

DINÂMICA DE RAÍZES DE ESPÉCIES ARBÓREAS: VISÃO DA LITERATURA

DYNAMICS OF ROOTS OF ARBOREAL SPECIES: VISION OF THE LITERATURE

Teresa Aparecida Soares de Freitas¹ Deborah Guerra Barroso² José Geraldo de Araújo Carneiro³

RESUMO

A dinâmica do sistema radicular de uma planta é de extrema importância para definições de técnicas de manejo nas áreas agrícola e florestal. A raiz, além de ter a função básica de sustentar a planta, é o meio de esta absorver água e nutrientes. Observando a importância do sistema radicular de uma planta e a escassez de estudos sobre o assunto, esta revisão tem como objetivo levantar os pontos abordados por pesquisadores da área florestal, com relação aos fatores ambientais que influenciam a produção de raízes finas, aos recursos disponíveis no solo, às variações na longevidade das raízes e nos processos de senescência e substituição das raízes finas. A dinâmica observada na rizosfera é sensível às variações edafoclimáticas, sendo que esse comportamento varia ainda em função das espécies, idade do povoamento, competição entre indivíduos, recursos disponíveis, manejo, profundidade de avaliação, competição entre espécies, entre outros.

Palavras-chave: raízes finas; longevidade; senescência; *turnover*.

ABSTRACT

The root system dynamics of a plant are very important for definitions of management in the agricultural and forest area. The root, besides the basic function of sustaining the plant, is the part through which plants absorb water and nutritious. In function of the importance of the root system of a plant and the shortage of studies on this subject, this revision has as objective to approach the researched themes in the forest area, regarding the environmental factors that influence the fine roots production, the available resources in the soil, the variations in the roots longevity and the aging processes and turnover of the fine roots. The root dynamics are sensitive to the climate and soil variations, and still variable in function of the species, age of the forest or plantation, competition among individuals, resources available, management, evaluation depth, competition among species, and others.

Keywords: fine roots; longevity; senescence; *turnover*.

INTRODUÇÃO

As raízes representam uma das principais fontes de matéria orgânica para o solo, influenciando, simultaneamente, a atividade microbiana e os processos de decomposição (CHENG, 1999). A produção de raízes pode representar até 50% da produtividade primária local, sendo este um dos caminhos principais pelo qual o carbono entra no solo (VOGT, 1991; IPCC, 1999). Assim, sua produção e substituição impactam diretamente o ciclo biogeoquímico do carbono em ecossistemas florestais (MATAMALA *et al.*, 2003).

Respondendo a condições variáveis de umidade do solo, temperatura, concentração de CO₂, e particularmente de nitrogênio, e às interações desses nutrientes no ambiente do solo, melhorias notáveis de reserva de carbono no solo podem requerer contínuo manejo de plantação durante vários anos e décadas, dependendo da condição de manejo antecedente no local e dos níveis de carbono no solo. Estudos que quantificam a partição de carbono e sua dinâmica nos componentes da planta podem servir para aumentar a ciclagem do carbono e os modelos de seqüestro (BLOCK *et al.*, 2006).

O conhecimento sobre o funcionamento do sistema radicular é de grande importância, pois auxilia também no manejo das florestas plantadas. De acordo com Santos *et al.* (2005), o conhecimento da área onde ocorre a maior atividade do sistema radicular das culturas é importante para estudos de fornecimento de

1. Engenheira Agrônoma, MSc., Doutoranda em Produção Vegetal no Setor de Silvicultura, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Av. Alberto Lamego, 2000, Horto, CEP 28013-602, Campos dos Goytacazes (RJ). Bolsista FAPERJ. tfreitas@uenf.br

2. Engenheira Agrônoma, Dr^a, Professora do Laboratório de Fitotecnia, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Av. Alberto Lamego, 2000, Horto, CEP 28013-602, Campos dos Goytacazes (RJ). deborah@uenf.br

3. Engenheiro Florestal, Dr., Professor do Laboratório de Fitotecnia, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Av. Alberto Lamego, 2000, Campos Leonel Brizola, CEP 28013-602, Campos dos Goytacazes (RJ). carneiro@uenf.br

nutrientes via solo, uma vez que a absorção de água e de nutrientes ocorre simultaneamente. As raízes finas têm curto período de vida (menos que um ano) e são as principais responsáveis pela absorção de água e nutrientes pelas plantas (RYLTER, 1997).

Entretanto, apesar de seu papel fundamental no ecossistema, o funcionamento das raízes é pouco compreendido em razão das dificuldades impostas pelas técnicas utilizadas em seu estudo e, conseqüentemente, da insuficiência de dados (JANSSENS *et al.*, 2002). Às dificuldades operacionais somam-se os altos custos dos trabalhos que envolvem os sistemas radiculares (KREJCI *et al.*, 1986; VOGT *et al.*, 1997). A falta de informação sobre o sistema radicular das árvores freqüentemente limita o entendimento da estrutura e do comportamento das florestas tropicais (VANCE e NADKARNI, 1992; VOGT *et al.*, 1997). Com isso, esta revisão tem como objetivo avaliar trabalhos sobre o funcionamento das raízes finas de várias espécies em condições adversas, mostrando a importância das raízes no sistema.

DINÂMICA DE RAÍZES FINAS DE ESPÉCIES FLORESTAIS

De acordo com Rylter (1997), as raízes finas das plantas constituem um dos principais meios para acessar os recursos do solo, sendo que seu comprimento e número são indicadores da capacidade de absorção de nutrientes. As raízes finas são mais abundantes no horizonte orgânico, onde se concentram de 40 a 70% do total de biomassa dessas raízes (EHRENFELD *et al.*, 1992), das quais 50-80% são compostas por biomassa morta (VOGT *et al.*, 1986), resultado da rápida decomposição e regeneração de raízes finas (HENDRICK e PREGITZER, 1993).

A produção de raízes finas é muito importante no processo de substituição, interferindo tanto no incremento de biomassa, como na ciclagem de nutrientes em ecossistemas florestais (VOGT *et al.*, 1986; McCLAUGHERTY *et al.*, 1985).

A proliferação de raízes finas na camada da superfície orgânica do solo no ecossistema florestal é vista como uma estratégia para adquirir nutrientes em solos inférteis, nos quais há limitação de nutrientes. Isso é muito importante em floresta tropical, onde a maioria dos solos são altamente intemperizados, e a camada de raízes, freqüentemente, desenvolve-se dentro da camada orgânica para captura, ao longo do ano, de nutrientes produzidos pela decomposição da matéria orgânica (LACLAU *et al.*, 2004).

De acordo com Konôpka *et al.* (2006), para o desaparecimento de raízes finas, são necessárias duas condições básicas: a necrose e as condições climáticas (calor e umidade), satisfatórias para decomposição microbiana.

A fenologia da substituição das raízes finas e a sua magnitude podem ser separadas de acordo com as condições ambientais associadas, podendo diferir conforme as espécies, como visto no trabalho de Harmand *et al.* (2004) com *Acacia polyacantha* Willd., *Senna siamea* (Lamarck) H.S. Irwin & Barneby e *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. Nesse trabalho, os autores constataram diferenças entre as espécies, em relação à produção de raízes finas, havendo maior produção de plantas de *Senna siamea* (Lamarck) H.S. Irwin & Barneby, seguida pela *Acacia polyacantha* Willd e pelo *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.. Também o habitat, deciduidade ou perenidade e a estrutura e funcionamento das classes de raízes são relevantes (VOGT *et al.*, 1986; 1989). As raízes de árvores podem ser separadas de acordo com seu tamanho e morfologia, em três categorias: raízes grossas que apresentam baixa taxa de regeneração, raízes de diâmetro médio que também apresentam baixa taxa de regeneração, e raízes finas, com alta taxa de regeneração (VOGT *et al.*, 1989).

No trabalho de Bakker *et al.* (2006), apesar de a produção de biomassa de raízes finas de *Pinus pinaster* não ser significativamente diferente em locais secos e úmidos, em locais secos, a produção alcançou 1382 g m⁻², enquanto que, no local úmido, apenas 545 g m⁻².

Konôpka *et al.* (2006) observaram, em *Cryptomeria japonica*, um alto poder de absorção de água e nutriente no verão. Além disso, constataram que a produção de raízes finas em maior quantidade foi decorrente do estresse pela seca ou pelo predomínio de alocação de carbono sobre o solo orgânico, enquanto que a taxa de mortalidade dessas raízes finas foi menor até o fim do verão. Assim, os autores concluíram que a produção e a mortalidade de raízes finas de *Cryptomeria japonica* mostrou mudanças sazonais.

Laclau *et al.* (2001) demonstraram elevada heterogeneidade na distribuição espacial de raízes de espécies de *Eucalyptus* spp. e a redução de sua densidade com o aumento da profundidade.

A profundidade do solo exerce grande efeito na dinâmica sazonal de raízes de *Cryptomeria japonica*, sugerindo que as variações do perfil, como temperatura, umidade e densidade do solo, paralelas às condições fisiológicas da planta, substancialmente influenciam a dinâmica de raízes finas dessa espécie (KONÔPKA *et al.*, 2006).

Ahenkorah (1975) *apud* Lehmann (2003), encontrou 75% das raízes em atividade de cacauzeiro (*Theobroma cacao*) concentradas nos primeiros 10 cm do solo em Gana. Isso pode variar com a cultura, já que Kotur *et al.* (1997), citados pelo mesmo autor, encontraram para a manga (*Mangifera indica* L.) a mesma porcentagem em 216 cm de profundidade na Índia. Também a atividade dessas raízes diferencia-se de acordo com a espécie. Segundo Lehmann (2003), a atividade das raízes pode ainda ser alterada por atividades de manejo, como podas, fertilização e irrigação.

Witschoreck *et al.* (2003), trabalhando com *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake, observaram que 72,8% das raízes finas menores que 2 mm e 76,1% do comprimento dessas raízes se concentravam nos primeiros 30 cm do solo, ocorrendo redução da densidade do sistema radicular com o aumento da profundidade. Usman *et al.* (1999) observaram 58 e 59% das raízes finas na camada de 0-20 cm, 28 e 32% na camada de 20-40cm e 13 e 10% na profundidade de 40-60cm para *Quercus leucotrichophora* A. Camus Ex. Bahadur e *Pinus roxburghii* *Pinus roxburghii* Sarg., respectivamente. Segundo McQueen (1968), Kimmins e Hawkes (1978) e Witschoreck *et al.* (2003), a concentração de raízes finas na camada superior do solo está correlacionada com concentrações mais altas de matéria orgânica e nutrientes, e com as condições físicas favoráveis desta camada. Sayer *et al.* (2006) observaram que, independente da quantidade de camada orgânica presente no solo, a presença e a quantidade de serapilheira aumentam a colonização de raízes finas nesta camada.

Usman *et al.* (1999), pesquisadores de florestas nativas temperadas, observaram que a produção de raízes finas, em dois anos de avaliação, foi de 53-80% e 58-75% do sistema radicular para *Quercus leucotrichophora* A. Camus Ex. Bahadur e *Pinus roxburghii* Sarg., respectivamente.

Os ecossistemas florestais apresentam elevada contribuição para a imobilização de C, de acordo com Persson (1978) e McLaugherty *et al.* (1982), citados por Vogt e Bloomfield (1991). As raízes finas menores que 2 mm contribuem com 25-80% do acúmulo total de carbono anualmente no solo.

De acordo com Janssens *et al.* (2002), as raízes finas podem ser danificadas por herbívoros, patógenos, seca ou congelamento e precisam ser substituídas freqüentemente para assegurar o funcionamento do sistema radicular. As contínuas substituições de raízes finas permitem que as plantas explorem maior volume de solo. Para a formação de novas raízes, são necessárias novas fontes de nutrientes, e há um custo alto de carbono associado com uma rápida regeneração ou substituição dessas raízes quando mortas.

Quando as plantas não são afetadas pelo estresse ambiental ou por competição por outras plantas, a extensa expansão no sistema radicular lateral torna-se possível (SMUCKER, 1984), podendo as raízes se estenderem por mais de 10m. Essas raízes são, geralmente, suberizadas, apresentando diâmetro entre 2 - 20mm, os quais, em muitos casos, não mudam com o passar dos anos, não havendo incremento anual de biomassa (VOGT *et al.*, 1989). No entanto, o principal custo de carbono está associado ao grande comprimento de raízes laterais, em sua manutenção e na movimentação de nutrientes e de carbono, sendo provavelmente reduzido com a produção de tecidos novos (PENNING DE VRIES, 1975).

Gonçalves (1995) verificou que, quanto mais elevadas eram as taxas de crescimento das árvores de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden, menor era a densidade de raízes finas nas diferentes camadas de solo. As maiores densidades dessas raízes foram encontradas nos sítios de solos menos férteis, enquanto que, em solos mais férteis, com maior disponibilidade de bases e menor concentração de alumínio, o autor observou menor número de raízes.

Em povoamentos puros e mistos de *Picea abies* (L.) Karst. e *Fagus sylvatica* L., nos sítios pobres e ricos em nutrientes, Schmid e Kazda (2002) não constataram diferença significativa na produção de biomassa total de raízes finas. Entretanto, foi observada maior produção de biomassa de raízes finas de *Picea abies* (L.) Karst. nos povoamentos pobres em nutrientes. Em relação aos povoamentos, houve maior produção de raízes nos plantios mistos, aproximadamente 92% a mais em relação aos puros, sendo os mistos mais explorados pelas raízes finas, sobretudo de *Fagus sylvatica* L., cuja densidade de raízes resultou na diminuição das raízes de *Picea abies* (L.) Karst.

De acordo com Bakker *et al.* (2006), a distribuição de raízes está relacionada com a presença de nutrientes minerais no solo, por exemplo, na matéria orgânica do solo.

Muitos estudos investigam respostas das raízes a fatores como nutrientes e água, entretanto, sob condições naturais as plantas são expostas a estresses que podem ocorrer simultaneamente como, por exemplo, a redução da disponibilidade de nutrientes com o aumento da profundidade do solo e conseqüente compactação, sendo o sistema radicular superficial fundamental na aquisição desses nutrientes (LYNCH e HO, 2005).

O sistema radicular pode ser afetado de forma diferenciada pelos nutrientes. O nitrogênio promove o aumento da absorção nas raízes; o fósforo e o potássio, o crescimento de raízes de segunda ordem; e o cálcio, o vigor e o aumento da sobrevivência das raízes (KOLESNIKOV, 1971), além de garantir a integridade de membranas, mantendo a capacidade de absorção destas (MARSCHNER, 1995). O crescimento ortotrópico das raízes e a sua biomassa também estão, provavelmente, relacionados com a disponibilidade de nutrientes. Em povoamentos de *Eucalyptus* spp., com alta densidade de raízes finas, Laclau *et al.* (2001) observaram alta capacidade de absorção de cálcio pelas raízes, tanto do solo quanto da serapilheira, necessário para a sustentabilidade das árvores adultas. As florestas de *Pinus* spp. acumulam tipicamente um espesso horizonte orgânico, com uma grande quantidade de nutrientes, que são armazenados e lentamente liberados. As raízes finas tendem a se concentrar dentro e sob essa grande fonte de nutrientes (JANSSENS *et al.*, 2002).

Os nutrientes são considerados importantes modificadores da biomassa, produção e regeneração das raízes, em vários ecossistemas (VOGT e BLOOMFIELD, 1991). Alguns estudos em árvores mostraram forte correlação negativa entre a produção de raízes finas e a ciclagem do nitrogênio (VOGT *et al.*, 1986). Estudos têm mostrado um decréscimo na produção da biomassa de raízes com aumento em sua longevidade, quando se faz a fertilização com nitrogênio (VOGT *et al.*, 1985).

Harmand *et al.* (2004), trabalhando com *Acacia polyacantha* Willd, *Senna siamea* (Lamarck) H.S. Irwin & Barneby, *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh e plantas herbáceas em áreas de pousio, observaram diferentes concentrações de nitrogênio nos sistemas radiculares dessas espécies. Foi observado também que o acúmulo de nitrogênio na *Acacia polyacantha* Willd, espécie que realiza fixação biológica por meio de associação com bactérias diazotróficas, foi duas vezes maior do que na *Senna siamea* (Lamarck) H.S. Irwin & Barneby, três vezes maior do que no *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh, e seis vezes maior do que em plantas de algodão, amendoim e vegetação herbácea espontânea, apesar de sua baixa eficiência no uso desse nutriente com relação às demais espécies arbóreas. Isso pode ser vantajoso em consórcios agroflorestais, havendo disponibilização do nutriente para as demais espécies consorciadas.

A forma de absorção de nutrientes pelas plantas pode influenciar também o crescimento e a longevidade das raízes finas. A fonte de nitrogênio amoniacal promove menor produção de biomassa de raízes e uma taxa de regeneração mais lenta. Por outro lado, com o nitrogênio na forma nítrica, tem-se maior produção de biomassa e maior taxa de regeneração de raízes (SMUCKER, 1984; ABER *et al.*, 1985). Gonçalves (1995) observou também que as concentrações de nutrientes nas raízes finas de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden, retiradas dos sítios de solos mais férteis, eram maiores, sendo, no entanto, iguais ou menores do que as verificadas nos sítios de solos de menor fertilidade.

Block *et al.* (2006) mostraram que a longevidade de raízes finas de *Populus* é influenciada por uma interação de fatores, incluindo espécie, clone, idade, estação em que a raiz é produzida, diâmetro das raízes, além de vários fatores ambientais do solo. De acordo com Gill e Jacson (2000) e West *et al.* (2004), o turnover de raízes é um processo pelo qual raízes morrem e são substituídas por novas raízes em atividade. Esse processo é freqüentemente quantificado com respeito à produção e mortalidade anual de raízes finas e pode ser definido como a quantidade de raízes finas (baseado no comprimento de raízes ou biomassa) que foi produzida e que morreu em cada ano em relação à média anual de biomassa. O turnover de raízes finas, de acordo com Coleman (2003) *apud* Block *et al.* (2006), também pode ser definido como o inverso da média de raízes vivas e, conceitualmente, reflete o número de ciclos por ano de raízes finas que são produzidas e que senescem. A pesquisa sugere que taxas de substituição são específicas da espécie e exercem importante impacto no nível de nutrientes no solo, ciclagem e estoque de carbono.

West *et al.* (2004) observaram que a produção de raízes finas de *Pinus palustris* Mill. foi maior na camada mais superficial do que em camadas mais profundas do solo e que o turnover dessas raízes decresceu

significativamente com a profundidade. Os autores observaram também que a taxa de turnover apresentou correlação positiva com a taxa mais alta de mineralização de nitrogênio, ocorrendo em maior grau onde a disponibilidade de nitrogênio foi também mais alta. Isso mostra que a disponibilidade de nitrogênio pode ter um controle mais importante na taxa de turnover do que a disponibilidade de água no solo. De acordo com os autores, as maiores produções de raízes finas e sua mortalidade ocorreram em solos mais profundos e mais arenosos onde a produtividade era mais baixa, e a água era, provavelmente, mais limitante. Esses resultados enfatizam que a múltipla limitação de recursos pode afetar, de forma diferente, a taxa de turnover de raízes finas e sua produção total (WEST *et al.*, 2004).

No trabalho conduzido por Usman *et al.* (1999), a distribuição ortotrópica de raízes finas de *Quercus leucotrichophora* e *Pinus roxburghii* foi correlacionada com a concentração de nutrientes no solo, e o aumento da profundidade fez com que a concentração do nitrogênio nessas raízes fosse reduzida. Resultado similar foi encontrado no trabalho de McLaugherty *et al.* (1982), conforme citado pelo autor.

Em regeneração de florestas úmidas subtropicais, em povoamentos com idades de 7, 13 e 16 anos, foi observado que a taxa de mineralização de nitrogênio decresceu com o aumento da idade (ARUNACHALAM *et al.*, 1996). Essas avaliações foram realizadas na camada de 0-10 cm, durante 600 dias, com intervalos de 60 dias. Os autores constataram um decréscimo acelerado na concentração de nitrogênio nas raízes finas (< 2 mm), após 60 dias, e um aumento na concentração de fósforo ao longo do período avaliado, com exceção do povoamento de 16 anos. Esse trabalho mostrou também que os estoques de nitrogênio e de fósforo, resultantes da decomposição de raízes finas, foram positivamente correlacionados com o peso seco dessas raízes.

Fatores como a relação fonte/dreno de carboidratos, distribuição de carbono entre as partes aérea e radicular e o ambiente da rizosfera afetam o crescimento das raízes e a sua senescência, como também o crescimento da parte aérea e a sua capacidade de fixação de carbono. O funcionamento de raízes é intenso quando a eficiência de absorção de água ou nutriente por unidade de carbono é maximizada (EISSENSTAT e VAN REES, 1994). O fornecimento de assimilados, necessário para a manutenção das raízes e para seu futuro crescimento, é diretamente afetado pela taxa fotossintética das plantas, superfície da área foliar, tempo de retenção da folha, taxa de respiração, luz, água, nutrientes e condições de temperatura no local (VOGT e BLOOMFIELD, 1991).

De acordo com Vogt (1991), a atividade das raízes, como drenos, pode ser modificada por fatores como taxa de crescimento do tecido, atividade do meristema e taxa de respiração. Fatores ambientais – estresses por seca ou nutrientes – podem promover decréscimo na atividade do meristema, aumentando a senescência.

Beets e Whitehead (1996) não observaram o efeito significativo da aplicação de fertilizantes sobre a produção de raízes finas em *Pinus radiata* D. Don, embora a fração de massa seca para raízes finas tenha sido 50% maior em povoamentos não fertilizados. Rodriguez *et al.* (2003), também estudando *Pinus radiata* D. Don, observaram relação inversa entre biomassa de raízes finas e fertilização. Entretanto, segundo os mesmos autores, a competição por nutrientes reduz sua alocação para as raízes finas em benefício da parte aérea.

Muitos trabalhos indicam aumento na biomassa de raízes mortas durante o verão, o que pode ser atribuído ao aumento da temperatura e à redução do nível de umidade (TESKEY e HINCKLEY, 1981), ou à maior demanda de carbono pela copa, reduzindo, com isso, a translocação de carboidratos para as raízes (MOONEY e CHU, 1974; VOGT *et al.*, 1982). Entretanto, Vogt *et al.* (1981) constataram, em alguns resultados, um decréscimo na diminuição da alocação de carbono para as raízes durante os períodos de baixo crescimento e uma alta taxa de mortalidade de raízes finas em florestas de *Abies amabilis* Dougl no mesmo período.

Mudanças no crescimento e desenvolvimento de raízes, como alongamento, produção e ganho de peso mais precoce de novas raízes podem ser usadas como parâmetros para se obter a taxa de regeneração de raízes e, indiretamente, indicar os fatores que causam a sua senescência, pois a taxa de senescência de raízes é diferenciada entre plantas jovens e adultas, sendo as plantas mais novas mais sensíveis fisiologicamente a mudanças ambientais (VOGT e BLOOMFIELD, 1991). As raízes de menor diâmetro têm maior taxa de senescência do que as de diâmetro maior. Em parte, isso se deve à proximidade das raízes mais grossas com

a parte aérea e à maior reserva de carboidratos, segundo citações de Vogt e Bloomfield (1991).

Gill e Jackson (2000) fizeram uma revisão bibliográfica englobando uma série de artigos sobre regeneração e longevidade de raízes em vários tipos de florestas e observaram significativo decréscimo na regeneração de raízes e crescimento na longevidade com o aumento do diâmetro das raízes.

A comparação da formação e regeneração de raízes finas e grossas sugere um forte controle genético entre esses dois tipos de raízes, sendo as raízes finas mais afetadas por fatores ambientais com grandes variações, o que ocorre de forma localizada e não para o total do sistema radicular (VOGT e BLOOMFIELD, 1991). Makkonen e Helmisaari (1999) verificaram que a maior variação de biomassa viva e morta e a produção de raízes finas em povoamentos de *Scots pine* foram causados por fatores ambientais, como precipitação, quantidade de água no solo e temperatura.

Em florestas de *Pinus sylvestris* L., as diferenças sazonais na produção de massa de raízes finas foi maior nas camadas mais superficiais do solo, e a biomassa de raízes finas de diâmetro menor que 1mm foi bem maior do que as raízes de diâmetro de 1-2 mm (JANSSENS *et al.*, 2002). A maior densidade de raízes finas na camada de 0-15 cm do solo foi representada pelas raízes menores que 1mm. Nesse mesmo trabalho, não foram observadas diferenças significativas na regeneração de raízes nas diferentes camadas até 90 cm de profundidade, embora a regeneração de raízes finas na camada de 5-15 cm tenha sido 20% mais alta que nas demais. Os autores atribuíram a ausência de diferenças estatísticas ao alto coeficiente de variação encontrado nas análises.

A maior produção de biomassa de raízes se dá na fase de maior crescimento das árvores, isto é, na fase vegetativa, ocorrendo, durante o período de florescimento e de frutificação, um decréscimo na produção de biomassa de raízes (HEAD, 1973).

Consideráveis variações entre diferentes espécies na estimativa da longevidade de suas raízes finas podem ser observadas na Tabela 1, adaptada de Vogt e Bloomfield (1991).

TABELA 1: Longevidade das raízes finas de acordo com as espécies.

TABLE 1: Longevity of the fine roots in agreement with the species.

Espécie	Longevidade (anos)	Referências
<i>Abies amabilis</i> Dougl.	1-1,2	Vogt <i>et al.</i> (1982)
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.	6-8	Shaver e Billings (1975)
<i>Dupontia fisheri</i> R. Br.	6-8	Shaver e Billings (1975)
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck	1	Shaver e Kucera (1975)
<i>Liriodendron</i> sp.	1	Edwards Harris (1977)
<i>Malus</i> sp.	0,02-0,04	Childers e White (1942)
<i>Malus</i> sp.	0,20-0,26	Bosse (1960)
<i>Picea excelsa</i> Link	3-4	Orlov (1960)
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière (AD)<1mm	0,3	Alexander e Fairley (1983)
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière (AD)1-5mm	6,2	Alexander e Fairley (1983)
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière (NA) <1mm	0,2	Alexander e Fairley (1983)
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière (NA) 1-5mm	3,9	Alexander e Fairley (1983)
<i>Pinus elliotii</i> Engelm. Var. elliotii (< 1mm)	1,5	Gholz <i>et al.</i> (1986)
<i>Pinus elliotii</i> Engelm. Var. elliotii (1-5mm)	4,6	Gholz <i>et al.</i> (1986)
<i>Pinus</i> spp.	3-5	Heikurainen (1957)
<i>Pinus</i> spp.	4	Orlov (1966)
<i>Pinus sylvestris</i> L. (< 1mm)	1,4	Janssens <i>et al.</i> (2002)
<i>Pinus sylvestris</i> L. (1-2mm)	3,3	Janssens <i>et al.</i> (2002)
<i>Pinus taeda</i> L.	1	Edwards e Harris (1977)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	0,3-0,5	Santantonio e Hermann (1977)
<i>Ribes nigrum</i> Richards	>1	Head (1973)
<i>Tsuga</i> sp.	3,5	Orlov (1966)

Em que: NA = não-adubada; AD = adubada. Fonte: Vogt e Bloomfield (1991) – adaptado.

Esses dados mostram que a longevidade das raízes de espécies decíduas é, geralmente, inferior a um ano, e que a longevidade das perenes fica em torno de 1 a 12 anos. A taxa de regeneração de raízes pode ser

sensivelmente modificada com as condições locais, como mostrado na Tabela 1 para *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière, em povoamentos adubados e não-adubados.

Um fator a ser considerado para a longevidade das raízes e a sua contribuição na biomassa é o custo de respiração para manter o funcionamento destas (SMUCKER, 1984), fato que está diretamente relacionado com o tamanho das raízes e com a temperatura ambiente.

Para Crick e Grime (1987), a rápida regeneração das raízes pode ser vantajosa em ambientes ricos em nutrientes, nos quais a eficiência na captura de recursos é provavelmente maximizada pela redução da longevidade das raízes, aumentando, simultaneamente, a capacidade de absorção e reduzindo os custos de manutenção. Em contraste, o aumento da longevidade pode ser observado sob condições de alta competição por nutrientes, evitando, assim, a perda destes por meio de mortalidade das raízes. Além disso, em ambientes com solos pobres, maior proporção de raízes finas pode ser infectada com fungos micorrízicos (HARLEY e SMITH, 1983), os quais protegem essas raízes contra patógenos, possibilitando o aumento de sua longevidade (SCHOCULE e FAHEY, 1994). Segundo Harley (1969), essas associações prolongam a longevidade das células corticais e, conseqüentemente, a vida das raízes.

Estudos mostram a importância da fertilização e irrigação na distribuição e qualidade das raízes, bem como no rendimento energético para seu crescimento. Áreas de produção com diferente disponibilidade de umidade têm apresentado respostas diferenciadas na produção de raízes finas. Os resultados dos trabalhos de Kozlowski (1986) e Nisbet e Mullins (1986), citados por Vogt e Bloomfield (1991), mostraram um aumento na longevidade das raízes com o aumento da umidade. Mas, de acordo com os autores, é extremamente difícil a separação do efeito da água, oxigênio e nutrientes na produção e regeneração das raízes. O efeito da água no crescimento e regeneração de raízes torna-se fácil de ser mostrado, quando há afloramento periódico do lençol, ou quando as árvores crescem em condições de inundação (KRASNY, 1986), sendo dificultado sob variação irregular da disponibilidade de nutrientes e umidade.

A distribuição de água no solo por sistema de irrigação localizada é fator determinante nos padrões de distribuição das raízes no perfil. Coelho *et al.* (2002) observaram que há maior ocupação do volume do solo, de forma mais densa e uniforme, pelo sistema radicular da laranja pêra, quando se tem a irrigação por microaspersão, em relação à condição não-irrigada. Nesse mesmo trabalho, foi observado que, aproximadamente, 75% do comprimento total das raízes estavam a uma profundidade de até 0,7 m, ocorrendo maior percentagem de raízes finas e muito finas nas plantas sob condições de irrigação.

Em povoamento de *Eucalyptus* spp., com alta densidade de raízes finas, ocorre aumento do contato da água com a serapilheira, aumentando também a habilidade do povoamento em absorver água e nutrientes sobre a superfície por ocasião de chuvas curtas durante a estação seca (LACLAU *et al.*, 2001).

Em alguns povoamentos, as raízes estão expostas a condições de baixo pH e altas concentrações de elementos tóxicos, como alumínio, cádmio, manganês e outros, gerando toxidez. O acúmulo desses elementos nos tecidos das raízes pode impedir a absorção dos nutrientes essenciais, mudando a força do dreno de carbono das raízes, o que também contribui para a sua senescência (VOGT e BLOOMFIELD, 1991). O acúmulo seletivo de alguns desses elementos em concentrações usualmente tóxicas pode ser observado nas raízes de algumas espécies. Entretanto, segundo esse autor, esses elementos são precipitados ou complexados dentro das raízes finas.

Segundo Marschner (1995), a exclusão de elementos tóxicos, alteração do pH do meio e secreção mucilaginoso na zona apical das raízes são mecanismos de tolerância apresentados por algumas espécies. Segundo citação do autor, diferenças genotípicas na taxa de secreção das raízes é fator importante na capacidade das plantas em restringir a penetração de alumínio no meristema apical.

Em condições de seca ou falta de nutrientes, as raízes capturam muito poucos recursos para as plantas, mas ainda consomem significativas quantidades de carbono para manter as membranas e as enzimas de suas células em atividade.

CONSIDERAÇÕES

A compreensão do funcionamento das raízes é de fundamental importância para o entendimento total da fisiologia de uma planta, uma vez que as raízes constituem sua sustentação, meio para absorção de água e

nutrientes e podem apresentar mecanismos para proteção das plantas em condições adversas, afetando diretamente suas funções. Entretanto, o desenvolvimento das raízes é influenciado por diversos fatores, cujos efeitos são difíceis de serem avaliados isoladamente, o que torna o seu estudo muito complexo e desafiador, em função de custos envolvidos e dificuldades operacionais. Devem ser incentivados estudos voltados para novas metodologias de acompanhamento da dinâmica de raízes, de forma que sejam obtidos dados mais precisos, que auxiliem na definição do manejo das espécies, em diferentes condições edafoclimáticas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABER, J. D., MÉLILLO, J. M.; NADELHOFFER, K. J.; MCCLAUGHERTY, C. A.; PASTOR, J. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. **Oecologia**, v.66, p. 317-321, 1985.
- ARUNACHALAM, A.; PANDEY, H. N.; TRIPALHI, R .S.; MAITHANI, R .S. Fine root decomposition and nutrient mineralization patterns in a subtropical humid forest following tree cutting. **Forest Ecology and Management**, v. 86, p. 141-150, 1996.
- BAKKER, M. R.; AUGUSTO, L.; ACHAT, D. L. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. **Plant Soil**, v.286, p.37 -51, 2006.
- BEETS, P. N.; WHITEHEAD, D. Carbon partitioning in *Pinus radiata* stands in relation to leaf nitrogen status. **Tree Physiology**, v.16, p.131-138, 1996.
- BLOCK, R. M. A. ; VAN REES, K. C. J.; KNIGHT, J. D. A review of fine root dynamics in *Populus* plantations. **Agroforestry Systems**, v. 67, p. 73- 84, 2006.
- CHENG, W. Rhizosphere feedbacks in elevated CO₂. **Tree Physiology**, v.19, p.313-320, 1999.
- COELHO, E. F.; OLIVEIRA, F. C.; ARAÚJO, E. C. E.; VASCONCELOS, L. F. L. Distribuição de raízes de laranja “Pera” sob sequeiro e irrigação por microaspersão em solo arenoso. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.37, n.5, p.603-611, 2002.
- CRICK, J. C.; GRIME, J. P. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. **New Phytologist**, v.107, p. 403-414, 1987.
- EHRENFELD, J.; KALDOR, E.; PARMELEE, R. W. Vertical distribution of roots along a soil toposequence in the New Jersey Pinelands. **Canadian Journal of Forest Research**, v.22, p.1929-1936, 1992.
- EISSENSTAT, D. M.; VAN REES, K. C. J. The Growth and function of pine roots. **Ecological Bulletins**, v.43, p.76-91, 1994.
- GILL, R. A.; JACKSON, R. B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. **New Phytologist.**, v.147, p.13-31, 2000.
- GONÇALVES, J. L. M. Sistema radicular de absorção do *Eucalyptus grandis* sob diferentes condições edáficas. **Silvicultura**, v. 17, n. 61, p. 8-10, mar./abr. 1995.
- HARLEY, J. L. **The biology of Mycorrhiza**. 2.ed. Glasgow: Leonard Hill, 1969.
- HARLEY, J. L.; SMITH, S. E. **Mycorrhizal symbiosis**. London: Academic Press, 1983. 483p.
- HARMAND, J. M.; NJITI, C. F.; REVERSAT, F. B.; PUING, H. Aboveground and belowground biomass, productivity and nutrient accumulation in tree improved fallows in the dry tropics of Cameroon. **Forest Ecology and Management**, v.188, p.249-265, 2004.
- HEAD, G. C. Shedding of roots. In: **Shedding of plant parts**. New York: Academic Press, 1973. p.237-293.
- HENDRICK, R.; PREGITZER, K. The dynamics of fine root length, biomass and nitrogen content in two northern hardwood ecosystem. **Canadian Journal of Forest Research**, v.23, p.2507-2520, 1993.
- IPCC. **The science of climate change**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 572p.
- JANSSENS, I. A.; SAMPSON, D. A.; CURIEL-YUSTE, J.; CARRARA, A.; CEULEMANS, R. The carbon cost of root turnover in a Scots pine forest. **Forest Ecology and Management**, v.168, p.231-240, 2002.
- KIMMINS, J. P.; HAWKES, B. C. Distribution and chemistry of fine root in white spruce sup-alpine fir stand in British Columbia: Implication for management. **Canadian Journal of Forest Research**, v.8, p.265-278, 1978.
- KOLESNIKOV, V. **The root system of fruit plants**. Moscow: Izdatelstvo Mir, 1971.
- KONÔPKA, B.; NOGUCHI, K.; SAKATA, T.; TAKAHASHI, M.; KONÔPKOVÁ, Z. Fine root dynamics in a

- Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation throughout the growing season. **Forest Ecology and Management**, v. 225, p. 278-286, 2006.
- KREJCI, L. C.; MARTINS, L. G. C.; LOURENÇO, P. Y. **Desenvolvimento do sistema radicular de *Eucalyptus* sp sob diferentes condições de solo**. Salvador: COPENER, 1986. 24p.
- LACLAU, J. P.; ARNAUD, M.; BOUILLET, J. P.; RANGER, J. Spatial distribution of *Eucalyptus* roots in a deep sandy soil in the Congo: relationships with the ability of the stand to take up water and nutrients. **Tree Physiology**, v.21, p.129-136, 2001.
- LACLAU, J. P.; TOUTAIN, F.; M'BOU, A. T.; ARNAUD, M.; JOFFRE, R.; RANGER, J. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in Congolese *Eucalyptus* plantations. **Annals of Botany**, v. 93, p.249-261, 2004.
- LEHMANN, J. Subsoil root activity in tree-based cropping systems. **Plant and Soil**, v. 255, n.1, p.319 -331, 2003.
- MAKKONEN, K.; HELMISAARI, H. Fine root biomass and production in *Scots pine* stands in relation to stand age. **Tree Physiology**, v.21, p.193-198, 1999.
- MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. San Diego: Academic Press, 1995. 889p.
- MATAMALA, R.; GONZÁLEZ-MELER, M. A.; JASTROW, J. D.; NORBY, R. J.; SCHLESINGER, W. H. Impacts of Fine Root Turnover on Forest NPP and Soil C Sequestration Potential. **Science**, v.302, p.1385-1387, 2003.
- MCCLAUGHERTY, C. A.; ABER, J. D.; MELILLO, J. M. Decomposition dynamics of fine roots in forested ecosystems. **Oikos**, v.42, p.378-386, 1985.
- MCQUEEN DR. The qualitative distribution of absorbing roots of *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* in a forest succession. **Oecologia Plantarum**, v.3, p.83-89, 1968.
- MOONEY, H. A.; CHU, C. Seasonal carbon allocation in *Heteromeles arbutifolia*, a California evergreen shrub. **Oecologia**, v.14, p.295-306, 1974.
- PENNING DE VRIES, F. W. T. The cost of maintenance processes in plant cells. **Annals of Botany**, v.39, p.77-92, 1975.
- RODRIGUEZ, R.; ESPINOSA, M.; HOFMANN, G.; MARCHANT, M. Needle mass, fine root and stem wood production in response to silvicultural treatment, tree size and competitive status in radiata pine stands. **Forest Ecology and Management**, v.186, n.1-3, p.287-296, 2003.
- RYLTER, R. M. **Fine root production and carbon and nitrogen allocation in basket willows**. 1997. Thesis (Doctoral) - Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 1997.
- SANTOS, D. B. DOS; COELHO, E. F. AZEVEDO, C. A. V. DE. Absorção de água pelas raízes do limoeiro sob distintas frequências de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.9, n.3, p.327-333, 2005.
- SAYER, E. J.; TANNER, E. V. J.; CHEESMAN, A. W. Increased litterfall changes fine root distribution in a moist tropical forest. **Plant Soil**, v. 281, p.5-13, 2006.
- SCHMID, I.; KAZDA, M. Root distribution of Norway Spruce in monospecific and mixed stands on different soils. **Forest Ecology and Management**, v.159, p.37-47, 2002.
- SCHOCULE, A. W.; FAHEY, T. J. Foliage and fine root longevity of pines. **Ecological Bulletins**, v.43, p.136-153, 1994.
- SMUCKER, A. J. M. Carbon utilization and losses by plant root systems. In: SMUCKER, A. J. M. **Roots, nutrient and water influx, and plant growth**. Madison: American Society of Agronomy, 1984. p.27-46 (Special Publication, 49).
- STULE, TESKEY, R. O.; HINCKLEY, T. M. Influence of temperature and water potential on root growth of white oak. **Plant Physiology**, v.52, p.363-369, 1981.
- USMAN, S.; SINGH, S. P.; RAWAT, Y. S. Fine root productivity and turnover in two Evergreen Central Himalayan forest. **Annals of Botany**, v.84, p.87-94, 1999.
- VANCE, E. D.; NADKARNI, N. M. Root biomass distribution in a moist tropical montane forest. **Plant Soil**, v.142, p. 31-39, 1992.
- VOGT, K. A.; EDMONDS, R. L.; GRIER, C.C. Seasonal changes in biomass and vertical distribution of mycorrhizal and fibrous-textured conifer fine roots in 23- and 108-year-old subalpine *Abies amabilis* stand. **Canadian Journal of**

Forest Research, v.11, p. 223-229, 1981.

VOGT, K., ASBJORNSEN, H.; ERCELAWN, A.; MONTAGNINI, F.; VALDÉS, M. Roots and mycorrhizas in plantation ecosystems. In: NAMBIAR, E. K. S., BROWN, A.G. (Eds). **Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests**. Canberra: ACIAR, p.247-296, 1997.

VOGT, K. A.; BLOOMFIELD, J. Tree root turnover and senescence. In: LASSOIE., J. P., HINCKLEY. T. M. (Eds.). **Plant roots: the hidden half**. New York : Marcel Dekker, 1991. p.287-305.

VOGT, K. A.; GRIER, C. C.; MEIER, C. E.; EDMONDS, R. L. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. **Ecology**, v.63, p.370-380, 1982.

VOGT, K. A.; GRIER, C. C.; VOGT, D. J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above and belowground detritus of world forests. **Advances in Ecological Research**, v.15, p.303-377, 1986.

VOGT, K. A.; VOGT, D. J.; MOORE, E.E.; LITTKE, W.; GRIER, C.C.; LENEY, L. Estimating Douglas-fir fine root biomass and production from living bark and starch. **Canadian Journal of Forest Research**, v.15, p.177-179, 1985.

VOGT, K. A.; VOGT, D. J.; MOORE, E. E.; SPRUGEL, D. G. Methodological considerations in measuring biomass, production, respiration and nutrient resorption for tree roots in natural ecosystems. In: TORREY, J.G.; WINSHIP, L.J. (Eds.). **Applications of continuous and steady-state methods in root biology**. Dordrecht : Kluwer, 1989. p.217-232.

VOGT, K. A. Carbon budgets of temperate forest ecosystems. **Tree Physiology**, v.9, p.69-86, 1991.

WITSCHORECK, R.; SCHUMACHER, M. V.; CALDEIRA, M. V. W. Estimativa da biomassa e do comprimento de raízes finas em *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake no município de Santa Maria – RS. **Revista Árvore**, v.27, n.2, p.177-183, 2003.

WEST, J. B.; ESPELETA, J. F.; DONOVAN, L. A. Fine root production and turnover across a complex edaphic gradient of a *Pinus palustris* - *aristida stricta* savanna ecosystem. **Forest Ecology and Management**, v.189, p.397-406.