

Transpiração em Árvores Isoladas de um Montado de Azinho. Evolução Sazonal e Condicionantes Hidráulicas¹

Teresa Soares David*, Isabel Ferreira**, João Santos Pereira**, Shabtai Cohen*** e Jorge Soares David**

*Investigadora Auxiliar

Estação Florestal Nacional. Departamento de Ecofisiologia e Melhoramento Florestal.
Quinta do Marquês, Av. da República, 2780-159 OEIRAS

**Professor Catedrático

Instituto Superior de Agronomia. Tapada da Ajuda, 1349-017 LISBOA

***Investigador

Institute of Soil, Water and Env. Sciences, P.O. Box 6, Bet Dagan 50250, Israel

Sumário. A transpiração e suas condicionantes foram analisadas, durante cerca de dois anos, numa árvore isolada de *Quercus rotundifolia* Lam. integrada num montado de baixa densidade da região de Évora. Pretendeu-se contribuir para um melhor conhecimento das estratégias de adaptação da componente arbórea dos montados a condições edafo-climáticas potencialmente adversas, aspecto fundamental no equacionamento da sua sustentabilidade. A evolução sazonal da transpiração evidenciou valores máximos no Verão (3 mm dia⁻¹), quando o potencial evaporativo da atmosfera é particularmente elevado, apesar de o solo estar, então, seco. Este facto só é explicável pelo acesso directo do sistema radicular a um aquífero existente a 13 m de profundidade. O controlo estomático parece evitar que a transpiração exceda a capacidade máxima de bombagem de água pelas raízes, a partir do solo/subsolo, impondo um limiar máximo de transpiração e impedindo que o potencial foliar desça abaixo de -3,2 MPa, provável limiar crítico de cavitação do xilema.

Palavras-chave: *Quercus rotundifolia* Lam.; fluxo de seiva; evapotranspiração; lençol freático

Abstract. Sapflow and related variables were monitored for two years in an isolated *Quercus rotundifolia* Lam. tree, in a low density oak woodland (*montado*) near Évora. The study aimed at identifying tree strategies in adverse soil and climatic conditions in order to understand the conditions for survival and sustainability. Seasonal variations in transpiration, mainly related to solar radiation and vapour pressure deficit, showed a peak in summer (3 mm day⁻¹) even in dry soil conditions. Water availability to the roots did not change much over time, due to the likely access of the root system to an aquifer located at 13 m depth. Stomatal control prevents transpiration from exceeding the maximum water uptake capacity by the roots. An upper limit is thus imposed on transpiration, preventing leaf water potential to decrease below -3,2 MPa,

¹ O presente trabalho resume alguns dos aspectos essenciais da 2ª parte da Dissertação intitulada "Intercepção da precipitação e transpiração em árvores isoladas de *Quercus rotundifolia* Lam.", apresentada por Teresa Soares David, no ISA (UTL), para obtenção do grau de Doutor em Engenharia Florestal em Abril de 2001.

which may probably be the threshold for cavitation.

Key words: *Quercus rotundifolia* Lam.; sapflow; evapotranspiration; aquifer

Résumé. On a étudié, pendant deux années, l'évolution du flux de sève et de variables dépendantes d'un arbre isolé de *Quercus rotundifolia* Lam., situé dans un peuplement de basse densité de chêne (*montado*) près d'Évora. L'étude a envisagé l'identification des stratégies adoptées par les arbres vis-à-vis de la sécheresse climatique et du sol, fondamental pour la compréhension de sa survie. L'évolution saisonnière de la transpiration, corrélée surtout avec le rayonnement solaire et le déficit de saturation de l'air, montre un maximum en été (3 mm jour⁻¹), même en sol sec. Les racines ont certainement une forte capacité d'extraction d'eau d'une nappe phréatique située à 13 m de profondeur. La régulation stomatique évite que la transpiration surpasse la capacité maximale de pompage d'eau des racines, en imposant des contraintes aux taux maximaux de transpiration pour maintenir le potentiel hydrique foliaire au dessus de -3,2 MPa, probable seuil de cavitation xylémique.

Mots clés: *Quercus rotundifolia* Lam.; flux de sève; évapotranspiration; nappe phréatique

Introdução

Os montados de sobro e azinho ocupam as zonas mais críticas do território nacional, em termos de disponibilidades hídricas. A sua sustentabilidade parece depender fortemente do factor água. Neste contexto, o equacionamento das diversas componentes do balanço hidrológico assume particular relevo na definição de estratégias e medidas de gestão e conservação destes ecossistemas. É particularmente importante a caracterização das principais componentes da evapotranspiração: perda por interceptação (em períodos de coberto molhado) e transpiração (em coberto enxuto). Estes dois processos evaporativos foram estudados intensivamente em árvores isoladas de *Quercus rotundifolia* Lam. num montado de baixa densidade arbórea da região de Évora (DAVID, 2000). Os principais resultados relativos à quantificação da interceptação da precipitação pela copa são referidos em DAVID (2002).

Neste artigo analisa-se o processo de transpiração da componente arbórea e as relações com as suas principais condicionantes, visando a identificação de estratégias de adaptação a condições edafo-

-climáticas potencialmente adversas. Pretendeu-se, essencialmente, caracterizar os padrões sazonais de variação da transpiração, as fontes de abastecimento de água ao sistema radicular e as condicionantes físicas e fisiológicas do fluxo transpiratório durante os períodos mais secos. É importante ter presente que a transpiração reflecte a influência de condicionantes atmosféricas (de natureza energética e aerodinâmica), das disponibilidades hídricas do solo/subsolo junto ao sistema radicular, da estrutura física do coberto (nomeadamente, a sua rugosidade aerodinâmica e índice de área foliar) e de características morfológicas e mecanismos de resposta fisiológica que controlam a perda de água pelas folhas (CALDER, 1990). O condicionamento fisiológico da transpiração é exercido através de regulação da abertura estomática em resposta às condições ambientais (luz, temperatura, humidade do ar e défices hídricos junto ao sistema radicular) (JARVIS, 1980). O fluxo transpiratório depende da evaporação que se processa na interface folha/atmosfera e do abastecimento hídrico à folha, função do gradiente de potencial e da resistência hidráulica total entre o solo/subsolo e a folha.

Material e métodos

A parcela experimental

O ensaio experimental decorreu num montado de sobro e azinho, de baixa densidade arbórea (35 a 45 árvores/ha), localizado na zona SW da Herdade da Mitra (38°32'N, 8°01'W, 243 m de altitude) e pertencente à Universidade de Évora.

O clima da região é de tipo Mediterrânico, caracterizado por Verões quentes e secos e por Outonos e Invernos chuvosos. A precipitação média anual é de cerca de 660 mm, a temperatura média anual de 15,4°C e a evaporação média anual de 1760 mm (INMG, 1991).

Os solos da parcela experimental enquadram-se num complexo de Litossolos dos Climas de Regime Xérico de Gnaisses e de Solos Litólicos Não Húmicos Pouco Insaturados Normais de Gnaisses (NUNES, 1998). São solos delgados (cerca de 30 cm de espessura), de textura franco-arenosa (MADEIRA, com. pessoal), com baixa capacidade de armazenamento de água no perfil do solo (cerca de 24 mm). A rocha subjacente é constituída por gnaisses fracturados (NUNES, 1998).

A árvore estudada

Para o estudo das *perdas* hídricas por transpiração e suas relações com as determinantes físicas e fisiológicas foi seleccionada uma azinheira (*Quercus rotundifolia* Lam.), de características idênticas à média do povoamento, com 0,48 m de diâmetro médio do tronco à altura do peito, 6,8 m de altura média e 98,47 m² de área de projecção da copa.

No fim do estudo estimou-se a área foliar da árvore em 256,5 m², por

amostragem destrutiva, com base no peso fresco de todas as folhas e no valor médio da razão peso fresco/área foliar das amostras consideradas. Utilizou-se o medidor de área foliar LI-3000 (LI-Cor, Lincoln, Nebraska, USA). O índice de área foliar, relativo à área de projecção da copa, foi estimado em 2,6.

A determinação da idade foi feita considerando o n° de anéis anuais de crescimento de quatro amostras retiradas, segundo diâmetros cruzados, de uma secção transversal do tronco da árvore abatida. A análise efectuada no Laboratório de Tecnologia do ISA (QUILHÓ e FERREIRA, dados não publicados) permitiu estimar a idade da árvore em 80-90 anos.

O sistema radicular foi prospectado através de uma trincheira, centrada no tronco da árvore, com 14 m de comprimento e cerca de 2 m de profundidade.

Variáveis meteorológicas

Uma estação meteorológica automática, instalada 5 m acima do nível médio das copas, no topo de uma torre metálica de 12 m de altura, permitiu obter séries temporais das principais variáveis meteorológicas.

Num sistema de aquisição de dados CR10 (Campbell Scientific Ltd.) registaram-se, em intervalos de 10 minutos e durante todo o período experimental, a radiação solar global, as temperaturas dos termómetros seco e molhado de um psicrómetro aspirado, a velocidade e direcção do vento e a precipitação bruta medida acima do coberto.

Nível freático

Através da abertura de um furo de

prospecção geológica (em Setembro de 1998, no fim da estação seca), com 25 m de profundidade, detectou-se a ocorrência de um aquífero não confinado a 13 m de profundidade, numa zona de pegmatito muito fracturado (RENATO LIMA AZENHA, Sintra).

Transpiração

A transpiração foi estimada através de métodos de medição do fluxo de seiva admitindo condições de regime permanente (DAVID, 2000).

Face às características do local experimental (ausência de energia eléctrica) e à necessidade de monitorização da transpiração em contínuo e em períodos longos, com resoluções temporais de curto prazo, utilizaram-se os métodos de aquecimento constante e pontual (GRANIER, 1985) e de impulsos de calor de Cohen (COHEN *et al.*, 1981, 1985; COHEN, 1994).

A densidade de fluxo de seiva (fluxo por unidade de área condutora de xilema, $\text{m}^3 \text{s}^{-1} \text{m}^{-2}$) foi medida continuamente, de Setembro de 1996 a Setembro de 1998, através do método de *Granier*

(GRANIER, 1985, 1987a, 1987b) (Figura 1). Instalaram-se oito sensores no tronco, ao nível do DAP, segundo os quatro azimutes cardeais (aos pares). As duas sondas que constituem cada sensor, com 2 cm de comprimento e 2 mm de espessura, foram inseridas radialmente no xilema. A sonda superior foi sujeita a aquecimento constante e a sonda inferior, instalada 10 cm a montante, mantida à temperatura de referência do lenho. O método baseia-se no facto de a sonda aquecida arrefecer progressivamente à medida que o fluxo de seiva no xilema aumenta. Através de ligação dos termopares de cobre-constantan das duas sondas foi possível obter, directamente, a diferença de temperatura entre ambas (ΔT). O aquecimento das sondas superiores foi assegurado por baterias de automóvel e regulado por fontes de alimentação. Num sistema de aquisição de dados CR10 (Campbell Scientific Ltd.) armazenaram-se, de 10 em 10 minutos, valores médios de ΔT . A energia necessária ao funcionamento do sistema de aquisição de dados foi garantida por um painel solar (SOP10, Solarex).



Figura 1 - Aspecto geral do sistema de medição do fluxo de seiva (transpiração)

A densidade de fluxo de seiva foi calculada com base na diferença de temperatura entre sondas em condição de fluxo positivo (ΔT) e de fluxo nulo (ΔT_{\max}) (GRANIER, 1985). A estimativa de ΔT_{\max} foi feita com base nos máximos absolutos de ΔT observados em períodos máximos de 15 dias. A partir do valor médio das densidades de fluxo dos oito sensores instalados no tronco obteve-se a densidade de fluxo de seiva correspondente à árvore.

O fluxo total de seiva, considerado como uma medida da transpiração, obtém-se integrando a densidade de fluxo de seiva na área condutora efectiva de xilema. Para a estimativa desta área recorreu-se ao método de impulsos de calor de Cohen (COHEN *et al.*, 1981, 1985; COHEN, 1994). Instalaram-se na árvore estudada, durante uma semana, oito sistemas de medição cada um dos quais constituído basicamente por um emissor (fonte de impulsos de calor) e um receptor (sensor contendo seis *termistors* equidistantes). Os conjuntos emissor-receptor foram inseridos radialmente no xilema (emissor a montante) em correspondência aproximada com os sensores de Granier. Dado que em cada sensor existiam seis *termistors* equidistantes (0,8 cm) foi possível medir a densidade de fluxo de seiva desde a periferia do xilema até uma profundidade de 4,8 cm e, deste modo, conhecer a distribuição radial da densidade de fluxo de seiva e a extensão da área condutora efectiva. O sistema de aquecimento para fornecimento dos impulsos de calor foi assegurado por um conjunto de baterias de automóvel. Num sistema de aquisição de dados (21x da Campbell Scientific Ltd.) registaram-se os tempos decorridos entre a emissão dos impulsos de calor e a

recepção dos picos de calor em cada *termistor* que são função da velocidade da seiva no xilema. A aplicação deste método implicou ainda o conhecimento de algumas propriedades físicas do lenho (densidade, capacidade térmica mássica e difusividade térmica da madeira verde).

A profundidade condutora de xilema foi avaliada em 4,8 cm. Este valor foi posteriormente confirmado através da observação visual da extensão da zona da secção transversal de tronco humedecida pela seiva, logo após o abate da árvore. A transpiração, considerada igual ao fluxo total de seiva, foi expressa em mm h^{-1} e em mm dia^{-1} (por unidade de área de projecção da copa).

Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar (Ψ_f) foi medido com uma câmara de pressão de Scholander (PMS da PMS Inst., Corvallis, OR, USA) (SCHOLANDER *et al.*, 1965) entre Abril de 1996 e Setembro de 1998. Mediram-se, com intervalos de cerca de 15 a 21 dias, o potencial foliar de madrugada ($\Psi_{f,p}$) e o potencial foliar ao meio-dia solar ($\Psi_{f,m}$) em 6 e 8 folhas, respectivamente, em diferentes condições de exposição. O potencial foliar, medido de madrugada, constitui uma estimativa do potencial hídrico do solo/subsolo na zona de acesso das raízes (Ψ_s). De facto, nessa altura, na ausência de transpiração (com os estomas fechados e em presença de reduzido potencial evaporativo da atmosfera), pode admitir-se o equilíbrio hídrico entre o solo/subsolo e as folhas (CROMBIE *et al.*, 1988). O potencial foliar medido ao meio-dia solar corresponde, geralmente, ao valor mais crítico do

estado hídrico da planta, quando o fluxo transpiratório é máximo.

O potencial foliar de madrugada foi também medido, nalguns dias, em duas árvores vizinhas de modo a avaliar da representatividade das condições hídricas encontradas para a árvore seleccionada.

Nos dias 6 de Maio e 25 de Agosto de 1998 mediu-se também a cinética diária do potencial hídrico foliar.

Resistência estomática

A resistência estomática foi medida com recurso a um porómetro de difusão de equilíbrio por compensação (*null balance*) (LI-1600, da LI-COR Inc., Nebraska, USA). Face ao reduzido tamanho das folhas usou-se uma abertura de 0,6 cm² de área. De modo a permitir o acesso às copas montaram-se duas torres metálicas, orientadas a Este e Oeste. As medições foram realizadas nalguns dos dias em que se mediu o potencial foliar. A resistência estomática da copa foi estimada com base na média das resistências estomáticas de vinte e quatro folhas, amostradas de duas em duas horas, do nascer ao pôr-do-sol, em diferentes condições de exposição à radiação solar e em diferentes azimutes (Este e Oeste). Pretendeu-se deste modo integrar situações extremas diárias (entre o nascer e o pôr-do-sol). Dado que as folhas da azinheira são hipostomáticas, *i.e.*, com estomas localizados apenas na face abaxial, a resistência estomática da folha individual é só função da resistência estomática da face abaxial.

Resistência hidráulica

A resistência hidráulica total

solo/subsolo-folha (r_{sf}) foi estimada com base no modelo simplificado e conservativo de circulação de água ao longo do *continuum* solo-planta-atmosfera, de *van den Honert*, admitindo condições de regime permanente (BOYER, 1985; PALLARDY, 1989):

$$F = \frac{1}{r_{sf}}(\Psi_s - \Psi_f)$$

Nesta equação, F corresponde ao fluxo de seiva medido no tronco, Ψ_s ao potencial hídrico do solo/subsolo na interface com as raízes (considerado igual ao potencial hídrico foliar de madrugada, $\Psi_{f,p}$) e Ψ_f ao potencial hídrico foliar. Na prática, a resistência hidráulica solo/subsolo-folha pode ser estimada, através de reformulação da equação (1), como o simétrico do declive da recta de regressão entre o potencial hídrico foliar e o fluxo de seiva (COCHARD *et al.*, 1996; TOGNETTI *et al.*, 1996; COHEN *et al.*, 1997; WULLSCHELEGER *et al.*, 1998). A aplicação desta equação, aos dois dias de medição da cinética diária do potencial foliar, permitiu calcular r_{sf} em duas situações com antecedentes pluviométricos distintos (uma em sequência de um período húmido de Primavera e outra no fim da estação seca).

Resultados

Padrão de variação sazonal da transpiração

A evolução sazonal da transpiração durante o período de estudo (Setembro de 1996 a Setembro de 1998) evidenciou um padrão de variação sinusoidal com máximos no Verão, de cerca de 3 mm dia⁻¹, apesar da ausência/escassez de precipitação nessa altura (Figura 2).

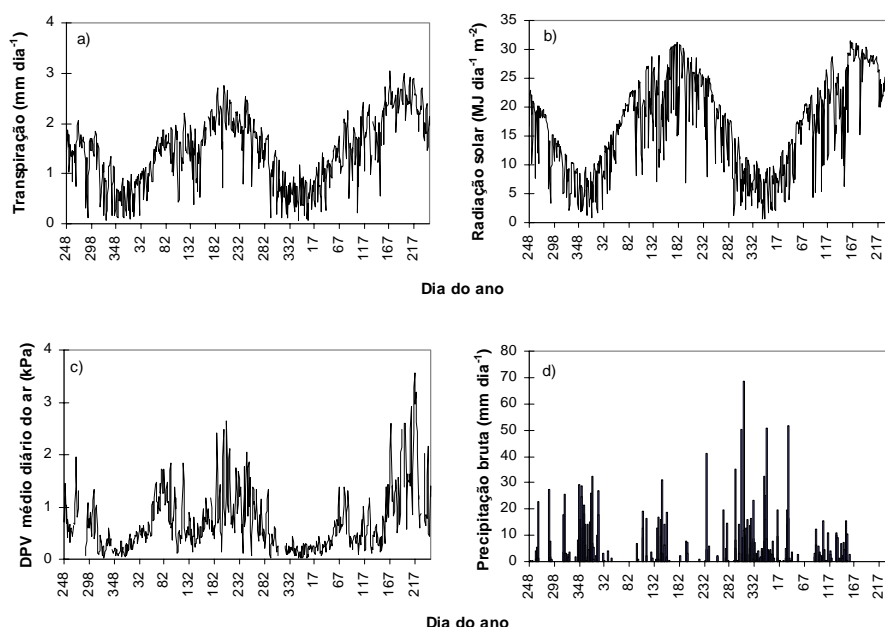


Figura 2 - Evolução sazonal da transpiração (a), radiação solar (b), défice de pressão de vapor médio do ar (c) e precipitação (d) durante o período de medições (1996 a 1998)

Esta curva de variação seguiu aproximadamente as curvas de evolução da radiação solar e do défice de pressão de vapor (DPV) médio do ar o que sugere que, em termos sazonais, a transpiração foi essencialmente determinada pelo potencial evaporativo da atmosfera (Figuras 2a, 2b e 2c). Este facto é confirmado pelas relações estreitas verificadas entre valores diários de transpiração e radiação solar ($r^2 = 0,86$) e entre valores diários de transpiração e défice de pressão de vapor ($r^2 = 0,79$) (Figuras 3a e 3b).

Os resultados anteriores são surpreendentes dado que seria de esperar que nesta região, e considerando a baixa capacidade de armazenamento do solo em água, se verificassem fortes restrições à transpiração por secura edáfica no Verão.

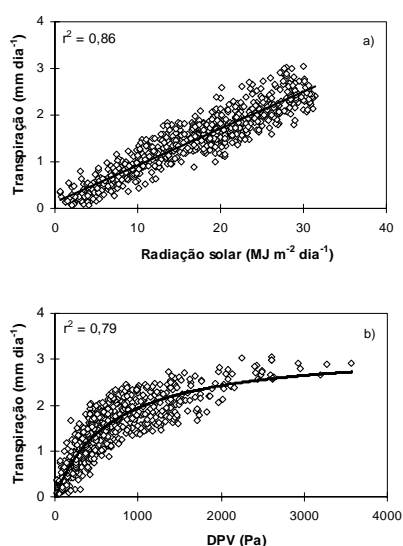


Figura 3 - Relação entre valores diários de: (a) transpiração e radiação solar; (b) transpiração e défice de pressão de vapor do ar

No entanto, tal não aconteceu conforme é também confirmado pela fraca relação ($r^2 = 0,36$) existente entre valores diários de transpiração e de potencial hídrico foliar de madrugada (Figura 4).

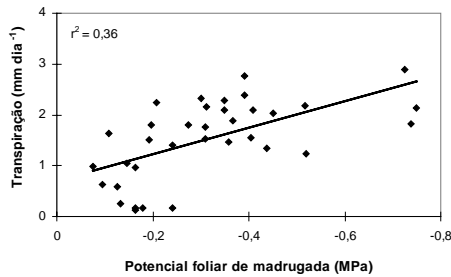


Figura 4 - Relação entre valores diários de transpiração e de potencial hídrico foliar de madrugada

Caso tivessem ocorrido restrições hídricas consideráveis ao nível do solo, seria de esperar que os valores mais elevados de transpiração correspondessem aos valores mais elevados de potencial hídrico de madrugada (menor *secura edáfica*) e *vice-versa*, o que não se verificou. Pelo contrário, a tendência apresentada na Figura 4 sugere restrições à transpiração no Inverno quando, apesar de o solo estar bem hidratado, a radiação solar e o défice de pressão de vapor são baixos (Figuras 2b e 2c). Este mesmo facto, de não serem notórias restrições hídricas progressivas e consideráveis ao nível do solo/subsolo-raízes durante o Verão, é também evidenciado pela curva de evolução sazonal do potencial hídrico foliar de madrugada (Figura 5). $\Psi_{f,p}$ variou muito pouco, nunca descendo abaixo de -0,75 MPa. Estes resultados, conjugados com os de transpiração, revelam que apesar de o potencial hídrico de madrugada ter decrescido, no Verão, a valores de

-0,75MPa, os estomas se mantiveram abertos.

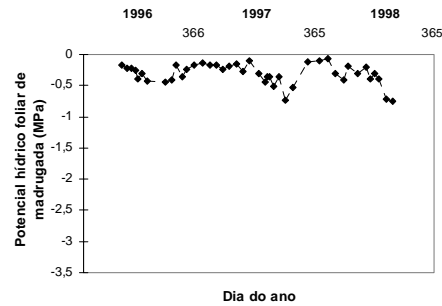


Figura 5 - Evolução sazonal do potencial hídrico foliar de madrugada

A representatividade destes resultados poderia ser questionada pelo facto de as medições terem sido realizadas em apenas um indivíduo. Para despistar essa hipótese fizeram-se também medições, mais ou menos sistemáticas, de potencial hídrico foliar de madrugada em duas árvores vizinhas. A boa relação (com declive próximo de 1) entre valores de $\Psi_{f,p}$ da árvore de referência e das árvores vizinhas (Figura 6) permitiu mostrar que as condições hídricas favoráveis da árvore de referência são representativas da mancha em que se insere.

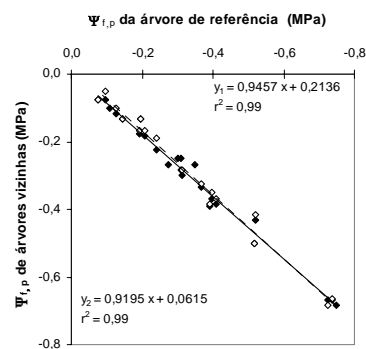


Figura 6 - Relação entre potenciais hídricos foliares de madrugada, da árvore de referência e de duas árvores vizinhas

Fontes de água e sistema radicular

Os resultados anteriores apontam para a inexistência de limitações hídricas progressivas no Verão na zona de acesso das raízes. Atendendo à ausência/escassez de precipitação nessa altura, à reduzida espessura do solo e à sua baixa capacidade de armazenamento de água (24 mm), a única justificação plausível parece ser o acesso do sistema radicular a fontes de água adicionais (extra-solo). De facto, tal com se referiu, detectou-se a presença de um lençol freático a 13 m de profundidade ao qual as raízes têm, inevitavelmente, que ter acesso para poderem manter as elevadas taxas de transpiração estivais.

A análise do sistema radicular revelou um forte desenvolvimento quer lateral, muito para além dos limites de projecção da copa, quer em profundidade, com penetração das raízes verticais através de fissuras da rocha (gnaisse).

Limites hidráulicos à transpiração

Apesar de não se terem observado restrições hídricas crescentes à transpiração durante os períodos estivais, a curva

de variação assintótica da transpiração com o défice de pressão de vapor (Figura 3b) evidencia a existência de um limite máximo de transpiração diária (para valores de DPV superiores a cerca de 1,5 kPa).

No sentido de esclarecer melhor os condicionamentos aparentemente impostos pelo DPV à transpiração, procedeu-se a uma análise entre estas variáveis às 10, 12 e 16 horas de cada dia, *i.e.*, quando em geral ocorrem os máximos de condutância estomática, radiação e défice de pressão de vapor, respectivamente. Tal como mostra a Figura 7, a relação entre a transpiração e o DPV é bastante estável e de tipo assintótico durante os vários períodos do dia, com níveis de saturação idênticos a partir de 1,5 kPa. Os dados evidenciam a existência de uma plataforma máxima bem definida para as taxas de transpiração, de cerca de $0,2 \text{ mm h}^{-1}$. Tendo presente que o fluxo de água no xilema depende da resistência hidráulica solo/subsolo-folha e da diferença de potencial hídrico entre o solo/subsolo e a folha ($\Psi_s - \Psi_f$) (equação 1), tentou também analisar-se a evolução sazonal destas duas variáveis durante o período de estudo.

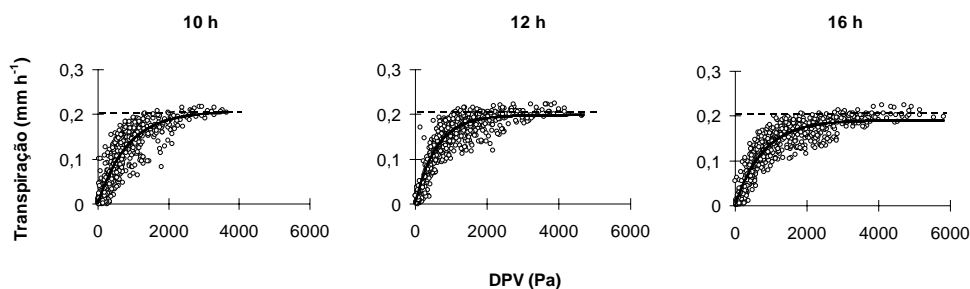


Figura 7 - Relação entre a transpiração e o défice de pressão de vapor do ar às 10, 12 e 16 horas de cada dia de medições

A força motriz do fluxo ($\Psi_s - \Psi_f$) foi máxima no Verão (Figura 8) quando o potencial foliar foi mínimo, coincidindo com os máximos de transpiração (Figura 2a). O valor mínimo do potencial foliar (Ψ_f) nunca desceu a valores inferiores a -3,2 MPa. Estes mínimos absolutos de Ψ_f repetiram-se consistentemente ao longo de três períodos estivais consecutivos (Figura 8). No Verão, o fluxo transpiratório parece ter um percurso temporal ao longo de cada dia também consistente com o do potencial foliar: a uma plataforma máxima de transpiração corresponde uma plataforma mínima de potencial foliar (Figura 9). O fecho estomático parece iniciar-se quando se atinge o mínimo de Ψ_f .

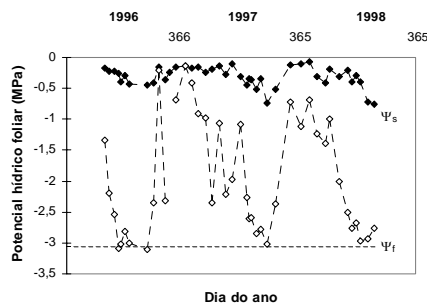


Figura 8 - Evolução sazonal do potencial hídrico do solo (Ψ_s , considerado igual a $\Psi_{f,p}$) e do potencial foliar (Ψ_f) medido ao meio-dia solar ($\Psi_f = \Psi_{f,m}$). A diferença entre ambos corresponde à força motriz do fluxo

A resistência hidráulica solo/subsolo-folha foi estimada para dois dias com antecedentes pluviométricos distintos (Figura 10). Os valores de resistência hidráulica obtidos foram muito semelhantes: 11,77 e 12, 28 MPa h mm⁻¹. Este facto sugere uma aparente

constância da resistência hidráulica durante o período de Primavera/Verão.

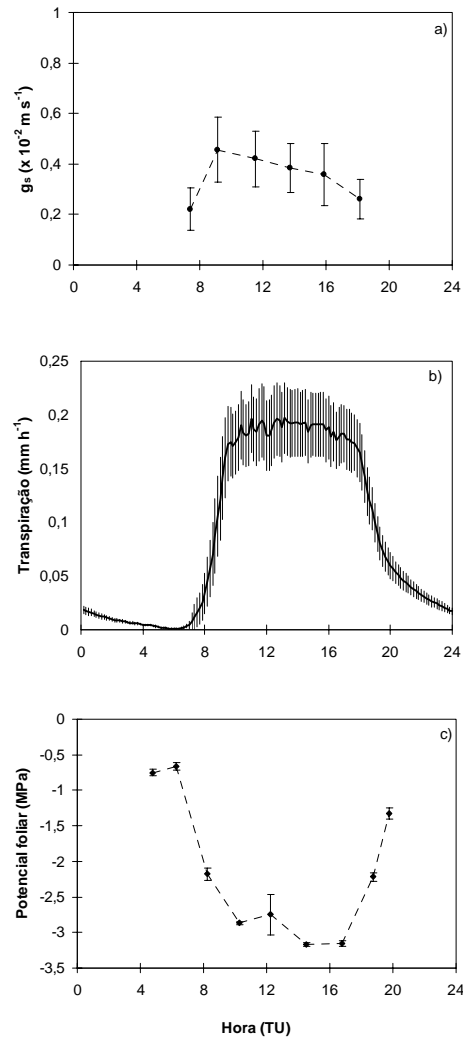


Figura 9 - Variação diária da transpiração, condutância estomática (g_s , inverso da resistência estomática) e potencial hídrico foliar durante um dia de Verão de 1998 (25 de Agosto)

De salientar a inexistência de histerese apreciável nas relações entre potencial hídrico foliar e fluxo de seiva, o que

indica que a capacitância do sistema é desprezável e que, portanto, se pode considerar que o fluxo de seiva é uma boa estimativa da transpiração. Por outro lado, os bons ajustamentos lineares indicam que o modelo interpretativo usado é correcto (equação 1), *i.e.*, que o fluxo transpiratório pode ser quantificado a partir da resistência hidráulica e da diferença de potencial.

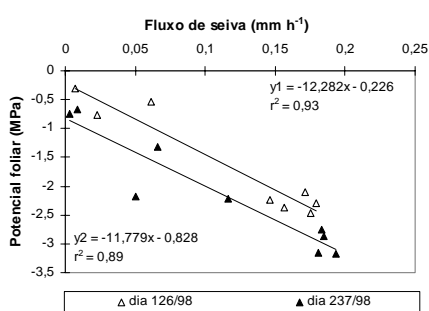


Figura 10 - Relação entre o potencial hídrico foliar (Ψ_f) e o fluxo de seiva (F) em dois dias da Primavera-Verão de 1998 com antecedentes distintos de precipitação (6 de Maio e 25 de Agosto). A resistência hidráulica solo/subsolo-folha é o simétrico do declive das rectas de regressão

Discussão e conclusões

Variação sazonal da transpiração e tolerância à secura

Os valores máximos de transpiração calculados por unidade de área de projecção da copa, da ordem de 3 mm dia⁻¹, correspondem a valores de 1,03 e 1,33 mm dia⁻¹ por unidade de área de solo do povoamento, para densidades arbóreas de, respectivamente, 35 e 45 árvores/ha. Estes valores são inferiores aos máximos obtidos, em Portugal, em povoamentos de *Pinus pinaster* (LOUSTAU *et al.*, 1996) (3,0 mm dia⁻¹) e de

Eucalyptus globulus (DAVID *et al.*, 1997) (3,64 mm dia⁻¹) e reflectem, provavelmente, a baixa densidade do montado. No entanto, exprimindo os máximos diários de transpiração, estimados nestas três situações, em altura equivalente por unidade de área foliar, obtêm-se valores muito semelhantes: 1,15 mm dia⁻¹ no caso da azinheira estudada, 1,13 mm dia⁻¹ no pinhal e 1,15 mm dia⁻¹ no eucaliptal. Esta coincidência poderá ser casual. No entanto, ROBERTS (1983) e KELLIHER *et al.* (1993, 1997) admitem que, em florestas, a transpiração possa ser relativamente conservativa, pelo menos na mesma região climática.

Ao contrário do que seria previsível face às condições climáticas e às reduzidas espessura e capacidade de armazenamento de água utilizável do solo, toda a evidência experimental aponta para a ausência de restrições hídricas progressivas durante os períodos secos dos anos estudados. O padrão de evolução sazonal do potencial hídrico foliar de madrugada é do mesmo tipo do observado em povoamentos de choupo do Sul de Inglaterra, em situação de acesso das raízes à toalha freática (ZHANG *et al.*, 1999). Para além disso, os resultados revelam que a evolução sazonal da transpiração está fundamentalmente relacionada com a radiação e com o défice de pressão de vapor do ar (condicionantes do potencial evaporativo do ar). O facto de não haver restrições hídricas consideráveis durante o Verão deve-se ao muito provável acesso do sistema radicular a um aquífero situado a cerca de 13 metros de profundidade, onde as transferências hídricas inter- anuais são certamente muito mais eficientes que no solo. Situações do mesmo tipo não são, no entanto, raras em regiões mediterrânicas, tal como o

atestam os estudos realizados em povoamentos de *Laurus azorica*, em Tenerife, por JIMENÉZ *et al.* (1996).

Provavelmente, a aparente tolerância da árvore estudada à *secura* deve-se ao facto de esta espécie basear a sua adaptabilidade ecológica, às condições do clima de tipo Mediterrânico, num forte investimento em biomassa radicular. As observações visuais ao sistema radicular evidenciaram um forte desenvolvimento em extensão e profundidade. Este aspecto representa uma mais valia de sobrevivência e adaptação da árvore às condições climáticas e edáficas potencialmente adversas. Embora seja difícil estimar a frequência com que montados de *Quercus rotundifolia* têm acesso a níveis freáticos, é de admitir que situações deste tipo não sejam assim tão raras atendendo à topografia plana da Região Alentejana, propícia à formação de aquíferos pouco profundos.

O reconhecimento da importância relevante do sistema radicular em sistemas agroflorestais e savanas é hoje generalizado na literatura, embora os estudos sobre este tema sejam ainda escassos em ecossistemas mediterrâneos, sobretudo em esclerófilas mediterrâneas como o *Quercus ilex*. Em climas semi-áridos tem-se constatado que a biomassa radicular pode exceder a biomassa aérea (KRAMER, 1983, cit. em BREMAN e KESSLER, 1995; CANADELL *et al.*, 1999). Os trabalhos de revisão bibliográfica sobre padrões globais de distribuição de raízes (JACKSON *et al.*, 1996) e de profundidade de enraizamento (CANADELL *et al.*, 1996) demonstram, de forma inequívoca, a existência de uma zonagem de vegetação dependente do clima e do padrão de enraizamento. A profundidade das raízes aumenta tipicamente em espécies adaptadas a

condições de *secura* (CANADELL *et al.*, 1996). O enraizamento em profundidade surge, fundamentalmente, em espécies de folha persistente que necessitam de água na estação seca (BREMAN e KESSLER, 1995), sendo frequente o acesso directo a lençóis freáticos (CANADELL *et al.*, 1996). A profundidade de enraizamento pode ser mesmo espectacular, sendo referidas situações de acesso das raízes a toalhas freáticas situadas a cerca de 30 metros (*Faidherbia albida*) (BREMAN e KESSLER, 1995), 53 m (deserto do sul dos EUA), 60 a 68 m (savanas) e mesmo a 140 m (savana seca do centro de Kalahari) (CANADELL *et al.*, 1996). Em condições hídricas adversas é também relevante a capacidade de extensão lateral do sistema radicular, excedendo com frequência os limites de projecção da copa (HRUSKA *et al.*, 1999), como forma eficiente de incrementar o volume de solo explorado (BREMAN e KESSLER, 1995). A grande expansão horizontal das raízes, ocupando áreas bastante superiores à área de projecção da copa, sugere que a competição entre indivíduos arbóreos vizinhos e com a vegetação herbáceo-arbustiva se processe essencialmente a esse nível e não na parte aérea da comunidade vegetal, o que enfatiza a importância da densidade do povoamento nas características ecológicas do ecossistema. As baixas densidades, nomeadamente, permitem que as árvores individuais usufruam de maior quantidade de precipitação que num povoamento de coberto contínuo.

Dada a importância determinante dos sistemas radiculares na ecologia dos montados de azinho, parece óbvio que a gestão humana deva controlar a estabilidade destes ecossistemas evitando intervenções que se possam traduzir em impactos negativos nas raízes. Aliás,

segundo TERRADAS (1999), as características da parte superficial do sistema radicular das azinheiras reflectem as técnicas de intervenção cultural. Alterações súbitas nas disponibilidades hídricas subterrâneas, provocadas pela exploração directa de aquíferos pelo homem, poderão também ter efeitos negativos na vitalidade e mesmo sobrevivência de alguns montados.

Limites hidráulicos da transpiração no Verão

Apesar de não terem sido notórias restrições hídricas progressivas no Verão, os resultados evidenciam a ocorrência de limiares máximos diários e horários de transpiração, inferiores aos que corresponderiam ao potencial evaporativo da atmosfera. Segundo MCNAUGHTON e JARVIS (1983) e JARVIS e MCNAUGHTON (1986), em cobertos vegetais rugosos, como é o caso do exemplar de *Quercus rotundifolia* estudado, seria previsível um eficiente controlo estomático em resposta ao aumento do défice de pressão de vapor do ar (GASH *et al.*, 1989). Este argumento tem sido usado por diversos autores (GRANIER *et al.*, 1996; HOGG e HURDLE, 1997; INFANTE *et al.*, 1997; ALSHEIMER *et al.*, 1998; ANFODILLO *et al.*, 1998; ZHANG *et al.*, 1999), para explicar relações de tipo assintótico entre a transpiração e o DPV, semelhantes às observadas neste estudo. De salientar que o carácter assintótico destas relações é consistente e estável, manifestando-se em todas as escalas temporais analisadas (valores instantâneos às 10, 12 e 16 horas e integrais diários).

Uma interpretação alternativa do mesmo fenómeno poderá basear-se na existência de mecanismos hidráulicos condicionadores, sempre que o fluxo transpiratório atinja um valor máximo de

cerca de $0,2 \text{ mm h}^{-1}$, no Verão. O facto de a resistência hidráulica não ter variado substancialmente em situações totalmente distintas de precipitação antecedente, durante 1998, sugere que esta situação se tenha mantido no decurso de todos os períodos de Primavera - Verão. Assim sendo, e admitindo a constância da resistência hidráulica, o fluxo de seiva será proporcional à diferença de potencial hídrico entre o solo/subsolo e a folha ($\Psi_s - \Psi_f$) (equação 1). Face à reduzida variabilidade de Ψ_s durante o período de observações, a força motriz do fluxo dependerá essencialmente de Ψ_f que, como se viu, apresenta um limiar inferior, nunca ultrapassado, de $-3,2 \text{ MPa}$. Para este valor de Ψ_f , a diferença de potencial hídrico e o fluxo de seiva serão máximos. A taxa máxima de fluxo de seiva corresponderá, assim, à capacidade máxima de bombagem de água pela árvore, condicionada pelas características hidráulicas do sistema raiz-folha (constante neste caso) e pelo valor máximo da diferença de potencial (que ocorre quando Ψ_f é mínimo).

Neste contexto teórico, a função do controlo estomático poderá ser interpretada à luz dos modelos de TYREE e SPERRY (1988) e de JONES e SUTHERLAND (1991) que sugerem que o controlo estomático tenha uma função importante na manutenção dos potenciais hídricos, foliar e do xilema, acima de limites críticos de cavitação, preservando a integridade do xilema e evitando o embolismo catastrófico. Admite-se normalmente que o valor do potencial foliar crítico de cavitação corresponda, aproximadamente, ao patamar inferior, nunca ultrapassado, que ocorre numa sucessão temporal de potenciais mínimos (COCHARD *et al.*, 1996; SALLEO *et al.*,

2000). No estudo do exemplar de *Quercus rotundifolia* estudado, este valor foi da ordem dos -3 MPa. FARIA et al. (1998) observaram, na mesma espécie e região, valores semelhantes para os potenciais foliares ao meio-dia. OLIVEIRA et al. (1992) verificaram também a ocorrência de valores mínimos de potencial hídrico da mesma ordem de grandeza (-3,4 MPa), em pequenos ramos da copa de *Quercus suber*, na região de Santiago do Cacém. O valor do potencial crítico de cavitação é uma característica de cada espécie, sendo normalmente mais baixo em espécies tolerantes à secura (SPERRY, 2000). Os estomas funcionarão assim como os reguladores de pressão da planta, impondo um limite mínimo ao potencial foliar, valor este que condicionará o máximo admissível para o fluxo de seiva. A taxa de transpiração, condicionada pelo controlo estomático, nunca poderá ultrapassar este valor máximo de fluxo de seiva sob pena do potencial foliar descer abaixo do limiar crítico de cavitação. Este enquadramento teórico, usado para explicar a existência de taxas máximas de transpiração em diversas situações (CARLSON e LYNN, 1991; MENCUCINI e GRACE, 1996a e 1996b; LU et al., 1996; COCHARD et al., 1996; WILLIAMS et al., 1996; HOGG e HURDLE, 1997) permite também interpretar de forma consistente os resultados deste trabalho.

Agradecimentos

À Estação Florestal Nacional agradece-se todas as facilidades concedidas. Aos Professores Manuel Madeira e António Fabião (ISA), agradece-se o apoio na análise do sistema radicular e solos. Ao Professor Luiz Gazarini e à Universidade de Évora, a disponibiliza-

ção do local experimental e o apoio incondicional. Aos técnicos Joaquim Mendes e Henrique Miguel (ISA), a ajuda nas tarefas de campo.

Este trabalho foi financiado pelos projectos PAMAF 4005 e PRAXIS XXI/AGR/3/3.2/2187/95.

Bibliografia

- ALSHEIMER, M., KÖSTNER, B., FALGE, E., TENHUNEN, J.D., 1998. Temporal and spatial variation in transpiration of Norway spruce stands within a forested catchment of the Fichtelgebirge, Germany. *Annales des Sciences Forestières* **55** : 103-123.
- ANFODILLO, T., RENTO, S., CARRARO, V., FURLANETTO, L., URBINATI, C., CARRER, M., 1998. Tree water relations and climatic variations at the alpine timberline: seasonal changes of sap flux and xylem water potential in *Larix decidua* Miller, *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus cembra* L. *Annales des Sciences Forestières* **55** : 159-172.
- BOYER, J.S., 1985. Water transport. *Annual Review of Plant Physiology* **36** : 473-516.
- BREMAN, H., KESSLER, J.J., 1995. *Woody plants in agro-ecosystems of semi-arid regions*. Advanced Series in Agricultural Sciences 23, Springer-Verlag, Berlin 340 pp.
- CALDER, I.A., 1990. *Evaporation in the uplands*. John Wiley and Sons, Chichester 148 pp.
- CANADELL, J., DJEMA, A., LÓPEZ, B., LLORET, F., SABATÉ, S., SISCART, D., GRACIA, C.A., 1999. Structure and Dynamics of the Root System. In F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia e J. Bellot (eds.), *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies 137, Springer-Verlag, Heidelberg pp. 47-59.
- CANADELL, J., JACKSON, R.B., EHLERINGER, J.R., MOONEY, H.A., SALA, O.E., SCHULZE, E.D., 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* **108** : 583-595.
- CARLSON, T.N., LYNN, B., 1991. The effects of plant water storage on transpiration and radiometric surface temperature. *Agricultural and Forest Meteorology* **57** : 171-186.

- COCHARD, H., BREDA, N., GRANIER, A., 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annales des Sciences Forestières* **53** : 197-206.
- COHEN, S., MORESHET, S., GUILLOU, L.L., SIMON, J.C., COHEN, M., 1997. Response of *Citrus* trees to modified radiation regime in semi-arid conditions. *Journal of Experimental Botany* **48**(306) : 35-44.
- COHEN, Y., KELLIHER, F.M., BLACK, T.A., 1985. Determination of sap flow in Douglas-fir trees using the heat pulse technique. *Canadian Journal of Forest Research* **15**: 422-428.
- COHEN, Y., 1994. Thermoelectric methods for measurement of sap flow in plants. In G. Stanhill (ed.), *Advances in Bioclimatology* pp. 63-89.
- COHEN, Y., FUCHS, M., GREEN, G.C., 1981. Improvement of the heat pulse method for determining sap flow in trees. *Plant, Cell and Environment* **4** : 391-397.
- CROMBIE, D.S., TIPPETT, J.T., HILL, T.C., 1988. Dawn water potential and root depth of trees and understorey species in South-western Australia. *Australian Journal of Botany* **36** : 621-631.
- DAVID, T.S. 2002. Intercepção da precipitação em árvores isoladas de *Quercus rotundifolia* Lam. *Silva Lusitana* **10**(1) : 1-15.
- DAVID, T.S., FERREIRA, M.I., DAVID, J.S., PEREIRA, J.S., 1997. Transpiration from a mature *Eucalyptus globulus* plantation in Portugal during a spring-summer period of progressively higher water deficit. *Oecologia* **110** : 153-159.
- DAVID, TERESA SOARES, 2000. *Intercepção da precipitação e transpiração em árvores isoladas de Quercus rotundifolia* Lam. Dissertação de Doutoramento em Engenharia Florestal, Universidade Técnica de Lisboa, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa 155 pp.
- FARIA, T., SILVÉRIO, D., BREIA, E., CABRAL, R., ABADIA, A., ABADIA, J., PEREIRA, J.S., CHAVES, M.M., 1998. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiologia Plantarum* **102** : 419-428.
- GASH, J.H.C., SHUTTLEWORTH, W.J., LLOYD, C.R., 1989. Micrometeorological measurements in Les Landes forest during Hapex-Mobilhy. *Agricultural and Forest Meteorology* **46** : 131-147.
- GRANIER, A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières* **42**(2) : 193-200.
- GRANIER, A., 1987a. Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Annales des Sciences Forestières* **44**(1) : 1-14.
- GRANIER, A., 1987b. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* **3** : 309-320.
- GRANIER, A., HUC, R., BARIGAH, S.T., 1996. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agricultural and Forest Meteorology* **78** : 19-29.
- HOGG, E.H., HURDLE, P.A., 1997. Sap flow in trembling aspen: implications for stomatal responses to vapor pressure deficit. *Tree Physiology* **17**: 501-509.
- HRUSKA, J., CERMÁK, J., SUSTEK, S., 1999. Mapping tree root systems with ground-penetrating radar. *Tree Physiology* **19**: 125-130.
- INFANTE, J.M., RAMBAL, S., JOFFRE, R., 1997. Modelling transpiration in holm-oak savannah trees: scaling up from the leaf to the canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* **87** : 273-289.

- INMG, 1991. *O Clima de Portugal. Normais climatológicas da região de Alentejo e Algarve, correspondentes a 1951-1980, Fascículo XLIX, vol. 4-4ª região*. Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica, Lisboa, Portugal 98 pp.
- JACKSON, R.B., CANADELL, J., EHLERINGER, J.R., MOONEY, H.A., SALA, O.E., SCHULZE, E.D., 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* **108** : 389-411.
- JARVIS, P.G., 1980. Stomatal conductance, gaseous exchange and transpiration. In J. Grace, E.D. Ford e P.G. Jarvis (eds.), *Plants and Their Atmospheric Environment, 21st symposium of the British Ecological Society*, Edinburg, 26-30 March, 1979. Blackwell Scientific Publishers pp.175-204.
- JARVIS, P.G., MCNAUGHTON, K.G., 1986. Stomatal Control of transpiration: scaling up from leaf to region. In A. Macfadyen e E.D. Ford (eds.), *Advances in Ecological Research*, vol. 15, Academic Press, London pp. 1-49.
- JIMÉNEZ, M.S., CERMÁK, J., KUCERA, J., MORALES, D., 1996. Laurel forests in Tenerife, Canary Islands: the annual course of sap flow in *Laurus* trees and stand. *Journal of Hydrology* **183**: 307-321.
- JONES, H.G., SUTHERLAND, R.A., 1991. Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment* **14**: 607-612.
- KELLIHER, F.M., HOLLINGER, D.Y., SCHULZE, E.D., VYGODSKAYA, N.N., BYERS, J.N., HUNT, J.E., MCSEVENY, T.M., MILUKOVA, I., SOGATCHEV, A., VARLAGIN, A., ZIEGLER, W., ARNETH, A., BAUER, G., 1997. Evaporation from an eastern Siberian larch forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **85**(3-4) : 135-147.
- KELLIHER, F.M., LEUNING, R., SCHULZE, E.D., 1993. Evaporation and canopy characteristics of coniferous forests and grasslands. *Oecologia* **95** : 153-163.
- LOUSTAU, D., BERBIGIER, P., ROUMAGNAC, P., ARRUDA-PACHECO, C., DAVID, J.S., FERREIRA, M.I., PEREIRA, J.S., TAVARES, R., 1996. Transpiration of a 64-year old maritime pine stand in Portugal: 1. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia* **107** : 33-42.
- LU, P., BIRON, P., GRANIER, A., COCHARD, H., 1996. Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: whole-tree hydraulic conductance, xylem embolism and water loss regulation. *Annales des Sciences Forestières* **53** : 113-121.
- MCNAUGHTON, K.G., JARVIS, P.G., 1983. Predicting effects of vegetation changes on transpiration and evaporation. In T.T. Koslowski (ed.), *Water Deficits and Plant Growth*. Vol. VII, Academic Press, New York pp. 1-47.
- MENCUCINI, M., GRACE, J., 1996a. Hydraulic conductance, light interception and needle nutrient concentration in Scots pine stands and their relations with net primary productivity. *Tree Physiology* **16**: 459-468.
- MENCUCINI, M., GRACE, J., 1996b. Developmental patterns of above-ground hydraulic conductance in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) age sequence. *Plant, Cell and Environment* **19** : 939-948.
- NUNES, J.M.S.D., 1998. *Sistema de ciclo de nutrientes em árvores isoladas de Quercus rotundifolia Lam.* Dissertação de Mestrado, Universidade de Évora, Évora, 79 pp.
- OLIVEIRA, G., CORREIA, O.A., MARTINS-LOUÇÃO, M.A., CATARINO, F.M., 1992. Water relations of cork-oak (*Quercus suber* L.) under natural conditions. *Vegetatio* **99-100** : 199-208.
- PALLARDY, S.G., 1989. Hydraulic architecture and conductivity: an overview. In K.H. Kreeb, H. Richter e T.M. Hinckley (eds.), *Structural and functional responses to environmental stresses*. Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands pp. 3-19.

- ROBERTS, J., 1983. Forest transpiration: a conservative hydrological process? *Journal of Hydrology* **66**: 133-141.
- SALLEO, S.A., NARDINI, F.P., LO GULLO, M.A., 2000. Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in Laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant, Cell and Environment* **23** : 71-79.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D., HEMMINGSEN, E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* **148** : 339-346.
- SPERRY, J.S., 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchanges. *Agricultural and Forest Meteorology* **104**: 13-23.
- TERRADAS, J., 1999. Holm oak and holm oak forests: an introduction. In F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia e J. Bellot (eds.), *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Ecological Studies 137, Springer-Verlag, Heidelberg pp. 3-14.
- TOGNETTI, R., RASCHI, A., BERES, C., FENYVESI, A., RIDDER, H.W., 1996. Comparison of sap flow, cavitation and water status of *Quercus petraea* and *Quercus cerris* trees with special reference to computer tomography. *Plant, Cell and Environment* **19** : 928- 938.
- TYREE, M.T., SPERRY, J.S., 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress?. *Plant Physiology* **88**: 574-580.
- WILLIAMS, M., RASTETTER, E.B., FERNANDES, D.N., GOULDEN, M.L., WOFISKY, S.C., SHAVER, G.R., MELILLO, J.W., MUNGER, J.M., FAN, S.M., NADELHOFFER, K.J., 1996. Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/ plant hydraulic properties. *Plant, Cell and Environment* **19**: 911-927.
- WULLSCHLEGER, S.D., MEINZER, F.C., VERTESSY, R.A., 1998. A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology* **18**: 499-512.
- ZHANG, H., MORISON, J.I.L., SIMMONDS, L.P., 1999. Transpiration and water relations of poplar trees growing close to the water table. *Tree Physiology* **19**: 563-573.

Submetido para publicação em Setembro de 2002

Aceite para publicação em Outubro de 2002