentes da biomassa subterrânea, as raízes finas continham, em ambas as espécies, a concentração mais alta; os valores determinados foram de 2,57 mg g⁻¹, no *C. salviifolius*, e de 2,14 mg g⁻¹, no *C. ladanifer*. Na primeira espécie, tanto as raízes médias como as grossas tinham uma concentração de 2,03 mg g⁻¹, enquanto na segunda, a concentração das raízes médias foi igualmente de 2,03 mg g⁻¹, mas a das grossas foi apenas de 1,82 mg g⁻¹ (Quadro 4.3.6). Devido às diferenças anteriores e às verificadas na biomassa, as espécies diferiram na distribuição do K pelas várias classes de raízes. Enquanto as raízes finas continham a maior quantidade no *C. salviifolius*, com 0,91 g m⁻² (42%), seguindo-se as grossas, com 0,71 g m⁻² (33%) e as médias com, 0,55 g m⁻² (25%), no *C. ladanifer*, as quantidades acumuladas, por ordem decrescente de grandeza, 0,95 (35%), 0,88 (33%) e 0,86 g m⁻² (32%), foram determinadas, respectivamente nas raízes grossas, finas e médias (Quadro 4.3.7).

O Ca foi o elemento que atingiu concentrações mais elevadas, em qualquer das espécies. Contudo, enquanto a concentração na biomassa aérea do *C. salviifolius* (6,92 mg g⁻¹) foi consideravelmente mais baixa do que na do *C. ladanifer* (11,17 mg g⁻¹), com a concentração na biomassa subterrânea passou-se o inverso (respectivamente 11,93 e 9,32 mg g⁻¹) (Quadro 4.3.4). Todavia, no *C. ladanifer* estavam acumuladas maiores quantidades de Ca, quer na biomassa aérea, 19,64 g m⁻² (61% do total), quer na radical, 12,64 g m⁻² (39%), relativamente

ao *C. salviifolius*, para o qual estes valores foram, respectivamente, de 9,49 e 11,61 g m⁻² (45 e 55%) (Quadro 4.3.5).

A ordenação das várias classes de raízes, por ordem decrescente das concentrações, foi idêntica nas duas espécies. As mais altas determinaram-se para as raízes grossas, seguindo-se as médias e as finas, tendo-se registado valores, respectivamente, de 16,14, 11,44 e 8,13 mg g⁻¹ nas do *C. salviifolius*, e de 12,08, 8,66 e 6,52 mg g⁻¹ nas do *C. ladanifer* (Quadro 4.3.6). A influência destas concentrações fez-se sentir nas das quantidades deste elemento, nas raízes consideradas, tendo as maiores sido calculadas para as raízes grossas (Quadro 4.3.7), com valores de 5,67 g m⁻² (49%) no *C. salviifolius*, e de 6,29 g m⁻² (49%) no *C. ladanifer*. As raízes médias tinham, respectivamente, 3,07 (27%) e 3,65 (29%) g m⁻² e as finas 2,88 (24%) e 2,70 (22%) g m⁻².

A concentração de Mg foi mais elevada para o *C. salviifolius* do que para o *C. ladanifer*, quer na biomassa aérea (respectivamente 1,61 e 1,13 mg g⁻¹), quer na subterrânea (1,29 e 1,25 mg g⁻¹) (Quadro 4.3.4). Esta diferença de grandeza das concentrações reflectiu-se na quantidade de Mg acumulado na biomassa aérea, (maior no *C. salviifolius*, com 2,20 g m⁻², do que no *C. ladanifer*, com 2,13 g m⁻²). Contudo, na biomassa subterrânea da segunda espécie estava acumulada uma quantidade superior à da primeira (1,69 e 1,26 g m⁻²), visto que a influência da biomassa se sobrepôs à das concentrações (Quadro 4.3.5).

Na biomassa radical do *C. salviifolius*, a maior concentração de Mg ocorreu nas raízes finas, com 1,60 mg g⁻¹, seguidas das médias, com 1,18 mg g⁻¹ e das grossas, com 1,07 mg g⁻¹; no caso do *C. ladanifer*, tanto as raízes finas como as grossas tinham uma concentração de 1,28 mg g⁻¹, enquanto as raízes médias tinham 1,18 mg g⁻¹ (Quadro 4.3.6). Devido à influência dos valores da massa e da concentração, no *C. salviifolius*, as raízes finas continham maior quantidade deste elemento, 0,57 g m⁻² (45% do Mg radical), do que as grossas, 0,38 g m⁻² (30%), ao passo que, no *C. ladanifer*, a quantidade acumulada nas raízes grossas, 0,67 g m⁻² (39%) era superior à das raízes finas, 0,53 g m⁻² (32%) (Quadro 4.3.7). As quantidades das raízes médias foram, respectivamente, de 0,32 (25%) e 0,50 (29%) g m⁻².

4.3.3 Componentes da folhada

4.3.3.1 Azoto

Os componentes da folhada (folhas, flores, frutos e ramos) do *C. salviifolius* apresentaram concentrações de N mais elevadas do que os do *C. ladanifer*. Na primeira, as concentrações foliares médias foram de 5,76 e 6,59 mg g⁻¹, respectivamente em 1994 e 1995, tendo as dos resíduos não foliares variado entre 5,65 (nos ramos) e 8,77 mg g⁻¹ (nas flores), ambas determinadas no segundo ano. Na segunda, as concentrações determinadas nas folhas foram apenas de 3,63 e 3,74 mg g⁻¹, no primeiro e segundo anos, respectivamente, enquanto as dos outros componentes da folhada variaram entre 3,94 (nos frutos) e 6,53 mg g⁻¹ (nas flores), também no segundo ano (Quadro 4.3.8).

Quadro 4.3.8. Médias das concentrações mensais de nutrientes (mg g⁻¹) nos componentes da folhada de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Médias na mesma coluna, para cada componente, com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	N	P	K	Ca	Mg
Folhas					
CS - 1994	5,76 a	0,48 a	3,69 a	17,43 a	3,02 a
CS - 1995	6,59 b	0,54 b	4,04 a	16,78 a	3,04 a
CL - 1994	3,63 c	0,85 c	3,34 a	11,22 b	2,15 b
CL - 1995	3,74 d	1,10 d	3,52 a	11,01 c	2,44 b
Ramos					
CS - 1994	5,80 a	0,43 a	3,50 a	6,84 a	1,11 a
CS - 1995	5,65 a	0,43 a	2,30 a	6,84 a	1,10 a
CL - 1994	5,50 a	0,44 ab	1,42 a	10,64 b	0,81 b
CL - 1995	5,56 a	0,47 b	1,46 a	11,30 c	0,80 b
Flores					
CS - 1994	7,88 a	1,07 a	7,99 a	7,36 a	2,06 a
CS - 1995	8,77 a	1,16 a	7,45 a	7,73 a	2,18 a
CL - 1994	4,69 a	0,79 a	6,79 a	2,54 a	1,01 a
CL - 1995	6,53 a	1,07 a	7,72 a	2,22 a	0,73 a
Frutos					
CS - 1994	6,14 a	0,62 a	3,88 a	7,57 a	1,35 a
CS - 1995	6,13 a	0,59 a	3,33 a	6,86 a	1,29 a
CL - 1994	4,65 a	0,48 a	3,55 a	4,25 b	0,97 b
CL - 1995	3,94 b	0,36 b	2,09 a	3,63 c	0,80 c

No *C. salviifolius*, as menores concentrações foliares de N (4,41 e 5,24 mg g⁻¹) foram determinadas em Julho de 1994 e Junho de 1995, respectivamente, enquanto as mais elevadas (10,98 e 12,15 mg g⁻¹) foram observados em Novembro, tanto em

1994 como em 1995. No *C. ladanifer*, as concentrações mínimas e máximas ocorreram, respectivamente, em Julho e Janeiro (2,92 e 7,34 mg g⁻¹), no primeiro ano, e em Junho e Dezembro (3,12 e 10,13 mg g⁻¹), no segundo (Figura 4.3.21).

O padrão de variação da concentração de N nas folhas da folhada foi, em ambas as espécies, idêntico ao das folhas fotossinteticamente activas da biomassa, isto é, os mínimos ocorreram no fim da primavera e início do verão, e os máximos no fim do outono e início do inverno. Verificou-se, ainda, que a época de ocorrência dos valores mais baixos coincidiu com os períodos de queda máxima, tendo-se determinado uma correlação negativa entre a massa de folhas caídas e a concentração de N, tanto no *C. salviifolius* ($r=-0,72$, $p<0,001$) como no *C. ladanifer* ($r=-0,56$, $p<0,01$). Caritat *et al.* (1994) obtiveram resultados idênticos para *Quercus suber*.

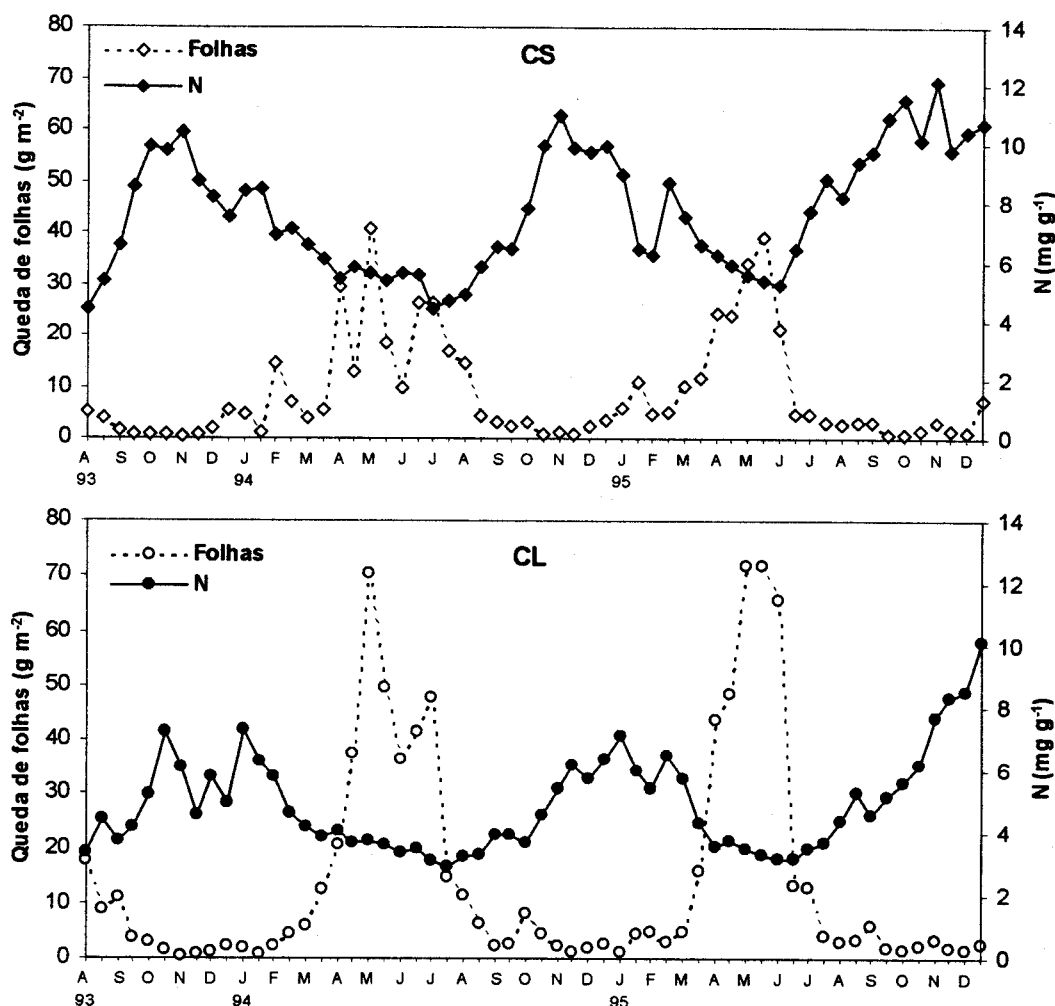


Figura 4.3.21. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m⁻²) e respectiva concentração de N, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

Nos resíduos não foliares da folhada (Quadro 4.3.8), as médias das concentrações mensais de N, foram um pouco mais elevadas do que as das folhas, tanto no *C. salviifolius* (6,94 mg g⁻¹, no primeiro ano, e 7,07 mg g⁻¹, no segundo) como no *C. ladanifer* (4,81 e 4,55 mg g⁻¹, respectivamente). Na primeira espécie, os valores determinados oscilaram entre 5,80 e 7,89 mg g⁻¹ (respectivamente em Agosto e Abril de 1994) e entre 5,71 e 8,17 mg g⁻¹ (Dezembro e Abril de 1995), tendo os limites observados para a segunda sido de 3,92 e 7,01 mg g⁻¹ (em Junho e Novembro de 1994) e de 3,94 e 5,52 mg g⁻¹ (em Junho e Agosto de 1995) (Figura 4.3.22).

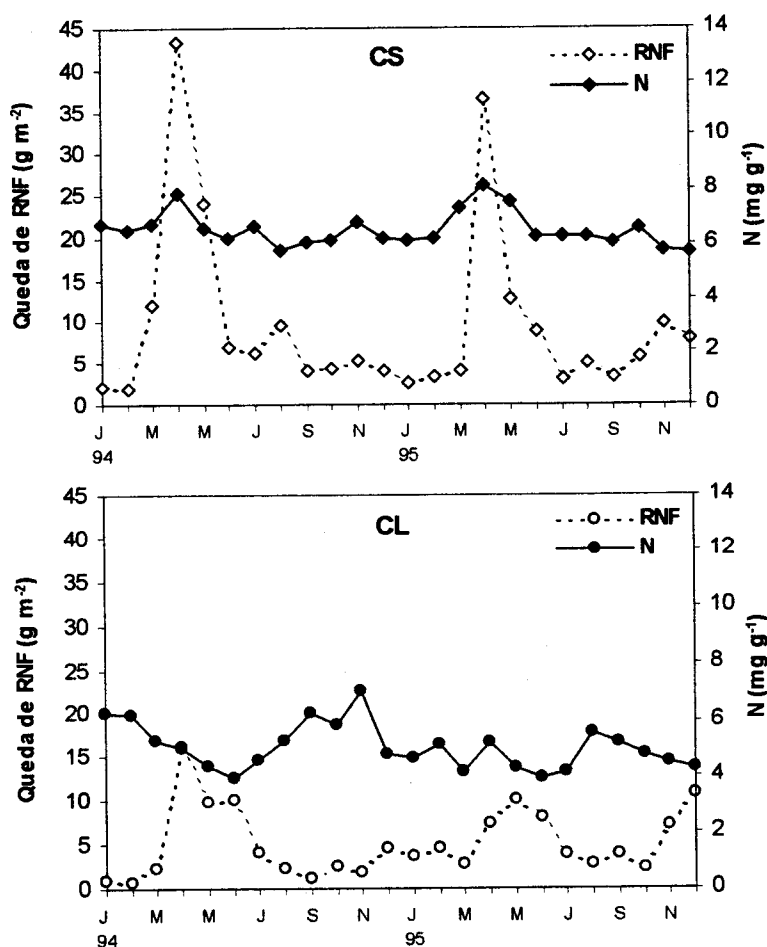


Figura 4.3.22. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m⁻²) e da respectiva concentração de N, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

As variações sazonais da concentração de N, neste conjunto de resíduos orgânicos, coincidiu no *C. salviifolius* com as da concentração dos frutos, devendo-se, no entanto, os valores máximos (6,59 a 8,17 mg g⁻¹) às elevadas proporções de resíduos florais, muito ricos em N, nos meses de Março, Abril e Maio.

A concentração de N no conjunto dos resíduos não foliares correlacionou-se positivamente, tanto com a concentração deste elemento nas flores ($r=0,57$, $p<0,01$), como nos frutos ($r=0,63$, $p<0,01$). A concentração de N nos ramos pouco variou ao longo do ano (em média $5,71 \text{ mg g}^{-1}$), não se tendo correlacionado com nenhuma das outras variáveis em causa.

No *C. ladanifer*, a concentração mensal de N, nos resíduos não foliares da folhada, embora com maior variabilidade no primeiro ano ($3,92$ a $7,01 \text{ mg g}^{-1}$), do que no segundo ($3,94$ a $5,52 \text{ mg g}^{-1}$), variou também de forma idêntica à da concentração deste elemento nos frutos. Visto, nesta espécie, as flores serem mais pobres em N e a sua proporção muito mais baixa do que na outra espécie, a concentração de N nos resíduos não foliares parece ter sido influenciada sobretudo pelos frutos. De facto, determinou-se uma correlação positiva entre estas duas variáveis ($r=0,82$, $p<0,001$), não se tendo detectado nenhuma correlação, nem com a concentração nas flores, nem nos ramos. As concentrações de N, neste último componente, apresentaram, tal como para o *C. salviifolius*, uma variabilidade sazonal muito reduzida, tendo os valores médios sido semelhantes ao daquela espécie (Quadro 4.3.8).

4.3.3.2 Fósforo

As concentrações de P nos resíduos de órgãos vegetativos (folhas e ramos), ao contrário das de N, foram mais elevadas no *C. ladanifer*, enquanto as dos resíduos de órgãos reprodutivos (flores e frutos), tal como as de N, foram mais elevadas no *C. salviifolius* (Quadro 4.3.8). Nesta espécie, as concentrações foliares médias foram de $0,48 \text{ mg g}^{-1}$, no primeiro ano, e de $0,54 \text{ mg g}^{-1}$, no segundo, enquanto no *C. ladanifer*, foram de $0,85$ e $1,10 \text{ mg g}^{-1}$, respectivamente. Nos componentes não foliares da folhada do *C. salviifolius*, as concentrações médias variaram entre $0,43$ (ramos) e $1,16 \text{ mg g}^{-1}$ (flores), enquanto nos do *C. ladanifer* os limites de variação foram de $0,36$ (frutos) e $1,07 \text{ mg g}^{-1}$ (flores) (Quadro 4.3.8).

No *C. salviifolius*, as mais baixas concentrações foliares de P, foram, respectivamente, em 1994 e 1995, de $0,39$ e $0,42 \text{ mg g}^{-1}$, enquanto as mais altas foram de $0,82$ e $0,84 \text{ mg g}^{-1}$. Tanto os valores mínimos como os máximos ocorreram, em ambos os anos, nas mesmas épocas que os determinados para o N foliar. Nas folhas de *C. ladanifer*, o intervalo de variação foi maior, tendo-se observado, no

primeiro ano, um mínimo de $0,50 \text{ mg g}^{-1}$, em Outubro, e um máximo de $1,19 \text{ mg g}^{-1}$, em Junho, e no segundo ano, um mínimo de $0,67 \text{ mg g}^{-1}$ (Janeiro) e um máximo de $1,27 \text{ mg g}^{-1}$ (Março) (Figura 4.3.23).

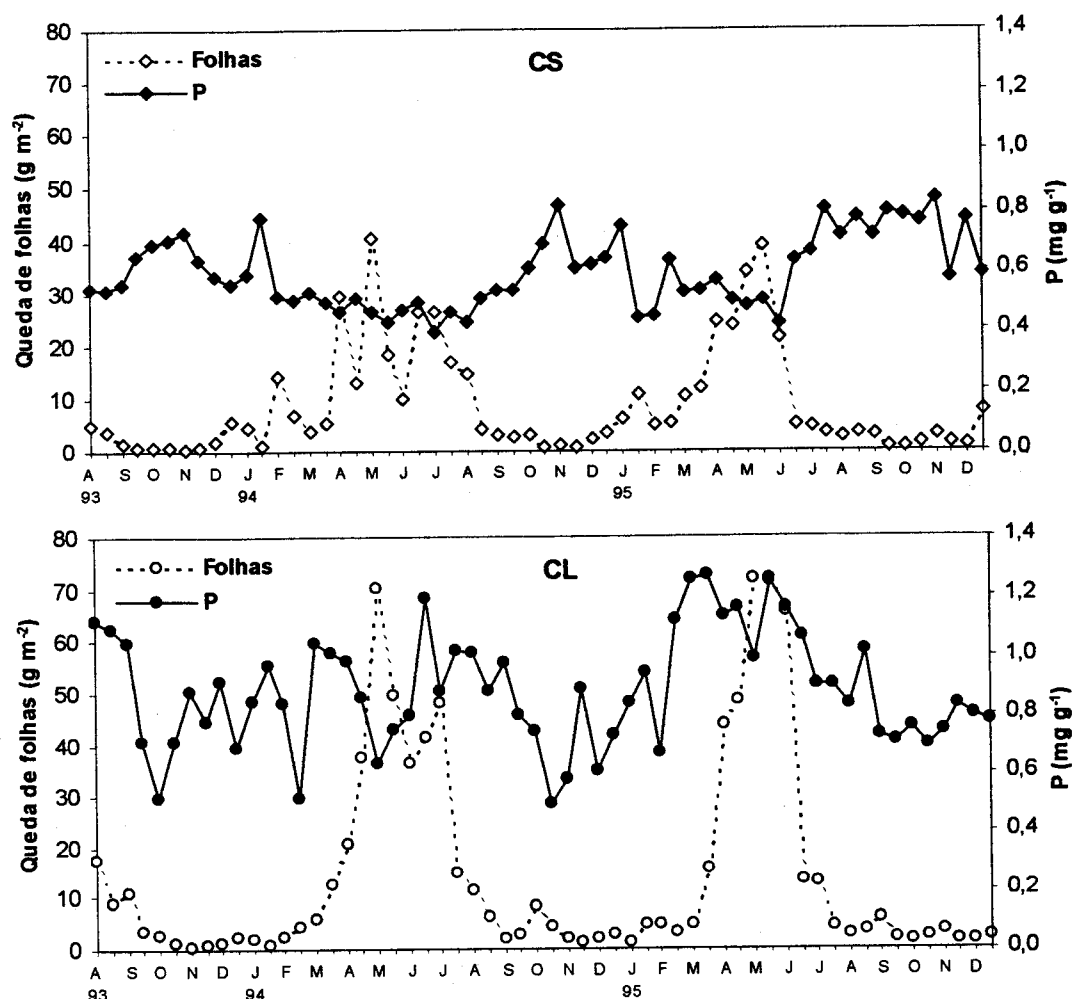


Figura 4.3.23. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m^{-2}) e respectiva concentração de P, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

A concentração de P nas folhas da folhada do *C. salviifolius* apresentou um padrão de variação sazonal idêntico ao da concentração de N. Determinou-se uma correlação negativa ($r=-0,68$, $p<0,001$) entre a quantidade de folhas na folhada e a respectiva concentração de P, e uma correlação positiva ($r=0,91$, $p<0,001$) entre as concentrações de P e de N, nas folhas da folhada. Caritat *et al.* (1994) obtiveram, em *Quercus suber*, as menores concentrações foliares de P, durante o período de queda máxima.

Nas folhas do *C. ladanifer* não se observou um padrão claro de variação da concentração de P, tendo-se determinado uma fraca correlação positiva ($r=0,43$,

(0,67-1,17 mg g⁻¹), em Março, Abril e Maio, às elevadas proporções de resíduos florais, muito ricos em P. A concentração de P na totalidade dos resíduos não foliares correlacionou-se positivamente com a dos resíduos de flores ($r=0,80$, $p<0,001$) e de frutos ($r=0,62$, $p<0,01$). A concentração de P nos ramos, para a qual não se determinou qualquer correlação com as outras variáveis estudadas, apresentou uma variabilidade temporal muito reduzida (em média 0,43 mg g⁻¹).

As flutuações das concentrações mensais de P nos resíduos não foliares da folhada do *C. ladanifer* foram também idênticas às das concentrações dos frutos, embora, tal como para o N, se tenha verificado maior variabilidade no primeiro ano (0,39-0,91 mg g⁻¹), relativamente ao segundo (0,35-0,70 mg g⁻¹). Também como para o N, e igualmente devido à mais baixa proporção de flores nesta espécie, parece ter sido a queda de frutos a determinar as mais elevadas concentrações de P neste conjunto de resíduos. A concentração deste elemento na totalidade dos resíduos não foliares correlacionou-se positivamente ($r=0,62$, $p<0,01$) com a dos resíduos de frutos, existindo apenas uma correlação muito fraca ($r=0,41$, $p<0,05$) com a das flores. Também nesta espécie, as concentrações de P nos ramos pouco variaram ao longo do tempo (em média 0,46 mg g⁻¹, valor muito semelhante ao do *C. salviifolius*), não se tendo correlacionado com nenhuma das outras variáveis em causa.

4.3.3.3 Potássio

As concentrações de K, como as de N, foram mais elevadas no *C. salviifolius* do que no *C. ladanifer*, para todos os componentes da folhada (folhas, flores, frutos e ramos) (Quadro 4.3.8). Nas folhas da primeira espécie, as concentrações médias foram de 3,69 e 4,04 mg g⁻¹ (no primeiro e segundo anos, respectivamente), enquanto as dos outros componentes da folhada variaram de 2,30 (ramos) a 7,99 mg g⁻¹ (flores). Na segunda espécie, as concentrações foliares médias foram de 3,34 e 3,52 mg g⁻¹, situando-se as dos restantes resíduos entre 1,42 (ramos) e 7,72 mg g⁻¹ (flores).

Os limites de variação da concentração foliar de K foram, para o *C. salviifolius*, de 1,81 e 5,88 mg g⁻¹ (em 1994) e de 1,69 e 6,67 mg g⁻¹ (em 1995). Para o *C. ladanifer*, determinaram-se limites semelhantes, tendo o mínimo e o máximo sido de 1,69 e 5,41 mg g⁻¹ e de 1,35 e 4,85 mg g⁻¹ (nos mesmos anos) (Figura 4.3.25).

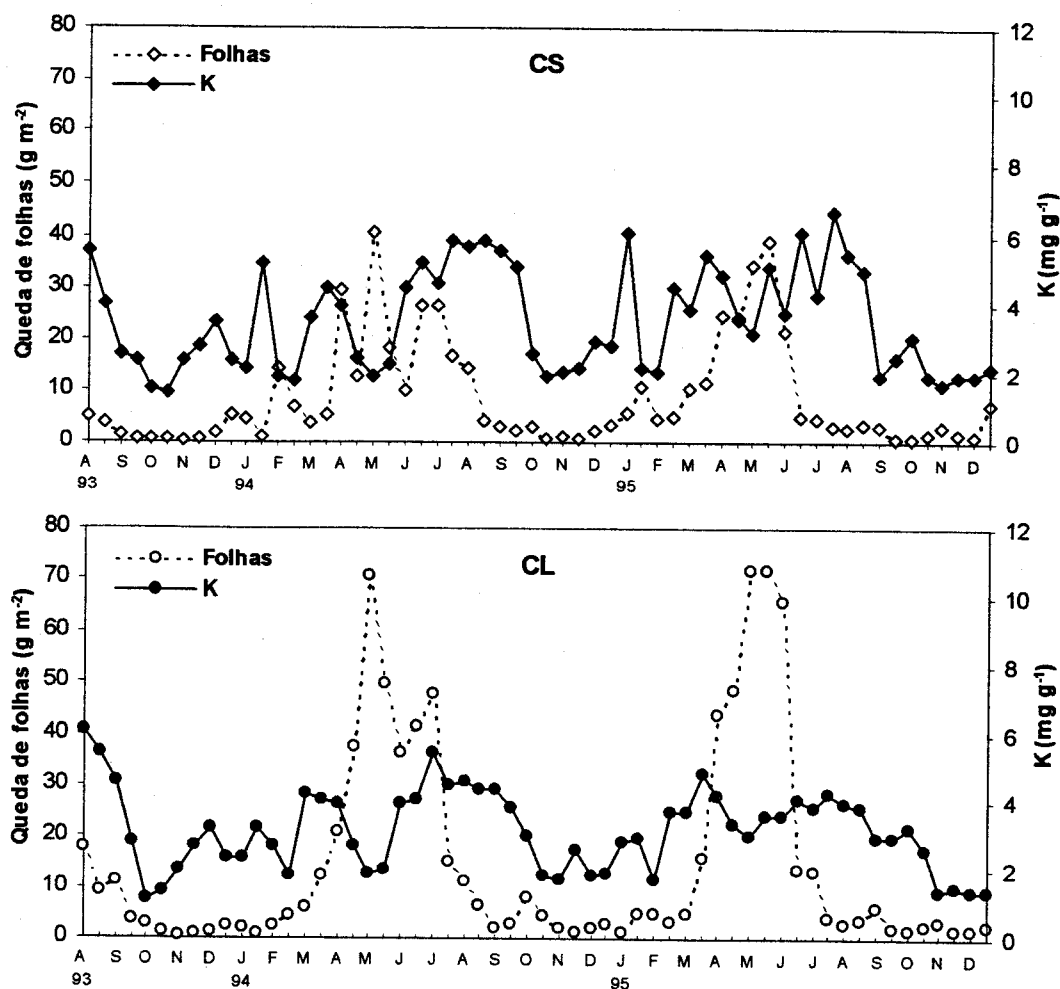


Figura 4.3.25. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m^{-2}) e respectiva concentração de K, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

Verificou-se uma grande irregularidade, na distribuição dos valores obtidos para as concentrações foliares de K, ao longo do ano, não se tendo observado um padrão regular de variação. Salieta-se, contudo, que as concentrações mais baixas coincidiram, em ambas as espécies, com os períodos de precipitação mais intensa e as mais elevadas com os períodos secos (Figuras 4.2.15 e 4.3.25). As diminuições ocorridas nos períodos pluviosos justificam-se com a lixiviação que deverá ter ocorrido, visto o K não estar estruturalmente ligado à matéria orgânica. Este facto terá, provavelmente, determinado as correlações negativas ($r=-0,62$, $p<0,01$, para o *C. salviifolius*, e $r=-0,73$, $p<0,001$, para o *C. ladanifer*) que se obtiveram entre as concentrações foliares de K e de N, dado que as concentrações mais elevadas do último ocorreram justamente nas épocas pluviosas.

As médias das concentrações de K nos resíduos não foliares da folhada (Quadro 4.3.8) do *C. salviifolius*, 5,81 e 4,75 mg g⁻¹ (em 1994 e 1995 respectivamente), foram superiores às calculadas para as folhas, o mesmo se verificando com as do *C. ladanifer*, 4,60 e 2,43 mg g⁻¹ (nos mesmos anos). A concentração de K nesses resíduos variou, na primeira espécie, entre 1,29 e 10,23 mg g⁻¹, respectivamente em Dezembro e Março de 1994, e entre 1,38 e 7,14 mg g⁻¹, em Novembro e Abril de 1995. O seu intervalo de variação foi, assim, superior ao dos resíduos foliares. Na segunda espécie, esta comparação conduziu ao mesmo tipo de relação, tendo-se calculado limites mínimos e máximos de 1,10 e 8,15 mg g⁻¹, respectivamente em Fevereiro e Abril de 1994, e de 0,81 e 5,24 mg g⁻¹, em Dezembro e Maio de 1995 (Figura 4.3.26).

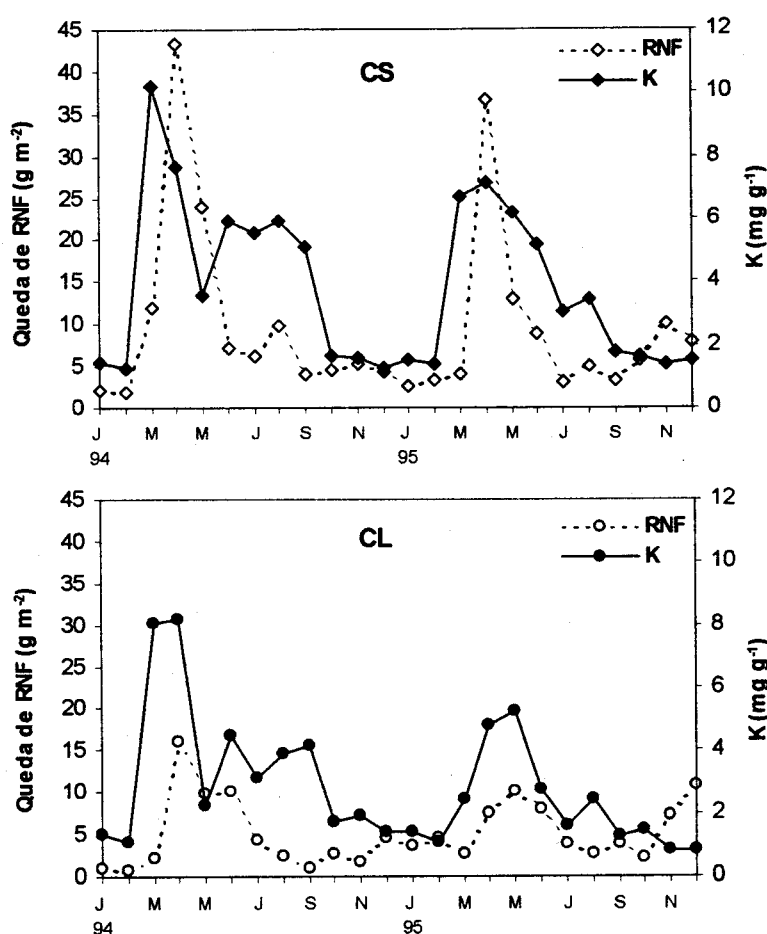


Figura 4.3.26. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m⁻²) e da respectiva concentração de K, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

A variação das concentrações de K nos componentes não foliares da folhada foram influenciadas pela concentração das flores, tendo os máximos ocorrido no período da floração.

O padrão de variação da concentração de K, nos resíduos de ramos e de cápsulas, coincidiu com o padrão observado para o conjunto dos resíduos não foliares, em ambas as espécies. A concentração do conjunto correlacionou-se positivamente, embora de forma fraca, com a dos frutos ($r=0,46$, $p<0,05$, no *C. salviifolius* e $r=0,47$, $p<0,05$, no *C. ladanifer*); já com as dos ramos, só se correlacionou na primeira espécie ($r=0,43$, $p<0,05$).

4.3.3.4 Cálcio

As maiores concentrações de Ca foram, com excepção das dos resíduos de ramos, medidas nos componentes (folhas, flores e frutos) da folhada do *C. salviifolius*. Nesta espécie, as concentrações foliares médias foram, respectivamente em 1994 e 1995, de 17,43 e 16,78 mg g⁻¹, variando as médias dos restantes resíduos entre 6,84 (ramos) e 7,73 mg g⁻¹ (flores). Os valores médios obtidos para as folhas do *C. ladanifer* foram de 11,22 e 11,01 mg g⁻¹, enquanto para os restantes resíduos variaram entre 2,22 (flores) e 11,30 mg g⁻¹ (ramos) (Quadro 4.3.8).

As flutuações sazonais da concentração foliar de Ca ocorreram, no *C. salviifolius*, entre 10,85 (Novembro) e 23,62 mg g⁻¹ (Julho), em 1994, e entre 7,34 (Novembro) e 21,47 mg g⁻¹ (Maio), em 1995. As concentrações determinadas para o *C. ladanifer*, para além de mais baixas, apresentaram menor variabilidade sazonal, tendo os seus limites sido de 9,13 (Janeiro) e 11,72 mg g⁻¹ (Julho), em 1994, e de 6,76 (Dezembro) e 11,61 mg g⁻¹ (Abril), em 1995 (Figura 4.3.27).

Verificou-se um nítido padrão de variação da concentração de Ca nas folhas do *C. salviifolius*. As concentrações mais baixas ocorreram durante o outono e o inverno, épocas de crescimento activo, em que muitas das folhas senescentes, por terem emergido no final da época de crescimento anterior, eram bastante jovens. No fim da primavera e durante o verão, as concentrações aumentaram. Este incremento ter-se-á prendido com o facto de, sendo o crescimento vegetativo muito lento nesta época do ano, a maioria das folhas senescentes eram bastante mais velhas, pelo que, teriam acumulado Ca, dada a baixa mobilidade deste elemento. A concentração foliar de Ca correlacionou-se positivamente com a quantidade de folhas ($r=0,76$, $p<0,001$) e com a concentração de K ($r=0,61$, $p<0,01$). Por outro lado, a

concentração de Ca nas folhas correlacionou-se negativamente com as concentrações foliares de N ($r=-0,79$, $p<0,001$) e de P ($r=-0,59$, $p<0,01$).

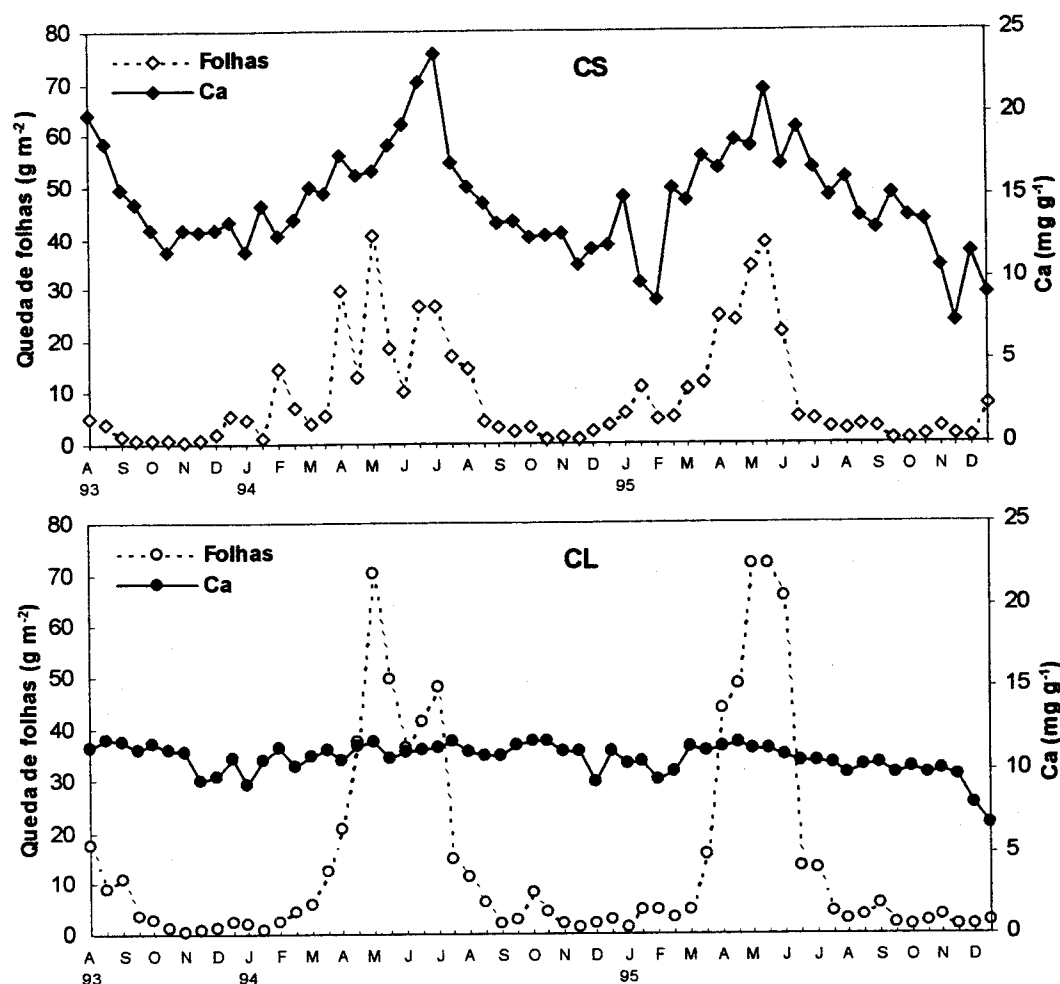


Figura 4.3.27. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m^{-2}) e respectiva concentração de Ca, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

Nas folhas do *C. ladanifer*, a concentração de Ca manteve-se quase constante ao longo dos dois anos de estudo (Figura 4.3.27). No entanto, tal como para a outra espécie, determinaram-se correlações positivas com a quantidade de folhas ($r=0,46$, $p<0,05$) e com a concentração foliar de K ($r=0,52$, $p<0,01$) e uma correlação negativa com a concentração de N ($r=-0,85$, $p<0,001$). Ao contrário do observado para o *C. salviifolius*, não se verificou qualquer correlação entre as concentrações de Ca e de P.

A concentração média de Ca nos resíduos não foliares da folhada foi menos de metade da determinada nas folhas, tanto no *C. salviifolius* ($7,41 \text{ mg g}^{-1}$, em 1994 e $7,19 \text{ mg g}^{-1}$, em 1995), como no *C. ladanifer* ($4,58$ e $5,33 \text{ mg g}^{-1}$, respectivamente).

Não se distinguiu qualquer padrão de variação sazonal da concentração de Ca no conjunto destes resíduos, para nenhuma das espécies (Figura 4.3.28). No *C. ladanifer*, apesar de a irregularidade ao longo dos 2 anos ter sido mais acentuada do que no *C. salviifolius*, constatou-se a existência de uma maior homogeneidade nos conteúdos de Ca de qualquer dos componentes considerados separadamente. As concentrações determinadas variaram entre 1,09 e 4,60 mg g⁻¹, nas flores da primeira espécie e entre 4,60 e 11,05 mg g⁻¹, nas da segunda, enquanto as dos frutos variaram entre 2,89 e 4,61 mg g⁻¹ e entre 4,86 a 8,96 mg g⁻¹, respectivamente. Para os ramos verificou-se o inverso (8,36 a 13,72 mg g⁻¹, no *C. ladanifer* e 5,90 a 7,94 mg g⁻¹, no *C. salviifolius*). Os máximos observados no *C. salviifolius* em Abril e Maio, de ambos os anos (7,41 a 8,45 mg g⁻¹), foram determinados pelas flores, e o de Outubro, também dos dois anos (8,00 a 8,67 mg g⁻¹), pelos frutos. A ocorrência, tanto de valores máximos (6,22-8,57 mg g⁻¹) como mínimos (2,35-4,54 mg g⁻¹) verificou-se no *C. ladanifer* nas mais variadas épocas do ano.

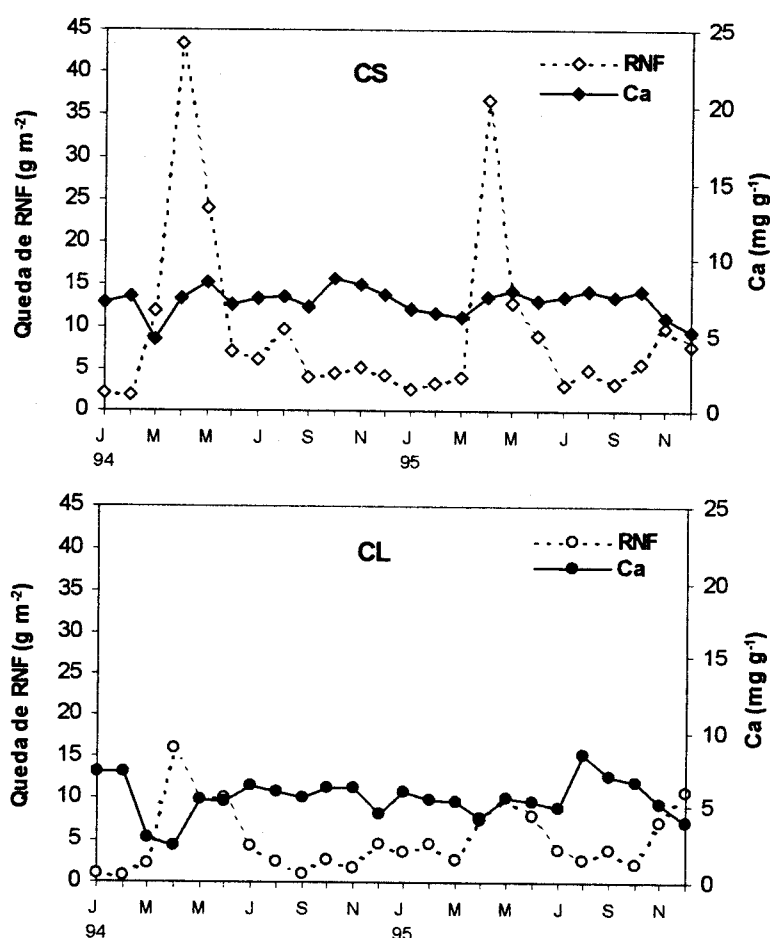


Figura 4.3.28. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m⁻²) e da respectiva concentração de Ca, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

4.3.3.5 Magnésio

No *C. salviifolius*, apesar de as médias anuais das concentrações foliares de Mg (3,02 e 3,04 mg g⁻¹) terem sido muito similares (Quadro 4.3.8), os seus limites de variação, bem como as épocas em que foram registados, apresentaram algumas diferenças entre os dois anos considerados. Respectivamente no primeiro e segundo anos, os valores mínimos foram de 1,81 mg g⁻¹ (Maio) e de 2,26 mg g⁻¹ (Dezembro), e os máximos de 4,07 mg g⁻¹ (Julho) e de 3,95 mg g⁻¹ (Junho) (Figura 4.3.29). Nos outros componentes da folhada, as concentrações médias variaram entre 1,10 (ramos) e 2,18 mg g⁻¹ (flores).

No *C. ladanifer*, as concentrações de Mg foram mais baixas em todos os resíduos orgânicos (folhas, flores, frutos e ramos). As determinadas para as folhas, cuja amplitude de variação foi menor, flutuaram entre 1,69 mg g⁻¹ (Novembro) e 2,93 mg g⁻¹ (Abril), em 1994, e entre 1,35 mg g⁻¹ (Dezembro) e 3,16 mg g⁻¹ (igualmente em Abril), em 1995, tendo as médias sido, respectivamente, de 2,15 e de 2,44 mg g⁻¹. Nos outros resíduos, as concentrações médias variaram entre 0,73 e 1,01 mg g⁻¹, ambas registadas nas flores, respectivamente em 1994 e 1995 (Figura 4.3.29).

Não se identificou nenhum padrão de variação sazonal da concentração foliar de Mg, nem se determinou, para nenhuma das espécies, qualquer tipo de correlação significativa entre essa concentração e a quantidade de folhas. Contudo, tal como referido para as concentrações de K, as oscilações acompanharam os ciclos da precipitação, tendo-se registado os valores mais elevados nas épocas secas, e os mais baixos nas épocas pluviosas. Tal como para o K, este facto terá resultado da influência da lixiviação, dada a igualmente elevada solubilidade do Mg. A tendência, mais acentuada no *C. salviifolius*, para a variação conjunta das concentrações destes dois elementos, foi confirmada pelas correlações positivas encontradas ($r=0,89$, $p<0,001$, para o *C. salviifolius*, e $r=0,54$, $p<0,01$, para o *C. ladanifer*). A concentração foliar de Mg, tal como a de K, também se correlacionou negativamente com a de N, em ambas as espécies ($r=-0,58$, $p<0,01$, para o *C. salviifolius*; $r=-0,53$, $p<0,01$, para o *C. ladanifer*). Também para ambas as espécies se determinou uma correlação positiva entre as concentrações foliares de Mg e as de Ca ($r=0,68$, $p<0,001$, para o *C. salviifolius*; $r=0,57$, $p<0,01$, para o *C. ladanifer*), à semelhança do

verificado para o K. Nesta última espécie, a concentração de Mg nas folhas também se correlacionou positivamente com a de P nas mesmas ($r=0,66$, $p<0,001$).

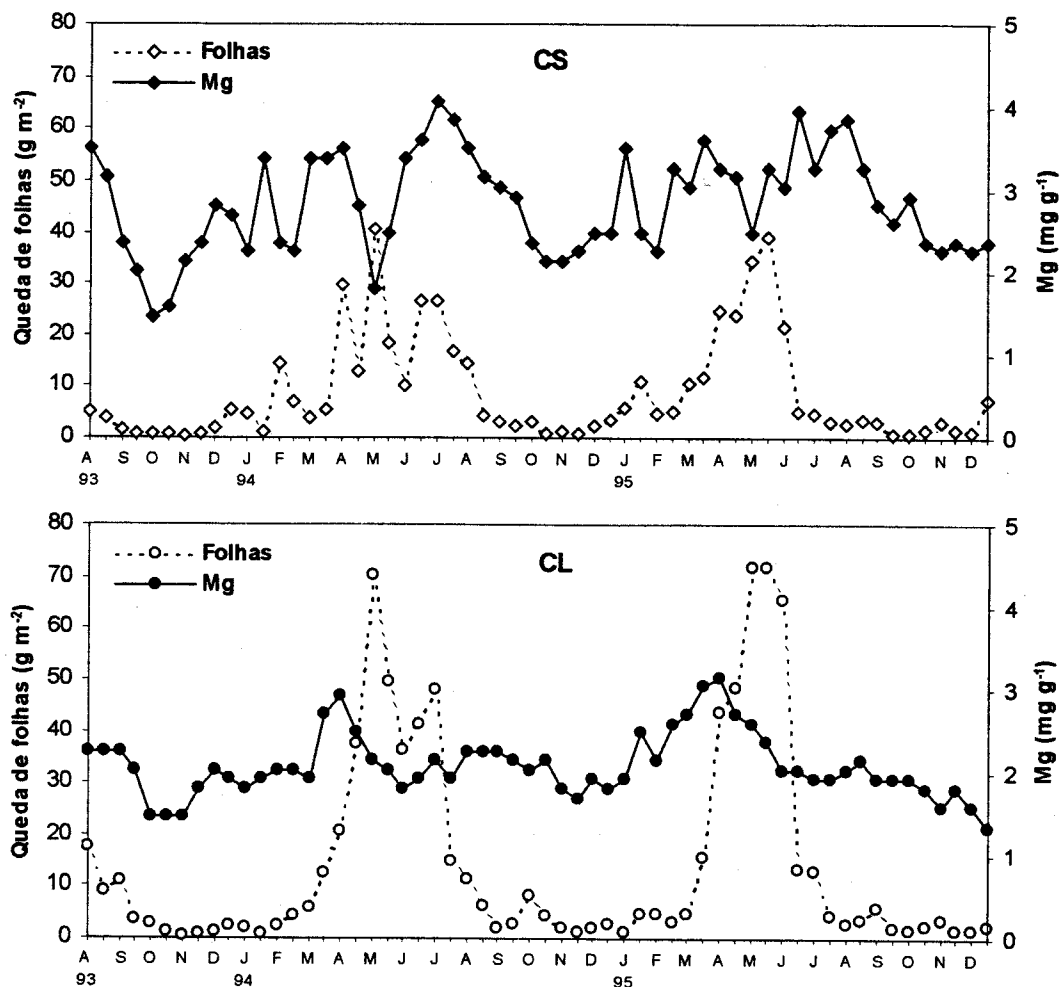


Figura 4.3.29. Variação quinzenal da massa de folhas da folhada (g m⁻²) e respectiva concentração de Mg, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

No conjunto dos resíduos não foliares do *C. salviifolius*, verificou-se que as concentrações mais elevadas ocorreram na primavera, com valores máximos de 2,14 e 2,08 mg g⁻¹, em Abril de ambos os anos, e as mais baixas, de 1,08 a 1,28 mg g⁻¹, no outono e inverno (Figura 4.3.30). Estes valores são mais baixos e mais homogêneos do que os calculados para as concentrações foliares, o mesmo se passando com os medidos no *C. ladanifer*. Nesta espécie, as concentrações variaram de 0,75 a 1,07 mg g⁻¹, respectivamente em Fevereiro e Maio de 1994, e de 0,54 a 1,20 mg g⁻¹, em Abril e Maio de 1995 (Figura 4.3.30).

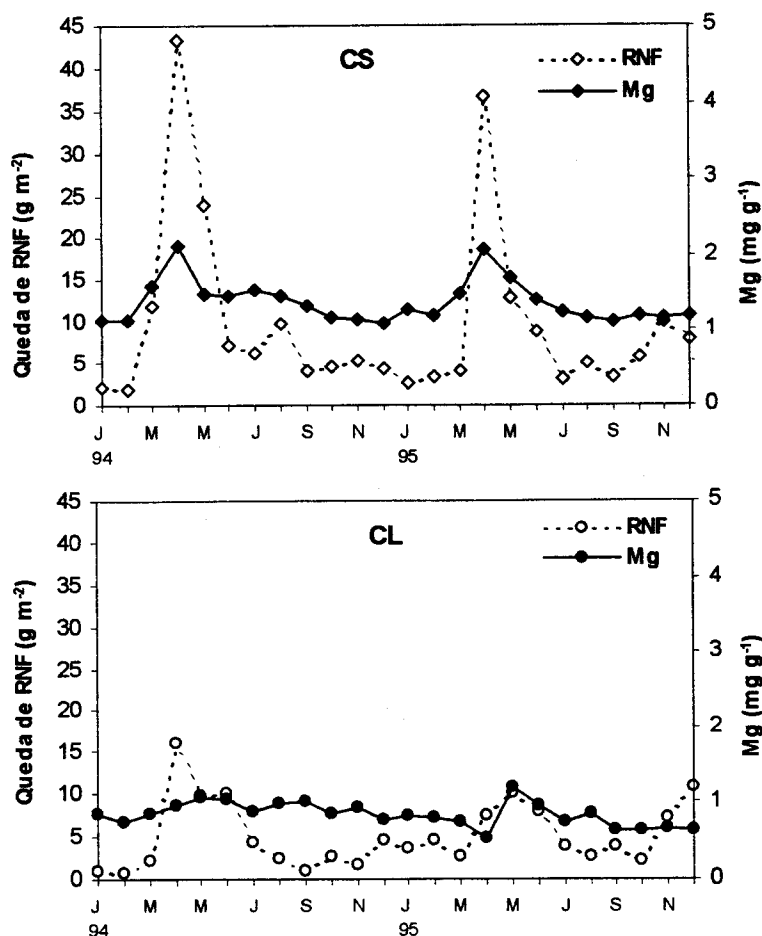


Figura 4.3.30. Variação mensal da massa de resíduos não foliares (RNF) da folhada (g m⁻²) e da respectiva concentração de Mg, em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

As médias das concentrações mensais de Mg nos resíduos não foliares da folhada do *C. salviifolius* (1,67 e 1,60 mg g⁻¹) foram cerca de metade das determinadas nos resíduos foliares. No *C. ladanifer* (0,96 e 0,79 mg g⁻¹), foram mesmo inferiores a metade.

Não se observou qualquer padrão de variação sazonal da concentração mensal de Mg em nenhuma das espécies. No entanto, e ainda devido à influência da precipitação, verificou-se um certo paralelismo com as flutuações da concentração de K nos mesmos resíduos, à semelhança do que se verificou para as concentrações foliares.

A concentração de Mg no conjunto dos resíduos não foliares do *C. salviifolius* correlacionou-se positivamente com a dos ramos ($r=0,57$, $p<0,01$) e com a das flores ($r=0,79$, $p<0,001$). No *C. ladanifer* correlacionou-se, positivamente também, com a das flores ($r=0,49$, $p<0,05$) e a dos frutos ($r=0,89$, $p<0,001$).

4.3.3.6 Fluxo de nutrientes através da folhada

As quantidades de nutrientes envolvidas no fluxo anual através da folhada do *C. salviifolius* foram similares às do *C. ladanifer*, no que se refere ao K (1,54 e 1,55 g m⁻², respectivamente), Ca (4,98 e 4,64 g m⁻²) e Mg (0,92 e 0,95 g m⁻²) (Quadro 4.3.9).

Quadro 4.3.9. Retorno de nutrientes (g m⁻² ano⁻¹) ao solo, através da folhada de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=20. Médias na mesma coluna, para cada componente, com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	N	P	K	Ca	Mg
Folhas					
CS - 1994	1,46 (0,10) a	0,12 (0,01) a	0,94 (0,06) a	4,43 (0,29) a	0,77 (0,05) ab
CS - 1995	1,52 (0,08) a	0,12 (0,01) a	0,93 (0,05) a	3,87 (0,21) a	0,70 (0,04) a
CL - 1994	1,40 (0,11) a	0,33 (0,03) b	1,30 (0,10) b	4,35 (0,34) a	0,83 (0,06) ab
CL - 1995	1,47 (0,11) a	0,43 (0,03) c	1,38 (0,10) b	4,32 (0,31) a	0,96 (0,07) b
Ramos					
CS - 1994	0,06 (0,01) a	0,00 (0,00) a	0,03 (0,00) a	0,07 (0,01) a	0,01 (0,00) a
CS - 1995	0,09 (0,01) b	0,01 (0,00) b	0,04 (0,00) a	0,11 (0,01) b	0,02 (0,00) b
CL - 1994	0,05 (0,01) a	0,00 (0,00) a	0,01 (0,00) b	0,10 (0,02) ab	0,01 (0,00) c
CL - 1995	0,09 (0,01) b	0,01 (0,00) b	0,02 (0,00) c	0,18 (0,02) c	0,01 (0,00) a
Flores					
CS - 1994	0,47 (0,03) a	0,06 (0,00) a	0,47 (0,04) a	0,44 (0,03) a	0,12 (0,01) a
CS - 1995	0,35 (0,03) b	0,05 (0,00) b	0,30 (0,03) b	0,31 (0,03) b	0,09 (0,01) b
CL - 1994	0,11 (0,01) c	0,02 (0,00) c	0,17 (0,02) c	0,06 (0,01) c	0,03 (0,00) c
CL - 1995	0,04 (0,01) d	0,01 (0,00) d	0,05 (0,01) d	0,01 (0,00) d	0,00 (0,00) d
Frutos					
CS - 1994	0,34 (0,03) a	0,03 (0,00) a	0,21 (0,02) a	0,42 (0,03) a	0,07 (0,01) a
CS - 1995	0,29 (0,02) a	0,03 (0,00) a	0,16 (0,01) b	0,33 (0,03) b	0,06 (0,00) a
CL - 1994	0,10 (0,01) b	0,01 (0,00) b	0,08 (0,01) c	0,10 (0,01) c	0,02 (0,00) b
CL - 1995	0,18 (0,02) b	0,02 (0,00) c	0,09 (0,01) c	0,16 (0,02) d	0,04 (0,00) c
Total					
CS - 1994	2,33 (0,14) a	0,22 (0,01) a	1,66 (0,10) a	5,35 (0,32) a	0,98 (0,06) a
CS - 1995	2,25 (0,11) a	0,21 (0,01) a	1,43 (0,07) a	4,62 (0,23) a	0,87 (0,04) a
CL - 1994	1,67 (0,13) b	0,36 (0,03) b	1,55 (0,12) a	4,60 (0,36) a	0,88 (0,07) a
CL - 1995	1,77 (0,13) b	0,46 (0,03) c	1,54 (0,11) a	4,67 (0,35) a	1,01 (0,07) a

No respeitante ao retorno de N e P, contudo, determinaram-se diferenças mais ou menos acentuadas. A quantidade de N devolvida através da folhada do *C. salviifolius* (2,29 g m⁻²) foi 1,3 vezes superior à devolvida pela do *C. ladanifer* (1,72 g m⁻²). Marquez *et al.* (1989) indicam fluxos de N de 0,33, 1,99, 2,15 e 1,38 g m⁻² ano⁻¹ para populações de *C. ladanifer*, respectivamente, com 4, 10, 20 e 40 anos. A situação observada para o P é inversa da verificada para o N, sendo a quantidade devolvida pelo *C. ladanifer* (0,41 g m⁻²) cerca do dobro da devolvida pelo

C. salviifolius ($0,21 \text{ g m}^{-2}$). Núñez-Olivera *et al.* (1993) referem valores de N, P e K um pouco mais baixos ($1,39$, $0,35$ e $0,99 \text{ g m}^{-2}$) para o *C. ladanifer*. Gray & Schlesinger (1981) e Rapp & Lossaint (1981) referem fluxos da mesma ordem de grandeza, para comunidades arbustivas do tipo mediterrânico, para o N ($1,95$ a $3,87 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$), P ($0,31$ a $1,26 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$), K ($0,90$ a $1,90 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$), Ca ($3,30$ a $5,17 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$) e Mg ($0,24$ a $0,89 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$). Os valores obtidos no presente estudo enquadram-se também intervalos médios de retorno, indicados por Cole & Rapp (1980), para florestas mediterrânicas.

As folhas foram, em ambas as espécies, o componente da folhada através do qual foram devolvidas ao solo as maiores quantidades de nutrientes. No *C. salviifolius* foram responsáveis pelo fluxo de 63 a 67% do N, 54 a 60% do P, 56 a 65% do K, 83 a 84% do Ca e 79 a 81% do Mg. No *C. ladanifer*, as quantidades de retorno através das folhas corresponderam a proporções ainda mais elevadas (83 a 84% do N, 91 a 93% do P, 83 a 89% do K, 92 a 94% do Ca e 94 a 95% do Mg).

As quantidades de nutrientes devolvidas pelos resíduos não foliares foram proporcionalmente muito menores, tendo-se verificado uma maior proximidade entre os valores de retorno das duas espécies. No *C. salviifolius*, destacam-se as flores, cuja contribuição variou entre 7% (do Ca total) e 29% (do total quer de P, quer de K). A maior contribuição dos frutos foi de 15% (do P e do K), tendo a dos ramos sido muito reduzida (entre 1 e 4%). No *C. ladanifer*, são também de realçar as flores (1 a 7%, respectivamente do Ca e do K totais) e os frutos (3% de P, Ca e Mg, e 8% do N), tendo a contribuição dos ramos variado entre 1 e 5%.

O padrão de variação da devolução de nutrientes ao solo ajustou-se, em ambas as espécies, quer ao padrão de variação da queda da folhada total, quer ao da queda de folhas que, como referido, constituíram o componente da folhada com maior peso nessa devolução. O mesmo padrão é referido por Núñez-Olivera *et al.* (1993) para formações de *C. ladanifer*. Os maiores fluxos ocorreram, assim, nos períodos de queda das maiores quantidades de folhas, ou seja, de Abril a Julho do primeiro ano, e de Março a Junho do segundo. As quantidades de nutrientes devolvidos ao solo, durante estes períodos, corresponderam no *C. salviifolius* a 66% do total de N devolvido através da folhada, em ambos os anos, a 69 e 72% do P, 70 e 80% do K, 76 e 78% do Ca e 73 e 74% do Mg. As quantidades que o *C. ladanifer* devolveu, nos mesmos períodos, representaram proporções dos totais anuais

ligeiramente mais elevadas, correspondendo a 73 e 77% do N, 81 e 86% do P, do K e do Mg e 82 e 83% do Ca.

4.3.4 A idade das folhas e a concentração de nutrientes

As concentrações foliares dos elementos em estudo apresentaram variações, mais ou menos acentuadas, segundo a idade das folhas. Determinaram-se padrões de variação bem definidos, durante as distintas fenofases foliares, para qualquer dos nutrientes estudados, à excepção do Mg.

As máximas concentrações médias de N obtiveram-se, em ambas as espécies, nas folhas jovens (com idade inferior a 1 mês), com valores de 18,1 e 14,6 mg g⁻¹, no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*, respectivamente (Figura 4.3.31). À medida que as folhas se expandiram e desenvolveram, verificou-se um decréscimo gradual da concentração deste elemento, possivelmente por diluição resultante do aumento de material estrutural. As concentrações nas folhas maduras tinham já diminuído, respectivamente para 14,0 e 12,2 mg g⁻¹. Durante o processo de senescência ocorreu novo decréscimo, mais acentuado no *C. ladanifer*, tendo as concentrações médias das folhas senescentes sido de 10,8 mg g⁻¹, no *C. salviifolius* e de 6,2 mg g⁻¹, no *C. ladanifer*. A concentração nas folhas da folhada da primeira (8,1 mg g⁻¹) foi inferior a metade da determinada nas jovens, tendo no caso da segunda (4,7 mg g⁻¹) sido de apenas um terço. Escarré *et al.* (1984a) obtiveram uma diminuição da concentração das folhas de *Quercus ilex* com 2 anos (13 mg g⁻¹), para cerca de metade nas folhas recém caídas (6 mg g⁻¹).

A máxima concentração de P, tal como a de N, foi determinada nas folhas jovens, com valores médios de 2,21 mg g⁻¹ nas do *C. salviifolius* e de 1,99 mg g⁻¹ nas do *C. ladanifer* (Figura 4.3.32). Nas folhas maduras estes valores foram mais baixos, tendo as médias registadas sido, respectivamente, de 1,36 e 1,69 mg g⁻¹. As concentrações de P das folhas senescentes (0,96 e 0,94 mg g⁻¹) foram ainda menores, à semelhança do observado nas de N. Contudo, enquanto o decréscimo durante a fase de maturação das folhas foi mais acentuado no *C. salviifolius*, o mesmo foi mais conspícuo no *C. ladanifer*, durante a senescência. Relativamente às

folhas jovens, a concentração deste elemento tinha diminuído para um terço nas folhas da folhada do *C. salviifolius* ($0,63 \text{ mg g}^{-1}$) e para metade nas do *C. ladanifer* ($0,94 \text{ mg g}^{-1}$).

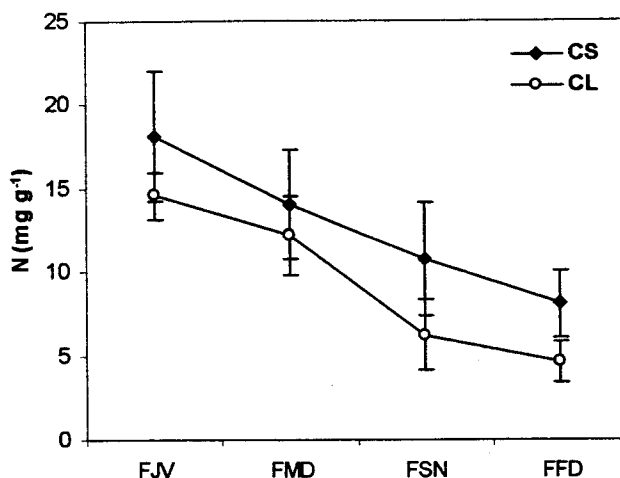


Figura 4.3.31. Variação da concentração de N (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).

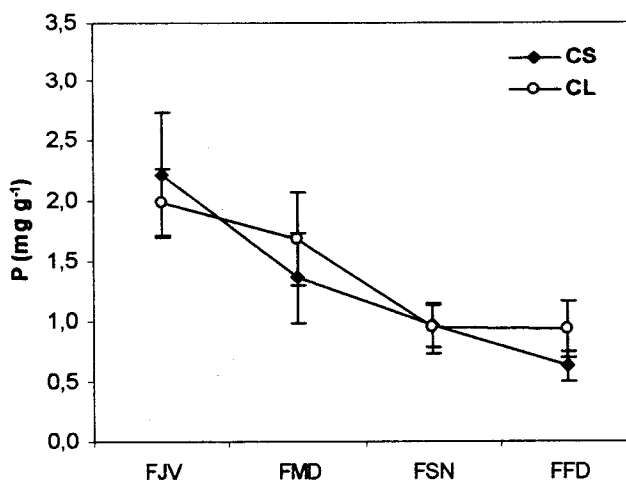


Figura 4.3.32. Variação da concentração de P (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).

O padrão de variação de K, ao longo da vida das folhas, foi semelhante ao de N e P, isto é, a concentração foi diminuindo durante os processos de desenvolvimento e senescência foliares (Figura 4.3.33). No *C. salviifolius*, os

decréscimos registados foram bastante regulares, tendo as concentrações médias sido de 8,7, 6,3 e 4,9 mg g⁻¹, respectivamente nas folhas jovens, maduras e senescentes. Nas folhas da folhada observou-se novo decréscimo, representando a concentração mínima atingida (3,6 mg g⁻¹) um valor ligeiramente inferior a metade do determinado nas jovens. No *C. ladanifer*, por seu lado, registaram-se concentrações de 8,2 mg g⁻¹, nas folhas jovens e de 6,3 mg g⁻¹, nas maduras. Durante a senescência das folhas desta espécie, a concentração de K diminuiu para metade (3,3 mg g⁻¹), tendo-se mantido nas da folhada. Relativamente à das folhas jovens, a concentração final foi, assim, ligeiramente inferior a metade, tal como no *C. salviifolius*.

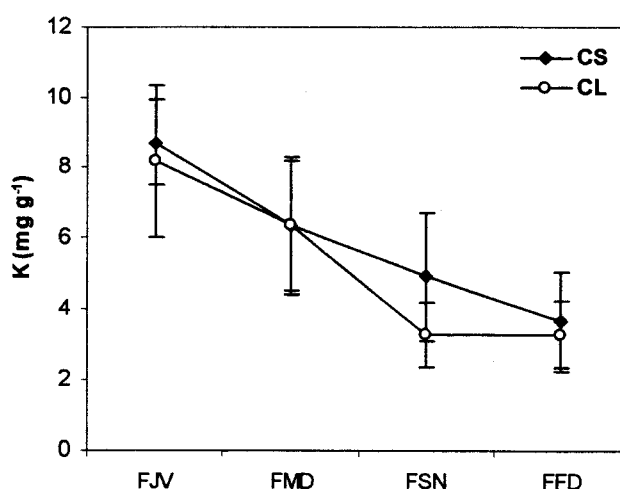


Figura 4.3.33. Variação da concentração de K (mg g⁻¹) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% (n=6).

A variação da concentração foliar de Ca, segundo a idade das folhas, apresentou um padrão inverso ao observado para o N, o P e o K. Os valores mais baixos foram registados nas folhas jovens, no início da estação de crescimento, aumentando posteriormente por acumulação, durante a maturação e senescência (Figura 4.3.34). As concentrações médias determinadas, respectivamente nas folhas jovens, maduras, senescentes e nas da folhada, foram de 9,3, 10,5, 13,4 e 14,9 mg g⁻¹, no *C. salviifolius* e de 6,5, 6,7, 8,7 e 10,8 mg g⁻¹, no *C. ladanifer*. Verificou-se, assim, que a concentração deste elemento nas folhas da folhada foi 1,6 vezes mais elevado do que nas jovens, em qualquer das espécies.

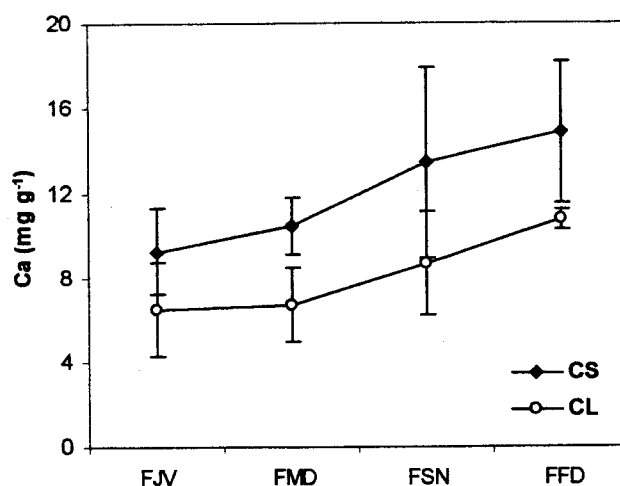


Figura 4.3.34. Variação da concentração de Ca (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).

A concentração foliar de Mg, embora com flutuações menos acentuadas, apresentou um padrão de variação intermédio relativamente ao de N, P e K, por um lado, e ao de Ca, por outro (Figura 4.3.35). A concentração média das folhas jovens do *C. salviifolius* ($2,46 \text{ mg g}^{-1}$) aumentou durante a maturação ($2,70 \text{ mg g}^{-1}$) e, embora este valor tenha diminuído ligeiramente durante a senescência ($2,62 \text{ mg g}^{-1}$), a concentração das folhas da folhada ($2,92 \text{ mg g}^{-1}$) foi 1,2 vezes mais elevada do que a das jovens. As folhas desta espécie pareceram, assim, mostrar uma tendência para a acumulação de Mg. A concentração das folhas jovens do *C. ladanifer* ($2,07 \text{ mg g}^{-1}$), por seu lado, foi superior à das maduras ($1,97 \text{ mg g}^{-1}$) e das senescentes ($1,84 \text{ mg g}^{-1}$); contudo, registou-se um aumento na concentração das folhas da folhada ($2,24 \text{ mg g}^{-1}$) o que parece igualmente indicar tendência para a acumulação, embora um pouco menos acentuada (o acréscimo total foi apenas de 1,1 vezes) do que na outra espécie.

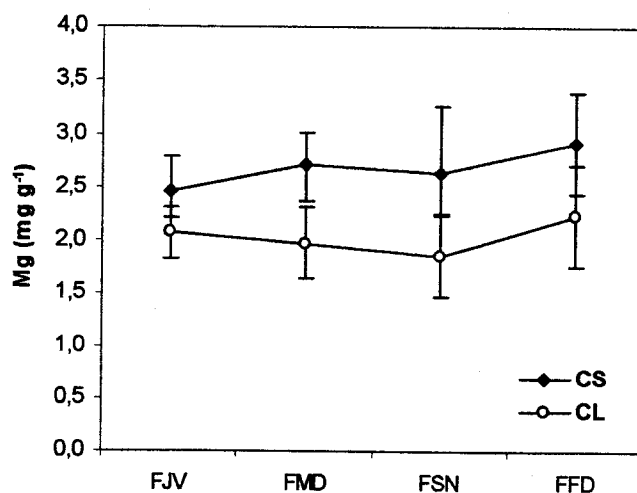


Figura 4.3.35. Variação da concentração de Mg (mg g^{-1}) nas folhas jovens (FJV), maduras (FMD) e senescentes (FSN) e nas folhas da folhada (FFD) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), durante a estação de crescimento de 1994-95. Médias + intervalos de confiança de 95% ($n=6$).

4.3.4.1 Translocação de nutrientes

A diminuição de N, P e K, observada durante o desenvolvimento e senescência das folhas indica capacidade conservativa por parte destas, relativamente aos nutrientes investidos na produção de biomassa foliar. Segundo Gray (1983) o decréscimo das concentrações foliares resulta da translocação dos elementos, passíveis de mobilização, para outros tecidos nos quais são posteriormente reutilizados.

A taxa de translocação, usualmente considerada como a quantidade de nutriente reabsorvido das folhas senescentes, antes da abscisão foliar, tem sido calculada através de diferentes métodos. Os valores de referência mais usualmente utilizados são, provavelmente, a maior quantidade de nutriente acumulado na biomassa e a quantidade anualmente perdida através da queda de folhada (del Arco *et al.*, 1991).

Os valores obtidos, através deste método indicam a translocação de N, P, K e mesmo de Mg, durante a senescência das folhas das duas espécies (Quadro 4.3.10). A taxa de translocação de N e K no *C. ladanifer* (respectivamente, 83 e 74%) foi mais elevada do que no *C. salviifolius* (66 e 58%). Para o Mg verificou-se o inverso, tendo a taxa da primeira (7%) sido inferior à da segunda (31%). A

translocação de P foi idêntica nas duas espécies (71%). Estes valores são bastante elevados, comparativamente com os indicados por Ralhan & Singh (1987) para várias espécies caducifólias e perenifólias florestais (22-56% para o N, 23-68% para o P e 20-54% para o K). Aerts (1996) também indica valores mais baixos, para árvores e arbustos perenifólios (47% para o N e 51% para o P), assim como Chapin & Kedrowski (1983), para diversas espécies e condições (0-79, 0-89 e 9-85%, respectivamente para o N, o P e o K), embora os valores obtidos no presente estudo para o P e o K se enquadrem nos intervalos referidos por este autores.

Quadro 4.3.10. Translocação de nutrientes antes da abscisão foliar (diferença percentual entre a máxima quantidade acumulada na biomassa foliar e a quantidade perdida anualmente através da folhada), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1994, 1995 e média dos 2 anos (erro padrão).

	N	P	K	Ca	Mg
CS - 1994	64	70	57	0	6
CS - 1995	68	73	58	0	8
CS - Média	66	71	58	0	7
	(2)	(1)	(1)	(0)	(1)
CL - 1994	85	72	78	0	33
CL - 1995	81	70	70	0	30
CL - Média	83	71	74	0	31
	(2)	(1)	(4)	(0)	(2)

Segundo del Arco *et al.* (1991), a translocação potencial (máxima) pode ser estimada, para cada espécie, como a proporção de nutriente que se perderia anualmente, se todas as folhas passassem pelas alterações associadas à senescência e caíssem no período de abscisão máxima. Os valores obtidos no estudo vertente, através deste método (translocação potencial), são mais elevados do que os determinados através do método anterior (translocação real), embora da mesma ordem de grandeza (Quadros 4.3.10 e 4.3.11).

Através da comparação dos valores obtidos pelos 2 métodos, verifica-se que o *C. ladanifer* foi mais eficiente na translocação de N, K e Mg, do que o *C. salviifolius*, visto as diferenças entre a translocação potencial e a translocação real terem sido menores. No que se refere ao P, o comportamento das duas espécies foi semelhante.

Quadro 4.3.11. Translocação de nutrientes antes da abscisão foliar (diferença percentual entre a máxima quantidade acumulada na biomassa foliar e a quantidade que seria perdida anualmente através da folhada, se todas as folhas caíssem no período de máxima queda), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1994, 1995 e média dos 2 anos (erro padrão).

	N	P	K	Ca	Mg
CS - 1994	65	71	77	0	37
CS - 1995	74	75	57	0	12
CS - Média	69	73	67	0	25
	(4)	(2)	(10)	(0)	(12)
CL - 1994	85	77	87	0	35
CL - 1995	83	69	72	0	29
CL - Média	84	73	79	0	32
	(1)	(4)	(8)	(0)	(3)

Aerts (1996) propõe outras duas formas para estimar a translocação dos nutrientes que, não se baseiam nas máximas quantidades de nutrientes na biomassa e na perda anual através da folhada. Segundo este autor, consegue-se obter uma melhor estimativa da eficiência de utilização dos nutrientes determinando a translocação a partir das concentrações registadas nas folhas maduras e na folhada, quer por unidade de massa, quer por unidade de área.

Os valores obtidos através deste método, a partir das concentrações por unidade de massa, aumentaram para o *C. salviifolius* e diminuíram para o *C. ladanifer*, relativamente aos determinados pelo método anterior (Quadros 4.3.10 e 4.3.12). A eficiência de translocação do *C. salviifolius* passa, assim, a ser semelhante à do *C. ladanifer*, no referente ao N e ao K, tornando-se mesmo superior, no caso do P e do Mg. Estas diferenças poderão ser devidas ao facto de, neste método, não serem tidos em consideração os eventuais decréscimos de massa foliar durante a senescência. De facto, se a taxa de translocação for calculada por unidade de área (Quadro 4.3.13), em vez de por unidade de massa, embora os valores da translocação permaneçam quase inalterados para o *C. ladanifer*, diminuem acentuadamente para o *C. salviifolius*. Esta variação deve-se à maior diminuição da SLA da segunda (26%) relativamente à primeira (16%), durante a senescência das folhas, que resulta num aumento da concentração dos nutrientes por unidade de área.

Quadro 4.3.12. Translocação de nutrientes antes da abscisão foliar (diferença percentual entre a máxima concentração, por unidade de massa, na biomassa foliar e a concentração, por unidade de massa, nas folhas da folhada, no período de máxima queda), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1994, 1995 e média dos 2 anos (erro padrão).

	N	P	K	Ca	Mg
CS - 1994	71	75	63	0	17
CS - 1995	73	75	57	0	3
CS - Média	72	75	60	0	10
	(1)	(0)	(3)	(0)	(7)
CL - 1994	74	51	62	0	0
CL - 1995	75	61	59	0	6
CL - Média	75	56	60	0	3
	(1)	(5)	(2)	(0)	(3)

Quadro 4.3.13. Translocação de nutrientes antes da abscisão foliar (diferença percentual entre a máxima concentração, por unidade de área, na biomassa foliar e a concentração, por unidade de área, nas folhas da folhada, no período de máxima queda), em *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), em 1994, 1995 e média dos 2 anos (erro padrão).

	N	P	K	Ca	Mg
CS - 1994	50	57	36	0	0
CS - 1995	64	66	42	0	0
CS - Média	57	62	39	0	0
	(7)	(5)	(3)	(0)	(0)
CL - 1994	74	49	61	0	0
CL - 1995	73	58	55	0	0
CL - Média	73	54	58	0	0
	(0)	(4)	(3)	(0)	(0)

A generalidade dos métodos utilizados indica que o *C. ladanifer* foi mais eficiente na translocação do N e do K, ao passo que o *C. salviifolius* foi mais eficiente na translocação do P.

Segundo Killingbeck (1996), a proficuidade da translocação de N e P, isto é, os mínimos absolutos a que as concentrações destes nutrientes se podem reduzir nas folhas senescentes, expressa-se como o peso de nutriente em percentagem do peso de folha. No presente estudo, apesar da proficuidade da translocação de N ter sido completa (segundo as categorias de proficuidade *sensu* Killingbeck) nas duas espécies, obtiveram-se mínimos mais elevados para o *C. salviifolius* (0,54%) do que para o *C. ladanifer* (0,35%). Para o P, enquanto a proficuidade da translocação foi incompleta para a última (0,09%), a primeira ocupa uma posição intermédia entre completa e incompleta (0,05%).

Assim, tanto a eficiência (valor relativo) como a proficuidade (valor absoluto) da translocação de N foram mais elevadas no *C. ladanifer*, enquanto as de P foram superiores no *C. salviifolius*, parecendo haver tendência para uma maior conservação de N, na primeira e de P na segunda.

4.3.5 Discussão

A circulação dos elementos químicos nas formações vegetais, resultante da interacção entre numerosos processos físicos, químicos e biológicos, constitui um dos aspectos básicos do funcionamento dos ecossistemas. A circulação interna dos nutrientes realiza-se mediante fluxos de matéria entre os diversos componentes do ecossistema, enquanto as entradas e saídas envolvem mecanismos de transporte (atmosféricos, hidrológicos e biológicos) que podem interligar ecossistemas.

Por um lado, as quantidades de nutrientes contidos na biomassa dos cobertos vegetais, a distribuição entre os vários compartimentos do mesmo e as taxas de circulação entre os componentes do ecossistema reflectem as interacções entre os organismos e o ambiente. Por outro lado, a distribuição dos recursos pelos diferentes órgãos das plantas está relacionada com o crescimento e a reprodução dos indivíduos (Egli & Schmid, 2000) e com a eficiência com que ocupam o espaço e resistem às perturbações (Vogt *et al.*, 1995). Verifica-se, por exemplo, que a alteração da disponibilidade de um nutriente influencia as concentrações da maioria dos outros, visto as concentrações dos elementos químicos na biomassa estarem muitas vezes interrelacionadas (Tamm, 1995).

Nas espécies perenifólias, as folhas são um componente tão importante como as raízes ou os caules no armazenamento de nutrientes. O armazenamento sazonal dos nutrientes permite-lhes aumentar a disponibilidade dos mesmos, durante o período de crescimento (Chapin, 1980), revestindo-se esta característica de especial importância nas plantas de ambientes com solos pobres (Sabaté *et al.*, 1995). A translocação é, assim, um dos mais importantes mecanismos utilizados pelas plantas para conservação dos nutrientes influenciando, consequentemente, processos tão variados como a competição, a absorção de nutrientes e a produtividade (Killingbeck, 1996).

A renovação dos elementos nas comunidades vegetais é outro aspecto essencial dos ciclos biológicos e do controle da actividade biológica dos

ecossistemas naturais. As taxas de circulação dos nutrientes contidos na vegetação dependem da taxa de renovação do órgão da planta em que se encontram. Assim, a maior parte dos nutrientes contidos nos caules e ramos podem permanecer retidos durante décadas, enquanto os das folhas, frutos e raízes finas circulam, mais ou menos, rapidamente entre a vegetação e o solo.

O conhecimento integrado dos fluxos de biomassa e bioelementos, em conjunto com informação sobre os processos que afectam a disponibilidade de nutrientes, facilita a compreensão da estrutura e do funcionamento das comunidades. A médio e longo prazo, permite a previsão dos efeitos das alterações ambientais na produtividade e nos ciclos de nutrientes destes ecossistemas (Helmisaari, 1995).

Apesar da colheita e análise da biomassa e da folhada ser uma técnica largamente utilizada para estimar a reciclagem de massa e nutrientes, a sua utilização não está isenta de problemas (Lowman, 1988). Por um lado, à semelhança do referido em capítulos anteriores, os resultados apresentaram bastante variabilidade, dadas as características individuais de cada arbusto amostrado. Por outro lado, diferenças entre as metodologias utilizadas nos diferentes estudos publicados sobre a folhada, no respeitante à forma, dimensões e construção (materiais) dos recipientes de recolha, dificultam a comparação dos dados oriundos das diferentes proveniências. Para além disso, o número e localização dos recipientes de colheita nos locais a amostrar, assim como a duração do período total de amostragem afectam também a fiabilidade dos resultados (Lowman, 1988). Não menos importante é ainda a influência da duração dos intervalos entre as amostragens, visto que, dada a possibilidade de lixiviação e contaminação, a análise dos resíduos vegetais colhidos não reflecte obrigatoriamente o teor de nutrientes da folhada (Chapin, 1980). Finalmente, não foi considerado o material eventualmente consumido por herbívoros. No entanto, tendo em vista que o principal propósito era o estudo comparado das estratégias das duas espécies de *Cistus* estudadas, e de acordo com a bibliografia consultada, os erros potenciais introduzidos através da metodologia utilizada parecem aceitáveis. De facto, o estudo efectuado permitiu a quantificação comparativa da matéria orgânica e nutrientes contidos na biomassa e devolvidos anualmente ao solo, através dos diferentes componentes da folhada, bem como a definição dos seus padrões sazonais.

As concentrações de N, P, K, Ca e Mg determinadas nas folhas da biomassa das espécies estudadas são semelhantes às indicadas para outras espécies perenifólias arbustivas (Schlesinger & Gill, 1980; Shaver, 1981; Correia, 1988) e arbóreas (Escarré *et al.*, 1999; Rapp *et al.*, 1999) mas, comparativamente com espécies de climas temperados (Rodin & Basilevic, 1968; Lodhiyal & Lodhiyal, 1997; Ariksson & Eriksson, 1998; Trémolières *et al.*, 1999), tropicais (Stanley & Montagnini, 1999) e subtropicais (Liu *et al.*, 2002), as folhas do estudo vertente são pobres em nutrientes. Apesar de terem representado apenas 16 e 26% da biomassa aérea, respectivamente do *C. salviifolius* e do *C. ladanifer*, as folhas continham proporções elevadas de N (36 e 49% do total), P (26 e 46%), K (23 e 38%) e Mg (28 e 44%), especialmente na primeira, tendo as de Ca sido menores (25 e 14%). Esta proporções enquadram-se nos intervalos obtidos por Gray (1983) para comunidades arbustivas, em condições semelhantes. Relativamente às indicadas por Rapp *et al.* (1999) para *Quercus ilex*, embora as concentrações determinadas sejam semelhantes, as proporções são mais elevadas do que as indicadas por estes autores, visto a proporção de biomassa foliar ser também superior (7% em *Q. ilex*). Os caules e ramos lenhosos, pelo contrário, foram mais ricos em nutrientes do que os indicados para espécies caducifólias (Rapp *et al.*, 1999).

De acordo com as conclusões de Gracia *et al.* (1984), que compararam *Cistus monspeliensis* com *Erica arborea* e *Arbutus unedo*, as baixas concentrações foliares determinadas no presente estudo, principalmente no *C. ladanifer*, indicam baixas necessidades por indivíduo, o que representa uma vantagem adaptativa nos estádios pioneiros da sucessão. Segundo Escarré *et al.* (1984a), a conjugação das baixas concentrações de nutrientes nas folhas com as relativamente elevadas concentrações dos caules e ramos parece apontar para uma estratégia de economia e controle interno dos nutrientes, que pode favorecer a colonização de meios pobres.

As quantidades de nutrientes devolvidas ao solo, através da folhada, enquadram-se nos intervalos referidos para outras comunidades arbustivas de tipo mediterrânico (Gray & Schlesinger, 1981; Rapp & Lossaint, 1981; Marquez *et al.*, 1989; Núñez-Olivera *et al.*, 1993) e para formações florestais (Cole & Rapp, 1980; Rapp *et al.*, 1999). O Ca (equivalendo a 50% do retorno total) foi o elemento mais importante, para ambas as espécies, seguindo-se-lhe, por ordem decrescente de

importância relativa, o N (23%, para o *C. salviifolius* e 19%, para o *C. ladanifer*), o K (16 e 17%, respectivamente), o Mg (9 e 10%) e o P (2 e 4%). Idênticas proporções foram determinadas para outras espécies arbustivas e arbóreas mediterrânicas (Lossaint, 1973; Rapp & Lossaint, 1981).

À semelhança do obtido por outros autores (Brinson *et al.*, 1980; Fassbender & Grimm, 1981; Gray & Schlesinger, 1981; Rapp & Lossaint, 1981; Martin *et al.*, 1994, 1996), as folhas foram o principal vector de retorno de nutrientes para o solo. Por esta razão, os maiores fluxos ocorreram na primavera e início do verão, períodos de queda foliar máxima, tal como observado por Rapp *et al.* (1999), em *Quercus ilex*. Contudo, as concentrações foliares mínimas ocorreram em coincidência com aqueles períodos. As correlações negativas determinadas entre a massa de queda e as concentrações foliares de N e P, no *C. salviifolius* e as de N, no *C. ladanifer*, sugerem translocação destes elementos, durante o processo de senescência, como indicado noutros estudos (Brinson *et al.*, 1980; Gray & Schlesinger, 1981; Gray, 1983; Rapp *et al.*, 1999). Pelo contrário, o aumento da concentração de Ca, no mesmo período (de forma mais clara nas folhas do *C. salviifolius*), sugere acumulação deste elemento, o que será devido à sua baixa mobilidade.

Os resultados obtidos para a variação das concentrações com a idade das folhas apontam também para a translocação de N, P e K foliares, à semelhança do referido para outras espécies perenifólias (Escarré *et al.*, 1984a). Verificou-se um acréscimo destes elementos após a emergência, à medida que as folhas cresciam, seguido de um período relativamente estável durante a maturação, até ao declínio, na fase de senescência. Ralhan & Singh (1987) referem um padrão idêntico, quer para espécies caducifólias, quer perenifólias, em florestas do Himalaia central. Esta variação, teve como resultado uma diminuição nas folhas da folhada para valores 0,3-0,5 vezes menores que os das folhas jovens.

Para o Ca, pelo contrário, observou-se acumulação até à abscisão, atingindo as folhas da folhada teores 1,6 vezes maiores que os das jovens. A variação da concentração de Mg, ao longo da vida das folhas, foi bastante irregular, parecendo o padrão de variação ser intermédio entre o de N, P e K, por um lado, e o de Ca, por outro. No final, a concentração de Mg nas folhas da folhada foi um pouco mais elevada (1,1-1,2) do que nas jovens.

A translocação antes da abscisão foliar, isto é, a mobilização dos elementos, durante a senescência das folhas, para outros tecidos nos quais são posteriormente reutilizados, é considerada um dos processos primordiais para a obtenção da máxima eficiência na utilização dos nutrientes por parte das plantas (del Arco *et al.*, 1991; Trémolières *et al.*, 1999). Quanto mais conservativas forem as espécies relativamente aos nutrientes investidos na folhagem, mais podem minimizar a absorção subsequente (Berendse *et al.*, 1999). Embora os valores obtidos para a translocação tenham variado com o método utilizado, foi claro que enquanto para o N, o P e o K houve translocação, para o Ca houve acumulação. Os valores determinados indicam, contudo, maior eficiência por parte do *C. ladanifer* na translocação de N (73-85%) e K (59-78%), do que por parte do *C. salviifolius* (50-73 e 36-63%, respectivamente), enquanto no que se refere ao P, a segunda parece mais eficiente (57-75%) do que a primeira (49-72%).

Relativamente às quantidades de nutrientes utilizadas na produção anual de biomassa foliar, as quantidades de N, K e Mg devolvidos através das folhas da folhada do *C. salviifolius*, representaram proporções mais elevadas (25, 35 e 71%), do que no *C. ladanifer* (18, 31 e 68%), enquanto a de P, pelo contrário, foi mais elevada na segunda (36%), do que na primeira (22%). A primeira espécie pareceu, assim, mais conservativa para o N, o K e o Mg e a segunda para o P.

Os valores registados para a translocação real foram inferiores aos determinados para a translocação potencial de N (83-85%, para o *C. ladanifer* e 65-74%, para o *C. salviifolius*), P (69-77 e 71-75%, respectivamente) e K (72-87 e 57-77%). Aparentemente, uma variedade de parâmetros, como a disponibilidade hídrica (Killingbeck, 1996), a longevidade das folhas (Ralhan & Singh, 1987), a duração do período de abscisão (del Arco, 1991) ou o grau de ensombramento (Chapin & Moilanen, 1991) pode causar diminuição da translocação real, relativamente à translocação potencial. A concentração foliar dos nutrientes é apontada (Chapin & Kedrowski, 1983) como outro dos factores que podem controlar a translocação a partir das folhas senescentes. Segundo estes autores, as plantas com elevadas concentrações foliares translocarão maiores proporções de nutrientes do que plantas com baixas concentrações. Contudo, enquanto Chapin & Kedrowski (1983) determinaram uma correlação positiva entre a concentração de N e a taxa de translocação deste nutriente, para um vasto conjunto de espécies caducifólias, Pugnaire & Chapin (1993) determinaram, em arbustos mediterrânicos de várias

espécies, uma associação, não significativa, entre os maiores valores de translocação de N e as menores concentrações, enquanto para o P, verificaram o inverso. No presente estudo não se verificaram correlações significativas entre as concentrações e as proporções de translocação respectivas, à semelhança do obtido por Ralhan & Singh (1987) e Aerts (1996), nos estudos que efectuaram em espécies arbustivas perenifólias e caducifólias.

Têm sido sugeridas algumas explicações para as diferentes taxas de translocação obtidas nas diferentes espécies. Segundo Ralhan & Singh (1987), as espécies adaptadas a solos pobres apresentam maior translocação proporcional do que as adaptadas a solos férteis, enquanto Pugnaire & Chapin (1993) sugerem que a eficiência de translocação elevada constitui uma resposta fenotípica a ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes. Contudo, Aerts (1996), que examinou um vasto intervalo de dados bibliográficos, não encontrou nenhuma relação entre a eficiência da translocação e a disponibilidade de nutrientes no solo, nem ao nível adaptativo, nem ao nível fenotípico. Este autor atribui maior importância às diferenças entre as concentrações nas folhas maduras antes da senescência, do que à eficiência da translocação dos nutrientes, no respeitante às implicações na produtividade por unidade de nutriente absorvido.

Segundo Vitousek (1982), a relação entre a massa anual de folhada e a quantidade de nutrientes que a mesma contém reflecte a quantidade de biomassa produzida por unidade de nutriente, isto é, a eficiência de utilização dos nutrientes (NUE) pelas plantas. Assim, segundo o mesmo autor, a NUE pode ser estimada através do inverso da concentração de nutrientes na folhada.

Utilizando o índice de Vitousek, os valores obtidos para a eficiência de utilização de N (biomassa por unidade de N), ao nível das folhas, foram de 163 g g^{-1} , para o *C. salviifolius*, e de 272 g g^{-1} , para o *C. ladanifer*, enquanto ao nível da planta foram, respectivamente, de 156 e 262 g g^{-1} . O *C. ladanifer* produziu, assim, quer maior quantidade de biomassa foliar, quer de biomassa total, por unidade de N absorvido. No referente ao P, pelo contrário, a eficiência de utilização foi maior no *C. salviifolius*, que produziu mais biomassa foliar (1.661 g g^{-1}) e total (1.979 g g^{-1}) por unidade de P absorvido, do que o *C. ladanifer* (1.044 e 1.108 g g^{-1}). Estes resultados confirmam os obtidos para as taxas de translocação, isto é, o *C. ladanifer* parece ser mais eficiente na utilização de N e o *C. salviifolius* na de P.

Comparativamente com os valores médios referidos por Aerts (1996) para a eficiência de utilização ao nível das folhas, num conjunto de espécies perenifólias arbustivas e arbóreas (137 g g^{-1} , para o N e 2.017 g g^{-1} , para o P), as duas espécies de *Cistus* em apreço são mais eficientes no referente à utilização de N e menos relativamente à de P.

4.4 DECOMPOSIÇÃO DAS FOLHAS

4.4.1 Matéria orgânica remanescente

A decomposição das folhas das espécies estudadas foi bastante rápida para ambas as espécies, tendo as perdas de peso mais acentuadas (entre 430-551 e 1161-1365 dias) coincidido com períodos de primavera e de precipitação elevada (628 e 429 mm) (Figuras 4.4.1 e 4.4.2). Ao longo do período de estudo (1538 dias), observou-se uma diminuição sucessiva, quer da massa total, quer da matéria orgânica (MO). Esta perda de peso não foi, contudo, regular ao longo do período referido. Observou-se uma fase inicial, correspondente aos primeiros 65 dias (precipitação de 138 mm), em que a MO diminuiu cerca de 20%, em ambas as espécies (Figura 4.4.1). Após este período, a perda de peso foi significativamente mais rápida ($p < 0,05$) para as folhas do *C. salviifolius*. A MO remanescente foi de 47 e 65% da inicial, após 1,2 anos (430 dias), respectivamente para o *C. salviifolius* e para o *C. ladanifer*. Gallardo & Merino (1993) referem proporções de 36 a 73%, para espécies mediterrânicas perenifólias (*Cistus libanotis*, *Halimium halimifolium*, *Quercus suber* e *Q. coccifera*), após 2 anos de decomposição. No termo do estudo (1538 dias), restavam apenas 3% da MO das folhas do *C. salviifolius*, enquanto nas do *C. ladanifer* essa proporção era ainda de 17%.

As taxas de decomposição k , calculadas no final do período de estudo, foram de $-0,78 \text{ ano}^{-1}$ ($r^2=0,98$, $P < 0,001$), para o *C. salviifolius*, e $-0,41 \text{ ano}^{-1}$ ($r^2=0,98$, $P < 0,001$), para o *C. ladanifer* (Quadro 4.4.1). De modo a minimizar o efeito da lixiviação inicial, as constantes de decomposição anuais foram calculadas, tomando como referência a proporção do peso remanescente após os primeiros 65 dias de decomposição. Os valores determinados, respectivamente para o *C. salviifolius* e para o *C. ladanifer*, foram $-0,48 \text{ ano}^{-1}$ e $-0,23 \text{ ano}^{-1}$, após 1 ano, $-0,63 \text{ ano}^{-1}$ e $-0,34 \text{ ano}^{-1}$, após 2 anos, $-0,61 \text{ ano}^{-1}$ e $-0,31 \text{ ano}^{-1}$, após 3 anos e $-0,75 \text{ ano}^{-1}$ e $-0,36 \text{ ano}^{-1}$, após 4 anos de decomposição (Quadro 4.4.1). Embora estes valores sejam ligeiramente mais baixos do que os anteriores, sugerem que a consideração do período inicial de lixiviação se esbaterá com o alongamento do período experimental. Se os resíduos não foliares da folhada tivessem sido tidos em consideração, seria provável que o k médio diminuísse ao longo do tempo, já que os

ramos e os frutos constituem fracções mais recalcitrantes à decomposição do que as folhas (O'Connell, 1987).

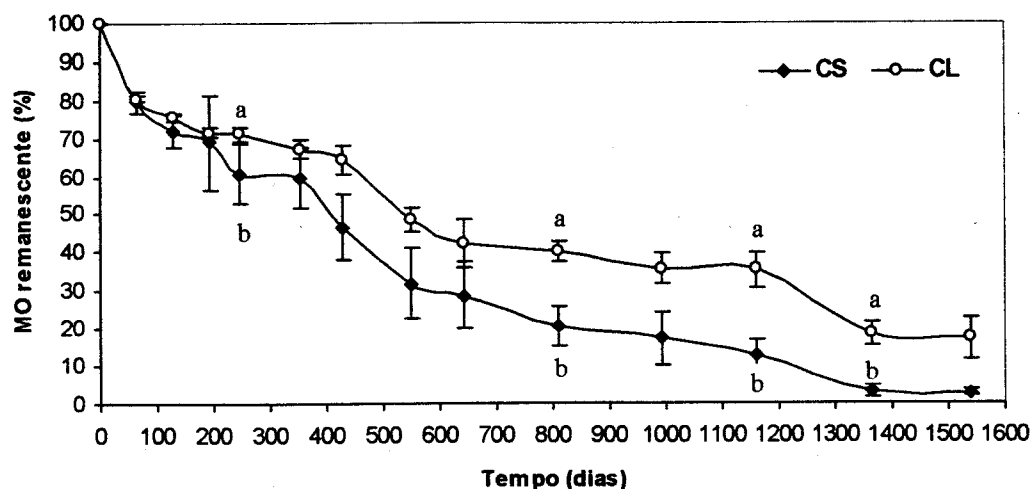


Figura 4.4.1. Evolução da proporção residual (%) de matéria orgânica (MO) das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), desde o início (Outubro-94) até ao termo (Dezembro-98) do período experimental. As barras representam o intervalo de confiança de 95%. As letras (a e b) indicam valores significativamente diferentes ($p < 0,05$) após 246, 810, 1161 e 1365 dias.

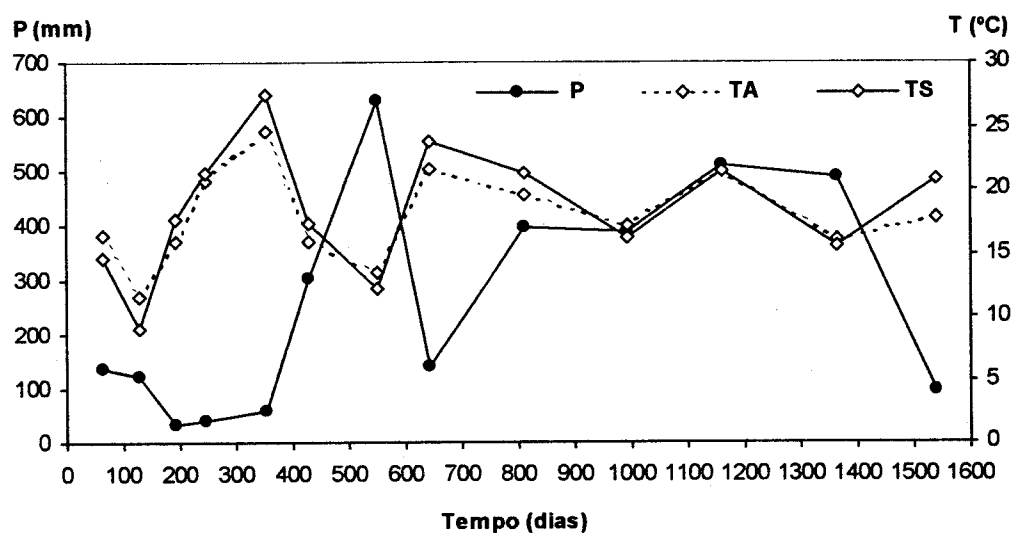


Figura 4.4.2. Variação da precipitação (P) e das temperaturas médias do ar (TA) e nos 10 cm superficiais do solo (TS), para os intervalos de tempo correspondentes aos períodos de amostragem, durante o processo de decomposição.

As taxas de decomposição determinadas para o *C. ladanifer* estão no intervalo determinado para outras espécies mediterrânicas perenifólias. Por exemplo, Gallardo & Merino (1993) referem valores de k entre $-0,14$ e $-0,50 \text{ ano}^{-1}$ para

espécies perenifólias de *Cistus*, *Halimium* e *Quercus*, após 2 anos de decomposição e Van Wesemael (1993), entre -0,30 e -0,47, para *Quercus suber* e *Arbutus unedo*, após 1 e 2,5 anos. A decomposição das folhas de *C. salviifolius* foi mais rápida, assemelhando-se os valores de k aos determinados após o mesmo período, para espécies caducifólias (entre -0,35 e -1,07 ano⁻¹), em regiões com precipitação média anual mais elevada (Gallardo & Merino, 1993).

O período de semi-vida calculado para o *C. salviifolius* foi de 0,9 anos, enquanto para o *C. ladanifer* foi de 1,7 anos. O “turnover” será, assim, de 1,3 anos, para a primeira espécie, e de 2,4 anos, para a segunda.

Quadro 4.4.1. Proporção (%) de matéria orgânica residual (PR) no termo do período de estudo, taxa de decomposição (k ano⁻¹) no termo do período de estudo (a), taxas de decomposição, calculadas em referência à matéria orgânica residual após os 65 dias iniciais, ao fim de 1 ano (b), 2 (c), 3 (d) e 4 (e) anos e período de semi-vida (PSV, em anos), das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

	PR	k ano ⁻¹					PSV
		a	b	c	d	e	
CS	3	-0,78	-0,48	-0,63	-0,61	-0,75	0,89
		($r^2=0,98$)	($r^2=0,97$)	($r^2=0,98$)	($r^2=0,99$)	($r^2=0,97$)	
		($P<0,001$)	($P<0,001$)	($P<0,001$)	($P<0,001$)	($P<0,001$)	
CL	17	-0,41	-0,23	-0,34	-0,31	-0,36	1,69
		($r^2=0,98$)	($r^2=0,98$)	($r^2=0,97$)	($r^2=0,98$)	($r^2=0,98$)	
		($P<0,001$)	($P<0,001$)	($P<0,001$)	($P<0,001$)	($P<0,001$)	

4.4.2 Dinâmica de nutrientes

4.4.2.1 Azoto

A libertação de N, das folhas em decomposição, foi significativamente mais rápida ($p<0,05$) no *C. salviifolius* do que no *C. ladanifer*. Verificou-se, contudo, uma fase inicial de retenção, em ambas as espécies, à qual se seguiu a, mais ou menos rápida, libertação. Observações idênticas foram efectuadas por numerosos autores em folhas de espécies perenifólias (Van Wesemael, 1993), caducifólias (Melillo et al., 1982; McLaugherty et al., 1985) e coníferas (Berg & Ekbohm, 1983; Melillo et al., 1989), em diversas condições nos Estados Unidos, Itália e Suécia.

O período de tempo que decorreu até à fase de libertação de N, bem como a rapidez com que ela se processou, diferiu bastante entre as espécies (Figura 4.4.3). No *C. salviifolius*, o período inicial de retenção e imobilização teve a duração de 1 ano (até 118% do N inicial), enquanto no *C. ladanifer* se prolongou por cerca de 3 anos (até 130% do N inicial). Na primeira espécie, a libertação iniciou-se durante o final do inverno e início da primavera do segundo ano, tendo-se calculado um decréscimo líquido de 20%, após 551 dias; a proporção residual, no final dos 1538 dias de amostragem, foi de apenas 8%. Na segunda espécie, a libertação iniciou-se 2 anos mais tarde, igualmente no inverno e primavera, tendo-se determinado uma perda líquida de 22%, após 1365 dias; no final do período experimental, a proporção residual de N, nesta espécie, era ainda superior a metade da inicial (58%).

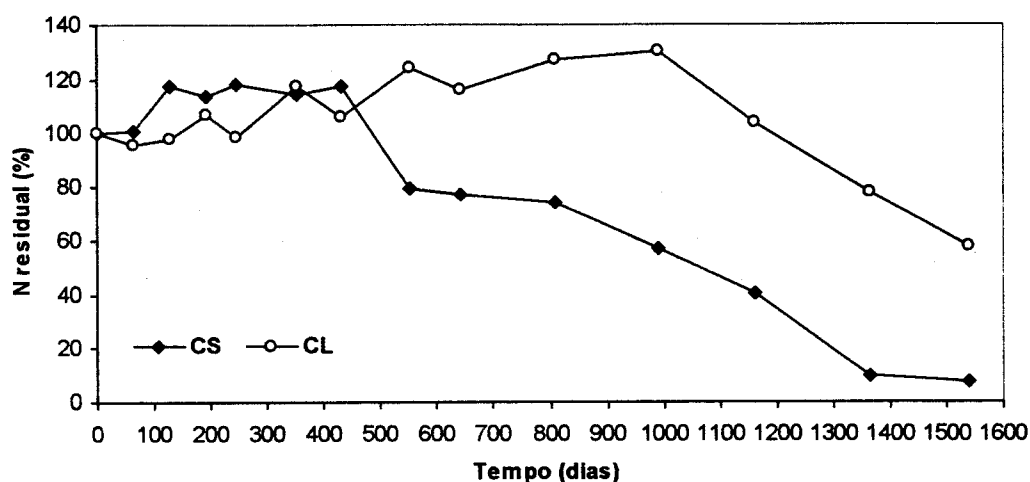


Figura 4.4.3. Evolução da proporção residual (%) de N, durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

Segundo os estudos de vários autores (Vitousek, 1982; Berg & Ekbohm, 1983; McClaugherty *et al.*, 1985), o maior período de retenção de N, ocorrido no *C. ladanifer*, poderá ser devido ao seu mais baixo teor de N e à mais elevada razão C:N inicial. De facto, embora esta razão tenha sido, em ambas as espécies, mais elevada do que a indicada por Ibrahima *et al.* (1985) para *Cistus monspeliensis* (54), tomou nas folhas no *C. ladanifer* (141) um valor bastante superior ao do *C. salviifolius* (89) (Quadro 4.4.2). Os valores críticos desta razão, a partir dos quais se iniciou a libertação de N, foram de 35 e 48, respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*. Após o início da libertação de N, esta proporção manteve-se mais ou

menos constante até ao final (Quadro 4.4.2 e Figura 4.4.4). Os valores da razão C:N a partir dos quais se iniciou a libertação de N, no estudo vertente, são mais elevados do que os referidos por Van Wesemael (1993), para *Quercus suber* e *Arbutus unedo* (30), por Blair (1988), para espécies caducifólias (25 a 34), por Kavvadias *et al.* (2001), para coníferas (20 a 30) e por Vitousek (1982) para um vasto conjunto de espécies e condições (12 a 20).

Quadro 4.4.2. Composição inicial (mg g^{-1}) das folhas (amostras compostas) de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL), utilizadas no estudo da decomposição (L – lenhina; H – holocelulose: celulose + hemicelulose).

	N	P	K	Ca	Mg	C:N	C:P	L:N	L:H
CS	5,59	0,51	5,81	24,6	4,37	89	980	20	0,7
CL	3,55	1,12	5,13	12,2	2,20	141	446	27	0,5

A concentração de N na MO (Figura 4.4.4) aumentou ao longo do tempo: partindo de valores iniciais de $5,59 \text{ mg g}^{-1}$, nas folhas do *C. salviifolius* e de $3,55 \text{ mg g}^{-1}$, nas do *C. ladanifer*, cerca do triplo (respectivamente, $15,88$ e $11,84 \text{ mg g}^{-1}$) no final do período de estudo. Esta variação deveu-se, não só à imobilização do N, mas também ao decréscimo da MO. Associado ao aumento da concentração de N, ocorreu um decréscimo do valor da razão C:N (Figura 4.4.4), o qual no final do período de estudo representava um terço do inicial, em ambas as espécies consideradas.

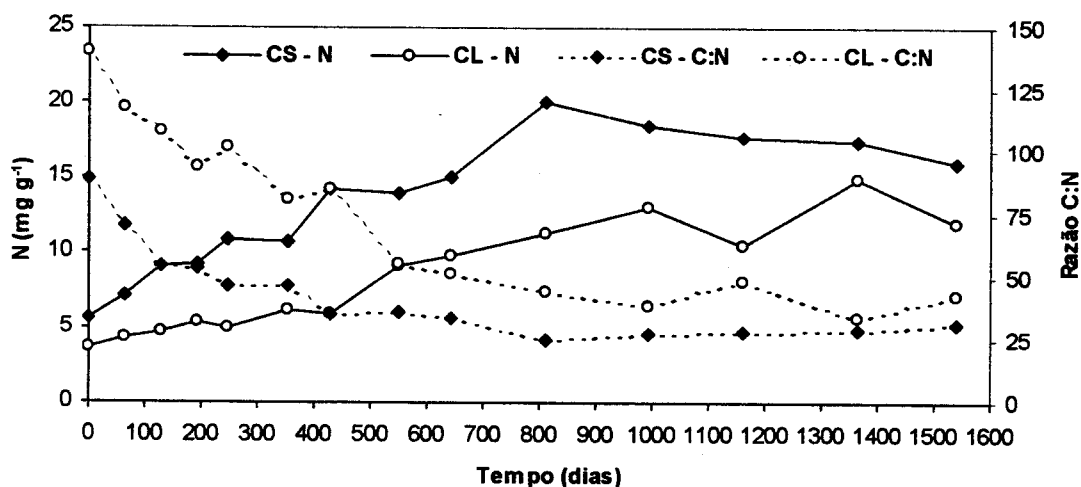


Figura 4.4.4. Evolução da concentração de N na MO (mg g^{-1}) e da razão C:N, durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

Aber & Melillo (1982) apresentaram um modelo linear que relaciona a perda de massa e a retenção de N, na folhada. Este modelo, em que a decomposição é descrita através de uma relação linear inversa entre a MO remanescente (%) e a concentração de N no material residual, foi também observado por outros autores (Melillo *et al.*, 1982; McClaugherty *et al.* 1985; Blair, 1988).

Também no presente estudo se determinaram, através de regressões lineares, relações significativas ($P < 0,001$) entre a proporção residual de MO e a proporção de N (Figura 4.4.5). O declive desta relação é uma medida do aumento da concentração de N por unidade de C mineralizado, isto é, por unidade de perda de MO.

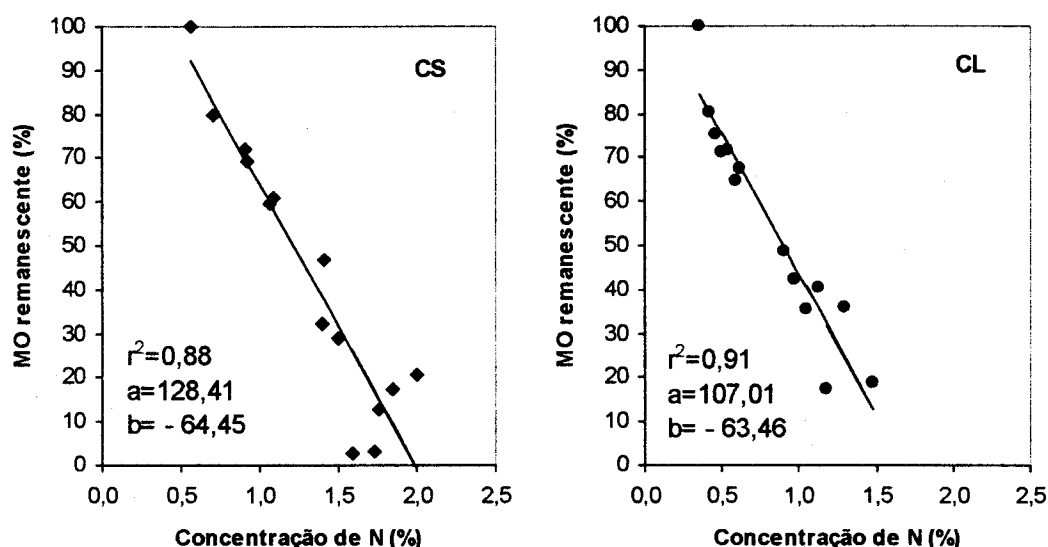


Figura 4.4.5. Regressões entre a MO remanescente (%) e a concentração de N (%) no material residual das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

A concentração de N na MO residual (Figura 4.4.4) aumentou, no *C. salviifolius*, até aos 810 dias após o início, altura em que atingiu um máximo de cerca de 20 mg g^{-1} (2% da MO residual) e no *C. ladanifer*, até aos 1365 dias, atingindo, após este período, o valor máximo de cerca de 15 mg g^{-1} (1,5% da MO residual). Após os mesmos períodos de tempo, a razão C:N atingiu um mínimo de 25, no *C. salviifolius*, e de 34, no *C. ladanifer* (Figura 4.4.4).

Exprimindo as proporções remanescentes de MO e de N, em função da concentração de N no material residual, verifica-se que, na relação entre a dinâmica da perda de peso e a dinâmica de N, se distinguem duas fases características (Figura 4.4.6).

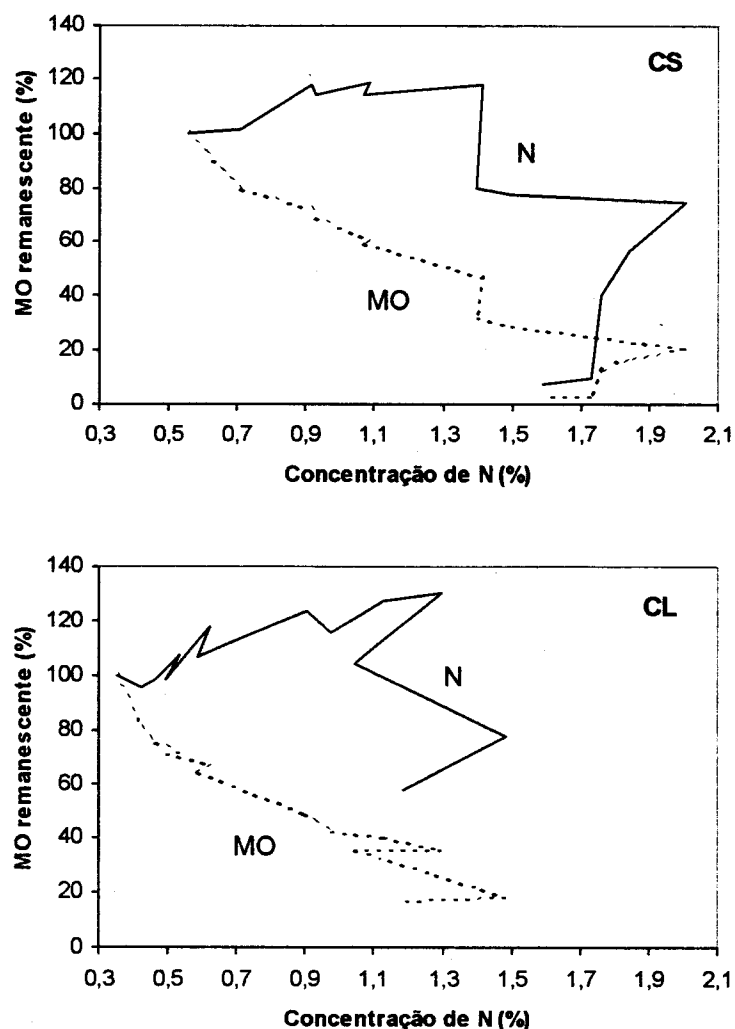


Figura 4.4.6. Necromassa remanescente (linha inferior) e quantidade remanescente de N (linha superior), em função da concentração de N no material residual das folhas de *C. salviifolius* (CS) e de *C. ladanifer* (CL).

Na primeira fase, em que as curvas são divergentes, a perda de peso é acompanhada por uma forte retenção de N. Nesta fase, a concentração de N na MO remanescente aumentou até 2%, para o *C. salviifolius*, e até 1,5%, para o *C. ladanifer*. Quando estes valores máximos foram atingidos, iniciou-se a segunda fase, na qual passou a existir paralelismo entre as duas curvas, isto é, a perda de peso prosseguiu mas, simultaneamente iniciou-se a libertação de N. Deste modo, torna-se claro que a relação entre a dinâmica da perda de peso e a dinâmica da libertação de N, que se verificou independentemente da perda de peso, ocorreu em duas fases distintas.

4.4.2.2 Fósforo

A libertação de P, ao contrário do que se verificou para o N, foi significativamente ($p < 0,01$) mais rápida no *C. ladanifer*, com uma concentração inicial de $1,12 \text{ mg g}^{-1}$, do que no *C. salviifolius*, cuja concentração inicial era de $0,51 \text{ mg g}^{-1}$ (Quadro 4.4.2). Após os primeiros 65 dias, determinou-se um decréscimo de 68%, nas folhas da primeira espécie, tendo a libertação prosseguido gradualmente ao longo do tempo, até uma proporção residual de 15%, no final do período de estudo (Figura 4.4.7). Nas folhas do *C. salviifolius*, ocorreu primeiro uma fase de retenção, só se tendo registado libertação (21%) decorridos 246 dias. Seguidamente, os decréscimos, maiores nos períodos pluviosos (Figuras 4.4.2 e 4.4.7), foram mais acentuados do que na espécie anterior, tendo a proporção residual final (6%) sido mesmo inferior à daquela.

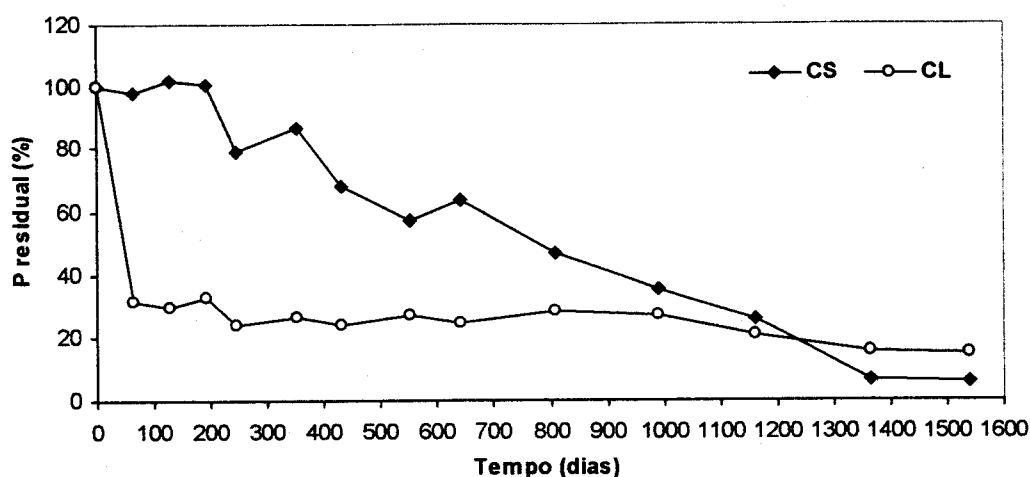


Figura 4.4.7. Evolução da proporção residual (%) de P, durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

A concentração de P na MO evoluiu também de forma distinta entre as duas espécies (Figura 4.4.8). No *C. salviifolius* aumentou, de uma concentração inicial de $0,51 \text{ mg g}^{-1}$, até atingir cerca do dobro, após 27 meses. Até ao final do período de estudo, esta concentração passou apenas por pequenas oscilações, visto que, a libertação de P e o decréscimo da MO foram, mais ou menos, equivalentes. No *C. ladanifer*, a concentração inicial, de cerca do dobro da do *C. salviifolius* (Quadro 4.4.2), diminuiu bruscamente, após os primeiros 65 dias, para $0,44 \text{ mg g}^{-1}$, devido à intensa libertação inicial. Este valor foi depois aumentando, ao longo do processo de

decomposição, tendo a concentração final ($0,94 \text{ mg g}^{-1}$) sido próxima, não só da inicial ($1,12 \text{ mg g}^{-1}$), como também, da concentração final do *C. salviifolius* ($1,04 \text{ mg g}^{-1}$). Com excepção dos primeiros 2 meses, a libertação de P não se reflectiu nos valores da concentração visto, por um lado, ter sido bastante reduzida e, por outro, a diminuição da MO ter sido mais acentuada.

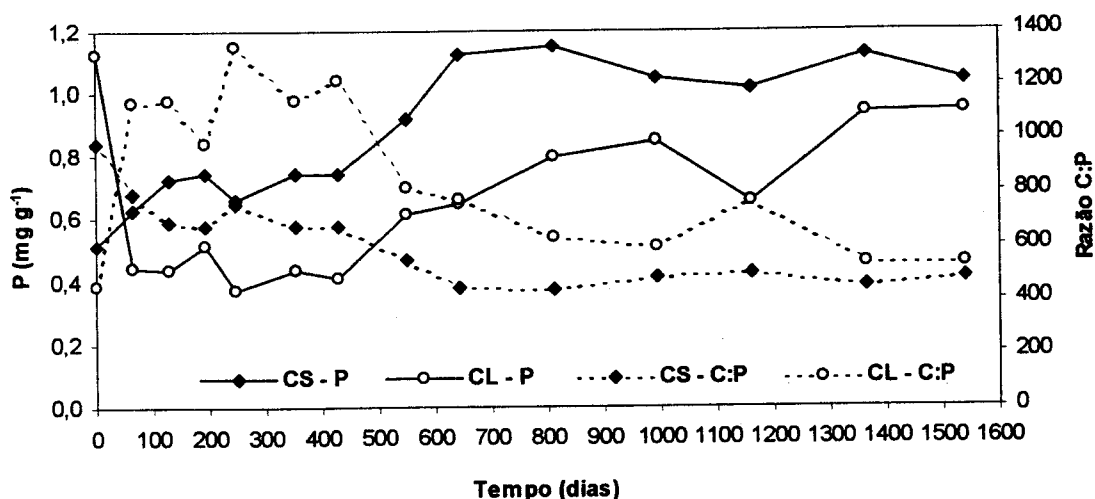


Figura 4.4.8. Evolução da concentração de P na MO (mg g^{-1}) e da razão C:P, durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

A variação da razão C:P foi bastante diferente nas duas espécies (Figura 4.4.8). No *C. salviifolius*, diminuiu de 979 para 672, após 192 dias, o que reflecte a imobilização inicial de P. Esta redução da razão C:P contribuiu para o início da libertação de P, após o que, o valor daquela razão diminuiu mais lentamente durante o restante período, até atingir o valor final de 480.

No *C. ladanifer*, pelo contrário, o valor da razão C:P aumentou durante a fase inicial da decomposição até um máximo de 1342, após 8 meses (após os primeiros 65 dias, já tinha atingido 1132), devido à rápida lixiviação inicial de P. O elevado valor atingido pela razão C:P contribuiu para a posterior retenção de P, tendo o valor desta razão, no final do período de estudo (530), sido superior ao inicial.

O valor da razão C:P a partir do qual se iniciou a libertação de P no *C. salviifolius* (672) foi superior aos referidos por Van Wesemael (1993), para *Quercus suber* e *Arbutus unedo* (550) e por Blair (1988), O'Connell (1988) e Kavvadias et al. (2001), para diversas espécies arbóreas perenifólias e decíduas

(200 a 480). No *C. ladanifer*, com um valor final de 530, a libertação de P, para além da verificada na fase inicial do estudo, foi extremamente reduzida.

4.4.2.3 Potássio

A libertação do K foi semelhante nas duas espécies, tendo este processo decorrido em duas fases. Ocorreu uma libertação rápida na fase inicial da decomposição, correspondente aos primeiros 65 dias, por lixiviação (Day, 1982; Brasell & Sinclair, 1983; Vitousek *et al.*, 1994), após a qual restavam apenas 37 e 24% do inicial, respectivamente para o *C. salviifolius* e para o *C. ladanifer* (Figura 4.4.9). Durante a segunda fase, a libertação foi ligeiramente mais rápida para o *C. salviifolius*, tendo os decréscimos mais acentuados ocorrido no inverno do segundo ano (de 40 para 23%) e no outono do terceiro ano (de 20 para 5%). Para o *C. ladanifer*, a libertação foi mais lenta, tendo-se verificado, nesta fase, um decréscimo adicional de 12%. No final dos cerca de 4 anos de estudo, restavam apenas, respectivamente para a primeira e a segunda espécies, 2 e 12% do inicial. Tem sido verificada uma rápida libertação de K, desde o início da decomposição na grande maioria dos estudos efectuados em diversas espécies e condições (Day, 1982; O'Connell, 1988; Hernández *et al.*, 1992; Van Wesemael, 1993; Jamaludheen & Kumar, 1999), atribuída à lixiviação, visto o K não ser constituinte dos tecidos estruturais (Domingo *et al.*, 1994).

Em consequência da rápida libertação inicial de K, a concentração diminuiu também acentuadamente, durante os primeiros 2 meses, em ambas as espécies (Figura 4.4.10). A concentração inicial de $5,81 \text{ mg g}^{-1}$, no *C. salviifolius*, desceu para $2,69 \text{ mg g}^{-1}$, diminuindo, no *C. ladanifer*, de $5,13 \text{ mg g}^{-1}$ para $1,55 \text{ mg g}^{-1}$. Verificou-se, depois, incremento até aos 33 meses, tendo-se atingido máximos, respectivamente, de $6,61 \text{ mg g}^{-1}$ e de $3,13 \text{ mg g}^{-1}$, dado o abrandamento da libertação de K, durante este período em que, simultaneamente, a quantidade de MO diminuiu. Entre os 992 e os 1161 dias, registou-se um decréscimo brusco, para cerca de um terço, devido à acentuada libertação deste elemento e, simultaneamente, a uma ligeira diminuição da MO. Durante este período, a precipitação atingiu 510 mm (Figuras 4.4.2 e 4.4.10). No último ano, a libertação de K foi quase nula o que, conjuntamente como uma nova diminuição da MO, se

reflectiu no aumento das concentrações, tendo os valores finais sido de $4,31 \text{ mg g}^{-1}$, para o *C. salviifolius* e $3,53 \text{ mg g}^{-1}$, para o *C. ladanifer*.

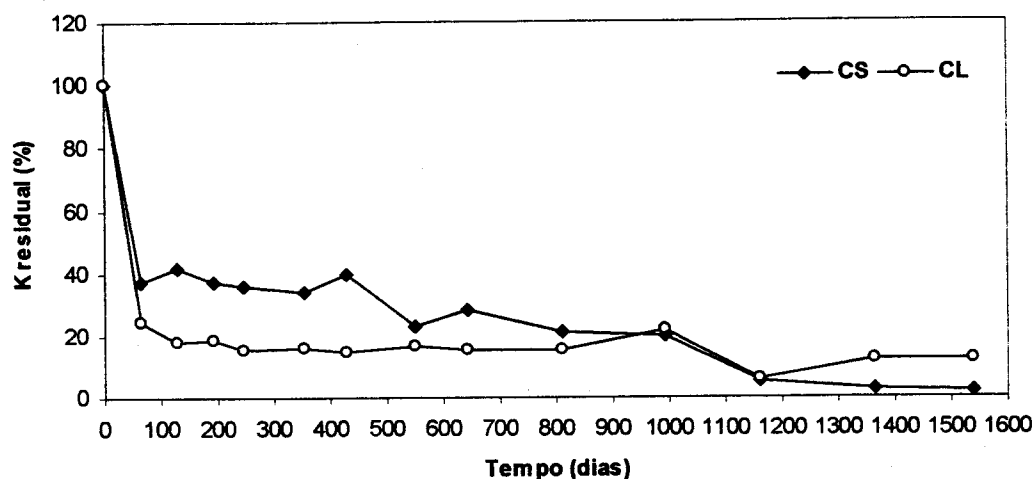


Figura 4.4.9. Evolução da proporção residual (%) de K, durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

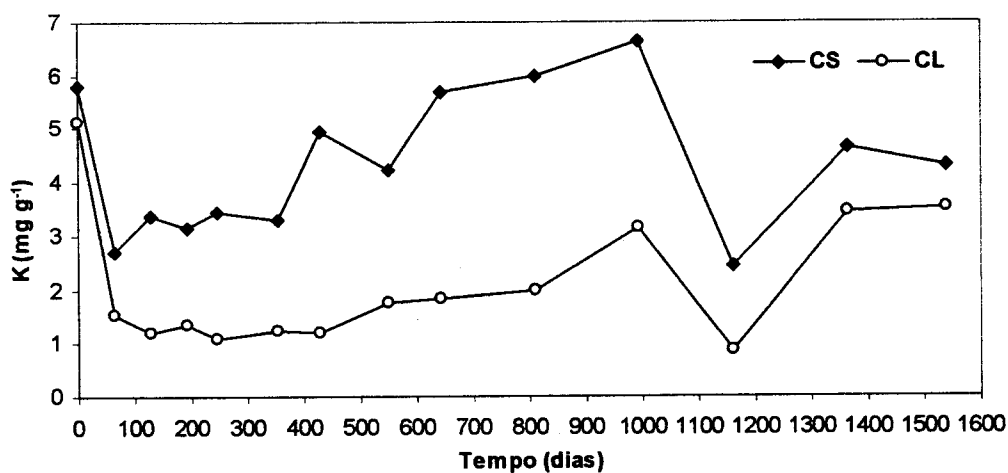


Figura 4.4.10. Evolução da concentração de K na MO (mg g^{-1}), durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

4.4.2.4 Cálcio

A libertação de Ca verificou-se desde o início da decomposição, embora de forma lenta e gradual. Nas folhas do *C. salviifolius*, registou-se uma proporção

residual de 74%, após os primeiros 65 dias (Figura 4.4.11). No restante período, o processo de libertação ocorreu regularmente através de pequenos decréscimos adicionais, dos quais resultou uma proporção residual final de 3%. No *C. ladanifer*, a libertação inicial foi significativamente ($p < 0,01$) mais lenta, restando ainda perto de 60%, após 810 dias (Figura 4.4.11). No final, a proporção residual, de 25%, era bastante mais alta do que a do *C. salviifolius*. Segundo Van Wesemael (1993), a libertação de Ca é mais rápida nas espécies com maiores concentrações iniciais. De facto, comparativamente com outros estudos nos quais se verificou imobilização de Ca (Hernández *et al.*, 1992; Van Wesemael, 1993), as concentrações iniciais das espécies em apreço são elevadas, aproximando-se das referidas noutros casos em que se observou libertação desde o início (Day, 1982; O'Connell, 1988; Van Wesemael, 1993).

A concentração de Ca, ao longo do período de decomposição, não apresentou variações muito acentuadas. Ocorreram, contudo, algumas flutuações, resultantes do balanço entre a libertação deste elemento e a diminuição da MO (Figura 4.4.12). Durante os primeiros 2,5 anos de estudo, verificaram-se acréscimos graduais nos valores das concentrações até atingirem máximos de $27,58 \text{ mg g}^{-1}$, no *C. salviifolius*, e $23,38 \text{ mg g}^{-1}$, no *C. ladanifer*, após o que, se observou uma relativa estabilidade na primeira ($26,55 \text{ mg g}^{-1}$, no final do período de estudo) e um decréscimo na segunda ($17,29 \text{ mg g}^{-1}$).

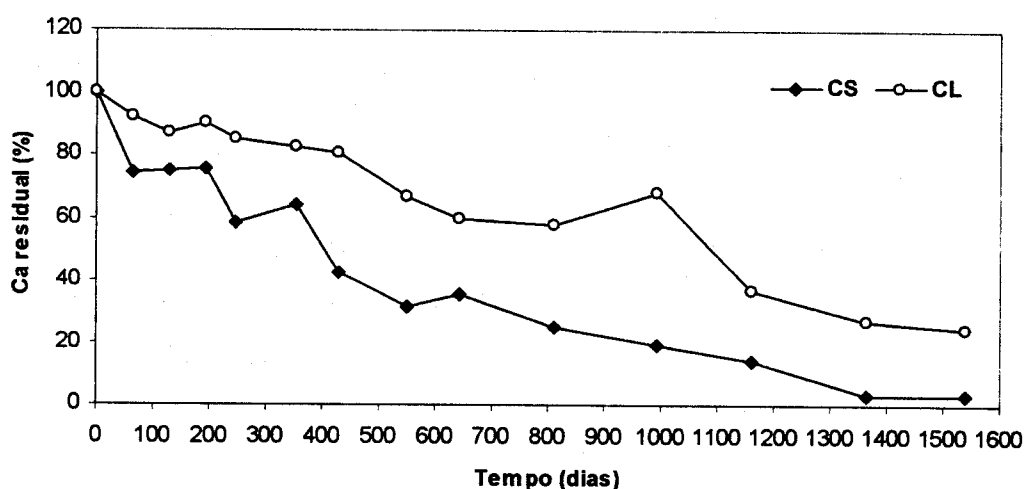


Figura 4.4.11. Evolução da proporção residual (%) de Ca, durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

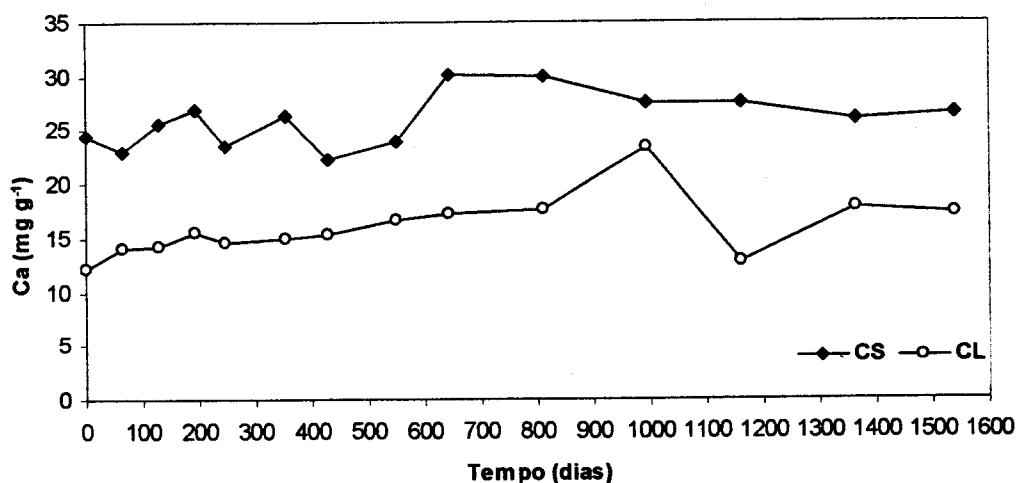


Figura 4.4.12. Evolução da concentração de Ca na MO (mg g^{-1}), durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

4.4.2.5 Magnésio

A libertação do Mg, tal como a do Ca, foi significativamente ($p < 0,05$) mais rápida no *C. salviifolius* do que no *C. ladanifer*, embora se tenha verificado, em ambos, uma fase inicial de libertação, provavelmente por lixiviação. Após este período (65 dias), as proporções remanescentes eram, respectivamente, de 54 e 65% (Figura 4.4.13). Seguiu-se um período de maior retenção no *C. salviifolius*, tendo as proporções residuais, um ano depois, atingido valores semelhantes nas duas espécies (48% para o *C. salviifolius* e 50% para o *C. ladanifer*). Nos 3 anos seguintes, os decréscimos das proporções residuais foram, de novo, mais acentuados no *C. salviifolius*, restando 33, 18 e 4% do inicial, respectivamente após o segundo, o terceiro e o quarto anos. No *C. ladanifer*, as proporções remanescentes eram de 50, 42 e 38%, após os mesmos períodos. Embora a generalidade dos estudos aponte para a libertação rápida de Mg, desde o início da decomposição (Day, 1982; O'Connell, 1988; Hernández *et al.*, 1992; Van Wesemael, 1993), a proporção remanescente no *C. ladanifer*, só ultrapassada pela de N (58 %), foi muito elevada.

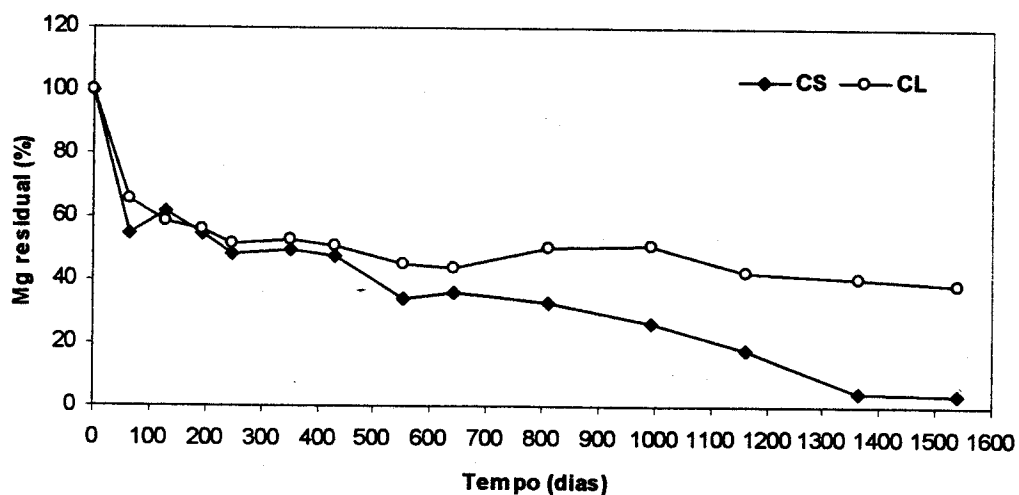


Figura 4.4.13. Evolução da proporção residual (%) de Mg, durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

A libertação do Mg, durante os primeiros 246 dias, reflectiu-se na variação da concentração deste elemento na MO, a qual diminuiu de 4,37 para 3,45 mg g⁻¹, no *C. salviifolius*, e de 2,20 para 1,59 mg g⁻¹, no *C. ladanifer* (Figura 4.4.14). Posteriormente, a libertação foi mais lenta, principalmente no *C. ladanifer*, o que provocou o aumento gradual da concentração, aproximadamente até aos 810 dias. Após este período, o aumento acentuou-se no *C. ladanifer*, devido à retenção do elemento no substrato. No *C. salviifolius* observou-se um certo paralelismo com o N e o P, visto que, se verificou uma ligeira diminuição da concentração devido à mais rápida libertação. No final as concentrações eram de 4,88 mg g⁻¹, no *C. ladanifer*, e de 6,07 mg g⁻¹, no *C. salviifolius*.

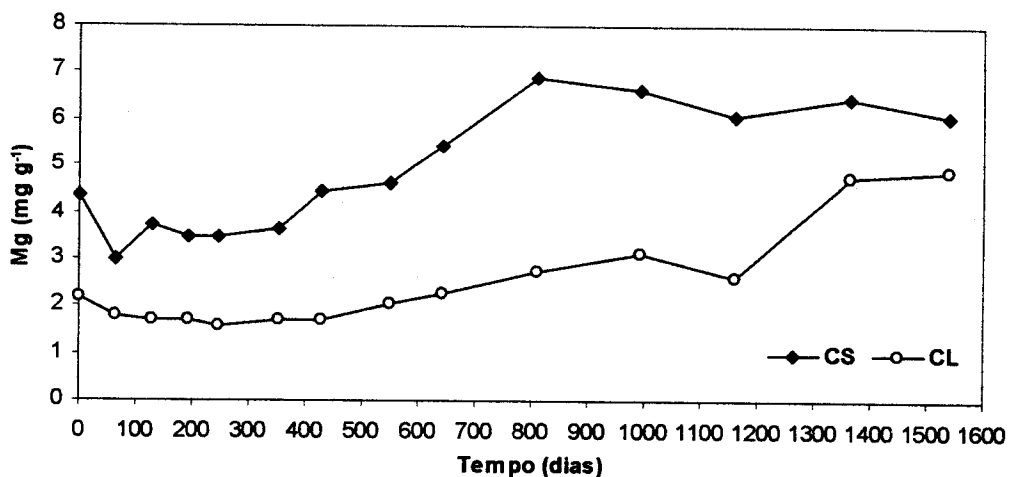


Figura 4.4.14. Evolução da concentração de Mg na MO (mg g⁻¹), durante a decomposição das folhas de *C. salviifolius* (CS) e *C. ladanifer* (CL).

4.4.3 Discussão

A decomposição da folhada representa o principal mecanismo de disponibilização da matéria orgânica e elementos inorgânicos, para os processos de reciclagem dos nutrientes, pelo que, constitui um componente chave no funcionamento e estabilidade dos ecossistemas (Mason 1977; Gallardo & Pino, 1988; Lambers *et al.*, 2000; Caldentey *et al.*, 2001; Kavvadias *et al.*, 2001). Em muitos ecossistemas, mais de 90% do N e do P utilizados para a produção anual de biomassa, resultam da mineralização da folhada (Cole & Rapp, 1980; Lambers *et al.*, 2000). Para além disso, a quantidade de carbono devolvido para a atmosfera, através da decomposição da necromassa, é um componente primordial do balanço global de carbono (Vitousek, 1982; Vitousek *et al.*, 1994; Aerts & Caluwe, 1997).

Durante a decomposição, a folhada fica reduzida, através de uma série de passos intermédios, a substâncias de difícil degradação, como a lenhina, a cutina e substâncias húmicas (Larcher, 1995; Caldentey *et al.*, 2001). A velocidade destes processos é, contudo, bastante variável: em florestas tropicais, 95% da folhada produzida é anualmente decomposta, enquanto nas florestas de caducifólias das regiões temperadas, a decomposição demora 2-4 anos e nas florestas de coníferas da zona boreal até 14 anos, podendo demorar décadas na tundra (Larcher, 1995).

Entre os factores que regulam as taxas de decomposição da folhada e a dinâmica de nutrientes, encontram-se as condições ambientais, quer através do seu efeito directo na actividade biológica, quer através do seu efeito na natureza química da folhada produzida (Melillo *et al.*, 1989; Gallardo & Merino, 1993, 1998; Nilsson *et al.*, 1995; Hobbie, 1996; Lambers *et al.*, 2000).

Os organismos do solo estão envolvidos na decomposição através de interacções directas e indirectas (Hendrix *et al.*, 1986; Hunt *et al.*, 1987; Berendse, 1994). Por um lado, a comunidade microbiana do solo influencia directamente a dinâmica da decomposição, podendo a sua estrutura controlar a retenção de carbono nos ecossistemas (Coleman & Elliott, 1986; Holland & Coleman, 1987; Zeller *et al.*, 2001). Por outro lado, os microconsumidores (protozoários, nemátodes e micro-artrópodes) afectam directamente as bactérias e os fungos, ao alimentarem-se deles, e indirectamente, ao fragmentarem e consumirem os resíduos vegetais, resultando esta actividade num aumento da qualidade do substrato microbiano e na aceleração da decomposição (Hendrix *et al.*, 1986). Os

macroconsumidores, por sua vez, embora possam contribuir directamente para a mineralização dos nutrientes, a sua maior contribuição para a mobilidade dos nutrientes é, provavelmente, exercida através de interacções com a microflora e a microfauna (Hendrix *et al.*, 1987).

A actividade biológica do solo e a dinâmica da decomposição são influenciadas pela acidez e fertilidade do solo (Fassbender & Grimm, 1981; Day, 1982; Van Breemen, 1995; Gallardo & Merino, 1998), bem como, pela sua estrutura e arejamento (Gallardo & Pino, 1988). No caso da decomposição de resíduos foliares de árvores e arbustos, a influência do tipo de solo é particularmente importante (Arunachalam *et al.*, 1998).

As condições climáticas destacam-se também, entre os factores que condicionam a decomposição (McClaugherty *et al.*, 1985; Carceller *et al.*, 1989; Garrido *et al.*, 1989; Serrasolsas *et al.*, 1989; Vitousek *et al.*, 1994; Reiscooky *et al.*, 1995; Roy, 1996), com especial ênfase para a temperatura e a humidade (Melillo *et al.*, 1989; Gallardo & Merino, 1993; Hobbie, 1996). Estes parâmetros revestem-se de particular importância em áreas sujeitas a condições climáticas desfavoráveis (Arunachalam *et al.*, 1998). Hendrix *et al.* (1986) consideram que a influência que a humidade do solo exerce nos processos biológicos é tão forte que a decomposição pode ser função dos padrões regionais da precipitação e da capacidade de retenção de água no solo.

Finalmente, a dinâmica da decomposição varia com as espécies e a natureza química do substrato (Serrasolsas *et al.*, 1989; Berendse, 1994; Cornelissen, 1996; Roy, 1996; Jamaludheen & Kumar, 1999). Nas condições climáticas mediterrânicas, onde a degradação do solo e da vegetação se tem vindo a generalizar (Van Wesemael, 1993; Kavvadias *et al.*, 2001), é geralmente aceite que a influência da natureza química da folhada é, de todos os factores reguladores, o que prevalece (Cortez *et al.*, 1996; Badre *et al.*, 1998).

Muitos dos estudos efectuados sobre a decomposição têm, assim, tido como objectivo a identificação de factores químicos que sejam bons estimadores das taxas de decomposição. Estes estudos têm sugerido que as características químicas do substrato afectam, não só a perda de peso da folhada mas, também, os padrões de imobilização ou libertação dos nutrientes. Alguns estudos referem correlações fortes entre a concentração inicial de N ou a razão C:N e a taxa de decomposição (McClaugherty *et al.*, 1985; Blair, 1988; Taylor *et al.*, 1989; Aber *et al.*, 1990; Wise &

Schaefer, 1994; Reicosky *et al.*, 1995; Aerts & Caluwe, 1997; Jamaludheen & Kumar, 1999; Takahashi *et al.*, 1999; De Angelis *et al.*, 2000). Outros apontam a concentração inicial de P ou a razão C:P como bons indicadores da taxa de decomposição (Vitousek *et al.*, 1994; Bubbs *et al.*, 1998). Noutros, ainda, é indicada a forte influência da concentração inicial de lenhina ou das razões lenhina:N e lenhina:P na decomposição da folhada (Melillo *et al.*, 1982; O'Connell, 1987, 1988; Liu, 1995; Hobbie, 1996; Cortez *et al.*, 1996; Aerts & Caluwe, 1997; Young, 1997; Arunachalam *et al.*, 1998; Gallardo & Merino, 1999; De Angelis *et al.*, 2000; Kavvadias *et al.*, 2001).

Segundo Ibrahim *et al.* (1995), a composição química do substrato exercerá maior influência na segunda fase da decomposição, visto esta ser resultante de processos biológicos, enquanto a primeira, fase de lixiviação, resulta principalmente de processos físico-químicos. A ausência de um consenso nesta matéria dever-se-á, provavelmente, ao facto da dinâmica da decomposição ser função da interacção de muitos factores (Cornelissen, 1996), variando a sua importância relativa com as espécies (Lambers *et al.*, 2000).

A importância crescente, que o processo da decomposição e os mecanismos nele envolvidos têm vindo a ter deve-se, em grande parte, aos estudos e ao modelo proposto por Jenny (Jenny *et al.*, 1949; Jenny, 1950), posteriormente desenvolvido por Olson (1963). Contudo, apesar da grande variedade de espécies e ecossistemas abrangidos pelos estudos desde então efectuados, a comparação entre os resultados obtidos torna-se, por vezes, difícil dadas as grandes diferenças entre as condições e metodologias experimentais, quer de campo quer de laboratório, bem como, entre os períodos de tempo em que os mesmos decorreram.

De entre as técnicas utilizadas, algumas das quais provaram constituir alternativas válidas, a utilização clássica dos sacos de decomposição ("litter bags") continua a ser das mais frequentes (Melillo *et al.*, 1982). Tendo como grande vantagem a relativa facilidade da aplicação de um grande número de réplicas é, contudo, necessário ter presente que esta técnica assenta em suposições, que nem sempre são completamente satisfeitas: a) as taxas de perda da massa de folhada constituem uma medida das taxas reais de decomposição; b) o microambiente no interior dos sacos de decomposição é semelhante ao ambiente natural da folhada; c) os sacos de decomposição não interferem substancialmente na colonização e actividade dos organismos decompositores (Wise & Schaefer, 1994).

É também pertinente ressaltar que, ao ter em consideração apenas a decomposição das folhas, os valores do retorno de nutrientes através da decomposição estarão subestimados. Contudo, constituindo as folhas a fracção maioritária da massa anual de folhada, é a sua decomposição que exerce maior influência na devolução de nutrientes ao solo.

Os resultados obtidos no presente estudo evidenciam diferentes padrões de perda de MO, nas duas espécies, a qual foi mais rápida no *C. salviifolius*, do que no *C. ladanifer*. As perdas de peso mais acentuadas ocorreram no final do inverno e início da primavera, sob o efeito combinado da precipitação e da temperatura. Este efeito tem sido considerado como factor condicionante da velocidade da decomposição, pela sua acção sobre a actividade biológica do solo, sendo os períodos secos estivais que mais retardam as perdas de peso do material em decomposição (Brasell & Sinclair, 1983; Gallardo & Pino, 1988; Garrido *et al.*, 1989; Gallardo & Merino, 1993; Vitousek *et al.*, 1994; Arunachalam *et al.*, 1998).

A diminuição inicial (nos primeiros 65 dias) da MO, que se observou em ambas as espécies, correspondente a cerca de 20%, terá, em grande parte, sido devida à lixiviação dos compostos hidrossolúveis (Edwards *et al.*, 1970; Garrido *et al.*, 1989; Ibrahima *et al.*, 1995). Nesta fase, a folhada liberta quer compostos inorgânicos, como o K, o Ca e o Mg, quer compostos orgânicos, entre os quais, os ácidos orgânicos, as proteínas e os carboidratos solúveis, que são maioritariamente lixiviados (Ibrahima *et al.*, 1995). Por serem energéticos, estes compostos são necessários aos microrganismos que posteriormente decompõem os compostos recalcitrantes, como a lenhina e a celulose (Ibrahima *et al.*, 1995). A fase inicial da decomposição exerce, assim, forte influência nos processos subsequentes (Edwards *et al.*, 1970; Garrido *et al.*, 1989; Ibrahima *et al.*, 1995).

Sendo as taxas de decomposição do *C. ladanifer* mais baixas e menos variáveis ao longo do tempo, o material remanescente após a fase de lixiviação inicial, será nesta espécie mais recalcitrante ao processo de decomposição do que no *C. salviifolius*. De acordo com os estudos de outros autores (Aber & Melillo, 1982; Melillo *et al.*, 1982; Pastor *et al.*, 1984; Taylor *et al.*, 1989; Jamaludheen & Kumar, 1999; Hartemink & O'Sullivan, 2001), este facto dever-se-á a vários factores, tais como o mais baixo teor inicial de N e as mais elevadas razões C:N e lenhina:N iniciais no *C. ladanifer*, comparativamente ao *C. salviifolius*. Foram determinadas

correlações negativas entre estas razões e a taxa de decomposição (Cornelissen, 1996; De Angelis *et al.*, 2000), especialmente na fase de lixiviação (Gallardo & Merino, 1993) e durante o primeiro ano do processo de decomposição (Blair, 1988), em particular em espécies com elevado teor de lenhina. Segundo Heal *et al.* (1997), as características iniciais da folhada são tendencialmente menos importantes nos estádios finais da decomposição.

Os padrões de libertação de nutrientes foram também diferentes, nas duas espécies. No final do estudo, a seriação dos elementos, por ordem decrescente de mobilidade era: K>Ca>Mg>P>N, no *C. salviifolius*, e K>P>Ca>Mg>N, no *C. ladanifer*. A libertação do K e do Mg foi, contudo, mais rápida do que a do N, P e Ca. Esta diferença pode ser atribuída ao facto de, tanto o N como o P e o Ca estarem directamente ligados ao C ou fazerem parte da estrutura da matéria orgânica, pelo que, só são libertados quando o C é consumido pelos microrganismos heterotróficos. Estes organismos imobilizam os elementos limitantes até ser atingida uma concentração crítica (Van Wesemael, 1993). A maior parte do K e do Mg, pelo contrário, não está estruturalmente ligada à matéria orgânica, pelo que, a sua libertação é mais acentuada na fase inicial da decomposição e pode ser atribuída principalmente à lixiviação (Brasell & Sinclair, 1983; Van Wesemael, 1993; Kavvadias *et al.*, 2001). Segundo Ibrahima *et al.* (1995), os elementos minerais lixiviados serão mais rapidamente reciclados no solo e na vegetação.

O padrão de retenção inicial de N, mais prolongado no *C. ladanifer*, tem sido igualmente observado, durante os primeiros 1 a 3 anos, por outros autores (Feller & Ganry, 1982; Melillo *et al.*, 1982, 1989; Berg & Ekbohm, 1983; McClaugherty *et al.*, 1985; O'Connell, 1988; Madeira & Serralheiro, 1990; Vitousek *et al.*, 1994; Bubb *et al.*, 1998; Kavvadias *et al.*, 2001), em diversas espécies e condições. Vários mecanismos têm sido sugeridos para explicar o aumento líquido de azoto, nas fases iniciais da decomposição: fixação, deposição atmosférica, interceptação da precipitação, poeira, excrementos de larvas de insectos, queda de biomassa verde, translocação e/ou imobilização por fungos (Melillo *et al.*, 1982; Arunachalam *et al.*, 1998). A maioria dos autores, contudo, atribuem-no à imobilização microbiana (Rosich *et al.* 1989; Van Wesemael, 1993; Wise & Schaefer, 1994; Cortez *et al.*, 1996; Aerts & Caluwe, 1997; Gallardo & Merino, 1999; Joffre *et al.*, 1999).

Embora, a verdadeira origem do N exógeno e os mecanismos que levam à sua incorporação na folhada não tenham ainda sido estabelecidos com precisão, a razão C:N tem sido apontada como um dos factores correlacionados, não só com a taxa de decomposição mas, também, com a dinâmica do N, no decurso dos processos de decomposição (Vitousek, 1982; Berg & Ekbohm, 1983; McClaugherty *et al.*, 1985; Bonilla & Rodà, 1989). Estes autores verificaram que, nos resíduos orgânicos com razões C:N iniciais mais elevadas, ocorria imobilização de N. Não puderam, contudo, determinar a existência de um valor limite da razão C:N inicial, a partir da qual se verificasse acumulação ou libertação de N.

No presente estudo, verificou-se também uma tendência para o mesmo padrão de comportamento. De facto, enquanto a razão C:N inicial era de 89, nas folhas do *C. salviifolius*, nas quais o período de imobilização do N foi de 1 ano, a mesma razão tomava o valor de 141, nas do *C. ladanifer*, nas quais se observou um período de imobilização de 3 anos. O maior período de retenção de N, ocorrido no *C. ladanifer*, poderá, assim, ser devido à mais elevada razão C:N inicial. Associado ao aumento da concentração de N, ocorreu um decréscimo do valor da razão C:N para cerca de um terço do inicial, em ambas as espécies. Os valores críticos desta razão, a partir dos quais se iniciou a libertação de N, foram de 35 e 48, respectivamente no *C. salviifolius* e no *C. ladanifer*. Após o início da libertação de N, esta proporção manteve-se mais ou menos constante até ao final. Os valores obtidos para as espécies em apreço são superiores aos indicados noutros estudos semelhantes. Vitousek (1982) refere valores de 12 a 20, para um vasto conjunto de formações incluindo comunidades arbustivas, enquanto Blair (1988) obteve, para espécies caducifólias, valores de 25 a 34 e Kavvadias *et al.* (2001) de 20 a 30, para coníferas. Van Wesemael (1993) indica o valor 30, para *Quercus suber* e *Arbutus unedo*.

A decomposição e a libertação de N processaram-se, assim, em duas fases. Na primeira fase ocorreu uma perda proporcional da MO, relativamente constante, e retenção de N. De acordo com os estudos de O'Connell (1988) e Aerts & Caluwe, (1997), as variações que ocorreram na massa ter-se-ão devido a diminuição dos compostos solúveis, de fácil decomposição, e a perda respiratória de C orgânico, enquanto as do conteúdo de N indicam alteração da quantidade de protoplasma microbiano. Nesta fase, determinou-se uma relação linear inversa entre a percentagem da MO remanescente e a concentração de N nos resíduos

remanescentes, igualmente referida por outros autores (Aber & Melillo, 1982; Melillo *et al.*, 1982; McClaugherty *et al.*, 1985; Blair, 1988; Aber *et al.*, 1990).

Durante as transformações, que ocorrem durante a primeira fase da decomposição, a composição da folhada altera-se, criando novas condições para a actividade dos decompositores. No fim desta fase, os constituintes de folhadas com composições iniciais diferentes, estão transformados em MO com composição química bastante uniforme (Melillo *et al.*, 1989). Os materiais produzidos podem, contudo, diferir de forma acentuada no conteúdo de N, o que tem fortes implicações na dinâmica subsequente deste elemento (Aber *et al.*, 1990).

Durante a última fase, a taxa de decomposição da MO diminuiu e, simultaneamente, teve início a libertação de N. Segundo alguns autores (Escudero *et al.*, 1985; Aber *et al.*, 1990; De Angelis *et al.*, 2000; Hartemink & O'Sullivan, 2001), as taxas de decomposição, nesta fase, são baixas e relativamente similares, independentemente da origem da folhada, visto os compostos de carbono, produzidos no fim da primeira fase, para além de mais recalcitrantes, apresentarem grandes semelhanças. Esta mudança na perda de massa e na dinâmica do N coincidiu com um desvio da relação linear inversa, entre a perda de massa e a concentração de N, que se verificou ao longo da primeira fase. A mudança brusca, tanto na perda de massa como na dinâmica do N, que ocorre no final da primeira fase, sugere que os mecanismos reguladores da primeira e da segunda fase são diferentes (Aber *et al.*, 1990; De Angelis *et al.*, 2000).

A dinâmica de libertação de P foi, tal como a de N, bastante diferente nas duas espécies. A rápida libertação, verificada no *C. ladanifer*, conduziu a uma elevadíssima razão C:P, que terá contribuído para a sua retenção, após a lixiviação inicial, até ao final do período de estudo. No caso do *C. salviifolius*, a retenção inicial de P conduziu a reduções sucessivas da razão C:P e, conseqüentemente, à libertação de P. Alguns estudos têm também indicado imobilização inicial de P (Day, 1982; O'Connell, 1988; Hernández *et al.*, 1992; Van Wesemael, 1993; Bubba *et al.*, 1998), enquanto outros referem libertação desde o início (Blair, 1988; Aerts & Caluwe, 1997; Jamaludheen & Kumar, 1999), dependendo do conteúdo inicial.

A libertação de Ca foi semelhante nas duas espécies. Contudo, a dinâmica da libertação deste elemento foi bastante diferente da verificada para o N e o P, embora

a sua decomposição dependa também da actividade biológica. A lixiviação inicial de Ca foi reduzida e a sua libertação foi lenta porque, ao contrário do N e do P, este elemento é um dos constituintes da lamela média das paredes celulares, que são dos componentes vegetais mais recalcitrantes ao processo da decomposição (Mauseth, 1991). Tal como no presente estudo, Wesemael (1993) obteve elevadas concentrações finais de Ca, na decomposição de *Arbutus unedo*.

Os resultados obtidos estão, na generalidade, em concordância com os referidos noutros estudos semelhantes. A lixiviação e a actividade microbiana, em interacção com a precipitação e a composição química da folhada, parecem ter sido os factores determinantes da decomposição. São, contudo, levantadas importantes questões, como a razão da retenção de tão elevada quantidade de N, no *C. ladanifer*, após cerca de 4 anos de decomposição (quando restavam menos de 20% da necromassa inicial). Em ordem a conhecer os factores que controlam a mineralização do N, serão necessários estudos mais pormenorizados que levem a um melhor entendimento da associação entre a libertação do N e a decomposição dos compostos de carbono, nomeadamente no que se refere às concentrações de compostos fenólicos (incluindo lenhina e taninos), geralmente associados a baixas taxas de mineralização (Gray & Schlesinger, 1981; Badre *et al.*, 1998; Lambers *et al.*, 2000). Por outro lado, será necessário explorar a sugestão que tem sido feita de que a inibição alelopática pode provocar uma diminuição da nitrificação (Coleman *et al.*, 1983).

4.5 INTERCEPÇÃO DA PRECIPITAÇÃO

4.5.1 Quantificação e variação sazonal da intercepção

As quantidades de precipitação dos 2 anos de estudo foram consideravelmente diferentes, no respeitante ao afastamento da precipitação média de 30 anos – 664,6 l m⁻², segundo as Normais climatológicas de 1951-80 (INMG, 1991). No primeiro ano ocorreram 6 eventos pluviosos, para o conjunto dos quais a quantidade de precipitação bruta (PB) recolhida foi de 149,1 l m⁻², enquanto no segundo se registaram 16 eventos e a quantidade total recolhida atingiu 701,7 l m⁻².

No ano hidrológico de 1994-95 determinou-se, por evento pluvioso, uma PB média de 24,9 l m⁻², enquanto no ano de 1995-96 este valor foi de 43,9 l m⁻² (Quadro 4.5.1). Nos mesmos anos, a precipitação média por evento, recolhida sob o coberto do *C. salviifolius*, foi de 16,4 e de 24,2 l m⁻², tendo a intercepção média correspondido, respectivamente, a 34 e 45% (Quadro 4.5.1). Sob o coberto do *C. ladanifer*, com quantidades um pouco mais elevadas, os valores médios por evento foram de 23,6 l m⁻², no primeiro ano, e de 27,6 l m⁻², no segundo, que equivaleram a proporções de intercepção, respectivamente, de 5% e 37% (Quadro 4.5.1). Outros estudos em espécies arbustivas perenifólias indicam proporções de intercepção de 9 a 21% (Poole *et al.*, 1981), de 28 a 68% (Návar & Bryan, 1994) e de 19 a 34% (Martinez-Meza & Whitford, 1996; Whitford *et al.*, 1997). A proporção determinada por Domingo *et al.* (1994), no coberto de *Cistus laurifolius*, foi de 28%.

Quadro 4.5.1. Valores médios dos eventos pluviosos (l m⁻²), para a precipitação bruta (PB), precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL) e para a intercepção da precipitação pela copa das mesmas espécies (ICS e ICL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. Os valores representam a média (erro padrão), para n=4 (para a PB) e n=12 (para a PSCS e PSCL).

	PB	PSCS	PSCL	ICS	ICL
1994-95	24,9 (5,0)	16,4 (2,9)	23,6 (3,6)	8,5 (2,2)	1,3 (2,5)
1995-96	43,9 (6,7)	24,2 (4,0)	27,6 (4,3)	19,6 (3,0)	16,3 (2,7)

A variação sazonal da PB e da precipitação sob coberto (PSC) foi idêntica, tendo as maiores quantidades sido colhidas durante o outono e o inverno e as menores durante a primavera (Figura 4.5.1).

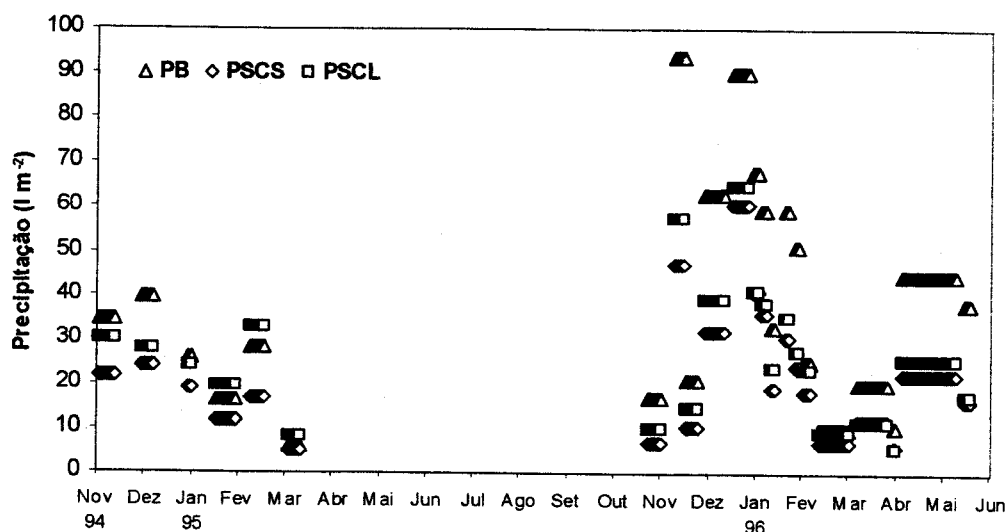


Figura 4.5.1. Variação da precipitação bruta (PB) e da precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL) (l m^{-2}), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

Embora a intercepção da precipitação pela copa do *C. salviifolius* tenha sido sempre superior à do *C. ladanifer*, não possível definir um padrão de variação sazonal da intercepção pelo coberto de nenhuma das espécies. Também não se determinou nenhuma correlação da intercepção com a quantidade ou com a média diária da precipitação, nem com a fenologia de qualquer das espécies, embora no primeiro ano de estudo tenha havido uma tendência para a ocorrência das proporções de intercepção mínimas durante a primavera, após o início da queda das folhas. A ausência do mesmo tipo de correlações é mencionada para outras formações arbustivas perenifólias (Poole *et al.*, 1981) e para arbóreas decíduas (Forgeard *et al.*, 1980), tendo a intercepção mínima em coníferas sido determinada, à semelhança do verificado no presente estudo, na primavera e no verão (Forgeard *et al.*, 1980).

4.5.2 pH

O valor médio de pH (determinado apenas no ano de 1995-96) obtido na PB foi de 6,4, tendo a precipitação sob o coberto do *C. salviifolius* (PSCS), com um valor médio de 6,6, sido ligeiramente menos ácida, enquanto a precipitação sob o coberto do *C. ladanifer* (PSCL), pelo contrário, com uma média de 5,6, foi um pouco mais ácida (Quadro 4.5.2).

Os valores obtidos para o pH da PB são semelhantes aos indicados por Nunes (1998) para o local do presente estudo, em 1996-97 (6,2), bem como para outras regiões mediterrânicas pouco industrializadas (Bellot & Escarré, 1991). O facto dos valores de pH determinados na PB terem sido superiores a 5,5 indica que não ocorreram precipitações ácidas. Os valores obtidos correspondem à acidez natural da precipitação que, segundo Bispo (2002), se deve à formação de ácido carbónico, por reacção entre o dióxido de carbónico e a água.

Quadro 4.5.2. Valores médios de pH e das concentrações de nutrientes ($\mu\text{mol l}^{-1}$) na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P < 0,05$).

	pH	N-NO ₃	N-NH ₄	P-PO ₄	S-SO ₄	Cl	K	Ca	Mg	Na
		$\mu\text{mol l}^{-1}$								
PB 94-95	n.d.	25 a	15,6 a	1,3 ab	35 ab	109 a	13 a	65 ab	19 ab	121 a
PB 95-96	6,4 a	33 a	2,1 b	0,8 a	20 a	112 a	8 a	13 c	10 a	85 a
PSCS 94-95	n.d.	49 a	16,8 a	2,5 bc	55 c	252 b	91 b	101 d	55 c	170 a
PSCS 95-96	6,6 a	28 a	2,0 b	0,9 ab	20 a	218 ab	60 ab	41 a	21 ab	106 a
PSCL 94-95	n.d.	40 a	7,0 b	2,4 c	44 bc	266 b	78 b	100 bd	52 c	143 a
PSCL 95-96	5,6 b	32 a	2,7 b	1,2 ab	26 a	252 b	85 b	62 abd	30 b	114 a

A diminuição do pH da chuva, ao atravessar o coberto, tem sido referida por diversos autores, quer para florestas de espécies arbóreas perenifólias (Brinson *et al.* 1980, Cortez, 1996), quer de coníferas (Ugolini *et al.*, 1977; López *et al.*, 1989; Ignatova, 1995), tendo o seu aumento sido determinado noutros estudos, em arbustivas e arbóreas perenifólias (Bellot & Escarré, 1989a; López *et al.*, 1989; Rodà *et al.*, 1990; Nunes 1998), caducifólias (Brinson *et al.*, 1980) e coníferas (Cortez, 1996).



Os valores do pH da PB variaram entre 5,6 (Janeiro) e 7,6 (Maio), enquanto os limites de variação da PSCS foram de 5,9 (Janeiro) e 7,0 (Fevereiro) e os da PSCL de 5,2 (Novembro, Dezembro e Janeiro) e 6,4 (Abril e Maio). Embora não se tenha determinado nenhuma correlação entre os valores de pH e a quantidade de precipitação, verificou-se que os valores mais baixos foram registados no outono e inverno, em qualquer das soluções, e os mais altos na primavera (Figura 4.5.2). Variações sazonais muito semelhantes (mínimos no inverno e máximos no verão) foram determinados na PSC de coníferas (Ignatova, 1995).

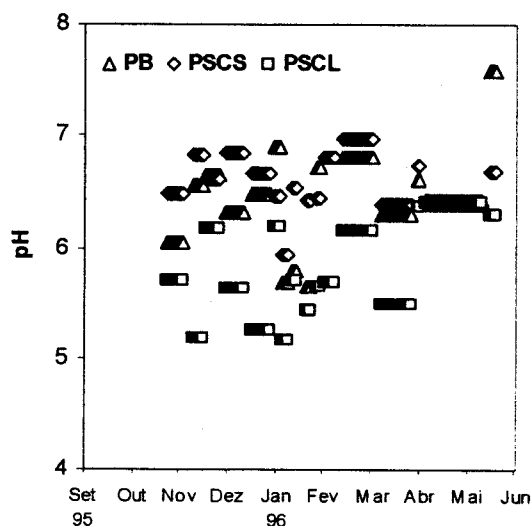


Figura 4.5.2. Variação do pH da precipitação bruta (PB) e da precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

4.5.3 Concentração de nutrientes

4.5.3.1 Azoto

4.5.3.1.1 Azoto nítrico

As concentrações de N-NO_3 na PB aumentaram no segundo dos 2 anos de estudo, enquanto as da PSC, pelo contrário, diminuíram consideravelmente (Quadro 4.5.2). Os valores médios obtidos, respectivamente no primeiro e no segundo anos,

foram de 25 e 33 $\mu\text{mol l}^{-1}$ na PB, 49 e 28 $\mu\text{mol l}^{-1}$ na PSCS e 40 e 32 $\mu\text{mol l}^{-1}$ na PSCL.

As concentrações registadas na PB foram semelhantes às referidas por Nunes (1998), para o local do presente estudo, em 1996-97, bem como às obtidos por Cortez (1996) e Bispo (2002), para a região de Pegões. As determinados na PSC, embora mais baixas do que as obtidas por Nunes (1998) em *Quercus rotundifolia*, no mesmo local, são da mesma ordem de grandeza das indicadas por Cortez (1996) e Bispo (2002), para um eucaliptal daquela região.

Comparativamente às da PB, as concentrações da PSC apresentaram acréscimos, no primeiro ano, e decréscimos, no segundo, principalmente na PSCS. Esta diminuição mostra que houve absorção de N-NO_3 pelas copas, tendo-se determinado uma taxa de empobrecimento¹ de 0,26. Bellot & Escarré (1989a) obtiveram taxas de empobrecimento de 0,3 a 1,0, na PSC de *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* e *Phillyrea media* e Whitford et al. (1997) de 0,6 sob a copa da espécie arbustiva perenifolia *Larrea tridentata*. A absorção deste ião pelas copas de outras espécies arbustivas, de *Fagus sylvatica* e de coníferas foi igualmente verificada, respectivamente por Yarie (1980), Brumme et al. (1992) e Seiler & Matzner (1995).

As concentrações registadas ao longo do ano apresentaram uma grande variabilidade, não se tendo determinado nenhuma correlação com a quantidade ou com a duração dos períodos de precipitação, nem com a duração dos períodos secos que os antecederam. As concentrações mais elevadas registaram-se no fim do inverno e início da primavera (59 a 70 $\mu\text{mol l}^{-1}$) e as mais baixas no início do inverno (9 a 14 $\mu\text{mol l}^{-1}$). Verificou-se, contudo, uma tendência para taxas de enriquecimento da PSC no início do outono e primavera (1,4-3,5) e taxas de empobrecimento (0,8-1,0) durante o outono e o inverno, em coincidência com períodos de crescimento foliar intenso (Figura 4.5.3).

¹Por taxa de empobrecimento e taxa de enriquecimento entende-se a razão entre a diferença das concentrações na PSC e na PB e a concentração da PB:

$$(PSC-PB) / PB$$

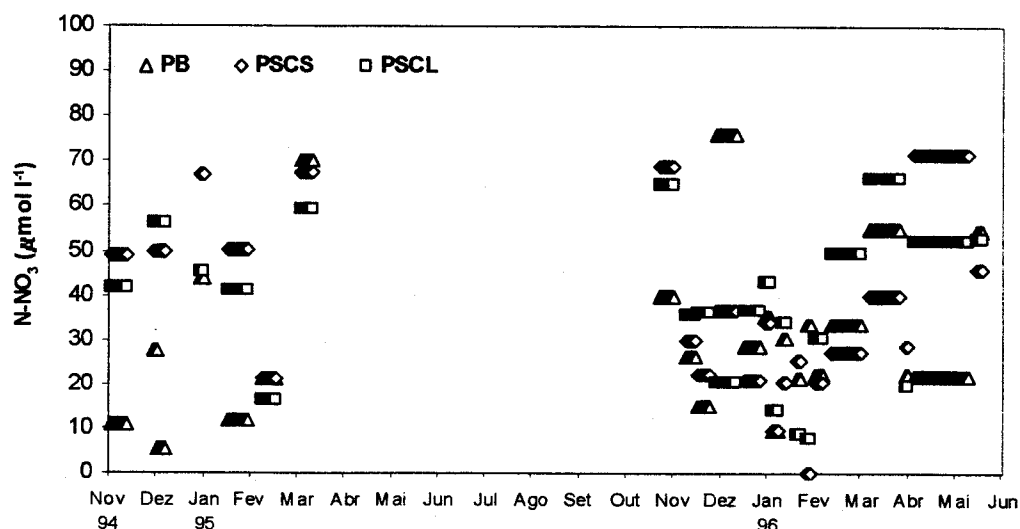


Figura 4.5.3. Variação da concentração de N-NO₃ na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

4.5.3.1.2 Azoto amoniacal

As concentrações médias de N-NH₄ foram acentuadamente mais elevadas no primeiro dos 2 anos de estudo (Quadro 4.5.2). Os valores determinados foram de 15,6 µmol l⁻¹, na PB, 16,8 µmol l⁻¹, na PSCS e 7,0 µmol l⁻¹, na PSCL. No segundo ano, estes valores, respectivamente, 2,1, 2,0 e 2,7 µmol l⁻¹, para além de mais baixos, foram muito mais aproximados entre si.

As concentrações determinadas na PB foram inferiores às indicadas por Nunes (1998), para o local do presente estudo, em 1996-97. Contudo, embora mais baixos, os valores obtidos no primeiro ano aproximam-se dos referidos por Cortez (1996) para a área de Pegões, sendo os do segundo ano relativamente próximos dos indicados por Bispo (2002), também para a região de Pegões, e por outros autores (Whitford *et al.*, 1997), para locais distantes de fontes antropogénicas.

A análise comparativa dos resultados obtidos nos dois anos de estudo permite verificar duas tendências de comportamento diferentes, das duas espécies de *Cistus*, quanto às alterações provocadas na concentração de N-NH₄ da precipitação. Ao atravessar a copa do *C. salviifolius* a concentração da precipitação não sofreu alterações relevantes (verificou-se uma taxa de enriquecimento de 0,1, no primeiro

ano, e uma taxa de empobrecimento da mesma ordem de grandeza, no segundo). Whitford *et al.* (1997) determinaram uma taxa de empobrecimento idêntica sob o efeito da copa de outros arbustos perenifólios. A superfície foliar do *C. ladanifer*, pelo contrário, parece ter absorvido N, no primeiro ano, durante o qual a sua disponibilidade na PB foi mais elevada (a taxa de empobrecimento calculada foi de 0,6), verificando-se enriquecimento da PB ao atravessar a copa (0,3), no segundo ano, durante o qual a concentração na PB foi mais baixa.

No primeiro ano, as concentrações mais elevadas registaram-se no inverno, com valores de 22,9, 26,5 e 10,4 $\mu\text{mol l}^{-1}$, respectivamente na PB, PSCS e PSCL. No segundo ano, as concentrações das primeiras chuvas outonais foram elevadas, diminuíram durante o inverno, voltando, posteriormente, a ocorrer acréscimos durante a primavera, altura em que atingiram valores de 17,4, 7,8 e 22,7 $\mu\text{mol l}^{-1}$, respectivamente. As concentrações registadas ao longo do ano apresentaram uma grande variabilidade, tendo as mais baixas sido registadas nas quantidades de precipitação mais elevadas, na generalidade dos períodos de amostragem. A relação de grandeza das concentrações das três soluções foi, contudo, muito irregular, principalmente na primavera, enquanto no inverno pareceu haver uma tendência para as mais elevadas ocorrerem sob coberto (Figura 4.5.4). Outros autores têm referido grande irregularidade nas variações da concentração deste ião (Forgeard *et al.*, 1980, Nunes, 1998).

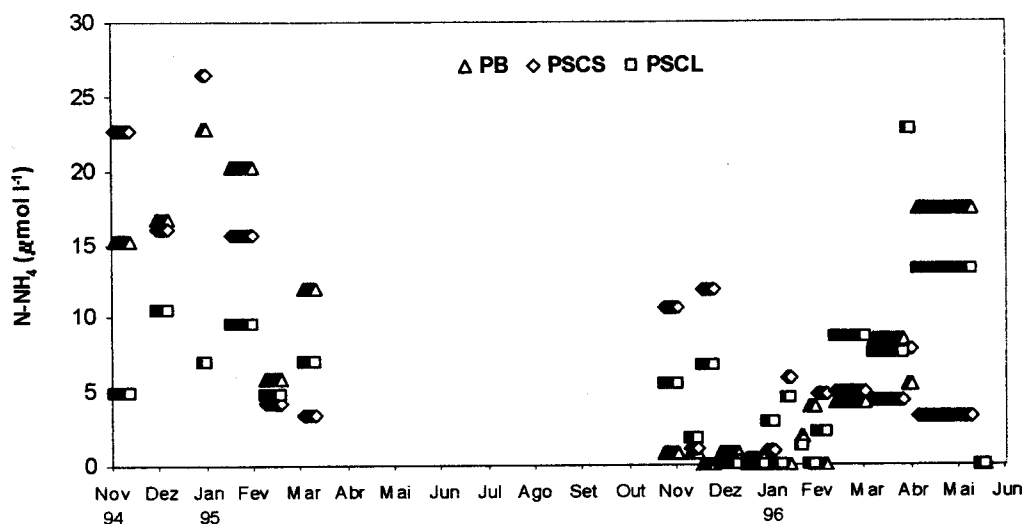


Figura 4.5.4. Variação da concentração de N-NH_4 na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

Tal como referido para outras espécies arbustivas (Yarie, 1980, Nakos *et al.*, 2001) e arbóreas (Ugolini *et al.*, 1977; Brinson *et al.*, 1980; Brumme *et al.*, 1992; Seiler & Matzner, 1995), a absorção de N-NH₄ pelas copas do *C. ladanifer*, que se verificou no primeiro ano, foi mais notória (cerca de 40 a 70%) durante o período inicial de crescimento (inverno), o que poderá indicar maior necessidade de N por parte das plantas, durante aquele período.

4.5.3.2 Fósforo

As concentrações médias de P sob a forma de PO₄³⁻ determinadas na PB foram de 1,3 e 0,8 µmol l⁻¹, respectivamente no primeiro e no segundo ano de estudo. Estes valores enquadram-se nos intervalos obtido por outros autores (Bellot & Escarré, 1991; Portela & Pires, 1995; Cortez, 1996), para diversas regiões da Península Ibérica.

Os valores registados na PSC de qualquer das espécies (2,5 e 0,9 µmol l⁻¹, na PSCS, e 2,4 e 1,2 µmol l⁻¹, na PSCL) foram nitidamente mais elevados do que os da PB, embora no segundo ano se tenha verificado um decréscimo nos valores médios de todas as soluções (Quadro 4.5.2). O enriquecimento determinado para a PSC (0,7, em ambas as espécies) é semelhante ao referido por Cortez (1996) para espécies florestais, enquanto outros autores, pelo contrário, referem absorção de P, pelas copas de outras espécies arbustivas (Yarie, 1980) e de coníferas (Gordon *et al.*, 2000). Segundo Moreno *et al.* (2001), as concentrações foliares podem influenciar a absorção ou lixiviação de P.

As variações sazonais da concentração de P foram muito irregulares, em ambos os anos, não se tendo determinado um padrão definido (Figura 4.5.5). Contudo, no segundo ano, verificou-se que os máximos sob coberto ocorriam nas soluções obtidas a partir das primeiras chuvas, voltando a sofrer acréscimos durante a primavera, altura em que também se registaram aumentos na PB (máximos de 2,5, 2,6 e 3,5 µmol l⁻¹, respectivamente na PB, PSCS e PSCL).

Não se determinou nenhuma correlação entre o teor de P e a quantidade de precipitação ou a duração dos períodos abrangidos pelas amostras.

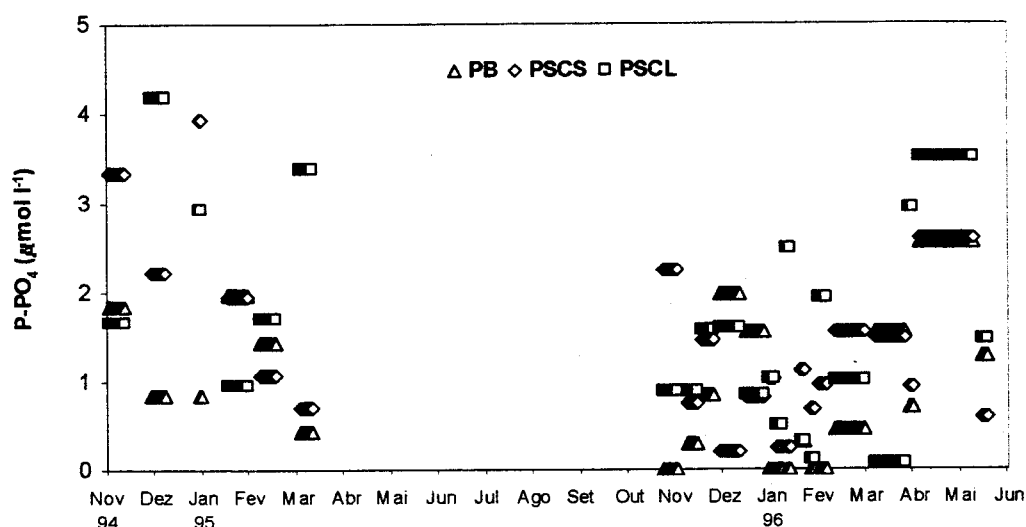


Figura 4.5.5. Variação da concentração de $P-PO_4$ na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

4.5.3.3 Enxofre

As concentrações médias de S sob a forma de SO_4^{2-} atingiram valores um pouco mais elevados na PSC do que na PB. As maiores diferenças verificaram-se, no entanto, entre os 2 anos de estudo, já que no segundo ano diminuíram para cerca de metade. Os valores determinados, respectivamente para a PB a PSCS e a PSCL, foram de 35, 55 e 44 $\mu\text{mol l}^{-1}$, no primeiro ano, e de 20, 20 e 26 $\mu\text{mol l}^{-1}$, no segundo (Quadro 4.5.2).

Os valores obtidos na PB são semelhantes aos indicados por Nunes (1998), para o local do presente estudo, em 1996-97, por Portela & Pires (1995), para Trás-os-Montes e por Cortez (1996) e Bispo (2002) para a área de Pegões. Os da PSC embora bastante inferiores aos obtidos por Nunes (1998), sob o coberto de *Quercus rotundifolia*, aproximam-se dos apontados por Cortez (1996) e por Bispo (2002), num eucaliptal.

À semelhança do obtido no presente estudo, outros autores determinaram aumento da concentração de S na PSC de espécies arbustivas (Bellot & Escarré, 1991) e arbóreas perenifólias (Bellot & Escarré, 1991; Gower *et al.*, 1995). Na espécie arbustiva perenifólia *Larrea tridentata*, Whitford *et al.* (1997), embora com valores de concentração mais baixos, indicam uma taxa de enriquecimento (1,3)

superior à obtida no estudo presente (0,3). Segundo Whitford *et al.* (1997), este aumento dever-se-á essencialmente à lavagem do material depositado por via seca nas superfícies vegetais, parecendo a lixiviação ser negligenciável.

O padrão de variação sazonal das concentrações não foi claro (Figura 4.5.6). Verificou-se, contudo, que as flutuações da PSC tendiam a acompanhar as da PB, o que se justifica pelo facto deste não ser predominantemente de origem externa (Van Breemen *et al.*, 1982; Domingo *et al.*, 1994; Bispo, 2002). As quantidades de precipitação mais baixas tenderam a apresentar concentrações elevadas, o mesmo se tendo passado com a precipitação colhida após períodos secos mais longos (31, 77 e 64 $\mu\text{mol l}^{-1}$, respectivamente na PB, PSCS e PSCL, no início da estação pluviosa). Esta tendência foi também observada por Calvo de Anta *et al.* (1979) e Cortez (1996), em vários tipos de formações vegetais. Os mínimos foram registados, em qualquer dos fluxos, em Janeiro (14 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PB, 6 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCS, e 10 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCL) e os máximos no fim do inverno/início da primavera (de 34, 43 e 49 $\mu\text{mol l}^{-1}$, respectivamente).

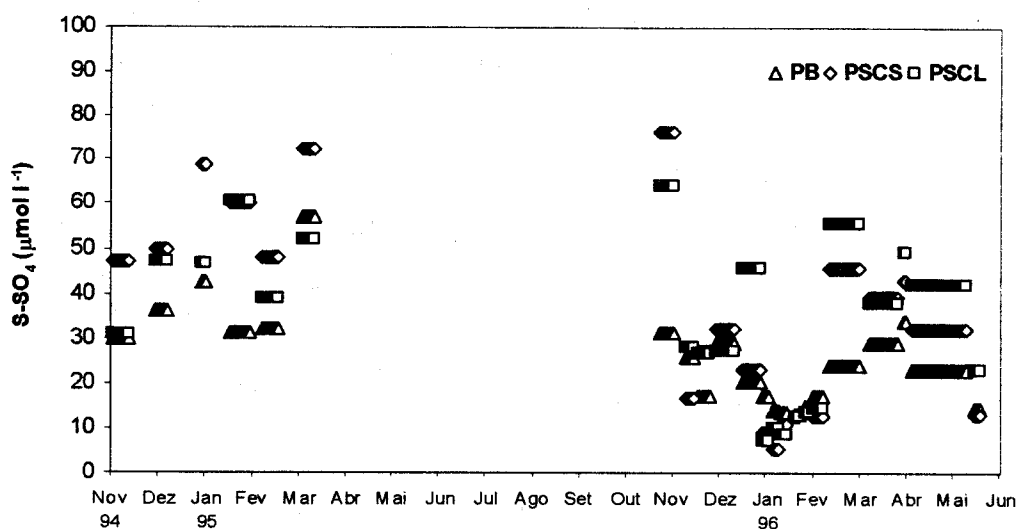


Figura 4.5.6. Variação da concentração de S-SO₄ na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

4.5.3.4 Cloro

As concentrações médias de Cl em cada um dos fluxos não foram significativamente diferentes nos 2 anos de estudo (Quadro 4.5.2). As diferenças entre os fluxos foram, contudo, acentuadas, tendo os valores determinados na PSC sido cerca do dobro dos da PB. Respectivamente na PB, na PSCS e na PSCL, determinaram-se concentrações médias de 109, 252 e 266 $\mu\text{mol l}^{-1}$, no primeiro ano, e de 112, 218 e 252 $\mu\text{mol l}^{-1}$, no segundo.

Os valores obtidos na PB enquadram-se nos intervalos obtidos (Nunes, 1998) para o local do presente estudo (1996-97), assim como para áreas bastante mais próximas do litoral (Cortez, 1996; Bispo, 2002). Visto a concentração de Cl da precipitação depender das concentrações atmosféricas que, por sua vez, são influenciadas pela volatilização do cloreto pertencente ao sal marinho (Attiwill & Leeper, 1987; Domingo *et al.*, 1994), verifica-se que a região de Évora (embora se situe a cerca de 70 km do litoral) é fortemente influenciada pelas emissões marítimas.

O acentuado incremento verificado na concentração da PSCS e da PSCL, relativamente à PB, tem igualmente sido referido para formações vegetais próximas da costa (Gower *et al.*, 1995; Cortez, 1996; Bispo, 2002). Visto este não ser, em regra, reciclado por absorção ou lixiviação ao nível dos tecidos vegetais, o aumento das concentrações na PSC terá sido provocado pela lavagem do aerossol marinho depositado nas copas por via seca (Bispo, 2002). Provavelmente por esta razão, os aumentos obtidos por Bellot & Escarré (1989a) na PSC de outras espécies arbustivas mediterrânicas, mais afastadas do litoral, foram inferiores aos determinados no estudo vertente.

Durante o período de estudo, as concentrações variaram entre 60,7 e 371,2 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PB, entre 106,2 e 498,7 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCS e entre 179,8 e 634,4 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCL (Figura 4.5.7). Observou-se algum paralelismo entre as flutuações das concentrações na PSC e na PB, o que estará relacionado com a origem predominantemente externa do Cl. As concentrações mais elevadas tenderam a ocorrer nos períodos chuvosos mais longos e após maiores períodos secos, e as mais baixas nos eventos pluviosos mais curtos que se seguiram a períodos secos também de curta duração. Não se determinou nenhuma correlação

entre a quantidade de precipitação de cada evento pluvioso e a respectiva concentração.

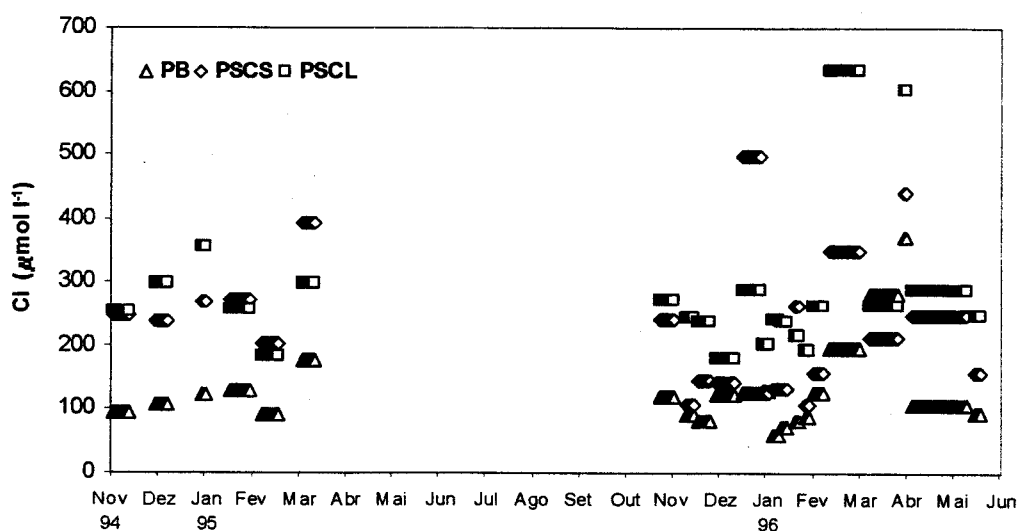


Figura 4.5.7. Variação da concentração de Cl na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

4.5.3.5 Catiões básicos

4.5.3.5.1 Potássio

As concentrações de K na PB, embora mais elevadas no primeiro ano ($13 \mu\text{mol l}^{-1}$) do que no segundo ($8 \mu\text{mol l}^{-1}$), enquadram-se nos intervalos obtidos, em 1996-97, para o local do presente estudo (Nunes, 1998), para a área de Pegões (Cortez, 1996; Bispo, 2002) e para a região de Trás-os-Montes (Portela & Pires, 1995).

Os valores determinados na precipitação, após atravessar as copas de qualquer das espécies, foram muito mais elevados do que na PB (91 e $60 \mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCS, e 78 e $85 \mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCL) (Quadro 4.5.2). O K foi, de todos os elementos estudados, o que apresentou maior taxa de enriquecimento na PSC, relativamente à PB (6,0, na PSCS e 6,6, na PSCL). Este grau de enriquecimento tem sido verificado para numerosas outras espécies perenifólias arbustivas (Bellot &

Escarré, 1989a; Whitford *et al.*, 1997) e arbóreas folhosas (López *et al.*, 1989; Bellot & Escarré, 1991; Portela & Pires, 1995; Gower *et al.* 1995; Cortez, 1996; Bispo, 2002), assim como para coníferas (Cortez, 1996; Gordon *et al.*, 2000). Embora a deposição seca deva ter sido parcialmente responsável pelo aumento das concentrações, dado que a concentração da PB também foi elevada, a principal causa dos elevados valores da PSC terá sido a lixiviação das copas. De facto, este elemento encontra-se nas estruturas vegetais sob uma forma bastante móvel, sendo, por isso, facilmente reciclável através da lixiviação das folhas (Domingo *et al.*, 1994; Bispo, 2002).

As concentrações mais elevadas ocorreram, em qualquer das soluções no início da época chuvosa, tendo diminuído durante o inverno e voltado a aumentar na primavera, o que sucedeu de forma particularmente acentuada na PSC (Figura 4.5.8). As maiores quantidades de precipitação estiveram geralmente associadas às menores concentrações. Os mínimos determinados no inverno variaram entre $1,3 \mu\text{mol l}^{-1}$, na PB e $12,2 \mu\text{mol l}^{-1}$ na PSCS ($29,7 \mu\text{mol l}^{-1}$ na PSCL) e os máximos primaveris entre $24,4 \mu\text{mol l}^{-1}$, na PB e $161,2 \mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCL ($177,1 \mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCS).

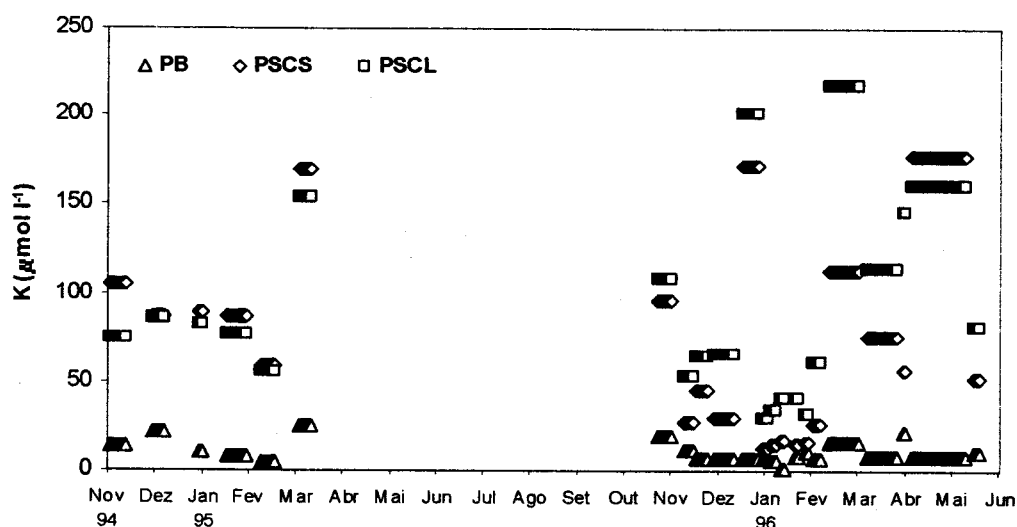


Figura 4.5.8. Variação da concentração de K na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

O enriquecimento de K na PSC, relativamente à PB, nas épocas de biomassa foliar mínima (taxas de 4,9 e 5,7, respectivamente na PSCS e na PSCL) foi de cerca

de metade do determinado durante o restante período (8,4 e 11,9), indicando a influência da massa de folhas na lixiviação de K. Resultados semelhantes são apontados para espécies arbóreas caducifólias (Brinson *et al.*, 1980).

4.5.3.5.2 Cálcio

As concentrações de Ca obtidas para a PB no primeiro ano ($65 \mu\text{mol l}^{-1}$) foram superiores às obtidas, em 1996-97, para o local do presente estudo (Nunes, 1998), assim como às referidas para a área de Pegões (Cortez, 1996; Bispo, 2002), para Trás-os-Montes (Portela & Pires, 1995) e para outras regiões da Península Ibérica (Bellot & Escarré, 1989a, 1991), tendo as determinadas no segundo ano ($13 \mu\text{mol l}^{-1}$), pelo contrário, sido inferiores.

Os valores registados na PSC mostram ter havido um enriquecimento, relativamente à PB, em qualquer dos anos. No primeiro ano, os valores médios foram de 101 e $100 \mu\text{mol l}^{-1}$, respectivamente na PSCS e PSCL, enquanto no segundo foram apenas de 41 e $62 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Quadro 4.5.2). As taxas de enriquecimento determinadas para a PSC (0,8 no *C. salviifolius* e 1,1, no *C. ladanifer*) são semelhantes à indicada por Whitford *et al.* (1997) em arbustos mediterrânicos perenifólios (1,0). Outros autores (Bellot & Escarré, 1991; Driscoll & Johnson, 1992; Gower *et al.*, 1995; Cortez, 1996; Nunes, 1998) referem igualmente enriquecimento da água ao atravessar as copas, em vários tipos de formações florestais e para diversas condições climáticas. Tendo o Ca como principais fontes emissoras os oceanos e as poeiras do solo, pode também ser lixiviado das copas (Domingo *et al.*, 1994; Bispo, 2002). Assim, as taxas de enriquecimento determinadas indicam lavagem das superfícies vegetais, sobre as quais se depositaram por via seca os aerossóis de Ca e/ou lixiviação dos tecidos vegetais.

As concentrações mais elevadas tenderam, na maioria das vezes, a ocorrer nos períodos de precipitação mais baixa, tendo-se também verificado incrementos nos períodos antecidos por períodos secos longos, nos quais a deposição seca terá sido mais elevada. Justificam-se, assim, as muito mais elevadas concentrações de Ca no primeiro ano de estudo, que foi um ano excepcionalmente seco, relativamente às do segundo, que foi um ano bastante chuvoso. Pelas mesmas razões, as concentrações determinadas no início da época das chuvas foram

bastante elevadas. À semelhança dos elementos anteriores, registou-se um incremento nas concentrações sob coberto, a partir do início da primavera, tendo as da PB aumentado também, embora de forma menos notória (Figura 4.5.9). No segundo ano, os teores mínimos de Ca, registados no inverno, foram, respectivamente na PB, PSCS e PSCL, de 6,0, 20,3 e 34,9 $\mu\text{mol l}^{-1}$. Os máximos, registados na primavera, foram de 20,0, 106,0 e 115,6 $\mu\text{mol l}^{-1}$, respectivamente (nas soluções correspondentes ao primeiro evento pluvioso, os valores determinados foram de 75,0, 190,0 e 223,8 $\mu\text{mol l}^{-1}$).

O enriquecimento da PSC em Ca foi mais acentuado na primavera, durante a fase de senescência das folhas (taxas de 3,9, na PSCS, e de 4,8, na PSCL), enquanto no outono, altura em que predominavam as folhas novas, as taxas foram mais baixas (2,5 e 3,8, respectivamente), à semelhança do referido por Yarie (1980), para outras espécies arbustivas.

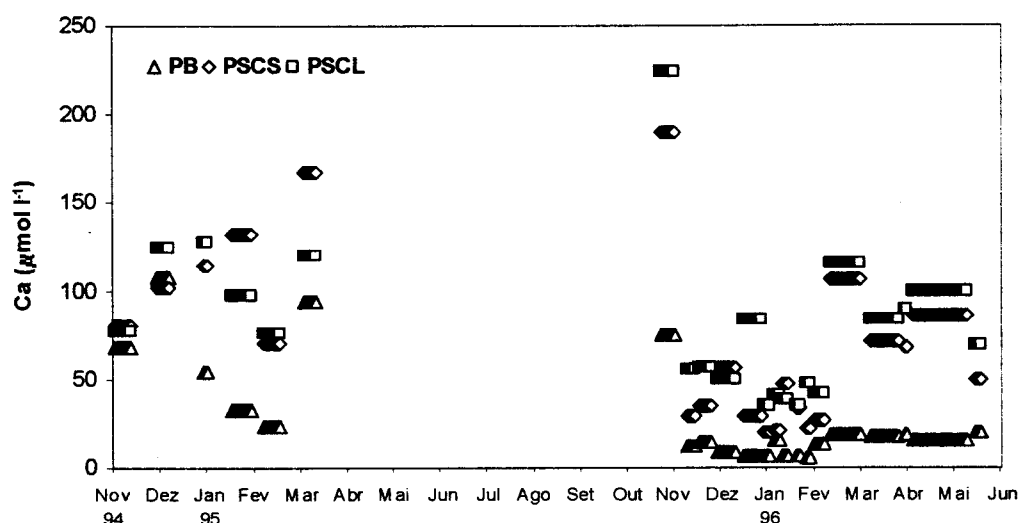


Figura 4.5.9. Variação da concentração de Ca na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

4.5.3.5.3 Magnésio

As concentrações de Mg na PB, tal como as de K e Ca, foram mais elevadas no primeiro do que no segundo ano de estudo (Quadro 4.5.2). Os valores médios

determinados (respectivamente, de 19 e 10 $\mu\text{mol l}^{-1}$) são semelhantes aos obtidos (1996-97) para o local do estudo vertente (Nunes, 1998), enquadrando-se também nos intervalos referidos para a área de Pegões (Cortez, 1996; Bispo, 2002) e para a região de Trás-os-Montes (Portela & Pires, 1995). Sendo as concentrações de Mg fundamentalmente determinadas pelas emissões a partir dos oceanos e poeiras do solo (Bispo, 2002), estes resultados, à semelhança dos obtidos para o Cl, mostram que a influência marítima ainda se faz sentir de forma acentuada na região de Évora.

As concentrações de Mg na PSC (55 e 21 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCS, e 52 e 30 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCL) foram mais elevadas do que na PB. Os resultados obtidos apontam para a lavagem e/ou lixiviação do Mg pela precipitação ao atravessar o coberto, já que houve enriquecimento deste elemento (1,7 a 1,9) na PSC relativamente à PB. Este enriquecimento de Mg na precipitação ao atravessar as copas tem sido verificado em muitos tipos de formações (Yarie, 1980; Bellot & Escarré, 1991; Cortez, 1996; Bispo, 2002). As taxas de enriquecimento determinadas por Bellot & Escarré (1989a), Nunes (1998) e Whitford *et al.* (1997) foram de 1,5, 3,5 e 5,0, respectivamente em *Quercus ilex*, *Q. rotundifolia* e *Larrea tridentata*.

Nas espécies de *Cistus* em estudo, a concentração de Ca da PB foi superior à de Mg, pelo que, a deposição seca do primeiro elemento provavelmente também terá sido maior. Tendo o enriquecimento de Mg na PSC sido mais elevado do que o de Ca, pode-se induzir que a causa mais importante para o incremento de Mg na PSC tenha sido a lixiviação dos tecidos vegetais e não a deposição seca. Conclusão idêntica é indicada por Whitford *et al.* (1997) e Bispo (2002), respectivamente para formações arbustivas e arbóreas.

Apesar de não se poder indicar um padrão de variação sazonal bem definido, as tendências de variação da concentração de Mg foram semelhantes às de Ca. As maiores concentrações pareceram estar associadas às menores quantidades de precipitação (principalmente na primavera) e à precipitação antecédida por períodos secos mais longos. Sob coberto, as concentrações determinadas no início do outono e na primavera foram também mais elevadas do que no inverno. Na PB esta variação foi menos acentuada (Figura 4.5.10). No segundo ano, os valores registados para a PB, variaram entre 3,8 e 26,3 $\mu\text{mol l}^{-1}$ (15,0 $\mu\text{mol l}^{-1}$, no primeiro evento pluvioso). Para a PSCS, estes valores foram, respectivamente, de 13,3 e 50,6 $\mu\text{mol l}^{-1}$ (63,0 $\mu\text{mol l}^{-1}$) e para a PSCL de 18,6 e 59,4 $\mu\text{mol l}^{-1}$ (81,3 $\mu\text{mol l}^{-1}$).

Tal como indicado para outras espécies arbustivas (Yarie, 1980), o aumento de Mg na PSC, relativamente à PB, foi mais acentuado durante a época de senescência das folhas, com uma taxa de enriquecimento de 2,8 e 3,5, respectivamente na PSCS e na PSCL (1,7 e 2,7, no inverno).

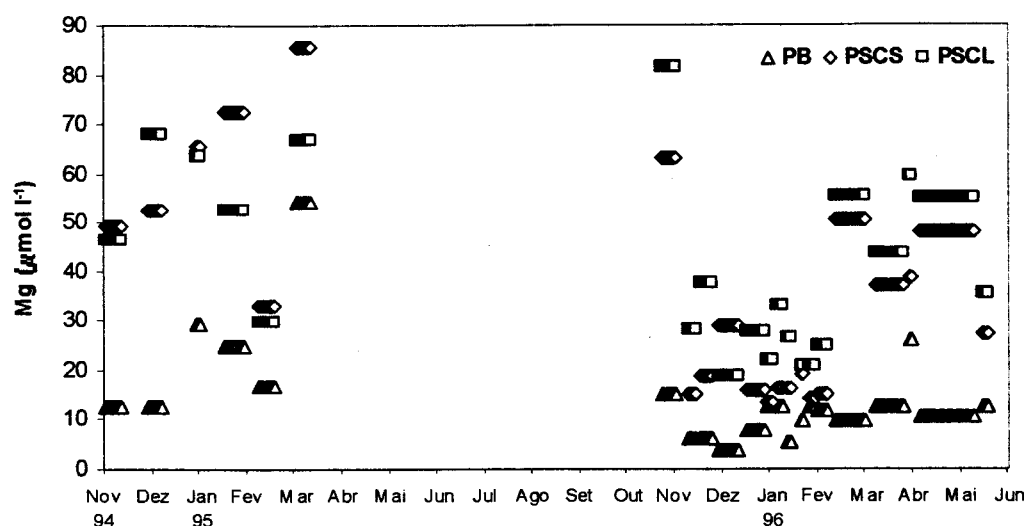


Figura 4.5.10. Variação da concentração de Mg na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

4.5.3.5.4 Sódio

As concentrações de Na na PB, à semelhança do verificado para os outros cátions, diminuíram no segundo ano de estudo ($85 \mu\text{mol l}^{-1}$), relativamente ao primeiro ($121 \mu\text{mol l}^{-1}$) (Quadro 4.5.2), o que se poderá atribuir ao facto de este ter sido um ano excepcionalmente seco. Embora o valor obtido no primeiro ano tenha sido mais elevado do que os obtidos por Nunes (1998) para o local do presente estudo (1996-97) e por Cortez (1996) e Bispo (2002), para a área de Pegões, o obtido no segundo ano é muito semelhante aos determinados por estes autores. A semelhança entre os valores do estudo vertente e os de estudos desenvolvidos em áreas próximas do litoral confirma a influência marítima (anteriormente apontada no respeitante ao Cl e ao Mg) na região de Évora, visto o Na existente na PB ter origem

exclusivamente, ou quase, no aerossol marinho (Attiwill & Leeper, 1987; Domingo *et al.*, 1994; Bispo, 2002).

As concentrações de Na determinadas na PSC foram superiores à da PB, tendo-se obtido valores médios de (170 e 106 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCS, e de 143 e 114 $\mu\text{mol l}^{-1}$, na PSCL). Embora o Na tenha o catião básico que apresentou menores taxas de enriquecimento (0,3, na PSCS e 0,2, na PSCL), os resultados obtidos indicam influência da deposição seca e/ou da lixiviação das copas. O enriquecimento de Na na precipitação, após atravessar as copas, tem sido referido por outros autores para espécies arbustivas e arbóreas mediterrânicas (Bellot & Escarré, 1989a; Whitford *et al.*, 1997; Nunes, 1998).

As concentrações registadas variaram entre mínimos de 54,3, 70,2 e 69,9 $\mu\text{mol l}^{-1}$, respectivamente na PB, PSCS e PSCL, e máximos de 325,2, 350,7 e 358,7 $\mu\text{mol l}^{-1}$. Embora não se tenha determinado nenhuma correlação entre a variação das concentrações de Na e a quantidade da precipitação, ou a duração dos períodos chuvosos ou dos períodos secos que os antecederam, os teores deste elemento aumentaram em todas as soluções durante a primavera (Figura 4.5.11).

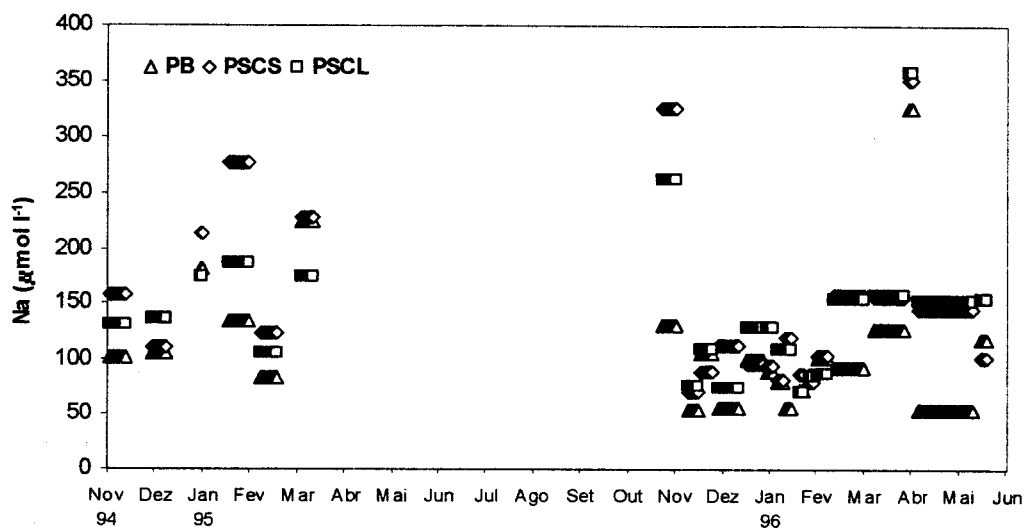


Figura 4.5.11. Variação da concentração de Na na precipitação bruta (PB) e na precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. O comprimento dos símbolos é proporcional à duração dos eventos pluviosos ocorridos durante o período de amostragem.

4.5.4 Fluxo de nutrientes através da precipitação

O fluxo de nutrientes para o solo através da precipitação foi, em todas as soluções, mais elevado no segundo dos 2 anos de estudo, o que terá resultado da precipitação consideravelmente mais elevada durante esse ano (Quadro 4.5.3).

Os nutrientes devolvidos em maior quantidade foram o Cl (a média dos 2 anos foi de 1,66, 1,91 e 2,60 g m⁻², respectivamente na PB, na PSCS e na PSCL), o Na (0,89, 0,67 e 0,81 g m⁻²), o K (0,15, 0,63 e 0,94 g m⁻²) e o Ca (0,37, 0,52 e 0,82 g m⁻²), seguindo-se o S-SO₄ (0,31, 0,21 e 0,28 g m⁻²), o Mg (0,12, 0,17 e 0,25 g m⁻²) e o N-NO₃ (0,19, 0,11 e 0,14 g m⁻²), também com quantidades apreciáveis. Os fluxos de N-NH₄ (0,03, 0,02 e 0,02 g m⁻²) e P-PO₄ (0,01 g m⁻² através de todas as soluções) foram bastante mais baixos, tendo o menor sido determinado para o H (0,47, 0,13 e 1,50 mg m⁻²).

Quadro 4.5.3. Retorno de nutrientes ao solo, através da precipitação bruta (PB) e da precipitação sob o coberto de *C. salviifolius* (PSCS) e de *C. ladanifer* (PSCL), nos anos hidrológicos de 1994-95 e 1995-96. Os valores representam a média (erro padrão), para n=4 (para PB) e n=12 (para PSCS e PSCL). Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	H	N-NO ₃	N-NH ₄	P-PO ₄	S-SO ₄	Cl	K	Ca	Mg	Na
	mg m ⁻²	g m ⁻²								
PB 94-95	n.d.	0,05 a	0,03 a	0,01 a	0,17 a	0,57 a	0,08 a	0,39 a	0,07 a	0,41 a
	n.d.	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,02)	(0,00)	(0,01)	(0,00)	(0,01)
PB 95-96	0,47 a	0,32 b	0,02 b	0,02 b	0,45 b	2,76 b	0,22 ab	0,35 a	0,16 bc	1,37 b
	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,02)	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,01)
PSCS 94-95	n.d.	0,07 a	0,02 b	0,01 ac	0,17 a	0,87 a	0,35 b	0,40 a	0,13 b	0,39 a
	n.d.	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,01)	(0,05)	(0,02)	(0,02)	(0,01)	(0,02)
PSCS 95-96	0,13 b	0,15 c	0,01 c	0,01 c	0,25 c	2,95 b	0,90 c	0,63 b	0,20 c	0,95 c
	(0,01)	(0,01)	(0,00)	(0,00)	(0,01)	(0,18)	(0,05)	(0,03)	(0,01)	(0,06)
PSCL 94-95	n.d.	0,08 a	0,01 cd	0,01 c	0,20 ac	1,31 a	0,43 b	0,56 ab	0,17 bc	0,47 a
	n.d.	(0,00)	(0,00)	(0,00)	(0,01)	(0,08)	(0,03)	(0,03)	(0,01)	(0,03)
PSCL 95-96	1,50 c	0,20 d	0,02 d	0,02 b	0,36 d	3,90 c	1,46 d	1,09 c	0,32 d	1,15 d
	(0,11)	(0,01)	(0,00)	(0,00)	(0,03)	(0,30)	(0,10)	(0,08)	(0,02)	(0,08)

Os fluxos de nutrientes através da PB enquadram-se nos intervalos determinados por Nunes (1998) no local do presente estudo, por Cortez (1996) e Bispo (2002), na área de Pegões, por Portela & Pires (1995), na região de Trás-os-Montes, e por Bellot & Escarré (1991), Domingo *et al.* (1994), Bellot *et al.* (1999) e Moreno *et al.* (2001), em regiões de Espanha relativamente próximas do

litoral. A semelhança entre os fluxos de Cl, Na e Mg obtidos no estudo vertente e os determinados em regiões próximas do litoral (Cortez, 1996; Bispo, 2002) indica uma influência marítima moderada, sendo o retorno destes elementos tipicamente menor em regiões relativamente afastadas do litoral e maior em áreas muito próximas da costa (Bispo, 2002).

A devolução de Cl, K, Ca e Mg atingiu valores mais altos na PSC de qualquer das espécies, do que na PB (as razões entre os fluxos na PSC e na PB foram de 1,1 a 2,2 para o Cl, o Ca e o Mg e de 4,2 a 6,3 para o K). Pelo contrário, o retorno de N-N₄, N-NO₃, S-SO₄ e Na através da PSC foi inferior ao efectuado via PB (as razões determinadas variaram entre 0,6 e 0,9). Quanto à devolução de H e P-PO₄, as duas espécies apresentaram comportamentos diferentes. A PSCL foi responsável por um fluxo superior ao da PB (calcularam-se razões de 3,2 e 1,2), ao contrário da PSCS, na qual a quantidade envolvida foi menor (a razão PSCS : PB tomou valores de 0,3 e 0,7).

As quantidades de nutrientes transportadas pela PSC enquadram-se nos intervalos obtidos para outras espécies arbustivas (Yarie, 1980; Gray & Schlesinger, 1981; Bellot & Escarré, 1989a; Domingo *et al.*, 1994), embora tenham sido um pouco inferiores às determinadas para espécies florestais (Forgeard *et al.*, 1980; Bellot & Escarré, 1991; Ignatova, 1995; Cortez, 1996; Nunes, 1998; Bellot *et al.*, 1999; Moreno *et al.*, 2001; Bispo, 2002), o que indica diferentes capacidades específicas de captação de partículas e aerossóis. O *C. ladanifer* foi, contudo, responsável pela devolução de maiores quantidades de nutrientes do que o *C. salviifolius*. Este facto será devido ao maior volume de precipitação que atravessou as suas copas, bem como, às respectivas concentrações, visto os fluxos serem influenciados por ambos os factores. Bellot & Escarré (1991) determinaram a mesma influência, em espécies esclerófilas mediterrânicas.

A ausência de padrões de sazonalidade bem definidos na composição química da PB reflectiu-se na da PSC, embora as variações verificadas nos dois tipos de fluxos tenham sido idênticas. Apesar da irregularidade na variação sazonal do retorno de nutrientes ao solo, verificou-se que a devolução foi mais elevada nas épocas de maior precipitação, com excepção do N-NH₄ e N-NO₃, o que se terá relacionado com a absorção foliar de N. Resultados idênticos foram obtidos por

outros autores (Bellot *et al.*, 1999; Bispo, 2002), que estabeleceram o mesmo tipo de correlação entre a magnitude dos fluxos e a quantidade de precipitação.

Embora o enriquecimento de alguns nutrientes na PSC pareça ter estado associado à biomassa foliar máxima, não se determinou nenhuma correlação entre os fluxos e a biomassa foliar, ao contrário de outros autores (Silva & Rodríguez, 2001), que referem a ocorrência dos maiores fluxos nas épocas de biomassa foliar mais elevada, quer em coníferas, quer em folhosas.

4.5.5 Discussão

A interceptação da água da precipitação pelo coberto vegetal e a PSC, bem como as alterações químicas envolvidas, estão relacionadas com a estrutura, a fisiologia e as fenofases das distintas espécies (Forgeard *et al.*, 1980; Poole *et al.*, 1981; Bellot & Escarré, 1989b e 1991; Leonardi *et al.*, 1993; Martinez-Meza & Whitford, 1996; Whitford *et al.*, 1997; Puigdefrábregas & Pugnaire, 1999). Além disso, estes processos são fortemente influenciados por parâmetros climáticos, como a quantidade, intensidade, frequência e duração de cada evento pluvioso e a duração do período seco anterior a cada evento pluvioso, além de numerosos outros factores ambientais que afectam as quantidades de elementos disponíveis para transferência na precipitação (Forgeard *et al.*, 1980; Bellot & Escarré, 1991 e 1998; Leonardi *et al.*, 1993; Martinez-Meza & Whitford, 1996; Whitford *et al.*, 1997; Puigdefrábregas & Pugnaire, 1999).

A composição química da PSC é especialmente influenciada por factores como a evaporação e as características químicas da deposição húmida e da deposição seca. As variações da composição química da PSC estão também associadas à capacidade das copas das diferentes espécies para filtrar a deposição seca e à lixiviação e/ou absorção de solutos das copas (Ovington, 1968; Lovett & Lindberg, 1984; Santa Regina & Tarazona, 2000), as quais estão directamente relacionadas com a anatomia, morfologia e fisiologia foliares e com a distribuição e inclinação dos ramos (Martinez-Meza & Whitford, 1996; Silva & Rodríguez, 2001). A proximidade de fontes de aerossóis, poeiras ou gases e a direcção dos ventos predominantes podem, também, influenciar a quantidade e as características químicas dos fluxos (Thimonier, 1997).

A interceptação da precipitação determinada (5 a 45%) é semelhante à obtida noutras formações arbustivas, para as quais têm sido referidos valores de 9 a 68% (Poole *et al.*, 1981; Návar & Bryan, 1994; Domingo *et al.*, 1994; Martinez-Meza & Whitford, 1996; Whitford *et al.*, 1997). Enquadra-se, para além disso, nos intervalos indicados para espécies florestais perenifólias (Brasell & Sinclair, 1983; Bellot & Escarré, 1988, 1998), caducifólias (Forgeard *et al.*, 1980; Leonardi *et al.*, 1993; Gower *et al.*, 1995; Santa Regina & Tarazona, 2000) e coníferas (Forgeard *et al.*, 1980; Ignatova, 1995; Santa Regina & Tarazona, 2000), respectivamente, 13 a 24%, 17 a 67% e 20 a 60%.

A interceptação determinada nas espécies em apreço foi contudo, marcadamente diferente. Tomando a média dos 2 anos, o valor obtido para o *C. salviifolius* (40%) foi o dobro do determinado para o *C. ladanifer* (21%). Esta diferença terá resultado da diferente estrutura das copas, mais densas na primeira espécie e mais esparsas na segunda, devido essencialmente à quantidade e distribuição dos ramos. Puigdefrábregas & Pugnaire (1999) obtiveram valores de 40%, para *Anthyllis cytisoides* e de 21%, para *Retama sphaerocarpa*, duas espécies arbustivas com copas densas e esparsas, respectivamente. De acordo com os estudos de Forgeard *et al.* (1980), a interceptação da água pelas copas possibilita a sua absorção pelas folhas, o que acarreta a eventual diminuição da temperatura do ar por evaporação, melhorando, assim, o rendimento fotossintético das plantas. A maior proporção de interceptação verificada no *C. salviifolius*, relativamente ao *C. ladanifer*, pode, assim, representar uma vantagem, principalmente nas épocas mais quentes.

Embora a variação sazonal da PSC tenha sido semelhante à da PB, a ordem de grandeza da interceptação foi influenciada pela fenologia dos arbustos, tal como verificado em formações florestais de caducifólias e coníferas (Forgeard *et al.*, 1980; Santa Regina & Tarazona, 2000). As menores taxas de interceptação ocorreram no início do outono e na primavera, épocas em que a biomassa foliar era mais reduzida. Esta correlação foi menos nítida no *C. ladanifer*, provavelmente porque a redução da biomassa foliar foi, nesta espécie, bastante menos acentuada. No inverno, apesar da elevada biomassa foliar, nem sempre se determinaram taxas de interceptação elevadas. O efeito das folhas terá sido compensado pela natureza das precipitações que, por serem elevadas nesta época do ano, são interceptadas em menor grau.

Considerando todo o período de estudo, verificou-se um aumento da concentração de todos os nutrientes na precipitação, por influência das copas, tendo as taxas de enriquecimento obtidas sido semelhantes às determinadas para outras espécies mediterrânicas arbustivas (Bellot & Escarré, 1989a, 1991), ou mesmo arbóreas (Escarré *et al.*, 1984b; López *et al.*, 1989; Bellot & Escarré, 1989a, 1991; Bellot *et al.*, 1999; Puigdefrábregas & Pugnaire, 1999). O enriquecimento iónico da PSC relativamente à PB, tem igualmente sido referido noutras regiões com diferentes condições, quer para o coberto de arbustivas (Yarie, 1980; Adams & Attiwill, 1991), de arbóreas caducifólias (Brinson *et al.*, 1980; Leonardi *et al.*, 1993; Gower *et al.*, 1995; Nakos *et al.*, 2001) e de coníferas (Ugolini *et al.*, 1977; Forgeard *et al.*, 1980; Ignatova, 1995; Gordon *et al.*, 2000).

Tal como decorre de vários estudos (Forgeard *et al.*, 1980; López *et al.*, 1989; Bellot & Escarré, 1989a, 1991; Rodà *et al.*, 1990), as maiores taxas de enriquecimento determinaram-se para o K (6,0 na PSCS e 6,6 na PSCL) e o Mg (1,7 e 1,9, respectivamente). Ambos os catiões foram lixiviados das copas, sobretudo das folhas, sendo a concentração de K nas folhas vivas (6,33-8,70 mg g⁻¹) muito mais elevada do que nas folhas senescentes (3,26-4,89 mg g⁻¹) (Capítulo 4.3.4). No caso do Ca, as taxas de enriquecimento foram menores (0,8 na PSCS e 1,1 na PSCL), tendo a concentração das folhas senescentes (8,67-13,42 mg g⁻¹) sido superior à das folhas vivas (6,52-10,48 mg g⁻¹) (Capítulo 4.3.4). Segundo alguns autores (Brinson *et al.*, 1980; Leonardi *et al.*, 1993; Silva & Rodríguez, 2001), o enriquecimento deste catião na PSC indica lixiviação das copas, enquanto para outros está associado de forma mais acentuada à lavagem da deposição seca (Bellot & Escarré, 1989a; Gower *et al.*, 1995). O Na, cuja principal proveniência é a deposição seca (López *et al.*, 1989; Bellot & Escarré, 1991; Ignatova, 1995), foi o catião com menor taxa de enriquecimento na PSC (0,3 e 0,2, respectivamente na PSCS e na PSCL).

As taxas de enriquecimento de P-PO₄ (0,7), N-NO₃ (0,3), S-SO₄ (0,3) e Cl (1,1-1,3) na PSCS e na PSCL foram semelhantes nas duas espécies. No referente ao N-NH₄, a taxa de enriquecimento na PSCS foi negligenciável (0,06), tendo a concentração na PSCL sido inferior à da PB, o que sugere a absorção por parte das copas do *C. ladanifer*. Esta espécie, para além de parecer mais eficiente na translocação de N (Capítulo 4.3.4), parece ser igualmente mais eficiente na absorção deste elemento a partir da precipitação. Segundo Bellot & Escarré (1991),

é frequente um fluxo negativo de N em muitos ecossistemas mediterrânicos, onde o N é frequentemente um nutriente limitante, o que representa uma estratégia de economia.

O maior enriquecimento verificado para a generalidade dos nutrientes na PSCL, relativamente à PSCS, pode ser atribuído à maior superfície foliar disponível para deposição, lavagem e lixiviação no *C. ladanifer*, bem como a eventuais diferenças morfológicas entre as folhas das duas espécies. Segundo Tukey (1970) e Lovett & Lindberg (1984), estes processos são influenciados pela área foliar, pela idade fisiológica das folhas e pela sua morfologia.

As copas do *C. ladanifer* acidificaram a água que as atravessou, ao passo que, pelo contrário, o pH da precipitação aumentou após atravessar as copas do *C. salviifolius*. A absorção de H, igualmente referida para outras espécies mediterrânicas perenifólias (Bellot & Escarré, 1991), assim como para formações de regiões temperadas (Brinson *et al.*, 1980), sugere que as plantas exerceram um efeito tampão na acidez da água da precipitação. De acordo com alguns autores (Brinson *et al.*, 1980; López *et al.*, 1989; Ignatova, 1995; Moreno *et al.*, 2001), o aumento do pH da água ao atravessar as copas suporta a ideia de que os cátions são lixiviados das folhas por troca hidrogeniônica. Contudo, há que ter em conta que na PSC também são lixiviadas substâncias hidrossolúveis com diferente influência no pH, não sendo, portanto, de admirar que alguns cobertos vegetais provoquem um aumento e outros uma diminuição do pH da precipitação.

Os padrões sazonais de variação das características químicas da PSC não foram distintos. Provavelmente porque a substituição das folhas, nas espécies de *Cistus* em apreço, se processa de forma gradual, também não foi possível estabelecer correlações claras com os padrões sazonais de crescimento, nomeadamente com a presença ou ausência de folhas. Não obstante, foi possível determinar três grupos de iões com tendências de flutuação diferentes, ao longo do ano. No primeiro grupo incluem-se os iões predominantemente exógenos (S-SO₄, Cl, Ca, Mg e Na), com excepção do N-NO₃, N-NH₄ e do H. As suas flutuação na PSC correlacionaram-se com as da PB, sendo provável que a importância e as características da deposição seca tenham sido os principais factores determinantes deste padrão. O segundo padrão foi determinado para o K que, sendo predominantemente endógeno, apresentou oscilações temporais idênticas em

ambas as espécies e claramente diferentes das observadas na PB. O terceiro grupo é constituído pelo H, pelo N-NO₃ e pelo N-NH₄, cujas variações na PSCS, na PSCL e na PB não foram sincronizadas, o que pode ser atribuído à heterogeneidade dos processos de absorção e troca na superfície das folhas.

No respeitante à comparação entre os fluxos, determinaram-se algumas diferenças significativas entre a PB e a PSC. Os fluxos de N-NH₄, N-NO₃, S-SO₄ e Na através da PSC foram inferiores (0,6-0,9 vezes) aos da PB, enquanto os de Cl, K, Ca e Mg, pelo contrário, foram superiores (1,1-6,3 vezes). No referente ao H e ao P-PO₄, as duas espécies comportaram-se de forma diferente, pois enquanto os fluxos via PSCS foram inferiores aos da PB (0,3-0,8 vezes), os efectuados pela PSCL foram superiores (1,2-3,2 vezes).

Os fluxos de nutrientes através da precipitação foram, em ambas as espécies, bastante mais baixos do que os determinados via folhada (Capítulo 4.3.3.6), situação comum a outras espécies perenifólias mediterrânicas (Bellot & Escarré, 1991). As quantidades de N, Ca e Mg devolvidas através da precipitação foram 0,1-0,3 vezes inferiores às devolvidas pela folhada, podendo as de P considerar-se praticamente negligenciáveis. O K foi o nutriente cujas quantidades de devolução mais se aproximaram, visto a devolução via precipitação ter sido cerca de metade da devolução via folhada.

A proporção da devolução total de nutrientes efectuada através da folhada, assim como a taxa de libertação de cada elemento durante a decomposição, são factores com forte influência nos padrões de disponibilização e reciclagem dos nutrientes (Brasell & Sinclair, 1983). Contudo, embora as quantidades de nutrientes devolvidos pela folhada tenham sido superiores às envolvidas nos fluxos via precipitação, aqueles têm menor mobilidade, não se encontrando imediatamente disponíveis para redistribuição nos ecossistemas (Brasell & Sinclair, 1983). Os elementos facilmente lixiviáveis, como o K, são mais rapidamente disponibilizados e reciclados nos ecossistemas (Ovington, 1968; Bellot & Escarré, 1991). Ao serem transportados através da precipitação, podem criar microzonas de valor nutricional especialmente elevado (Bellot & Escarré, 1988), visto poderem ser directamente reabsorvidos pelas raízes da mesma planta a partir da qual foram lixiviados ou de plantas adjacentes (Tukey, 1970).

Os resultados combinados dos padrões sazonais da queda de folhada, da precipitação e da decomposição parecem indicar que a disponibilização de K depende directamente da lixiviação, enquanto a disponibilização dos restantes elementos depende da sua libertação através do processo de decomposição das folhas (Brasell & Sinclair, 1983).

4.6 SOLO

4.6.1 Camadas orgânicas

A massa das camadas orgânicas do solo, sob as copas dos arbustos, foi de 188,4 e 319,0 g m⁻², respectivamente para o *C. salviifolius* e para o *C. ladanifer* (Quadro 4.6.1). Estes valores são inferiores, quer aos apresentados por Gray & Schlesinger (1981), para comunidades arbustivas do tipo mediterrânico de França, Califórnia e Austrália, quer aos indicados por Cole & Rapp (1980), para florestas mediterrânicas de *Quercus ilex* L. Os valores obtidos reflectem, no entanto, a diferença verificada entre os arbustos das espécies estudadas, no respeitante à massa anual de folhada, à semelhança do observado por Adams & Attiwill (1991), em comunidades arbustivas esclerófilas da Austrália, assim como a diferença determinada entre as taxas de decomposição.

Os teores de N, K, Ca e Mg (Quadro 4.6.1) foram mais elevados nas camadas orgânicas sob as copas do *C. salviifolius* (respectivamente, 6,81, 2,25, 12,81 e 2,14 mg g⁻¹) do que sob as do *C. ladanifer* (4,63, 1,82, 12,08 e 1,92 mg g⁻¹), tal como verificado para as concentrações da folhada (6,18, 3,87, 17,11 e 3,03 mg g⁻¹, na primeira espécie e 3,69, 3,43, 11,12 e 2,30 mg g⁻¹, na segunda). No caso do P, os teores das camadas orgânicas sob o *C. salviifolius* (0,57 mg g⁻¹) foram superiores às determinadas sob o *C. ladanifer* (0,48 mg g⁻¹), apesar de se ter verificado o contrário nas concentrações da folhada (0,51 e 0,98 mg g⁻¹, respectivamente) (Quadros 4.3.8 e 4.6.1)

Quadro 4.6.1. Massa das camadas orgânicas (g m⁻²) e respectiva concentração de nutrientes (mg g⁻¹), sob a copa de *C. salviifolius* (SCS) e *C. ladanifer* (SCL). Os valores representam a média (erro padrão), para n=12. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes (P<0,05).

	Massa	MO	N	P	K	Ca	Mg
SCS	188,4 (15,8) a	767,8 (10,7) a	6,81 a	0,57 a	2,25 a	12,81 a	2,14 a
SCL	319,0 (37,0) b	849,3 (16,3) b	4,63 b	0,48 a	1,82 a	12,08 a	1,92 a

As quantidades de nutrientes acumuladas nas camadas orgânicas do solo foram mais elevadas sob as copas do *C. ladanifer*, devido à diferença de massa, apesar das maiores concentrações terem sido determinadas sob as copas do *C. salviifolius* (Figura 4.6.1).

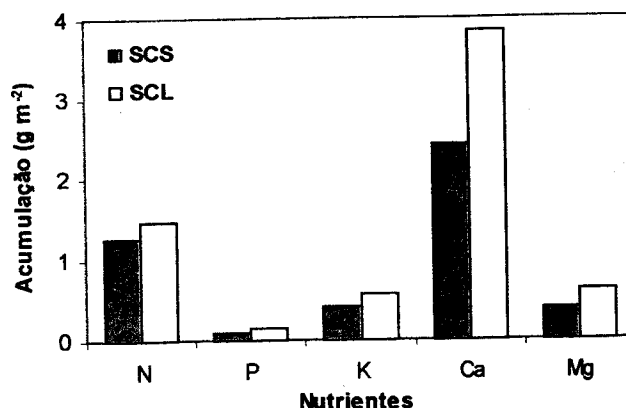


Figura 4.6.1. Quantidades médias de nutrientes acumulados nas camadas orgânicas do solo, sob a copa de *C. salviifolius* (SCS) e de *C. ladanifer* (SCL), durante 1994 e 1995.

4.6.2 Camadas minerais

4.6.2.1 Teor de humidade

Ambas as espécies influenciaram o teor de água no solo, principalmente nas camadas superficiais. Durante o inverno (Fevereiro de 1995), a percentagem de humidade na camada superficial do solo foi mais elevada sob a copa de qualquer das espécies (registaram-se valores médios de 14,3%, no *C. salviifolius*, e 14,4%, no *C. ladanifer*), do que no solo fora da influência das respectivas copas (12,1%) (Figura 4.6.2). Durante a primavera, verificou-se uma influência semelhante, embora mais acentuada para o solo sob a copa do *C. salviifolius* (Figura 4.6.3), tendo-se registado um valor de 1,9%, no mês de Maio (1,3%, no *C. ladanifer*), enquanto nas áreas não influenciadas pelos arbustos se determinou um teor de apenas 1,0%. O teor de matéria orgânica, mais baixo no solo fora da influência das copas (Quadro 4.6.4), também terá tido efeito nestas diferenças.

Nos outros dois níveis de profundidade amostrados, não foi possível definir padrões claros de distribuição do teor de água.

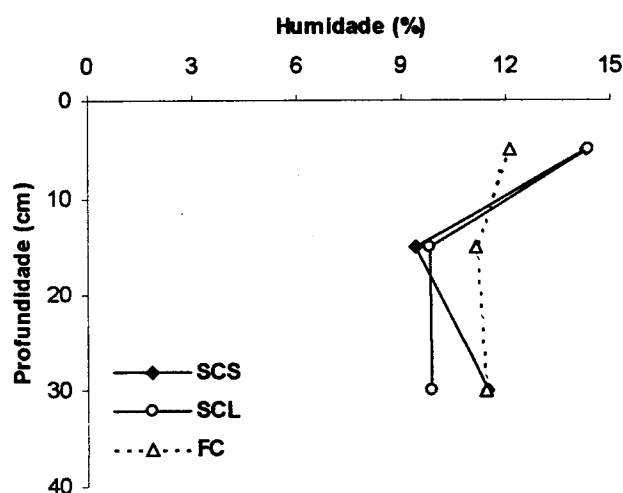


Figura 4.6.2. Variação do teor de umidade no solo, sob a copa do *C. salviifolius* (SCS) e do *C. ladanifer* (SCL) e fora da influência das copas (FC), em Fevereiro de 1995.

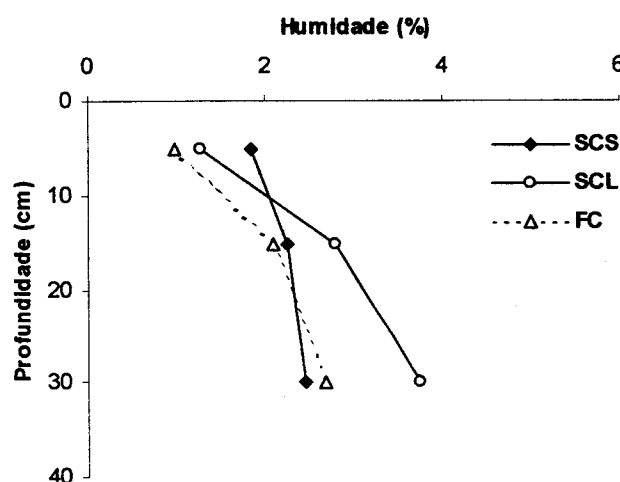


Figura 4.6.3. Variação do teor de umidade no solo, sob a copa do *C. salviifolius* (SCS) e do *C. ladanifer* (SCL) e fora da influência das copas (FC), em Maio de 1995.

4.6.2.2 Massa volúmica aparente

A massa volúmica aparente variou de forma crescente com a profundidade, quer sob a influência das copas, quer fora desta (Quadro 4.6.2). O valor registado na camada até 5 cm de profundidade, fora da influência das copas ($1,30 \text{ g cm}^{-3}$), é inferior ao indicado por Costa (1985), para texturas arenosas ($1,50 \text{ g cm}^{-3}$) e arenosas-francas ($1,46 \text{ g cm}^{-3}$). Para a mesma profundidade, o valor obtido para o

solo sob a influência das copas ($1,20 \text{ g cm}^{-3}$) foi significativamente mais baixo, o que, para além do eventual efeito do teor de matéria orgânica, que era pouco elevado (Quadro 4.6.4), também deverá estar em correspondência com a existência, na área protegida pela copa, de boas condições para a actividade biológica no solo, possibilitando um bom desenvolvimento das raízes e uma elevada porosidade (Costa, 1985). De facto, a maior parte da biomassa radical foi determinada na área correspondente à área de projecção vertical da copa (Capítulo 4.2.2). O valor obtido é semelhante ao determinado por Moreno (1985a), em solos de desenvolvimento incipiente, derivados de granitos e de gnaisses, ocupados por espécies de *Cistus* (1,23). Considerando apenas a massa volúmica aparente da fracção terra fina, os valores obtidos sob a influência das copas ($1,08 \text{ g cm}^{-3}$) e fora da influência das mesmas ($1,23 \text{ g cm}^{-3}$) foram significativamente diferentes.

Os valores obtidos na camada entre 5 e 10 cm de profundidade ($1,42$ e $1,46 \text{ g cm}^{-3}$) aproximam-se mais do referido por Costa (1975) para texturas arenosas-francas devendo, no caso vertente, correlacionar-se com a elevada proporção de elementos grosseiros, dado que os valores obtidos para a fracção terra fina foram mais baixos ($1,25$ - $1,32 \text{ g cm}^{-3}$). Também se determinaram, para esta profundidade, diferenças significativas entre os valores obtidos no solo sob e fora da influência das copas.

Quadro 4.6.2. Massa volúmica aparente (g cm^{-3}) do solo (MVS) e da fracção terra fina (MVTF), do solo sob a copa do *C. salviifolius* e do *C. ladanifer* (SC) e fora da influência das copas (FC). Os valores representam a média (erro padrão), para $n=10$. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P<0,05$).

	MVS		MVTF
	0-5 cm		
SC	1,20 (0,02) a		1,08 (0,04) a
FC	1,30 (0,02) b		1,23 (0,02) b
	5-10 cm		
SC	1,42 (0,02) c		1,25 (0,03) c
FC	1,46 (0,03) d		1,32 (0,02) d

4.6.2.3 Retenção de água

A capacidade de retenção de água do solo apresentou diferenças, embora não significativas, que resultaram da influência das copas, principalmente na camada

superficial (0-5 cm) do solo. Os teores determinados para todos os valores de pF foram mais elevados no solo sob as copas, do que no solo fora da sua influência (Quadro 4.6.3), o que corrobora os resultados das determinações da humidade do solo, nas diferentes épocas.

Quadro 4.6.3. Teores de humidade (pF 2,0, pF 2,54 e pF 4,2) do solo (%) sob a copa do *C. salviifolius* e do *C. ladanifer* (SC) e fora da influência das copas (FC). Os valores representam a média (erro padrão), para n=10. Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ($P < 0,05$).

	pF 2,0	pF 2,54	pF 4,2
	0-5 cm		
SC	9,1 (0,7) a	7,9 (0,4) a	3,1 (0,2) a
FC	7,9 (0,2) a	6,7 (0,3) a	2,5 (0,2) a
	5-10 cm		
SC	6,7 (0,6) b	6,2 (0,7) b	2,8 (0,2) a
FC	6,6 (0,4) b	5,7 (0,1) b	2,6 (0,1) a

Através dos teores de humidade determinados para os diferentes valores de pF, obteve-se a capacidade de campo (equivalente ao teor de humidade a pF 2,0), o coeficiente de emurchecimento (equivalente ao teor de humidade a pF 4,2) e a capacidade de água utilizável (equivalente à diferença entre os teores de humidade a pF 2,0 e pF 4,2). Os valores obtidos na camada 0-5 cm (respectivamente 9,1, 3,1 e 6,0%, sob as copas, e 7,9, 2,5 e 5,4%, fora da sua influência) foram muito baixos, à semelhança dos determinados por Moreno (1985a), também em solos ocupados por comunidades de *Cistus* spp. (10 a 12%, 1,3% e 6%). Os valores obtidos, no caso vertente, para a camada 5-10 cm (6,7, 2,8 e 3,9%, sob as copas, e 6,6, 2,6 e 4%, fora da sua influência) foram ainda mais baixos, embora não se tenham determinado diferenças significativas entre os coeficientes de emurchecimento das duas camadas.

Considerando que os teores de humidade *in situ*, determinados em Maio (Figura 4.6.3), eram ainda mais baixos do que os correspondentes ao coeficiente de emurchecimento (Quadro 4.6.3), infere-se que, durante a estação seca, as plantas deverão ser sujeitas a um elevado stresse hídrico. Contudo os potenciais hídricos foliares determinados em Agosto (-1,9 Mpa, Capítulo 4.1.5) ficam muito aquém dos mínimos referidos por Larcher (1995), para arbustos mediterrânicos (-4 a -8 Mpa). Provavelmente, os arbustos em apreço ultrapassarão esta potencial situação de

stresse, pelo menos parcialmente, através de sistemas radicais profundos, cuja ocorrência foi anteriormente sublinhada (Capítulo 4.2.5).

4.6.2.4 Características químicas do solo

As características químicas do solo foram influenciadas por ambas as espécies arbustivas (Quadro 4.6.4). Essa influência circunscreveu-se, porém, quase exclusivamente até à profundidade de 5 cm.

Quadro 4.6.4. Valores do pH e das concentrações em C total (CT), humificado (CH) e não humificado (CNH), N, bases de troca e respectiva soma (S) e P e K extraíveis, no solo sob a copa de *C. salviifolius* (SCS) e de *C. ladanifer* (SCL), bem como fora da influência das copas (FC). Os valores representam a média (erro padrão), para n=12. Médias para cada elemento e profundidade com letras diferentes são significativamente diferentes ($P < 0,05$).

	CT	CH	CNH	N	pH		Bases de troca				S	Extraíveis	
					H ₂ O	KCl	Ca	Mg	Na	K		P	K
(g kg ⁻¹)					(cmol _c kg ⁻¹)						(mg g ⁻¹)		
0-5 cm													
SCS	10,3 (0,9)	3,9 (0,4)	6,4 (0,6)	0,75 (0,05)	5,89a (0,03)	4,57a (0,05)	2,45a (0,21)	0,51a (0,04)	0,15 (0,01)	0,22a (0,02)	3,3a (0,2)	7,5 (1,1)	78a (7)
SCL	11,4 (1,2)	4,1 (0,4)	7,2 (0,9)	0,77 (0,09)	5,75b (0,05)	4,46a (0,06)	2,17ab (0,21)	0,55a (0,05)	0,17 (0,01)	0,25a (0,02)	3,1a (0,3)	9,5 (1,2)	97a (7)
FC	8,1 (0,8)	3,0 (0,2)	5,1 (0,7)	0,72 (0,07)	5,79b (0,03)	4,29b (0,06)	1,72b (0,13)	0,38b (0,03)	0,15 (0,01)	0,16b (0,02)	2,4b (0,2)	6,1 (0,6)	42b (8)
5-10 cm													
SCS	6,0 (0,3)	3,3 (0,1)	2,8 (0,2)	0,47a (0,02)	5,76 (0,05)	4,25 (0,06)	1,41 (0,08)	0,36 (0,03)	0,13a (0,00)	0,15a (0,01)	2,1 (0,1)	4,1 (0,9)	50a (3)
SCL	6,1 (0,3)	3,1 (0,2)	2,9 (0,3)	0,43a (0,02)	5,69 (0,07)	4,23 (0,06)	1,30 (0,09)	0,43 (0,03)	0,16b (0,01)	0,19b (0,01)	2,1 (0,1)	4,3 (0,8)	65b (5)
FC	6,1 (0,3)	2,9 (0,1)	3,2 (0,3)	0,54b (0,03)	5,69 (0,06)	4,21 (0,05)	1,47 (0,06)	0,39 (0,03)	0,15b (0,01)	0,13a (0,01)	2,1 (0,1)	4,0 (0,5)	31c (4)
10-20 cm													
SCS	4,1 (0,3)	n.d. n.d.	n.d. n.d.	0,35 (0,02)	5,67 (0,06)	4,06 (0,04)	1,16 (0,08)	0,33 (0,03)	0,13a (0,00)	0,13a (0,01)	1,8 (0,1)	2,1 (0,1)	43a (2)
SCL	3,8 (0,2)	n.d. n.d.	n.d. n.d.	0,30 (0,02)	5,70 (0,07)	4,10 (0,06)	1,03 (0,08)	0,40 (0,04)	0,16b (0,01)	0,17b (0,01)	1,8 (0,1)	2,7 (0,6)	59b (5)
FC	4,0 (0,2)	n.d. n.d.	n.d. n.d.	0,35 (0,02)	5,65 (0,08)	4,06 (0,06)	1,08 (0,10)	0,40 (0,06)	0,15ab (0,01)	0,12a (0,01)	1,7 (0,1)	4,7 (2,3)	29c (4)
20-30 cm													
SCS	3,0 (0,3)	n.d. n.d.	n.d. n.d.	0,28 (0,02)	5,66 (0,06)	3,99 (0,04)	1,00 (0,12)	0,29a (0,04)	0,13a (0,00)	0,12 (0,01)	1,50 (0,1)	1,4a (0,1)	40 (3)
SCL	2,3 (0,2)	n.d. n.d.	n.d. n.d.	0,24 (0,03)	5,60 (0,06)	3,91 (0,04)	0,97 (0,25)	0,58a (0,24)	0,18b (0,01)	0,12 (0,02)	1,8 (0,5)	1,5a (0,3)	42 (6)
FC	3,1 (0,2)	n.d. n.d.	n.d. n.d.	0,32 (0,03)	5,60 (0,07)	4,02 (0,04)	0,98 (0,08)	0,45b (0,05)	0,15c (0,01)	0,14 (0,02)	1,7 (0,1)	2,6b (0,3)	38 (8)

n.d. – não determinado

Com efeito, o teor de C orgânico total foi mais elevado até à profundidade de 5 cm, nas áreas sob a copa dos arbustos (10,3 e 11,4 g kg⁻¹), do que naquelas em que a influência das copas não se verificava (8,1 g kg⁻¹), embora as diferenças determinadas não tenham sido significativas. O acréscimo verificado dependeu mais da variação do teor de C não humificado do que da respeitante ao C humificado (Quadro 4.6.4). A acumulação de C na camada superficial do solo foi igualmente observada por Moreno (1985b), que obteve valores semelhantes aos do estudo vertente (cerca de 10 g kg⁻¹), nas camadas superficiais de solos ocupados por formações de *Cistus* spp, e valores mais baixos, nas camadas inferiores.

Dado que o teor de N não foi substancialmente diferente entre as áreas consideradas (0,72 a 0,77 g kg⁻¹), a razão C:N do solo era mais elevada sob a copa dos arbustos (13,7-14,8) do que nas áreas fora da influência da mesma (11,3). Tanto as concentrações de N como a razão C:N foram mais baixas do que as obtidas por Moreno (1985b), em formações semelhantes (respectivamente 1,17 g kg⁻¹ e 15,5, nas camadas superiores).

O teor de Ca de troca foi significativamente mais elevado no solo sob o *C. salviifolius* (2,45 cmol_c kg⁻¹) do que nas áreas fora da influência das copas (1,72 cmol_c kg⁻¹), enquanto que o obtido sob o *C. ladanifer* (2,17 cmol_c kg⁻¹), embora também tenha sido mais elevado, não apresentou diferenças significativas. No respeitante aos teores de Mg e K de troca, assim como à soma das bases de troca, os valores determinados sob as copas dos arbustos (0,51-0,55, 0,22-0,25 e 3,3-3,1 cmol_c kg⁻¹, respectivamente) foram significativamente maiores do que nas áreas fora da sua influência (0,38, 0,16 e 2,4 cmol_c kg⁻¹), embora não se tenham determinado diferenças significativas entre as duas espécies. No caso do K de troca, esta tendência verificou-se até maior profundidade (20 cm).

Os valores obtidos para o P extraível não apresentaram diferenças significativas entre os locais considerados, embora à semelhança do carbono e das bases de troca, os teores sob as copas (7,5-9,5 mg g⁻¹) tenham sido superiores aos das áreas fora da respectiva influência (6,1 mg g⁻¹). No respeitante ao K extraível, os valores determinados sob as copas dos arbustos (78-97 mg g⁻¹) foram significativamente mais elevados do que nas áreas fora da sua influência (42 mg g⁻¹), embora não se tenham determinado diferenças significativas entre as duas espécies. Embora estes valores tenham decrescido sucessivamente com a

profundidade, as diferenças acentuaram-se até aos 20 cm, tendo sido significativas também entre as espécies.

Os valores comparativos entre as duas espécies foram mais elevados no solo sob o *C. salviifolius* no referente ao Ca e ao P e K extraíveis e à soma das bases de troca, enquanto os obtidos para o Mg, o Na, o K de troca e o P e o K extraíveis foram superiores sob o *C. ladanifer*.

Os valores de pH (H₂O) diminuíram com a profundidade do solo, em todos os locais considerados. Moreno (1984b) obteve resultados idênticos, em formações de *Cistus* spp. Contudo, enquanto o pH do solo sob o *C. salviifolius* (5,89) era significativamente mais elevado do que o do solo fora da influência das copas (5,79), o obtido no solo sob o *C. ladanifer* (5,75), pelo contrário, era mais baixo, embora a diferença não fosse significativa. O pH (KCl) expressa melhor as diferenças entre as áreas, no tocante ao teor das bases de troca, do que o pH (H₂O). Embora os valores determinados no solo sob as copas (4,57 e 4,46) não tenham diferido entre as espécies, foram significativamente mais elevados do que no solo das áreas não influenciadas pelos arbustos (4,29).

4.6.3 Discussão

Desde o fim do séc. XIX, princípio do séc. XX, que é reconhecida a influência da vegetação na formação do solo, no qual pode também provocar alterações profundas (Miles, 1985; Boettcher & Kalisz, 1990). Ao longo do tempo, a acção dos organismos do solo sobre a estrutura física e as características químicas do mesmo, juntamente com a influência contínua da vegetação, foram determinantes para a variedade de tipos de solo que se encontram nos diversos ecossistemas do mundo inteiro (Coleman *et al.*, 1983). As características do solo são a expressão dos factores condicionantes da formação do solo: o clima, a rocha-mãe, o relevo, os organismos e o tempo (Coleman *et al.*, 1983).

Muitas das características do solo, condicionadas pela vegetação, por sua vez, afectam o crescimento das plantas (Miles, 1985; Boettcher & Kalisz, 1990; Zeller *et al.*, 2000), sendo os componentes do solo de primordial importância para a produtividade dos ecossistemas (Kavvadias *et al.*, 2001).

Entre as características do solo influenciadas pelas plantas, destacam-se as modificações profundas provocadas no microclima do solo, assim como, nas

características físicas, químicas e biológicas do mesmo (Binkley & Giardina, 1998; Schlesinger & Pilmanis, 1998; Van Breemen & Finzi, 1998; Spears *et al.*, 2001).

O efeito de protecção que as plantas exercem no solo, relativamente ao impacto da chuva e dos efeitos da incidência directa da radiação solar, traduz-se na protecção contra a degradação física e química dos agregados do solo, por um lado, e na diminuição da evapotranspiração e na mineralização da matéria orgânica, por outro (Dancette & Poulain, 1969; Parsons *et al.*, 1992; Andreu *et al.*, 1998). Nas regiões áridas e semi-áridas, a influência da vegetação, nomeadamente da arbustiva, na temperatura do solo é especialmente importante durante a estação seca, visto minimizar a superfície evaporativa (Schlesinger & Pilmanis, 1998). O facto de as camadas superiores do solo se encontrarem sob condições de secura, durante períodos bastante prolongados, causa oxidação da matéria orgânica (Andriess & Schelhaas, 1987), a acumulação da qual, por sua vez, parece ser um importante factor regulador da humidade do solo, principalmente nos ecossistemas de regiões secas (Berendse, 1998).

A protecção da vegetação contra os processos de erosão e degradação do solo revestem-se de especial importância em ambientes com equilíbrio frágil, como os das regiões mediterrânicas (Garcia-Fayos *et al.*, 1989; Andreu *et al.*, 1998; Schlesinger & Pilmanis, 1998).

No presente estudo, a massa de camadas orgânicas do solo apresentou valores baixos, no enquadramento do intervalo referido por Rodin & Basilevic (1968), para vários tipos de ecossistemas. Segundo estes autores, os valores de referência variam entre 8.350 g m⁻², na tundra de arbustos anões, seguindo-se as florestas de coníferas, da região temperada, com 3.400–4.500 g m⁻² e as florestas de folhosas, com 1.000 g m⁻², sendo algumas formações estepárias, com 150 g m⁻², as que apresentam valores mais baixos. Os valores obtidos no estudo vertente (188,4 g m⁻², no *C. salviifolius* e 319,0 g m⁻², no *C. ladanifer*) aproximam-se dos referidos por aquele autor em formações estepárias.

A massa de folhada e principalmente a dinâmica da decomposição são apontadas como os factores que mais influenciam a acumulação da massa das camadas orgânicas do solo (Serrasolsas *et al.*, 1989; Morris, 1995; Takahashi *et al.*, 1999), bem como as suas características (Martin *et al.*, 1996). A maior massa de camadas orgânicas sob as copas do *C. ladanifer* está, de facto, em concordância

com a maior massa anual de folhada determinada nesta espécie. Contudo, os valores obtidos em ambas as espécies são inferiores (pouco mais de metade, no *C. salviifolius*, e cerca de um terço, no *C. ladanifer*) à acumulação máxima de folhada no solo, determinada a partir da taxa de decomposição de Olson (através do quociente entre a quantidade anual de folhada e a taxa de decomposição), o que sugere que a comunidade não terá ainda atingido um estágio de equilíbrio estável. Além disso, esta diferença dever-se-á, possivelmente, ao arrastamento parcial da folhada, pelo vento e pela chuva, visto a distribuição dos arbustos na comunidade estudada ser muito esparsa.

As concentrações de N nas camadas orgânicas do solo foram mais elevadas do que na folhada, o mesmo sucedendo com a concentração de Ca do *C. ladanifer*. Este incremento está em concordância com a dinâmica destes elementos, observada no estudo da decomposição (Capítulos 4.4.2.1 e 4.4.2.4). Segundo Andriesse & Schelhaas (1987), a variação do conteúdo de N é devida, não só à concentração da folhada como, também, ao seu estado de mineralização. As concentrações de K e Mg, pelo contrário, foram inferiores às registadas na folhada, devido à fácil lixiviação destes elementos (Capítulos 4.4.2.3 e 4.4.2.5). No referente ao P, embora as concentrações determinadas na folhada do *C. ladanifer* tenham sido superiores às do *C. salviifolius*, verificou-se o contrário nas camadas orgânicas. O decréscimo do teor de P nas camadas orgânicas sob o *C. ladanifer*, relativamente à folhada, explica-se pela forte lixiviação de P verificada durante o estudo da decomposição (Capítulo 4.4.2.4), ao passo que a retenção ocorrida no *C. salviifolius* justifica a sua acumulação.

A água é um factor de primordial importância quer nos processos fisiológicos, quer nos pedológicos (Ugolini *et al.*, 1977). Nos matos mediterrânicos, dada a baixa precipitação, os parâmetros que mais determinam a quantidade de água armazenada no solo e, portanto, a distribuição das raízes, são a sua profundidade e textura (Gray, 1982). Moreno (1984a) determinou, em formações de *Cistus* spp. dois períodos diferentes no respeitante à humidade das camadas superficiais do solo: um período húmido (de Novembro a finais de Abril), em que a água não é um factor limitante para as plantas, e um período seco (de Maio a Outubro), caracterizado pelo reduzidíssimo teor de água nas camadas superiores do solo.

As camadas superficiais do solo sob a influência das copas, quer do *C. salviifolius* quer do *C. ladanifer*, continham teores de água mais elevados do que o solo fora da influência das mesmas. Este acréscimo de humidade, assim como a maior capacidade de retenção de água determinada sob as copas, terão sido resultantes da influência das plantas. Por seu lado, a maior quantidade de água disponível no solo sob os arbustos influenciou a distribuição da biomassa radical, que ocorreu maioritariamente na área de projecção vertical das copas. De facto, o desenvolvimento da vegetação é determinado pela disponibilidade de água no solo mas, simultaneamente, o desenvolvimento do sistema radical das plantas influencia a evolução do solo e aumenta a sua capacidade de retenção de água (Poole *et al.*, 1981). Por outro lado, de acordo com os estudos de Roy (1996) a maior acumulação de carbono orgânico, verificada no solo sob as copas, terá contribuído para o aumento da capacidade de retenção de água, existindo uma correlação positiva entre estas duas variáveis.

Verificou-se acumulação de C e N, de P e K extraíveis e de bases de troca nas camadas superiores do solo sob as copas dos arbustos, relativamente aos espaços não influenciados por elas, tendo este efeito sido mais acentuado, tal como observado noutros estudos (Dancette & Poulain, 1969), ao nível do C e N orgânicos. Contudo, embora a riqueza em cationes esteja dependente do substrato (Moreno, 1985b), os teores de Ca, Mg e K de troca, bem como o da respectiva soma, eram significativamente mais elevados no solo sob as copas dos arbustos do que no das áreas fora da influência das mesmas. O teor de Ca do solo sob o *C. salviifolius* foi mais elevado do que sob o *C. ladanifer*, o que pode ser explicado pelo maior fluxo total (através da folhada e da precipitação) verificado na primeira (Capítulos 4.3.3.6 e 4.5.3), embora o fluxo via precipitação tenha sido maior na segunda. Pelo contrário, os teores de Mg e K foram mais elevados no solo sob o *C. ladanifer* do que sob o *C. salviifolius*, o que pode ser atribuído aos maiores fluxos destes elementos através da folhada e da precipitação no *C. ladanifer*, relativamente ao *C. salviifolius*. Sendo a mobilidade do Mg e do K muito superior à do Ca, aqueles elementos terão sido reciclados principalmente sob a forma solúvel. O maior fluxo de P através da folhada do *C. ladanifer* (embora o fluxo via precipitação tenha sido idêntico nas duas espécies) terá influenciado o maior teor obtido no solo sob os arbustos desta espécie.

Verificou-se que, tanto as concentrações das bases de troca, como o pH, eram mais elevados no solo das áreas sob o *C. salviifolius*, do que no das áreas fora da influência das copas, enquanto os determinados sob o *C. ladanifer*, pelo contrário, eram inferiores. Embora, segundo alguns autores (Miles, 1985; Berendse, 1998), a acidificação do solo possa ser atribuída ao acréscimo de matéria orgânica, as diferenças verificadas no estudo vertente terão sido influenciadas pelo efeito das copas no pH da precipitação. Como anteriormente referido (Capítulo 4.5.2.1), o *C. salviifolius* provocou um aumento no pH da água que as atravessou, tendo o efeito contrário sido causado pelo *C. ladanifer*. Este efeito tem igualmente sido referido para espécies florestais de folhosas e coníferas (Calvo de Anta *et al.*, 1979; Silva & Rodríguez, 2001).

A heterogeneidade espacial da fertilidade do solo determinada no estudo vertente, tem igualmente sido apontada por outros autores (Gersper & Holowaychuk, 1970; Boettcher & Kalisz, 1990; Schlesinger *et al.*, 1996; Berendse, 1998; Binkley & Giardina, 1998; Schlesinger & Pilmanis, 1998; Van Breemen & Finzi, 1998; Nunes *et al.*, 1999; Rice & Nagy, 2000). Pode, contudo, concluir-se dos vários estudos efectuados, que espécies diferentes influenciam o solo de forma diferente, principalmente ao nível das camadas superiores (Miles, 1985; Spears *et al.*, 2001).

No caso de espécies arbustivas, Whitford *et al.* (1997), Schlesinger & Pilmanis (1998) e Van Breemen & Finzi (1998) obtiveram resultados concordantes com os determinados nas espécies em apreço. Aqueles autores referem igualmente que os arbustos concentram nutrientes sob as suas copas, sobretudo nas camadas superficiais, donde resulta tanto uma diferenciação horizontal como uma diferenciação vertical da fertilidade do solo.

Pode, assim concluir-se que os arbustos modificaram positivamente as características do solo e concentraram carbono e nutrientes na área de influência das copas, criando “ilhas de fertilidade”, com efeitos potenciais no crescimento das plantas. Embora o conhecimento da dinâmica das ilhas de fertilidade seja ainda bastante limitado, segundo Dancette & Poulain (1969) e Schlesinger & Pilmanis (1998) envolverá processos abióticos, como a erosão do solo. No estudo vertente, verificou-se que estão também envolvidos processos bióticos, como a deposição de folhada sob a copa dos arbustos e o respectivo processo de decomposição, assim como, as modificações químicas da água da precipitação ao atravessar as copas.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

"Procuro reunir todos os dados e acabo sempre por me dispersar. Afigura-se-me que tudo está em tudo, que o mais ínfimo particular contém o mais amplo universal e que o universal não é mais do que um átomo."

Fernando Campos
in O pesadelo de dEus

O *C. salviifolius* e o *C. ladanifer* são espécies geralmente associadas a formações arbustivas de locais secos e pedregosos, sendo a sua presença muitas vezes indicadora de solos muito pobres e/ou degradados. Os resultados do presente estudo confirmam que, como seria de supor, estas espécies estão providas de características e mecanismos específicos de adaptação aos factores ambientais de stresse interactuantes, a que geralmente estão sujeitas: limitações de água e nutrientes, excesso de luz e temperatura e solos fracamente desenvolvidos.

Constatou-se que as duas espécies são, em termos gerais, semelhantes no referente aos aspectos estruturais e aos processos de crescimento relacionados com a economia de água e nutrientes. Determinaram-se, contudo, diferentes estratégias ecológicas de tolerância aos factores ambientais que se reflectem na capacidade de ocupação e exploração com sucesso de diferentes nichos ecológicos.

Entre as características das duas espécies evidenciadas pelo presente estudo, destacam-se as relacionadas com a capacidade de fixação de carbono. Por um lado, a emergência foliar iniciou-se rapidamente em resposta às primeiras chuvas, o que conduziu à recuperação completa da biomassa foliar e permitiu a manutenção da actividade fotossintética durante o inverno. Por outro lado, o crescimento e a produção e acumulação de biomassa atingiram taxas relativamente elevadas, tendo o investimento proporcional em estruturas de suporte sido baixo (principalmente no *C. ladanifer*). Importa ainda realçar que o crescimento se prolongou por um período bastante longo (praticamente quase todo o ano), provavelmente devido às raízes profundas e/ou às características das folhas e, ainda, possivelmente através do desenvolvimento de associações micorrízicas, as quais têm sido observadas em várias espécies de *Cistus* (Fontana & Giovannetti, 1978-79; Giovannetti & Fontana, 1982; Berliner *et al.*, 1986).

O facto de possuírem folhas que podem fotossintetizar durante todo o ano tem importantes implicações na economia de carbono destas espécies. O C necessário para a produção de novas folhas pode ser disponibilizado a partir dos fotossintatos produzidos na estação de crescimento em curso, assim como, das reservas contidas nas folhas da estação anterior. Estas características, em conjunto com a longevidade das folhas (mais elevada no *C. ladanifer*) e a redução da superfície transpiratória, através do decréscimo da área foliar total e específica (mais acentuado no *C. salviifolius*), no início da estação seca, indicam um eficiente uso da água, por parte destas espécies. É ainda de realçar a concentração das folhas no topo da copa durante

a secura estival o que, segundo Miller (1981), provoca um aumento das razões fotossíntese:transpiração e fotossíntese:radiação solar, o que cria um balanço de carbono mais favorável para a planta.

O padrão de crescimento determinado nas duas espécies de *Cistus* em apreço coloca-as numa posição intermédia entre os dois extremos definidos por Mooney & Kummerow (1971), para as regiões de clima mediterrânico, isto é, as espécies esclerófilas tolerantes ao stresse e as decíduas estivais, que evitam o stresse. A partir da dependência que a proporção de queda de folhas apresentou relativamente á quantidade e distribuição anual da precipitação, podemos designá-las como decíduas facultativas.

Os padrões determinados para a utilização dos nutrientes constituem outro dos aspectos merecedores de destaque. Em termos gerais, o comportamento das duas espécies pareceu centrar-se na economia e controle interno dos nutrientes, quer através das baixas concentrações foliares, quer através das elevadas taxas de translocação antes da abscisão foliar. Estas estratégias são indicadoras de um eficiente uso dos nutrientes, não só porque resultam das reduzidas necessidades por indivíduo, como também porque representam alguma independência destas plantas, relativamente aos recursos disponíveis no meio. A estratégia de utilização de N do *C. ladanifer* pareceu, no entanto, bastante mais eficiente do que a do *C. salviifolius*. Por um lado, para além das concentrações foliares de N por unidade de massa terem sido mais baixas, o que indica menores necessidades por indivíduo, foram mais elevadas por unidade de área, apontando para uma eficiência fotossintética potencialmente superior. Por outro lado, a imobilização em estruturas de suporte no *C. ladanifer* foi maior e as quantidades envolvidas na translocação foram mais elevadas, o que indica maior eficiência conservativa por parte desta espécie, do que a verificada no caso do *C. salviifolius*. A primeira foi igualmente mais eficiente na absorção de N a partir da precipitação que atravessou as copas. Estas características confirmam a vantagem adaptativa do *C. ladanifer*, relativamente ao *C. salviifolius*, nos estádios iniciais da sucessão, a que geralmente está associada.

Durante o processo da decomposição, verificou-se que o período de retenção inicial de N foi também muito mais prolongado no *C. ladanifer*. Embora a elevada razão C:N inicial das folhas explique parcialmente uma tão acentuada imobilização, sugere-se que a baixa taxa de mineralização observada tenha sido influenciada

também por compostos secundários, particularmente abundantes nas folhas desta espécie (Gülz, 1980; Proksch *et al.*, 1980; Gülz *et al.*, 1984).

Sendo a competição entre as espécies e a composição específica das comunidades, dela resultante, fortemente influenciadas pelas alterações na disponibilidade de nutrientes (Berendse, 1998), as alterações condicionadas por uma determinada espécie podem favorecer outras espécies capazes de competir com a primeira podendo, mesmo, vir a substituí-la (Cole, 1995). Berendse (1998) determinou, numa ampla variedade de espécies, uma forte correlação positiva entre a longevidade dos órgãos das plantas (cujo aumento reduz as perdas de nutrientes), o crescimento potencial e as taxas de decomposição da folhada que produzem. A combinação destas estratégias evoluiu, provavelmente, em resposta à elevada variação da fertilidade do solo nos ecossistemas naturais, mas também tem, por seu lado, fortes implicações nos efeitos que as espécies vegetais podem ter na dinâmica da matéria orgânica do solo e na mineralização dos nutrientes. Estas características das plantas afectam não só a fertilidade do solo, como determinam o resultado da competição se a disponibilidade de nutrientes se altera durante a sucessão. As espécies que conseguem substituir outras, após um aumento da mineralização dos nutrientes, parecem, por sua vez, provocar novos aumentos da mineralização. Estes efeitos podem acelerar as mudanças na composição específica, durante a sucessão, em ecossistemas pobres em nutrientes.

De facto, outro aspecto que pareceu evidenciar-se, a partir dos resultados obtidos no estudo vertente, foi o efeito dos arbustos nas características do solo sob as suas copas. A acção conjugada da queda de folhada com a disponibilização de matéria orgânica e nutrientes através da decomposição, além da incorporação de carbono no solo a partir do sistema radical, resultou num aumento de carbono e nutrientes nas áreas sob a sua influência. O enriquecimento da precipitação ao atravessar as copas parece ter contribuído também para o desenvolvimento de ilhas de fertilidade sob as copas dos arbustos.

Já em 1949, Bolaños & Guinea afirmavam que os *Cistus* actuam como espécies pioneiras, sem o desenvolvimento das quais os restantes e mais valiosos elementos dos matos e matagais não se podem estabelecer. De facto, o desenvolvimento de "ilhas de fertilidade" sugere que os arbustos em apreço podem favorecer a recuperação do solo, criando áreas com efeitos potenciais na regeneração de espécies mais exigentes e nos processos de sucessão progressiva, apesar da competição por água

e dos efeitos alelopáticos referidos para estas duas espécies (Dias & Dias, 1984; Dias *et al.*, 1995).

As características evidenciadas, nas espécies de *Cistus* em apreço, conferem-lhes elevado valor ecológico, pelo que, podem constituir factores chave para a conservação efectiva da vegetação mediterrânica. Se nalguns locais, podem apenas ser utilizadas para protecção do solo e controle da erosão, noutros poderão mesmo facilitar a eventual regeneração natural de estádios mais avançados da sucessão secundária. Em contrapartida, o impacto da sua destruição pode agravar a instabilidade dos ecossistemas da região, o que significará uma mais rápida degradação do solo, da vegetação e da paisagem. A selecção das opções apropriadas ao manejo e utilização das áreas ocupadas por estas espécies deve, por isso, ter em consideração as suas características e capacidade adaptativa às condições peculiares do ambiente mediterrânico.

Muitos dos modelos de alteração climática global prevêem o aumento das áreas de vegetação arbustiva e de solos pobres, nas regiões semi-áridas, os quais, por sua vez, exercerão forte influência no clima global (Schlesinger & Pilmanis, 1998). Torna-se, assim, prioritário aprofundar o estudo do efeito das alterações climáticas sobre estas comunidades, no referente à sua composição, produtividade e fixação de carbono, assim como, à sua interacção com factores abióticos como a seca e o fogo. Outro aspecto que parece importante desenvolver diz respeito à forma como a intervenção humana pode mediar as suas adaptações às alterações ambientais e impedir a degradação dos ecossistemas. Serão, também, necessários estudos específicos que permitam a melhor compreensão dos mecanismos envolvidos nos efeitos de cada espécie sobre o solo, por forma a clarificar a sua influência nas características do mesmo e no estabelecimento e sobrevivência de plantas intra- e intergenéricas.

BIBLIOGRAFIA

- Abe, T. 2001. Flowering phenology, display size, and fruit set in an understory dioecious shrub, *Aucuba japonica* (Cornaceae). *American Journal of Botany* 88: 455-461.
- Aber, J.D. & J.M. Melillo. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Canadian Journal of Botany* 60: 2263-2269.
- Aber, J.D., J.M. Melillo & C.A. McClaugherty. 1990. Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany* 68: 2201-2208.
- Abril, M. & R. Hanano. 1998. Ecophysiological responses of three evergreen woody Mediterranean species to water stress. *Acta Oecologica* 19: 377-387.
- Acosta, F.J., J.M. Serrano, C. Pastor & F. López. 1993. Significant potential levels of hierarchical phenotypic selection in a woody perennial plant, *Cistus ladanifer*. *Oikos* 68: 267-272.
- Adams, M.A. & P.M. Attiwill. 1991. Nutrient balance in forests of northern Tasmania. 1. Atmospheric inputs and within-stand cycles. *Forest Ecology and Management* 44: 93-113.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Aerts, R. & H. Caluwe. 1997. Nutritional and plant mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78: 244-260.
- Aguiar, F.B & J.T. Grilo. 1975. *Carta de Solos da Herdade da Mitra*. Universidade de Évora, Évora (não publicado).
- Albuquerque, P.M. 1982. *Carta de Portugal, Atlas do Ambiente – Zonas Ecológicas*. Folha III – 4 (1:100 000).
- Allredge, M.W., J.M. Peek & W. Wall. 2001. Shrub community development and annual productivity trends over a 100-year period on an industrial forest of Northern Idaho. *Forest Ecology and Management* 152: 259-273.
- Aliksson, A. & H.M. Eriksson. 1998. Variations in mineral nutrient and C distribution in the soil and vegetation compartments of five temperate tree species in NE Sweden. *Forest Ecology and Management* 108: 261-273.
- Anderson, R.C. 1974. Seasonality in terrestrial primary producers. In H. Lieth (ed.). *Phenology and Seasonality Modelling*. Ecological Studies 8. Springer-Verlag, Berlin. pp. 103-111.
- Andreu, V., J.L. Rubio & R. Cerni. 1998. Effects of Mediterranean shrub cover on water erosion (Valencia, Spain). *Journal of Soil and Water Conservation* 53: 112-120.
- Andriessse, J.P. & R.M. Schelhaas. 1987. A monitoring study of nutrient cycles in soils used for shifting cultivation under various climatic conditions in Tropical Asia. II. Nutrient stores in biomass and soil – results of baseline studies. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 19: 285-310.
- Arianoutsou, M. 1989. Timing of litter production in a maquis ecosystem of north-eastern Greece. *Acta Oecologica* 10: 371-378.
- Arianoutsou, M. & Th.A. Mardiris. 1987. Observations on the phenology of two dominant plants of the Greek maquis. In J.D. Tenhunen et al. (eds.). *Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. NATO ASI Series. Vol. G15. Springer-Verlag, Berlin. pp. 515-519.

- Arianoutsou-Faraggitaki, M. & J. Diamantopoulos, 1985. Comparative phenology of five dominant plant species in maquis and phrygana ecosystems in Greece. *Phyton* 25: 77-85.
- Arroyo, J. 1985. *Fenología de la Floración en Matorrales de Andalucía Occidental*. Ph. D. Thesis, Univ. Sevilla, Sevilla. (Mimeografiado).
- Arroyo, J. 1990. Spatial variation of flowering phenology in the Mediterranean shrublands of southern Spain. *Israel Journal of Botany* 39: 249-262.
- Arunachalam, A., K. Maithani, H.N. Pandey & R.S. Tripathi. 1998. Leaf litter decomposition and nutrient mineralization patterns in regrowing stands of a humid forest after tree cutting. *Forest Ecology and Management* 109: 151-161.
- Aschmann, H. 1973. Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems. In F. di Castri & H.A. Mooney (eds.). *Mediterranean Type Ecosystems. Origin and Structure*. Ecological Studies 7. Chapman & Hall Limited, London. pp. 11-19.
- Attiwill, P.M. & G.W. Leeper. 1987. *Forest Soils and Nutrient Cycles*. Melbourne University Press, Victoria. 202 pp.
- Badre, B., P. Nobelis & M. Trémolières. 1998. Quantitative study and modelling of the litter decomposition in a European alluvial forest. Is There an influence of overstorey tree species on the decomposition of ivy litter (*Hedera helix* L.). *Acta Oecologica* 19: 491-500.
- Baker, G.A., P.W. Rundel & D.J. Parsons. 1982. Comparative phenology and growth in three chaparral shrubs. *Botanical Gazette* 143: 94-100
- Barradas, M.C.D. & F. Garcia Novo. 1987. Vertical structure of *Halimium halimifolium* shrubs in Doñana National Park (SW Spain). In J.D. Tenhunen et al. (eds.). *Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. NATO ASI Series. Vol. G15. Springer-Verlag, Berlin. pp. 531-545.
- Bellot, J. & A. Escarré. 1988. Influence of throughfall and stemflow of rain water distribution in an evergreen oak soil. In F. di Castri, Ch. Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp. 185-189.
- Bellot, J. & A. Escarré. 1989a. Contribucion del quimismo del agua de lluvia, de la deposicion seca y la lixiviacion, sobre la quimica de los flujos de trascolacion y escorrentia cortical en el encinar mediterraneo. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 211-214.
- Bellot, J. & A. Escarré. 1989b. Efecto de estado d desarrollo del bosque mediterraneo sobre la distribucion del agua de lluvia y nutrientes en el suelo forestal. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 221-225.
- Bellot, J. & A. Escarré. 1991. Chemical characteristics and temporal variations of nutrients in throughfall and stemflow of three species in Mediterranean holm oak forest. *Forest Ecology and Management* 41: 125-135.
- Bellot, J. & A. Escarré. 1998. Stemflow and throughfall determination in a resprouted Mediterranean holm-oak forest. *Annales des Sciences Forestières* 55: 847-865.
- Bellot, J., A. Avila & A. Rodrigo. 1999. Throughfall and stemflow. In F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia & J. Bellot (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies 137. Springer-Verlag, Berlin. pp. 209-222.

- Benacchio, S.S. & B.O. Blair. 1972. A new approach to phenological research – relationships between environmental factors and days to the appearance of the first leaf in four perennial species. *Agronomy Journal* 64: 297-302.
- Berendse, F. 1994. Litter decomposability – a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology* 82: 187-190.
- Berendse, F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry* 42: 73-88.
- Berendse, F., H. De Kroon & W.G. Braakhekke. 1999. Acquisition, use, and loss of nutrients. In F. Pugnaire & F. Valladares (eds.). *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker, Inc., USA. pp. 315-345.
- Berg, B. & G. Ekbohm. 1983. Nitrogen immobilization in decomposing needle litter at variable carbon:nitrogen ratios. *Ecology* 64: 63-67.
- Berliner, R., B. Jacoby & E. Zamski. 1986. Absence of *Cistus incanus* from basaltic soils in Israel: effect of mycorrhizae. *Ecology* 67: 1283-1288.
- Binkley, D. & C. Giardina. 1998. Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42: 89-106.
- Bispo, R.M.B. 2002. *Meteorologia da Camada Limite e Deposição Atmosférica numa Superfície Vegetal (Eucalyptus globulus)*. Dissertação de Doutoramento. Universidade Técnica de Lisboa. Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. (Mimeografado).
- Blair, J.M. 1988. Nitrogen, sulphur and phosphorus dynamics in decomposing leaf litter in the southern Appalachians. *Soil Biology and Biochemistry* 20: 693-701.
- Bocock, K.L. & O.J.W. Gilbert. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil* 9: 179-185.
- Bocock, K.L., O. Gilbert, C.K. Capstick, D.C. Twinn, J.S. Waid & M.J. Woodman. 1960. Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. *Journal of Soil Science* 11: 1-9.
- Boettcher, S.E. & P.J. Kalisz. 1990. Single-tree influence on soil properties in the mountains of Eastern Kentucky. *Ecology* 71: 1365-1372.
- Bolaños, M.M. & E. Guinea. 1949. *Jarales y jaras (Cistografia Hispanica)*. Boletim do M.A. – IFIE 49. Ed. Ares, Madrid. 228 pp.
- Bonilla, D. & F. Rodà. 1989. Dinamica del nitrogeno en el suelo de un encinar montano: respuesta a una perturbacion experimental. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 187-190.
- Boorse, G.C., F.W. Ewers & S.D. Davis. 1998. Response of Chaparral shrubs to below-freezing temperatures: acclimation, ecotypes, seedlings vs. adults. *American Journal of Botany* 85: 1224-1230.
- Borchert, R. 1975. Endogenous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak. *Physiologia Plantarum* 35: 152-157.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology* 61: 1065-1074.
- Borges, A.E.L., M.H.A. Morais, A. Bernardo, A.A. Gomes & A.M.S. Lopes. 1992. Aproveitamento de plantas espontâneas (aromáticas e medicinais), em montado de sobreiro. *Scientia Gerundensis* 18: 99-111.
- Brandt, U. & G. Gottsberger. 1988. Flower phenology, pollinating insects and breeding systems in *Cistus*, *Halimium* and *Tuberaria* species in Portugal. *Lagascalia* 15 (Extra): 625-634.

- Brasell, H.M. & D.F. Sinclair. 1983. Elements returned to forest floor in two rainforest and three plantation plots in tropical Australia. *Journal of Ecology* 71: 367-378.
- Bremner, J.M. & C.S. Mulvaney. 1982. Nitrogen – total. In A.L. Page, R.H. Miller & D.R. Keeney (eds.). *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. Agronomy Monograph 9. 2nd ed. American Society of Agronomy. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin. pp. 595-624.
- Brinson, M.M., H.D. Bradshaw, R.N. Holmes & J.B. Elkins, Jr. 1980. Litterfall, stemflow, and throughfall nutrient fluxes in an alluvial swamp forest. *Ecology* 61: 827-835.
- Bruckert, S. 1979. Analyse des complexes organominéraux des sols. In P. Duchaufour & B. Souchier (eds.). *Pédologie. 2. Constituants et Propriétés du Sol*. Masson & Cie, Paris. pp. 185-209.
- Brumme, R., U. Leimcke & E. Matzner. 1992. Interception and uptake of NH_4 and NO_3 from wet deposition by above-ground parts of young beech (*Fagus sylvatica* L.) trees. *Plant and Soil* 142: 273-279.
- Bubb, K.A., Z.H. Xu, J.A. Simpson & P.G. Saffigna. 1998. Some nutrient dynamics associated with litterfall and litter decomposition in hoop pine of southeast Queensland, Australia. *Forest Ecology and Management* 110: 343-352.
- Cabezudo, B., T. Navarro, A.V.P. Latorre, J.M.N. Caldera & G. Orshan. 1992. Estudios fenomorfológicos en la vegetación del sur de España. I. *Cistus* L. *Acta Botanica Malacitana* 17: 229-237.
- Caldentey, J., M. Ibarra & J. Hernández. 2001. Litter fluxes and decomposition in *Nothofagus pumilio* stands in the region of Magallanes, Chile. *Forest Ecology and Management* 148: 145-157.
- Caldwell, M.M., T.J. Dean, R.S. Nowak, R.S. Dzurec & J.H. Richards. 1983. Bunchgrass architecture, light interception, and water-use efficiency: assessment by fiber optic point quadrats and gas exchange. *Oecologia* (Berlin) 59: 178-184.
- Calvo de Anta, R.M., A. Paz & F. Díaz-Fierros. 1979. Nuevos datos sobre la influencia de la vegetación en la formación del suelo en Galicia. II. Aportes de elementos por lavado de cubierta y tronco. *Anales de Edafología y Agrobiología* 38: 1675-1691.
- Campbell, G.S. & J.M. Norman. 1989. The description and measurement of plant canopy structure. In G. Russell, B. Marshall & P.G. Jarvis (eds.). *Plant Canopies: their Growth, Form and Function*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 1-19.
- Canadell, J., A. Djema, B. López, F. Lloret, S. Sabaté, D. Siscart & C.A. Gracia. 1999. Structure and dynamics of the root system. In F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia & J. Bellot (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies 137. Springer-Verlag, Berlin. pp. 47-59.
- Capelo, J.H. 1996. Origem e diferenciação das paisagens florestais do Baixo Alentejo. *Revista Florestal* 9: 72-81.
- Carceller, F., M.A. Santacecilia & V.R. Vallejo. 1989. Primeros datos sobre el ciclo de la materia orgánica en tres bosques caducifolios del Moncayo (Zaragoza). *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 183-186.
- Cardoso, J.C. 1974. A classificação de solos de Portugal – nova versão. *Boletim de Solos do S.R.O.A.* 17: 14-46.
- Caritat, A., B. Robert, L. Vilar, G. Bertoni & M. Molinas. 1994. Estudio del contenido en nutrientes y la estacionalidad en la fracción hojas de la hojarasca del alcornoque, *Quercus suber* L. XI International Symposium on Environmental Biogeochemistry, Salamanca, Setembro-Outubro de 1993. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y León, Valladolid. pp. 101-110.

- Carvalhosa, A.B., A.M.G. Carvalho & C.A.M. Alves. 1969. *Notícia explicativa da folha 40-A – Évora da Carta Geológica de Portugal na escala de 1/50 000*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa.
- Castell, C., J. Terradas & J.D. Tenhunen. 1994. Water relations, gas exchange, and growth of resprouts and mature plant shoots of *Arbutus unedo* L. and *Quercus ilex* L. *Oecologia* 98: 201-211.
- Castroviejo, S., C. Aedo, S. Cirujano, M. Láinz, P. Montserrat, R. Morales, F.M. Garmendia, C. Navarro, J. Paiva & C. Soriano. 1993. *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Vol. 3. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid. 730 pp.
- Catarino, F.M., O.A. Correia, E. Webb & M. David. 1981. Morphological and physiological responses of the Mediterranean evergreen sclerophyll, *Ceratonia siliqua*, to different light intensities. In N.S. Margaris & H.A. Mooney (eds.). *Components of Productivity of Mediterranean-Climatic Regions - Basic and Applied Aspects*. Tasks for Vegetation Science 4. Dr W. Junk Publishers, The Hague. pp. 5-15.
- Chapin, F.S., Jr. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Chapin, F.S., III & R.A. Kedrowski. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* 64: 376-391.
- Chapin, F.S., III & L. Moilanen. 1991. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology* 72: 709-715.
- Cole, D.W. 1995. Soil nutrient supply in natural and managed forests. *Plant and Soil* 168-169: 43-53.
- Cole, D.W. & M. Rapp. 1980. Elemental cycling in forest ecosystems. In D.E. Reichle (ed.). *Dynamic properties of forest ecosystems*. International Biological Programme 23. Cambridge Univ. Press., Cambridge. pp. 341-409.
- Coleman, D.C. & E.T. Elliott. 1986. Spatio-temporal heterogeneity of organic matter in agroecosystems: effects on microbial/faunal interactions. *Transactions of XIII Congress of the International Society of Soil Science* 5: 140-148.
- Coleman, D.C., C.P.P. Reid & C.V. Cole. 1983. Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. *Advances in Ecological Research* 13: 1-55.
- Comstock, J.P. & B.E. Mahall. 1985. Drought and changes in leaf orientation for two California chaparral shrubs: *Ceanothus megacarpus* and *Ceanothus crassifolius*. *Oecologia* (Berlin) 65: 531-535.
- Condeça, J.J.V. 1998. *Sistema aquífero das comeanas anfibólicas de Valverde*. Relatório do trabalho de Fim de Curso. Universidade de Évora, Évora. 128 pp. (Mimeografado).
- Coomes, D.A., R.B. Allen, N.A. Scott, C. Goulding & P. Beets. 2002. Designing systems to monitor carbon stocks in forests and shrublands. *Forest Ecology and Management* 164: 89-108.
- Cornelissen, J.H.C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 573-582.
- Correia, O.C.A. 1988. *Contribuição da fenologia e ecofisiologia em estudos da sucessão e dinâmica da vegetação mediterrânica*. Dissertação de Doutoramento. Universidade de Lisboa. Faculdade de Ciências, Lisboa. 196 pp. (Mimeografado).
- Correia, O.A., A.C. Martins & F.M. Catarino. 1988. Comparative phenology of four species of *Cistus* along seasonal water stress at Serra da Arrábida (Portugal). In F. di Castri, Ch.

- Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp. 316.
- Correia, O.A., A.C. Martins & F.M. Catarino. 1992. Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variation in mediterranean species of Portugal. *Ecologia Mediterranea* 18: 7-18.
- Cortez, N.R.S. 1996. *Compartimentos e ciclos de nutrientes em plantações de Eucalyptus globulus Labill. ssp. globulus e Pinus pinaster Aiton*. Dissertação de Doutoramento. Universidade Técnica de Lisboa. Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. 317 pp. (Mimeografado).
- Cortez, J., J.M. Demard, P. Bottner & L.J. Monrozier. 1996. Decomposition of Mediterranean leaf litters: a microcosm experiment investigating relationships between decomposition rates and litter quality. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 443-452.
- Costa, J.B. 1985. *Caracterização e Constituição do Solo*. 3^a ed. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa. pp. 527.
- Costa, J.C., C. Aguiar, J.H. Capelo, M. Lousã & C. Neto. 1998. Biogeografia de Portugal Continental. *Quercetea*. 0. 56 p.
- Cummings, D.L., J.B. Kauffman, D.A. Perry & R.F. Hughes. 2002. Aboveground biomass and structure of rainforests in the Southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 163: 293-307.
- Cunningham, S.A., B. Summerhayes & M. Westoby. 1999. Evolutionary divergence in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecology* 69: 569-588.
- Dancette, C. & J.F. Poulain. 1969. Influence of *Acacia albida* on pedoclimatic factors and crop yields. *African Soils* 14: 143-184.
- David, T.M.S.B.S. 2000. *Intercepção da precipitação e transpiração em árvores isoladas de Quercus rotundifolia Lam.* Dissertação de Doutoramento. Universidade Técnica de Lisboa. Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. 155 pp. (Mimeografado).
- Davies, S.J. & P.S. Ashton. 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86: 1786-1795.
- Davis, S.D., F.W. Ewers, J.S. Sperry, K.A. Portwood, M.C. Crocker & G.C. Adams. 2002. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany* 89: 820-828.
- Day, F.P., Jr. 1982. Litter decomposition rates in the seasonally flooded Great Dismal Swamp. *Ecology* 63: 670-678.
- De Angelis, P., K.S. Chigwerwe & G.E.S. Mugnozza. 2000. Litter quality and decomposition in a CO₂-enriched Mediterranean forest ecosystem. *Plant and Soil* 224: 31-41.
- Del Arco, J.M., A. Escudero & M.V. Garrido. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72: 701-708.
- Di Castri, F. 1981. Mediterranean-type shrublands of the world. In F. Di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht (eds.). *Mediterranean-Type Shrublands*. Ecosystems of the World 11. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp. 1-52.
- Diamantoglou, S. & K. Mitrakos. 1981. Leaf longevity in Mediterranean evergreen sclerophylls. In N.S. Margaris & H.A. Mooney (eds.). *Components of Productivity of Mediterranean-Climate Regions - Basic and Applied Aspects*. Tasks for Vegetation Science 4. Dr W. Junk Publishers, The Hague. pp. 17-19.

- Dias, A.S. & L.S. Dias. 1984. Allelopathy in some spontaneous and cultivated species. *Proceedings of the EWRS 3rd Symposium on Weed Problems in the Mediterranean Area*. pp. 129-134.
- Dias, L.S., I.P. Pereira & A.S. Dias. 1995. Evaluation of mediterranean-type vegetation for weedicide activity. *Allelopathy Journal* 2: 197-204.
- Dickmann, D.I., D.A. Michael, J.G. Isebrands & S. Westin. 1990. Effects of leaf display in light interception in two contrasting *Populus* cultivars during their second growing season. *Tree Physiology* 7: 7-20.
- Domingo, F. J. Puigdefrabbregas, M.J. Moro & J. Bellot. 1994. Role of vegetation cover in the biogeochemical balances of a small afforested catchment in southeastern Spain. *Journal of Hydrology* 159: 275-289.
- Dorich, R.A. & D.W. Nelson. 1983. Direct colorimetric measurement of ammonium in potassium chloride extracts of soils. *Soil Science Society of America Journal* 47: 833-836.
- Driscoll, C.T., C.E. Johnson & G.E. Likens. 1992. Patterns in the biogeochemistry at the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire, USA. In A. Teller, P. Mathy & J.N.R. Jeffers (eds). *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes. Proceedings of the 1th European Symposium on Terrestrial Ecosystems: Forests and Woodland*. Commission of the European Communities and Elsevier Applied Science. pp. 244-255.
- Duncan W.G. 1971. Leaf angles, leaf area, and canopy photosynthesis. *Crop Science* 2: 482-485.
- Duvigneaud, P. & S. Denaeyer-de-Smet. 1970. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In D.E. Reichle (ed.). *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Ecological Studies 1. Springer-Verlag, NY. pp. 199-225.
- Eckardt, F.E., G. Heim, M. Methy, B. Saugier & R. Sauvezon. 1971. Fonctionnement d'un écosystème au niveau de la production primaire: mesures effectuées dans une culture d'*Helianthus annuus*. *Oecologia Plantarum* 6: 51-100.
- Edwards, C.A., D.E. Reichle & D.A. Crossley, Jr. 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In D.E. Reichle (ed.). *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Ecological Studies 1. Springer-Verlag, NY. pp. 147-172.
- Egli, P. & B. Schmid. 2000. Seasonal dynamics of biomass and nitrogen in canopies of *Solidago altissima* and effects of a yearly mowing treatment. *Acta Oecologica* 21: 63-77.
- Escarré, A., C. Gracia, F. Rodà & J. Terradas. 1984a. Ecología del bosque esclerófilo mediterráneo. *Investigación y Ciencia* 95: 68-78.
- Escarré, A., M.J. Lledó, J.R. Sanchez & A. Clemente. 1984b. Compartimentos y flujos biogeoquímicos en un encinar, distinto predominio de factores físicos y biológicos en su control. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 5: 65-80.
- Escarré, A., F. Rodà, J. Terradas & X. Mayor. 1999 Nutrient distribution and cycling. In F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia & J. Bellot (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies 137. Springer-Verlag, Berlin. pp. 253-269.
- Escudero, A., B. Garcia, J.M. Gomez & E. Luis. 1985. The nutrient cycling in *Quercus rotundifolia* and *Quercus pyrenaica* ecosystems ("dehesas") of Spain. *Acta Oecologica* 6: 73-86.
- Evans, G.C. 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Studies in Ecology 1. Blackwell Scientific Pub., Oxford. 734 pp.

- Fassbender, H.W. & U. Grimm. 1981. Ciclos bioquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de los residuos vegetales. *Turrialba* 31: 39-47.
- Feller, C. & F. Ganry. 1982. Decomposition et humification des résidus végétaux dans un agro-système tropical. III – Effet du compostage et de l'enfouissement de divers résidus de récolte sur la répartition de la matière organique dans différents compartiments d'un sol sableux. *Agronomie Tropicale* 37: 262-269.
- Fischer, R.A. & N.C. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 277-317.
- Flénet, F., J.R. Kiniry, J.E. Board, M.E. Westgate & D.C. Reicosky. 1996. Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower. *Agronomy Journal* 88: 185-190.
- Floret, CH., M.J. Galan, E. Le Floc'h, F. Leprince & F. Romane. 1989. Description of plant annual cycles - France In: Orshan (ed) *Plant Pheno-Morphological Studies in Mediterranean Type Ecosystems*. Geobotany 12. Kluwer Academic Press, USA. pp. 9-97.
- Fontana, A. & G. Giovannetti. 1978-79. Simbiosi micorizica fra *Cistus incanus* L. ssp. *incanus* e *Tuber melanosporum* Vitt. *Allionia* 23: 5-11.
- Forgeard, F., J.C. Gloaguen & J. Touffet. 1980. Interception des précipitations et apport au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviollessivats dans une hêtraie atlantique et dans quelques peuplements résineux en Bretagne. *Annales des Sciences Forestières* 37 : 53-71.
- Franco, J.A. 1971. *Nova Flora de Portugal (Continente e Açores). Lycopodiaceae-Umbelliferae*. Vol. 1. Edição de autor, Lisboa. 648 pp.
- Franco, J.A. 1984. *Nova Flora de Portugal (Continente e Açores). Clethraceae-Compositae*. Vol. 2. Edição de autor, Lisboa. 660 pp.
- Franco, J.A. & M. Rocha-Afonso. 1994. *Nova Flora de Portugal (Continente e Açores). Alismataceae – Iridaceae*. Vol. 3. Fasc. I. Escolar Editora, Lisboa. 181 pp.
- Franco, J.A. & M. Rocha-Afonso. 1998. *Nova Flora de Portugal (Continente e Açores). Gramineae*. Vol. 3. Fasc. II. Escolar Editora, Lisboa. 283 pp.
- Gallardo, A. & J. Merino. 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74: 152-161.
- Gallardo, A. & J. Merino. 1998. Soil nitrogen dynamics in response to carbon increase in a Mediterranean shrubland of SW Spain. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1349-1358.
- Gallardo, A. & J. Merino. 1999. Control of leaf litter decomposition rate in a Mediterranean shrubland as indicated by N, P and lignin concentrations. *Pedobiologia* 43: 64-72.
- Gallardo, A. & J. Pino. 1988. Importancia del medio físico en la descomposición de la hoja de especies arbóreas. *Lagascalia* 15(Extra): 541-547.
- García-Fayos, P., J.L. Hernández & J.L. Rubio. 1989. Relaciones entre parámetros ambientales y erosionabilidad en suelos de las comarcas de Ayora y Hoya de Buñol (Valencia). *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 327-330.
- Garrido, M.V., J.M. del Arco & A. Escudero. 1989. Ciclo de nutrientes: fenología de la abscisión y dinámica de la descomposición en distintas especies caducifolias y perennifolias. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 163-166.
- Gazarini, L.C. 1988. *Bestandesstruktur und strahlungsextinktion von zwergstrauchbeständen (Vaccinium myrtillus L. und Rhododendron ferrugineum L.) an der alpinen waldgrenze*. Doctor Dissertation. Leopold-Franzens Universität, Innsbruck. pp. 140. (Mimeografiado).

- Gazarini, L.C., M.C.C. Araújo, N. Borralho & J.S. Pereira. 1990. Plant area index in *Eucalyptus globulus* plantations determined indirectly by a light interception method. *Tree Physiology* 7: 107-113.
- Gersper, P.L. & N. Holowaychuk. 1970. Effects of stemflow water on a Miami soil under a beech tree: II. Chemical properties. *Soil Science Society American Proceedings* 34: 786-794.
- Gholz, H.L., A. Vogel, W.P. Cropper, Jr., K. McKelvey & K.C. Ewel. 1991. Dynamics of canopy structure and light interception in *Pinus elliottii* stands, North Florida. *Ecological Monographs* 61: 33-51.
- Giliberto, J. & H. Estay. 1978. Seasonal water stress in some Chilean matorral shrubs. *Botanical Gazette* 139: 236-240.
- Gill, D.S. & B.E. Mahall. 1986. Quantitative phenology and water relations of an evergreen and a deciduous chaparral shrub. *Ecological Monographs* 56: 127-143.
- Giovannetti, G. & A. Fontana. 1982. Mycorrhizal synthesis between *Cistaceae* and *Tuberaceae*. *New Phytologist* 92: 533-537.
- Goering, H. D. & P. J. Van Soest. 1979. *Forage Fiber Analysis*. Agriculture Handbook 379. USDA., Washington, D.C. 20 pp.
- Gordon, A.M., C. Chourmouzis & A.G. Gordon. 2000. Nutrient inputs in litterfall and rainwater fluxes in 27-year old red, black and white spruce plantations in Central Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 138: 65-78.
- Gower, C., D.L. Rowell, S. Nortcliff & A. Wild. 1995. Soil acidification: comparison of acid deposition from the atmosphere with inputs from the litter/soil organic layer. *Geoderma* 66: 85-98.
- Gracia, C., M. Abril, S. Sabaté, A. Sala & I. Serrasolsas. 1984. Relationships between r-k strategies and the vertical structure of species in a Mediterranean shrub community near Barcelona (NE Spain). *Proceedings of the 4th International Conference on Mediterranean Ecosystems*, Perth, Australia. pp. 59-62.
- Gratani, L. & A. Bombelli. 1999. Leaf anatomy, inclination, and gas exchange relationships in evergreen sclerophyllous and drought semideciduous shrub species. *Photosynthetica* 37: 573-585.
- Gratani, L. & A. Bombelli. 2000. Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany* 43: 141-153.
- Gratani, L. & M.F. Crescente. 1997. Phenology and leaf adaptive strategies of Mediterranean maquis plants. *Ecologia Mediterranea* 23: 11-19.
- Gray, J.T. 1982. Community structure and productivity in *Ceanothus* chaparral and coastal sage scrub of southern California. *Ecological Monographs* 52: 415-435.
- Gray, J.T. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. I. Community nutrient cycling and nutrient-use efficiency. *Journal of Ecology* 71: 21-41.
- Gray, J.T. & W.H. Schlesinger. 1981. Nutrient cycling in mediterranean type ecosystems. In P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, NY. pp. 259-285.
- Gülz, P.G. 1980. Alkanes and alkenes in the epicuticular waxes from *Cistus* plants. In P. Mazliak, P. Benveniste, C. Costes & R. Douce (eds.). *Biogenesis and function of plant lipids*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam. pp. 275-279.

- Gülz, P.G., U. Kobold, K. Michaelis & O. Vostrowsky. 1984. The composition of terpene hydrocarbons in the essential oils from leaves of four *Cistus* species. *Z. Naturforsch* 39 c: 699-704.
- Gutiérrez, J.R. 1988. Quantitative phenology of five shrub species from the Chilean arid Mediterranean region. In F. di Castri, Ch. Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp. 315.
- Haase, R. 1999. Litterfall and nutrient return in seasonally flooded and non-flooded forest of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Forest Ecology and Management* 117: 129-147.
- Hartemink, A.E. & J.N. O'Sullivan. 2001. Leaf litter decomposition of *Piper aduncum*, *Gliricida sepium* and *Imperata cylindrica* in the humid lowlands of Papua New Guinea. *Plant and Soil* 230: 115-124.
- Heal, O.W., J.M. Anderson & M.J. Swift. 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. In G. Cadish & E.K. Giller (eds.). *Driven by Nature. Plant Litter Quality and Decomposition*. CAB International, Cambridge. pp. 3-30.
- Helmisaari, H.-S. 1995. Nutrient cycling in *Pinus sylvestris* stands in eastern Finland. *Plant and Soil* 168-169: 327-336.
- Hendrix, P.F., D.A. Crossley, Jr., D.C. Coleman, R.W. Parmelee & M.H. Beare. 1987. Carbon dynamics in soil microbes and fauna conventional and no-tillage agroecosystems. *INTECOL Bulletin* 15: 59-63.
- Hendrix, P.F., R.W. Parmelee, D.A. Crossley, Jr., D.C. Coleman, E.P. Odum & P.M. Groffman. 1986. Detritus food webs in conventional and no-tillage agroecosystems. *BioScience* 36: 374-380.
- Hernández, I., J.F. Gallardo, I. Santa Regina & C. Quilchano. 1992. Decomposition rate of *Quercus rotundifolia* leaves in an evergreen oak forest of the Duero basin (Province of Zamora, Spain). *Vegetatio* 99-100:259-262.
- Herrera, C.M. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica* 5: 7-34.
- Hevia, F., M.L. Minoletti O., K.L.M. Decker & R.E.J. Boerner. 1999. Foliar nitrogen and phosphorus dynamics of three Chilean *Nothofagus* (Fagaceae) species in relation to leaf lifespan. *American Journal of Botany* 86: 447-455.
- Hidalgo, M.I., B. Cabezudo & M. Recio. 1996. . Producción floral en un matorral del sur de España. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 54: 547-553.
- Hobbie, S.E. 1996. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66: 503-522.
- Hoffmann, A.J. & A.E. Hoffmann. 1976. Growth pattern and seasonal behaviour of buds of *Colliguaya odorifera*, a shrub from the Chilean mediterranean vegetation. *Canadian Journal of Botany* 54: 1767-1774.
- Holland, E.A. & D.C. Coleman. 1987. Litter placement effects on microbial and organic matter dynamics in an agroecosystem. *Ecology* 68: 425-433.
- Hunt, H.W., D.C. Coleman, E.R. Ingham, R.E. Ingham, E.T. Elliott, J.C. Moore, S.L. Rose, C.P.P. Reid & C.R. Morley. 1987. The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils* 3: 57-68.
- Ibáñez, J.J., M.J. Lledó, J.R. Sánchez & F. Rodà. 1999. Stand structure, aboveground biomass and production. In F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia & J. Bellot (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies 137. Springer-Verlag, Berlin. pp. 31-45.

- Ibrahima, A., R. Joffre & D. Gillon. 1995. Changes in litter during the initial leaching phase: an experiment on the leaf litter of Mediterranean species. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 931-939.
- IGC. 1969. *Carta Geológica da Portugal. Folha 40-A, Évora, 1:50000*. Instituto Geográfico Cadastral, Lisboa.
- IGC. 1977. *Carta coreográfica de Portugal na escala 1/50 000, 40A. M 7810*. Ed. 2. Instituto Geográfico Cadastral, Lisboa.
- Ignatova, N. 1995. Changes in crown leaching composition induced by a sudden increase in atmospheric deposition. A case study in south-western Bulgaria. *Plant and Soil* 168-169: 373-382.
- INMG. 1991. *O Clima de Portugal. Normais Climatológicas da região de Alentejo e Algarve, correspondentes a 1951-80. Fascículo XLIX, vol. 4-4ª região*. Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, Lisboa, 98 pp.
- Jamaludheen, V. & B.M. Kumar. 1999. Litter of multipurpose trees in Kerala, India: variations in the amount, quality, decay rates and release of nutrients. *Forest Ecology and Management* 115: 1-11.
- Jenny, H. 1950. Causes of the high nitrogen and organic matter content of certain tropical forest soils. *Soil Science* 69: 63-69.
- Jenny, H., S.P. Gessel & F.T. Bingham. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science* 68: 419-432.
- Joffre, R., S. Rambal & C. Damesin. 1999. Functional attributes in mediterranean-type ecosystems. In F. Pugnaire & F. Valladares (eds.). *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker, Inc., USA, pp. 347-380.
- Kaplan, D. & M. Gutman. 1999. Phenology of *Quercus ithaburensis* with emphasis on the effect of fire. *Forest Ecology and Management* 115: 61-70.
- Kavvadias, V.A., D. Alifragis, A. Tsiontsis, G. Brofas & G. Stamatelos. 2001. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management* 144: 113-127.
- Keeley, J.E. & S.C. Keeley, 1988. Temporal and spational variation in fruit production by California chaparral shrubs. In F. di Castri, Ch. Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp.457-463.
- Killingbeck, K.T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search of potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77: 1716-1727.
- Krause, D. & J. Kummerow. 1977. Xeromorphic structure and soil moisture in the chaparral. *Oecologia Plantarum* 12: 133-148.
- Kruger, F.J., D.M. Richardson & R.E. Smith. 1988. Plant and water relations in sclerophyllous trees and shrubs of riparian and hillslope habitats at Swartboskloof, southwestern Cape Province, South Africa. In F. di Castri, Ch. Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp. 575-581.
- Kummerow, J. 1981a. Structure of roots and roots systems. In F. Di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht (eds.). *Mediterranean-Type Shrublands*. Ecosystems of the World 11. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp. 269-288.
- Kummerow, J. 1981b. Carbon allocation to root systems in Mediterranean evergreen sclerophylls. In N.S. Margaris & H.A. Mooney (eds.). *Components of Productivity of*

Mediterranean-Climate Regions - Basic and Applied Aspects. Tasks for Vegetation Science 4. Dr W. Junk Publishers, The Hague. pp. 115-120.

- Kummerow, J. 1989. Structural aspects of shrubs in Mediterranean-type plant communities. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 5-11.
- Kummerow, J. & C.D. Wright. 1988. Root distribution and resource availability in mixed chaparral of southern California. In F. di Castri, Ch. Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp. 255-259.
- Kummerow, J., G. Montenegro & D. Krause. 1981. Biomass, phenology, and growth. In P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, NY. pp. 69-96.
- Kuroiwa, S. 1970. Total photosynthesis of foliage in relation to inclination of leaves. *Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, Prediction and measurement of photosynthetic productivity*, Trebon, Pudoc, Wageningen. pp. 79-90.
- Lambers, H., F. S. Chapin, III & T.L. Pons. 2000. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, NY. pp. 540.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3rd ed. Springer-Verlag, NY. pp. 506.
- Lavado, M., E. Nuñez & J.C. Escudero. 1989. Variaciones mensuales en el aporte de biomasa al suelo por distintas especies de matorral mediterráneo. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 167-172.
- Leonardi, S., M. Rapp, M. Failla & D. Guamaccia. 1993. Interception of rainfall, input and leaching of nutrients within two *Castanea sativa* Mill stands at the Etna volcano. *Oecologia Montana* 2: 7-12.
- Lieth, H. 1974. Introduction to phenology and the modelling of seasonality. In H. Lieth (ed.). *Phenology and Seasonality Modelling*. Ecological Studies 8. Springer-Verlag, Berlin. pp. 3-19.
- Liu, S. 1995. Nitrogen cycling and dynamic analysis of man made larch forest ecosystem. *Plant and Soil* 168-169: 391-397.
- Liu, W., J.E.D. Fox & Z. Xu. 2002. Biomass and nutrient accumulation in montane evergreen broad-leaved forest (*Lithocarpus xylocarpus* type) in Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management* 158: 223-235.
- Lledó, M.J., J.R. Sánchez, J. Bellot, J. Boronat, J.J. Ibañez & A. Escarré. 1992. Structure, biomass and production of a resprouted holm-oak (*Quercus ilex* L.) forest in NE Spain. *Vegetatio* 99-100: 51-59.
- Lodhiyal, L.S. & N. Lodhiyal. 1997. Aspects of productivity and nutrient cycling of poplar (*Populus deltoides* Marsh) plantation in the moist plain area of the Central Himalaya. *Oecologia Montana* 6: 28-34.
- Loomis, R.S., W.A. Williams, W.G. Duncan, A. Dovrat & F. Nunez A. 1968. Quantitative description of foliage display and light absorption in field communities of corn plants. *Crop Science* 8: 352-356.
- López, M.V., J. Bellot & A. Escarré. 1989. Estimaciones mediante lavados secuenciales de la contribución de la deposición seca y lixiviación al aporte de nutrientes a un suelo forestal. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 215-219.
- Lossaint, P. 1973. Soil-vegetation relationships in Mediterranean ecosystems of southern France. In F. di Castri & H.A. Mooney (eds.). *Mediterranean Type Ecosystems. Origin and Structure*. Ecological Studies 7. Chapman & Hall Limited, London. pp. 199-210.

- Lousã, M.F., M.D. Espírito Santo, M.L. Rosa & J.P. Luz. 1987. Estevais do centro e sul de Portugal – alguns tipos. *VII Jornadas de Fitossociologia*, Salamanca. 5 pp. (Mimeografado).
- Lovett, G.M. & S.E. Lindberg. 1984. Dry deposition and canopy exchange in a mixed oak forest as determined by analysis of throughfall. *Journal of Applied Ecology* 21: 1013-1027.
- Lowman, M.D. 1988. Litterfall and leaf decay in three Australian rainforest formations. *Journal of Ecology* 76:451-465.
- Luis, E., E. Garzón, R. Tárrega & L. Calvo. 1989. Características edáficas en comunidades de matorral de la provincia de Leon. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 199-202.
- Madeira, M. & F. Serralheiro. 1990. Decomposição de folhas de sobreiro e de eucalipto e colonização pela mesofauna. Resultados preliminares. *Pedon* 9: 3-20.
- Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. *Journal of Applied Ecology* 19: 203-218.
- Marquez, M., E. Nuñez & J.C. Escudero. 1988. Variación mensual en el aporte de biomasa al suelo en un gradiente de edad de *Cistus ladanifer* L. *Actas del Congreso Mundial sobre el Bosque y Matorral Mediterráneos*, Cáceres, Setembro de 1988. ADENEX y Diputación Provincial de Cáceres. 11 pp. (Mimeografado).
- Marquez, M., E. Nuñez & J.C. Escudero. 1989. Dinámica del nitrógeno en un gradiente de edad de *Cistus ladanifer* L. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 151-155.
- Martin, J. & A. Pastor. 1988. Comparative phenology and nutrient retranslocation in four coastal-shrub species from S.E. Spain. In F. di Castri, Ch. Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp. 287-291.
- Martin, A., J.F. Gallardo & I. Santa Regina. 1996. Aboveground litter production and bioelement potential return in evergreen oak (*Quercus rotundifolia*) woodland near Salamanca (Spain). *Annals of Forest Science* 53: 811-818.
- Martin, A., I. Santa Regina & J.F. Gallardo. 1994. Ciclos biogeoquímicos en un bosque perenne de encina (*Quercus rotundifolia*) en las proximidades de Salamanca (España): retorno potencial. *XI International Symposium on Environmental Biogeochemistry*, Salamanca, Setembro-Outubro de 1993. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y Leon, Valladolid. pp. 151-160.
- Martínez-Meza, E. & W.G. Whitford. 1996. Stemflow, throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan desert shrubs. *Journal of Arid Environments* 32: 271-287.
- Mason, C.F. 1976. *Decomposition*. Edward Arnold Pub., Great Britain. pp. 58.
- Mauseth, J.D. 1991. *Botany. An Introduction to Plant Biology*. Saunders Col. Pub., USA, pp. 800.
- McClaugherty, C.A., J. Pastor & J.D. Aber. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66: 266-275.
- Melillo, J.M., J.D. Aber & J.F. Muratore. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626.
- Melillo, J.M., J.D. Aber, A.E. Linkins, A. Ricca, B. Fry & K.J. Nadelhoffer. 1989. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: plant litter to soil organic matter. In M. Clarholm, & L. Bergström (eds.). *Ecology of Arable Land*. Kluwer Academic Pub., USA. pp. 53-62.

- Merino, J. & A. Martin-Vicente. 1981. Biomass, productivity and succession in the scrub of the Doñana Biological Reserve in southwest Spain. In N.S. Margaris & H.A. Mooney (eds.). *Components of Productivity of Mediterranean-Climate Regions - Basic and Applied Aspects*. Tasks for Vegetation Science 4. Dr W. Junk Publishers, The Hague. pp. 197-203.
- Merino, O. & A. Martin-Vicente, 1988. Produccion de hojarasca en dos formaciones de matorral del SW. Español. *Lagascalia* 15 (Extra): 535-540.
- Miles, J. 1985. The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession. *Journal of Soil Science* 36: 571-584.
- Miller, P.C. 1981. Similarities and limitations of resource utilization in Mediterranean type ecosystems. In P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, NY. pp. 369-407.
- Miller, P.C. & E. Hajek. 1981. Resource availability and environmental characteristics of Mediterranean type ecosystems. In P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, NY. pp. 17-41.
- Mitrakos, K. & N. Christodoulakis. 1981. Leaf structural diversity in Mediterranean evergreen sclerophylls. In N.S. Margaris & H.A. Mooney (eds.). *Components of Productivity of Mediterranean-Climate Regions - Basic and Applied Aspects*. Tasks for Vegetation Science 4. Dr W. Junk Publishers, The Hague. pp. 21-25.
- Molinas, M. & A. Caritat. 1989. Aportaciones al estudio del crecimiento longitudinal del alcornoque. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 69-72.
- Monk, C.D. 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology* 47: 504-505.
- Monsi, M. & T. Saeki. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* 14: 22-52.
- Montenegro, G. 1987. Quantification of mediterranean plant phenology and growth. In J.D. Tenhunen et al. (eds.). *Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. NATO ASI Series. Vol. G15. Springer-Verlag, Berlin. pp. 469-488.
- Montenegro, G., M.E. Aljaro & J. Kummerow. 1979. Growth dynamics of Chilean matorral shrubs. *Botanical Gazette* 140: 114-119.
- Montenegro, G., M.E. Aljaro, G. Avila & A.M. Mujica. 1988. Growth patterns as determined by water stress and adaptation. In F. di Castri, Ch. Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp. 277-285.
- Mooney, H.A. 1981. Primary production in Mediterranean-climate regions. In F. Di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht (eds.). *Mediterranean-Type Shrublands*. Ecosystems of the World 11. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp. 249-255.
- Mooney, H.A. & E.L. Dunn. 1970. Convergent evolution of Mediterranean- climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* 24: 292-303.
- Mooney, H.A. & J. Kummerow. 1971. The comparative water economy of representative evergreen sclerophyll and drought deciduous shrubs of Chile. *Botanical Gazette* 132: 245-252.
- Mooney, H.A. & J. Kummerow. 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. In F. Di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht (eds.). *Mediterranean-Type Shrublands*. Ecosystems of the World 11. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp. 303-307.

- Mooney, H.A., D.J. Parsons & J. Kummerow. 1974. Plant development in Mediterranean climates *In* H. Lieth (ed.). *Phenology and Seasonality Modelling*. Ecological Studies 8. Springer-Verlag, Berlin. pp.255-267.
- Moreno, J.M. 1984a. Estudio ecológico comparado de los jarales de Madrid, I. Variación anual de la humedad del suelo. *Lazaroa* 6: 105-126.
- Moreno, J.M. 1984b. Estudio ecológico comparado de los jarales de Madrid, II. Variación estacional del pH edáfico. *Lazaroa* 6: 151-168.
- Moreno, J.M. 1985a. Estudio ecológico comparado de los jarales de Madrid, III. Características físicas del suelo. *Studia Oecologica* 6: 7-25.
- Moreno, J.M. 1985b. Estudio ecológico comparado de los jarales de Madrid, IV. Contenido del suelo en carbono y nutrientes. *Lazaroa* 8: 275-292.
- Moreno, G., J. F. Gallardo & F. Bussotti. 2001. Canopy modification of atmospheric deposition in oligotrophic *Quercus pyrenaica* forests of an unpolluted region (central-western Spain). *Forest Ecology and Management* 149: 47-60.
- Morris, A.R. 1995. Forest floor accumulation, nutrition and productivity of *Pinus patula* in the Usutu Forest, Swaziland. *Plant and Soil* 168-169: 271-278.
- Murphy, J. & J.P. Riley. 1962. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27: 31-36.
- Nakos, G., P., Michopoulos, G. Bloutsos & A. Economou. 2001. Deposition and streamwater characteristics in three forested experimental watersheds in Greece. *7th International Conference on Environmental Science and Technology*, Syros Island-Greece. pp. 651-658.
- Návar, J. & R.B. Bryan. 1994. Fitting the analytical model of rainfall interception of Gash to individual shrubs of semi-arid vegetation in northeastern México. *Agricultural and Forest Meteorology* 68: 133-143.
- Navarro, T. & B. Cabezudo. 1998. Estrategias fenomorfológicas de especies de un matorral mediterráneo (Andalucía, España). *Acta Botanica Malacitana* 23: 133-148.
- Ne'eman, G. 1993. Variation in leaf phenology and habit in *Quercus ithaburensis*, a Mediterranean deciduous tree. *Journal of Ecology* 81: 627-634.
- Nilsson, L.O., R.F. Hüttl, U.T. Johansson & H. Jochheim. 1995. Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems – present status and future research directions. *Plant and Soil* 168-169: 5-13.
- Nunes, J.M.S.D. 1998. *Sistema de ciclo de nutrientes em árvores isoladas de Quercus rotundifolia Lam.* Dissertação de Mestrado. Universidade de Évora, Évora. 79 pp. (Mimeografado).
- Nunes, J., C. Sá, T. Soares-David, M. Madeira & L. Gazarini. 1999. Interacção entre o ciclo de nutrientes em montados de *Quercus rotundifolia* Lam. e as características do solo. *Revista de Biologia* 17:31-36.
- Núñez-Olivera, E., J. Martínez-Abaigar & J.C. Escudero-García. 1993. Litterfall and nutrient flux in *Cistus ladanifer* L. shrubland in S.W. Spain. *Acta Oecologica* 14: 361-369.
- O'Connell, A.M. 1987. Litter dynamics in karri (*Eucalyptus diversicolor*) forests of South-Western Australia. *Journal of Ecology* 75: 781-796.
- O'Connell, A.M. 1988. Nutrient dynamics in decomposing litter in karri (*Eucalyptus diversicolor* F. Muell.) forests of South-Western Australia. *Journal of Ecology* 76: 1186-1203.

- Oechel, W.C. & W. Lawrence. 1981. Carbon allocation and utilization. In P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, NY. pp. 185-235.
- Oechel, W.C., W. Lawrence, J. Mustafa & J. Martinez. 1981. Energy and carbon acquisition. In P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, NY. pp. 151-183.
- Oliveira, G. & J. Peñuelas. 2000. Comparative photochemical and phenomorphological responses to winter stress of an evergreen (*Quercus ilex* L.) and a semi-deciduous (*Cistus albidus* L.) Mediterranean woody species. *Acta Oecologica* 21: 97-107.
- Oliveira, G., O. Correia, M.A. Martins-Loução & F. Catarino. 1994. Phenological and growth patterns of the Mediterranean oak *Quercus suber* L. *Trees* 9: 41-46.
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Orshan, G. 1989. Description of plant annual cycles – Israel. In: G. Orshan (ed.) *Plant Pheno-Morphological Studies in Mediterranean Type Ecosystems*. Geobotany 12. Kluwer Academic Press, USA. pp. 99-157.
- Orshan, G. & S. Diskin. 1968. Seasonal changes in productivity under desert conditions. In F.E. Eckardt (ed.). *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*. UNESCO, Belgium. pp. 191-201.
- Orshan, G., E. Le Floch, A. Le Roux & G. Montenegro. 1988. Plant phenomorphology as related to summer drought in Mediterranean type ecosystems. In F. di Castri, Ch. Floret, S. Rambal & J. Roy (eds). *Time Scales and Water Stress. Proceedings of the 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. I.U.B.S., Paris. pp. 111-123.
- Osawa, A. 1990. Reconstructed development of stem production and foliage mass and its vertical distribution in Japanese larch. *Tree Physiology* 7: 189-200.
- Ovington, J.D. 1968. Some factors affecting nutrient distribution within ecosystems. In F.E. Eckardt (ed.). *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*. UNESCO, Belgium. pp. 95-105.
- Papathodorou, E.M., J.D. Pantis & G.P. Stamou. 1998. The effect of grazing on phenology and biomass allocation in *Quercus coccifera* (L.). *Acta Oecologica* 19: 339-347.
- Papió, C. & L. Trabaud. 1991. Comparative study of the aerial structure of five shrubs of Mediterranean shrublands. *Forest Science* 37: 146-159.
- Parsons, A.J., A.D. Abrahams & J.R. Simanton. 1992. Microtopography and soil-surface materials on semi-arid piedmont hillslopes, southern Arizona. *Journal of Arid Environments* 22: 107-115.
- Pastor, J., J.D. Aber & C.A. McClaugherty. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65: 256-268.
- Perala, D.A. & D.H. Alban. 1982. Biomass, nutrient distribution and litterfall in *Populus*, *Pinus* and *Picea* stands on two different soils in Minnesota. *Plant and Soil* 64: 177-192.
- Pereira, I.P. & L.C. Gazarini. 1998. Comparação do potencial hídrico e da condutância estomática de *Cistus salvifolius* L., dentro e fora da influência da copa de *Quercus suber* L. *Actas do 4º Simposium Hispano-Portugués de Relaciones Hídricas en las Plantas*, Novembro de 1998, Murcia. pp. 142-145.
- Pereira, J.S., G. Beyschlag, O.L. Lange, W. Beyschlag & J.D. Tenhunen. 1987. Comparative phenology of four mediterranean shrub species growing in Portugal. In J.D. Tenhunen

- et al. (eds.). *Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. NATO ASI Series. Vol. G15. Springer-Verlag, Berlin. pp. 503-513.
- Poole, D.K., S.W. Roberts & P.C. Miller. 1981. Water utilization. In P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, NY. pp. 123-149.
- Portela, E. & A.L. Pires. 1995. Nutrient deposition and leaching by rainwater in low and intensively managed chestnut groves. *Proceedings of the Conference on Erosion and Land Degradation in the Mediterranean*. Universidade de Aveiro, 14-18 de Junho. pp. 307-317.
- Potter, C.S., H.L. Ragsdale & W.T. Swank. 1991. Atmospheric deposition and foliar leaching in a regenerating southern Appalachian forest canopy. *Journal of Ecology* 79: 97-115.
- Proksch, P., P.G. Gülz & H. Budzikiewicz. 1980. Further oxygenated compounds in the essential oil of *Cistus ladanifer* L. (Cistaceae). *Z. Naturforsch* 35 c: 529-532.
- Pugnaire, F.I. & F.S. Chapin, III. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species. *Ecology* 74: 124-129.
- Puigdefábregas, J. & F.I. Pugnaire. 1999. Plant survival in arid environments. In F. Pugnaire & F. Valladares (eds.). *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker, Inc., USA. pp. 381-405.
- Ralhan, P.K. & S.P. Singh. 1987. Dynamics of nutrients and leaf mass in central Himalayan forest trees and shrubs. *Ecology* 68: 1974-1983.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany* 89: 836-842.
- Rapp, M. & P. Lossaint. 1981. Some aspects of mineral cycling in the garrigue of southern France. In F. Di Castri, D.W. Goodall & R.L. Specht (eds.). *Mediterranean-Type Shrublands*. Ecosystems of the World 11. Elsevier Scientific, Amsterdam. pp. 289-301
- Rapp, M., I. Santa Regina, M. Rico & H.A. Gallego. 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in Mediterranean oak forests. *Forest Ecology and Management* 119: 39-49.
- Reich, P.B., M.B. Walters & D.C. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Reicosky, D.C., W.D. Kemper, G.W. Langdale, C.L. Douglas, Jr. & P.E. Rasmussen. 1995. Soil organic matter changes resulting from tillage and biomass production. *Journal of Soil and Water Conservation* 50: 253-261.
- Reis, R.M.M. & M.Z. Gonçalves, 1987. *Clima de Portugal, Fascículo XXXIV. Caracterização climática da região agrícola do Alentejo*. Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, Lisboa. 226 pp.
- Rice, K. J. & E.S. Nagy. 2000. Oak canopy effects on the distribution patterns of two annual grasses: the role of competition and soil nutrients. *American Journal of Botany* 87: 1699-1706
- Rivas-Martínez, S., D. Sánchez-Mata & M. Costa. 1999. North American Boreal and Western Temperate Forest Vegetation. *Itinera Geobotanica* 12: 5-316.
- Rivas-Martínez, S., M. Lousã, T.E. Díaz, F. Fernández-González & J.C. Costa. 1990. La vegetación del sur de Portugal (Sado, Alentejo y Algarve). *Itinera Geobotanica* 3: 5-126.
- Rodà, F., A. Avila & D. Bonilla. 1990. Precipitation, throughfall, soil solution and streamwater chemistry in a holm-oak (*Quercus ilex*) forest. *Journal of Hydrology*. 116: 167-183.

- Rodà, F., X. Mayor, S. Sabaté & V. Diego. 1999. Water and nutrient limitations to primary production. In F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia & J. Bellot (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies 137. Springer-Verlag, Berlin. pp. 183-194.
- Rodin, L.E. & N.I. Basilevic. 1968. World distribution of plant biomass. In F.E. Eckardt (ed.). *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level. Proceedings of the Copenhagen Symposium*. UNESCO, Belgium. pp. 45-52.
- Rosich, D., A. Castelló & V.R. Vallejo. 1989. Estudio del ciclo de la materia organica en un encinar continental de la Depression Central Catalana. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 173-177.
- Routhier, M.-C. & L. Lapointe. 2002. Impact of tree leaf phenology on growth rates and reproduction in the spring flowering species *Trillium erectum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 89: 500-502.
- Roy, S. 1996. Spatial variation of soil physico-chemical properties influenced by spatial and temporal variation of litter in a dry tropical forest floor. *Oecologia Montana* 5: 21-26.
- Rundel, P.W. & W.M. Jarrell. 1989. Water in the environment. In R.W. Pearcy, J. Ehleringer, H.A. Mooney & P.W. Rundel (eds.). *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall, London. pp. 29-56.
- Sabaté, S., C.A. Gracia & A. Sánchez. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162: 23-37.
- Sabaté, S., A. Sala & C.A. Gracia. 1995. Nutrient content in *Quercus ilex* canopies: seasonal and spatial variation within a catchment. *Plant and Soil* 168-169: 297-304.
- Santa Regina, I. 2000. Biomass estimation and nutrient pools in four *Quercus pyrenaica* in Sierra de Gata Mountains, Salamanca, Spain. *Forest Ecology and Management* 132: 127-141.
- Santa Regina, I. & J.F. Gallardo. 1989. Ciclos biogeoquímicos en bosques de la Sierra de Bejar (Provincia de Salamanca). *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 147-149.
- Santa Regina, I. & T. Tarazona. 2000. Nutrient return to the soil through litterfall and throughfall under beech and pine stands of Sierra de la Demanda, Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 239-252.
- Scarascia-Mugnozza, G. H. Oswald, P. Piussi & K. Radoglou. 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132: 97-109.
- SCE. 1976. *Carta Militar de Portugal. Série M 888, Folha 459. Valverde – Évora, 1:25 000* (formato digital). Serviços Cartográfico do Exército, Lisboa.
- Schlesinger, W.H. & D.S. Gill. 1980. Biomass, production, and changes in the availability of light, water, and nutrients during the development of pure stands of the chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*, after fire. *Ecology* 61: 781-789.
- Schlesinger, W.H. & M.M. Hasey, 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology* 62:762-774.
- Schlesinger, W.E. & A.M. Pilmanis. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry* 42: 169-187.
- Schlesinger, W.H., J.A. Raikes, A.E. Hartley & A.E. Cross. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 72: 364-374.

- Seeber, M.C. 1984. *Bestandesstruktur, mikroklima und energiehaushalt alpiner Graslandökosysteme zwischen 1500 und 2500 mmH*. Doctor Dissertation. Leopold-Franzens Universität, Innsbruck. 273 pp.
- Seiler, J. & E. & Matzner. 1995. Spatial variability of throughfall chemistry and selected soil properties as influenced by stem distance in a mature Norway spruce (*Picea abies*, Karst.) stand. *Plant and Soil* 176: 139-147.
- Sequeira, E.M. 1988. Esboço de caracterização ecológica do Alentejo. Estações ecológicas e seus riscos de desertificação. *I Jornadas sobre a problemática da desertificação no Alentejo*, Évora, Outubro de 1988. Comissão de Coordenação da Região Alentejo. 19 pp. (Mimeografado).
- Serrasolsas, I., A. Ferran & V.R. Vallejo. 1989. Reconstrucción de los horizontes organicos tras el incendio en la garriga del macizo de Garraf (Barcelona). *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* 3: 107-110.
- Sharp, R.E. & W.J. Davies. 1989. Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. In H.G. Jones, T.J. Flowers & M.B. Jones (eds.). *Plants Under Stress*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 71-93.
- Shaver, G.R. 1981. Mineral nutrient and non-structural carbon utilization. In P.C. Miller (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, NY. pp. 237-257.
- Silva, I.C. & H.G. Rodríguez. 2001. Interception loss, throughfall and stemflow chemistry in pine and oak forests in northeastern Mexico. *Tree Physiology* 21: 1009-1013.
- Simões, M.P., M. Madeira & L. Gazarini. 2001. Efeitos potenciais de arbustos do género *Cistus* L. na recuperação de solos. *Revista de Ciências Agrárias* 3-4: 347-360.
- Simões, M.P., M. Madeira & L. Gazarini. Dinâmica da decomposição e da libertação de nutrientes da folhada de *Cistus salvifolius* L. e *Cistus ladanifer* L. *Revista de Ciências Agrárias* (em publicação).
- Sokal, R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 3rd ed. W.H. Freeman and Co., NY. 887 pp.
- Spears, J.D.H., K. Lajtha, B.A. Caldwell, S.B. Pennington & K. Vanderbilt. 2001. Species effects of *Ceanothus velutinus* versus *Pseudotsuga menziesii*, Douglas-fir, on soil phosphorus and nitrogen properties in the Oregon cascades. *Forest Ecology and Management* 149: 205-216.
- Spiecker, H. 1995. Growth dynamics in a changing environment – long-term observations. *Plant and Soil* 168-169: 555-561.
- Sprent, P. 1993. *Applied nonparametric statistical methods*. 2nd ed. Chapman & Hall, London.
- SROA. 1969. *Carta dos Solos de Portugal. Folha 40-A, Évora*. 1:50 000. Serviço de Reconhecimento e de Ordenamento Agrário, Lisboa.
- Stanley, W.G. & F. Montagnini. 1999. Biomass and nutrient accumulation in pure and mixed plantations of indigenous tree species grown on poor soils in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 113: 91-103.
- Stephanou, M. & Y. Manetas. 1997. The effects of seasons, exposure, enhanced UV-B radiation, and water stress on leaf epicuticular and internal UV-B absorbing capacity of *Cistus creticus*: a Mediterranean field study. *Journal of Experimental Botany* 48: 1977-1985.
- Takahashi, T., A. Minami, Y. Asano & T. Kobayashi. 1999. Comparison of organic matter dynamics in soil between Japanese Cedar (*Cryptomeria japonica*) forest and adjacent

- Japanese Red Pine (*Pinus densiflora*) forest established on flatland. *Journal of Forest Research* 4: 299-302.
- Tamm, C.O. 1995. Towards an understanding of the relations between tree nutrition, nutrient cycling and environment. *Plant and Soil* 168-169: 21-27.
- Tanner, E.V.J. 1980. Litterfall in montane rainforest of Jamaica and its relation to climate. *Journal of Ecology* 68: 833-848.
- Tappeiner, U. 1985. *Bestandesstruktur, mikroklima und energiehaushalt einer naturnahen almweide und begrünten schipistenplanung im gasteiner tal (home tauern)*. Doctor Dissertation. Leopold-Franzens Universität, Innsbruck. pp. 234. (Mimeografado).
- Tappeiner, U. & A. Cernusca. 1989. Canopy structure and light climate of different alpine plant communities: analysis by means of a model. *Theoretical and Applied Climatology* 40: 81-92.
- Tappeiner, U. & A. Cernusca. 1996. Microclimate and fluxes of water vapour, sensible heat and carbon dioxide in structurally differing subalpine plant communities in the Central Caucasus. *Plant, Cell and Environment* 19: 403-417.
- Tappeiner, U. & A. Cernusca. 1998. Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing plant communities in the Central Caucasus. *Ecological Modelling* 113: 201-223.
- Taylor, B.R., D. Parkinson & W.F.J. Parsons. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology* 70: 97-104.
- Telhada, A.E.L.B.M. 1988. *Estudo da Bio-Ecologia de Cistus ladanifer L. (Esteira) – sua Importância em Portugal*. Dissertação apresentada para prestação de provas para Investigador Auxiliar. Universidade Técnica de Lisboa. Estação Florestal Nacional. Instituto Nacional de Investigação Agrária., Lisboa. 275 pp. (Mimeografado).
- Thimonier, A. 1998. Measurement of atmospheric deposition under forest canopies: some recommendations for equipment and sampling design. *Environmental Monitoring and Assessment* 52: 353-387.
- Trémolières, M., A. Schnitzler, J.M. Sánchez-Pérez, D. Schmitt. 1999. Changes in foliar nutrient content and resorption in *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus minor* Mill. and *Clematis vitalba* L. after prevention of floods. *Annals of Forest Science* 56: 641-650.
- Tukey, H.B., Jr. 1970. The leaching of substances from plants. *Annual Review of Plant Physiology* 21: 305-324.
- Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burger, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Weeb. 1968. *Flora Europaea*. Vol. 2. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 455 pp.
- Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burger, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Weeb. 1972. *Flora Europaea*. Vol. 3. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 385 pp.
- Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burger, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Weeb. 1976. *Flora Europaea*. Vol. 4. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 505 pp.
- Tutin, T.G., V.H. Heywood, N.A. Burger, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Weeb. 1980. *Flora Europaea*. Vol. 5. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 452 pp.
- Tutin, T.G., N.A. Burger, A.O. Chater, J.R. Edmondson, V.H. Heywood, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters & D.A. Weeb. 1993. *Flora Europaea*. Vol. 1. 2nd ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 581pp.
- Ugolini, F.C., R. Minden, H. Dawson & J. Zachara. 1977. An example of soil processes in the *Abies amabilis* zone of Central Cascades, Washington. *Soil Science* 124: 291-302.
- Van Breemen, N. 1995. Nutrient cycling strategies. *Plant and Soil* 168-169: 321-326.

- Van Breemen, N. & A.C. Finzi. 1998. Plant-soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications. *Biogeochemistry* 42: 1-19.
- Van Breemen, N., P.A. Burrough, E.J. Velthorst, H.F. Van Dobben, T. de Wit, T.B. Ridder & H.F.R. Reijnders. 1982. Soil acidification from atmospheric ammonium sulphate in forest canopy throughfall. *Nature* 299: 548-550.
- Van Soest, P. J. & J. B. Robertson. 1985. *Analysis of forages and fibrous foods*. A laboratory manual for animal science 613. Cornell University Press. Ithaca.
- Van Wesemael, B. 1993. Litter decomposition and nutrient distribution in humus profiles in some Mediterranean forests in southern Tuscany. *Forest Ecology and Management* 57: 99-114.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119: 553-572.
- Vitousek, P.M. & D.R. Turner. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 75: 418-429.
- Vogt, K.A., D.J. Vogt, H. Asbjornsen & R.A. Dahlgren. 1995. Roots, nutrients and their relationship to spatial patterns. *Plant and Soil* 168-169: 113-123.
- Watanabe, F.S. & S.R. Olsen. 1965. Test of an ascorbic acid method for determining phosphorous in water and NaHCO₃ extracts from soil. *Soil Society of America Proceedings* 29: 677-678.
- Webb, W.L., W.K. Lauenroth, S.R. Szarek & R.S. Kinerson. 1983. Primary production and abiotic controls in forests, grasslands, and desert ecosystems in the United States. *Ecology* 64: 134-151.
- Weinig, C. 2000. Limits to adaptive plasticity: temperature and photoperiod influence shade-avoidance responses. *American Journal of Botany* 187: 1660-1668.
- Werner, C., O. Correia & W. Beyschlag. 1999. Two different strategies in Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* 20: 15-23.
- Werner, C., R.J. Ryell, O. Correia & W. Beyschlag. 2001. Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. *Acta Oecologica* 22: 129-138.
- Whitehead, D., J.C. Grace & M.J.S. Godfrey. 1990. Architectural distribution of foliage in individual *Pinus radiata* D. Don crowns and the effects of clumping on radiation interception. *Tree Physiology* 7: 135-155.
- Whitford, W.G., J. Anderson & P.M. Rice. 1997. Stemflow contribution to the 'fertile island' effect in creosotebush, *Larrea tridentata*. *Journal of Arid Environments* 35: 451-457.
- Wise, D. H. & M. Schaefer. 1994. Decomposition of leaf litter in a mull beech forest: comparison between canopy and herbaceous species. *Pedobiologia* 38: 269-288.
- Yarie, J. 1980. The role of understory vegetation in the nutrient cycle of forested ecosystems in the Mountain Hemlock Biogeoclimatic zone. *Ecology* 61: 1498-1514.
- Young, A. 1997. *Agroforestry for Soil Management*. 2nd ed. CAB Int., N.Y. 320 pp.
- Zeller, V., R.D. Bardgett & U. Tappeiner. 2001. Site and management effects on soil microbial properties of subalpine meadows: a study of land abandonment along a north-south gradient in the European Alps. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 639-649.
- Zeller, V., M. Bahn, M. Aichner & U. Tappeiner. 2000. Impact of land-use change on nitrogen mineralization in subalpine grasslands in the Southern Alps. *Biology and Fertility of Soils* 31: 441-448.

ANEXO

Estimativa da área foliar a partir das medidas lineares do limbo

De forma a poder estimar a área das folhas monitorizadas no estudo da fenologia foliar, procedeu-se ao ajustamento de um modelo de regressão linear, a partir das áreas, comprimentos e larguras medidos nas folhas que foram colhidas para o efeito.

Considerando que a forma do limbo das folhas se aproxima de uma elipse, testou-se a adequação dos modelos seguintes: (1) $A = kC$; (2) $A = kL$; (3) $A = kC^2$; (4) $A = kL^2$; (5) $A = kCL$; (6) $A = kC^2L$; (7) $A = kCL^2$; (8) $A = kC^2L^2$; (9) $A = k [(C/2) \times (L/2)] \times 3,14$; (10) $A = k [(C/2) \times (L/2)] \times (4/3 \times 3,14)$, em que A representa a área, C o comprimento e L a largura.

Todos os modelos foram testados pelo método dos mínimos quadrados, tendo-se seleccionado o modelo (5), por ter sido o que apresentou melhor ajustamento ($R^2=0,99$, $P<0,001$, em ambas as espécies).

As áreas foliares foram, assim, estimadas através das expressões:

$$A = 0,749592CL \quad \text{para o } C. \text{ salviifolius}$$

e

$$A = 0,666979CL \quad \text{para o } C. \text{ ladanifer}$$

