

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA



**Bases para a compreensão da ecologia da *secura* em *Quercus suber* L.
- Relações hídricas e repartição do carbono.**

Doutoramento no ramo de Ciências do Ambiente

Carla Maria Matos Nóbrega

Orientador: Doutor Tomaz Jorge da Silva Moreira

Co-orientador: Doutora Maria Manuela Coelho Cabral Ferreira Chaves

Esta tese não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

**ÉVORA
2007**

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA



Bases para a compreensão da ecologia da secura em *Quercus suber* L.

- Relações hídricas e repartição do carbono.

Doutoramento no ramo de Ciências do Ambiente

Carla Maria Matos Nóbrega



163 647

Orientador: Doutor Tomaz Jorge da Silva Moreira

Co-orientador: Doutora Maria Manuela Coelho Cabral Ferreira Chaves

Esta tese não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

ÉVORA
2007

Os capítulos 5 e 7 deste trabalho fazem parte do Projecto CORKSORB L-0029:

- "Desenvolvimento de polímeros superabsorventes para a florestação e combate à desertificação", financiado pela Agência de Inovação, s.a.



RESUMO

Bases para a compreensão da ecologia da secura em *Quercus suber* L.: Relações hídricas e repartição do carbono

As relações hídricas, o crescimento e a biomassa da parte aérea e radicular foram determinadas em plantas jovens de *Quercus suber* L., regadas e em stresse hídrico que cresceram em mini-rizotrófos, com e sem poliacrilato de sódio reticulado, e em vasos, em estufa, e transplantadas para uma parcela onde se aplicou poliacrilato de sódio reticulado e não reticulado, localizada na Herdade do Monte Fava, na região Sudoeste (SW) de Portugal Continental, a cerca de 154 km a Sul de Lisboa. A translocação e repartição do carbono recém-fotoassimilado no final da Primavera foi determinada em plantas jovens de *Q. suber* L., regadas que cresceram em contentores ao ar livre na Tapada Nacional das Necessidades, em Lisboa. Mais de 40% do ^{14}C total recuperado nas plantas permaneceu nas folhas marcadas. Porém, as folhas marcadas do topo retiveram mais ^{14}C (65% do total) do que as folhas marcadas inferiores (49%) e médias (44%). As folhas não marcadas e os ramos correspondentes apresentaram a menor força *sink*, tendo acumulado 0 a 3% do ^{14}C total recuperado nas plantas, independentemente da posição das folhas marcadas. As porções dos ramos respeitantes às folhas marcadas acumularam de 11 a 20% do ^{14}C total recuperado nas plantas, constituindo *sinks* apreciáveis.

As raízes exibiram a maior força *sink* para o ^{14}C total recuperado nas plantas. Porém, a posição das folhas marcadas afectou a repartição do carbono recém-assimilado para as raízes. As raízes de sobreiros com as folhas inferiores marcadas acumularam 36% dos quais 21% foram repartidos para as raízes mais profundas. As raízes das plantas com as folhas médias marcadas acumularam 27%, dos quais 12% se concentraram na parte superior do sistema radicular. Nas plantas em que as folhas marcadas foram as do topo, as raízes acumularam apenas 16%. Os resultados demonstram que no final da Primavera, quando o surto anual de expansão foliar está no seu final, a maior *sink* para o carbono recém-assimilado são as raízes e as folhas basais são as principais exportadoras de carbono assimilado.

Palavras-chave: *Quercus suber* L., stresse hídrico, polímeros superabsorventes, relações hídricas, $\delta^{13}\text{C}$, crescimento, biomassa, análise foliar, carbono-14, translocação, repartição.

ABSTRACT

Water relations and carbon partitioning as a basis for understanding drought ecology of *Quercus suber* L.

Water relations, growth and biomass were determined in young *Quercus suber* L. seedlings. These plants were grown in a greenhouse under well-watered and moderate and severe water deficit conditions. The seedlings were also grown with cross linked sodium polyacrylate in minirhizotrons. In the field, the seedlings were grown with sodium polyacrylates (cross linked and not cross linked). Allocation patterns of recently assimilated carbon by *Quercus suber* L. seedlings were evaluated in late spring. $^{14}\text{CO}_2$ was separately assimilated by lower, middle and top leaves.

More than 40 % of the ^{14}C recovered by the plants remained in the labeled leaves. However, top labeled leaves retained more ^{14}C (65 % of the total) than lower (49 %) or middle (44 %) ones. Both unlabeled leaves and their branches presented the least sink strength and accumulated from 0 to 3 % of the total ^{14}C recovered by the plants, regardless of the labeled leaves position. Branches of the labeled leaves accumulated 11 to 20 % of the total ^{14}C recovered by the plants. These branches were appreciable sinks.

Roots displayed the greatest sink strength for the total ^{14}C recovered by the plants. However, labeled leaves position affected the amount of ^{14}C allocated to the root system. Roots of cork oak plants with lower labeled leaves accumulated 36 % being 21 % allocated to the deeper roots. In plants with middle labeled leaves, roots accumulated 27 %, being 12 % were at the superior zone of the root system. Roots only accumulated 16 % in plants with top labeled leaves. Our results showed that root system was the major sink for recently assimilated carbon in late spring, when the growth flush of new shoots was over. Basal leaves were the main exporters of assimilated carbon.

Key words: *Quercus suber* L., water stress, super absorbent polymers, water relations, $\delta^{13}\text{C}$, carbon-14, growth, biomass, foliar analysis, allocation.

ÍNDICE

	Página
RESUMO	iii
ABSTRACT	v
LISTA DE ABREVIATURAS, SÍMBOLOS E UNIDADES	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xiii
LISTA DE ANEXOS	
1. INTRODUÇÃO	1
2. ESTADO ACTUAL DOS CONHECIMENTOS	
2.1. Introdução	
2.2.	
2.3.	
3. MATERIAL E MÉTODOS	
3.1. Material vegetal	16
3.2. Métodos	16
3.2.1. Relações hídricas	16
3.2.1.1. Potencial hídrico foliar	17
3.2.1.2. Teor relativo em água	20
3.2.1.3. Potencial hídrico do solo	22
3.2.2. Teor de água do solo	
3.3. Condutância estomática	23
3.4. Crescimento	
3.4.1. Acumulação de matéria seca	
3.4.2. Área foliar	
3.4.3. Parâmetros do crescimento	
3.5. Determinação de metabolitos	
3.6. Composição isotópica do carbono foliar	
3.7. Análise foliar	
3.8. Análises do solo	
3.9. Análise estatística dos dados	

4. EFEITOS DO STRESSE HÍDRICO MODERADO E SEVERO EM SOBREIROS EM ESTUFA

- 4.1. Introdução
- 4.2. Material vegetal e condições experimentais
- 4.3 Resultados
- 4.4 Discussão
- 4.5. Conclusões

5. APLICAÇÃO DE POLIACRILATO DE SÓDIO RETICULADO EM SOBREIROS DESENVOLVIDOS EM MINI-RIZOTRÔES E EM ESTUFA

- 5.1. Introdução
- 5.2. Material vegetal e condições experimentais
- 5.3 Resultados
- 5.4 Discussão
- 5.5. Conclusões

6. TRANSLOCAÇÃO E REPARTIÇÃO DO CARBONO RECÉM-ASSIMILADO

- 6.1. Introdução
- 6.2. Material vegetal e condições experimentais
- 6.3 Resultados
- 6.4 Discussão
- 6.5. Conclusões

7. APLICAÇÃO DE POLÍMEROS SUPERABSORVENTES EM SOBREIROS NO CAMPO

- 7.1. Introdução
- 7.2. Caracterização da parcela experimental
- 7.3. Material vegetal e condições experimentais
- 7.4. Resultados
- 7.5. Discussão
- 7.6. Conclusões

8. CONCLUSÕES GERAIS

BIBLIOGRAFIA

ANEXOS

1. INTRODUÇÃO

Quando se pretende estudar a sustentabilidade dos sistemas agro-florestais do Sul do País, onde predomina o sobreiro, visando a elaboração de modelos de gestão, é fundamental o conhecimento da influência da secura do solo e da atmosfera, na sobrevivência e produtividade das plantas, bem como dos mecanismos de adaptação do sobreiro à secura.

Aqueles sistemas encontram-se em regiões ecológicas caracterizadas por longos verões quentes, mas secos e com forte insolação, invernos frios e pouco chuvosos, solos com fraco poder de retenção de água e baixa fertilidade. Acrescente-se que o Programa de Acção Nacional elaborado para a Convenção das Nações Unidas de Combate à Desertificação sugere o desenvolvimento de estudos nestes sistemas, com vista à sua conservação (Organização Nacional Para Aplicação da CCD 1987).

As plantas resistem à secura do solo e da atmosfera desenvolvendo estratégias que lhes permitem evitar ou tolerar a falta de água (Larcher 1995) e que são favoráveis ao desenrolar dos processos vitais. O desenvolvimento de sistemas radiculares extensos e profundos constitui um dos processos de adaptação à falta de água das espécies de climas mediterrânicos (David 2000), onde o sobreiro está incluído, permitindo uma melhor captação da água disponível no solo.

Outro dos mecanismos consiste no fecho dos estomas a meio do dia, durante o Verão, reduzindo as trocas gasosas de vapor de água e de CO₂, já detectado no sobreiro por Lösch *et al.* (1982) e Tenhunen *et al.* (1984), cujas folhas se mantêm fisiologicamente activas durante todo o ano, embora a níveis variáveis consoante a estação do ano. No entanto, existem ainda mecanismos mais subtis, como por exemplo, o ajustamento osmótico que impede a desidratação e lesão dos tecidos,

mantendo a integridade fisiológica das folhas (Morgan 1984), que foi estudado no sobreiro em condições de secura.

Os condicionadores do solo produzidos pela indústria química têm sido utilizados, desde há muito tempo, em agricultura, com o objectivo de melhorar a estrutura dos solos. Dentro deste grupo de compostos apareceram, mais tarde, os polímeros superabsorventes para retenção de água no solo, ou hidrogéis, desenvolvidos nos Estados Unidos e no Japão (Masuda 1983). A versatilidade estrutural destes compostos, expressa pelas diferentes capacidades de absorção e retenção de água (Stevens 1999), torna-os adequados a diversos tipos de solos, de espécies vegetais e de condições climáticas, incluindo regiões com securas temporárias que inibem o crescimento das plantas (Johnson 1984). Por exemplo, estudos feitos no Egipto (El-Amir *et al.* 1992) e em Israel (Silberbush *et al.* 1993) demonstraram que a aplicação de "Acryhop" e "Agrosoak" em solos arenosos, aumentou a eficiência de uso da água de plantas de milho e de couve cultivadas nessas condições. Um estudo feito em Espanha por Savé *et al.* (1995) usando hidrogéis na transplantação de pinheiro manso sugere que esta técnica pode melhorar o sucesso da reflorestação em regiões semi-áridas.

O presente trabalho envolveu o estudo das relações hídricas e da repartição do carbono por componente da biomassa de plantas jovens de *Quercus suber* L., em condições de secura controlada em estufa e no campo, e a avaliação do efeito de polímeros superabsorventes para a retenção de água no solo, concretamente poliacrilato de sódio e poliacrilato de sódio reticulado nas relações solo-água-sobreiro.

6. TRANSLOCAÇÃO E REPARTIÇÃO DO CARBONO RECÉM-ASSIMILADO

6.1. Introdução

A repartição do carbono recém assimilado pelas folhas está relacionada com o padrão de crescimento exibido pelas plantas. Tal relação foi estudada em *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Webb 1977), *Quercus alba* L. (McLaughlin & McConathy 1979) e em choupos (Isebrands and Nelson 1983; Dickson 1991; Friend *et al.* 1991; Horwath *et al.* 1994), *Quercus rubra* L. (Dickson *et al.* 1990; Dickson 1991). Porém, tais estudos ainda não foram feitos para a maioria das espécies florestais (Dickson *et al.* 1990), incluindo a *Quercus suber* L., uma árvore florestal esclerófila sempre verde da Europa Mediterrânea que produz a cortiça.

Em povoamentos naturais, os sobreiros exibem o principal surto anual de crescimento dos novos lançamentos (expansão da folha e extensão dos entrenós), durante um curto período na primavera (Pereira *et al.* 1987) e as novas folhas assimilam carbono, produzindo fotoassimilados correntes. O carbono disponível exportado pelas folhas *source* será utilizado pelas plantas para crescimento, manutenção e armazenamento. Por isso, é importante quantificar os assimilados produzidos e exportados pelas folhas *source*, bem como os pedidos sazonais das várias *sinks* de carbono na *Q. suber*, incluindo a formação da cortiça.

No presente trabalho, avaliámos o padrão de repartição do carbono recém assimilado pelas folhas de plantas de sobreiro, no final da primavera. O principal objectivo foi determinar o efeito da posição das folhas, na repartição do carbono recém assimilado pela planta inteira, seguindo o método de marcação com $^{14}\text{CO}_2$.

6.2. Material vegetal e condições experimentais

As plantas cresceram a partir de bolotas colhidas nos povoamentos de *Quercus suber* L., em Avis, no centro-este de Portugal. As sementes germinaram no viveiro da ex-Direcção Geral de Florestas. As plantas foram subsequentemente transplantadas para sacos de polietileno preto contendo uma mistura (2:1) de solo derivado de xisto argiloso e areia fina. O tamanho do saco e a mistura eram adequados para o crescimento e desenvolvimento das plantas, antes e durante a experiência. Mais tarde, as plantas foram transferidas para a Estação Florestal Nacional, na Tapada Nacional das Necessidades, em Lisboa. As plantas cresceram ao ar livre e foram regadas com água da torneira. As plantas consistiam de um caule lenhoso dominante com 4 a 15 ramos lenhosos laterais e 146 a 584 folhas, dispostas nos ramos e no caule e sem cortiça visível. Foram utilizadas plantas de sobreiro com 6 anos e na mesma fase de desenvolvimento fenológico. Tais plantas foram marcadas com $^{14}\text{CO}_2$ no final da primavera, quando o crescimento dos novos lançamentos tinha terminado.

O dióxido de carbono marcado ($^{14}\text{CO}_2$) foi produzido seguindo o método de Fernandez descrito por Chaves (1986), em que 0.9 ml de bicarbonato marcado de sódio ($\text{Na H}^{14}\text{CO}_3$), possuindo uma actividade específica de $2.00 \text{ GBq.mmol}^{-1}$ e uma concentração radioactiva de 74 MBq.ml^{-1} foram pipetados para um frasco tipo antibiótico, o qual foi capsulado. 5 ml de ácido láctico 2N foram injectados através da rolha de borracha na tampa do frasco. O $^{14}\text{CO}_2$ produzido no interior do frasco foi transferido para um saco de borracha estanque aos gases (Prolabo nº 1902) com um volume total de 2 litros. Através de uma seringa equipada com uma válvula de 2 vias, ar sem CO_2 (obtido por passagem de ar atmosférico/ambiente através de cal sodada) foi borbilhado na mistura líquida existente no interior do frasco. Depois de ter sido recolhido o volume necessário de ar marcado, o saco foi fechado. Seguindo este método, foram produzidos 1,8 litros de ar marcado com $^{14}\text{CO}_2$ com uma actividade

total de 67 MBq. Este volume de ar radioactivo foi usado para marcar 12 plantas. Um volume de 150 ml de ar marcado com $^{14}\text{CO}_2$ com uma actividade específica de 5.6 MBq foi fornecido a cada planta de sobreiro.

Em média, 12 folhas de um ramo inferior (I), médio (M) e do topo (T), (um ramo por planta) foram expostas a uma atmosfera com 5.6 MBq de $^{14}\text{CO}_2$ durante 60 minutos, tendo sido previamente encerradas num saco de polietileno transparente, com as dimensões de 18 x 25 cm, equipado com um sistema de fecho. À volta do ramo, o sistema de fecho foi reforçado com plasticina, para evitar a fuga de ar. Como o pecíolo da folha de *Q. suber* é demasiado pequeno, o saco de polietileno transparente foi colocado num ramo e não numa folha. Um volume de 150 ml do ar do saco foi injectado em cada saco de polietileno transparente. O pequeno orifício em cada saco causado pela agulha hipodérmica foi rapidamente selado com fita adesiva transparente.

Foi feito um esquema de cada planta inteira a marcar e a posição das folhas marcadas foi numerada a partir da base do caule. Cada posição de marcação foi repetida 4 vezes. As folhas foram marcadas com a sua orientação natural, no final da primavera, num dia sem nuvens (31 de Maio), das 12.00 às 13.00 horas, sob iluminação natural. A densidade de fluxo de fotões fotossinteticamente activos (PPFD) foi de $1850 \text{ mmol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$, medida com um sensor quantum LI-190S acoplado a um medidor LI-170 (ambos da LI-COR Inc., Nebraska), ao nível das folhas marcadas, segundo a sua orientação natural, fora do saco de polietileno transparente. A temperatura do ar foi de 24.5 °C durante o período de marcação.

Após o período de assimilação de 60 minutos, o ar marcado com $^{14}\text{CO}_2$ que ficou no interior dos sacos, foi injectado para um frasco contendo cal sodada, através de uma seringa estanque ao ar equipada com uma válvula de 2 vias e uma agulha hipodérmica.

Imediatamente após terem sido removidos os sacos, 12 discos foliares, cada um com uma área de 1 cm² foram colhidos das folhas marcadas, para estimar a assimilação inicial de ¹⁴CO₂. Não se determinou a radioactividade respiratória.

As plantas permaneceram 7 dias no local de marcação, para a translocação e repartição do carbono marcado (¹⁴C) e depois foram colhidas. Na colheita, cada planta inteira foi dividida em 10 componentes: folhas marcadas (LL), folhas não marcadas (UL), ramos das folhas marcadas (BLL), ramos das folhas não marcadas (BUL), caule basal (BS), médio (MS) e superior (SS) e sistema radicial inferior ou profundo (DRS), médio (MRS) e superior (SRS). Entre a marcação e a colheita das plantas, observámos que em algumas plantas, caíram folhas não marcadas, o que poderá, eventualmente, alterar os padrões de translocação, por alterar as relações *source-sink*.

Os discos foliares e cada componente da biomassa das plantas foram preparados para determinar a actividade específica do ¹⁴C, por espectrometria de cintilação líquida após digestão nítrica com HNO₃ a 35 %. A eficiência de contagem de cada amostra de sobreiro foi determinada pelo método do padrão externo. O background foi determinado por contagem de amostras de uma planta de sobreiro não marcada. Todo o material vegetal foi seco em estufa a 110 °C, durante pelo menos 24 horas, pesado e moído. Em média, o peso seco dos discos foliares foi de 16 ± 6 mg (média ± desvio padrão). O peso seco de cada folha inteira foi inferior a 100 mg. O peso seco de cada componente da planta foi expresso em percentagem do peso seco total da planta (Figs 1, 2 a, 2 a, 2 a).

A actividade específica do ¹⁴C (Bq g⁻¹ peso seco) de cada amostra de sobreiro foi calculada, dividindo a diferença entre, a contagem da amostra do registo (cpmg⁻¹ peso seco) e o background, pela eficiência da amostra (%).

O valor esperado da actividade total do ¹⁴C incorporado em cada planta, no fim do período de 60 minutos de assimilação de ¹⁴CO₂ foi estimado como o produto do ¹⁴C de cada disco foliar (expresso com base no peso seco) e o peso seco

das respectivas folhas marcadas. A actividade do ^{14}C recuperado por 2 das 4 plantas com folhas médias marcadas após 7 dias de translocação foi calculada como percentagem do valor esperado do ^{14}C total incorporado em cada uma daquelas plantas após 60 minutos de assimilação de $^{14}\text{CO}_2$. O ^{14}C total recuperado pela planta inteira é o somatório do ^{14}C recuperado em todas as componentes da biomassa.

O ^{14}C retido por cada componente da biomassa das plantas de sobreiro após o período de translocação de 7 dias foi calculado:

-a) em percentagem do ^{14}C total recuperado pela planta inteira (e. g. ^{14}C total nas folhas não marcadas / ^{14}C total da planta inteira (Figs 1, 2 b, 3 b, 4 b), o que permite avaliar a força *sink* de cada componente, dado que o peso seco da componente entra no cálculo da radioactividade incorporada por essa componente (Chaves 1986);

-b) por unidade de peso seco utilizado na determinação do ^{14}C (Bq g^{-1} peso seco) ou actividade específica (Figs 2 c, 3 c, 4 c);

-c) em percentagem do ^{14}C retido pelas folhas marcadas (Figs 2 d, 3 d, 4 d), o que permite detectar eventuais erros na absorção de $^{14}\text{CO}_2$ pelas folhas marcadas (Toda 1982);

-d) como actividade específica relativa (Figs 2 e, 2 e, 2 e), RSA, como foi definida por Mor & Halevy (1979), o que permite quantificar de forma relativa, a actividade *sink*, isto é, a capacidade específica de cada componente em atrair assimilados por unidade de peso seco (Chaves 1986).

O padrão de repartição do ^{14}C a partir de folhas marcadas inferiores (Fig.2), médias (Fig.3) e do topo (Fig.4), foi estimado de acordo com o esquema de cada planta inteira marcada, previamente feito. Para a análise estatística, cada componente das plantas foi agrupada em 3 partes: - inferior (I), média (M) e superior (S), excluindo a zona de marcação, ou seja, as folhas marcadas e os respectivos ramos.

* Não foi possível estimar a quantidade de $^{14}\text{CO}_2$ assimilado inicialmente por todas as plantas, porque se partiram os frascos de vidro que continham os discos foliares das outras duas plantas e das plantas com folhas inferiores e do topo marcadas.

O efeito da posição das folhas na repartição do ^{14}C por cada componente da biomassa das plantas foi analisado com um modelo de regressão múltipla. O teste t (Student) foi usado para comparar as médias. As probabilidades inferiores a 0.05 ($P < 0.05$) foram consideradas significativas e as probabilidades menores que 0.01 ($P < 0.01$) altamente significativas. A análise estatística foi feita para cada uma das formas pela qual a actividade do ^{14}C recuperado por cada planta foi calculada. Os dados em percentagem foram previamente transformados por uma função logística. Os resultados apresentados nas figuras 1 a 4, não estão transformados. O peso seco e a eficiência de contagem de cada componente da planta foram analisados de modo similar.

A eficiência de contagem das folhas, ramos, caule e sistema radicular das plantas de sobreiro foi superior a 90 %. A eficiência de contagem das folhas do topo e inferiores marcadas foi significativamente diferente ($P < 0.01$) da das folhas médias marcadas, mas não diferem significativamente entre si. Não há diferenças significativas na eficiência de contagem das outras componentes das plantas.

6.3. Resultados

No final da primavera, 2 das 4 plantas de sobreiro com folhas médias marcadas fixaram 77 ± 25 % (média \pm erro padrão) dos 5.6 MBq de $^{14}\text{CO}_2$ fornecidos durante 60 minutos; os restantes 23 % foram provavelmente perdidos através da respiração das plantas. Nas folhas marcadas médias destas plantas foram detectados 37 ± 9 % do $^{14}\text{CO}_2$ assimilado inicialmente e nos seus ramos cerca de 22 ± 5 %. A percentagem mais pequena de carbono marcado foi detectada nas folhas não marcadas (1.2 ± 0.3 %), nos respectivos ramos (0.3 ± 0.01 %) e nos caules (3 ± 0.5 %). No sistema radicular daquelas plantas foram encontrados (14 ± 5 %), localizando-se 10 ± 3 % na zona superior e 2.0 ± 0.5 % nas zonas inferior

e média do sistema radicular. Os resultados expressos em percentagem do $^{14}\text{CO}_2$ fornecido durante 60-min, embora incompletos e muito limitados sugerem que 2 das 4 plantas de sobreiro com folhas médias marcadas* fixaram uma quantidade apreciável de carbono. Resultados similares foram encontrados em clones de *Populus trichocarpa* X *P. deltoides* com 2 anos, quando as folhas dos ramos laterais na parte média da copa foram marcados com $^{14}\text{CO}_2$ (Friend *et al.* 1991). Como não temos os resultados do $^{14}\text{CO}_2$ incorporado inicialmente por todas as plantas de sobreiro, não podemos saber se a posição das folhas marcadas afectou a quantidade de carbono assimilado e recuperado inicialmente pelas plantas.

Mais de 40 % do ^{14}C total recuperado pelas plantas permaneceu nas folhas marcadas (LL), 7 dias após a assimilação de $^{14}\text{CO}_2$ (Fig. 1). Porém, a percentagem de ^{14}C retido nas folhas marcadas do topo (65 %, Fig. 1.c) foi significativamente diferente da das folhas marcadas inferiores (49, Fig. 1.a), e médias (44 %, Fig. 1 b), as quais não diferem significativamente entre si. As folhas não marcadas (UL), os respectivos ramos (BUL) e os caules (BS, MS, SS) apresentaram a menor força *sink* para o carbono disponível (Fig. 1). Estas componentes retiveram 0 a 3 % do ^{14}C total recuperado pelas plantas, independentemente da posição da folhas marcadas (Fig. 1). Os ramos das folhas marcadas (BLL) acumularam 11 a 20 % do ^{14}C total recuperado pelas plantas (Fig. 1). Estes ramos foram *sinks* apreciáveis. Porém, a percentagem de ^{14}C acumulado nos ramos das folhas médias marcadas (BMLL = 20 %, Fig. 1.b) foi significativamente diferente da dos ramos das folhas marcadas inferiores e do topo, as quais não diferem significativamente entre si. A maior percentagem de ^{14}C nos ramos das folhas médias marcadas resultou de um ramo anormalmente grande (12.3 gramas de peso seco), pertencente a uma das 4 plantas com folhas médias marcadas, o que causou uma acumulação muito elevada de ^{14}C naquele ramo (39 %). As raízes (DRS, MRS, SRS) exibiram a maior força *sink* para o ^{14}C total recuperado pelas plantas após 7 dias de assimilação de $^{14}\text{CO}_2$ (Fig. 1), porque as folhas em desenvolvimento, as quais são *sinks* fortes não estão presentes

nas plantas de sobreiro no final da primavera. Porém, a percentagem de ^{14}C acumulado nas raízes das plantas de sobreiro com folhas marcadas inferiores (36 %, Fig. 1.a) e médias (27 %, Fig. 1.b) foi significativamente diferente da das raízes das plantas com folhas do topo marcadas (16 %, Fig. 1.a), embora não difiram significativamente entre si. Não foram encontradas diferenças significativas no peso seco de cada componente da biomassa de plantas de sobreiro (Fig. 1). Todavia, há indicação estatística ($P=0.05$) que a percentagem de peso seco dos ramos das folhas não marcadas (BUL) de plantas de sobreiro com folhas médias marcadas (10 %, Fig. 1.b) é maior do que a percentagem de peso seco das componentes equivalentes das plantas com folhas marcadas inferiores e do topo.

Não existem diferenças significativas quer no peso seco quer no teor de ^{14}C das folhas não marcadas dos terços inferior (IUL), médio (MUL) e superior (SUL) de sobreiros com as folhas inferiores marcadas (Fig. 2), independentemente da sua posição na planta. A actividade específica do ^{14}C dos ramos das folhas não marcadas do terço inferior (BIUL) das plantas com folhas inferiores marcadas (Fig. 2. c), bem como a actividade do ^{14}C expressa em termos da actividade do ^{14}C retida nas folhas inferiores marcadas (Fig. 2. d), e a RSA daqueles ramos (Fig. 2. e) foram significativamente diferentes da das correspondentes aos ramos das folhas não marcadas dos terços médio (BMUL) e superior (BTUL), as quais não diferem significativamente entre si. A translocação mais elevada de ^{14}C para os ramos das folhas não marcadas pode resultar da proximidade entre aqueles ramos e as folhas inferiores marcadas. O peso seco e a actividade do ^{14}C do caule basal (BS) de sobreiros com folhas inferiores marcadas (Fig. 2) expressa em percentagem do peso seco total (Fig. 2. a) e da actividade total do ^{14}C recuperado pelas plantas (Fig. 2. b), foram significativamente diferentes das dos caules médio (MS) e superior (SS), as quais não diferem significativamente entre si. A maior quantidade de ^{14}C translocado para o caule basal resultou do seu maior peso quando comparado com os outros segmentos (Fig. 2. a). O teor de ^{14}C da zona mais profunda do sistema

radicular (DRS) das plantas com folhas inferiores marcadas (Fig. 2 b, c, d, e) foi significativamente diferente do das zonas média (MRS) e superior (SRS), as quais não diferem significativamente entre si. As raízes mais profundas (DRS) exibiram a maior força *sink* porque têm maior biomassa do que as raízes médias e superiores (Fig. 2. a).

A actividade específica do ^{14}C das folhas não marcadas do terço médio (MUL) de sobreiros com folhas médias marcadas (Fig. 3 c), bem como a actividade do ^{14}C expressa em percentagem da actividade do ^{14}C retida nas folhas médias marcadas (Fig. 3. d) e a RSA (Fig. 3. e) foram significativamente diferentes da das folhas não marcadas do terço inferior (IUL) e superior (SUL), as quais não diferem significativamente entre si. A maior translocação de ^{14}C para as folhas não marcadas do terço médio (MUL) resultou da proximidade entre aquelas folhas e as folhas médias marcadas. Não existem diferenças significativas quer no peso seco quer no teor de ^{14}C dos ramos das folhas não marcadas dos terços inferior (BIUL), médio (BMUL) e superior (BSUL), independentemente da sua posição, em sobreiros com folhas médias marcadas (Fig. 3). A actividade do ^{14}C do caule basal (BS) expressa em percentagem da actividade total do ^{14}C recuperado nas plantas com folhas médias marcadas (Fig. 3 b), foi significativamente diferente da dos segmentos médio (MS) e superior (SS) dos caules, as quais não diferem significativamente entre si. A actividade específica dos segmentos basal (BS) e médio (MS) de sobreiros com folhas médias marcadas (Fig. 3 c), embora não diferindo entre si, foi significativamente diferente da do caule superior (SS). Todavia, a maior translocação de ^{14}C foi para o caule basal (BS), porque tem mais biomassa (Fig. 3 a) do que os segmentos médio e superior do caule. O teor relativo e absoluto de ^{14}C da zona superior do sistema radicular (SRS) das plantas com folhas médias marcadas (Fig. 3 b, c) foram significativamente diferentes do das zonas inferior (DRS) e média (MRS), mas não diferem significativamente entre si. O peso seco (Fig. 3 a) da zona média do sistema radicular (MRS) das plantas com folhas médias marcadas foi significativamente

diferente do das zonas inferior (DRS) e superior (SRS) do sistema radicular, os quais não diferem significativamente entre si. A elevada acumulação de ^{14}C na zona superior do sistema radicular (SRS) pode resultar da maior proximidade entre aquela zona e a das folhas médias marcadas, sendo, conseqüentemente *sinks* mais fortes.

O teor de ^{14}C das folhas não marcadas do terço superior (SUL) de sobreiros com as folhas do topo marcadas (Fig. 4 b, c, d, e) foi significativamente diferente do dos terços inferior (IUL) e médio (MUL), os quais não diferem significativamente entre si. A maior translocação de ^{14}C para as folhas não marcadas do terço superior (SUL) resultou da sua maior biomassa (Fig. 4 a), quando comparada com a das folhas não marcadas dos terços inferior (IUL) e médio (MUL) e do facto de aquelas folhas estarem mais próximas das folhas marcadas do topo, sendo conseqüentemente, *sinks* mais fortes. A actividade do ^{14}C dos ramos das folhas não marcadas do terço superior (BSUL) expressa em percentagem do ^{14}C total recuperado nas plantas com folhas do topo marcadas (Fig. 4 b) foi significativamente diferente da dos terços inferior (BIUL) e médio (BMUL), os quais não diferem significativamente entre si. A maior acumulação de ^{14}C nos ramos das folhas não marcadas do terço superior (BSUL) das plantas resultou da sua maior biomassa (Fig. 4 a), comparativamente à dos ramos das folhas não marcadas dos terços inferior (BIUL) e médio (BMUL). O peso seco e actividade do ^{14}C do caule basal (BS) das plantas com folhas do topo marcadas (Fig. 4), expressos em percentagem do peso seco total (Fig. 4a) e da actividade total do ^{14}C recuperado pelas plantas (Fig. 4b), respectivamente, foram significativamente diferentes do dos caules médio (MS) e superior (SS), os quais não diferem significativamente entre si. A actividade específica (Fig. 4c), e a RSA (Fig. 4e), do caule superior (SS) das plantas com folhas do topo marcadas (Fig. 4) foram significativamente diferentes da dos caules basal (BS) e médio (MS), as quais não diferem significativamente entre si. Porém, a maior translocação de ^{14}C foi para o caule basal (BS), porque tem maior biomassa (Fig. 4a), do que os segmentos médio (MS) e superior (SS). O peso seco e actividade do ^{14}C da zona média do sistema

radicial (MRS), de plantas com folhas do topo marcadas (Fig. 4), expressa em percentagem do peso seco total (Fig. 4a) e da actividade total do ^{14}C recuperado pelas plantas (Fig. 4b), foram significativamente diferentes das zonas inferior (DRS), e superior (SRS), os quais não diferem significativamente entre si. A zona média do sistema radicial (MRS) exibiu a maior força *sink* devido à sua maior biomassa (Fig. 4a) comparativamente à das zonas inferior (DRS) e superior (SRS).

6.4. Discussão

Quando os resultados são expressos em percentagem do ^{14}C total recuperado pelas plantas de sobreiro 7 dias após a translocação, observamos que no final da primavera a posição das folhas marcadas (LL), afectou o valor do carbono assimilado retido nas folhas marcadas, bem como a repartição do carbono disponível exportado para o sistema radicular. A percentagem de carbono recém assimilado retido pelas folhas marcadas do topo (Fig. 1c, TLL) foi mais elevada do que a retida pelas folhas marcadas inferiores (Fig. 1.a, LLL) e médias (Fig. 1b MLL), porque as primeiras estão ainda em expansão no final da primavera, e é necessário mais carbono para completar a sua expansão. A percentagem de carbono retida nas folhas marcadas (UL) foi mais elevada do que a sua biomassa (Fig. 1.a, b, c), o que indica um armazenamento temporário do carbono recém assimilado, provavelmente sob a forma de sacarose naquelas folhas, no final da primavera. A percentagem de carbono repartido para as folhas não marcadas (UL) foi substancialmente baixa (Fig. 1.a, b, c), resultando provavelmente da retranslocação do carbono a partir das raízes e não da translocação directa a partir das folhas que assimilaram e exportaram o carbono, como foi sugerido para outras espécies por Dickson *et al.* (1990). Contudo, a quantidade de carbono repartida para as folhas não marcadas do terço superior (SUL) das plantas de sobreiro com folhas do topo marcadas (Fig. 4.b, c, d, e),

foi significativa. Isto é claramente expresso pelo valor de 3.1 obtido para a RSA (Fig. 4e). Tais folhas foram capazes de atrair uma grande fatia do carbono assimilado pelas folhas do topo expostas ao $^{14}\text{CO}_2$ (Fig. 1.c, TLL), porque contrariamente às folhas não marcadas dos terços médio (MUL) e inferior (IUL) das mesmas plantas, elas ainda estavam em expansão no final da primavera.

Os ramos das folhas marcadas (BLL) acumularam uma percentagem de carbono maior do que a sua biomassa (Fig. 1). Como se referiu para as folhas marcadas, parte daquele carbono é armazenado temporariamente, provavelmente sob a forma de sacarose. A percentagem de carbono repartida para os ramos das folhas não marcadas (BUL) também foi substancialmente baixa (Figs. 1, 2, 3, 4). Como se indicou para as folhas não marcadas, isto pode ser o resultado da retranslocação do carbono a partir das raízes, via xilema, e não a translocação directa a partir das folhas que assimilaram e exportaram o carbono. A percentagem de carbono translocada para os caules foi baixa (Figs. 1, 2, 3, 4). Apesar, disto, parte deste carbono foi provavelmente armazenado como material de reserva no caule. A maior translocação de carbono foi sempre para o caule basal (BS), independentemente da posição das folhas marcadas. Os caules basais apresentaram maior biomassa do que os caules médio e superior (Fig. 1, 2a, 3a, 4a).

A percentagem mais elevada de carbono recém assimilado foi repartida para o sistema radicial (Fig. 1, 2, 3, 4), porque tem mais biomassa do que as componentes da parte aérea, e o surto de crescimento dos novos lançamentos tinha terminado. Resultados similares foram encontrados em plantas de *Quercus rubra* L. (Dickson *et al.* 1990) cujas folhas assimilaram carbono numa fase de desenvolvimento comparável à das plantas de sobreiro do presente trabalho. As folhas inferiores que assimilaram carbono (Fig. 1.a, LLL) em plantas de sobreiro exportaram mais carbono para o sistema radicular do que as folhas médias e do topo marcadas (Fig. 1). Resultados similares foram encontrados em clones de *Populus tristis* X *P. balsamifera* cv. *Tristis* nº 1 e *P. euramericana* cv. *Eugenei* (Isebrands and Nelson 1983). Os nossos

resultados mostram a importância do carbono recém assimilado para o crescimento e manutenção da raiz em plantas jovens de *Q. suber* no final da primavera, quando o surto de crescimento dos novos lançamentos tinha terminado. Isto também foi verdadeiro em plantas jovens de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Webb 1977). Acrescente-se que a importância do carbono recém assimilado tem sido salientada por estudos de desfoliação (Bassman and Dickman 1985).

Os padrões de repartição do carbono recém assimilado a partir de folhas marcadas inferiores (Fig. 2), e do topo (Fig. 4), foi determinado principalmente pela força relativa das diferentes *sinks* em competição nas plantas de sobreiro no final da primavera, ao passo que a partir das folhas médias marcadas (Fig. 3), foi determinado, essencialmente, pela proximidade daquelas folhas às *sinks*, resultando provavelmente de ligações vasculares preferenciais entre as folhas médias que assimilaram e exportaram o carbono e as outras partes das plantas.

6.5. Conclusões

Em conclusão, as raízes exibiram a maior força *sink* para o carbono assimilado em plantas de *Q. suber* L., no final da primavera e as folhas basais foram as principais exportadoras do carbono assimilado para o sistema radicial. Porém, estudos posteriores são necessários para quantificar a assimilação e repartição do carbono para o crescimento dos novos lançamentos em *Q. suber*, e em particular, para a produção de cortiça.

BIBLIOGRAFIA

- David, T. M. S. B. S. 2000. Intercepção da precipitação e transpiração em árvores isoladas de *Quercus rotundifolia* Lam. Tese de doutoramento em Engenharia Florestal. ISA/UTL.
- Dickson, R. E.; Isebrands, J. G. & Tomlinson, P. T. 1990. Distribution and metabolism of current photosynthate by single-flush red oak seedlings. *Tree Physiology*. 7: 65-77.
- Dickson, R. E. 1991. Assimilate distribution and storage. In: Raghavendra, A. S. (ed.). *Physiology of trees*. J. Willey & Sons, Inc. New York. pp: 51-85.
- El-Amir, S., Helalia, A. M.; Wahdan, A. & Shawky, M. E. 1992. Effect of polymers on corn (*Zea mays* L.). Growth and water economy in sandy soils. *Egypt. J. Soil Sci.* 32: 547-554.
- Friend, A. L., Scarascia-Mugnozza, G.; Isebrands, J. G. & Heilman, P. E. 1991. Quantification of two-year-old hybrid poplar root systems: morphology, biomass, and ^{14}C distribution. *Tree Physiology*. 8: 109-119.
- Horwath, W. R.; Pregitzer, K. S. & Paul, E. A.. 1994. ^{14}C allocation in tree-soil systems. *Tree Physiology*. 14: 1163-1176.
- Isebrands, J. G. & Nelson, N. D. 1983. Distribution of [^{14}C]-labeled photosynthates within intensively cultured *Populus* clones during the establishment year. *Physiologia Plantarum*. 59: 9-18.
- Johnson, M. S. 1984, The effects of gel-forming polyacrilamides on moisture storage in sandy soils. *J. Sci. Food Agric.* 35: 1196-1200.
- Larcher, W. 1995. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer-Verlag, Berlim.

- Lösch, R.; Tenhunen, J. D.; Pereira, J. S. & Lange, O. L. 1982. Diurnal courses of stomatal resistance and transpiration of wild and cultivated mediterranean perennials at the end of the summer dry season in Portugal. *Flora*. **172**: 138-160.
- Masuda, F. 1983. Super absorbent polymers – Characteristics and trends in development of applications. *Chemical Economy & Engineering Review*. Vol.15. 11 (173): 19-22.
- McLaughlin, S. B. & McConathy. 1979. Temporal and spatial patterns of carbon allocation in the canopy of white oak. *Canadian Journal of Botany*. **57**: 1407-1413.
- Mor, Y. & Halevy, A. H. 1979. Translocation of ^{14}C -assimilates in roses. I. The effect of the age of the shoot and the location of the source leaf. *Pysiologia Plantarum*. **45**: 177-182.
- Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **35**. 299-319.
- Organização Nacional Para Aplicação da CCD.1987. Convenção das Nações Unidas de Combate à Desertificação. Programa de Acção Nacional. Outubro de 1997. Direcção-Geral das Florestas/Ministério da Agricultura, do Desenvolvimento Rural e das Pescas.
- Pereira, J. S.; Beyschlag, G.; Lange, O. L.; Beyschlag, W. & Tenhunen, J. D. 1987. Comparative phenology of four mediterranean shrub species growing in Portugal. In: Tenhunen, J. D.; Catarino, F. M.; Lange, O. L. & Oechel, W. (eds.). "Plant response to stress. Functional analysis in Mediterranean ecosystems, NATO ASI Series, Vol G 15. Springer, Berlin Heidelberg. New York, pp: 503-513.
- Savé, R.; Pery, M.; Marfà, O. & Serrano, L. 1995. The effect of a hydrophilic polymer on plant survival of transplanted pine seedlings. *HortTechnology*. **2**: 141-143.

- Silberbush, M.; Adar, E. & de Malach, Y. 1993. Use of an polymer to improve water storage and availability to crops grown in sand dunes. II. Cabbage irrigated by sprinkling with different water salinities. *Agricultural Water Management*. **23**: 315-327.
- Stevens, M. P. 1999. *Polymer chemistry. An introduction*. Oxford University Press, New York.
- Tenhunen, J. D.; Lange, O. L.; Gebel, J.; Beyschlag, W. & Weber, J. A. 1984. Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO₂ compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO₂ exchange of leaves of *Quercus suber*. *Planta*. **162**: 193-203.
- Webb, W. L. 1977. Seasonal allocation of photoassimilated carbon in Douglas fir seedlings. *Plant Physiology*. **60**: 320-322.