

UNIVERSIDADE DE ÉVORA

**Influência da copa de *Quercus rotundifolia*  
Lam. na estrutura do coberto, interceptação da  
radiação, relações hídricas e microclima em  
*Cistus salviifolius* L.**

**Isabel Maria Henriques Pires Pereira**

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

**Orientador : Professor Doutor Luiz Carlos Gazarini**

Esta tese não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

**Évora  
2003**

**Influência da copa de *Quercus rotundifolia*  
Lam. na estrutura do coberto, interceptação da  
radiação, relações hídricas e microclima em  
*Cistus salviifolius* L.**

Isabel Maria Henriques Pires Pereira



168672

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

Orientador : Professor Doutor Luiz Carlos Gazarini

Esta tese não inclui as críticas e sugestões feitas pelo júri

Évora  
2003

Este trabalho foi financiado por:

- PRODEP II. Medida 5. Acção 5.2 – Formação Avançada no Ensino Superior. Projecto 5.2/ALE/193.007/95 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*: intercepção, 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

Ao Professor Doutor Luiz Gazarini pela orientação do trabalho experimental e da elaboração desta tese. Pelos ensinamentos, disponibilidade e paciência manifestada ao longo destes anos.

Aos responsáveis pelo Laboratório de Engenharia Florestal do Instituto Superior de Agronomia, do Laboratório de Nutrição Animal do ICAM e do Laboratório de Física de Solos do ICAM, Professores Doutores João Santos Pereira, Manuel Cancela d'Abreu e Maria do Rosário Oliveira, pela disponibilização dos mesmos para a execução das análises químicas. Aos técnicos dos respectivos laboratórios, pelo apoio e auxílio prestados.

Aos Srs. Jorge Velez, José Rato, Rui, Eike, Anabela Engeitado, Ana Valério e Engª Célia Nunes do Laboratório de Botânica do ICAM, pela indispensável ajuda e atenção manifestada na execução dos trabalhos de campo e de laboratório.

Ao Engº Jorge Nunes, pela indispensável ajuda na montagem, recolha e tratamento de dados das estações microclimáticas, pelo apoio e amizade.

À Paula, e à Celeste, pela sua amizade, preciosa ajuda na execução dos trabalhos de campo e de laboratório, na discussão dos problemas e por todo o apoio manifestado nas mais diversas situações.

A todos os colegas do Departamento de Biologia da UE, particularmente aos da secção de Botânica, pelo seu apoio.

À minha família, a sua compreensão e amor incondicionais, em particular ao Fernando a sua presença, a sua paciência, a sua ajuda e incentivos diários.

A todos os que me ajudaram e incentivaram na realização deste trabalho.

Évora Setembro de 2003



## ÍNDICE

RESUMO	vii
ABSTRACT	ix
LISTA DE SÍMBOLOS, UNIDADES E ABREVIATURAS	xi
ÍNDICE DE FIGURAS	xiii
ÍNDICE DE TABELAS	xx
I. INTRODUÇÃO	1
II. CARACTERIZAÇÃO DA PARCELA EXPERIMENTAL	6
1. Localização	7
2. Clima	8
3. Litologia e solos	8
4. Vegetação	11
III. ESTRUTURA DOS ARBUSTOS E INTERCEPÇÃO DA RADIAÇÃO FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA	13
1. Introdução	15
2. Métodos	21
2.1. Estrutura do coberto	21
2.1.1. Biomassa	21
2.1.2. Índices de área	22
2.1.3. Ângulos foliares	23
2.2. Intercepção da radiação fotossinteticamente activa	24
2.2.1. Radiação directa	24
2.2.2. Radiação difusa	25
2.2.3. Extinção da radiação fotossinteticamente activa	25
2.2.4. Validação dos modelos de extinção da radiação	26
2.3. Tratamento estatístico	28
3. Resultados	28
3.1. Estrutura do coberto	28
3.1.1. Biomassa	28
3.1.2. Índices de área	38

3.1.2. Ângulos foliares	39
3.2. Intercepção da radiação fotossinteticamente activa	41
3.2.1. Radiação directa e radiação difusa	41
3.2.2. Extinção da radiação fotossinteticamente activa	42
3.2.3. Validação dos modelos de extinção da radiação	48
4. Discussão	52
<b>IV. ESTADO HÍDRICO E CONDUTÂNCIA FOLIAR PARA O VAPOR DE ÁGUA</b>	<b>57</b>
1. Introdução	59
2. Métodos	64
2.1. Diferenças histo-anatómicas	64
2.2. Composição química das folhas	64
2.2.1. Açúcares solúveis e amido	64
2.2.2. Conteúdo em clorofilas	66
2.2.3. Azoto total	67
2.3. Teor de humidade do solo	67
2.4. Capacidade de retenção de água do solo	68
2.5. Potencial hídrico foliar	68
2.6. Condutância foliar para a difusão do vapor de água	69
2.7. Teor relativo em água das folhas	70
2.8. Potencial osmótico	70
2.9. Tratamento estatístico	71
3. Resultados	73
3.1. Diferenças histo-anatómicas	73
3.2. Composição química das folhas	74
3.2.1. Açúcares solúveis e amido	74
3.2.2. Conteúdo em clorofilas	78
3.2.3. Azoto total	80
3.3. Teor de humidade do solo	80
3.4. Capacidade de retenção de água do solo	83
3.5. Variação diurna do potencial hídrico foliar e da condutância foliar	84
3.6. Potencial osmótico no estado de hidratação máxima	93
4. Discussão	94

<b>V. MICROCLIMA</b>	<b>97</b>
1. Introdução	99
2. Métodos	99
2.1. Temperatura	100
2.2. Radiação líquida	100
2.3. Fluxo de calor do solo	100
2.4. Humidade relativa	100
2.5. Tratamento estatístico	100
3. Resultados	101
3.1. Temperatura	101
3.3. Radiação líquida	107
3.4. Fluxo de calor do solo	110
3.5. Humidade relativa do ar	112
4. Discussão	114
<b>VI. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	<b>117</b>
<b>VII. BIBLIOGRAFIA</b>	<b>121</b>



## RESUMO

Estudou-se a estrutura das copas e a intercepção da radiação fotossinteticamente activa em arbustos de *Cistus salvifolius* L. sob (ASIC) e fora (AFIC) da influência da copa de *Quercus rotundifolia* Lam. durante o ano de 1995. Determinou-se a distribuição vertical da fitomassa em ambos os grupos e a extinção da radiação no interior do coberto. Em 1997 e 1998, em ambas as situações de exposição solar, estudaram-se as variações diárias e sazonais do potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) e da condutância foliar para o vapor de água ( $g_f$ ), avaliou-se o estado hídrico do solo e da planta e correlacionaram-se esses parâmetros.

A estrutura dos ASIC e dos AFIC, apresentou diferenças particularmente na quantidade de biomassa foliar e caulinar, em menor quantidade nos ASIC. Também se verificaram diferenças na distribuição vertical da biomassa foliar que se encontra fundamentalmente nos estratos superiores nos ASIC. Ao longo do ano a biomassa foliar sofre grande variações diminuindo drasticamente antes da secura estival, por abscisão das folhas, como forma de adaptação à secura.

A extinção da radiação fotossinteticamente activa verifica-se nos 2/3 superiores dos arbustos onde se distribuem a maioria das folhas nos meses de Primavera. Nos meses de Verão, quando os arbustos têm poucas folhas, a biomassa caulinar é responsável por uma grande % de extinção da radiação.

Tanto os ASIC como AFIC apresentaram o mesmo comportamento sazonal no que respeita ao potencial hídrico foliar e à condutância foliar. Os valores de  $\Psi_f$  foram mais baixos nos meses de Verão (Agosto e Setembro), atingindo os AFIC valores de -2 MPa, Nestes meses a condutância máxima apresentou os valores mais baixos ( $99 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Não se verificaram valores muito baixos de potencial hídrico, apesar dos valores muito reduzidos de água no solo. O eficaz controle estomático verificado e os mecanismos que evitam as perdas de água parecem constituir adaptações às condições edafo-climáticas adversas.

A presença da copa de *Q. rotundifolia*, exerceu acentuada influência em alguns parâmetros microclimáticos, principalmente a radiação líquida e o fluxo de calor entre o solo e a atmosfera.

**Palavras-chave:** *Cistus salviifolius* L., estrutura da copa, intercepção da radiação, potencial hídrico foliar, condutância foliar para o vapor de água, microclima, fluxo de calor, radiação líquida, humidade relativa

## ABSTRACT

Canopy structure and interception of photosynthetically active radiation were studied in *C. salviifolius* L. below the influence region of the crown (ASIC) and outside the influence region of the crown (AFIC) of *Quercus rotundifolia* Lam. during 1995. Seasonal variation of leaf conductance for water vapor ( $g_f$ ) and leaf water potential ( $\Psi_f$ ) were studied during 1997 and 1998.

Stems and branches were concentrated at the bottom of the canopy while leaves were mainly found in its middle and upper thirds. Leaf senescence and abscission in later spring were observed. The interception of radiation, in summer, is mainly done by stems.

The values of for water vapor were greater in AFIC than in ASIC, conversely the were lower. In summer, low values of  $\Psi_f$  and  $g_f$  were found, respectively -2 MPa and  $99 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Stomatal control and reduction of leaf area in summer, seems to be adaptative features to the adverse soil climatic conditions and to avoid low values of leaf water potential.

Heat flux and net radiation were strongly affected by the canopy of *Q. rotundifolia*.

**Keywords:** *Cistus salviifolius* L., canopy structure, interception of radiation, leaf water potential, leaf conductance, microclimate, heat flux, net radiation, relative humidity



## Lista de símbolos, unidades e abreviaturas

Símbolo/ Abreviatura	Definição	Unidade
DPV ( $\Delta e$ )	défice de pressão de vapor do ar	KPa
	fluxo de calor	$W\ m^{-2}$
GAI	índice de área verde	adimensional
GAI <sub>ac</sub>	índice de área verde cumulativo	adimensional
g <sub>f</sub>	condutância foliar para a difusão do vapor de água	$mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$
g <sub>f</sub> máx	condutância foliar máxima	$mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$
HR	humidade relativa	%
I <sub>x</sub>	intensidade da radiação no nível x do coberto	$\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$
I <sub>x</sub> /I <sub>0</sub>	transmitância	adimensional
K	coeficiente de extinção da luz	adimensional
LAI	índice de área foliar	adimensional
LAI <sub>AC</sub>	índice de área foliar cumulativo	adimensional
PAI	índice de área da planta	adimensional
PAI <sub>AC</sub>	índice de área da planta cumulativo	adimensional
PAR	radiação fotossintéticamente activa	entre 400 e 700 nm
Rad.liq.	radiação líquida	$\mu mol\ m^{-2}$
Temp	temperatura	° C
$\Psi_b$	potencial hídrico foliar de base	MPa
$\Psi_f$	potencial hídrico foliar	MPa
$\Psi_m$	potencial hídrico foliar mínimo	MPa



## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura II.1.</b> Localização geográfica da área de estudo (Sá, 2002)	7
<b>Figura II.2.</b> Localização do C.E.E.M. (Herdade da Mitra) num extracto da Carta Militar de Portugal, Folha 459, Valverde – Évora, 1:25 000 (formato digital) (SCE, 1976).	8
<b>Figura II.3.</b> Diagrama ombrotérmico do C. E. E. M., baseado nos valores médios de 30 anos (1951-1980) de temperatura (T) e da precipitação (P). Valores da estação Meteorológica Évora/Mitra (Reis & Gonçalves, 1985).	8
<b>Figura II.4.</b> Localização da Herdade da Mitra na Carta Geológica de Portugal, Folha 40-A, Évora, 1:50.000 (IGC, 1969).	10
<b>Figura II.5.</b> Localização da Herdade da Mitra na Carta de Solos, Folha 40-A, Évora, 1:50 000 (SROA, 1969).	11
<b>Figura III.1.</b> Representação esquemática dos componentes da radiação: radiação directa (Rdir), radiação difusa (Rdif), radiação transmitida (Rtr) e radiação reflectida (Rref). Adaptado de NIILISLISK et al. (1970).	18
<b>Figura III.2.</b> Clinómetro usado para medição dos ângulos foliares e caulinares de <i>C. salvifolius</i> .	23
<b>Figura III.3.</b> Ceptómetro SF-80, Decagon Devices, utilizado nas medições da radiação fotossinteticamente activa.	24
<b>Figura III.4.</b> Variação sazonal das proporções (%) dos diferentes componentes da fitomassa aérea (caules lenhosos – CL, caules verdes – CV, caules mortos – CM, folhas verdes – FV, folhas senescentes - FS e estruturas reprodutoras – ER) dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> em Janeiro Março e Maio de 1995.	29
<b>Figura III.5.</b> Variação sazonal das proporções (%) dos diferentes componentes da fitomassa aérea (caules lenhosos – CL, caules verdes – CV, caules mortos – CM, folhas verdes – FV, folhas senescentes - FS e estruturas reprodutoras – ER) dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> em Julho, Setembro e Novembro de 1995.	30
<b>Figura III.6.</b> Variação sazonal da biomassa das folhas verdes (Biomassa FV, $gm^{-2}$ ) e da área específica foliar (SLA, $cm^2g^{-1}$ ) dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> em 1995.	31
<b>Figura III.7.</b> Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $gm^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos	

ângulos médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Janeiro de 1995.

32

**Figura III.8.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Março de 1995.

33

**Figura III.9.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Maio de 1995.

34

**Figura III.10.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Julho de 1995.

35

**Figura III.11.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos foliares médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Setembro de 1995.

36

**Figura III.12.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos

ângulos foliares médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Novembro de 1995. 37

**Figura III.13.** Variação sazonal do índice de área foliar (LAI) e do índice de área da planta (PAI) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995. 39

**Figura III.14.** Frequências acumuladas dos ângulos foliares (médias das seis datas) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995. Para caracterizar a estrutura dos cobertos, representa-se a frequência acumulada (da base para o topo) dos ângulos foliares, ponderada com a área foliar, contra o ângulo médio de cada classe. Tipos de coberto: 1 – planófilo, 2 – extremófilo, 3 – plagiófilo e 4 – erectófilo. 41

**Figura III.15.** Variação sazonal da PAR directa e difusa incidente nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995. 42

**Figura III.16.** Variação sazonal da extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ao longo de um perfil vertical nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Janeiro e Março de 1995. 45

**Figura III.17.** Variação sazonal da extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ao longo de um perfil vertical nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) *Q. rotundifolia* em Maio e Julho de 1995. 46

**Figura III.18.** Variação sazonal da extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ao longo de um perfil vertical nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) *Q. rotundifolia* em Setembro e Novembro de 1995. 47

**Figura III.19.** Comparação da intensidade da radiação fotossinteticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) calculada pelos modelos 1, 2, 3 e 4 (PAR prevista) e medida (PAR medida), nos diferentes estratos da copa, nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, em Março e Maio de 1995 (a linha a  $45^\circ$  representa o ajustamento absoluto). 49

**Figura III.20.** Comparação da intensidade da radiação fotossinteticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) calculada pelos modelos 1, 2, 3 e 4 (PAR prevista) e medida (PAR medida), nos diferentes estratos da copa, nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, em Julho e Setembro de 1995 (a linha a  $45^\circ$  representa o ajustamento absoluto). 50

**Figura IV.1.** Variação sazonal da concentração foliar de açucares solúveis, insolúveis (amido) e razão solúveis/insolúveis, às 5 horas da manhã, em *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. 74

**Figura IV.2.** Variação diária da concentração foliar de açucares solúveis, insolúveis (amido) e razão solúveis/insolúveis, em *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Maio e Junho de 1998. 75

**Figura IV.3.** Variação diária da concentração foliar de açucares solúveis, insolúveis (amido) e razão solúveis/insolúveis, em *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Julho e Agosto de 1998. 76

**Figura IV.4.** Variação sazonal do conteúdo em clorofila a, b e total, em folhas de *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. 78

**Figura IV.5.** Teor em azoto total (% do peso seco foliar) determinado nas folhas dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Janeiro, Março, Maio, Julho, Setembro e Novembro de 1998. 79

**Figura IV.6.** Variação sazonal do teor de humidade do solo entre 0 e 5, 5 e 15 e 15 e 30 cm de profundidade, nos locais de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1997. 80

**Figura IV.7.** Variação sazonal do teor de humidade do solo entre 0 e 5, 5 e 15 e 15 e 30 cm de profundidade, nos locais de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. 81

**Figura IV.8.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Fevereiro e Abril de 1997. 85

**Figura IV.9.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Maio e Julho de 1997. 86

**Figura IV.10.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Setembro e Outubro de 1997. 87

**Figura IV.11.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar

(DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Fevereiro e Maio de 1998. 88

**Figura IV.12.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Julho e Agosto de 1998. 89

**Figura IV.13.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Setembro e Novembro de 1998. 90

**Figura IV.14.** Variação sazonal do potencial hídrico foliar de base ( $\Psi_b$ ), do potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_m$ ) e da condutância foliar máxima ( $g_f$  máx) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1997. 91

**Figura IV.15.** Variação sazonal do potencial hídrico foliar de base ( $\Psi_b$ ), do potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_m$ ) e da condutância foliar máxima ( $g_f$  máx) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. 92

**Figura IV.16.** Variação sazonal do potencial osmótico no estado de máxima hidratação em folhas dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Maio, Julho, Setembro e Novembro de 1998. 93

**Figura V.1.** Variação diária (média de 15 dias) da temperatura do solo às profundidades de 0, -2,5, -5, -10 e -20 cm, na zona de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Junho de 2001. 102

**Figura V.2.** Variação diária (média de 15 dias) da temperatura do solo às profundidades de 0, -2,5, -5, -10 e -20 cm, na zona de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Dezembro de 2001. 103

**Figura V.3.** Variação diária (média de 15 dias) da temperatura do solo às profundidades de 0, -2,5, -5, -10 e -20 cm, na zona de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Dezembro de 2001. 104

**Figura V.4.** Variação diária (média de 15 dias) da temperatura média do ar dentro da copa dos arbustos de *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Abril e Junho de 2001. 105

<b>Figura V.5.</b> Variação diária (média de 15 dias) da temperatura média do ar dentro da copa dos arbustos de <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> , nos meses de Setembro e Dezembro de 2001.	106
<b>Figura V.6.</b> Perfil de temperatura de um dia típico de Junho dentro da copa dos arbustos de <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC).	107
<b>Figura V.7.</b> Variação diária (média de 15 dias) da radiação líquida, no topo dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> , nos meses de Abril e Junho de 2001.	108
<b>Figura V.8.</b> Variação diária (média de 15 dias) da radiação líquida, no topo dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> , nos meses de Setembro e Dezembro de 2001.	109
<b>Figura V.9.</b> Variação diária (média de 15 dias) do fluxo do calor do solo , na zona de crescimento dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> , nos meses de Março e Junho de 2001.	110
<b>Figura V.10.</b> Variação diária (média de 15 dias) do fluxo do calor do solo , na zona de crescimento dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> , nos meses de Setembro e Dezembro de 2001.	111
<b>Figura V.11.</b> Variação diária (média de 15 dias) da humidade relativa, no topo dos arbustos de <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> , nos meses de Abril e Junho de 2001.	112
<b>Figura V.12.</b> Variação diária (média de 15 dias) da humidade relativa, no topo dos arbustos de <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> , nos meses de Setembro e Dezembro de 2001.	113

## ÍNDICE DE TABELAS

<b>Tabela III.1.</b> Variação sazonal da inclinação foliar média em cada estrato (º) e da inclinação foliar média da copa (º) dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> em 1995	40
<b>Tabela III.2.</b> Variação sazonal dos valores médios diários do coeficientes de extinção (k) dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> em 1995.	43
<b>Tabela IV.1.</b> Valores médios da espessura da epiderme superior, do parênquima em paliçada, do parênquima lacunoso, da epiderme inferior e da espessura total da folha de arbustos de <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> em 1998.	73
<b>Tabela IV.2.</b> Valores médios da concentração ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ ) dos açucares solúveis, amido e açucares solúveis /insolúveis (sol/insol) às 5 horas, nos meses de Maio, Junho, Julho e Agosto de 1998.	74
<b>Tabela IV.3.</b> Teores de humidade (pF 2,0, pF 2,54 e pF 4,2) do solo (%) nos locais de crescimento dos arbustos <i>C. salvifolius</i> fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de <i>Q. rotundifolia</i> em 1998.	82



## **I. INTRODUÇÃO**



Os ecossistemas mediterrânicos caracterizam-se por uma grande diversidade de condições ambientais que podem limitar o crescimento e a distribuição das espécies vegetais e interferir nos processos de sucessão. Os Verões quentes e secos, com elevada intensidade de radiação, são particularmente ricos em factores de stresse aos quais as plantas respondem com um complexo conjunto de capacidades adaptativas às várias restrições.

A radiação solar incidente é um dos factores ambientais que mais condiciona a actividade fisiológica das espécies esclerófilas mediterrânicas, devido ao seu papel nos processos fotossintéticos. O conhecimento das condições de radiação dentro e fora de um coberto vegetal permite avaliar a eficiência do uso da radiação na produção de biomassa.

A radiação fotossinteticamente activa (PAR) interceptada pelos diferentes estratos do coberto vegetal, condiciona não só os processos fisiológicos como a fotossíntese e a transpiração, mas também processos físicos como as trocas de CO<sub>2</sub> e energia entre as plantas e a atmosfera (Nobel *et al.*, 1993). Toda e qualquer modificação ocorrida na estrutura das plantas influencia a intercepção da radiação, repercutindo-se na sua actividade fisiológica. Adicionalmente a aclimatação das plantas a condições de baixa intensidade de radiação traduz-se geralmente por um aumento na capacidade de captação de luz, em consequência de modificações ao nível foliar, de arquitectura do coberto e distribuição vertical de biomassa aérea (Larcher, 1995, Niinemets, 1996).

Uma grande parte do sul de Portugal está ocupada por ecossistemas do tipo mediterrânico naturais, onde são frequentes as condições de défice hídrico, particularmente no Verão, dado que as precipitações ocorridas não permitem uma reserva hídrica que compense as perdas por evapo-transpiração. O estudo do estado hídrico das plantas e a identificação dos mecanismos desenvolvidos em resposta às situações de défice hídrico constituem um interessante campo de investigação, dado que a água é o principal recurso limitante da formação de biomassa, condicionando a actividade fisiológica durante o stresse dos Verões mediterrânicos.

No Alentejo surgem frequentemente espécies arbustivas esclerófilas e semi-decíduas associadas a extensa áreas de montado de *Quercus rotundifolia* Lam.,

abandonados e em processos de degradação de solos. Grande parte destas espécies cresce em exposição solar directa, havendo outras capazes de ocupar não só as zonas expostas como as zonas ensombradas pelas copas das árvores.

A maioria dos trabalhos sobre intercepção de radiação em vegetação mediterrânea, respeita a espécies arbóreas (Caldwell *et al.*, 1987, Sala *et al.*, 1994), sendo a maioria dos estudos em espécies arbustivas, referentes a vegetação alpina (Cernusca & Seeber, 1980, Tappeiner & Cernusca, 1989). Mendes (1998) e Pereira (Pereira *et al.*, 1997, Pereira *et al.*, 2000), apresentaram trabalhos em que estudam a intercepção da luz e a arquitectura do coberto em arbustos mediterrânicos.

São vários os trabalhos que estudam as relações hídricas em espécies arbustivas mediterrânicas, particularmente em espécies do género *Cistus* (Correia *et al.*, 1987, Harley *et al.*, 1987, Correia, 1988, Correia & Catarino, 1994, Werner *et al.*, 1999, Sánchez-Branco *et al.*, 2002). Em Portugal esses trabalhos têm sido feitos principalmente em zonas perto do litoral com algumas influências marítima, justificando-se alargar este tipo de estudo a uma das regiões onde espécies do género *Cistus* se estão a tornar dominantes.

Não se conhecem estudos de parâmetros microclimáticos na espécie estudada sendo que os trabalhos encontrados reportam a espécies arbustivas alpinas.

Este trabalho pretende contribuir para aumentar o conhecimento dos aspectos relacionados com o processo de intercepção da PAR e de alguns mecanismos envolvidos na resposta a situações de défice hídrico em plantas de *Cistus salviifolius* L., investigando o modo como podem ser influenciados pela copa de *Q. rotundifolia*. Assim, os objectivos deste trabalho foram:

- Caracterizar a estrutura do coberto arbustivo de *C. salviifolius* e a sua relação com a intercepção da radiação fotossinteticamente activa nas duas situações de exposição solar.
- Estudar as relações hídricas em plantas de *C. salviifolius* sob e fora da influência da copa de *Q. rotundifolia*.
- Analisar a influência da copa de *Q. rotundifolia* no estado hídrico de plantas de *C. salviifolius*.
- Estudar os efeitos da presença da copa de *Q. rotundifolia* em alguns parâmetros microclimáticos em *C. salviifolius*.

Para atingir estes objectivos os trabalhos experimentais realizaram-se em plantas em diferentes condições de exposição solar: arbustos fora da influência da copa (AFIC) e arbustos sob a influência da copa de *Q. rotundifolia* (ASIC).

A dissertação apresentada, é composta por seis capítulos. Para além da presente Introdução (Capítulo I), procede-se à caracterização do local de estudo (Capítulo II). Segue-se a caracterização da estrutura do coberto e intercepção da radiação fotossinteticamente activa (Capítulo III), o estudo do estado hídrico e da condutância foliar para o vapor de água (Capítulo IV) e o estudo de alguns parâmetros microclimáticos (Capítulo V). Finalmente, apresentam-se algumas considerações finais acerca do trabalho realizado e dos resultados obtidos (Capítulo VI).

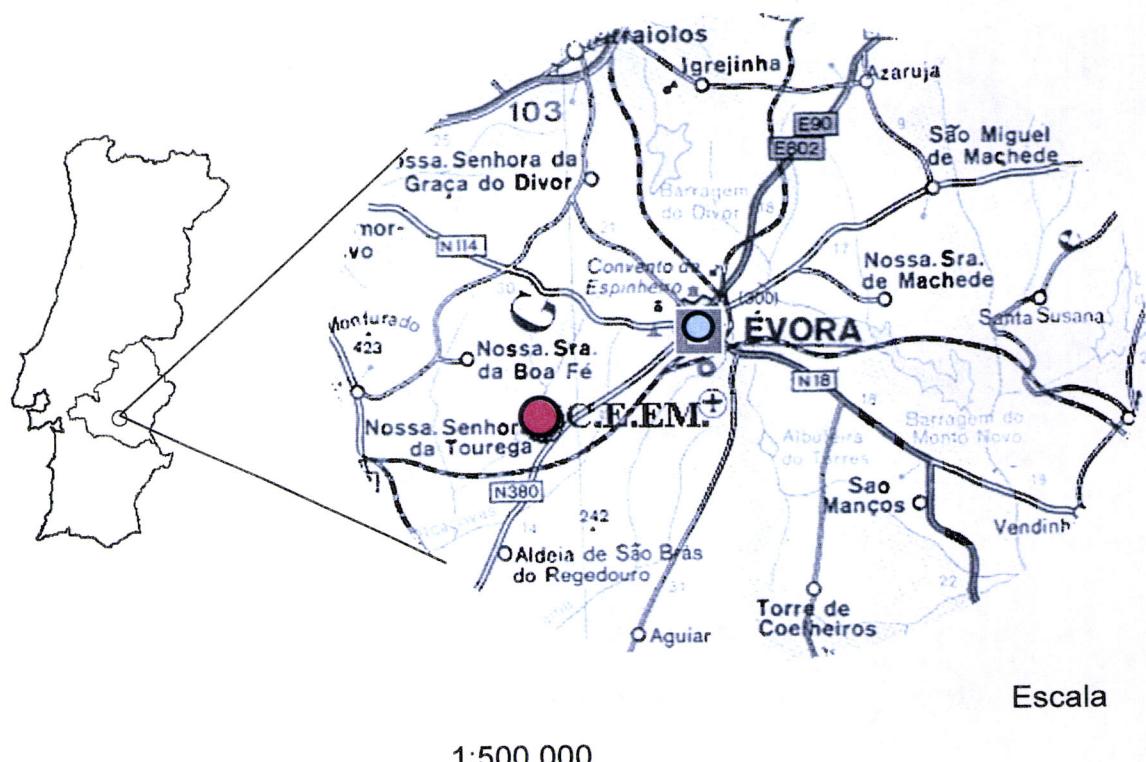


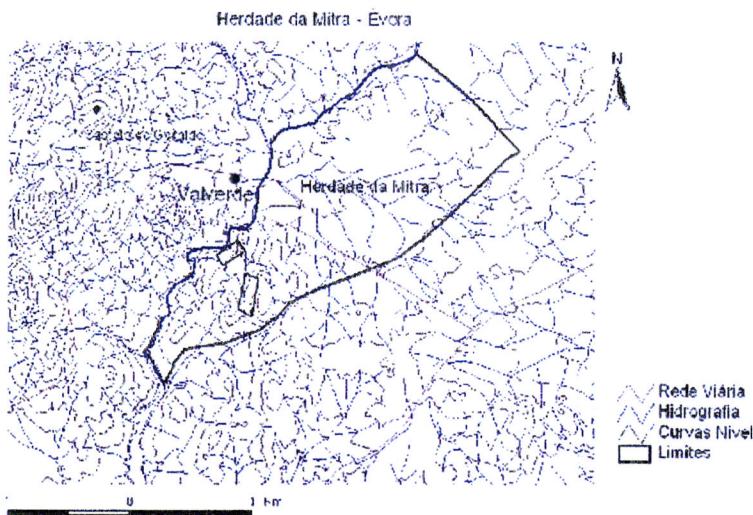
## **II. CARACTERIZAÇÃO DO LOCAL DE ESTUDO**



## 1. LOCALIZAÇÃO

O trabalho experimental realizado no âmbito do presente estudo decorreu na zona SW do Centro de Estudos e Experimentação da Mitra (C. E. E. M.), propriedade da Universidade de Évora. O C. E. E. M. (Figura II.1.), também conhecido por Herdade da Mitra, encontra-se no Concelho de Évora, na freguesia de N<sup>a</sup> S<sup>a</sup> da Tourega, junto da povoação de Valverde, distando aproximadamente 10 Km da cidade de Évora (IGC, 1977)

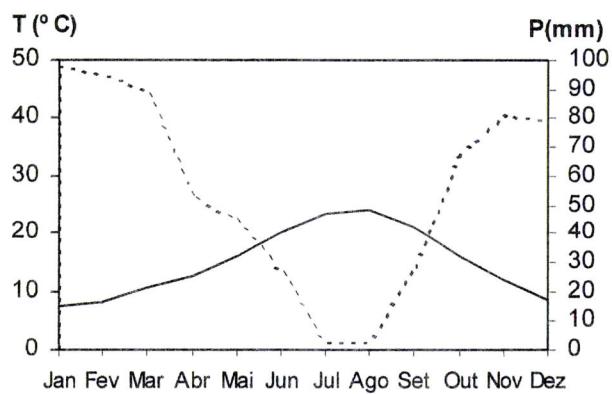




**Figura II.2.** Localização do C.E.E.M. (Herdade da Mitra) num extracto da Carta Militar de Portugal, Folha 459, Valverde – Évora, 1:25 000 (formato digital) (SCE, 1976).

## 2. CLIMA

A região apresenta um clima de tipo Mediterrânico, no período de 1951-1980 (Figura II.3.), de acordo com os dados da Estação Climatológica mais próxima (Évora/Mitra) (INMG, 1991).



**Figura II.3.** Diagrama ombrotérmico do C. E. E. M., baseado nos valores médios de 30 anos (1951-1980) de temperatura (T) e da precipitação (P). Valores da estação Meteorológica Évora/Mitra (Reis & Gonçalves, 1985).

No período referido, a temperatura média anual do ar foi de 15,4 °C, a média das temperaturas máximas do mês mais quente de 31,3 °C (em Agosto) e a média das temperaturas mínimas do mês mais frio de 3,8 °C (em Janeiro). No mesmo período de 30 anos, a precipitação média anual foi de 664,6 mm, distribuída principalmente entre Maio e Outubro – período chuvoso. Não se verificaram valores de precipitação média mensal superiores a 100 mm, sendo Janeiro o mês que apresentou maior precipitação, com uma média de 97,7 mm. O período seco teve uma duração de 4 meses, de Junho a Setembro (durante os quais o valor da precipitação média mensal foi inferior ao dobro da temperatura média mensal).

A humidade relativa média variou entre 75% (às 9 horas) e 65% (às 18 horas) enquanto que a evaporação anual média foi de 1.760 mm (com evaporímetro de Piche). O vento foi predominantemente do quadrante Norte, principalmente Noroeste, no entanto as rajadas mais fortes foram registadas durante o Inverno, de Sudoeste.

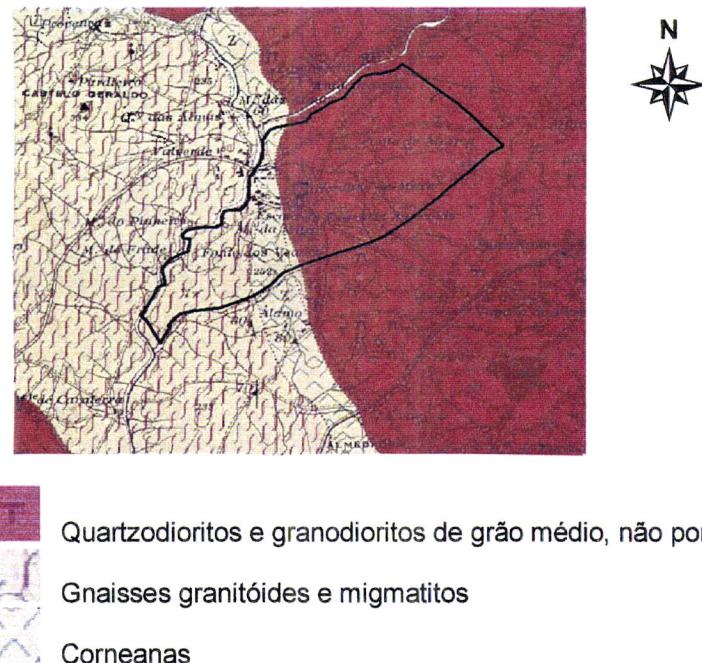
De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é mesotérmico húmido com Verão seco e muito quente (Csa). A classificação de Thornthwaite define este clima, cujos Verões apresentam grande défice de água e pequena ou nula eficiência térmica, como sub-húmido chuvoso, mesotérmico (C2 B2 s2 a') (Reis & Gonçalves, 1985).

Segundo a aproximação bioclimática de Rivas-Martínez (Rivas-Martinez *et al.*, 1999), o C. E. E. M insere-se no bioclima Mediterrâneo Pluvioestacional-Oceânico, andar bioclimático Mesomediterrâneo Inferior (com um índice de termicidade de 326) de ombrotípico Seco a Sub-húmido (com um índice ombrotérmico de 3,6).

### 3. LITOLOGIA E SOLOS

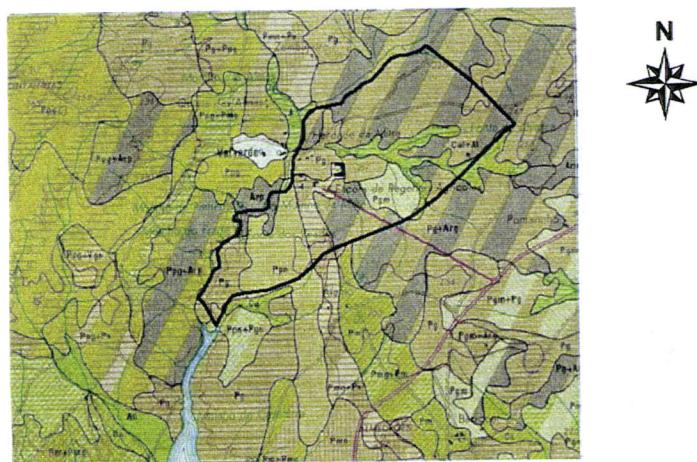
O C. E. E. M. situa-se numa peneplanície na periferia da Serra de Monfurado, com uma exposição dominante de NW, apresentando duas zonas com relevo distinto. A NE o relevo é suave, ondulado, com declives entre 2 e 4 %, a litologia dominante corresponde a quartzodioritos e granodioritos de grão médio não porfiróide (Figura II.4.). A SW, o relevo é bastante ondulado, com declives que

podem ultrapassar os 20%, correspondendo às áreas associadas a gnaisses granítoides e migmatitos (Aguiar & Grilo, 1975, Nunes, 1998). O trabalho experimental decorreu nesta área, apresentando um declive entre 5 e 16%. A separar as duas áreas (rochas eruptivas, rochas metamórficas) encontra-se uma faixa de corneanas geralmente anfibólicas (Condeça, 1998).



**Figura II.4.** Localização da Herdade da Mitra na Carta Geológica de Portugal, Folha 40-A, Évora, 1:50.000 (IGC, 1969).

De acordo com a classificação portuguesa, os solos predominantes no C. E. E. M. são os Solos Litólicos Não Húmicos (Cardoso, 1974) (Figura II.5.). A parcela em estudo insere-se num complexo de Litossolos dos Climas de Regime Xérico de gnaisses e de Solos Litólicos Não Húmicos Pouco Insaturados Normais de gnaisses (Aguiar & Grilo, 1975). Na área experimental, de acordo com Aguiar & Grilo (1975) predominam os Solos Litólicos Normais de gnaisses e os Litossolos de gnaisses. A textura dos solos é franco-arenosa, com alguns elementos grosseiros.



Pg – Solos litólicos não húmicos de granitos ou rochas afins

Ppn – Solos litólicos não húmicos de gneisses ou rochas

Pmn – Solos mediterrâneos pardos de rochas

Cal – Solos hidromórficos de aluviões ou coluviais, de textura ligeira

Al – Aluviossolos modernos

**Figura II.5.** Localização da Herdade da Mitra na Carta de Solos, Folha 40-A, Évora, 1:50 000 (SROA, 1969).

David (2000) reporta a realização um furo junto à área experimental, que além de confirmar a litologia referida para o local, detectou a existência de um aquífero não confinado, acerca de 13 m de profundidade.

#### 4. VEGETAÇÃO

A vegetação da área onde decorreu o trabalho experimental deste estudo insere-se na série *Pyro bourgaeanae-Quercetum rotundifoliae* S., com carrasais altos – *Hyacinthoido-Quercetum coccifera* – a dominar as zonas dos afloramentos rochosos (Capelo, 1996).

O estrato arbóreo constitui um montado esparsos de sobreiros (*Quercus suber* L.) e azinheiras (*Q. rotundifolia* Lam.).

O sub-bosque é constituído por várias espécies características da vegetação mediterrânea, como *Cistus salvifolius* L., *C. ladanifer* L., *C. crispus* L e *C. monspeliensis* L., *Rosmarinus officinalis* L. e *Lavandula stoechas* L.. Encontram-se,

ainda, outras espécies, como *Q. coccifera* L., *Myrtus communis* L., e *Arbutus unedo* L., *Olea europaea* var. *sylvestris* Brot., *Pistacia lentiscus* L. *Phillyrea angustifolia* L., *Osyris alba* L. e *Smilax aspera* L.

O estrato herbáceo é caracterizado por formações vegetais anuais incluídas na *Helianthemetea Guttati* e por formações ruderais da Classe *Stellaria Mediae*.

Os estratos arbóreo e arbustivo apresentaram (de Outubro de 97 a Setembro de 98) valores de albedo que variaram entre 14% (no Verão) e 16% (no Inverno), para alturas solares superiores a 40° (David, 2000).

A parcela onde decorreram os trabalhos experimentais foi vedada em Julho de 1991. Desde essa data, a vegetação anteriormente sujeita a uma forte pressão de pastoreio por gado caprino, deixou de sofrer qualquer tipo de intervenção humana e de pastoreio. Não se conhece a ocorrência de incêndios nos últimos 30 anos.

### **III. ESTRUTURA DOS ARBUSTOS E INTERCEPÇÃO DA RADIAÇÃO FOTOSSINTETICAMENTE ACTIVA**



## 1. INTRODUÇÃO

A estrutura aérea do coberto pode ser entendida como distribuição vertical da fitomassa situada acima da superfície do solo, incluindo as dimensões, a forma e a orientação dos vários órgãos da planta, como as folhas, os caules, as flores e os frutos. A descrição da estrutura de um coberto vegetal é essencial para a compreensão dos processos ecofisiológicos que ocorrem nas plantas que o constituem, devido à forte influência que esta estrutura exerce na interacção entre as plantas e o ambiente. A arquitectura de um coberto vegetal afecta as trocas de massa e energia entre as plantas e o meio, podendo ser reveladora de estratégias adaptativas (a factores físicos, químicos e biológicos) adquiridas pelas plantas no seu processo evolutivo. A estrutura vertical de uma planta afecta vários factores ambientais, tais como, a temperatura do ar, a humidade atmosférica, a evaporação do solo sob da copa, a temperatura do solo e as trocas entre o solo e a atmosfera, a velocidade do vento, a intercepção da precipitação e a distribuição da radiação no interior do coberto (Campbell & Norman, 1989; Nobel, 1991; Norman & Campbell, 1989; Ross, 1981). Pelo impacto que a estrutura exerce no ambiente das copas, não só as plantas são afectadas, mas também outros organismos que vivam no interior ou sob o coberto (Toole *et al.*, 1984).

A relação entre a estrutura do coberto e a distribuição da radiação no seu interior é determinante para a maximização da sua capacidade fotossintética e portanto para a sua produtividade, sendo o fluxo fotónico fotossintético (PPF) que chega aos vários níveis da copa o factor que mais condiciona as taxas de assimilação de CO<sub>2</sub> (Nobel, Forseth & Long, 1993). Assim, conhecendo a distribuição da radiação ao longo dos diferentes estratos da copa de um arbusto, é possível avaliar a contribuição de cada estrato para a fotossíntese de toda a copa.

A área foliar, a distribuição espacial das folhas, o ângulo de inclinação das folhas e o ângulo de inclinação solar afectam a intercepção e a penetração da radiação solar no coberto (Nobel *et al.*, 1993).

O índice de área foliar (LAI), definido como a área unifacial das folhas por unidade de área do solo, encontra-se linearmente relacionado com a quantidade de radiação interceptada. Nos casos em que a proporção de biomassa caulinar em relação à fitomassa total seja elevada esta também afectará a percentagem de

radiação interceptada (Jarvis & Leverenz, 1983, Dufrêne & Bréda, 1995). O LAI é uma característica dinâmica da vegetação, variando durante o crescimento das plantas e podendo oscilar bastante ao longo do ano, principalmente no caso de plantas decíduas ou semi-decíduas (Nobel *et al.*, 1993).

A inclinação foliar, entendida como o ângulo entre o eixo foliar e a horizontal, afecta a quantidade de radiação interceptada. Quando o ângulo de inclinação solar é elevado (próximo do meio-dia solar), as folhas mais horizontais absorvem uma maior percentagem da radiação solar incidente por unidade de área do que folhas verticais, extinguindo uma grande percentagem da radiação fotossinteticamente activa. Pelo contrário, se um coberto possuir folhas mais verticais, a radiação solar incidente que penetrará através do coberto, à mesma hora solar, será superior. Assim, um coberto que possua folhas mais verticais nos estratos superiores e mais horizontais nos estratos junto ao solo, possui uma arquitectura que favorece a eficiência de uso da luz, permitindo que as folhas dos estratos inferiores recebam uma grande quantidade de radiação fotossinteticamente activa (Kuroiwa, 1970, Jones, 1983, Nobel *et al.*, 1993).

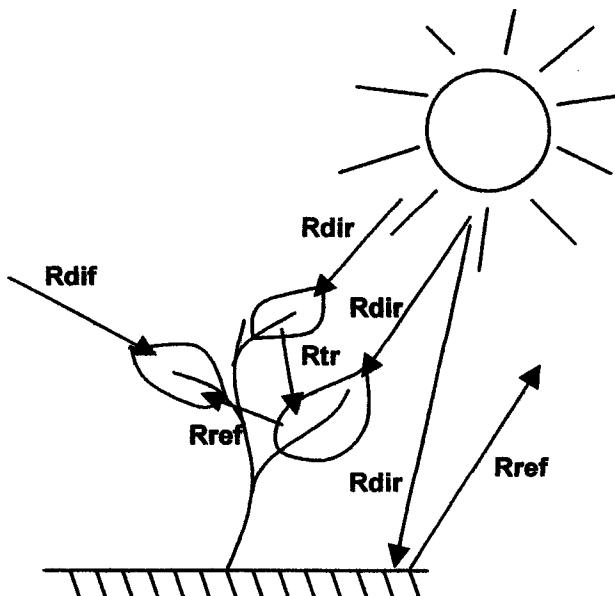
O recurso aos métodos directos de medição das áreas, formas, ângulos e posições dos orgãos das plantas é uma das formas de obter informação acerca da estrutura de um coberto vegetal. Os métodos referidos são geralmente destrutivos ou pelo menos perturbam a estrutura da planta, envolvendo um trabalho de campo e de laboratório exaustivo, não sendo de aplicação geral nem se adaptando a áreas muito extensas (Norman & Campbell, 1989, Gazarini *et al.*, 1990). Têm sido desenvolvidas outras formas, indirectas, de obter informação sobre a estrutura do coberto vegetal sem o danificar. Os métodos indirectos exploram o facto de as transferências de radiação no interior de um coberto estarem dependentes da sua estrutura e da inclinação solar e baseiam-se em medições da radiação sobre, sob e no interior da copa (Ross, 1981, Campbell & Norman, 1989). São métodos não destrutivos e bastante expeditos, no entanto requerem algum cuidado dado utilizarem modelos teóricos com algoritmos complexos (Norman & Campbell, 1989).

O papel desempenhado pela radiação num coberto vegetal é de particular importância, uma vez que afecta não só o processo físico de transferência de vapor de água, calor e CO<sub>2</sub>, mas também as actividades fisiológicas, como a fotossíntese e a transpiração, nas plantas que o constituem (Jones, 1983; Tappeiner & Cernusca, 1989). Uma vez que a distribuição da radiação num coberto vegetal está directamente relacionada com a sua capacidade fotossintética, e consequentemente com a sua produtividade, vários autores desenvolveram modelos para descrever a distribuição da radiação fotossinteticamente activa (PAR) num coberto vegetal, relacionando-a com a sua estrutura vertical (Ross, 1981).

A PAR é normalmente definida como o intervalo de radiação com comprimentos de onda compreendidos entre 400 e 700 nm (Jones, 1983), podendo ser medida em unidades de energia (W m<sup>-2</sup>) ou em densidade de fluxo fotónico (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Ao estudar a atenuação da radiação que ocorre quando esta atravessa o coberto devem considerar-se 3 componentes da radiação incidente (figura III.1.): radiação solar directa, radiação difusa da atmosfera e radiação difusa originada pelo coberto, consistindo esta na radiação transmitida e na radiação reflectida (Niilisk, Nilson & Ross, 1970). A radiação total é pois a soma destes três componentes. A sua contribuição relativa variará com a região espectral considerada, com as condições atmosféricas, e com a profundidade do coberto. Para além da qualidade da radiação há outros factores que afectam a intensidade da luz dentro da copa (Cernusca, 1982; Jones, 1983; Niilisk *et al.*, 1970), como sejam: a estrutura da copa (o número e forma dos espaços vazios, que resultam do tamanho, forma e orientação das folhas e caules e que determinam a quantidade de luz que penetra na copa), as características ópticas das plantas (a cor, a espessura, o conteúdo hídrico, a presença de indumento, a presença de ceras e a idade das folhas que alteram o espectro de absorção, reflexão e transmissão da radiação) e as características ópticas da superfície do solo.

A redução da intensidade da radiação no interior da copa, desde o topo até ao solo, gera um gradiente vertical, as folhas do topo do coberto interceptam uma grande percentagem de radiação solar directa e as folhas da base recebem principalmente radiação difusa (reflectida e transmitida pelos outros elementos da copa). Em cobertos pouco densos e/ou com espaços vazios no seu interior, este decréscimo de radiação não é tão acentuado, uma vez que a radiação solar directa atinge níveis mais profundos da copa (Anderson, 1964; Niilisk *et al.*, 1970). Em dias

de céu encoberto, em que a radiação incidente é principalmente radiação difusa, propagando-se em todas as direcções do espaço, as diferenças da intensidade da PAR entre o topo e o interior da copa não são tão acentuadas (Gazarini, 1988).



**Figura III.1.** Representação esquemática dos componentes da radiação: radiação directa ( $R_{dir}$ ), radiação difusa ( $R_{dif}$ ), radiação transmitida ( $R_{tr}$ ) e radiação reflectida ( $R_{ref}$ ). Adaptado de NIILISLISK et al. (1970).

Admitindo que a atenuação da radiação ao longo de um perfil vertical dentro de um coberto varia proporcionalmente com o índice acumulado de área foliar, Monsi & Saeki (1953) adaptaram a lei de Lambert-Beer ao estudo da vegetação, propondo a lei da extinção da luz (1), segundo a qual o decréscimo da radiação dentro de um coberto vegetal segue um curso exponencial.

$$I_x = I_0 * e^{-k * LAI_{ac}} \quad (1)$$

Em que  $I_x$  é a intensidade de radiação que atinge o nível  $x$  do coberto,  $I_0$  a intensidade de radiação incidente no topo do coberto,  $k$  é o coeficiente de extinção da radiação e  $LAI_{ac}$  o índice de área foliar acumulado desde o topo até ao ponto  $x$ . Após a medição dos valores de  $I_0$ ,  $I_x$  e  $LAI_{ac}$ ,  $k$  pode ser calculado por transformação da equação da extinção (1), numa equação de regressão (2):

$$\ln(I_x/I_0) = a + b * LAI_{ac} \quad (2)$$

em que a relação  $I_x/I_0$  é designada por transmitância ou intensidade luminosa relativa e expressa a relação entre a quantidade de radiação num ponto x dentro do coberto ( $I_x$ ) e a radiação incidente fora do coberto ( $I_0$ ); a é normalmente igual a zero, o que significa que a recta passa pela origem dos eixo das coordenadas; b é o coeficiente de extinção  $k$  e  $LAI_{ac}$  o índice de área foliar acumulado sobre o ponto x. Assim obtém-se:

$$\ln(I_x/I_0) = k * LAI_{ac} , \text{ se } a=0 \quad (3)$$

Este modelo explicativo da extinção da PAR no interior de um coberto, baseia-se em determinados pressupostos (Anderson, 1964; Mann *et al.*, 1977; Niilisk *et al.*, 1970) que dificilmente se verificam em situações naturais.

- A distribuição e orientação das folhas deve ser aleatória, havendo uma distribuição uniforme do LAI em todos os estratos da copa.
- Não existe transmissão nem reflexão da radiação através das folhas e do solo.
- A inclinação foliar deve ser constante em todos os estratos da copa

No entanto, verifica-se que o coeficiente de extinção ( $k$ ) depende da distribuição das folhas, da sua inclinação e da distribuição da luz fora do coberto, o que por sua vez depende da altitude e da inclinação solar. Uma vez que o valor de  $k$  depende da geometria da copa, diferentes copas podem apresentar diferentes valores de  $k$ , podendo este variar entre os vários níveis de uma mesma copa. Os valores que têm sido encontrados para  $k$  variam entre 0,3 e 1,5. Em cobertos com folhas mais verticais os valores de  $k$  variam entre 0,3 e 0,5, enquanto que em cobertos com folhas mais horizontais ou com um arranjo mais homogéneo são geralmente superiores a 0,7 (Monsi & Saeki, 1953).

Vários autores têm apresentado modelos matemáticos para explicar a extinção da luz nos cobertos vegetais, a maior parte dos quais para cobertos uniformes de espécies agrícolas, com inclinação foliar homogénea, horizontal ou vertical (Duncan *et al.*, 1967; Lemeur, 1973; Norman, Miller & Tanner, 1971). Estes

revelam-se inadequados quando aplicados a cobertos naturais, com uma estrutura mais heterogénea, não só devido a variações verticais de área e da inclinação foliar, como à existência de variações individuais de crescimento.

Thornley, 1976, Mann *et al.*, 1980, (Thornley, 1976, Kimes *et al.*, 1980, Mann *et al.*, 1980), foram alguns dos autores que desenvolveram modelos incluindo factores responsáveis pela inexistência de horizontalidade homogénea na distribuição das folhas, bem como modelos especiais para culturas em linha. No entanto todas as soluções apresentadas são específicas para uma forma de crescimento ou para um determinado tipo de espaçamento entre plantas, continuando a não serem satisfatórias quando aplicadas a um coberto natural.

Na tentativa de responder à necessidade de existência de modelos adaptados a cobertos vegetais naturais, quer pastagens quer matagais, Tappeiner (1985) desenvolveu vários modelos para calcular a distribuição da radiação nestes tipos de cobertos, partindo das considerações teóricas de Monsi e Saeki (1953).

O modelo mais simples, baseia-se nos seguintes pressupostos teóricos:

1. Distribuição regular da área foliar em todos os estratos, tendo todos os estratos o mesmo valor de LAI.
2. Arranjo horizontal das folhas em todos os estratos, ou um ângulo foliar uniforme em todos os estratos da copa.
3. Radiação solar vertical.
4. Distribuição das folhas ao acaso em todos os estratos, isto é, a distribuição das folhas no estrato  $x$  deve ser independente da distribuição das folhas nos outros estratos.
5. Inexistência de transmissão e reflexão da radiação pelas folhas e pelo solo.

Eliminando sucessivamente alguns destes pressupostos, obtém-se respectivamente um segundo modelo, que considera os valores reais de LAI em vez de um valor de LAI constante para todos os estratos, um terceiro modelo que acrescenta ao anterior o valor real dos ângulos foliares em cada estrato (só válido se se considerar que a inclinação foliar é independente do azimute solar) e um quarto modelo, que acrescenta ao modelo 3 o ângulo de incidência da radiação estar dependente do ângulo de inclinação foliar médio ( $\alpha_i$ ) e também do ângulo de inclinação solar ( $\beta$ ). Cada um destes modelos requer diferentes tipos de informação prévia: o LAI em cada estrato no Modelo 2; o LAI e o ângulo de inclinação foliar

médio em cada estrato no Modelo 3; o LAI e o ângulo de inclinação foliar médio em cada estrato e a inclinação solar no Modelo 4.

## 2. MÉTODOS

### 2.1. Estrutura do coberto

#### 2.1.1. Biomassa

A estrutura do coberto foi analisada pelo método do corte estratificado (Monsi e Saeki, 1953) nos meses de Janeiro, Março, Maio, Julho, Setembro e Novembro de 1995. Em cada data de amostragem foram cortados dois arbustos de *C. salvifolius* L. com uma altura de 60 cm, cujo crescimento se deu em diferentes condições luminosidade: um fora da influência da copa (AFIC) e outro sob a influência da copa (ASIC) de *Quercus rotundifolia* Lam. Os arbustos foram cortados no dia seguinte à realização das medições da radiação fotossinteticamente activa descritas em 2.2.

No topo de cada arbusto, colocou-se uma armação metálica de 50 x 50 cm suportada por 4 estacas metálicas verticais, fixas ao solo. Esta armação (preenchida com uma quadricula de 10 cm em arame) definiu uma coluna vertical com uma área de projecção no solo de 0,25 m<sup>2</sup>. Os cortes foram realizados ao longo desta coluna, em estratos de 10 cm, desde o topo até ao solo, movimentando a grade verticalmente ao longo das estacas metálicas.

A fitomassa obtida em cada estrato foi recolhida em sacos de plástico, estes foram fechados, identificados e colocados no frio (4°C). Seguidamente, a fitomassa foi separada nos seguintes componentes: folhas verdes (FV), folhas senescentes (FS), caules verdes (CV), caules lenhosos (CL), caules mortos (CM) e estruturas reprodutoras (ER) - botões, flores e frutos. Os caule lenhosos e os caules mortos foram ainda divididos em 3 lotes de diferentes diâmetros: Ø≤3mm, 3mm<Ø<5mm e Ø≥5mm. O peso seco de cada um dos componentes foi obtido após secagem em sacos de papel numa estufa de ventilação forçada, à temperatura de 80° C até atingirem peso constante.

## 2.1.2. Índices de área

Após a separação do material vegetal, antes da sua colocação na estufa, foram determinadas as áreas projectadas de todos os componentes, por estrato e arbusto. Em alguns estratos, devido à grande quantidade de folhas e/ou caules, foram retiradas amostras representativas do total recolhido para efectuar as medições de área. A área total para estes componentes foi obtida por extrapolação do peso seco das amostras.

A área projectada dos caules em cada estrato foi determinada por medição dos comprimentos e diâmetros das amostras e calculada a partir da expressão:

$$\text{Área} = (2 \pi r^2 + 2 \pi r h) / 2,$$

Sendo o raio (r) metade do diâmetro medido, e h o comprimento. As restantes áreas projectadas foram medidas num medidor de área modelo Li-3000A (LI-COR Inc., Nebraska, E.U.A.).

Obtidas as áreas dos vários componentes para a área de solo amostrada (50 cm x 50 cm), extrapolou-se a área de cada um deles para 1m<sup>2</sup> de solo. Assim obtiveram-se, por estrato, o índice de área foliar (LAI), o índice de área de matéria verde (GAI), e o índice de área da planta (PAI) sendo :

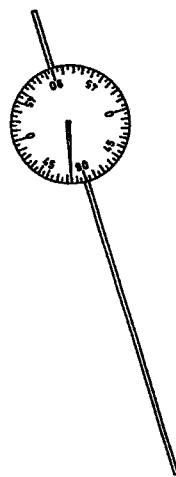
$$\text{LAI} = \frac{\text{área de folhas verdes}}{1\text{m}^2 \text{ de área de solo}}$$

$$\text{GAI} = \frac{\text{área de caules verdes} + \text{área de folhas verdes}}{1\text{m}^2 \text{ de área de solo}}$$

$$\text{PAI} = \frac{\text{área de todos os componentes}}{1\text{m}^2 \text{ de área de solo}}$$

### 2.1.3. Ângulos foliares

O ângulo de inclinação das folhas foi medido com um clinómetro manual (Figura III.2.) desenvolvido por Tappeiner, 1985.



**Figura III.2.** Clinómetro usado para medição dos ângulos foliares e caulinares de *C. salviifolius*.

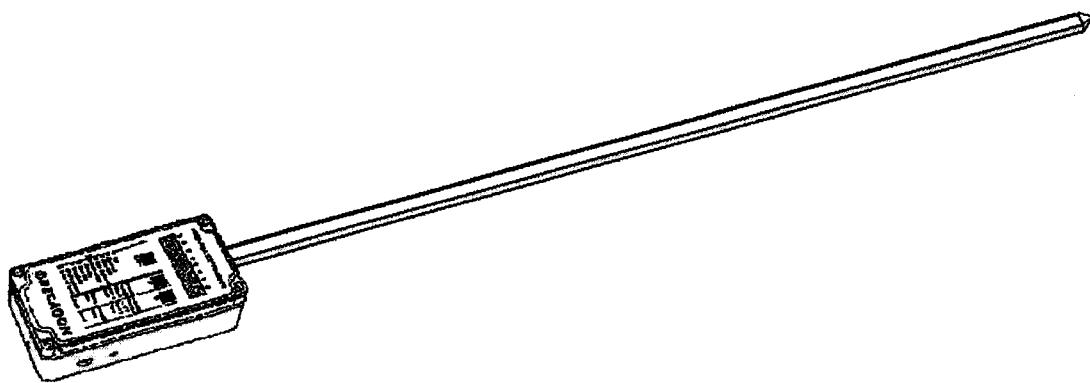
Alinhando o varão metálico com a inclinação da nervura principal das folhas, obtém-se o valor do ângulo de inclinação, por leitura da escala (com intervalos de 5°) existente na placa circular, no ponto indicado pela extremidade do ponteiro móvel instalado no centro da mesma.

As medições foram realizadas previamente, nos mesmos arbustos usados em 2.1.1., em 50 folhas por estrato e por arbusto. Determinou-se a área foliar da cada uma das folhas, no local, por sobreposição com o perímetro de folhas com uma área conhecida. Assim, obtiveram-se, por estrato, uma média aritmética (inclinação foliar média de cada estrato) e uma média ponderada da inclinação das folhas, usando a área foliar como factor de ponderação (utilizada para o teste dos modelos de extinção da luz).

Para cada arbusto, calculou-se ainda a média ponderada de inclinação foliar de cada estrato usando o respectivo LAI como factor de ponderação, obtendo a inclinação foliar média da copa.

## 2.2. Intercepção da radiação fotossinteticamente activa

As medições foram efectuadas com um medidor de luz portátil – ceptómetro (SF-80 *ceptometer*, Decagon Devices Inc., Pullman, Washington, E.U.A.). O ceptómetro utilizado (fig. x) permite medir fluxos instantâneos de radiação fotossinteticamente activa (entre 400 e 700 nm) ao longo de 80 sensores de luz alinhados ao longo de uma barra metálica de 80 cm de comprimento. Estes sensores estão ligados a um conjunto de 6 baterias de 1,5 V e a um microprocessador existentes no corpo do ceptómetro. Em cada medição o valor obtido corresponde à média aritmética das leituras efectuadas pelos 80 sensores, calculada pelo microprocessador.



**Figura III.3.** Ceptómetro SF-80, Decagon Devices, utilizado nas medições da radiação fotossinteticamente activa.

As medições foram realizadas no ano de 1995 nos dia 4 de Janeiro (dia Juliano 4), 9 de Março (dia Juliano 68), 13 de Maio (dia Juliano 133), 22 de Julho (dia Juliano 203), 13 de Setembro (dia Juliano 256) e 16 de Novembro (dia Juliano 320), com céu limpo e sem nebulosidade. O período diário efectivo de leituras foi condicionado pelo existência de radiação directa incidente no coberto arbustivo.

### 2.2.1. Radiação directa

A distribuição da radiação fotossinteticamente activa directa (PARdir) mediu-se com uma periodicidade horária em cada uma das datas. Em todas as horas

mediu-se a radiação incidente e a radiação reflectida (invertendo a posição do ceptómetro) no topo de cada arbusto e a radiação incidente em cada estrato de 10 cm (os mesmos que em 2.1.1.). Para uma maior exactidão das medições, foram efectuadas sempre duas medições em dois pontos fixos de cada estrato, ao longo de dois perfis verticais em cada arbusto, utilizando-se como valores finais a média aritmética das duas medições. Todas as leituras foram efectuadas a Norte do arbusto, para que o ceptómetro e o seu utilizador nunca fossem factor de ensombramento da copa. Em cada período horário foi feita a calibração do ceptómetro, e em cada leitura foi verificada a horizontalidade dos sensores observando o nível existente no corpo do ceptómetro.

### **2.2.2. Radiação difusa**

A distribuição da radiação fotossinteticamente activa difusa (PARdif) mediu-se com uma periodicidade bihorária em cada uma das datas.

Para a medição da radiação difusa colocou-se sobre o arbusto um chapéu preto opaco, de forma a manter as áreas onde se localizavam os perfis verticais ensombradas, seguidamente procedeu-se tal como em 2.2.1.

### **2.2.3. Extinção da radiação fotossinteticamente activa**

Calcularam-se os valores do coeficiente de extinção (k), relativamente ao PAI acumulado (PAI<sub>ac</sub>), em todas as datas, nas duas situações da exposição solar, com base na Lei de Lambert-Beer (Monsi & Saeki, 1953) (1) anteriormente descrita, sob a forma de equação de uma recta (2). Correspondendo k ao declive da recta de regressão entre a variável dependente “logaritmo da transmitância” e a variável independente PAI<sub>ac</sub>.

$$I_x = I_0 * e^{-k*PAI_{ac}} \quad (1)$$

$$\ln (I_x/I_0) = a + b * PAI_{ac} \quad (2)$$

- $I_x$  - Intensidade da PAR no nível x do coberto  
 $I_o$  - Intensidade da PAR incidente no topo do coberto  
 $k$  - Coeficiente de extinção da radiação  
 $PAI_{ac}$  - Índice de área foliar acumulado do topo até ao nível x.

Calculou-se o k médio diário (média dos valores horários obtidos em cada dia) para a radiação directa e para a radiação difusa, relativamente aos valores de  $PAI_{ac}$ .

Quantificou-se a intensidade relativa da PAR directa em cada estrato, calculando-se a proporção da radiação interceptada em relação à radiação PAR incidente no topo de cada arbusto, permitindo visualizar graficamente a extinção da PAR nos estratos ao longo de um perfil vertical.

#### 2.2.4. Validação dos modelos de extinção da radiação

Testaram-se os modelos de extinção da luz 1, 2 e 3 e 4 desenvolvidos por Tappeiner (1985) descritos em 1, em todas as datas, para a radiação directa, relativamente ao LAI. Calcularam-se as intensidades da PAR nos vários estratos resultantes da aplicação dos modelos e determinou-se para cada um, o ajustamento da recta de regressão entre os valores medidos e os valores preditos por estes. Com o objectivo de minimizar os casos em que a posição do sol tenha coincidido com algum espaço anómalo do coberto, utilizaram-se médias diárias.

#### Modelo 1

$$I_x = I_o \cdot \prod_{(i=1)}^{(x-1)} (1 - LAI/n)^{(x-1)}$$

- $I_x$  - intensidade da Par medida no estrato x  
 $I_o$  - intensidade da Par medida no topo da copa  
 $LAi$  - índice de área foliar  
 $n$  - número de estratos  
 $x$  - estrato

## Modelo 2

$$I_x = I_0 \cdot \prod_{(i=1)}^{(x-1)} (1 - LAI_i)$$

$I_x$  – intensidade da Par medida no estrato i

$I_0$  – intensidade da Par medida no topo da copa

$LAI_i$  – índice de área foliar medido no estrato i

$x$  – estrato

## Modelo 3

$$I_x = I_0 \cdot \prod_{(i=1)}^{(x-1)} (1 - LAI_i \cdot \cos \alpha_i)$$

$I_x$  – intensidade da Par medida no estrato i

$I_0$  – intensidade da Par medida no topo da copa

$x$  – estrato

$LAI_i$  – índice de área foliar medido no estrato i

$\alpha_i$  – inclinação foliar média no estrato i (média ponderada dos ângulos de inclinação foliar,

sendo a área das folhas o factor de ponderação)

## Modelo 4

$$I_x = I_0 \cdot \prod_{(i=1)}^{(x-1)} (1 - LAI_i \cdot \varphi_i)$$

com

$$\varphi_i = \cos \alpha_i \quad \text{se } \alpha \leq \beta$$

$$\varphi_i = \cos \alpha_i \cdot (1 + 2 \cdot (\tan \theta_i - \theta_i) / \pi) \quad \text{se } \alpha > \beta$$

e

$$\theta_i = \cos^{-1} (\cot \alpha_i \cdot \tan \beta)$$

$I_x$  – intensidade da Par medida no estrato i

$I_0$  – intensidade da Par medida no topo da copa

$x$  – estrato

$LAI_i$  – índice de área foliar medido no estrato i

$\alpha_i$  – inclinação foliar média no estrato i (média ponderada dos ângulos de inclinação foliar,

sendo a área das folhas o factor de ponderação)

$\varphi_i$  – inclinação da radiação solar incidente nas folhas

$\beta$  – ângulo de inclinação solar

## 2.3. Tratamento estatístico

Todos os procedimentos estatísticos e de análise de dados foram realizados com o programa SPSS 10.0.0 para Windows. A fundamentação teórica para a execução dos tratamentos estatísticos foi a descrita em Sokal & Rohlf (1995) e Zar (1999).

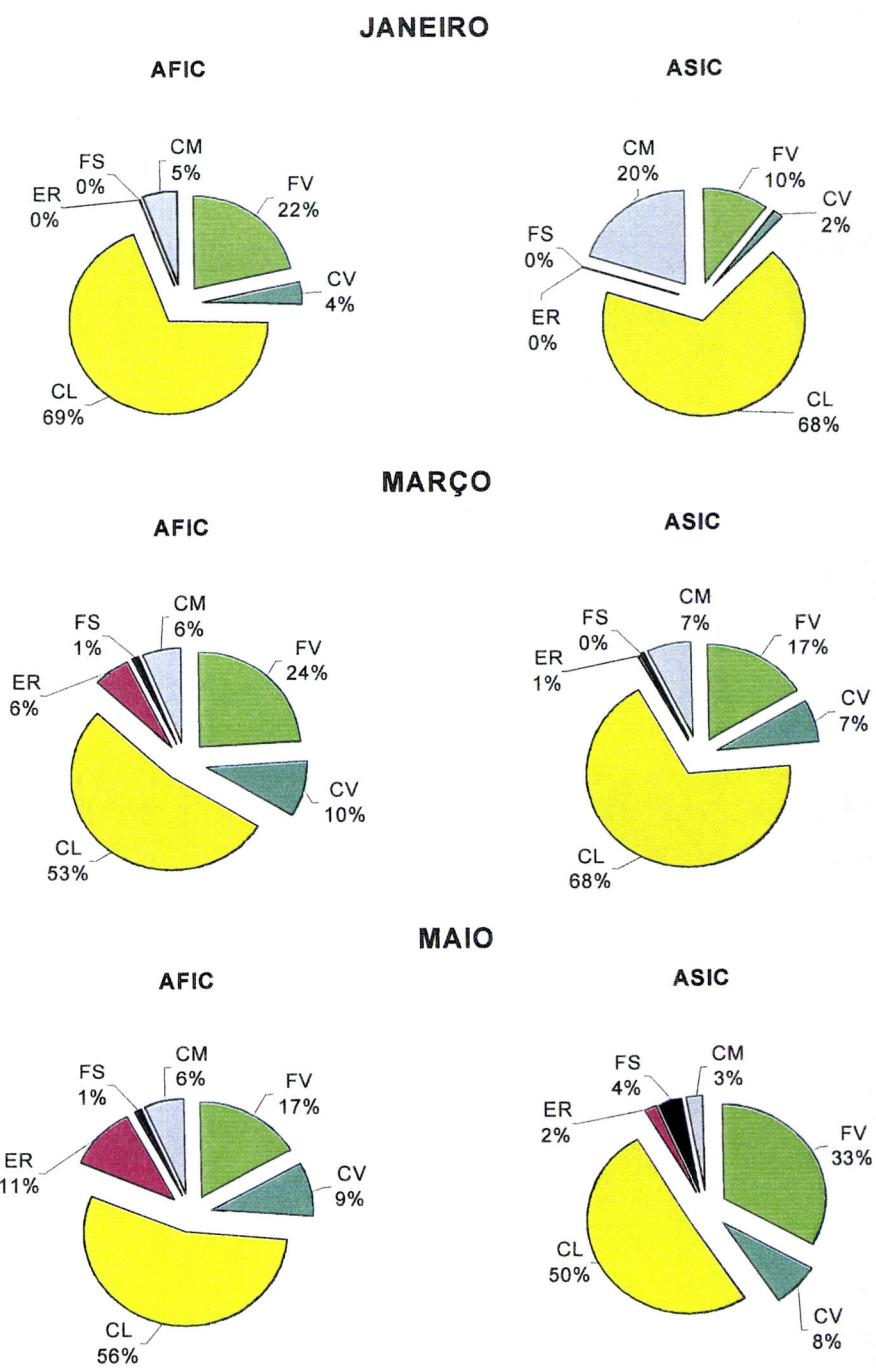
## 3. RESULTADOS

### 3.1. Estrutura do coberto

#### 3.1.1. Biomassa

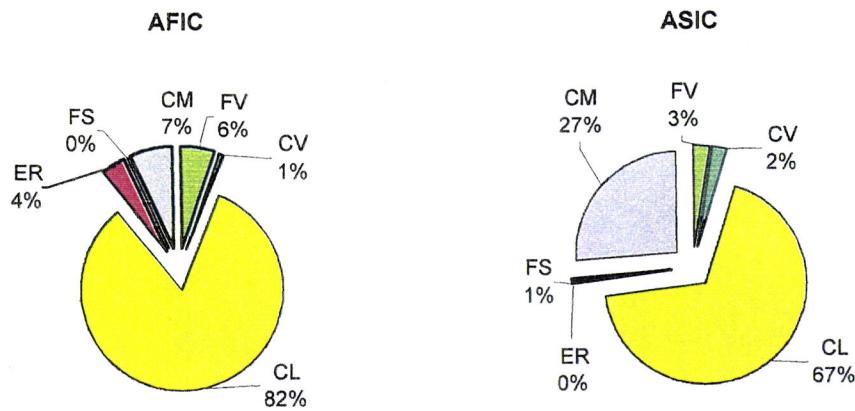
A fitomassa aérea média anual (calculada com base nas quantificações bimensais) nos arbustos de *C. salviifolius* fora da influência do coberto (AFIC) foi de  $1008 \text{ gm}^{-2}$  e nos arbustos sob a influência do coberto (ASIC) de  $833 \text{ g m}^{-2}$ . Os caules foram, em todas as datas de amostragem, o componente principal (fig. III.4. e 5), sendo a sua proporção maior nos ASIC do que nos AFIC (excepto em Maio). Em média, os caules contribuem com 78% da fitomassa total no AFIC e 89% no ASIC, seguindo-se respectivamente, 18 e 10% de contribuição das folhas e 4 e 1% das estruturas reprodutoras. Quando observados em conjunto, os caules verdes e as folhas verdes (componentes fotossinteticamente activos), foram proporcionalmente superiores em AFIC, com valores médios de 21% do que em ASIC, com 13%. Ao contrário destes, os caules mortos atingiram, em média, proporções mais baixas nos AFIC (7%) que nos ASIC (16%), contribuindo para a diferença já referida para o valor total de caules.

Verificou-se um aumento da proporção do componente folhas desde Janeiro até Maio, no AFIC e até Março no ASIC. Em Julho atingiram ambos os menores valores (6% no AFIC e 3 % no ASIC) que se mantiveram baixos em Setembro. Em Novembro assistiu-se a um aumento da proporção das folhas no AFIC (25%), não se verificando o mesmo no ASIC.

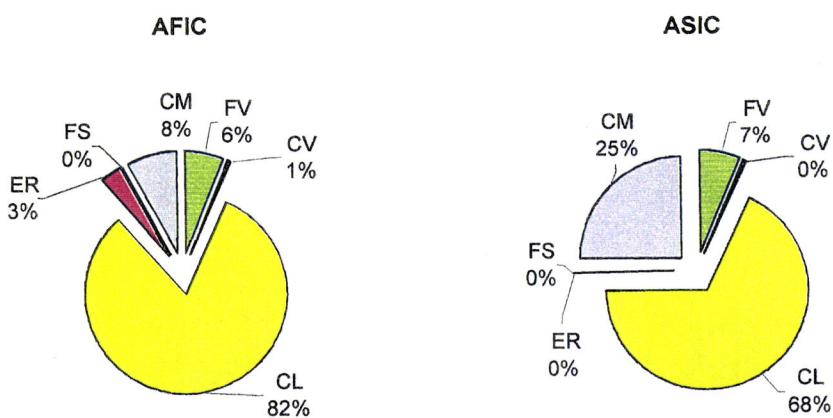


**Figura III.4.** Variação sazonal das proporções (%) dos diferentes componentes da fitomassa aérea (caules lenhosos – CL, caules verdes – CV, caules mortos – CM, folhas verdes – FV, folhas senescentes - FS e estruturas reprodutoras – ER) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Janeiro, Março e Maio de 1995.

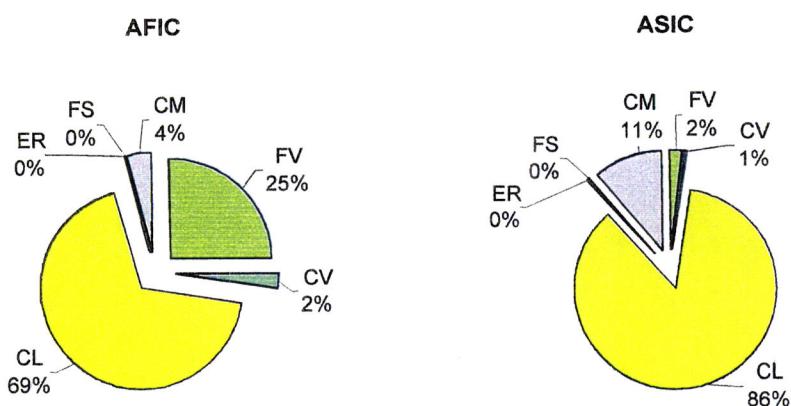
## JULHO



## SETEMBRO

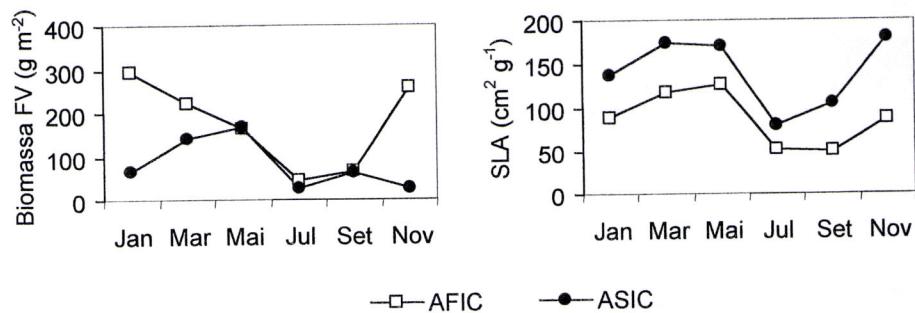


## NOVEMBRO



**Figura III.5.** Variação sazonal das proporções (%) dos diferentes componentes da fitomassa aérea (caules lenhosos – CL, caules verdes – CV, caules mortos – CM, folhas verdes – FV, folhas senescentes - FS e estruturas reprodutoras – ER) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Julho, Setembro e Novembro de 1995.

Na figura III.6. pode observar-se a variação da biomassa das folhas verdes e da área foliar específica ao longo do ano. Os AFIC apresentam sempre valores de biomassa foliar iguais ou superiores aos ASIC, sendo significativamente diferentes ( $p<0,05$ ) em no outono e no inverno (Novembro e Janeiro). Em Janeiro, o AFIC atingiu o máximo de biomassa foliar ( $296 \text{ gm}^{-2}$ ), enquanto o ASIC teve o seu valor máximo em Maio ( $167 \text{ gm}^{-2}$ ), o mínimo atingido em Julho foi, respectivamente, de 44 e  $29 \text{ gm}^{-2}$ . Ao contrário da biomassa das folhas verdes, a área foliar específica (SLA) foi sempre inferior nos AFIC. Os valores mais baixos ( $58 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  no AFIC e  $78 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  no ASIC) verificaram-se no verão. Na primavera os valores de SLA foram os mais elevados com  $126$  e  $170 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$  respectivamente nos AFIC e nos ASIC.

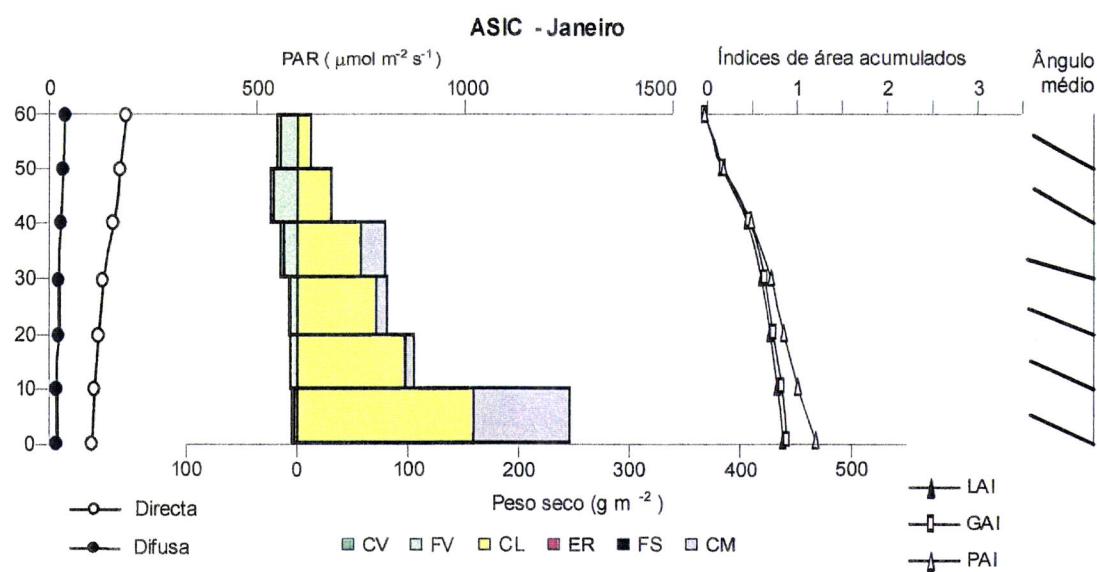
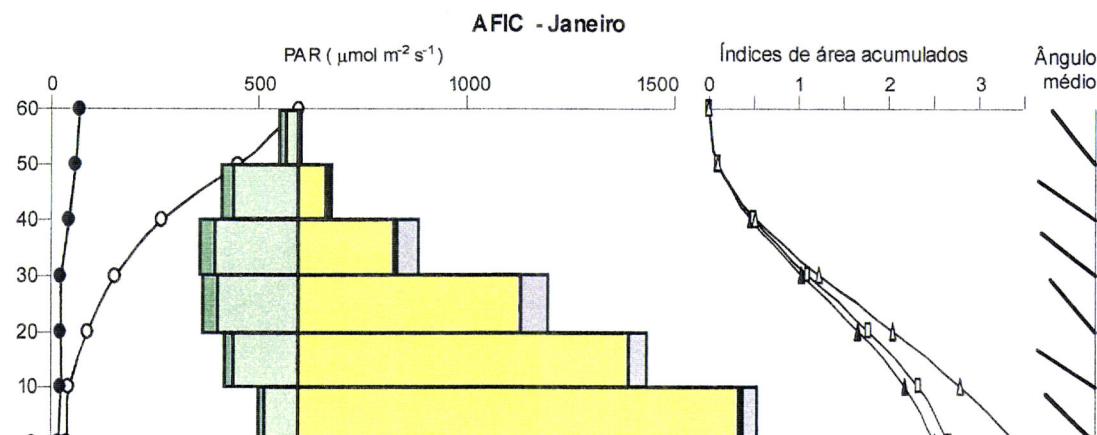


**Figura III.6.** Variação sazonal da biomassa das folhas verdes (Biomassa FV,  $\text{gm}^{-2}$ ) e da área específica foliar (SLA,  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995.

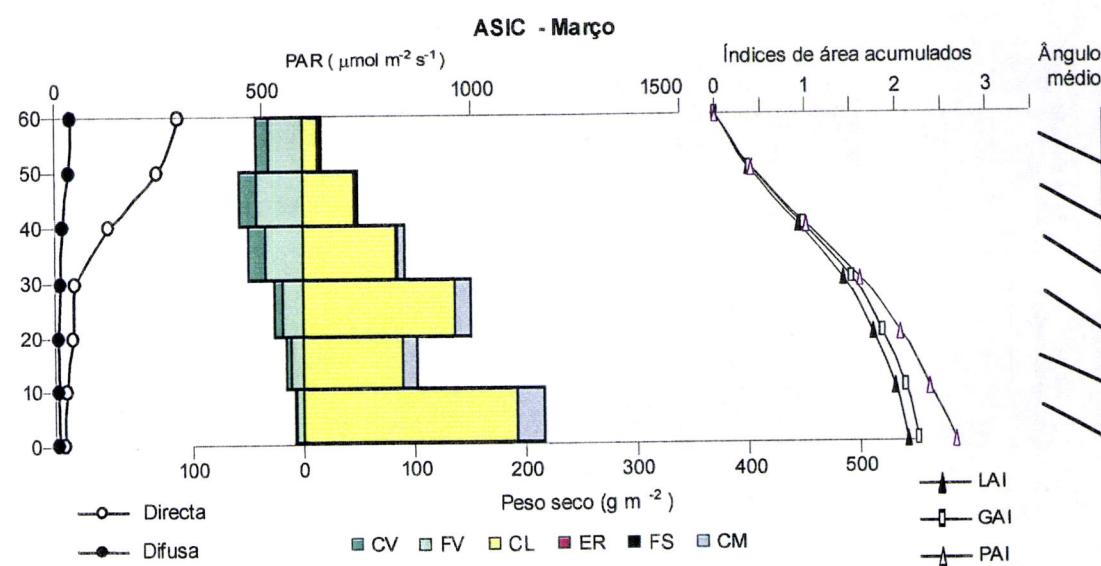
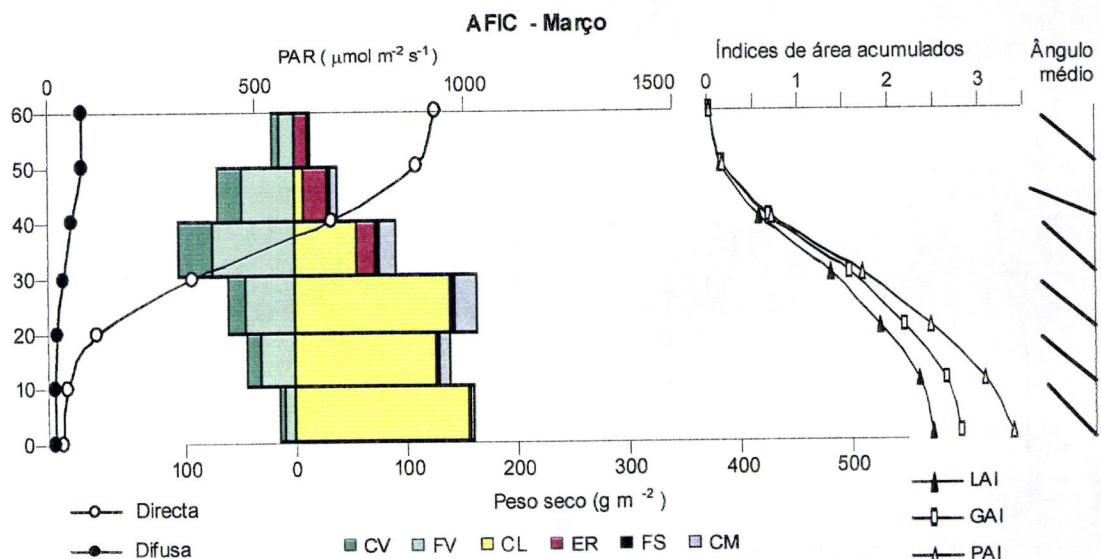
No outono, o AFIC apresentou sinais de recuperação da biomassa foliar ( $258 \text{ gm}^{-2}$ ), enquanto que o ASIC manteve valores da mesma ordem de grandeza ( $26 \text{ g m}^{-2}$ ).

A distribuição vertical dos caules castanhos apresentou, sempre, uma forma piramidal, com maior quantidade de biomassa na metade inferior da copa (fig.III.6), sendo a distribuição da biomassa das folhas verdes sujeita a maior variação, aproximando-se, porém, de uma pirâmide invertida correspondendo os dois estratos inferiores àqueles com menor quantidade de folhas.

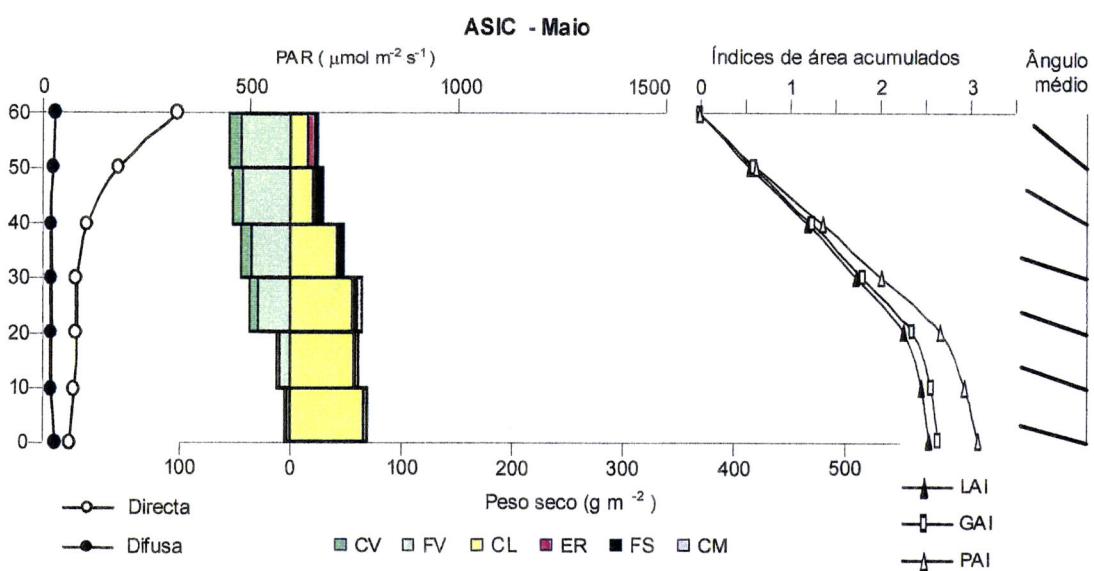
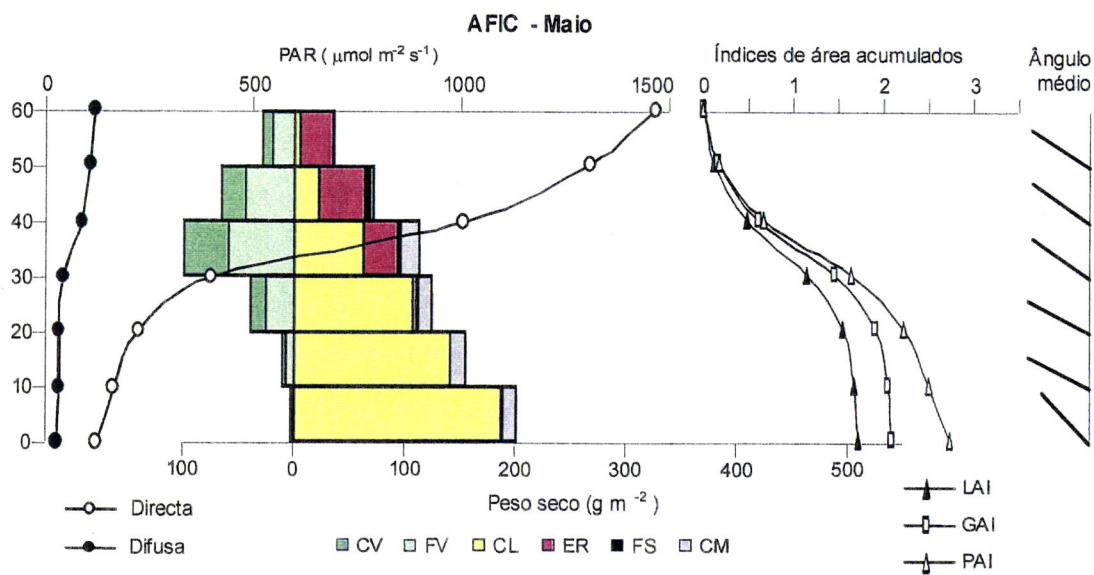
Pela análise dos gráficos das figuras III.7 a 12 é possível detectar um padrão de variação sazonal da distribuição vertical de alguns dos componentes da fitomassa aérea, nomeadamente da biomassa foliar.



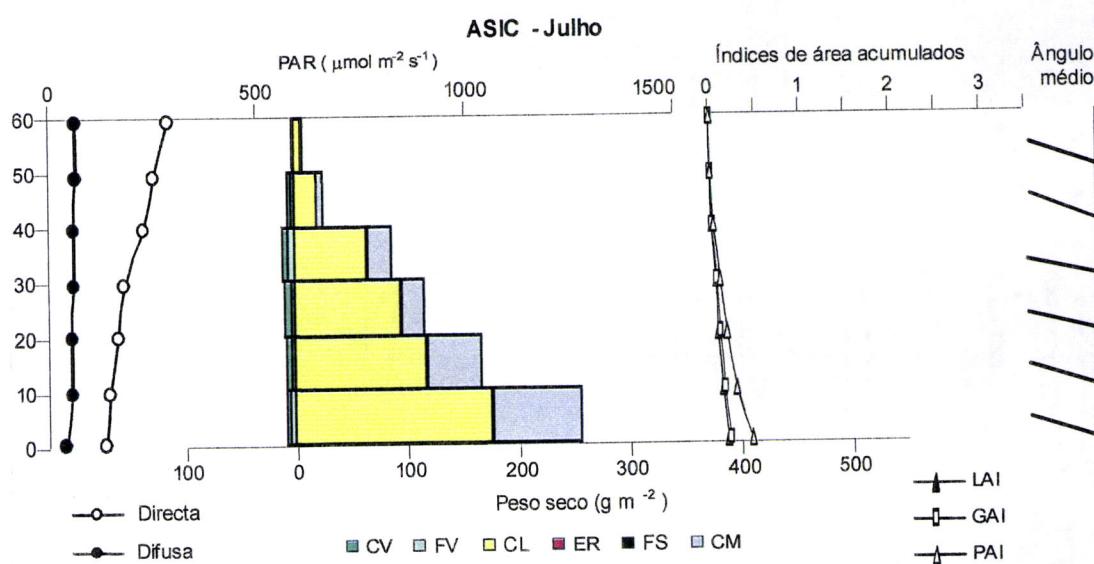
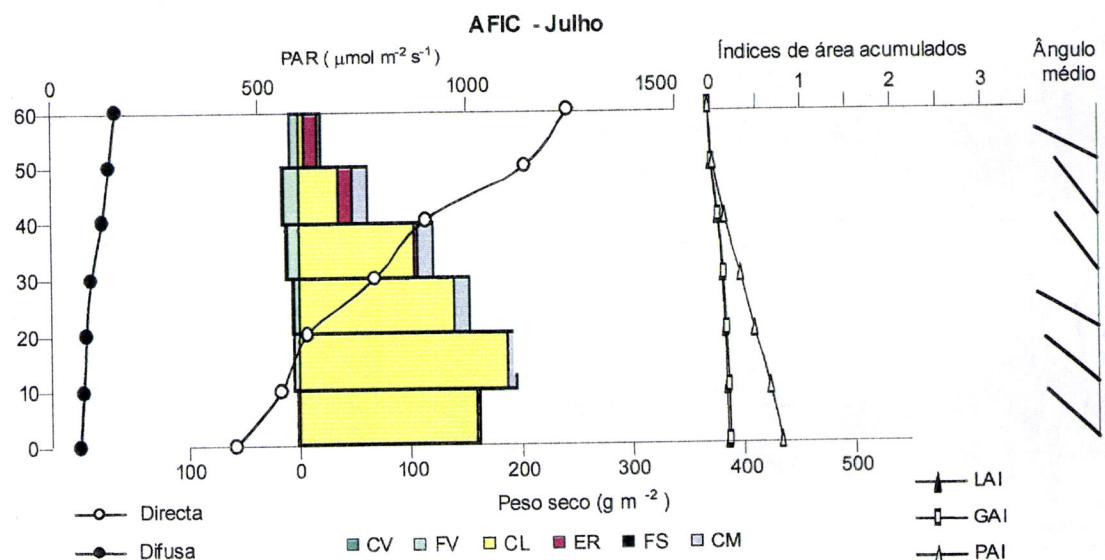
**Figura III.7.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Janeiro de 1995.



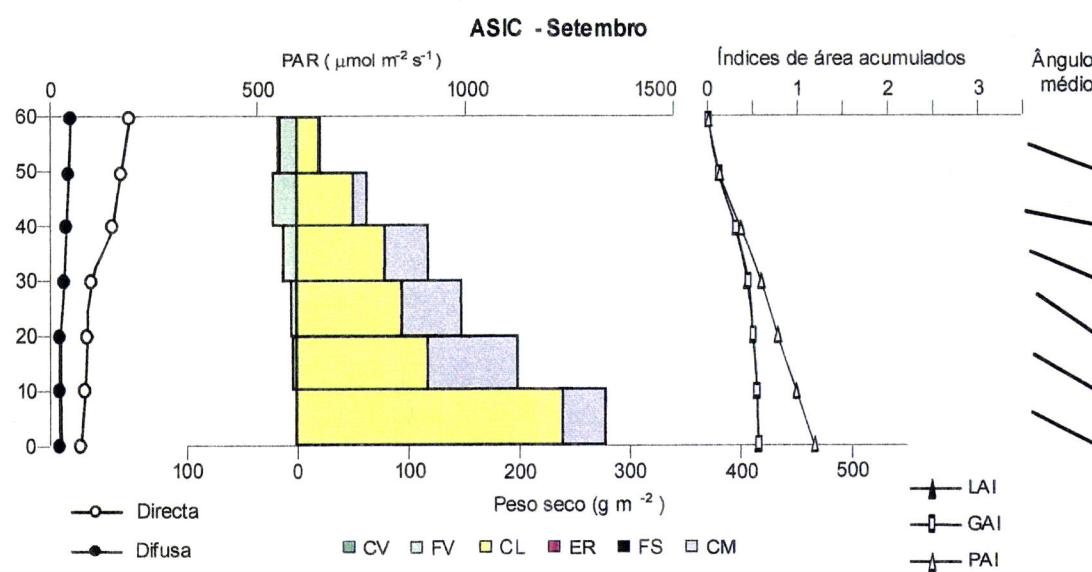
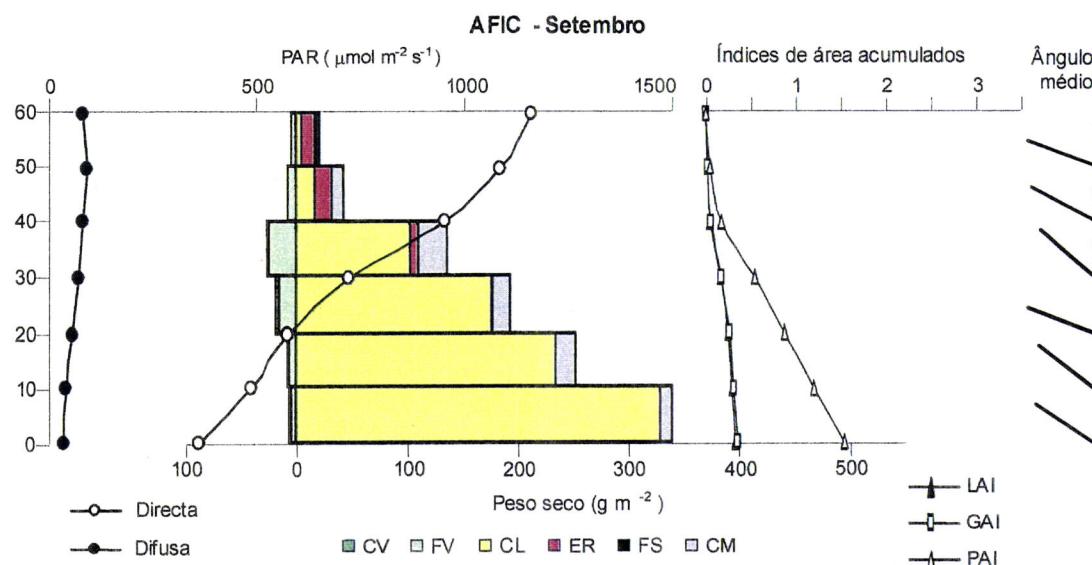
**Figura III.8.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Março de 1995



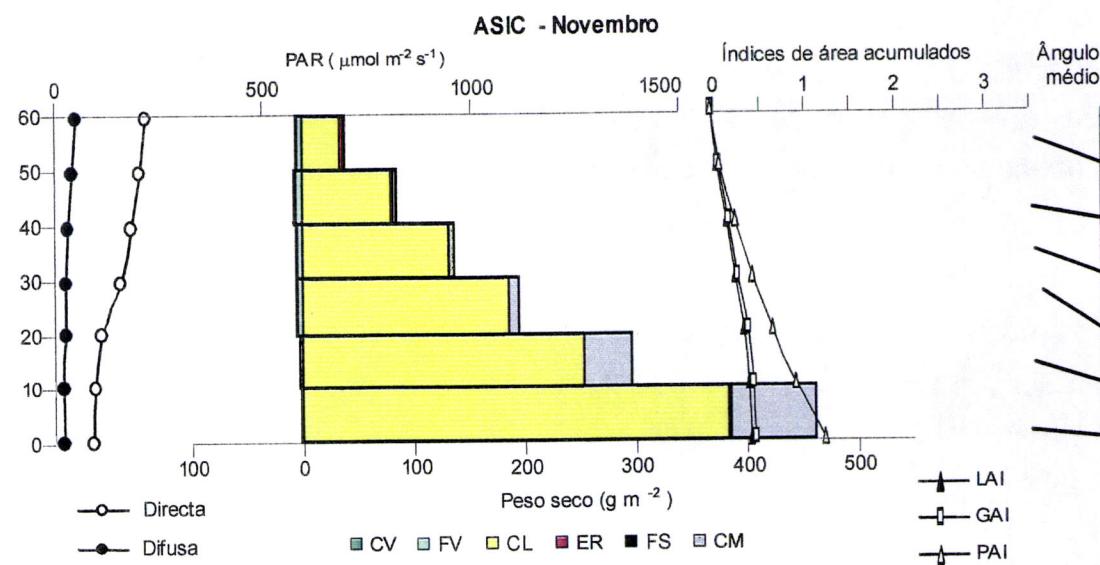
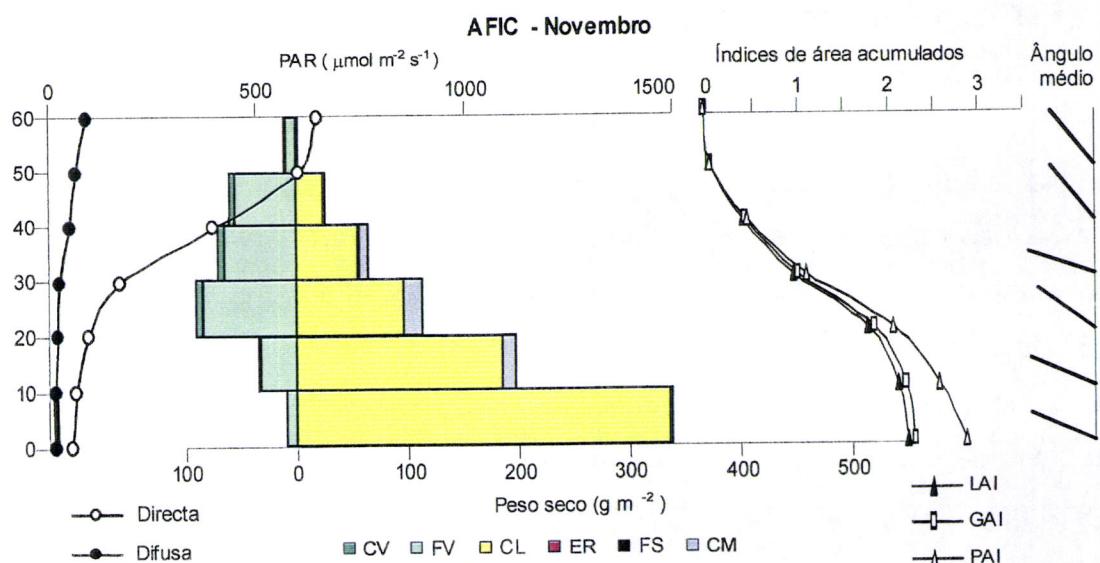
**Figura III.9.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Maio de 1995.



**Figura III.10.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) em Julho de 1995.



**Figura III.11.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos foliares médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Setembro de 1995 .



**Figura III.12.** Variação sazonal das curvas de extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) directa e difusa; da distribuição vertical ( $\text{gm}^{-2}$ ) dos componentes da fitomassa (caules verdes – CV; folhas verdes – FV; caules lenhosos – CL; estruturas reprodutoras – flores, botões e frutos – ER; folhas senescentes – FS; caules mortos – CM); dos índices acumulados de área foliar (LAI), de área de caules verdes (GAI), de área total da planta (PAI) e dos ângulos foliares médios nos vários estratos dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Novembro de 1995.

Em Janeiro e Novembro (outono e inverno), cerca de 50 a 65% da biomassa foliar encontrava-se no terço médio dos arbustos expostos ao sol, enquanto que o terço superior não diferia muito do inferior apresentando valores de cerca de 20 a 30%. Na primavera (Maio) e no verão (Julho), assistiu-se a um aumento da biomassa das folhas no terço superior, diminuindo no terço inferior. Em Setembro voltou a verificar-se uma distribuição semelhante à descrita para o outono.

Nos arbustos ensombrados pela copa das árvores, verificou-se ao longo de todo o ano (excepto em Julho) uma mais acentuada inversão na pirâmide de distribuição da biomassa foliar, uma vez que é no terço superior do arbusto que se encontrou a maior proporção de folhas (50 a 60%), sendo a sua proporção no terço inferior muito baixa (6 a 18%). Foi no verão (Julho) que esta distribuição se alterou encontrando-se a maior proporção no terço médio (44%).

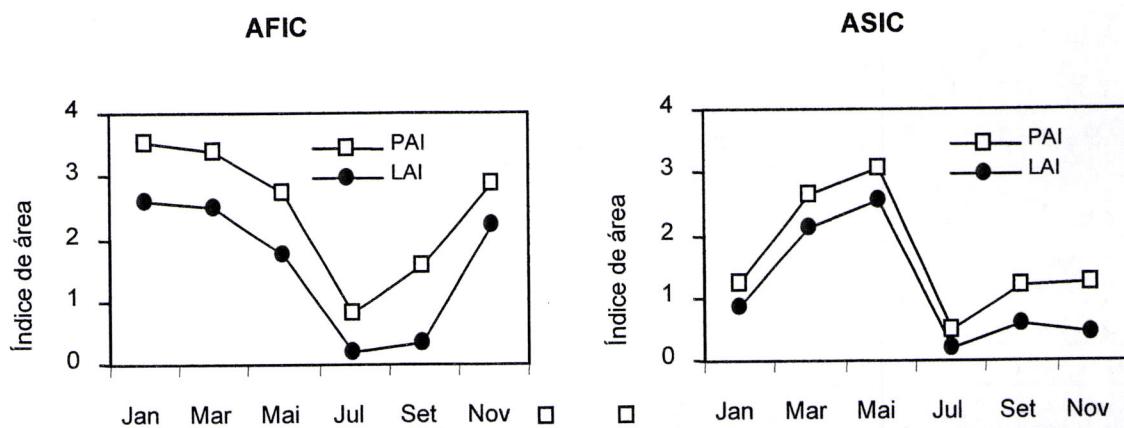
Verificou-se a maior proporção de estruturas reprodutoras nos AFIC e a sua distribuição preferencial na metade superior dos arbustos.

Não foi possível detectar algum padrão de variação na distribuição dos componentes caules mortos e caules lenhosos. Relativamente aos últimos, para além da distribuição vertical em pirâmide, já referida, com predominância nos estratos inferiores da copa quer nos AFIC quer nos ASIC, é de salientar o seu enorme contributo para o aumento do valor do PAI, principalmente na metade inferior dos arbustos.

### **3.1.2. Índices de área**

A variação do PAI acompanha a variação do LAI, como seria de esperar, no entanto os valores de PAI são muito superiores aos do LAI nos dois arbustos, esta diferença acentua-se nos AFIC. A importância dos caules lenhosos no aumento do valor do PAI em cada data, e a sua predominância principalmente na metade inferior dos arbustos está bem ilustrada nas figuras III.7 a 12 e III.13.

Os valores máximos de LAI atingidos foram da mesma ordem para os AFIC (2,6) e para os ASIC (2,5), no entanto aconteceram em momentos diferentes, desfasados dois meses. O mínimo nos dois arbustos foi o mesmo (0,2) atingido no verão (Julho). Nos AFIC a recuperação da área foliar verificou-se a partir de Setembro e no outono o LAI já apresentou valores de 2,2, enquanto que no ASIC a recuperação é muito lenta sendo apenas de 0,5 na mesma data.



**Figura III.13.** Variação sazonal do índice de área foliar (LAI) e do índice de área da planta (PAI) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995.

### 3.1.3. Ângulos foliares

Não se evidenciou nenhum padrão de variação da posição das folhas no interior dos cobertos dos AFIC e dos ASIC ao longo do ano (Figura III.7. a 12). As pequenas variações que ocorreram não parecem, numa primeira observação, ter obedecido a nenhuma estratégia adaptativa da planta.

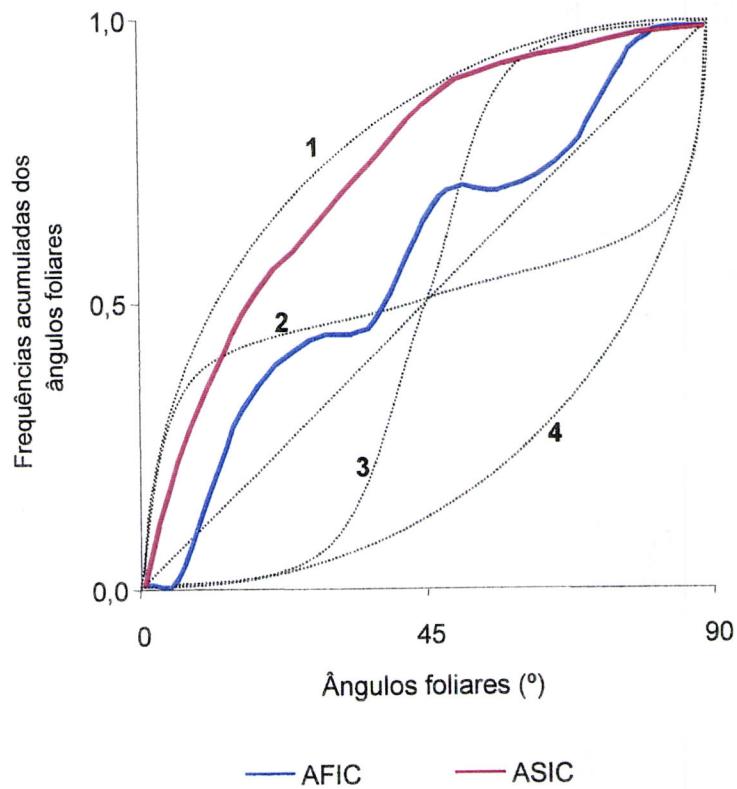
Ao comparar os valores médios de inclinação foliar dos vários estratos de arbustos com diferente exposição solar, e a inclinação foliar média da copa (tabela III.1.), verificaram-se algumas diferenças de comportamento. Os AFIC apresentaram valores de inclinação foliar média da copa mais elevados durante todo o ano (40, 38, 33, 44, 32, 30) sendo nos ASIC que se encontraram ângulos mais perto da horizontal (25, 30, 26, 16, 21, 20). É de salientar que os ASIC apresentaram os valores médios mais baixos nos meses de Julho, Setembro e Novembro, coincidindo este período com aquele em que se verificaram os valores mais baixos de biomassa e área foliar.

**Tabela III.1.** Variação sazonal da inclinação foliar média em cada estrato ( $^{\circ}$ ) e da inclinação foliar média da copa ( $^{\circ}$ ) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995.

Altura (cm)	Ângulos foliares ( $^{\circ}$ )					
	Janeiro		Março		Maio	
	AFIC	ASIC	AFIC	ASIC	AFIC	ASIC
50-60	51	29	41	26	33	39
40-50	34	30	23	29	35	29
30-40	38	16	43	33	35	18
20-30	49	21	40	34	28	19
10-20	33	24	40	24	27	19
0-10	44	25	47	29	47	16
inclinação foliar média da copa	40	25	38	30	33	26

Altura (cm)	Ângulos foliares ( $^{\circ}$ )					
	Julho		Setembro		Novembro	
	AFIC	ASIC	AFIC	ASIC	AFIC	ASIC
50-60	28	19	21	21	51	21
40-50	53	21	28	11	51	10
30-40	53	12	40	23	19	21
20-30	29	13	20	35	36	34
10-20	40	17	38	30	23	18
0-10	43	18	34	28	24	6
inclinação foliar média da copa	44	16	32	21	30	20

Tendo em consideração a frequência dos ângulos em cada estrato, De Witt (1965) fez uma caracterização gráfica dos vários tipos de coberto. Na figura III.14. ilustram-se as diferentes tendências encontradas nos AFIC e nos ASIC, usando a média das seis datas dos arbustos de sol (AFIC) e a dos arbustos de sombra (ASIC). Assim, verificou-se que os ASIC aproximaram-se dos cobertos planófilos, enquanto que os AFIC, que apresentaram maior variação não se aproximaram de nenhum dos tipos definidos por Witt (1965), situaram-se entre os cobertos planófilos e erectófilos.



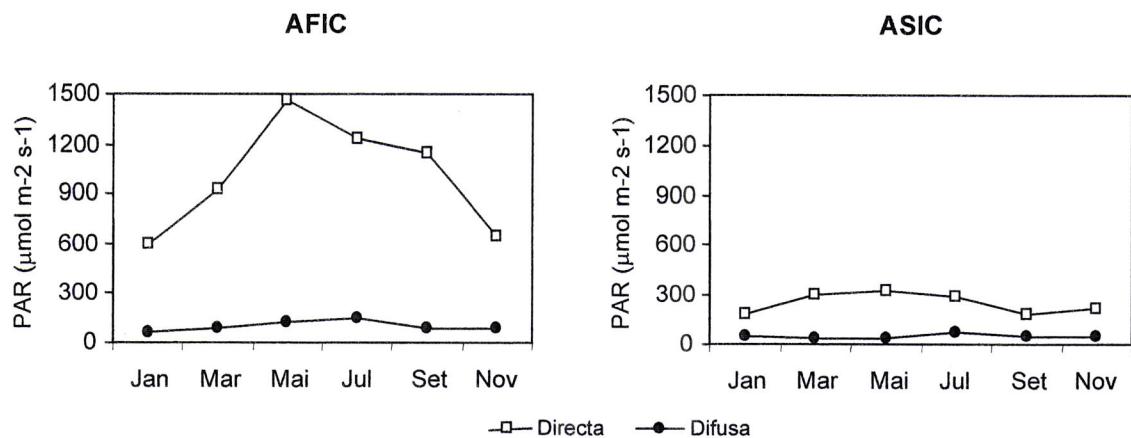
**Figura III.14.** Frequências acumuladas dos ângulos foliares (médias das seis datas) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995. Para caracterizar a estrutura dos cobertos, representa-se a frequência acumulada (da base para o topo) dos ângulos foliares, ponderada com a área foliar, contra o ângulo médio de cada classe. Tipos de coberto: 1 – planófilo, 2 – extremófilo, 3 – plagiófilo e 4 – erectófilo.

### 3.2. INTERCEPÇÃO DA RADIAÇÃO FOTOSSINTETICAMENTE ACTIVA (PAR)

#### 3.2.1. Radiação directa e radiação difusa

O ensombramento causado pelas copas das árvores, provocou uma redução de cerca de 70 a 80% da PAR incidente directa (média) e de 20 a 30 % da PAR incidente difusa (média).

A figura III.15. ilustra a variação da PAR directa e da PAR difusa ao longo do ano verificando-se uma maior variação dos valores da primeira nos AFIC, com um máximo de 1500 e um mínimo de  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .



**Figura III.15.** Variação sazonal da PAR directa e difusa incidente nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995.

Os valores da PAR directa são, em todas as datas, muito superiores aos da PAR difusa nos AFIC, quando comparados com os mesmos valores em ASIC.

### 3.2.2. Extinção da radiação fotossinteticamente activa

Os coeficientes de extinção ( $k$ ), médios diários, calculados relativamente aos valores de PAI, bem como os valores de  $r^2$  ( $p<0,001$ ) encontram-se na tabela III.2. Em ambas as situações de exposição solar, o coeficiente de extinção ( $k$ ) da radiação directa variou entre 0,7 e 1,7, atingindo o seu valor mais alto em Julho. Os ASIC apresentaram valores mais altos de  $k$  para a radiação difusa no verão (Julho e Setembro) e outono (Novembro), comparativamente com os valores de  $k$  nos meses de Janeiro, Março e Maio. Não foi possível detectar um padrão de variação sazonal nos valores de  $k$  para a radiação difusa nos AFIC. O coeficiente de variação para a

radiação difusa apresentou sempre valores mais baixos que o k para a radiação directa.

**Tabela III.2.** Variação sazonal dos valores médios diários do coeficientes de extinção (k) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1995.

Mês	AFIC						ASIC					
	PAR directa			PAR difusa			PAR directa			PAR difusa		
	k	r2	p	k	r2	p	k	r2	p	k	r2	p
Jan	0,88	0,98	<,001	0,46	0,92	<,001	0,68	0,99	<,001	0,45	0,99	<,001
Mar	0,89	0,98	"	0,55	0,99	"	0,95	0,99	"	0,58	0,99	"
Mai	0,87	0,99	"	0,59	0,99	"	0,68	0,97	"	0,46	0,99	"
Jul	1,3	0,99	"	0,96	0,99	"	1,7	0,89	"	0,94	0,97	"
Set	0,76	0,99	"	0,55	0,97	"	0,86	0,98	"	0,81	0,99	"
Nov	0,91	0,99	"	0,67	0,96	"	1	0,97	"	0,8	0,91	"

Como se pode observar na figura III.16. que ilustra a atenuação da radiação PAR ao longo do perfil vertical dos arbustos nas duas situações de exposição solar, a percentagem da PAR incidente reflectida pelo coberto nos AFIC e nos ASIC foi semelhante ao longo do ano (entre 4 e 10 %). Ao contrário, a percentagem de PAR que atingiu o solo, variou bastante (Figura III.16. a 18.). Assim, nos meses de Março e Maio, a percentagem da PAR que chegou ao solo foi, respectivamente, 4 e 8% nos AFIC e 9 e 20% nos ASIC. Nesta época, ambos os arbustos se apresentavam perto do seu óptimo de biomassa foliar e de LAI.

Em Julho e Setembro, época em que os valores de biomassa foliar e de LAI foram muito baixos nas duas situações de exposição solar, a percentagem da PAR que atingiu o solo foi bastante elevada, sendo respectivamente de 35 e 31 % nos AFIC e de 48 e 38% nos ASIC.

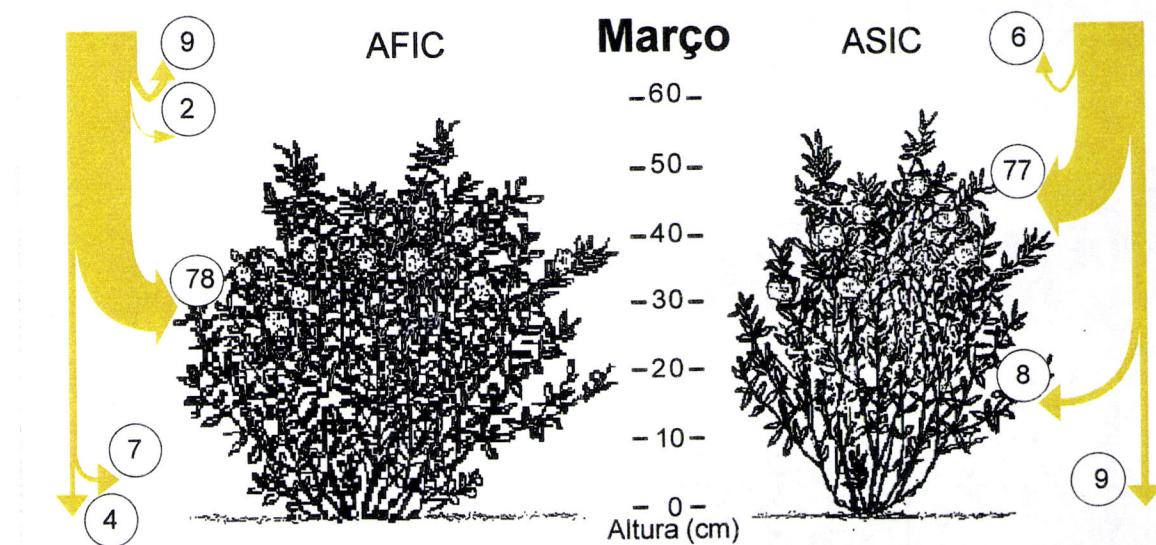
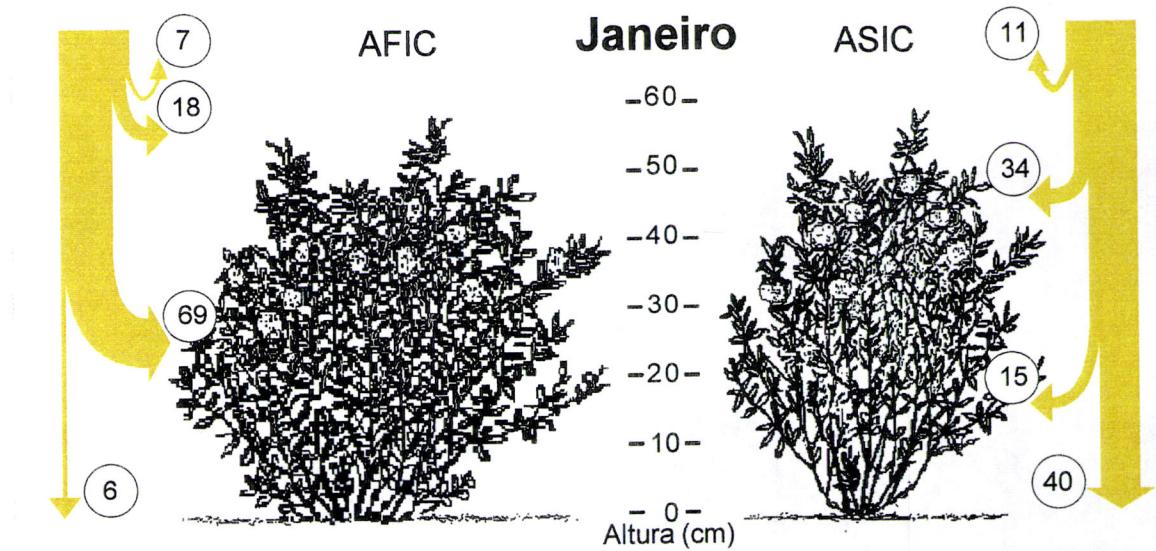
Em Novembro e em Janeiro, a percentagem da PAR que chega ao solo foi muito superior nos ASIC (respectivamente 42 e 40%) do que nos AFIC (respectivamente 9 e 6%), sendo que no primeiro mês estes apresentaram uma maior quantidade de biomassa foliar e de LAI, com valores perto do seu óptimo no segundo mês, enquanto que os primeiros continuaram a ter valores muito baixos de

biomassa foliar e de LAI, nestas datas. Nos AFIC, nos meses de Janeiro, Março, Maio e Novembro, 80 a 85% a área foliar, correspondendo aproximadamente a um LAI de 1,5 a 2 (situado entre 10 e os 50 cm nos dois primeiros meses, e os 20 e os 50 cm nos dois últimos), foi responsável pela extinção de cerca de 70 a 80% da PAR incidente. Na mesma situação de exposição solar, em Julho, a metade superior do arbusto onde se encontrava cerca de 70% da área foliar (correspondente a um LAI de 0,15) extinguiu apenas 29% da PAR. Em Setembro, foi entre os 20 e os 50 cm que 70% da área foliar (com um LAI de 0,23) extinguiu 44% da PAR incidente.

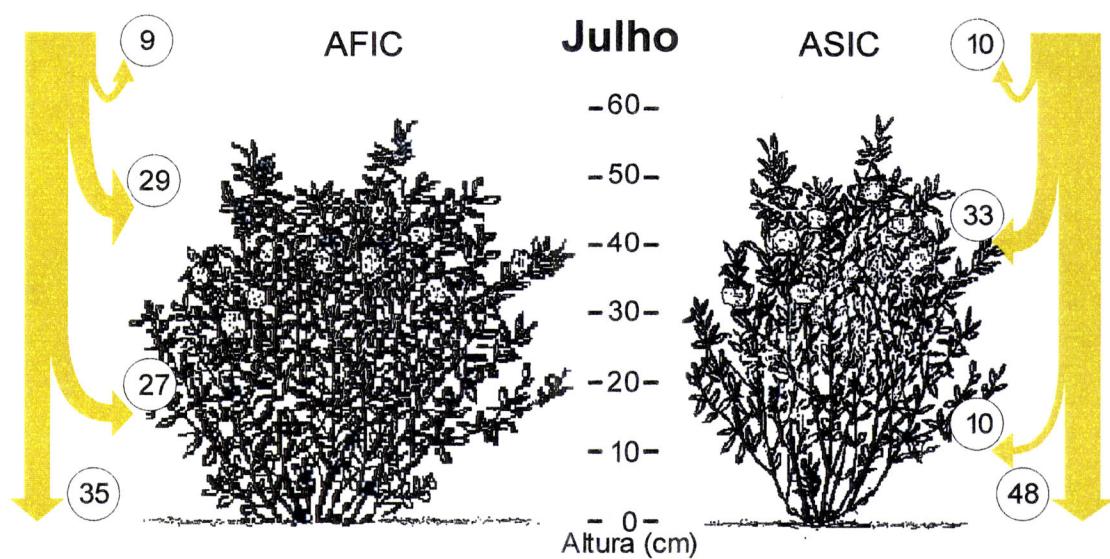
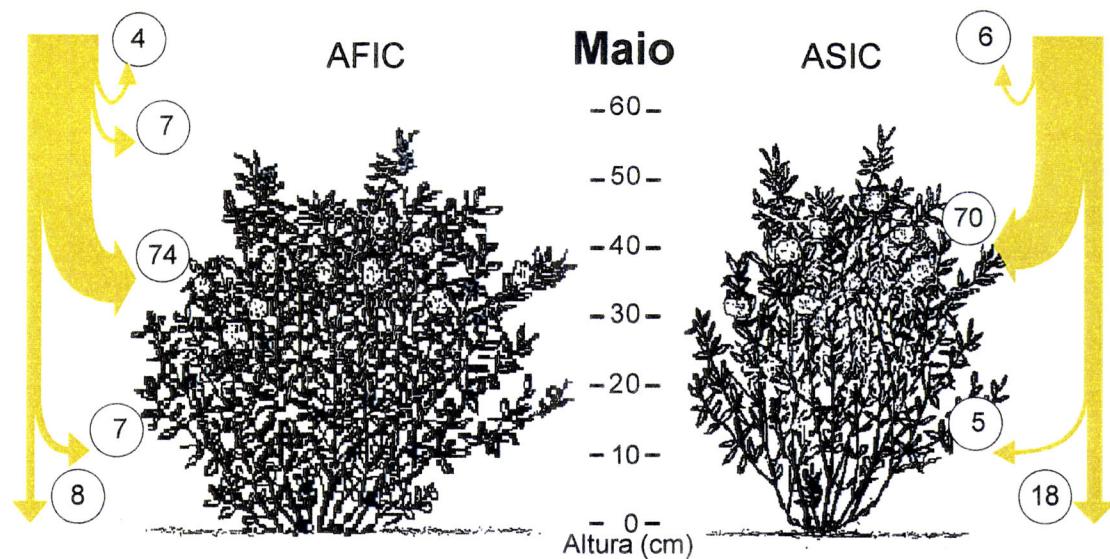
A contribuição do estrato superior para a extinção da PAR foi sempre relevante, nos ASIC. Assim, em Janeiro os 30 cm superiores do arbusto onde se situava 73% da área foliar (com um LAI de 0,6), foram responsáveis pela extinção de apenas 34% da PAR, um valor muito menor comparativamente ao AFIC.

Em Março a metade superior do ASIC, onde se extinguiu 77% da PAR, apresentava já um LAI de 1,5, correspondendo a cerca de 70% de área foliar. No mês de Maio, os 40 cm superiores da copa reúnem cerca de 85% da área foliar (um LAI de 2,2) e extinguem 70% da PAR incidente.

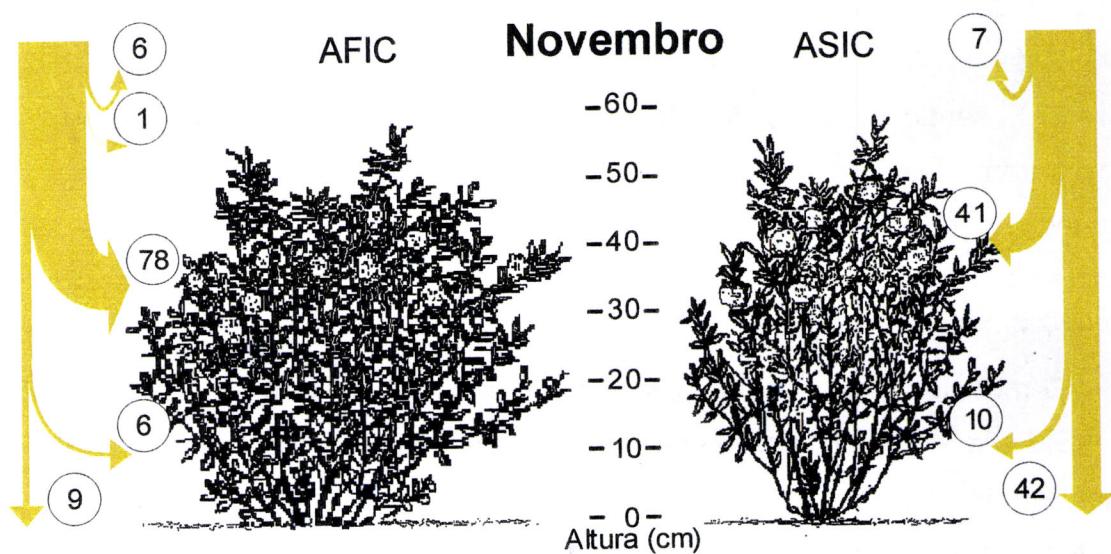
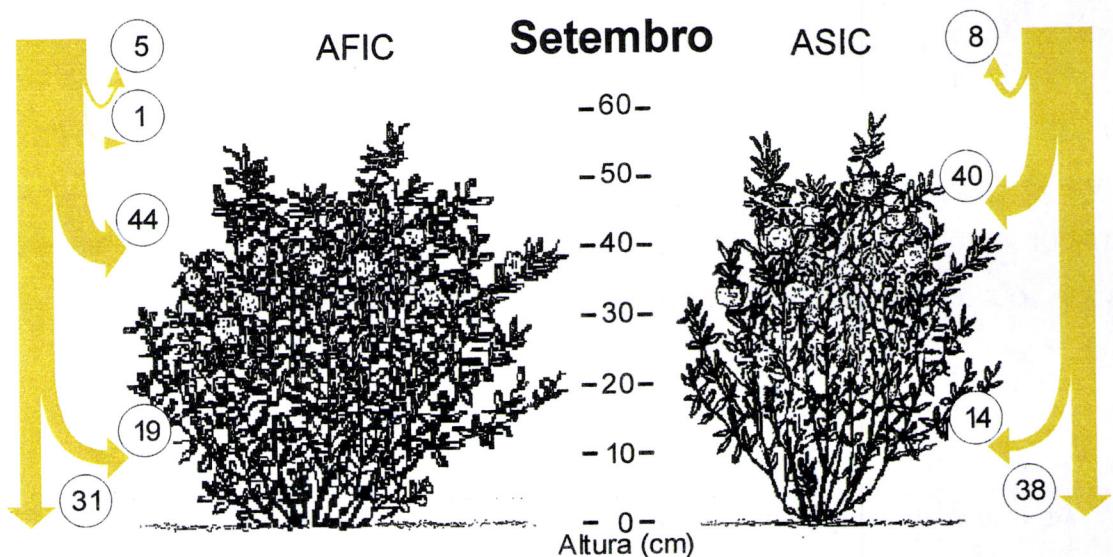
No verão (Julho), no verão tardio (Setembro) e no outono (Novembro) a quantidade da PAR interceptada pela copa dos ASIC foi muito baixa, sendo que a maior parte da radiação (respectivamente 33, 40 e 41%) se extinguiu nos 40 cm superiores em Julho (correspondendo a um LAI de 0,1), na metade superior da copa em Setembro, onde se encontrava cerca da 80% da área foliar (apresentando um LAI de 0,4). Em Novembro a PAR foi extinta nos 40 cm superiores da copa, onde 88% da área foliar correspondia a apenas cerca de 0,4 de LAI.



**Figura III.16.** Variação sazonal da extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ao longo de um perfil vertical nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Janeiro e Março de 1995.



**Figura III.17.** Variação sazonal da extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ao longo de um perfil vertical nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) *Q. rotundifolia* em Maio e Julho de 1995.



**Figura III.18.** Variação sazonal da extinção da radiação fotossinteticamente activa – PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ao longo de um perfil vertical nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) *Q. rotundifolia* em Setembro e Novembro de 1995.

### 3.2.3. Validação dos modelos de extinção da radiação

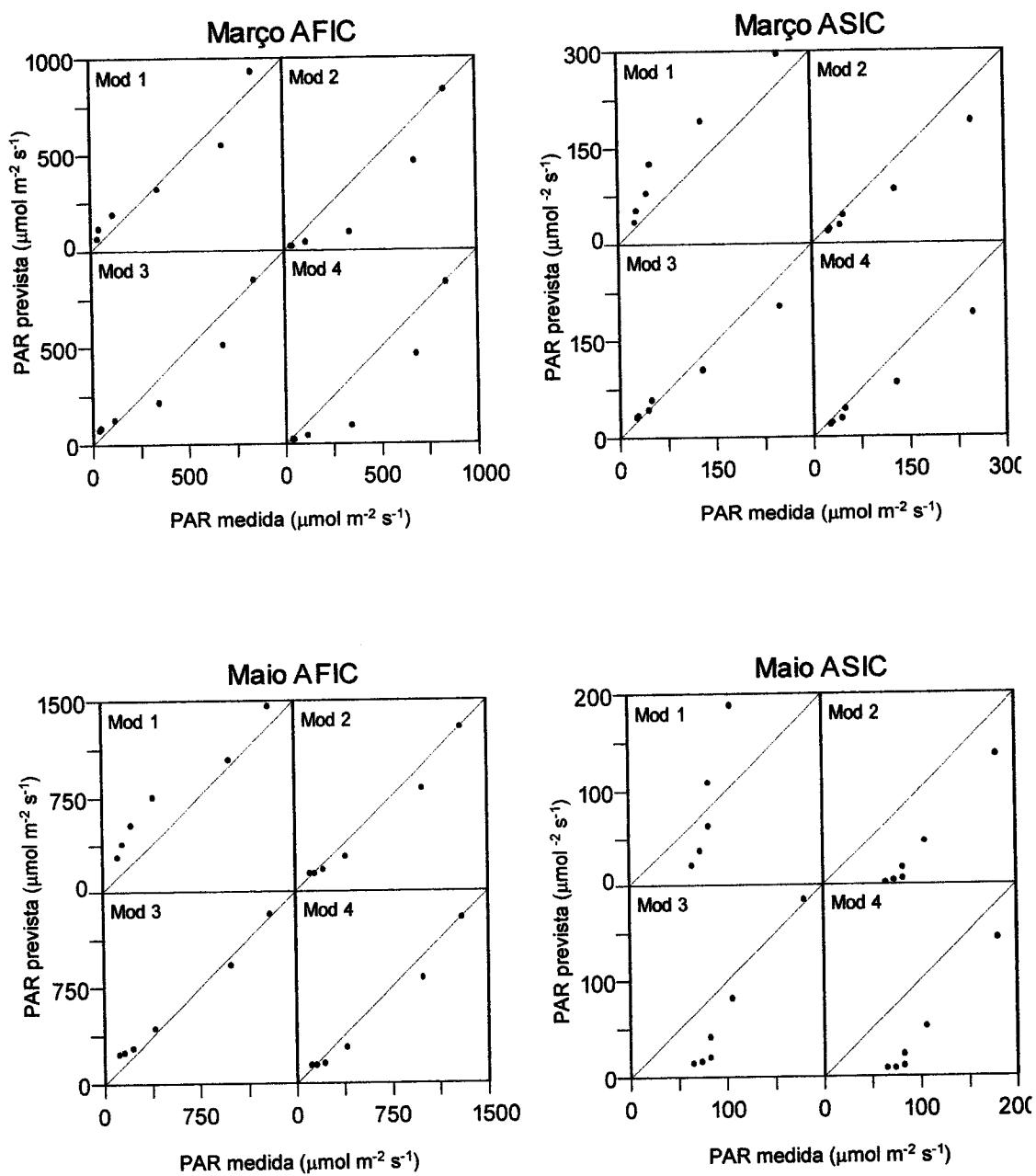
Na figura III.19. e 20 representam-se graficamente as intensidades da radiação fotossinteticamente activa prevista pelos modelos 1 a 4 e as medidas nos diferentes estratos dos arbustos nas duas situações de exposição solar, nas datas de maior e menor quantidade de biomassa foliar. O absoluto ajustamento dos valores obtidos pelos modelos com os obtidos experimentalmente, está representado pela linha diagonal a 45º. Na tabela III.3. estão representadas as equações de regressão obtidas entre os valores previstos ( $I_p$ ) e os valores medidos ( $I_m$ ) pelos mesmos modelos, para as mesmas datas.

As rectas de regressão obtidas explicam bem a variação existente, no entanto os valores dos coeficientes  $a$  e  $b$  são muito altos na maior parte dos casos, verificando-se um grande afastamento dos pontos obtidos com a recta que representa o perfeito ajustamento entre os valores medidos e os previstos.

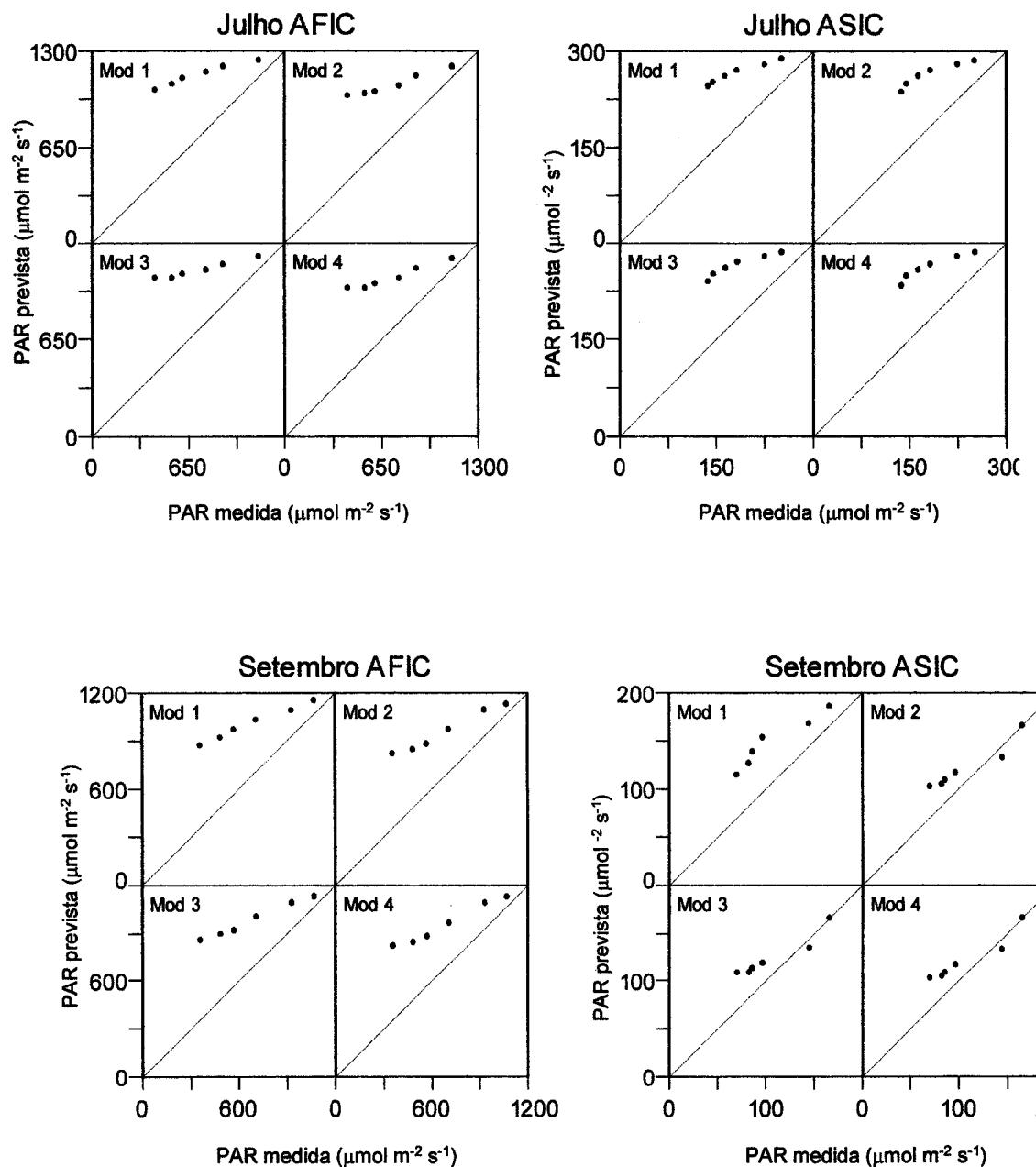
O modelo 1, aquele que se deveria afastar mais da realidade, sobreestimou a intensidade da PAR que chegou aos vários estratos nas quatro datas estudadas, nos AFIC, sendo no mês de Março que os valores previstos pelo modelo se aproximaram mais dos valores medidos. Nos ASIC, o modelo 1 foi sempre pouco adequado, sobreestimando a PAR em todas as datas, excepto nos três estratos inferiores da copa, no mês de Maio, onde o modelo subavaliou a intensidade da PAR aí chegava.

O modelo 2 subestimou a intensidade da PAR em Março e Maio nos AFIC e nos ASIC. Ao contrário, nos meses de Julho e Setembro os valores de PAR nos vários estratos foram sobre-avaliados em ambas as situações de exposição solar. Este modelo apresentou os menores afastamentos nos AFIC em Maio e nos ASIC em Setembro.

O modelo 3 apresentou os melhores ajustamentos nos estratos inferiores em Março e Maio nos AFIC e em Março nos ASIC. Nos restantes estratos dos AFIC (nas duas datas) e do ASIC (em Março), bem como em todos os estratos do ASIC em Maio, este modelo subestimou os valores da PAR. Em Julho e Setembro, o modelo 3 sobreestimou a intensidade da PAR que atravessa o coberto quer nos AFIC quer nos ASIC.



**Figura III.19.** Comparação da intensidade da radiação fotossinteticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) calculada pelos modelos 1, 2, 3 e 4 (PAR prevista) e medida (PAR medida), nos diferentes estratos da copa, nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, em Março, Maio de 1995 (a linha a  $45^\circ$  representa o ajustamento absoluto).



**Figura III.20.** Comparação da intensidade da radiação fotossinteticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) calculada pelos modelos 1, 2, 3 e 4 (PAR prevista) e medida (PAR medida), nos diferentes estratos da copa, nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, em Julho e Setembro de 1995 (a linha a  $45^\circ$  representa o ajustamento absoluto).

**Tabela III. 3.** Equações de regressão obtidas entre os valores medidos ( $Im$ ) e os valores previstos ( $Ip$ ) pelos modelos 1, 2, 3 e 4 nos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Março, Maio, Julho e Setembro de 1995. Representam-se os respectivos coeficientes de determinação ( $r^2$ ), e a significância dos coeficientes a e b (n.s.- não significativo, \* -  $p<0,05$ , \*\* -  $p<0,01$ , \*\*\* -  $p<0,001$ ).

		AFIC				ASIC			
		equação de regressão	$r^2$	a	b	equação de regressão	$r^2$	a	b
Março	Mod 1	$Im = -20,328 + 1,015/Ip$	0,92	n.s.	**	$Im = -22,718 + 0,853/Ip$	0,94	n.s.	**
	Mod 2	$Im = 104,128 + 0,990/Ip$	0,90	*	**	$Im = 4,268 + 1,310/Ip$	0,98	n.s.	***
	Mod 3	$Im = 16,630 + 1,069/Ip$	0,93	n.s.	**	$Im = -15,865 + 1,323/Ip$	0,99	n.s.	***
	Mod 4	$Im = 104,259 + 0,990/Ip$	0,90	n.s.	**	$Im = 4,334 + 1,310/Ip$	0,99	n.s.	***
Maio	Mod 1	$Im = -265,205 + 1,084/Ip$	0,94	*	**	$Im = 55,156 + 0,354/Ip$	0,92	**	**
	Mod 2	$Im = 48,258 + 1,029/Ip$	0,97	n.s.	***	$Im = 65,823 + 0,796/Ip$	0,98	***	***
	Mod 3	$Im = -93,653 + 1,010/Ip$	0,99	n.s.	***	$Im = 61,074 + 0,637/Ip$	0,98	***	***
	Mod 4	$Im = 54,454 + 1,027/Ip$	0,97	n.s.	***	$Im = 66,931 + 0,796/Ip$	0,98	***	***
Julho	Mod 1	$Im = -3065,853 + 3,358/Ip$	0,96	**	***	$Im = -540,793 + 2,743/Ip$	0,95	**	**
	Mod 2	$Im = -2677,445 + 3,191/Ip$	0,96	**	***	$Im = -428,950 + 2,336/Ip$	0,90	*	**
	Mod 3	$Im = -4452,659 + 4,645/Ip$	0,98	***	***	$Im = -453,793 + 2,422/Ip$	0,90	*	**
	Mod 4	$Im = -2660,891 + 3,179/Ip$	0,96	**	***	$Im = -393,365 + 0,212/Ip$	0,89	*	**
Setembro	Mod 1	$Im = -1903,991 + 2,593/Ip$	0,98	***	***	$Im = -95,324 + 1,380/Ip$	0,90	*	**
	Mod 2	$Im = -1321,478 + 2,106/Ip$	0,98	***	***	$Im = -78,592 + 1,536/Ip$	0,92	*	**
	Mod 3	$Im = -1733,014 + 2,465/Ip$	0,99	***	***	$Im = -93,466 + 1,616/Ip$	0,91	*	**
	Mod 4	$Im = -1319,965 + 2,104/Ip$	0,98	***	***	$Im = -77,959 + 1,532/Ip$	0,92	*	**

O modelo 4 subestimou a PAR que penetra no coberto em Março e Maio nos AFIC e nos ASIC, afastando-se mais do ajustamento nos estratos superiores (em todos nos ASIC em Maio). Nos meses de Julho e Setembro, este modelo sobreestima a intensidade da PAR que atravessa a copa dos AFIC e dos ASIC.

#### 4. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos nos AFIC parecem enquadrar-se nos valores obtidos para a mesma espécie na mesma região em 1994 e 1995 (Simões, 2002) e em comunidades arbustivas em França (Papió & Trabaud, 1991). O LAI e a biomassa foliar variaram da mesma forma, nos AFIC, com um máximo em Janeiro ( 2,6 e 294  $gm^{-2}$ ) e Março (2,5 e 221  $gm^{-2}$ ). Simões (2002), refere valores máximos de cerca de 220 a 240  $gm^{-2}$  para a biomassa foliar e de 2,16 a 2,51 de LAI. Os valores mínimos de LAI (0,2 e 0,3) e de biomassa foliar (43 e 67  $gm^{-2}$ ) encontrados em Julho e Setembro, foram também semelhantes aos mínimos referidos pelo mesmo autor nos mesmos meses. Em vegetação alpina, Tappeiner & Cernusca (1996, 1998 ) e Gazarini (1998), mencionam valores máximos de LAI de 1,9 a 3,5 e mínimos de 1,9, em *Rhododendron* spp. e *Vaccinium* spp. A redução da superfície de transpiração verificada em Julho e Agosto, quer por abscisão foliar, quer por aumento da área foliar específica, como resposta ao aumento de temperatura e secura estival, tem também sido referida para várias espécies de *Cistus* (Correia, 1992, Pereira, 1992, Werner *et al.*, 1999, Simões, 2002).

O padrão detectado na variação sazonal da distribuição vertical da biomassa foliar nos AFIC, foi também referido por Simões (2002). As diferenças detectadas entre os AFIC e os ASIC na distribuição da biomassa foliar, com um acentuar da pirâmide invertida nos ASIC, parece indicar uma necessidade de maior investimento na formação de folhas nas camadas mais expostas à radiação por parte destes durante a maior parte do ano. O que se explica pelo ensombramento provocado pela copa de *Q. rotundifolia* (que interceptou cerca de 80% da radiação incidente) sendo a PAR que chega ao topo dos ASIC cerca de 20 %.

No que diz respeito às estruturas reprodutoras, a sua predominância nos AFIC, bem como a sua distribuição preferencial nos estratos superiores das copas dos AFIC e dos ASIC, está em concordância com o trabalho de Mendes (1998) em *Myrtus communis* L. bem como com estudos em herbáceas descritos por Sá em 2002. A maior quantidade de biomassa fotossinteticamente activa nos AFIC, nos meses em que se formam os órgãos reprodutores, deverá estar relacionado com a sua predominância nestes arbustos.

Sem ignorar as diferenças existentes entre os AFIC e os ASIC, bem como as variações sazonais detectadas, todos os arbustos apresentaram uma estrutura típica

em duas camadas, com uma metade superior constituída por folhas e caules verdes, e uma metade inferior constituída por caules lenhosos e mortos. Vários autores descreveram uma estrutura idêntica em espécies arbustivas mediterrânicas como *Cistus salviifolius*, *Rosmarinus officinalis*, *Phillyrea angustifolia* e *Pistacia lentiscus* (Papió & Trabaud, 1991, Simões, 2002), *Myrtus communis* (Mendes, 1998), bem como nas espécies alpinas *Rhododendron* spp. e *Vaccinium* spp. (Gazarini, 1988, Tappeiner & Cernusca, 1989, Tappeiner & Cernusca, 1996, Tappeiner & Cernusca, 1998).

No que respeita à distribuição vertical da biomassa foliar, tanto os AFIC como os ASIC se enquadram numa estrutura de pirâmide invertida definida por Tappeiner & Cernusca (1996) como tipo 3. Segundo estes autores, nas copas tipo 3, os fotossintetizados são predominantemente investidos na produção de caules e ramos, elevando as folhas muito acima da superfície do solo, permitindo uma elevada absorção e utilização da radiação na metade superior da copa. Isto tem como consequência o aumento da capacidade fotossintética por unidade de área foliar, relativamente às copas de tipo 1 (pirâmide de base larga) e de tipo 2 (pirâmide de base estreita). De salientar que nos ASIC se verificou uma inversão mais acentuada da biomassa foliar. Uma vez que sob a copa das árvores a intensidade da PAR é baixa, a existência de folhas principalmente nos estratos superiores da copa dos arbustos, bem como os valores de SLA sempre mais elevados nos ASIC, favorecerá uma maior intercepção e utilização da radiação.

Relativamente à inclinação foliar média da copa, os ASIC apresentaram ângulos mais perto da horizontal do que os AFIC, isto pode ser explicado por apresentarem uma maior SLA o que leva a uma maior abertura do ângulo das folhas. Ao contrário, a tendência para os ASIC terem uma inclinação mais plana nos meses de Julho e Setembro, não se deverá atribuir às maiores áreas foliares, uma vez que nestes meses apresentam os menores valores de SLA. Assim, apresentam ângulos mais horizontais de forma a aumentar a captação da radiação para a manutenção do metabolismo de subsistência nos períodos mais desfavoráveis. Não só a inclinação planófila apresentada pelos ASIC, bem como as maiores áreas foliares, parecem constituir uma estratégia para maximização da intercepção da radiação.

A intensidade da radiação fotossinteticamente activa incidente nos ASIC é consideravelmente inferior do que nos AFIC. Adicionalmente, não só a quantidade

mas também a qualidade da radiação é afectada pelas copas, diminuindo a radiação nos comprimentos de onda correspondentes àqueles em que as clorofitas têm máximos de absorção e aumentando naqueles em que têm mínimos de absorção (Smith, 1982). Assim é possível prever que a qualidade e quantidade da radiação seja um factor limitante para o crescimento dos ASIC.

Na primavera, a percentagem da PAR que atingiu o solo, bem como as camadas inferiores do coberto foi muito pequena, quer nos AFIC quer nos ASIC, uma vez que grande quantidade de elementos fotossinteticamente activos interceptaram a radiação. Nos meses de Julho e Setembro ambos os arbustos receberam uma quantidade considerável de PAR nas camadas inferiores, a menor intercepção da radiação está relacionada com a menor quantidade de elementos fotossinteticamente activos presentes nas duas situações de exposição solar. Já nos meses de Novembro e Janeiro os AFIC apresentaram uma recuperação da biomassa foliar, que interceptou uma grande quantidade de radiação, enquanto que os ASIC, de recuperação mais lenta ainda permitiram que uma grande quantidade da PAR incidente atingisse as camadas inferiores e o solo.

Os valores de  $k$  referidos para os arbustos em ambas as situações de exposição solar, têm sido observados em cobertos de constituídos principalmente por dicotiledóneas com folhas largas, e no sub-bosque de florestas onde predominam ângulos foliares horizontais e a luz é rapidamente absorvida (Monsi & Saeki, 1953, Saeki, 1963, Monsi *et al.*, 1973). Os coeficientes de extinção da radiação difusa foram bastante inferiores aos da radiação directa em todas as datas, o mesmo comportamento foi referido para *Vaccinium* spp. e *Rhododendron* spp. por Gazarini (1988) e por Sá (2002) em herbáceas. Os valores de  $k$  para a radiação difusa nos ASIC, mais elevados em Julho Setembro, e Novembro (coincidindo com valores baixos de biomassa foliar e de LAI), quando comparados com Janeiro, Março e Maio, podem ser explicados por uma maior penetração da PAR directa. Assim, os próprios elementos do coberto, terão provocado a reflexão da radiação directa que penetrou, aumentando a intensidade da radiação difusa. Os valores mais altos de  $k$  para a radiação directa e difusa, em ambos os arbusto no mês de Julho podem ser explicados pela predominância de folhas nas camadas superiores do coberto (nos AFIC) assim como pela existência de ângulos foliares relativamente mais horizontais (nos ASIC).

Os modelos de 1 a 4 explicam de forma insatisfatória a distribuição da luz nas duas situações nas datas em estudo. Na generalidade, os modelos subestimam a PAR que atinge os vários estratos nos meses de primavera (Março e Maio), e sobreestimam-na nos meses de verão (Julho e Setembro). Este comportamento do modelo deve-se à subavaliação da área de componentes aéreos que interceptam a radiação. Nestes meses a reduzida área foliar permitiria a penetração da radiação dentro do coberto, no entanto estes modelos não consideram a intercepção da radiação pelos caules, como nestes meses a proporção da área caulinar aumenta cresce a sua importância como factor de ensombramento.

Para obter modelos com um melhor ajustamento seria necessário considerar também o contributo dos caules para a extinção, substituir nos vários modelos o valor de LAI pelo valor de PAI, bem como utilizar as inclinações e áreas foliares e caulinares, principalmente nos meses de verão, em que os arbustos apresentaram valores muito baixos de biomassa e de área foliar. Por outro lado, o fraco ajustamento dos modelos também pode dever-se à predominância das folhas nos topos dos ramos, e os modelos terem como pressuposto uma distribuição mais regular da área foliar. De facto as folhas dos AFIC e dos ASIC não têm uma distribuição regular, agrupando-se predominantemente na extremidade dos caules e ramos, formando tufos no topo dos raminhos. Esta distribuição acentua-se com a perda de folhas no final da primavera, sendo ainda mais evidente nos meses de verão. Assim um modelo que contemplasse este tipo de distribuição deveria obter estimativas mais perto dos valores medidos.

No entanto, nos modelos testados parece haver um melhor ajustamento quando consideramos a real área foliar, modelo 2, bem como quando utilizamos a inclinação foliar, modelo 3, em Março e Maio, o mesmo não acontece quando consideramos a elevação solar, modelo 4. Assim a extinção da radiação parece ser relativamente independente da elevação solar, o que está em concordância com resultados obtidos por Gazarini (1988).

## **IV. ESTADO HÍDRICO E CONDUTÂNCIA FOLIAR PARA O VAPOR DE ÁGUA**

## 1. INTRODUÇÃO

A disponibilidade hídrica é o principal factor limitante da produtividade vegetal terrestre, numa escala global, sendo também condicionante da produtividade dos ecossistemas naturais, particularmente nos climas secos (Lieth, 1975). Adicionalmente, as perdas em produções culturais devidas ao stresse hídrico são superiores às perdas devidas a todos os outros factores bióticos e ambientais (Boyer, 1985).

A água representa 80 a 95% da biomassa dos tecidos não lenhosos das plantas, desempenhando um papel crucial em todos os processos fisiológicos. Devido às suas características polares, dissolve grande quantidade de iões, açucares, aminoácidos e proteínas necessários ao metabolismo celular, sendo não só o meio de transporte dos metabolitos na célula, como dos hidratos de carbono, nutrientes e hormonas ao nível de toda a planta. Apesar de ser requerida em grandes quantidades pelas plantas, menos de 1% da água absorvida é retida na biomassa (Lambers *et al.*, 1998), sendo a grande maioria perdida por evaporação. Esta perda de água pelas plantas é a transpiração, sendo a transpiração estomática, principalmente nas folhas adultas, a mais relevante (Sebanek, 1992).

O transporte da água desde o solo, através da planta até à atmosfera, faz-se num contínuo, em que a água se movimenta ao longo de um gradiente de maior para menor potencial hídrico (se através de membranas semipermeáveis), de maior para menor pressão hidrostática (se não houver o envolvimento de membranas) ou de maior para menor pressão parcial de vapor de água. A diferença de pressão parcial de vapor de água entre o ar e o interior das folhas é a principal causa das perdas de água das folhas por transpiração, que por sua vez é a responsável pelo transporte de água através de um gradiente de pressões hidrostáticas entre o xilema das folhas e das raízes e, mais abaixo, através de um gradiente de potenciais hídricos entre o solo e as células das raízes (Lambers *et al.*, 1998). Assim, o movimento da água através do solo, das raízes, dos caules, das folhas e a sua evaporação para a atmosfera, deve-se a um conjunto de forças motrizes e de resistências que se fazem sentir em cada segmento do seu percurso (Kozlowski & Pallardy, 1997). Da manutenção desta coluna de água depende não só o transporte dos nutrientes na planta como a manutenção da turgescência indispensável à expansão celular e à fotossíntese.

O decréscimo de água no solo causa um aumento na resistência do movimento da água em direcção às raízes e por sua vez uma diminuição no gradiente de potencial hídrico que é a força motriz para este movimento. Consequentemente, a absorção de água pelas raízes reduz-se gradualmente alterando o estado hídrico da planta. Mesmo a curto prazo, em dias quentes, a água perdida por transpiração não é imediatamente compensada pela absorção, sendo o balanço hídrico negativo.

Os processos básicos envolvidos na manutenção do balanço hídrico são a absorção, a condução e a transpiração. Para que o balanço hídrico de uma planta seja positivo é necessário que as taxas a que estes processos ocorrem se ajustem, assim, o balanço hídrico está continuamente a oscilar entre valores positivos e negativos. Estas oscilações podem ser de curta ou de longa duração ou sazonais.

As oscilações de curta duração reflectem a acção simultânea dos vários mecanismos reguladores do estado hídrico, particularmente da abertura estomática (Larcher, 1995).

Com afastamentos maiores do equilíbrio, as oscilações de longa duração ocorrem ao longo do dia, particularmente na mudança entre o dia e a noite. Durante um dia quente o balanço hídrico vai ficando, quase sempre, mais negativo, reflectindo-se em valores mais negativos do potencial hídrico foliar, ocorrendo défices hídricos temporários mais ou menos a meio do dia. Assim, o potencial hídrico foliar apresenta um máximo diário de madrugada, antes dos estomas abrirem, decresce durante a manhã, tornando-se mais negativo a partir do nascer do sol, e atinge um valor mínimo após o meio dia solar. Durante a tarde, o potencial hídrico torna-se gradualmente menos negativo, devido ao decréscimo da abertura dos estomas e das condições ambientais menos favoráveis à evaporação, sendo restaurado durante a noite se houver água suficiente no solo (Poole & Miller, 1975, Larcher, 1995).

Em períodos secos verificam-se as oscilações sazonais, uma vez que o conteúdo hídrico não é totalmente restabelecido durante a noite, o défice acumula-se de dia para dia até que volte a chover, apresentando, as plantas, valores de potencial hídrico foliar de base cada vez mais negativos.

O potencial hídrico foliar de base ( $\Psi_b$ ), medido de madrugada, exprime o equilíbrio existente no contínuo solo-planta-atmosfera, assumindo valores idênticos em qualquer dos seus componentes: solo, raízes, xilema ou folhas. Contrariamente,

o potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_m$ ), pode não ser uma medida simples, indicadora dos estados de défice hídrico, especialmente em espécies isohídricas que desenvolvem estratégias que conduzem à manutenção de elevado potencial hídrico foliar (Katerji *et al.*, 1988).

Um outro indicador do estado hídrico das plantas é o teor relativo em água (RWC), isto é, o conteúdo em água de um tecido, expresso como fração do seu conteúdo quando em turgescência máxima. Em algumas situações o decréscimo do conteúdo hídrico dos tecidos poderá estar melhor correlacionado com alguns efeitos fisiológicos do que o decréscimo do potencial hídrico (Sinclair & M.Ludlow, 1985).

Os efeitos do défice hídrico produzidos na produtividade das plantas, varia não só com a intensidade e duração do período de secura bem como com características geneticamente determinadas. A identificação dos mecanismos de resposta às diversas situações de limitação hídrica, é fundamental para a compreensão e interpretação dos diferentes ecossistemas (Chapman & Augé, 1994).

Quando as plantas estão submetidas a um défice hídrico do solo manifestam um conjunto de respostas fisiológicas conducentes à manutenção do seu estado hídrico. Como primeira resposta verifica-se, frequentemente, uma diminuição na condutância estomática que é determinada por duas forças que interactuam: a humidade do solo, que determina o fornecimento de água, e a pressão de vapor do ar, determinante das perdas por transpiração.

A regulação da abertura estomática como resposta ao défice hídrico varia dentro da mesma espécie e entre espécies. Pode ser provocada pelo aumento da diferença de pressão de vapor de água entre a folha e o ar, pelo decréscimo do potencial hídrico e da turgescência foliar, ou pode acontecer sem alteração do estado hídrico foliar, bastando haver uma diminuição do teor de água do solo. Neste caso o controlo estomático faz-se desde que uma parte do sistema radical esteja a experimentar défice hídrico (Bates & Hall, 1981, Gollan *et al.*, 1986). Neste caso, as raízes, a sofrer desidratação, emitem sinais que são transmitidos às folhas, de modo que estas reduzam as perdas de água pela planta (Schulze, 1993).

Vários trabalhos parecem indicar ser o ácido abcísico (ABA), a fitohormona que produzida nas raízes é responsável pela regulação estomática durante o stresse hídrico, evidenciando uma estreita relação entre a abertura estomática e as

concentrações de ABA no xilema (Correia & Pereira, 1994, Correia *et al.*, 1995, Tardieu, 1996).

À medida que o teor de água no solo diminui, o fecho dos estomas (durante o dia) vai ocorrendo por períodos cada vez mais longos, reduzindo as perdas de água e a assimilação diária de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), mas aumentando a eficiência do uso da água instantânea (razão entre a taxa de assimilação do  $\text{CO}_2$  e a taxa de transpiração). Esta parece ser uma forma das plantas optimizarem a assimilação do carbono em função das disponibilidades hídricas dos solo (Cowan, 1982).

Parece haver uma marcada resistência do aparelho fotossintético à desidratação (Quick *et al.*, 1992) foliar, estando a diminuição da taxa da fotossíntese essencialmente relacionada com o fecho dos estomas por limitação da difusão do  $\text{CO}_2$  para o interior das folhas (Chaves, 1991b). Se ao défice hídrico se adicionar elevada radiação solar ou altas temperaturas, a sensibilidade do aparelho fotossintético aumenta, originando-se situações de fotoinibição no primeiro caso e diminuição da capacidade de assimilação de  $\text{CO}_2$  para um maior teor relativo em água foliar no segundo (Chaves *et al.*, 2002).

Uma outra forma de minimizar as perdas de água é diminuindo a área foliar, quer por senescência e queda das folhas velhas, quer por redução do crescimento de novas folhas. Qualquer destes processos vai afectar a produção primária uma vez que reduz a área fotossinteticamente activa, e a intercepção de radiação.

O ajustamento osmótico parece ser a resposta de algumas espécies ao decréscimo do potencial hídrico, mantendo a turgescência das células de forma a não interromper a actividade metabólica das plantas, o seu crescimento e produtividade (Hsiao, 1973, Morgan, 1984). A intensidade e tipo de ajustamento depende das condições ambientais, e das espécies envolvidas (Kameli & Lösel, 1993) e envolve proteínas, aminoácidos e hidratos de carbono.

O metabolismo dos hidratos de carbono está frequentemente associado ao ajustamento osmótico, com a acumulação de açúcares solúveis e a degradação de amido (Morgan, 1984, Quick *et al.*, 1992). O tipo de hidratos de carbono solúveis envolvido no ajustamento osmótico varia com a espécie, o orgão e a idade da planta (Wang *et al.*, 1995), podendo ainda acontecer não serem os hidratos de carbono solúveis os responsáveis pelo ajustamento osmótico. No que respeita aos hidratos de carbono insolúveis, vários autores referem a diminuição da concentração de

amido em folhas de plantas em stresse hídrico (Rodrigues *et al.*, 1993, Wang *et al.*, 1995).

As plantas que crescem em ambientes com altas intensidades luminosas apresentam diferenças morfológicas daquelas que crescem em ambientes com intensidades luminosas baixas. Na mesma planta, as folhas directamente iluminadas pelo sol (folhas de sol) exibem padrões de crescimento diferentes das que recebem luz transmitida ou reflectida por outras folhas (folhas de sombra). A alta intensidade luminosa promove o desenvolvimento do parênquima em paliçada e do parênquima lacunoso, tendo como resultado a formação de folhas mais espessas. A diferente intensidade luminosa, condiciona a ultra-estrutura das folhas, a sua actividade fisiológica e a sua composição química.

As folhas das plantas de sombra são geralmente mais finas apresentando uma maior área foliar específica, mas os seus cloroplastos são mais ricos em clorofitas. Contêm mais clorofitas por unidade de biomassa, mas menos por unidade de área foliar, apresentando uma razão clorofila a/b mais baixa do que as folhas de sol. O conteúdo em clorofila, bem como a razão clorofila a/b decresce com o aumento do défice hídrico (Núñez-Olivera *et al.*, 1994).

São vários os trabalhos que estudam as relações hídricas em espécies arbustivas mediterrânicas, particularmente em espécies do género *Cistus* (Correia *et al.*, 1987, Harley *et al.*, 1987, Correia, 1988, Correia & Catarino, 1994, Werner *et al.*, 1999, Sánchez-Branco *et al.*, 2002). Em Portugal esses trabalhos têm sido feitos principalmente em zonas perto do litoral com algumas influências marítima, justificando-se alargar este tipo de estudo a uma das regiões onde espécies do género *Cistus* se estão a tornar dominantes.

## **2. MÉTODOS**

### **2.1. Diferenças histo-anatómicas**

Nos dias 15 de Março e 10 de Setembro de 1998, colheram-se 3 folhas de cada um dos seis arbustos (3 AFIC E 3 ASIC), num total de 18 folhas recentemente expandidas em cada data. Na região média de cada folha efectuaram-se vários cortes transversais, com o auxílio de uma lupa, utilizando uma lâmina de barbear. Os cortes foram colocados imediatamente em lâminas, fazendo a sua montagem temporária em água, sem coloração. Dos cortes histológicos resultantes de cada folha, seleccionaram-se os 2 mais finos que apresentassem integridade dos tecidos, totalizando 36 cortes (18 AFIC e 18 ASIC).

As medições histológicas realizaram-se num microscópio óptico Leitz Dialux, 20 EB, utilizando uma ocular micrométrica, e um micrómetro em lâmina. Em cada corte mediram-se os seguintes parâmetros biométricos: espessura total da folha, espessura de epiderme superior, espessura do parênquima em paliçada, espessura do parênquima lacunoso e espessura da epiderme inferior.

### **2.2. Composição química das folhas**

#### **2.2.1. Açucares solúveis e amido**

A determinação do teor em açucares solúveis e em amido foi efectuada pelo método da antrona (Niinemets, 1997). Em Maio, Junho, Julho e Agosto de 1998 retiraram-se 6 discos foliares, com  $0,7\text{ cm}^2$  de diâmetro, de cada um dos 6 arbustos de *C. salvifolius* (3AFIC e 3 ASIC) em estudo, de madrugada, às 13 e às 20 horas. Os discos foliares foram retirados de folhas com localização e exposição solar idêntica às usadas para medição do potencial hídrico e osmótico, imediatamente colocados dentro de eppendorfs (de 2 ml) devidamente identificados, e estes congelados em azoto líquido. Posteriormente, guardaram-se numa câmara fria a uma temperatura de  $-80^{\circ}\text{C}$ .

Em laboratório, após separação dos discos foliares em eppendorfs obtendo 3 repetições de cada arbusto (num total de 9 repetições de AFIC e 9 de ASIC em cada

momento de colheita), procedeu-se à sequência de trabalhos necessários para a determinação dos açúcares solúveis e amido: extracção dos açúcares solúveis, lavagem do sedimento, extracção do amido e reacção colorimétrica.

### **Extracção dos açúcares solúveis**

Cada repetição de dois discos foliares, com 0,7 cm de diâmetro, foi homogeneizada com uma vareta de vidro e azoto líquido, após o que se adicionou 1 ml de etanol a 70%, agitou no vortex e colocou no *termomixer* (Termomixer confort da Eppendorf) durante 30 minutos a 60 °C. Depois da centrifugação (Centrífuga 202 M da Sigma) a 13000 rpm, durante 5 minutos, retiraram-se 400 µl do sobrenadante, que foram guardados noutro eppendorf. Eliminado o resto do sobrenadante, repetiu-se o processo de lavagem do material vegetal, obtendo no final de todo o processo, 800 µl de sobrenadante para determinação dos açúcares solúveis e sedimento (*pellet*) vegetal, que foram colocados no congelador a -20 °C, durante 15 horas.

### **Lavagem do sedimento**

Ao *pellet* adicionou-se 1 ml de acetona e agitou-se no vortex. Após centrifugação a 13000 rpm, durante 10 minutos, eliminou-se o sobrenadante e colocou-se o *pellet* no *termomixer* a 40 °C, durante 15 minutos, com o eppendorf aberto para secagem.

### **Extracção do amido**

Adicionou-se ao *pellet* 1 ml de ácido clorídrico a 1,1 %, agitou-se no vortex e colocou-se no *termomixer* durante 30 minutos a 95 °C. Depois de centrifugados a 13000 rpm, durante 10 minutos, retiraram-se 400 µl do sobrenadante, que foram guardados noutro eppendorf. Eliminado o resto do sobrenadante, repetiu-se o processo de lavagem do *pellet*, obtendo no final de todo o processo 800 µl de sobrenadante para determinação do amido.

### **Reacção colorimétrica**

Colocaram-se 100  $\mu$ l da solução de açucares solúveis em cada um de 3 tubos de ensaio, devidamente identificados, procedeu-se de igual modo com a solução de amido. A cada um dos 6 tubos de ensaio adicionaram-se 900  $\mu$ l de água destilada.

Prepararam-se simultaneamente duas repetições de um conjunto de 4 tubos de ensaio contendo cada um 1000  $\mu$ l de uma solução de glicose com diferentes concentrações (0, 0,35, 0,7 e 1,4 mM de glucose), cada bateria de 4 tubos de ensaio serviu para fazer a curva de calibração.

A cada tubo de ensaio adicionaram-se 3ml de solução de antrona (375 mg de antrona em 250 ml de ácido sulfúrico a 80%), recentemente preparada e guardada no escuro. Depois de 12 minutos no banho-maria a 100 °C, foram rapidamente arrefecidos em água corrente durante cerca de dois minutos, após o que foram imediatamente efectuadas as leituras em espectofotómetro (U-2001 da Hitachi).

### **2.2.2. Conteúdo em clorofitas**

Em Março, Maio, Julho, Setembro e Novembro de 1998, 24 horas depois de se terem realizado as medições de potencial hídrico e de condutância foliar, colheram-se 8 folhas de cada um dos 6 arbustos de *C. salvifolius* (3AFIC e 3 ASIC) em estudo, colocaram-se em sacos de plástico devidamente identificados e foram imediatamente transportados para o laboratório.

Em laboratório retiraram-se discos foliares de 0,7 cm de diâmetro, e realizou-se a extração das clorofitas (de cada 4 discos foliares), por maceração em almofariz com acetona a 80 %, na ausência de luz directa e em ambiente fresco, após o que se perfez o volume de 5 ml de acetona e se centrifugou durante 5 minutos a 12 000 rpm. Recolhido o sobrenadante num tubo de ensaio, repetiu-se a centrifugação do sedimento vegetal com o mesmo volume de acetona e adicionou-se o sobrenadante ao anterior. Acertou-se o volume do sobrenadante a 10 ml e leu-se imediatamente num espectofotómetro.

As concentrações das clorofitas foram calculadas a partir das expressões (Mckinney, 1941) :

$$\text{Clorofila a} = [(0,0127 \text{ Ab}_{663} - 0,00269 \text{ Ab}_{645}) \cdot V] / W$$

$$\text{Clorofila b} = [(0,00229 \text{ Ab}_{645} - 0,00468 \text{ Ab}_{663}) \cdot V] / W$$

$$\text{Clorofila total} = [(0,0202 \text{ Ab}_{645} - 0,00802 \text{ Ab}_{663}) \cdot V] / W$$

sendo V o volume (em ml) da solução e W o peso seco (em g) da amostra.

### 2.2.3. Azoto total

Em Janeiro, Março, Maio, Julho, Setembro e Novembro de 1998 colheram-se amostras de folhas dos 3 AFIC e 3 dos ASIC. Obtido o seu peso seco (a 80° C, em estufa de ventilação forçada até atingirem peso constante). Após moagem e homogeneização num moinho rotativo, passando por um crivo de 1 mm, misturou-se igual quantidade de matéria seca de cada AFIC obtendo-se 3 amostras compósitas dos arbustos fora da influência da copa. Tendo-se procedido de igual modo com os ASIC obteve-se um total de 6 amostras (3 AFIC e 3 ASIC) em cada data.

Nas 6 amostras obtidas em cada data, determinou-se a concentração de azoto pelo método Kjeldal (Bremner & Mulvaney, 1982) usando um analisador Kjeltec Auto 1030 associado a um sistema de digestão Tecator. Cada amostra foi transferida para um tubo de digestão e fervida durante cerca de 30 minutos a 420° C em ácido sulfúrico concentrado a que se adicionou sulfato de potássio e uma mistura catalisadora. Após conversão do azoto em sulfato de amónio, a solução foi transferida para um destilador e determinou-se, por titulação, a quantidade de amoníaco libertado.

### 2.3. Teor de humidade do solo

O teor de humidade foi determinado pelo método gravimétrico (Rundel & Jarrel, 1989). Em Fevereiro, Maio, Julho, Agosto e Outubro de 1997 (dias Julianos, 49, 135, 191, 216 e 303) e Fevereiro, Maio, Julho, Setembro e Novembro de 1998 (dias Julianos 43, 142, 196, 245 e 322) colheram-se amostras de solo, perto de *C. salviifolius*, em 6 locais fora da influência da copa e em 6 sob a influência da copa de *Q. rotundifolia*, utilizando uma sonda com 4,5 cm de diâmetro. Em cada local, após remoção da camada orgânica, recolheram-se amostras de solo a três níveis de

profundidade: 0 a 5, 5 a 15 e 15 a 30 cm. Estas amostras foram colocadas em caixas metálicas, de tara conhecida, fechadas e devidamente identificadas.

Em laboratório, as caixas com as amostras de solo foram pesadas (P1) e colocadas, abertas, em estufa de ventilação forçada a 105°C, durante 48 horas, até atingirem peso constante, após o que se pesaram novamente (P2). Determinou-se então o teor de humidade do solo, em percentagem, pela diferença entre P1 e P2.

A amostragem limitou-se aos 30 cm de profundidade devido ao solo ser delgado.

#### **2.4. Capacidade de retenção de água do solo**

Para a determinação da capacidade de retenção de água a vários valores de pF, colheram-se amostras de solo a cada às profundidades 0 a 5 e 5 a 10 cm, em Dezembro de 2001. Colheram-se 20 amostras a cada profundidade sob a influência da copa de *Q. rotundifolia* e 20 fora da influência da copa, utilizando anéis metálicos (colocados no solo com uma sonda de Grove), retirados após escavar o solo, e fechados com tampas metálicas.

Em laboratório, a determinação de humidade a pF 2,0 e 2,54 efectuou-se pelo método da placa de pressão, e a pF 4,2 pelo método da membrana de pressão. As amostras de solo foram saturadas com água destilada, colocadas em placas porosas e submetidas a forças extractivas de 0,1, 0,33 e 15 bar. Após o estabelecimento do equilíbrio, pesaram-se em pesa-filtros de tara conhecida e colocaram-se a 105°C, em estufa de ventilação forçada, para obtenção do peso seco. Determinou-se então a capacidade de retenção de água numa base volumétrica.

#### **2.5. Potencial hídrico foliar**

As determinações do potencial hídrico foliar foram efectuadas com uma câmara de pressão do tipo Scholander (Manofrígido, Lisboa, Portugal), segundo o método proposto por Scholander (Scholander *et al.*, 1965). Decorreram entre Março

de 1997 e Novembro de 1998, em 6 arbustos de *Cistus salviifolius* L. - 3 expostos ao sol, fora da influência da copa de árvores (AFIC) - e 3 parcialmente ensombrados, sob a influência da copa de *Quercus rotundifolia* (ASIC). Estas determinações foram efectuadas nos mesmos dias (e nos mesmos arbustos em que se realizaram medições de condutância foliar).

Em cada uma das datas de amostragem fez-se o estudo da evolução do potencial hídrico foliar desde o nascer ao pôr do sol. De madrugada determinou-se o potencial hídrico foliar de base ( $\Psi_b$ ) e após o nascer do sol efectuaram-se cerca de 5 determinações do potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ), em intervalos regulares. Em cada um destes momentos de amostragem foram utilizadas 3 folhas de cada um dos arbustos seleccionados, num total de 18 folhas (9 de AFIC e 9 de ASIC).

Cada folha foi destacada na base do pecíolo com uma lâmina afiada e imediatamente colocada na câmara de pressão, (cujo interior se encontrava revestido com papel de filtro humedecido, para evitar perdas de água). O pecíolo da folha foi acondicionado numa rolha de borracha, utilizando-se uma massa vedante industrial (Terostat IX, Teroson, Alemanha) para evitar fugas durante o processo de pressurização. A folha foi então submetida a um lento aumento de pressão até esta igualar o potencial de pressão do xilema. Uma vez que se considera o potencial osmótico no xilema praticamente nulo, o valor absoluto da pressão exercida no momento em que o suco xilémico ficou visível na zona de corte do pecíolo, é igual ao potencial hídrico da folha.

## 2.6. Condutância foliar para a difusão do vapor de água

As medições da condutância foliar para o vapor de água foram realizadas com um porómetro de difusão *Automatic Porometer AP4* da Delta-T (Delta-Devices, Cambridge, Inglaterra), nos mesmos dias e nos mesmos arbustos em que se determinou o potencial hídrico.

O porómetro AP4 é um porómetro de difusão dinâmica, composto pela unidade de processamento de dados e pela cabeça onde se encontra a câmara. Na unidade de processamento encontram-se também as baterias e um recipiente com sílica gel. A cabeça é munida de sensores de temperatura (termistores), para a folha e para a câmara, e de sensores de PAR. A porometria de difusão baseia-se em

medidas das taxas de perda de vapor de água a partir da folha, ou porção de folha (de área conhecida) incluída na câmara do porómetro.

## 2.7. Teor relativo em água das folhas

Entre Setembro de 1998 e Agosto de 1999, após as determinações do potencial hídrico de base, colheram-se 27 folhas dos AFIC e 27 dos ASIC (9 folhas de cada arbusto), sendo imediatamente transportadas para o laboratório em sacos de plástico, devidamente identificados, contendo um algodão humedecido com água destilada, para reduzir possíveis perdas de água por transpiração.

No laboratório, retiraram-se 40 discos foliares com 0,7 cm de diâmetro, de entre as folhas colhidas nos AFIC, sendo separados aleatoriamente em 4 grupos de 10. Após a determinação do peso fresco ( $P_f$ ) de cada uma das 4 repetições, os discos foram colocados em caixas de Petri com água destilada. Ocorrido um período mínimo de 4 horas (necessário para atingir um peso constante), os discos foliares de cada repetição foram retirados das caixas de Petri, determinado o seu peso túrgido ( $P_t$ ), sendo a água destilada da sua superfície retirada previamente com papel de filtro, e colocados numa estufa de ventilação forçada a 80° C. Decorridas 48 horas foi determinado o seu peso seco ( $P_s$ ). As folhas recolhidas nos ASIC foram sujeitas a igual tratamento.

O teor relativo em água ( $\theta$ ) foi calculado, em valores percentuais, utilizando a expressão:

$$\theta(\%) = [(P_f - P_s)/(P_t - P_s)] \cdot 100$$

## 2.8. Potencial osmótico

O potencial osmótico foliar ( $\Psi_\pi$ ) foi determinado por higrometria de ponto de orvalho, utilizando discos foliares inseridos numa câmara C-52, ligada a um microvoltímetro HR-33T da Wescor (Wescor, E.U.A.). A diferença de temperatura entre as duas junções do termopar (junção de medida da amostra no ponto de

orvalho e junção de referência), geram uma corrente eléctrica que é função linear do potencial hídrico do ar em equilíbrio com os tecidos vegetais contidos na câmara (Campbell *et al.*, 1973)

Nos dias Julianos 12, 76 e 127 de 1998, retiraram-se 3 discos foliares, com 0,7 cm<sup>2</sup> de diâmetro, a cada uma das folhas utilizadas para determinação do potencial hídrico foliar de base. Devido ao reduzido tamanho das folhas, utilizou-se também, com frequência, a folha adjacente. Os discos foliares foram colocados dentro de eppendorfs (de 2 ml) e estes congelados em azoto líquido, com o objectivo de romper as paredes e membranas celulares e assim anular o potencial de pressão. Posteriormente, guardaram-se numa câmara fria a uma temperatura de -80°C.

Em laboratório, procedeu-se à calibração das câmaras C-52 utilizando várias soluções de NaCl com diferentes molalidades. Os discos foliares (previamente descongelados) foram colocados nas câmaras higrométricas e o seu potencial osmótico medido após se estabelecer o equilíbrio entre o material vegetal e a atmosfera das câmaras.

O potencial osmótico no estado de máxima hidratação ( $\Psi_{\pi}^{100}$ ) foi calculado a partir da fórmula:

$$\Psi_{\pi}^{100} = \Psi_{\pi} \cdot \theta \leq /100$$

$\Psi_{\pi}$  - potencial osmótico

$\theta$  - teor relativo em água

## 2.9. Tratamento estatístico

Todos os procedimentos estatísticos e de análise de dados foram realizados com o programa SPSS 10.0.0 para Windows. A existência de diferenças significativas entre AFIC e ASIC foi determinada por meio de testes t de Student, ao passo que as comparações entre datas foram efectuadas por ANOVA's de classificação simples, após transformação dos dados quando necessário (para obtenção de homogeneidade de variâncias), seguidas de testes múltiplos de

Student-Newman-Keuls, sempre que tal se justificou. Quando não foi possível homogeneizar as variâncias, aqueles testes foram substituídos, respectivamente, por testes não paramétricos de Mann-Whitney e por testes múltiplos de Kruskal-Wallis.

A existência de correlações foi determinada através de regressões lineares.

Toda a fundamentação teórica para a execução dos tratamentos estatísticos foi descrita em Sokal & Rohlf (1995).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Diferenças histo-anatómicas

A análise dos cortes transversais da folhas dos AFIC e dos ASIC, não permitiu detectar diferenças significativas entre as duas datas de amostragem. Pelo contrário, ao comparar os arbustos com diferente exposição solar (AFIC e ASIC) detectaram-se diferenças altamente significativas ( $p<0,001$ ) em todos os parâmetros biométricos considerados, com excepção da espessura da epiderme inferior das folhas que não apresentou diferenças significativas (Tabela IV.1.).

As folhas dos AFIC apresentaram maior espessura total da folha, comparativamente aos ASIC, como consequência da maior dimensão do parênquima em paliçada e do parênquima lacunoso, apresentando o primeiro duas camadas de células nos AFIC e uma nos ASIC. Os valores médios obtidos para a espessura da epiderme superior também foram mais elevados nos AFIC.

**Tabela IV.1.** Valores médios da espessura da epiderme superior, do parênquima em paliçada, do parênquima lacunoso, da epiderme inferior e da espessura total da folha de arbustos de *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. Os valores representam a média (erro padrão), para  $n=20$ . Médias na mesma linha com letras diferentes são significativamente diferentes ( $p<0,001$ ).

Espessura ( $\mu\text{m}$ )	AFIC		ASIC	
Epiderme superior	23,4 (0,6)	a	15,0 (2,5)	b
Parênquima em paliçada	102,8 (2,5)	a	57,8 (2,4)	b
Parênquima lacunoso	90,2 (2,6)	a	65,8 (2,9)	b
Epiderme inferior	18,5 (0,9)	a	15,3 (1,3)	a
Total da folha	236,9 (4,3)	a	155,6 (5,0)	b

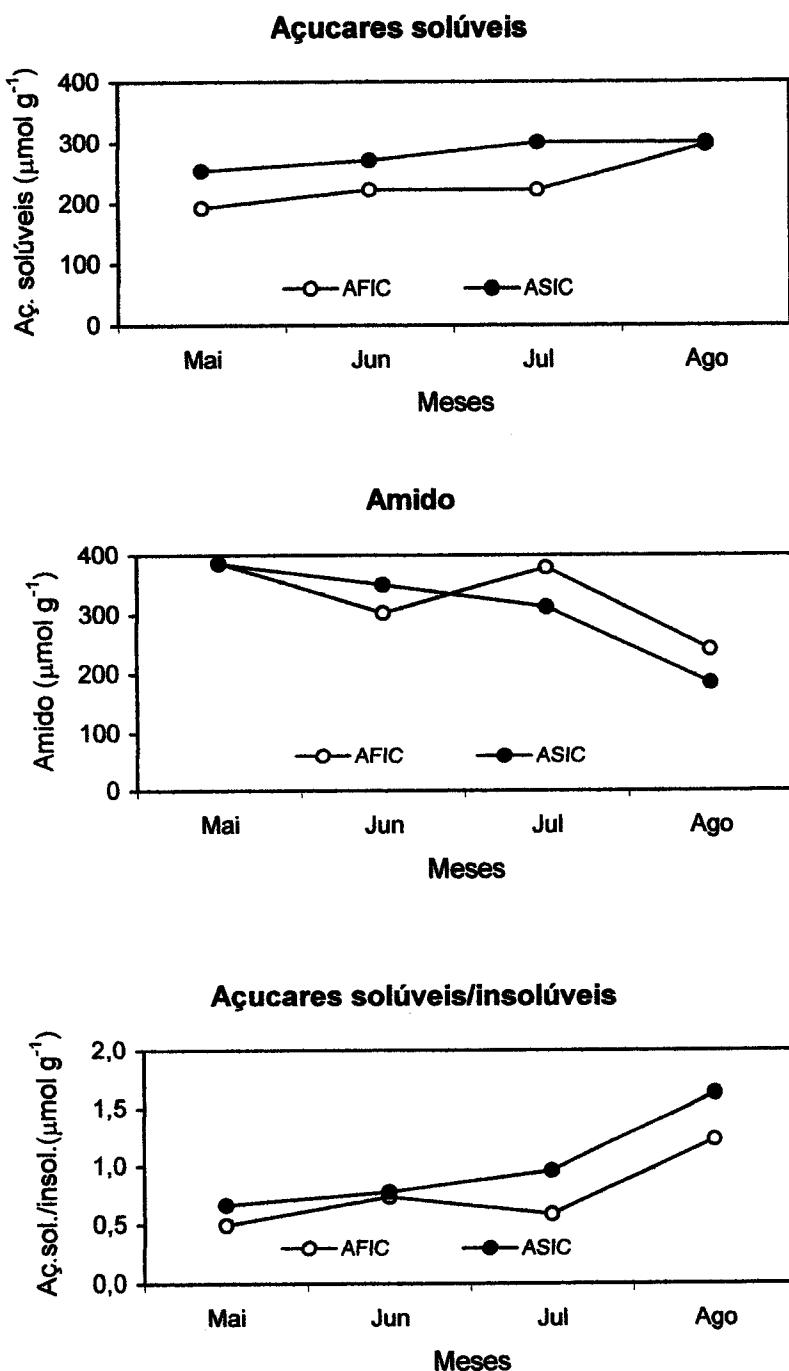
### 3.2. Composição química das folhas

#### 3.2.1. Açucares solúveis e amido

Verificou-se um padrão na variação das concentrações dos hidratos de carbono ao longo do ano (Figura IV.1.). Os hidratos de carbono solúveis aumentaram significativamente de Maio a Agosto, em ambos os tratamentos, mas mais acentuadamente nos AFIC (Tabela IV.2)

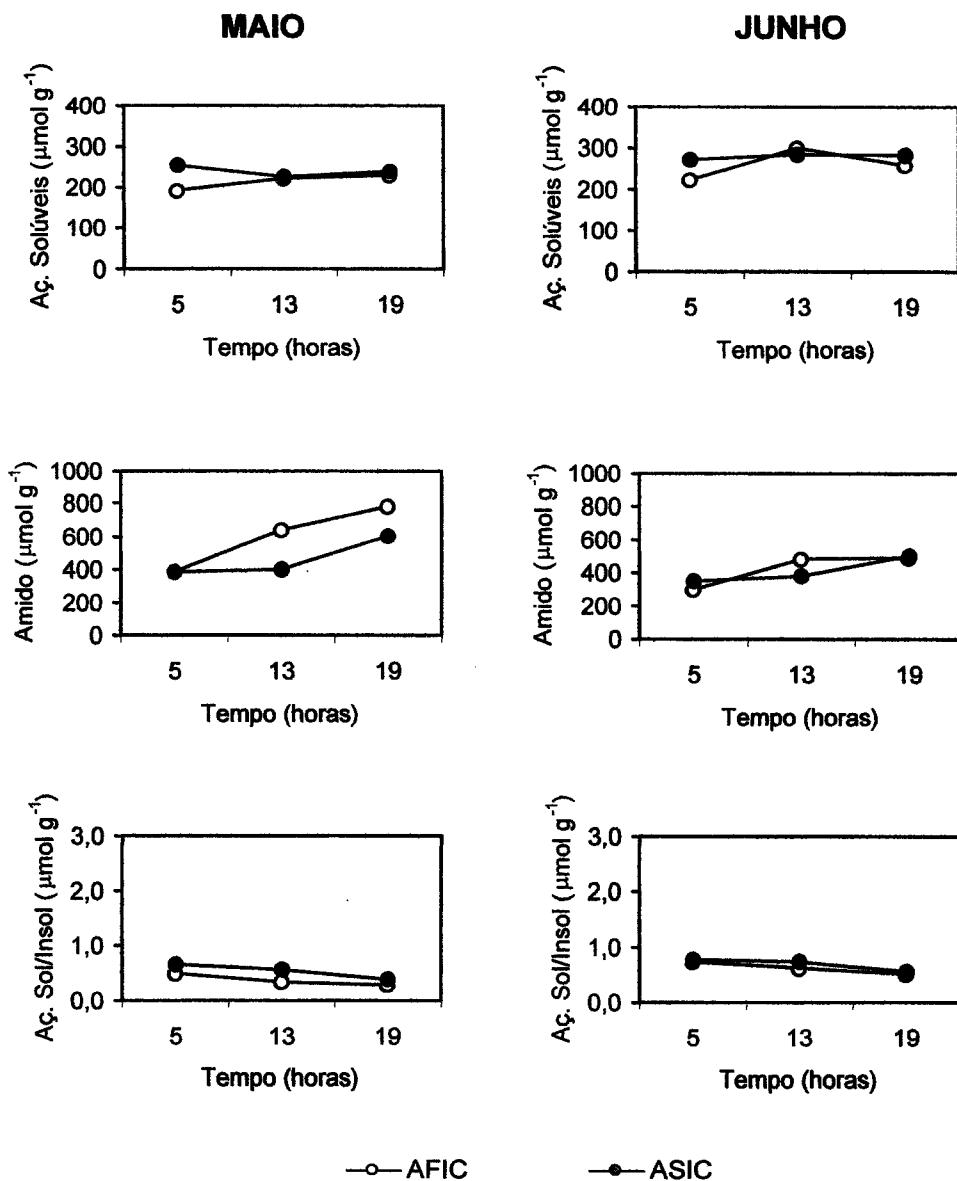
**Tabela IV.2.** Valores médios da concentração ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ ) dos açucares solúveis, amido e açucares solúveis /insolúveis (sol/insol) às 5 horas, nos meses de Maio, Junho, Julho e Agosto de 1998. Os valores representam a média (erro padrão), para  $n=9$ . Médias na mesma coluna com letras diferentes são significativamente diferentes ( $p<0,05$ ).

5h												
	açucares solúveis		amido			sol/insol						
	sol	sombra	sol	sombra		sol	sombra					
Maio	191,8 (5,8)	a	254,3 (0,8)	a	386,3 (15,4)	a	384,9 (4,0)	a	0,497 (0,010)	a	0,661 (0,006)	a
Junho	222,7 (17,4)	ab	271,7 (7,0)	a	302,7 (19,9)	bc	349,7 (13,8)	ab	0,736 (0,057)	b	0,777 (0,011)	b
Julho	222,9 (1,5)	b	300,9 (4,1)	b	378,3 (0,5)	ab	312,0 (1,2)	b	0,589 (0,004)	c	0,964 (0,017)	c
Agosto	296,6 (2,7)	c	300,6 (2,2)	b	241,5 (1,0)	c	184,4 (13,7)	c	1,228 (0,007)	d	1,631 (0,138)	d

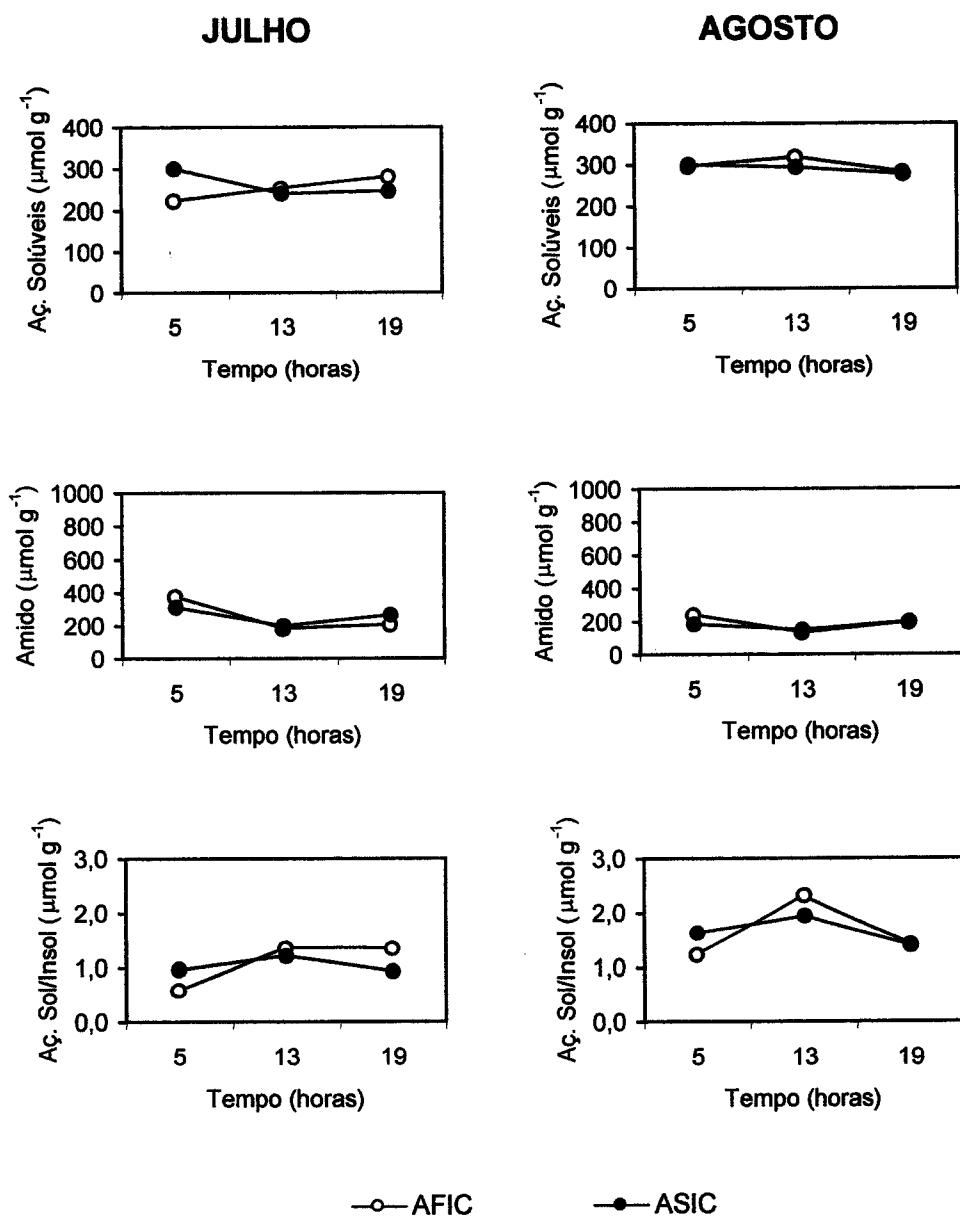


**Figura IV.1.** Variação sazonal da concentração foliar de açucares solúveis, insolúveis (amido) e razão solúveis/insolúveis, às 5 horas da manhã, em *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. Os valores representam a média  $\pm$  erro padrão para  $n=9$ .

Uma variação mais acentuada foi encontrada na concentração de amido que diminuiu de Maio a Agosto. Quando analisamos a variação da razão sol/insol, verifica-se que reúnem as duas tendências, apresentando as maiores diferenças ao longo dos meses, não só pelo aumento dos solúveis como principalmente por sofrerem a ação conjunta da diminuição do amido.



**Figura IV.2.** Variação diária da concentração foliar de açucares solúveis, insolúveis (amido) e razão solúveis/insolúveis, em *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Maio e Junho de 1998. Os valores representam a média  $\pm$  erro padrão para  $n=9$ .



**Figura IV.3.** Variação diária da concentração foliar de açucares solúveis, insolúveis (amido) e razão solúveis/insolúveis, em *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Julho e Agosto de 1998. Os valores representam a média  $\pm$  erro padrão para  $n=9$ .

Na figura IV.2. e 3 , pode-se observar as diferenças de concentração entre os AFIC e os ASIC, não parece haver um padrão diário nem diferenças muito consistentes entre os dois tratamentos.

Correlacionando as concentrações com o potencial hídrico, encontramos valores muito baixos do coeficiente de Pearson, apenas parece haver alguma correlação entre os insolúveis às 13 horas e o potencial hídrico mínimo.

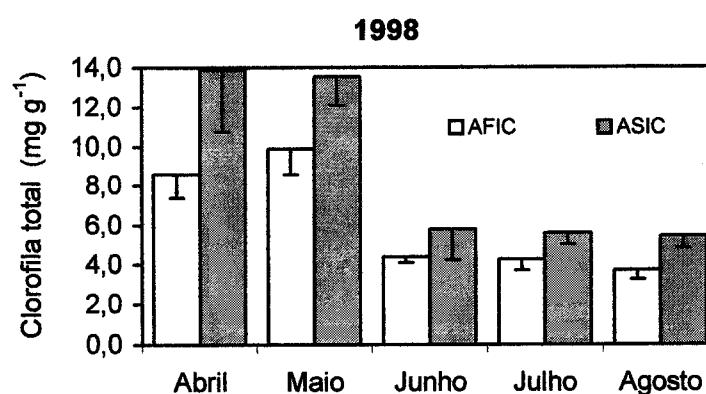
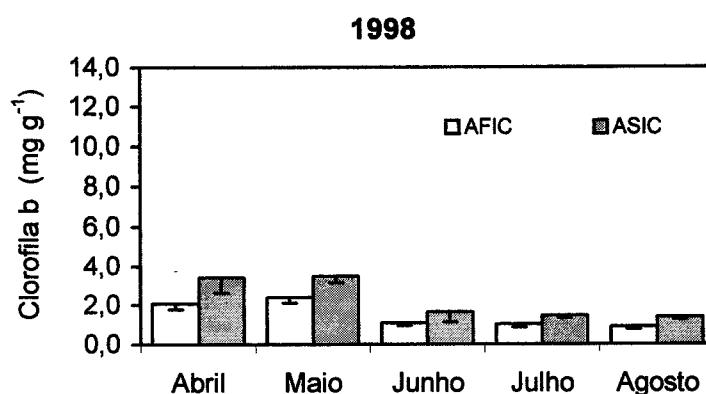
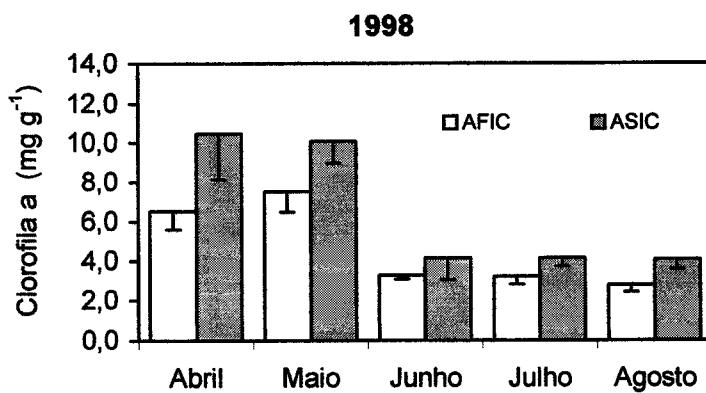
### **3.2.2. Conteúdo em clorofitas**

A análise dos valores de clorofila a, b e total (mg g-1 peso seco), revelou concentrações sempre mais elevadas nos ASIC do que nos AFIC, sendo essa diferença mais acentuada nos meses de Abril e Maio (Figura IV.4.).

Os valores de clorofila a são significativamente superiores nos ASIC Abril e Maio ( $p<0,01$ ) e em Agosto ( $p<0,05$ ), nos meses de Junho e Julho a tendência mantém-se mas os valores não são estatisticamente significativos.

Para a clorofila b, diferenças significativas foram registadas em Maio e Junho ( $p<0,05$ ). Nos restantes meses, as diferenças entre a concentração da clorofila b nos ASIC e nos AFIC atenuam-se, mantendo-se sempre valores mais elevados de clorofila b nos ASIC.

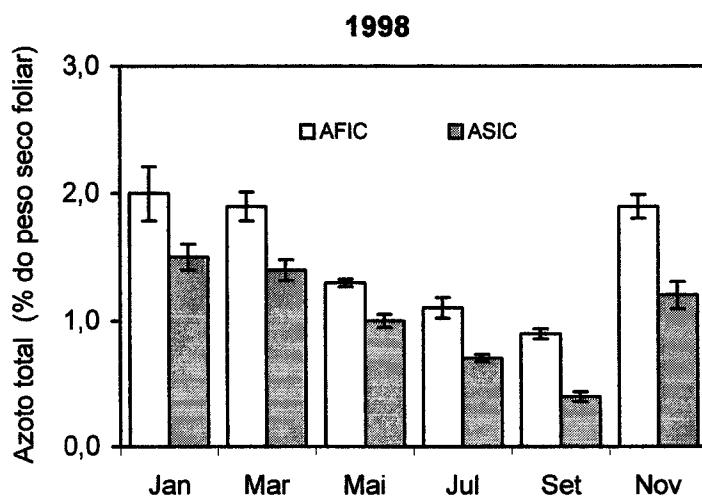
O padrão de variação sazonal das concentrações de clorofila foi semelhante nos dois grupos de plantas, decrescendo entre Maio e Agosto mais acentuadamente nos valores respeitantes à clorofila a. Uma pequena diferença neste padrão verifica-se nos meses de Abril e Maio, enquanto nos AFIC se verificou um ligeiro aumento dos valores de clorofila a e b entre estes meses , decrescendo continuamente até Agosto. Nos ASIC os valores diminuem desde a primeira data de amostragem.



**Figura IV.4.** Variação sazonal do conteúdo em clorofila a, b e total, em folhas de *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. Os valores representam a média – erro padrão para n=6.

### 3.2.3. Azoto total

O conteúdo total de azoto foi máximo nos meses de Inverno (2,0 e 1,5% nos AFIC e nos ASIC, respectivamente), diminuindo durante a Primavera e o Verão, até atingir os valores mínimos em Setembro (0,9% nos AFIC e 0,4% nos ASIC). Em Novembro o conteúdo em azoto volta a aumentar (Figura X).

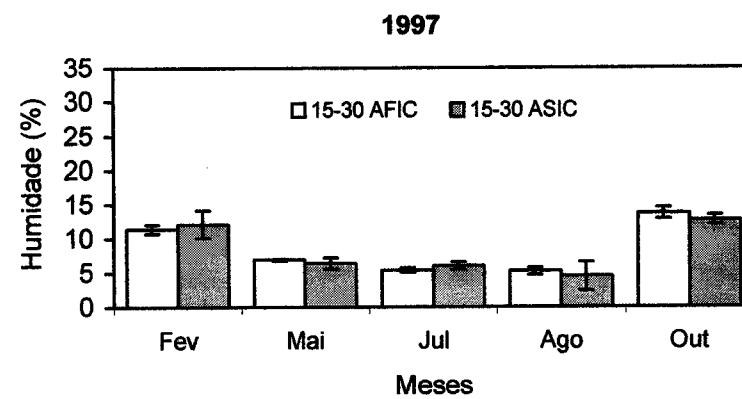
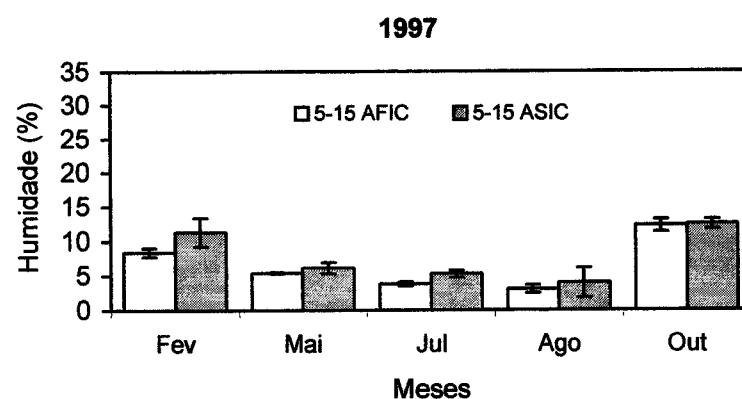
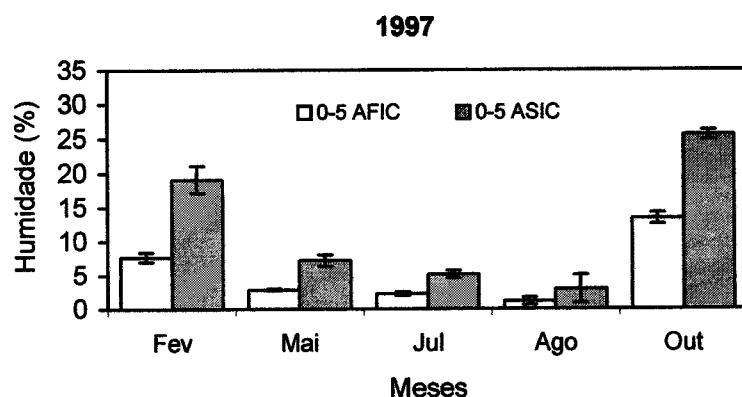


**Figura IV.5.** Teor em azoto total (% do peso seco foliar) determinado nas folhas dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Janeiro, Março, Maio, Julho, Setembro e Novembro de 1998. Os valores representam a média  $\pm$  erro padrão para  $n=3$ .

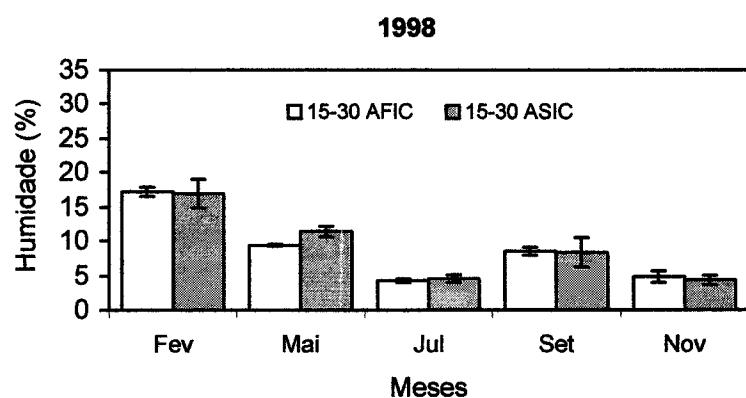
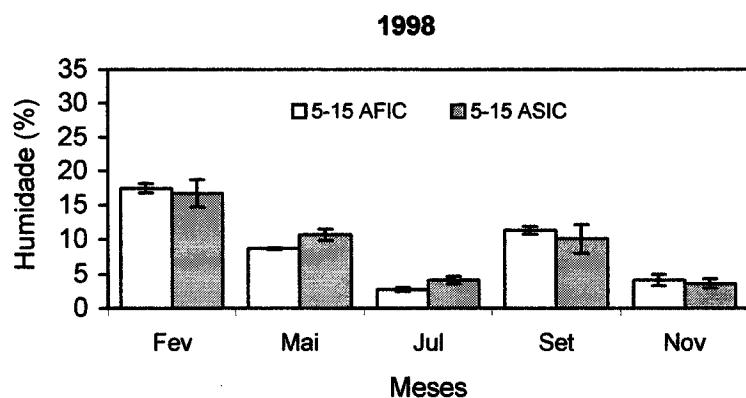
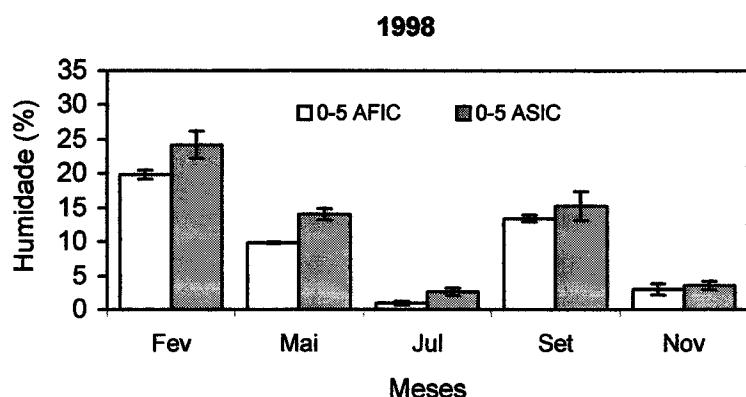
Em todas as determinações o teor de azoto foi significativamente ( $p<0,05$ ) mais elevado nas plantas expostas ao sol do que nas ensombradas.

### 3.3. Teor de humidade do solo

A percentagem de humidade do solo e a precipitação registada durante os quinze dias anteriores, em ambas as áreas, apresentaram-se positivamente relacionadas para a profundidade de 0 a 5 cm ( $r^2=0,79$  nos AFIC e  $r^2=0,73$  nos ASIC).



**Figura IV.6.** Variação sazonal do teor de humidade do solo entre 0 e 5, 5 e 15 e 15 e 30 cm de profundidade, nos locais de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influênci da copa (AFIC) e sob a influênci da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1997. Os valores representam a média  $\pm$  erro padrão para n=6.



**Figura IV.7.** Variação sazonal do teor de humidade do solo entre 0 e 5, 5 e 15 e 15 e 30 cm de profundidade, nos locais de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influênci da copa (AFIC) e sob a influênci da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. Os valores representam a média  $\pm$  erro padrão para n=6.

Ao longo do período de estudo, os valores de humidade do solo da camada 0-5 cm dos ASIC (Figura IV.6. e 7) foram quase sempre muito superiores aos das restante camadas da mesma área. Na maioria das datas o teor de humidade do solo dessa camada nas ASIC foi significativamente ( $p<0,05$ ) diferente de todos os outros.

### 3.4. Capacidade de retenção de água do solo

A capacidade de retenção de água no solo apresentou diferenças significativas na camada superior do solo (0-5 cm). Os teores determinados para todos os valores de pF foram mais elevados no solo debaixo das copas do que no solo fora da sua influência (Tabela IV.2.).

**Tabela IV.2.** Teores de humidade (pF 2,0, pF 2,54 e pF 4,2) do solo (%) nos locais de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998. Os valores representam a média para  $n=10$ .

	pF 2,0	pF2,54	pF 4,2
0-5 cm			
AFIC	17,4	14,3	8,9
ASIC	23	18,1	10,6
10-15 cm			
AFIC	15,3	11,1	6,6
ASIC	17,5	14,4	9,1
15-30			
AFIC	9,1	10	5,1
ASIC	12,7	13,8	7,9

### 3.5. Variação diurna do potencial hídrico foliar e da condutância foliar

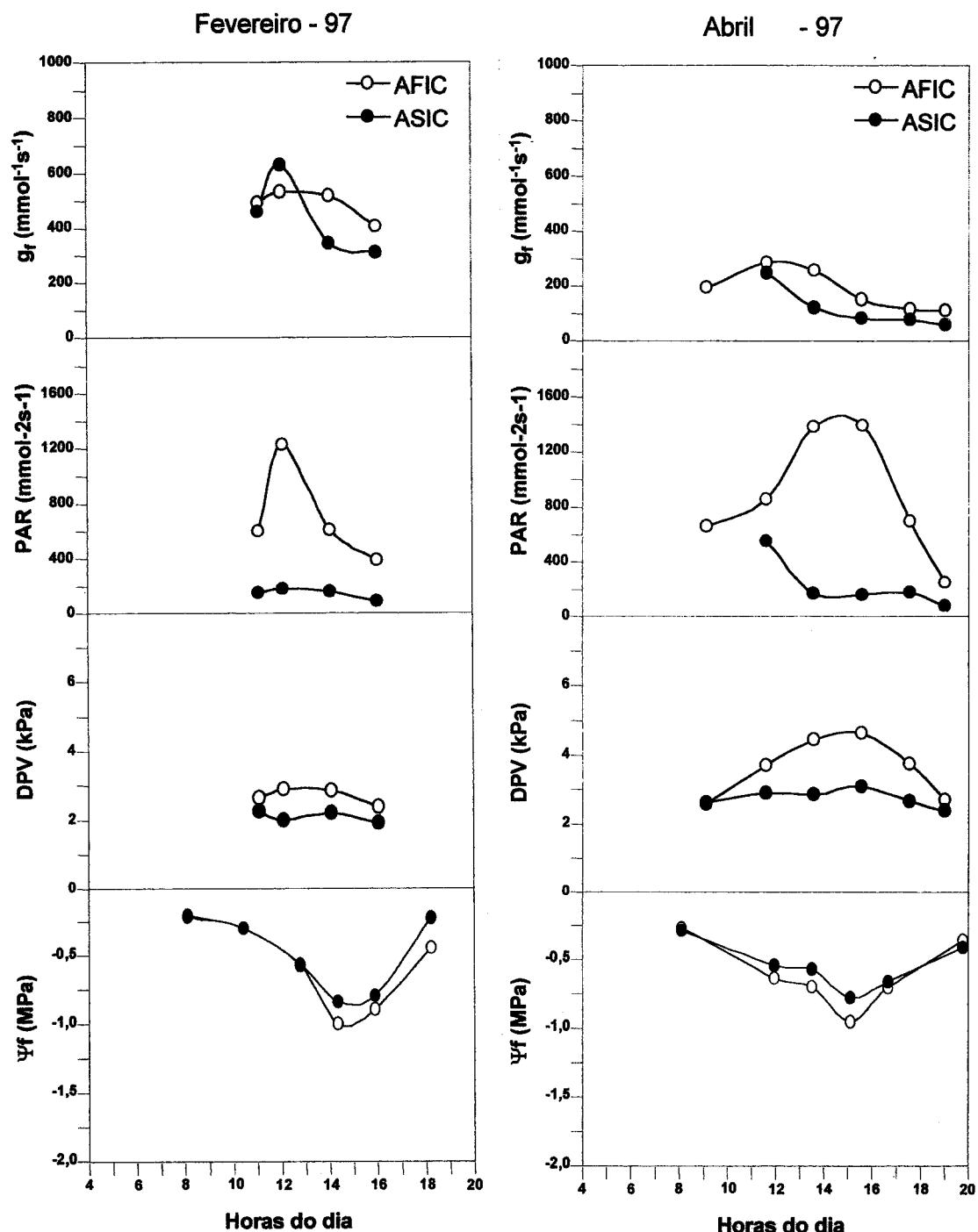
Ao longo dos dois anos detectou-se um padrão de variação diária da condutância foliar e do potencial hídrico nos dois grupos de plantas.

Em dias com céu limpo, nos meses de Inverno e Primavera, verificou-se um aumento gradual da condutância foliar desde o início das medições até meio da manhã, seguindo-se um decréscimo até ao por do sol. No entanto, quando os valores de  $\psi_b$  decrescem, o valor máximo de  $g_f$  verifica-se no início do período de medições (Figuras IV.8. a IV.13).

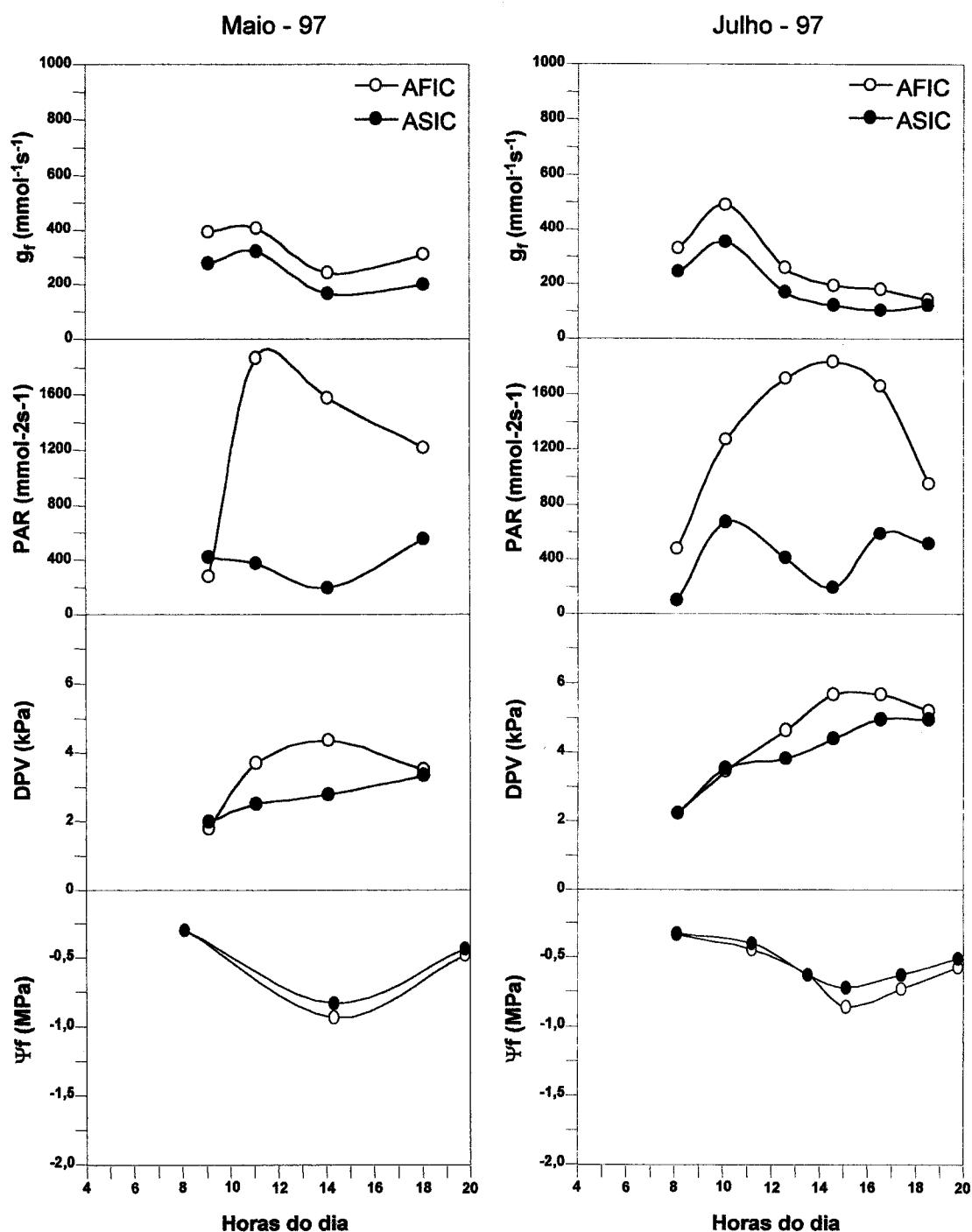
Nos meses de Verão e Verão tardio ou Outono os valores máximos de condutância foliar (333  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  nos AFIC e 233 nos ASIC em Agosto de 1997 e 111  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  nos AFIC e 99 nos ASIC em Agosto de 1998) são significativamente mais baixos do que nos meses de Inverno e Primavera (542  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  nos AFIC e 636 nos ASIC em Fevereiro de 1997 e 656  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  nos AFIC e 736 nos ASIC em Fevereiro de 1998).

Os valores de condutância foliar dos ASIC são geralmente mais baixos do que nos AFIC, apresentando em alguns meses curvas mais atenuadas.

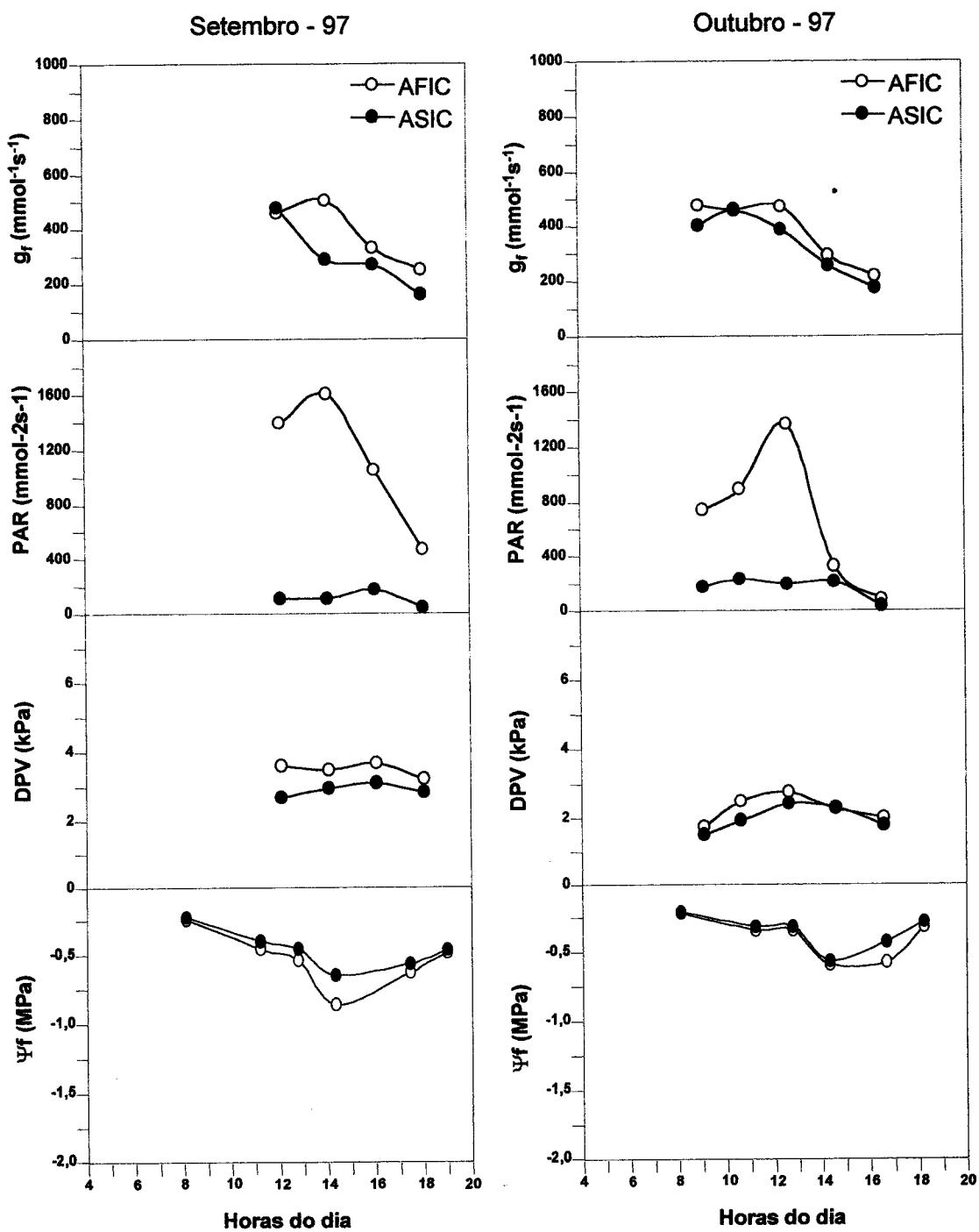
As medições diárias de potencial hídrico foliar permitem constatar um padrão típico de potencial hídrico foliar nos dois grupos de plantas. Analisando os gráficos da figura IV.8 a IV.13. observa-se nos AFIC e nos ASIC que os valores máximos ocorreram de madrugada ( $\Psi_b$ ), decrescendo durante a manhã e atingindo valores mínimos ( $\Psi_m$ ) no meio do dia ou início da tarde. A partir deste período e até ao pôr do sol, verificou-se uma subida gradual dos valores de  $\Psi_f$ . Comparativamente aos ASIC, os AFIC apresentaram sempre curvas mais acentuadas, com valores de  $\Psi_m$  mais baixos, excepto nos meses de Outubro de 1997, Setembro e Novembro de 1998. Relativamente ao  $\Psi_b$  não se encontraram diferenças significativas entre as plantas expostas ao sol e as ensombradas. No final do dia, quer os AFIC quer os ASIC apresentaram uma recuperação nos valores do  $\Psi_f$ , havendo no entanto um ligeiro atraso dos primeiros em relação aos ASIC.



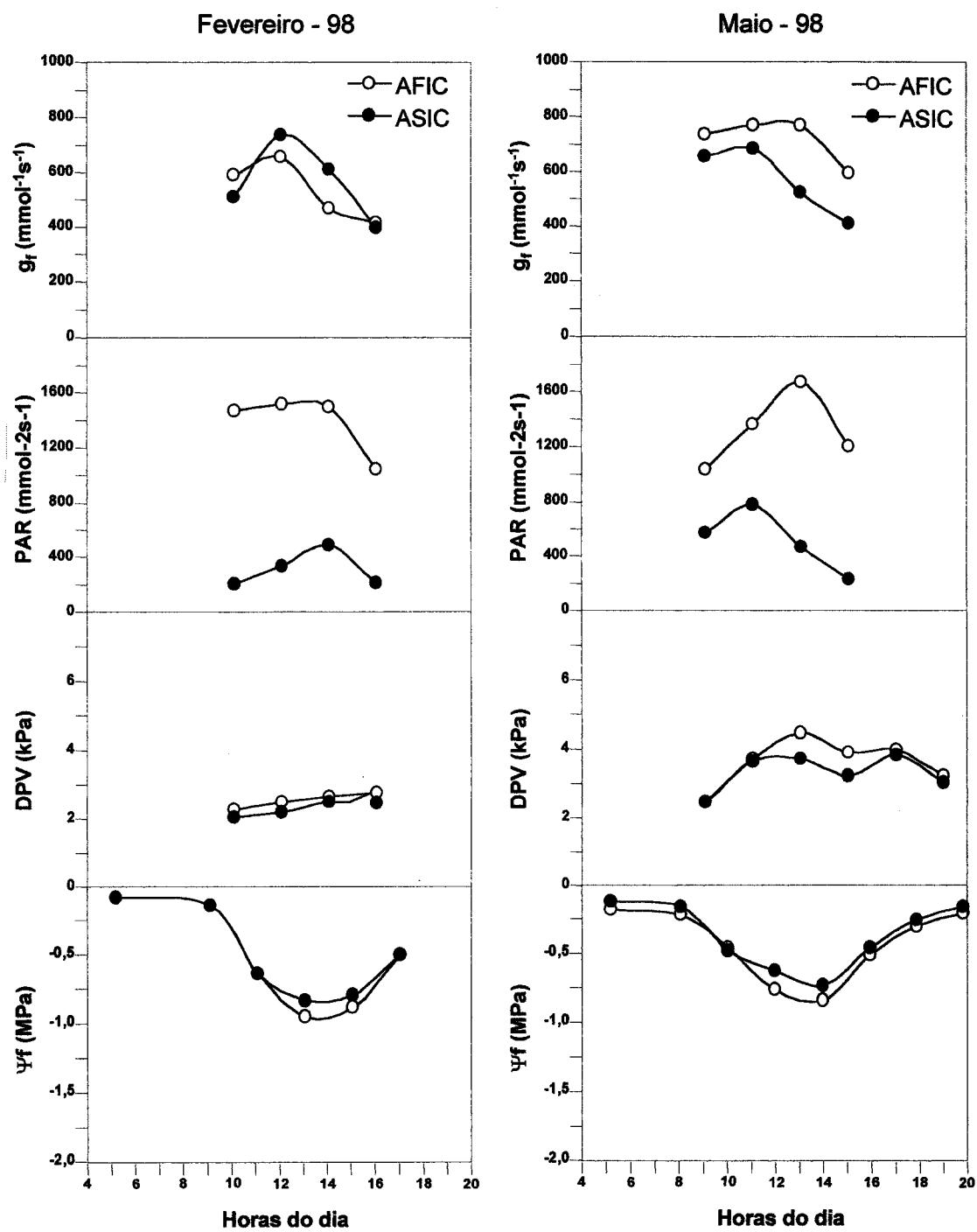
**Figura IV.8.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Fevereiro e Abril de 1997.



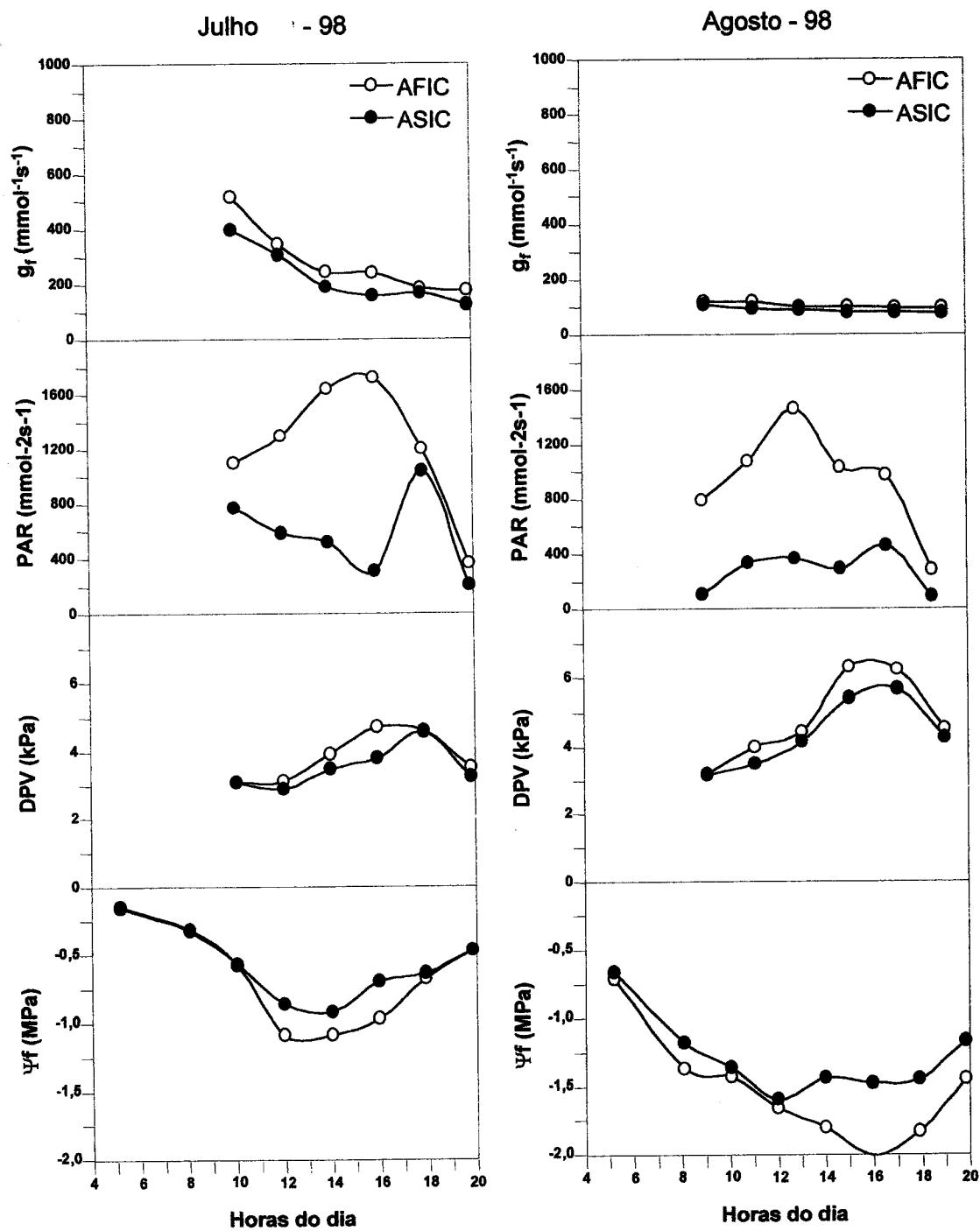
**Figura IV.9.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Maio e Julho de 1997.



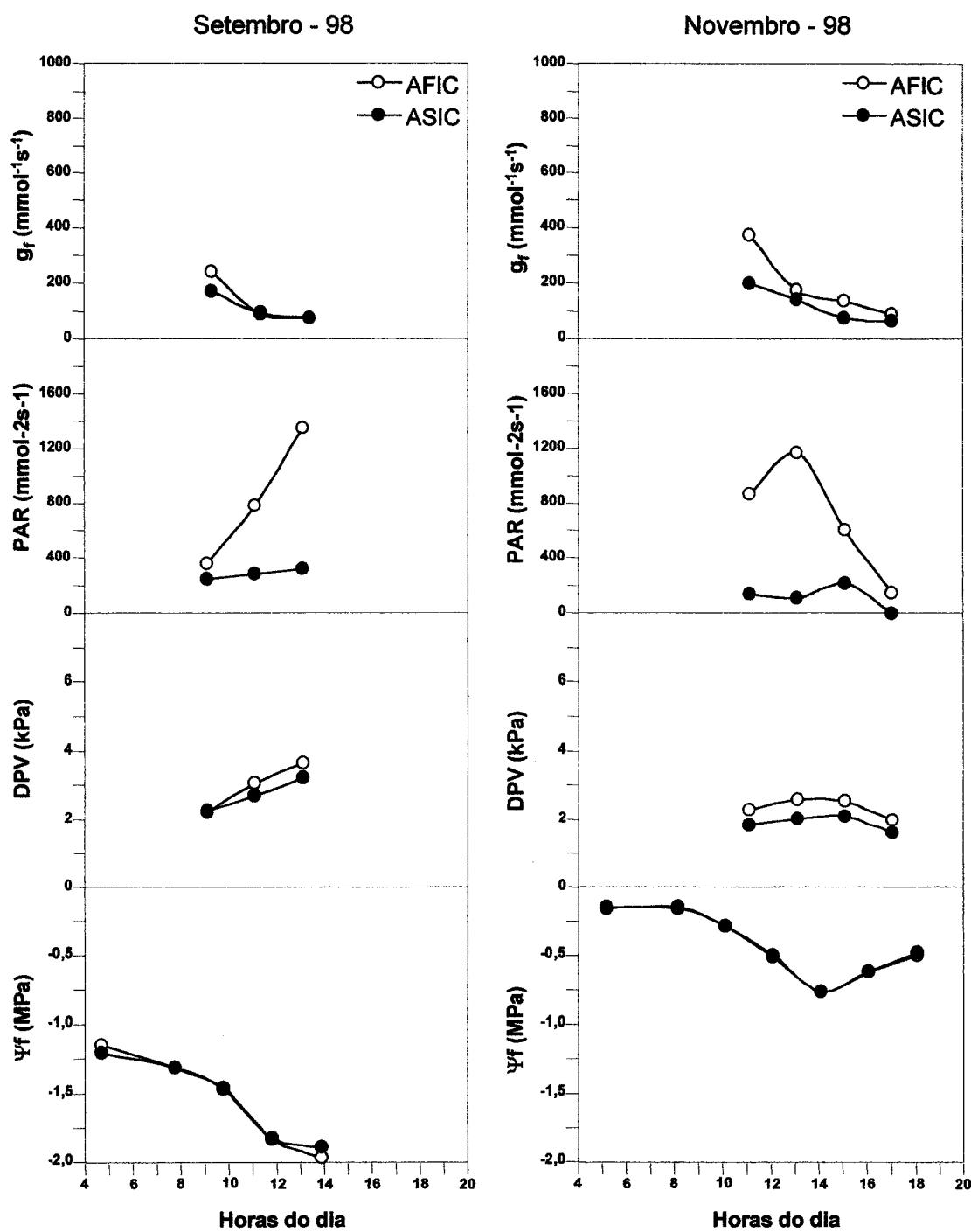
**Figura IV.10.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Setembro e Outubro de 1997.



**Figura IV.11.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Fevereiro e Maio de 1998.

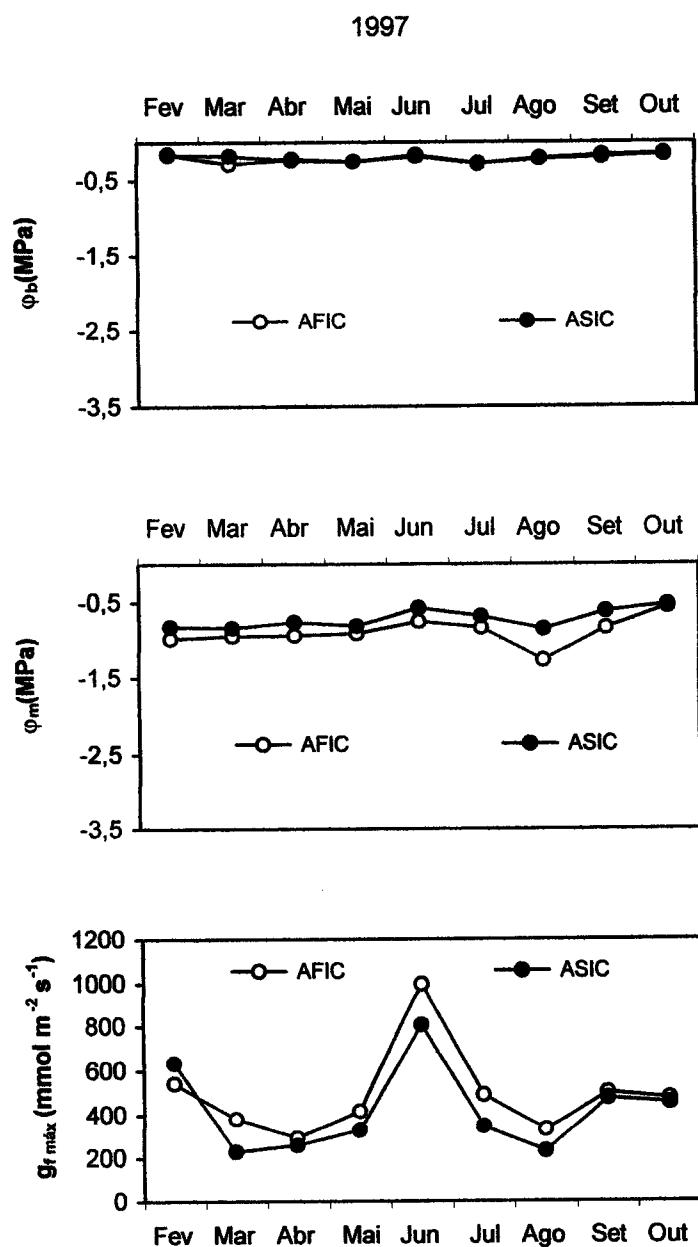


**Figura IV.12.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Julho e Agosto de 1998.

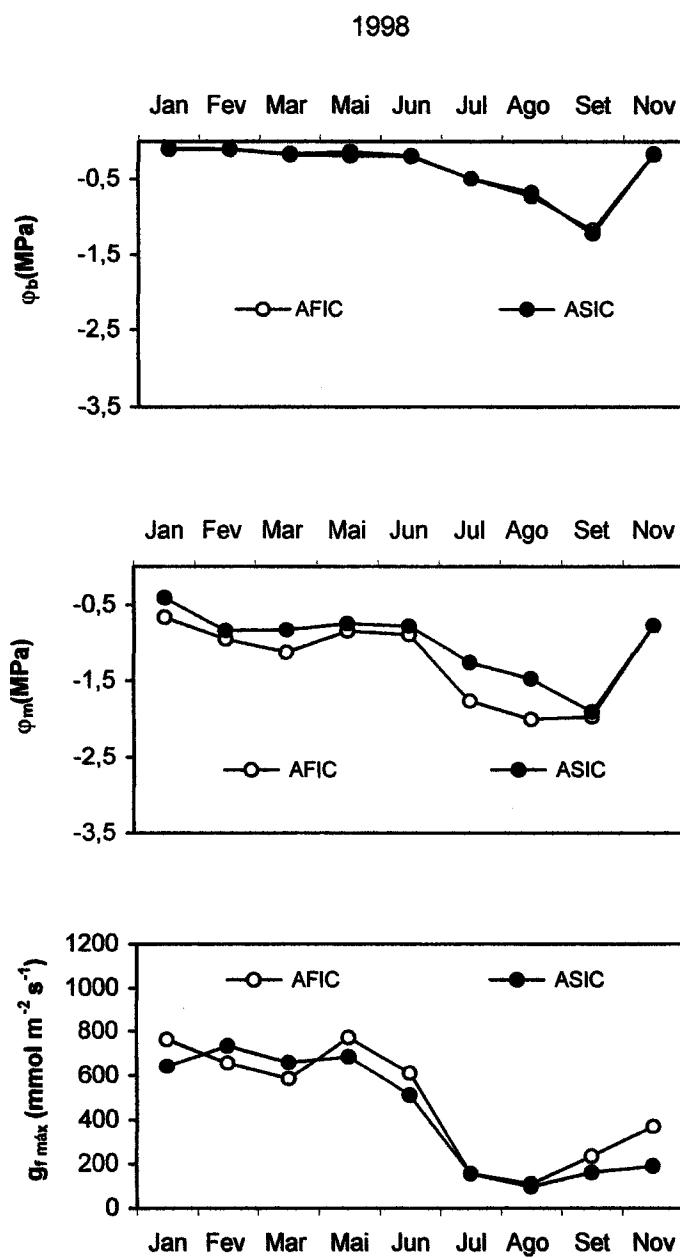


**Figura IV.13.** Variação diária da condutância foliar ( $g_f$ ), da radiação fotossinteticamente activa (PAR), do défice de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV) e do potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em Setembro e Novembro de 1998.

No que respeita à variação sazonal, o padrão de variação dos AFIC é muito semelhante ao dos ASIC (figura IV.14 e IV.15.).



**Figura IV.14.** Variação sazonal do potencial hídrico foliar de base ( $\Psi_b$ ), do potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_m$ ) e da condutância foliar máxima ( $g_f$  máx) dos arbustos *C. salviifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1997.

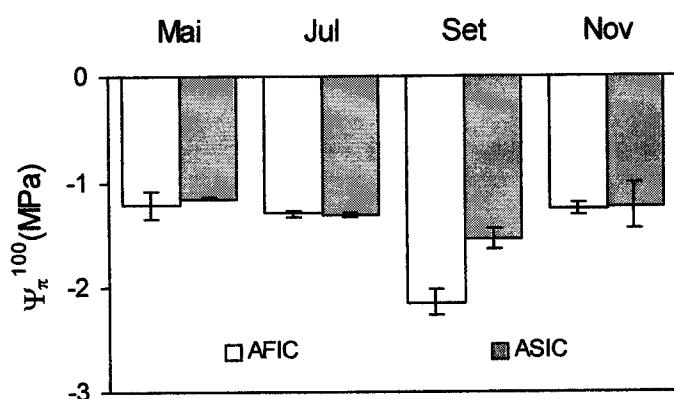


**Figura IV.15.** Variação sazonal do potencial hídrico foliar de base ( $\Psi_b$ ), do potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_m$ ) e da condutância foliar máxima ( $g_{f\max}$ ) dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia* em 1998.

Não se encontraram diferenças entre os AFIC e os ASIC no que respeita aos valores do potencial hídrico foliar de base em cada uma das datas, em 1997 e 1998. Detectaram-se diferenças significativas ( $p<0,05$ ) no potencial hídrico foliar mínimo nos meses de Agosto e Setembro em 1997 e de Julho e Agosto em 1998 correspondendo aos meses de maior défice hídrico do solo.

### 3.6. Potencial osmótico no estado de hidratação máxima

A deficiência hídrica inexistente em Maio, iniciou-se a partir de Julho e aumentou até Setembro, traduzindo-se em diferentes níveis de teor relativo em água foliar ( $\theta$ ) medido de madrugada: 89,2 %  $\pm$  1,7 68,1%  $\pm$  1,1 nos AFIC e 94,7%  $\pm$  2,8 e 73,7%  $\pm$  3,5 nas plantas sombra, nos meses de Maio (sem deficiência hídrica) e Setembro (com deficiência hídrica). Os valores calculados para o potencial osmótico foliar na máxima hidratação ( $\Psi_{\pi}^{100}$ ), que permitem avaliar a acumulação de solutos celulares, apenas diferiram significativamente ( $p<0,05$ ) entre os AFIC e os ASIC no mês de Setembro.



**Figura IV.20.** Variação sazonal do potencial osmótico no estado de máxima hidratação em folhas dos arbustos *C. salvinifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Maio, Julho, Setembro e Novembro de 1998. Os valores representam a média  $\pm$  erro padrão ( $n=27$ ).

As plantas de sombra apresentaram valores de  $\Psi_{\pi}^{100}$  idênticos nas quatro datas, diminuindo ligeiramente no mês de Setembro (Figura VI.14.). Nas plantas de sol, os valores de  $\Psi_{\pi}^{100}$  diminuíram significativamente ( $p<0,01$ ) entre Julho e Setembro, traduzindo um aumento da concentração intracelular de solutos neste período.

#### 4. DISCUSSÃO

A presença da copa de *Q. rotundifolia* determinou marcadas variações quer a nível da planta quer a nível das folhas.

Observaram-se alterações a nível das anatomia das folhas, apresentando os AFIC folhas mais espessas devido a maiores parênquima lacunoso e em paliçada. Os resultados traduzem um comportamento adaptativo destas plantas, enquadraram-se no resultados apresentados para outra espécie mediterrânica, *Myrtus communis* (Mendes, 1998).

Analizando os resultados obtidos entre Maio e Agosto de 1998, quer nos AFIC quer nos ASIC, parece possível concluir que o stresse hídrico afectou as taxas de produção de hidratos de carbono nas folhas. O teor de açucares solúveis aumentou durante os meses de Verão e o de amido diminuiu. Estes resultados estão de acordo com os obtidos para outras espécies (Mendes, 1998), no entanto as diferenças encontradas ao longo do dia não permitiram encontrar um padrão, o que permite supor que outros compostos osmoticamente activos estarão envolvidos nos processos de ajustamento osmótico.

A concentração de clorofila total foi sempre superior nos ASIC, o que está de acordo com os obtidos noutras espécies vegetais (Correia, 1988, Mendes, 1998). A intensidade da radiação fotossinteticamente activa disponível nos ASIC foi sempre mais baixa do que nos AFIC, pelo que se relacionam maiores quantidades de clorofila nos cloroplastos nas folhas dos ASIC, com a formação de grana mais extensos.

A variação do teor em azoto em folhas de *C. salvifolius* ao longo do ano foi semelhante à encontrada para a mesma espécie (Correia, 1992, Simões, 2002), e para outras espécies mediterrânicas decíduas de verão, como *Salvia leucophylla* e *Artemisia californica* (Gray, 1983). No Verão o conteúdo em azoto foi muito baixo, o que se deve possivelmente à translocação deste nutriente para outros órgãos da planta durante a fase de senescência das folhas, principalmente antes da abscisão foliar, bem como a uma diminuição da absorção de azoto no nível radical.

A disponibilidade de água do solo, traduzida pelo seu teor de humidade foi sempre superior nos ASIC, principalmente nas duas camadas superiores. A maior

extracção de água do solo pelas raízes, será uma consequência do seu maior crescimento mas também das mais elevadas condutâncias foliares e exposição à radiação solar.

Analizando a variação da condutância foliar máxima, verificou-se uma evolução semelhante nos dois tipos de plantas, com uma diminuição significativa nos meses de Verão o que traduz um forte controlo estomático. As diferenças observadas ao nível dos valores médios de  $g_f$ , entre os dois grupos de plantas, atenuaram-se à medida que o défice hídrico do solo se tornou mais acentuado. Variáveis como a PAR e o DPV, apresentaram valores mais elevados nos AFIC, condicionando consequentemente os valores de  $g_f$  obtidos.

O padrão de variação diária de  $g_f$ , observado nos AFIC e nos ASIC, é semelhante ao descrito para outras espécies mediterrânicas como *Q. coccifera* (Tenhunen *et al.*, 1985, Rhizopoulou & Mitrakos, 1990, Rhizopoulou *et al.*, 1991) e várias espécies de *Cistus* (Correia *et al.*, 1987).

Os cursos diurnos de potencial hídrico foliar apresentaram um padrão de variação semelhante nos dois grupos de plantas, com valores médios horários menos negativos nos ASIC. Estes resultados devem-se à maior disponibilidade hídrica do solo junto às plantas ensombradas, o que determinou os valores mais elevados de  $\Psi_b$ .

O potencial hídrico foliar atingiu valores mais negativos nos meses de maior deficiência hídrica. Não se verificaram porém, valores tão baixos de potencial hídrico foliar, como os referidos por Correia (1988), em *C. salviifolius* e Mendes (1998) em *M. communis* o que parece indicar que actuaram mecanismos como o controlo da abertura estomática e o ajustamento osmótico, permitindo manter potenciais hídricos elevados.

Entre os ensaios realizados nos meses de Julho e Setembro de 1998, período em que ocorreu o estabelecimento da deficiência hídrica nas plantas estudadas, observou-se um decréscimo de potencial osmótico foliar no estado de máxima hidratação nos dois grupos de plantas. Este decréscimo, mais acentuado nos AFIC do que nos ASIC, traduz a ocorrência de um ajustamento osmótico, produzido por um aumento de solutos osmoticamente activos (Bowman & Roberts, 1985). Resultados semelhante foram observados em situações de deficiência hídrica, em

outras espécies mediterrânicas como, *Quercus dumosa* (Bowman & Roberts, 1985), *Olea oleaster*, *Laurus nobilis* (Gullo & Salleo, 1988), *Arbutus unedo*, *Ceratonia siliqua* e *Nerium oleander* (Rhizopoulou & Mitakos, 1990). O aumento de  $\Psi_x^{100}$  em Novembro, apresentando valores idênticos aos ocorridos antes do período de secura, corresponde a um restabelecimento do estado hídrico das plantas, que apresentaram nestas datas valores mais altos de  $\Psi_b$ .

## **V. MICROCLIMA**



## 1. INTRODUÇÃO

O clima é um factor determinante para o crescimento das plantas, quer a larga escala, condicionando a sua área de distribuição global e criando tipos de vegetação, quer limitando a distribuição de espécies e comunidades vegetais devido a condições locais.

As várias zonas climáticas resultam dos diferentes balanços de energia que predominam a diferentes latitudes. As variações climáticas regionais são condicionadas pela sua posição em relação ao mar, correntes oceânicas, ventos predominantes e cadeias montanhosas. Numa menor escala, o clima pode ser modificado localmente pela natureza da paisagem, principalmente pela influência da geomorfologia na radiação e no vento. Nas encostas e nos vales observam-se diferenças microclimáticas na radiação, temperatura e evaporação. Estreitando a escala, um coberto vegetal tem o seu clima característico, determinado pelo tipo e altura de plantas ou seja, a presença de plantas afecta as características do ambiente de que são parte integrante (Larcher, 1995).

O microclima é o clima da camada de ar mais próximo do solo como tal é um factor de grande importância para a vida das plantas.

As variáveis climáticas como a radiação, o vento, a temperatura, a humidade actuam nos cobertos vegetais e a modificação de uma destas variáveis leva à alteração das outras. Por outro lado, o microclima é determinado pela estrutura e pelo funcionamento da comunidade vegetal. Assim, as plantas afectam as características locais do ambiente em que se encontram e do qual fazem parte, havendo uma forte interacção entre estas e as várias variáveis climáticas.

## 2. MÉTODOS

No mês de Março, Junho, Setembro e Dezembro de 2001 efectuaram-se medições de alguns parâmetros microclimáticos, em dois *C. salvifolius* com 1 m de altura, um localizado fora da influência da copa das árvores (AFIC) e outro sob a influência da copa de *Q. rotundifolia* (ASIC). Em cada um destes locais realizaram-se medições de temperatura do solo, do ar e das folhas, de fluxo do calor do solo, de radiação líquida e de humidade relativa.

## **2.1. Temperatura**

A temperatura (º C) do solo a 0 , 2,5, 5, 10 e 20 cm de profundidade, a temperatura do ar no interior da copa (a 30, 50 e 70 cm de altura), no topo do arbusto (a 1 m do solo), foi registada em contínuo utilizando termopares de cobre/constantan da Delta-T.

## **2.2. Radiação líquida**

A radiação líquida foi obtida a partir da radiação global e reflectida medida por piranómetros da Kipp-Zonen colocados a 1m acima do topo do arbusto.

## **2.3. Fluxo de calor do solo**

Para a medição do fluxo de calor ( $w\ m^{-2}$ ) entre o solo e a atmosfera utilizaram-se placas de fluxo de calor (Keithly Instruments, S. A.).

## **2.4. Humidade relativa**

O perfil de humidade relativa obteve-se com a colocação de psicrómetros (Delta-T) colocados acima do arbusto (1,20 m de distância ao solo).

## **2.5. Tratamento estatístico**

Todos os procedimentos estatísticos e de análise de dados foram realizados com o programa SPSS 10.0.0 para Windows. A existência de diferenças significativas entre AFIC e ASIC foi determinada por meio de testes t de Student, ao passo que as comparações entre datas foram efectuadas por ANOVA's de classificação simples, após transformação dos dados quando necessário (para obtenção de homogeneidade de variâncias), seguidas de testes múltiplos de Student-Newman-Keuls, sempre que tal se justificou. Quando não foi possível homogeneizar as variâncias, aqueles testes foram substituídos, respectivamente,

por testes não paramétricos de Mann-Whitney e por testes múltiplos de Kruskal-Wallis.

Toda a fundamentação teórica para a execução dos tratamentos estatísticos foi a descrita em Sokal & Rohlf (1995).

### **3. RESULTADOS**

#### **3.1 Temperatura**

A variação da temperatura do solo responde aos ritmos circadianos, aumentando gradualmente até ao meio do dia diminuindo até valores próximos dos iniciais (Figura V.1. a 3.). Esta curva é mais pronunciada nas camadas mais perto da superfície, atenuando-se com a profundidade do solo.

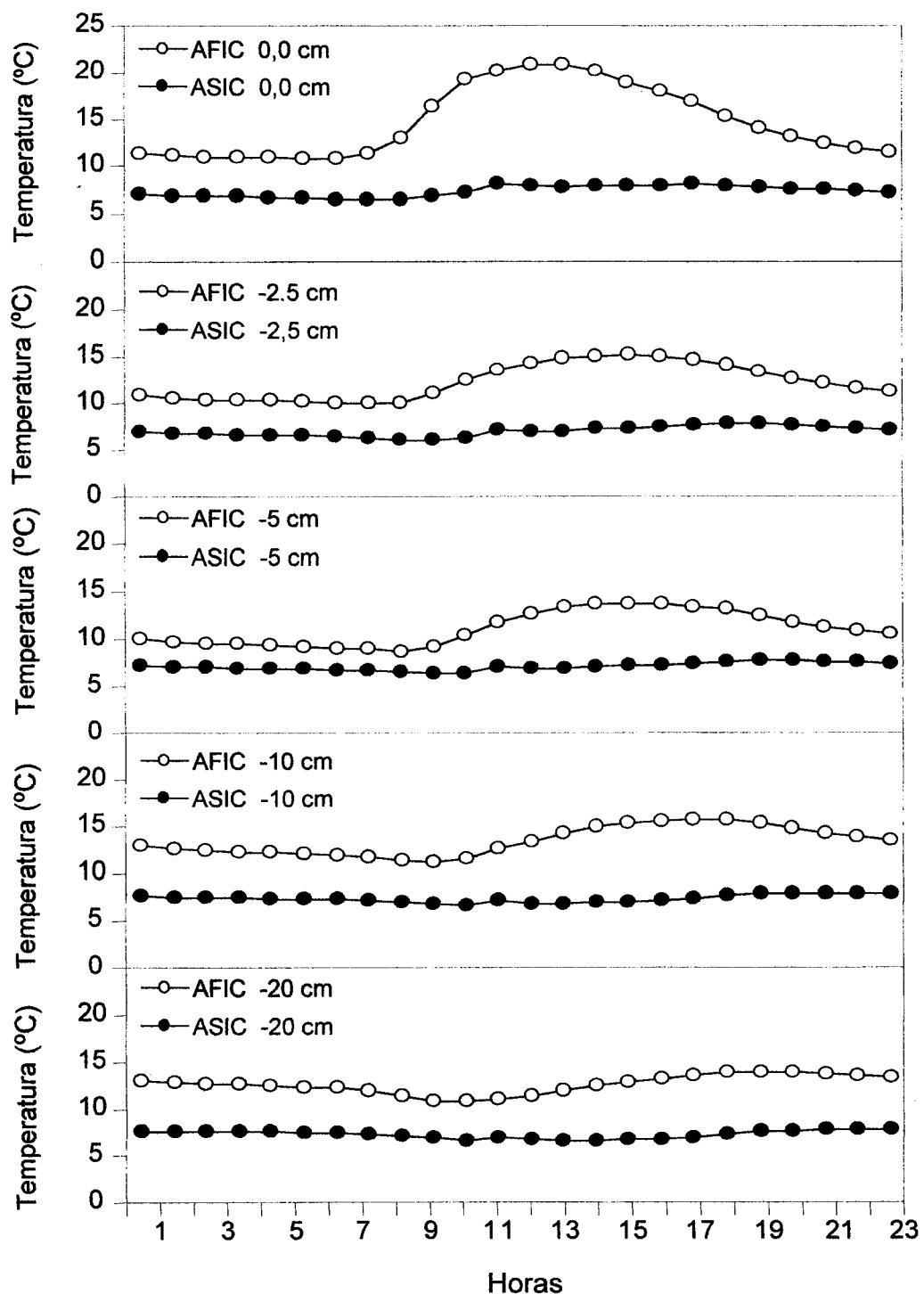
Nas três datas, a temperatura do solo foi sempre significativamente ( $p<0,05$ ) mais elevada, na zona de crescimento dos AFIC do que na dos ASIC. Esta diferença aumentou ao longo da manhã, e atenuou-se no final da tarde, restabelecendo os valores iniciais. Este padrão foi observado principalmente nos meses de Março e Junho, enquanto que em Dezembro as diferenças entre as duas zonas em estudo mantêm-se ao longo de todo o dia. As diferenças descritas entre ASIC e AFIC diminuíram com a profundidade, sendo que a -20 cm quase não houve variações diárias.

Como seria de esperar os mês de Verão foi aquele em que se observaram maiores diferenças, entre as duas situações de exposição solar.

A temperatura média do ar dentro da copa dos ASIC e dos AFIC apresenta o mesmo padrão de variação diária, com os maiores valores ao meio do dia (Figura V.4. e V.5.). Os valores de temperatura da copa são sempre superiores nos AFIC, no entanto apenas nos meses de Junho e Setembro, que correspondem aos meses de maior temperatura e intensidade luminosa, os valores são significativamente ( $p<0,05$ ) diferentes ao longo de todo o dia.

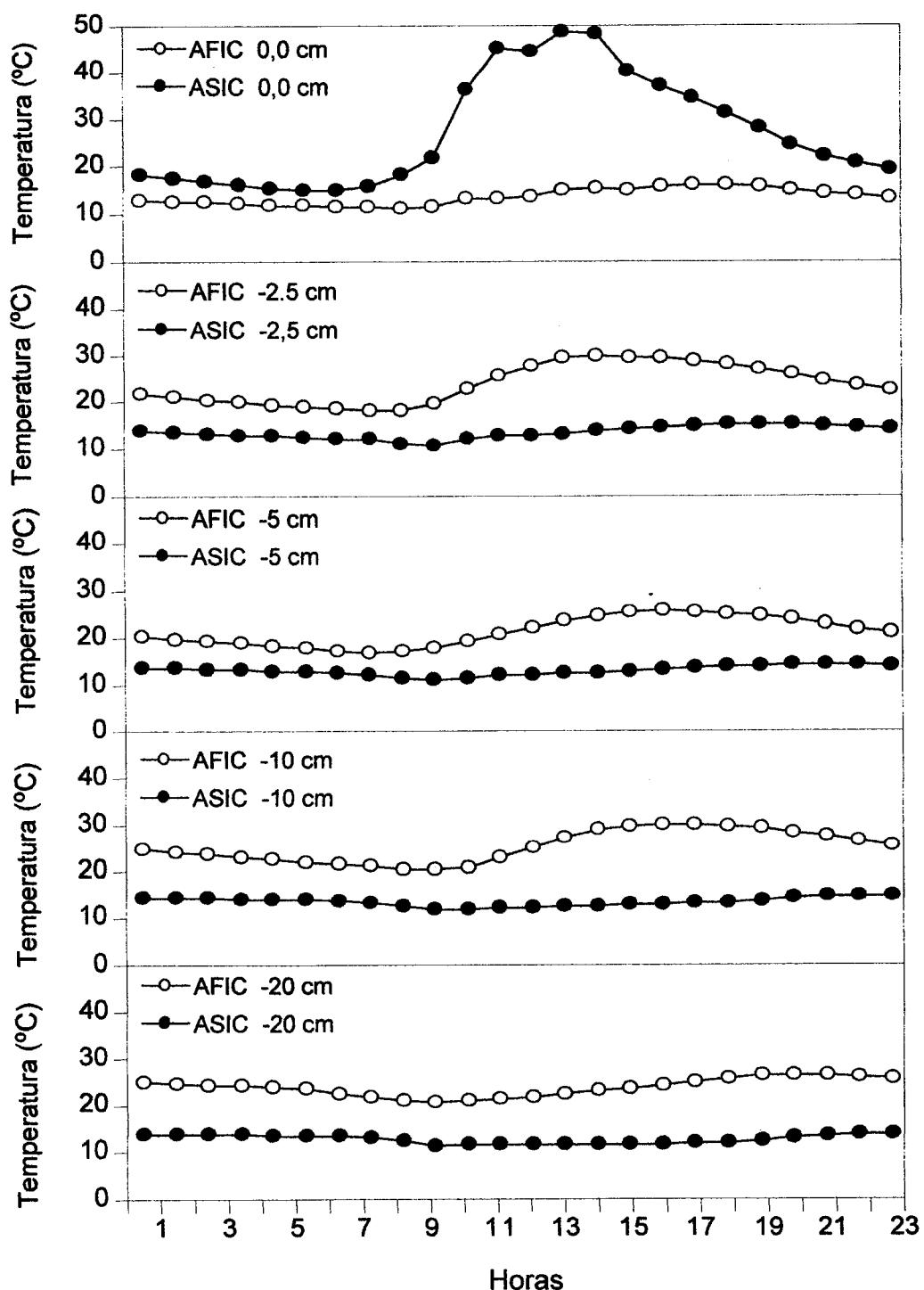


Março 2001



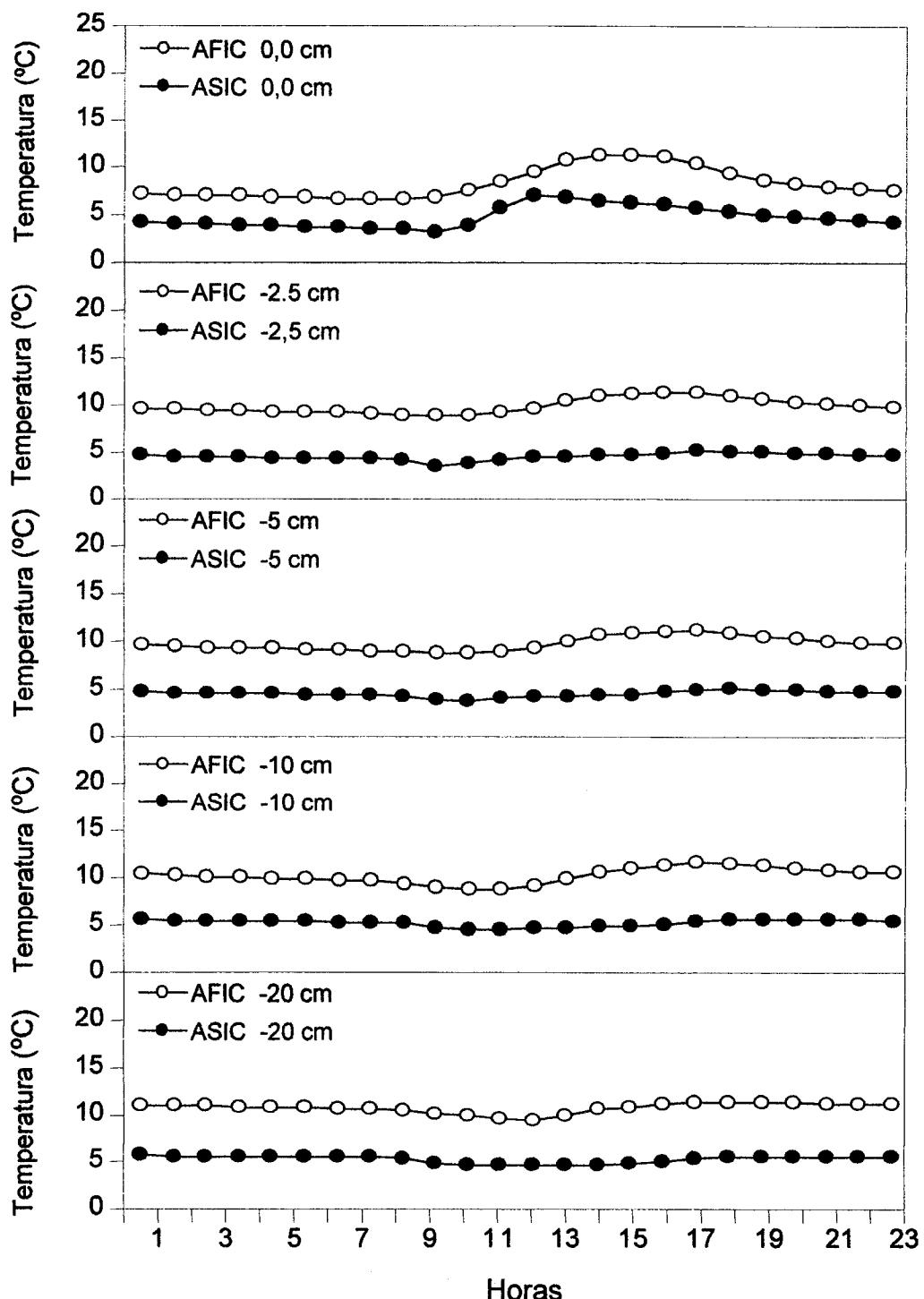
**Figura V.1.** Variação diária (média de 15 dias) da temperatura do solo às profundidades de 0, -2,5, -5, -10 e -20 cm, na zona de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos mês de Março de 2001.(Os valores representam médias horárias)

Junho 2001

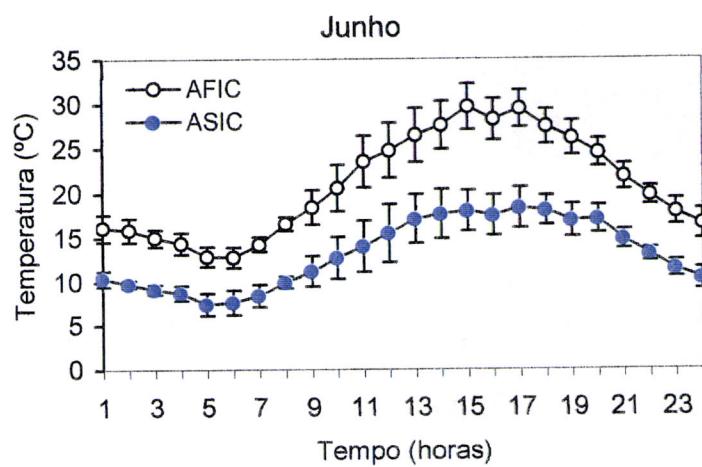
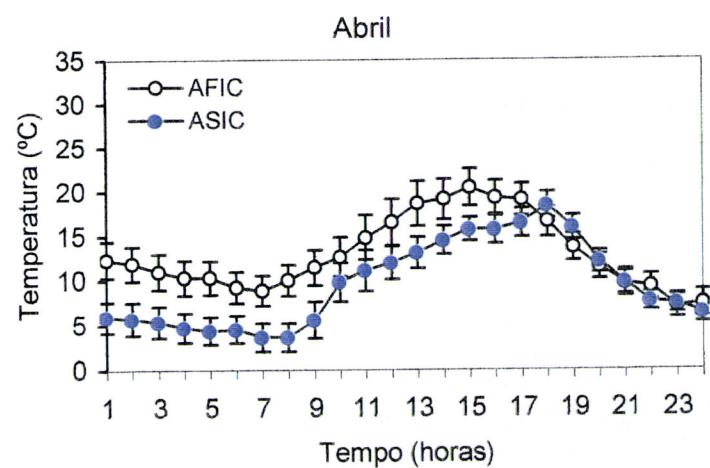


**Figura V.2.** Variação diária (média de 15 dias) da temperatura do solo às profundidades de 0, -2,5, -5, -10 e -20 cm, na zona de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos mês de Junho de 2001.(Os valores representam médias horárias)

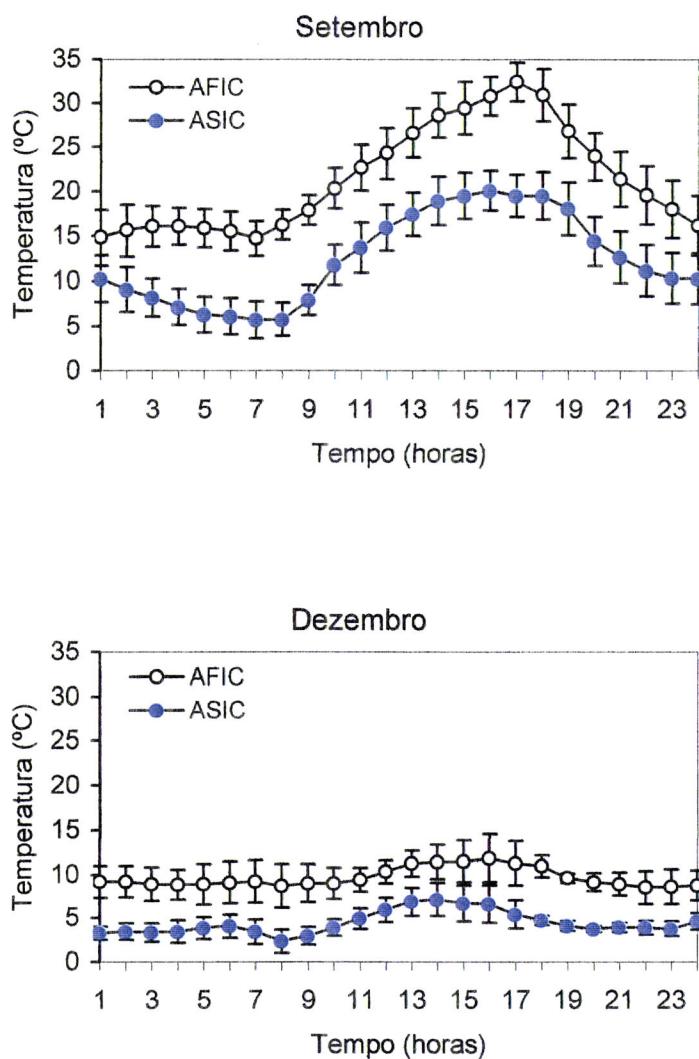
Dezembro 2001



**Figura V.3.** Variação diária (média de 15 dias) da temperatura do solo às profundidades de 0, -2,5, -5, -10 e -20 cm, na zona de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos mês de Dezembro de 2001.(Os valores representam médias horárias)

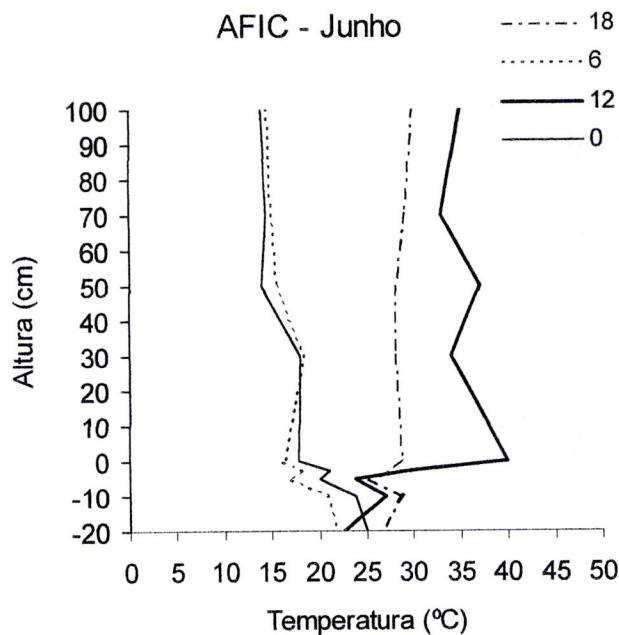


**Figura V.4.** Variação diária (média de 15 dias  $\pm$  erro padrão) da temperatura média do ar dentro da copa dos arbustos de *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Abril e Junho de 2001.(Os valores representam médias horárias).



**Figura V.5.** Variação diária (média de 15 dias  $\pm$  erro padrão) da temperatura média do ar dentro da copa dos arbustos de *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Setembro e Dezembro de 2001. (Os valores representam médias horárias).

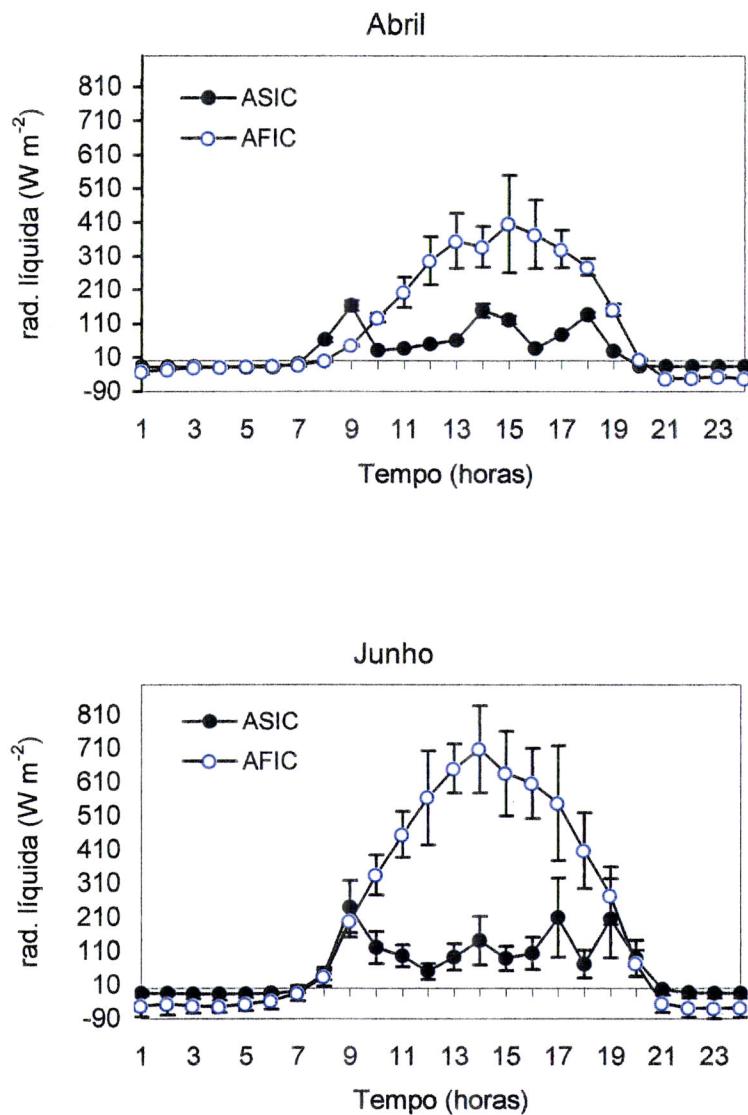
Na figura V.6. observa-se um perfil de temperatura da copa de um arbusto exposto ao sol. Observou-se a existência de uma camada activa entre os 30 e os 50 cm onde se verificam as mais altas temperaturas dentro da copa.



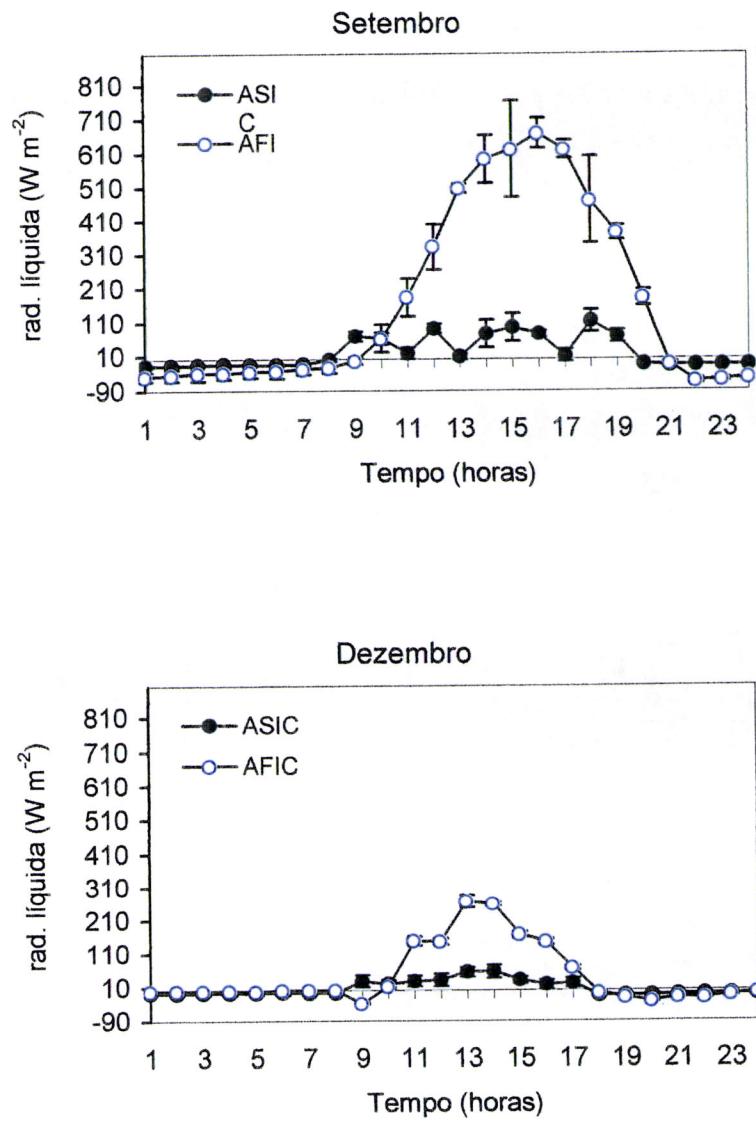
**Figura V.6.** Perfil de temperatura de um dia típico de Junho dentro da copa dos arbustos de *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC). (os valores são médias horárias)

### 3.2. Radiação líquida

A curva de variação da radiação líquida é sempre mais acentuada nos AFIC do que nos ASIC, sendo nestes muito irregular pois sofre a influência da copa das árvores (Figura V.7 e V.8.). Os valores encontrados, entre as 10 h e as 17h, diferem significativamente entre tratamentos, em Abril, Junho e Setembro ( $p<0,01$ ). Em Dezembro o período do dia em que houve diferenças significativas entre os tratamentos situa-se entre as 11 e as 16 horas. Como seria de esperar Junho foi mês em que os valores de radiação líquida são mais elevados, sendo menores em Dezembro. Não se encontraram diferenças muito acentuadas quando entre os meses de Abril e Setembro



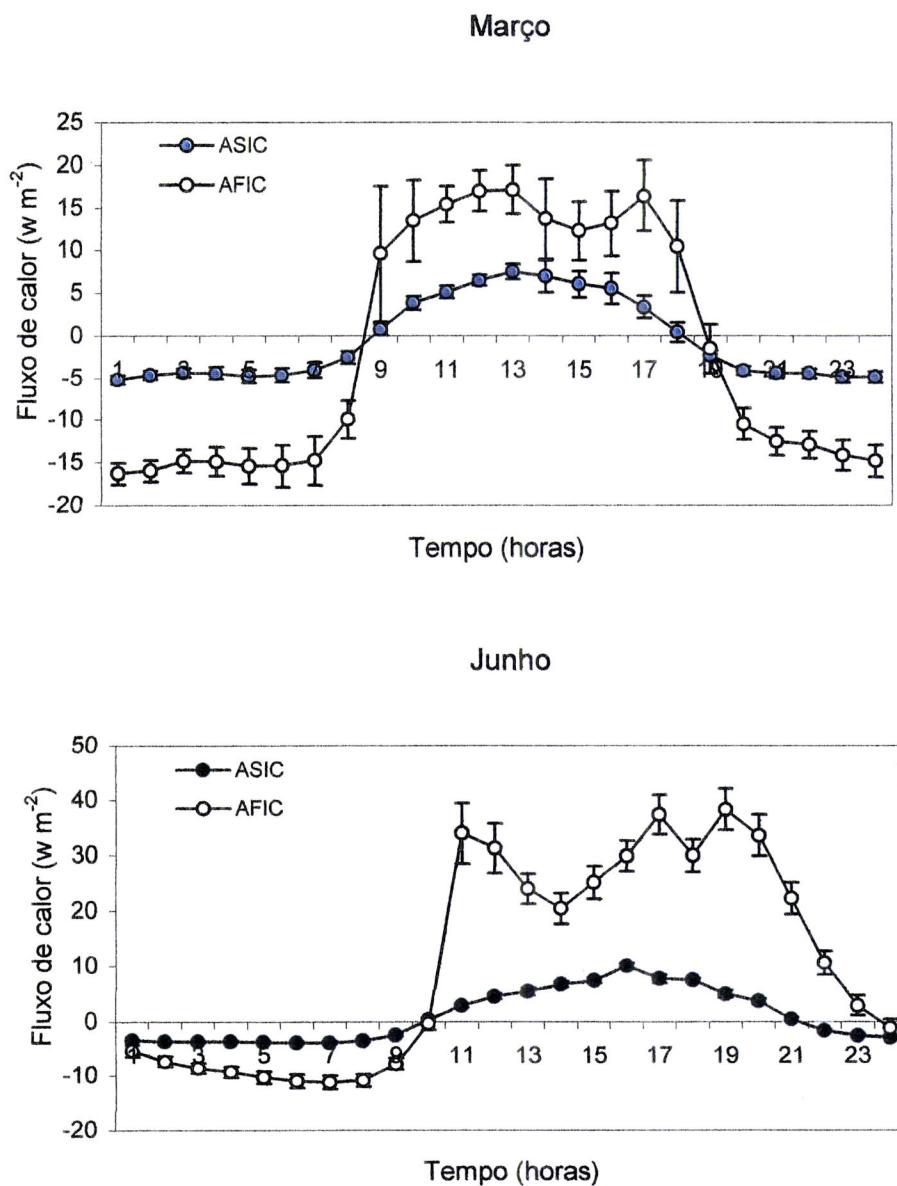
**Figura V.7.** Variação diária (média de 15 dias  $\pm$  erro padrão) da radiação líquida, no topo dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Abril e Junho de 2001.(Os valores representam médias horárias)



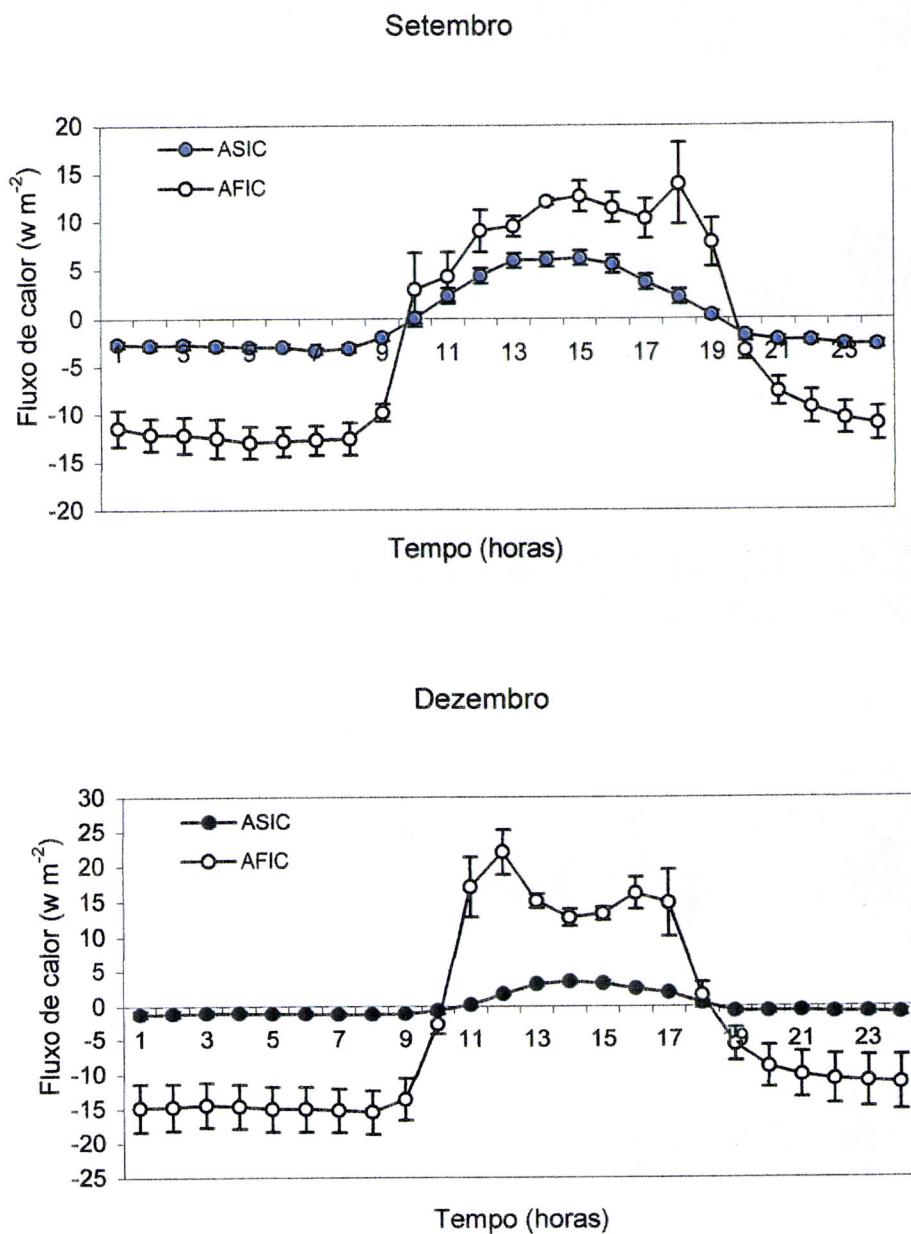
**Figura V.8.** Variação diária (média de 15 dias  $\pm$  erro padrão) da radiação líquida, no topo dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Setembro e Dezembro de 2001. (Os valores representam médias horárias)

### 3.3. Fluxo do calor do solo

Os valores do fluxo foram significativamente superiores nos AFIC entre as 9 e as 19 h em Março, Setembro e Dezembro e entre as 10 e as 23 em Junho. Nas restantes horas, durante a noite, o fluxo foi superior nos ASIC do que nos AFIC.



**Figura V.9.** Variação diária (média de 15 dias  $\pm$  erro padrão) do fluxo do calor do solo , na zona de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Março e Junho de 2001.(Os valores representam médias horárias).

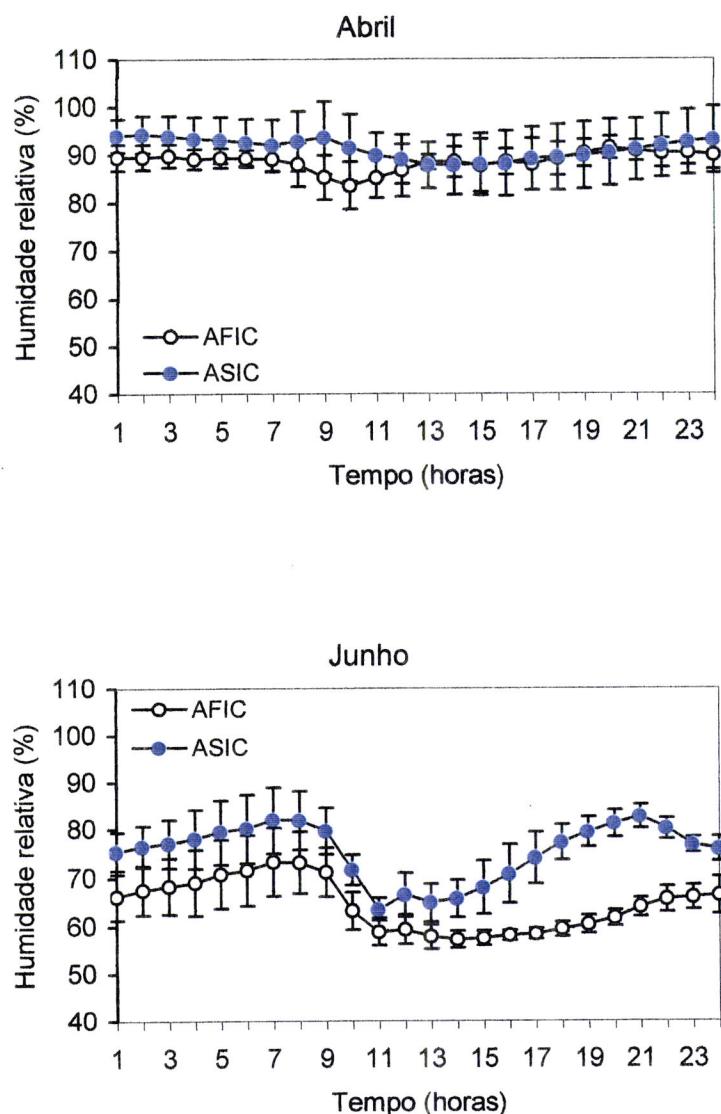


**Figura V.10.** Variação diária (média de 15 dias  $\pm$  erro padrão) do fluxo do calor do solo , na zona de crescimento dos arbustos *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Setembro e Dezembro de 2001.(Os valores representam médias horárias)

Como era esperado o fluxo atingiu as maiores amplitudes nos AFIC sendo essa amplitude muito maior em ambos os grupos de plantas no mês de Junho.

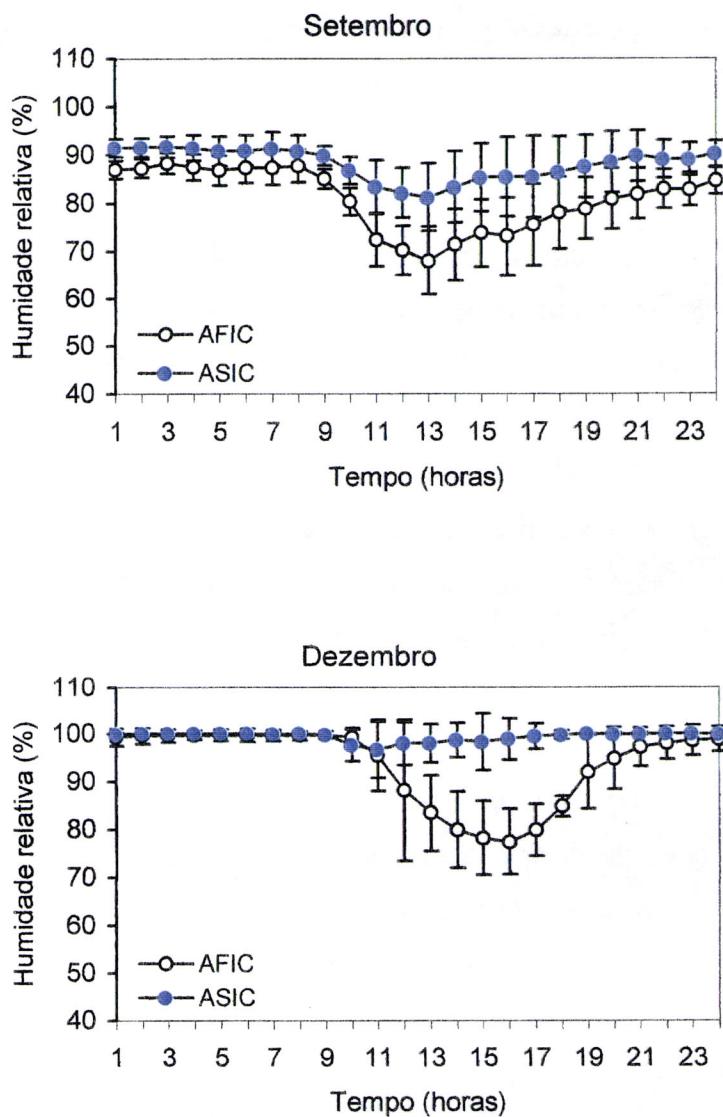
### 3.4. Humidade relativa

Não se encontrou um padrão de variação dos valores da humidade relativa (Figura V.11. e V.12). No mês de Abril quase não houve variação ao longo do dia, e os valores foram muito elevados, não diferindo nos dois grupos de plantas.



**Figura V.11.** Variação diária (média de 15 dias  $\pm$  erro padrão) da humidade relativa, no topo dos arbustos de *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Abril e Junho de 2001.(Os valores representam médias horárias)

Em Junho, Setembro e Dezembro, verificou-se uma diminuição dos valores da humidade relativa a meio do dia, coincidindo com as horas de maior temperatura. Embora nestes meses os valores de humidade relativa junto aos AFIC terem sido sempre superiores aos medidos junto aos ASIC, durante a maior parte do dia essa diferença não é muito acentuada.



**Figura V.12.** Variação diária (média de 15 dias  $\pm$  erro padrão) da humidade relativa, no topo dos arbustos de *C. salvifolius* fora da influência da copa (AFIC) e sob a influência da copa (ASIC) de *Q. rotundifolia*, nos meses de Setembro e Dezembro de 2001.(Os valores representam médias horárias)

#### 4. Discussão

O microclima em redor de uma planta isolada é caracterizado por camadas fronteiriças, determinadas sobretudo pela posição das folhas em relação à radiação incidente e pelo efeito do vento nas trocas de energia e de massa sobre a camada limite do coberto. Sob forte radiação a planta é envolvida por uma fina camada de ar superficial. O vento retira essa camada de ar deixando uma pequena lámina de poucos milímetros acima da superfície da planta acelerando a perda de calor. As trocas de calor por convecção ocorrem com mais eficiência quanto menor e mais recortada for a folha e quanto maior a velocidade do vento (Jones, 1983).

A temperatura do solo é um factor importante para o desenvolvimento das plantas, germinação, respiração do solo, fisiologia das raízes, sobrevivência dos microorganismos e desenvolvimento dos animais. Depende das características do solo, do relevo, da cobertura vegetal e das influências antropogénicas. Num solo nu, a radiação é toda absorvida pelo solo e o calor transferido para as camadas mais profundas. Durante a noite o solo emite a energia absorvida, arrefecendo. O aquecimento e arrefecimento do solo é dependente da diferenças de temperatura entre a superfície do solo e as camadas mais profundas e das características do solo. Se houver cobertura vegetal, esta actua como tampão para a absorção da radiação e a temperatura do solo vai diminuir.

A cobertura vegetal actua como tampão para a absorção da radiação, tornando mais fraco quer o aquecimento quer o arrefecimento, diminuindo a amplitude térmica do solo, assim, actua como um factor de homogeneização das amplitudes do balanço calórico do solo. Esses factores são a causa pela qual nos cobertos estudados observamos diferentes comportamentos da temperatura do solo sob os ASIC e sob os AFIC. Os valores de temperatura do solo desde a superfície até 20 cm de profundidade foram, como se esperava sempre mais elevados nos AFIC do que nos ASIC, atingindo sempre as maiores diferenças na camada superficial. Ao longo do ano as maiores amplitudes térmicas verificaram-se nos AFIC nos meses mais quentes. Em Dezembro, a temperatura ao longo do período de 24 horas não varia significativamente nos ASIC nas camadas abaixo da superfície. Naturalmente a amplitude térmica foi muito menor na zona de crescimento dos ASIC do que na dos

AFIC, uma vez que o coberto arbóreo é responsável pela intercepção de uma grande parte de radiação que assim não chegou ao solo.

Devido à absorção da radiação através dos componentes do coberto, e de acordo com a sua estrutura, temos a formação de um clima do coberto. A camada em que o máximo de essa energia actua é denominada camada activa. Esta camada corresponde geralmente àquela onde se distribui grande parte da biomassa. Devido à acumulação de fitomassa, a movimentação das camadas de ar é dificultada levando ao aumento da temperatura. A dependência da distribuição da temperatura da estrutura do coberto, fica bem demonstrada quando se observa o perfil da temperatura. A camada activa entre os 30 e os 40 cm, apresenta o máximo de temperatura do coberto a meio do dia. Este tipo de distribuição foi também observado por Tappeiner (Tappeiner & Cernusca, 1996). A variação diurna da temperatura é determinada pelos períodos de entrada e/ou saída de radiação, adicionalmente o vento e a humidade também actuam sobre a variação de temperatura. Se houver pouco vento e baixa humidade relativa, a transferência de energia calórica é diminuída, formando-se altos gradientes de temperatura próximo do solo. É nesta situação que o arrefecimento pela transpiração é especialmente importante.

A radiação solar varia devido a altitude, exposição, relevo, inclinação do terreno e ângulo solar. Na variação diurna da radiação líquida, em todas as datas estudadas, cerca de 30 a 90 a minutos antes do sol esta apresenta um balanço positivo, 30 a 90 depois do sol se pôr torna-se negativo.

A capacidade de absorção de calor do solo depende da capacidade calórica das partículas do solo, e da capacidade de condução térmica do solo. O solo coberto de plantas apresenta um balanço de energia muito menor do que aqueles que não tenham cobertos muito densos. Isto é bem ilustrado pelas diferenças encontradas entre os ASIC e os AFIC.

A presença do coberto arbóreo alterou todos os parâmetros, principalmente aqueles que são mais dependentes da incidência da radiação.



## **VI. CONSIDERAÇÕES FINAIS**



O *Cistus salviifolius* surge, no Alentejo, associado a locais quentes e secos, normalmente com solos pobres e degradados. A sua predominância nestas zonas faziam supor a existência de mecanismos adaptativos que se confirmam com este trabalho.

As aparentes diferenças de estrutura entre plantas expostas ao sol e ensombradas também foram confirmadas.

A baixa intensidade luminosa induziu alterações da arquitectura da copa, afectando principalmente a produção de biomassa. As características deste coberto exige que se desenvolvam estudos no sentido de adaptar os modelos de extinção da radiação, uma vez que não se conseguiu um bom ajustamento dos modelos testados.

O facto de possuirem folhas todo o ano (capazes de fotossintetizar) associado à sua capacidade de reduzirem a superfície transpirante, através do decréscimo da área foliar total e específica, no ínicio da estação seca, torna esta espécie particularmente bem adaptada às condições extremas em que vive.

Os arbustos AFIC apresentaram sempre valores de potencial hídrico mais baixos do que os ASIC e de condutância foliar mais elevados. Em qualquer dos casos não se verificaram nunca valores demasiado baixos de potencial hídrico.

A condutância foliar foi dependente do potencial hídrico, e este por sua vez do teor em água do solo.

Em resposta ao stresse hídrico, e principalmente nas plantas de sol, verificou-se um ajustamento osmótico, no entanto os açucares solúveis não participaram nessa resposta fisiológica. Nas mesma plantas, verificou-se um decréscimo dos teores de clorofila e uma diminuição do conteúdo total de azoto. Seria interessante verificar, num futuro próximo qual a resposta das taxas de fotossíntese associadas aos dois tratamentos.

Alguns dos parametros estudados não foram conclusivos, reforçando a necessidade de novas pesquisas, mais alargadas neste tipo de vegetação e recorrendo a métodos de análise mais fina.

As características evidenciadas nesta espécie, contribuem para lhes conferir importância ecológica, uma vez que podem ser utilizadas como tampão para situações de erosão do solo, podendo mesmo contribuir para o seu enriquecimento.



## **VII. BIBLIOGRAFIA**



Aguiar, F. B. & Grilo, J. T. (1975). Carta de solos da Herdade da Mitra.;Universidade de Évora, Évora . (em publicação).

**Anderson, M. C.** (1964). Light relations of terrestrial plant communities and their measurement. *Biol. Rev.* **39**: 425-486.

**Bates, L. M. & Hall, A. E.** (1981). Stomatal closure with soil water depletion not associated with changes in bulk leaf water status. *Oecologia* **50**: 62-65.

**Bowman, W. D. & Roberts, S. W.** (1985). Seasonal and diurnal water relations adjustments in three evergreen chaparral shrubs. *Ecology* **66**: 738-742.

**Boyer, J. S.** (1985). Water transport. *Annual Review of Plant Physiology* **36**: 473-516.

**Bremner, J. M. & Mulvaney, C. S.** (1982). Nitrogen - total. In:*Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties. Agronomie monograph* 9 (ed. A. L. Page, R. H. Miller and D. R. Keeney), American Society of Agronomy. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, pp. 595-624.

**Caldwell, M. M., Meister, H.-P., Tenhunen, J. D. & Lange, O. L.** (1987). Canopy structure, light attenuation and the gas exchange of leaves in different layers of *Quercus coccifera* canopies in a Portuguese macchia: measurements and simulations with a canopy model. In:*Plant response to stress - Functional analysis in mediterranean ecosystems* (ed. J. D. Tenhunen, F. Catarino, O. L. Lange and W. Oechel), Springer-Verlag, Heidelberg, .

**Campbell, E. C., Campbell, G. S. & Barlow, W. K.** (1973). A dewpoint hygrometer for water potential measurements. *Agricultural Meteorology* **12**: 113-121.

**Campbell, G. S. & Norman, J. M.** (1989). The description and measurement of plant canopy structure. In:*Plant canopies: their growth, form and function.* (ed. G. Russel, B. Marshall and P. G. Jarvis), Univ. Press, Cambridge, pp. 1-19.

**Capelo, J. H.** (1996). Origem e diferenciação das paisagens florestais do Baixo Alentejo. *Revista Florestal* **9**: 72-81.

**Cardoso, J. C.** (1974). A classificação de solos de Portugal - nova versão. *Boletim de Solos do S.R.O.A.* **17**: 14-46.

**Cernusca, A.** (1982). Standortmeteorologie und Mikrometeorologie. In:*Ökologische Feldmethoden* (ed. H. Janetschek), E. Ulmer Verlag, Stuttgart, pp. 9-28.

**Cernusca, A. & Seeber, M. C.** (1980). Canopy structure, microclimate and the energy budget in the different alpine plant communities. In:*Plant and their atmospheric environment, 21st symposium of the British Ecological Society, Edinburgh, 26-30 March, 1979* (ed. J. Grace, E. D. Ford and P. G. Jarvis), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 75-81.

- Chapman, D. S. & Augé, R. M. (1994).** Physiological mechanisms of drought resistance in four native ornamental perennials. *Journal of American Society of Horticultural Science* **119**: 299-306.
- Chaves, M. M. (1991b).** Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* **42**: 1-16.
- Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T. & Pinheiro, C. (2002).** How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* **89**: 907-916.
- Condeça, J. J. V. (1998).** Sistema aquífero de corneanas anfibólicas de Valverde. Trabalho de Fim de Curso thesis, Universidade de Évora, Évora.
- Correia, M. J. & Pereira, J. S. (1994).** Abscisic acid in appoplastic sap can account for the restriction in leaf conductance of white lupins during moderate soil drying and after rewetting. *Plant, Cell and Environment* **17**: 845-852.
- Correia, M. J., Pereira, J. S., Chaves, M. M., Rodrigues, M. L. & Pacheco, C. A. (1995).** ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* L. plants. *Plant, Cell and Environment* **17**: 845-852.
- Correia, O. (1988).** Contribuição da fenologia e ecofisiologia em estudos da sucessão e dinâmica da vegetação mediterrânea. Dissertação de Doutoramento thesis, Faculdade de Ciências de Lisboa, Lisboa.
- Correia, O., Catarino, F., Tenhunen, J. D. & Lange, O. L. (1987).** Regulation of water use by four species of *Cistus* in the scrub vegetation of the Serra da Arrábida, Portugal. In: *Plant Response to Stress*, vol. G15 (ed. J. D. Tenhunen, F. Catarino, O. L. Lange and W. Oechel), Springer-Verlag, Berlin, .
- Correia, O. A. (1992).** Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variation in mediterranean species of Portugal. *Ecologia Mediterranea* **XVIII**: 7-18.
- Correia, O. A. & Catarino, F. M. (1994).** Seasonal changes in soil-to-leaf resistance in *Cistus* sp. and *Pistacia lentiscus*. *Acta Oecologica* **15**: 289-300.
- Cowan, I. R. (1982).** Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation*, vol. 12B. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series* (ed. O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler), Springer-Verlag, Berlin, pp. 589-614.
- David, T. S. (2000).** Intercepção da precipitação e transpiração em árvores isoladas de *Quercus rotundifolia* Lam. Dissertação de Doutoramento thesis, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
- DGF. (1999) Inventário Florestal Nacional. Distribuição da Floresta em Portugal Continental.** Resumo. Direcção Geral das Florestas, Lisboa, Portugal

- Dufrêne, E. & Bréda, N.** (1995). Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. *Oecologia* **104**: 156-162.
- Duncan, W. G., Loomis, R. S., Williams, W. A. & Hanau, R.** (1967). A model for simulation photosynthesis in plant communities. *Hildegardia* **38**: 181-205.
- Gazarini, L. C.** (1988). Bestandesstruktur und Strahlungsextinktion von Zwerstrauchbeständen (*Vaccinium myrtillus* L. und *Rhododendron ferrugineum* L.) an der alpinen Waldgrenze. Doctor Dissertation thesis, Leopold-Franzens Universität, Innsbruck.
- Gazarini, L. C., M. C. C. Araújo, N. B. & Pereira, J. S.** (1990). Plant area index in *Eucalyptus globulus* plantations determined indirectly by a light interception method. *Tree Physiology* **7**: 107-113.
- Gollan, T., Passioura, J. B. & Munns, R.** (1986). Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflowers leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* **13**: 459-464.
- 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.
- Gullo, M. A. L. & Salleo, S.** (1988). Different strategies of drought resistance in three mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytol.* **108**: 267-276.
- Hsiao, T. C.** (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* **24**: 519-570.
- Jarvis, P. G. & Leverenz, J. W.** (1983). Productivity of temperate deciduous and evergreen forests. In: *Ecosystem Processes: Mineral Cycling, Productivity and Man's Influence*, vol. 12D. *Physiological Plant Ecology, New Series* (ed. O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler), Springer- Verlag, New York, pp. 233-280.
- Jones, H. G.** (1983). *Plants & Microclimate*. 1º edition. Press syndicate of the Univ. of Cambridge.
- Kameli, A. & Lösel, D. M.** (1993). Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. *New Phytol.* **125**: 609-614.
- Kimes, D. S., Ranson, K. J. & Smith, J. A.** (1980). A Monte -Carlo calculation of the effects of canopy geometry on PhAR absorption. *Photosynthetica* **14**: 55-64.
- Kozlowski, T. T. & Pallardy, S. G.** (1997). *Physiology of Woody Plants*. Academic Press.
- Kuroiwa, S.** (1970). Total photosynthesis of a foliage in relation to inclination of leaves. In: *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity* (ed. I.

Setilk), Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp. 79-89.

Lambers, H., III, F. S. C. & Pons, T. L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York.

Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*. 3 edition. Springer, Berlin.

**Lemeur, R.** (1973). A method for simulating the direct solar radiation regime in sunflower, Jerusalem artichoke, corn and soybean canopies using actual stand structure data. *Agric. Meteor.* **12**: 229-247.

**Lieth, H.** (1975). Modelling the primary productivity of the world. In: *Primary Productivity of the Biosphere* (ed. H. Lieth and R. H. Whittaker), Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 237-283.

**Mann, J. E., Curry, G. L., Demichele, D. W. & Baker, D. N.** (1980). Light penetration in a row-crop with random plant spacing. *Agron. J.* **72**: 131-142.

**Mann, V. E., Curry, G. L., Hartfiel, D. J. & Demichele, D. W.** (1977). A general law for direct sun penetration. *Math. Biosc.* **34**: 63-78.

**Mendes, M. M.** (1998). Estrutura do coberto e relações hídricas em plantas de *Myrtus communis* L. associadas à área de montado. Dissertação de mestrado thesis, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.

**Monsi, M. & Saeki, T.** (1953). Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* **14**: 22-52.

**Monsi, M., Uchijima, Z. & Oikawa, T.** (1973). Structure of foliage canopies and photosynthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**: 301-327.

**Morgan, J. M.** (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* **35**: 299-319.

**Niilisk, H., Nilson, T. & Ross, J.** (1970). Radiation in plant canopies and its measurements. In *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity* (ed. T. Proceegings of the IBP/PP Technical Meeting); Pudoc, Wageningen, pp. 165-177.

**Niinemets, Ü.** (1996). Importance of structural features of leaves and canopy in determining species shade-tolerance in temperate deciduous woody taxa. Doctor thesis, University of Tartu, Tartu.

**Niinemets, Ü.** (1997). Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology* **11**: 518-531.

**Nobel, P. S.** (1991). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego.

- Nobel, P. S., Forseth, I. N. & Long, S. P.** (1993). Canopy structure and light interception. In: *Photosynthesis and production in a changing environment.: a field and laboratory manual* (ed. J. M. O. S. D.O. Hall, H. R. Bolhar-Nordenkampf, R. C. Leegood and S. P. Long), Chapman & Hall, London, pp. 79-90.
- Norman, J. M. & Campbell, G. S.** (1989). Canopy structure. In: *Plant Physiological Ecology: field methods and instrumentation* (ed. R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney and P. W. Runde), Chapman & Hall, London, pp. 301-325.
- Norman, J. N., Miller, E. E. & Tanner, C. B.** (1971). Light intensity and sun-fleck-size distributions in plant canopies. *Agron. J.* **75**: 481-488.
- Nunes, J. M. S. D.** (1998). Sistema de ciclo de nutrientes em árvores isoladas de *Quercus rotundifolia* Lam. Dissertação de mestrado thesis, Universidade de Évora, Évora.
- Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J. & Escudero, J. C.** (1994). Chlorophyll content of a Mediterranean shrub (*Cistus ladanifer* L.) over a latitude and altitude gradient in the Iberian Peninsula. *Photosynthetica* **30**(1): 133-142.
- Papió, C. & Trabaud, L.** (1991). Comparative study of the aerial structure of five shrubs of Mediterranean shrublands. *Forest Science* **37**: 146-159.
- Pereira, I. P.** (1992). Potencial Alelopático de *Cistus ladanifer* L. e *Cistus salvifolius* L. Mestrado thesis, Univ. Técnica, Lisboa.
- Pereira, I. P., Simões, M.-P. & Gazarini, L. C. (1997). Estrutura e intercepção da PAR em *Cistus crispus* L. *C. salvifolius* L. e *C. ladanifer* L. In *V Congreso Hispano-Luso de Fisiología Vegetal*, Cordoba, pp. 89.
- Pereira, I. P., Simões, M.-P. & Gazarini, L. C. (2000). Comparative analysis of growth and light interception for *Cistus salvifolius* L. in sunny and shady environments. In *43rd Symposium of the International Association for Vegetation Science*, Japan, pp. 139.
- Poole, D. K. & Miller, P. C.** (1975). Water relations of selected species of chaparral and coastal sage communities. *Ecology* **56**: 1118-1128.
- Quick, W. P., Chaves, M. M., David, R. W. m. M., Rodrigues, M. L., Passarinho, J. A., Pereira, J. S., Adcock, M. D., Leegood, R. C. & Stitt, M.** (1992). The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell and Environment* **15**: 25-35.
- Reis, R. M. & Gonçalves, M. Z.** (1985). *Caracterização climática da região agrícola do Alentejo*. I.N.M.G., Lisboa.
- Rhizopoulou, S., Meletiou-Christou, M. S. & Diamantoglou, S.** (1991). Water relations for sun and shade leaves of four Mediterranean evergreen sclerophylls. *Journal of Experimental Botany* **42**: 627-635.

- Rhizopoulou, S. & Mitrakos, K.** (1990). Water relations of evergreen sclerophylls. I. Seasonal changes in the water relations of eleven species from the same environment. *Annals of Botany* **65**: 171-178.
- Rivas-Martinez, S., Sánchez-Mata, D. & Costa, M.** (1999). North american boreal and western temperate forest vegetation. *Itinera Geobotanica* **12**: 5-316.
- Rodrigues, M. L., Chaves, M. M., Wendler, R., David, M. M., Quick, W. P., Leegood, R. C., Stitt, M. & Pereira, J. S.** (1993). Osmotic adjustment in water stressed grapevine leaves in relation to carbon assimilation. *Aust. J. Plant Physiol.* **20**: 309-321.
- Ross, J.** (1981). *The Radiation Regime and Architecture of Plant Stands*. Dr. W Junk Publishers, The Hague.
- Sá, C.S.** (2001). Influência do coberto arbóreo (*Quercus suber*) em processos ecofisiológicos da vegetação herbácea em áreas de montado. Dissertação de Doutoramento thesis, Universidade de Évora, Évora.
- Saeki, T.** (1963). Light relations in plant communities. In: *Environmental Control of Plant Growth* (ed. L. T. Evans), Academic Press, New York, pp. 79-94.
- Sala, A., Sabaté, S., Garcia, C. & Tenhunen, J. D.** (1994). Canopy structure within a *Quercus ilex* forested watershed: variations due to local, phenological development, and water availability. *Trees* **8**: 254-261.
- Sánchez-Branco, M. J., Rodríguez, P., Morales, M. A., Ortúñoz, M. F. & Torrecillas, A.** (2002). Comparative growth and water relations of *Cistus albidus* and *Cistus monspeliensis* plants during water deficit conditions and recovery. *Plant Science* **162**: 107-113.
- Schulze, E.-D.** (1993). Soil water deficits and atmospheric humidity as environmental signals. In: *Water Deficits: Plants Response from Cell to Community* (ed. J. A. C. Smith and H. Griffiths), BIOS Scientific Publishers, Oxford, pp. 129-145.
- Sebanek, J.** (1992). *Plant Physiology*. Elsevier, Amsterdam.
- Seeber, M. C.** (1984). Bestandesstruktur, mikroklima und energiehaushalt alpiner Graslandökosysteme zwischen 1500 und 2500 mMH. Doctor dissertation thesis, Leopold-Franzens Universität, Innsbruck.
- Simões, M. P.** (2002). Dinâmica de biomassa (carbono) e nutrientes em *Cistus salvifolius* L. e *Cistus ladanifer* L. Influência nas características do solo. Dissertação de Doutoramento thesis, Universidade de Évora, Évora.
- Sinclair, T. R. & M. Ludlow, M.** (1985). Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. *Australian Journal of Plant Physiology* **12**.

**Smith, H.** (1982). Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **33**: 481-518.

**Tappeiner, U.** (1985). Bestandesstruktur, Mikroklima und Energiehaushalt einer naturnahen Almweide und einer begrünten Schipistenplanierung im Gasteiner Tal (Hohe Tauern). Doctor Dissertation thesis, Leopold-Franzens Universität, Innsbruck.

**Tappeiner, U. & Cernusca, A.** (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. & Cernusca, A.** (1996). Microclimate and fluxes of water vapor, sensible heat and carbon dioxide in structurally differing subalpine plant communities in the Central Caucasus. *Plant, Cell and Environment* **19**: 403-417.

**Tappeiner, U. & Cernusca, A.** (1998). Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing plant communities in the Central Caucasus. *Ecological Modelling* **113**: 201-223.

**Tardieu, F.** (1996). Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? *Plant Growth Regulation* **20**: 93-104.

**Tenhunen, J. D., Lange, O. L., Harley, P. C., Beyschlag, W. & Meyer, A.** (1985). Limitations due to water stress on leaf net photosynthesis of *Quercus coccifera* in the Portuguese evergreen scrub. *Oecologia (Berlin)* **67**: 23-30.

**Thornley, J. H. M.** (1976). Light interception by plant and crops. In: *Mathematical Models in Plant Physiology* (ed. J. H. M. Thornley), Academic Press, London, pp. 79-91.

**Toole, J. L., Norman, J. M., Holtzer, t. & Perring, T.** (1984). Simulating banks grass mite population dynamics as a subsystem of a crop canopy-micro-environment model. *Environ. Entomol* **13**: 329-337.

**Wang, Z., Quebedeaux, B. & Stutte, G. W.** (1995). Osmotic adjustment: Effect of water stress on carbohydrates in leaves, stems and roots of apple. *Aust. J. Plant Physiol.* **22**: 747-754.

**Werner, C., Correia, O. & Beyschlag, W.** (1999). Two different strategies of mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* **20**: 15-23.