

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
CENTRO DE ENERGIA NUCLEAR NA AGRICULTURA**

GEORGE RODRIGUES LAMBAIS

**Produção e mortalidade de raízes finas em plantações de *Eucalyptus grandis*
cultivados em Latossolos (Itatinga-SP)**

Piracicaba

2015

GEORGE RODRIGUES LAMBAIS

**Produção e mortalidade de raízes finas em plantações de *Eucalyptus grandis*
cultivados em Latossolos (Itatinga-SP)**

Versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011

**Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear
na Agricultura da Universidade de São Paulo
para obtenção do título de Doutor em Ciências**

**Área de Concentração: Química na Agricultura e
no Ambiente**

**Orientadora: Profa. Dra. Marisa de Cássia
Piccolo**

Co-orientador: Dr. Jean-Paul Laclau

Piracicaba

2015

AUTORIZO A DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Seção Técnica de Biblioteca - CENA/USP

Lambais, George Rodrigues

Produção e mortalidade de raízes finas em plantações de *Eucalyptus grandis* cultivados em Latossolos (Itatinga-SP) / George Rodrigues Lambais; orientadora Marisa de Cássia Piccolo; co-orientador Jean-Paul Laclau. - - versão revisada de acordo com a Resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2015.

139 p. : il.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Ciências. Área de Concentração: Química na Agricultura e no Ambiente) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo.

1. Carbono 2. Ecofisiologia vegetal 3. Fungos micorrízicos 4. Lençóis freáticos 5. Minirhizotron 6. Plantas tropicais 7. Sistema radicular 8. Solo florestal I. Título

CDU 581.144.2 + (582.776 : 631.445.7)

DEDICATÓRIA

*Primeiramente à Deus pelo dom da vida e a oportunidade de evoluir
como ser humano.*

À toda minha família, alicerce de tudo o que hoje sou.

*À minha mãe Marcia e avó Vilma pelo carinho, amor, incentivo,
educação e apoio fundamental durante toda a minha vida.*

*Aos meus tios Antonio e Marcio pelo incentivo, apoio, paciência,
amizade e ensinamentos.*

*À minha amada esposa Érica, pelo
amor, dedicação, paciência,
companheirismo e alegria durante
mais esse ciclo.*

OFEREÇO

“Só sei que nada sei.”

Sócrates

“O começo de todas as ciências é o espanto de as coisas serem o que são.”

Aristóteles

“Não há problema que não possa ser solucionado pela paciência.”

Chico Xavier

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.”

José de Alencar

“A satisfação está no esforço e não apenas na realização final.”

Mahatma Gandhi

“C’est le temps que tu as perdu ta rose qui fait ta rose si importante.”

Antoine de Saint-Exupéry

AGRADECIMENTOS

À Universidade de São Paulo (USP) e ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA), pela oportunidade de cursar o doutorado.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão das bolsas de estudo no Brasil (Processo N° 2011/06412-3) e no exterior (Processo N° 2013/23919-0).

À professora Dra. Marisa de Cássia Piccolo, pela oportunidade, orientação, paciência, amizade, convivência e, sobretudo, pela confiança em meu trabalho.

Ao pesquisador Dr. Jean-Paul Laclau, pela orientação, aprendizado, paciência, confiança, simplicidade e grandes oportunidades. Um grande pesquisador!

Ao Projeto EUCFLUX, IPEF, Departamento de Ciências Florestais (ESALQ/USP) e ao Dr. José Luiz Stape e Dr. Otávio Campoe, por todo apoio logístico, suporte técnico e informações na execução do experimento no campo. À empresa DURATEX S.A., pela área experimental.

Ao time “Roots/Racines” do UMR Eco&Sols (CIRAD): Dr. Christophe Jourdan e Msc. Amandine Germon, por todo aprendizado, discussões, paciência e ajuda com os resultados dos capítulos 2 e 3 dessa tese. *Un très grand merci!*

Aos pesquisadores do CIRAD, Dr. Jean-Pierre Bouillet, Dr. Yann Nouvellon e Dr. Mathias Christina, por todas as discussões científicas, amizade e convivência.

Às pesquisadoras do CIRAD, Dra. Àgnes Robin e Dra. Claude Plassard, pelo ensinamento, dicas, paciência e ajuda com o desenvolvimento do experimento de ectomicorrizas.

Aos professores Dr. Plinio de Camargo e Dr. José Leonardo de Moraes Gonçalves, pela ajuda, convivência e participação na banca no exame de qualificação com boas sugestões para o desenvolvimento do experimento.

À Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga (ESALQ/USP), pela ótima infraestrutura, imprescindível para execução do estudo, aos seus administradores João Carlos Teixeira Mendes e Rildo Moreira e Moreira, e a todos os funcionários, em especial à Elaine (secretária) e às “tias da cozinha” (dona Lena e Lana), por todo apoio e amizade durante os trabalhos de campo.

Ao Éder Araújo da Silva e a toda equipe da Floragro, pela grande ajuda nos trabalhos de campo e laboratório, além da ótima convivência.

À equipe da TECNAL: Giampiero, Felipe, Otávio e Victor, por todo o suporte técnico com o scanner “Titanic”.

À professora Dra. Elke Cardoso, aos técnicos Denise Mescolotti e Fernando Baldesin, e aos alunos Arthur Prudêncio (Msc.) e Maiele Santana (bióloga) do Laboratório de Microbiologia de Solos (ESALQ/USP), pela confiança, parceria, paciência, ajuda e ensinamentos fundamentais para execução do experimento com micorrizas.

Aos professores Dr. Alex Krusch, Dr. Marcelo Moreira e Dr. Luiz Antonio Martinelli (“Zebu”) e todos os técnicos do Laboratório de Ecologia Isotópica (LEI) do CENA: Gustavo Baldi (“Gu”), Alexandra Montebello (“Xanda”), Fabiana Fracassi (“Fá”), Geraldo Arruda (“Gera”), Maria Antonia Perez (“Toninha”) e Edmar Mazzi, pela ajuda, amizade e convivência.

À equipe do Laboratório de Ciclagem de Nutrientes (LCN/CENA): Guilherme Furlan, Lucas (Kumpady) e Wanderlei, pelo convivência, ajuda e amizade durante toda essa etapa.

Aos colegas de pós-graduação: Eráclito, Luciana Coletta (“Lu”), à Silvia Rafaela Lins (“Rafa”), Natássia, à Luciana Bachega (“Lulis”), César Piccireli (“Gubers”), Rosangela Braz, Elizabete Ravagnani (“Bethe”), Silvia Mardegan, Síglea, Maíra, Thais Reis, Taciana, Cecília, Rafael (“Piro”), Luiza, Aline, Fernanda, Melissa, Juliana, Cristiane, pela convivência e amizade durante esse ciclo. Em especial ao Robson Willians da Costa Silva (“Rob”) e Luiz Felipe Salemi (“Urso”) pela amizade e grandes discussões científicas ao longo dessa etapa.

Ao pessoal do setor de transporte do CENA: Claudião, Luis (“Luisinho”), Oldac e Ademir, pela amizade, paciência e pelas boas conversas durante as viagens que, certamente, tornaram o trabalho mais descontraído e agradável.

Aos estagiários Paloma, Aline, Marcela e Otávio, pelo apoio com as coletas de campo e trabalhos no laboratório em Itatinga e Piracicaba.

Aos colegas José Carlos de Deus Jr. (“Zé”) e Rafael Pinheiro, por toda ajuda com as coletas de campo e análises com as raízes.

Ao grande amigo Enzo Dal Pai (“Kzé”), pelo apoio, moradia e descontração durante as minhas passagens por Itatinga/Botucatu.

À todos do UMR Eco&Sols (CIRAD) de Montpellier: Hellene, Farid, Didier, Kittima, Fatima, Damien, Maxime, Adeline, Esther, Remi, Magali, Phillipe, pela recepção e convivência durante minha passagem pela França.

À família sul-americana na França: Vitor, Burguesinha, Tito, Bigode, Jabu, Kia, 2004, Jony, por tornarem essa etapa mais alegre. Em especial aos novos amigos conquistados: Ranieri Ribeiro e Juliana.

Às secretárias Rosângela e Roberta pela amizade e por toda a ajuda.

Ao Fábio, Neuda e Daiane do setor de pós-graduação do CENA, pela convivência e ajuda sempre que necessário durante esta jornada.

À bibliotecária Marília do CENA, pela ajuda na formatação desta tese.

A toda a minha família, em especial: Iago, Herbert, Sandra, Guilherme, Bibi, Gracia, Patrícia, Léo, Mathilde, Valter. Aos amigos Eduardo (Du), Renata (Rufinu's), Renata, (Fernandes), Luís (Chegadão), Mauricio, Rafaela, Daniel, Fabio e Veridiana, por sempre estarem presentes em todos os momentos felizes ou não durante essa etapa.

Aos amigos de SBO/Americana: Marcelo (Sorvetero), Ademir (Dê), Alan, Carlos (Morcego), Paulo Ricardo, Fabião (*in memorian*), Flavio, Rodrigo, Adriano (Lemão), Marcos e à todos seus familiares.

À turma do Futiba de Quinta e Tiririca F.C.: Dan, Frangalhos, Pilico, Johnny, Éder, Juninho, Léo e Pigarro, pelas horas de distração e alegria.

E a todos que participaram de forma direta e indireta durante todo esse ciclo, meu muito obrigado por tudo!!!

RESUMO

LAMBAIS, G.R. **Produção e mortalidade de raízes finas em plantações de *Eucalyptus grandis* cultivados em Latossolos (Itatinga-SP)**. 2015. 139 p. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.

As plantações brasileiras de eucaliptos apresentam um dos maiores valores da produção primária bruta (PPB) entre os diversos ecossistemas do mundo. Nos ecossistemas florestais, o fluxo total de carbono no solo é constituído em grande parte pela produção e mortalidade das raízes finas (diâmetro ≤ 2 mm), podendo representar 20-60% da PPB. Esse estudo teve como objetivo principal avaliar a dinâmica e o prazo de vida (PV) das raízes finas, através do método não-destrutivo de minirhizotrons (MR), em plantio de *E. grandis* (2-4 anos de idade) cultivados em latossolos. Os objetivos específicos foram divididos em três capítulos: i-) avaliar a influência da textura (20 e 40% de argila) na dinâmica das raízes finas, em camadas superficiais do solo (0-30 cm); ii-) estudar a dinâmica das raízes no solo arenoso até 6 m de profundidade; iii-) investigar as associações simbióticas das raízes finas de eucaliptos (2 anos do plantio) com fungos micorrízicos arbusculares (FMA) na superfície de solos com texturas contrastantes, e fungos ectomicorrízicos (ECM) em camadas profundas do solo arenoso (4 anos do plantio). As imagens da interface solo-MR foram produzidas quinzenalmente, através de um scanner portátil no interior dos tubos MR em um período de dois anos. O software WinRHIZO Tron foi utilizado para medir o comprimento e diâmetro das raízes finas que apareceram durante o estudo. O conteúdo de água no solo foi monitorado, até 10 m de profundidade com auxílio de sensores CS615 (Campbell), continuamente durante todo o período de estudo. As avaliações de FMA e ECM foram realizadas através de amostragens destrutivas do solo. Os resultados observados com os MR mostraram que a textura do solo teve influência direta no comprimento radicular na camada de 0-30 cm, onde o solo arenoso apresentou valores superiores em relação ao solo argiloso durante todo o estudo. Ao final de dois anos, o solo arenoso teve o dobro de comprimento total acumulado em relação ao solo argiloso, com 30 m m⁻² imagem. Na mesma profundidade, as raízes finas provenientes do solo arenoso tiveram uma maior colonização por FMA em relação ao solo argiloso, com médias de 38,5 e 10,5%, respectivamente. Uma fraca correlação entre umidade do solo e a dinâmica de raízes para textura e profundidade do solo foi observada. As médias de alongação diária das raízes finas foram de 0,10 e 0,22 cm dia⁻¹ na camada de 0-2 e 2-6 m de profundidade, respectivamente. A alongação diária máxima no perfil do solo foi de 3,5 cm dia⁻¹ na camada de 5-6 m. Através de análises moleculares, foi detectada a presença de *Pisolithus* (ECM) na profundidade de 2-3 m. No geral, o PV e a taxa de ciclagem das raízes finas de eucaliptos foram em torno de 500 dias e 0,70 ano⁻¹, respectivamente, não sofrendo influência significativa da textura e profundidade do solo. Quando as raízes finas foram analisadas por classe de diâmetro (< 0,3, 0,3-0,5 e 0,5-2,0 mm) e micorrização, observou-se uma diferença significativa na sua longevidade. As árvores de eucaliptos apresentaram uma alta capacidade de exploração do solo.

Palavras-chave: Carbono. Raiz. Minirhizotron. Comprimento radicular. Diâmetro radicular. Profundidade do solo. Solo tropical. Micorrizas. Absorção. Água.

ABSTRACT

LAMBAIS, G.R. **Fine root turnover and lifespan in the *Eucalyptus grandis* plantations established in Oxisol soils (Itatinga-SP)**. 2015. 139 p. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.

Brazilian eucalyptus plantations are among the forest ecosystems in the world with the highest gross primary productivity (GPP). The total belowground carbon allocation, including mainly production and mortality of fine roots (diameter ≤ 2 mm), can account for 20-60% of GPP in forest ecosystems. This study aimed to evaluate the dynamics and lifespan of fine roots in *E. grandis* plantations (2-4 years old) established in Oxisols, using the non-destructive method of minirhizotrons (MR). The specific objectives of this study were: *i-*) to evaluate the influence of soil texture (20 and 40% clay) in the dynamics of fine roots in the topsoil (0-30 cm); *ii-*) to study the dynamics of the fine roots in a sandy soil up to 6 m depth; *iii-*) to investigate the symbiotic associations of *Eucalyptus* fine roots (2 years old after planting) with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the upper soil layers for two contrasting soil textures, and ectomycorrhizal fungi (ECM) in deep layers of a sandy soil (4 years old after planting). Images at the interface soil-MR were obtained fortnightly using a portable scanner within the MR tube over a period of two years. The WinRhizo Tron software was used to measure the length and diameter of the fine roots that appeared throughout the study period. Soil water contents were continuously monitored down to a depth of 10 m using CS615 sensors (Campbell). The frequency of occurrence of AMF and ECM were evaluated using soil core samples. The MR technique showed that the soil texture directly influenced fine root growth in the 0-30 cm layer, with higher values in the sandy soil than in the clay soil throughout the study period. After two years, the cumulative root length in the sandy soil reached a total of 30 m m⁻² image, which was twice as high as the clay soil. At the same depth, fine roots had a greater colonization by AMF in the sandy soil compared to the clay soil, which represented 38.5 and 10.5%, respectively. A weak correlation between relative extractable water and dynamics of fine roots was observed, independent of the soil texture and depth. The means of daily elongation of fine roots were 0.10 cm day⁻¹ in the 0-2 m soil layers and 0.22 cm day⁻¹ in the 2-6 m soil layer. The maximum daily root elongation throughout the soil profiles reached 3.5 cm day⁻¹ at a depth of 5-6 m. Using molecular analyses, the presence of Pisolithus (ECM) was detected at a depth 2-3 m. In general, the lifespan and the turnover rates of *Eucalyptus* fine roots were about 500 days and 0.70 yr⁻¹, respectively, and the effects of soil texture and soil depth were not significant. The fine root longevity was significantly affected by the diameter class (< 0.3, 0.3-0.5 and 0.5-2.0 mm) and the mycorrhizal status, there was a significant difference in their longevity. The *Eucalyptus* trees exhibited a remarkably high capacity of soil exploration in the Oxisols studied.

Key-words: Carbon. Root. Minirhizotron. Root length. Root diameter. Soil depth. Tropical soil. Mycorrhizae. Uptake. Water.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	17
1.1 Hipóteses.....	20
1.2 Objetivos.....	20
1.3 Revisão da Literatura.....	20
1.3.1 O gênero <i>Eucalyptus</i> no Brasil.....	20
1.3.2 Fixação e balanço de carbono em ecossistemas florestais.....	22
1.3.3 Raízes finas e seu papel na ciclagem de carbono.....	24
1.3.4 Raízes finas em camadas profundas do solo.....	28
1.3.5 Metodologias de estudos para quantificação de raízes finas e sua dinâmica.....	31
1.3.5.1 Métodos destrutivos diretos.....	31
1.3.5.2 Métodos não destrutivos diretos.....	33
1.3.5.3 Métodos indiretos.....	35
1.3.6 Associações simbióticas entre raízes finas e fungos micorrízicos.....	36
REFERÊNCIAS.....	39
2 CICLAGEM DE RAÍZES FINAS EM PLANTAÇÕES DE <i>Eucalyptus grandis</i> CULTIVADOS EM LATOSSOLOS COM DIFERENTES TEXTURAS.....	54
Resumo.....	54
Abstract.....	55
2.1 Introdução.....	56
2.2 Material e Métodos.....	58
2.2.1 Local de estudo (Projeto EUCFLUX).....	58
2.2.2 Caracterização da área experimental.....	59
2.2.3 Instalação dos tubos MR e monitoramento das raízes finas.....	61
2.2.4 Monitoramento da umidade do solo.....	64
2.2.5 Delineamento experimental.....	64
2.2.6 Digitalização das raízes e análises de imagens.....	65
2.2.7 Análises dos resultados.....	65
2.2.8 Análises estatísticas.....	67
2.3 Resultados e Discussão.....	68
2.3.1 Caracterização climática.....	68
2.3.2 Variabilidade da disponibilidade hídrica do solo.....	69
2.3.3 Produção e mortalidade do comprimento radicular.....	70
2.3.4 Prazo de vida e taxa de ciclagem das raízes finas.....	78

2.4 Conclusão	85
Referências	86
3 PRODUÇÃO E MORTALIDADE DAS RAÍZES FINAS DE <i>Eucalyptus grandis</i> EM LATOSSOLO COM TEXTURA MÉDIA ARENOSA ATÉ 6 M DE PROFUNDIDADE	91
Resumo	91
Abstract	92
3.1 Introdução	93
3.2 Material e Métodos	94
3.2.1 Instalação dos tubos MR e monitoramento das raízes finas	94
3.2.2 Amostragens destrutivas de solo	96
3.2.3 Análises estatísticas	99
3.3 Resultados e Discussão	99
3.3.1 Caracterização climática e conteúdo de água no solo	99
3.3.2 Produção e mortalidade do comprimento radicular	100
3.3.3 Prazo de vida e taxa de ciclagem de raízes finas	111
3.4 Conclusão	116
Referências	117
4 SIMBIOSE ENTRE FUNGOS MICORRÍZICOS E RAÍZES FINAS DE <i>Eucalyptus grandis</i> : NOVAS INFORMAÇÕES PARA MELHORAR O ENTENDIMENTO SOBRE A ECOLOGIA DAS MICORRIZAS EM LATOSSOLOS	120
Resumo	120
Abstract	121
4.1 Introdução	122
4.2 Material e Métodos	125
4.2.1 Colonização de raízes finas de eucaliptos (2 anos de idade) por fungos micorrízicos arbusculares em Latossolos com texturas diferentes (Experimento A)	125
4.2.1.1 Análises estatísticas	126
4.2.2 Avaliação de fungos ectomicorrízicos em raízes profundas de eucaliptos (4 anos de idade) em Latossolos (Experimento B)	126
4.3 Resultados e Discussão	128
4.3.1 Endomicorrizas (FMA) em raízes finas de <i>E. grandis</i> aos 2 anos de idade	128
4.3.2 Ectomicorrizas (ECM) em raízes profundas de eucaliptos aos 4 anos de idade	131
4.4 Conclusão	136
Referências	136
5 CONSIDERAÇÕES FINAS	139

1 INTRODUÇÃO GERAL

As plantações florestais cobrem uma área de 264 milhões de hectares atualmente, o que corresponde a 7% da área total de floresta no mundo, apoiando crescentes demandas locais e globais para madeira (FAO, 2012). O gênero *Eucalyptus* é a madeira mais plantada em regiões tropicais, perfazendo mais que 20 milhões de hectares, e no Brasil sua área chega a aproximadamente 5,1 milhões de hectares plantados (ABRAF, 2013). A espécie *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden e híbridos desta espécie representam a maior parte das plantações brasileiras, sendo o aumento das produções fundamental para suprir o crescimento das indústrias de celulose e papel, chapas e aglomerados, serraria, siderurgia, cerâmica, entre outras (GIACOMELLI, 2007).

A produtividade de plantios florestais no Brasil vem sendo continuamente estudada (STAPE et al., 2008; RYAN et al., 2010; CAMPOE et al., 2012), mostrando que a produção de madeira representa apenas uma fração de todo o ciclo do carbono existente nessas florestas. Dessa forma, estudos de monitoramento do balanço de carbono resultam em ganhos significativos e necessários para aprimorar o conhecimento sobre os processos que controlam o crescimento da floresta, padrões de alocação de carbono para diferentes componentes da floresta, calibração e validação de modelos ecofisiológicos e aperfeiçoamento das atividades silviculturais. As estimativas do fluxo total de carbono no solo, considerando respiração do solo, serapilheira, e as mudanças de carbono, têm ajudado esta abordagem de balanço de massa (GIARDINA; RYAN, 2002). Esta metodologia foi utilizada para calcular os padrões do particionamento de carbono (C), tais como a produção primária bruta (PPB), a produção primária líquida (PPL) e o fluxo total de C no solo (FTCS) em várias regiões com plantios de eucalipto comerciais no Brasil (STAPE et al., 2008; RYAN et al., 2010). Os resultados desses estudos revelaram valores para PPB entre 3,1 e 6,6 kg C m⁻² ano⁻¹; PPL entre 0,8 e 2,7 kg C m⁻² ano⁻¹; e FTCS entre 0,4 e 2,3 kg C m⁻² ano⁻¹. Em regiões tropicais, onde as florestas plantadas são de rápido crescimento, é possível absorver grandes quantidades de carbono atmosférico através do plantio florestal em um prazo relativamente curto. Estimativas de fixação de carbono em florestas plantadas no Brasil indicam valores entre 7 e 15 Mg de C fixado ha⁻¹ ano⁻¹ (ABRAF, 2013).

As florestas tropicais desempenham um importante papel no ciclo global de carbono por representarem cerca de 20% dos estoques globais de carbono e 30% da produtividade

terrestre, (PRENTICE et al., 2001). Uma grande porção do carbono no solo é proveniente das raízes finas, que é um componente essencial dos ecossistemas terrestres. Essas raízes, com diâmetro ≤ 2 mm, com diversas ramificações e associações com hifas de fungos micorrízicos, são de grande importância na absorção de água e nutrientes. Em virtude desta complexidade, é importante definir as raízes finas não somente pelo diâmetro, mas também pela sua função e atividade (MAJDI et al., 2005; McCORMACK et al., 2015). A dinâmica de raízes finas no solo tem o potencial de influenciar a produção e emissão de gases. As raízes vivas produzem CO₂ durante a respiração e ambas, vivas e mortas, contribuem com C e N lábeis para a produção microbiana de CO₂, N₂O, NO e CH₄ (SILVER et al., 2000). Dessa forma, tal dinâmica é um componente particularmente importante no ciclo de carbono global, influenciando a atividade microbiana do solo e a decomposição da matéria orgânica. A produção e mortalidade de raízes finas podem representar cerca de 20 a 70% da NPP de várias espécies de árvores e florestas.

Os efeitos da disponibilidade de recursos do solo sobre a longevidade de raízes finas são menos claros do que os de fatores climáticos, mas também podem ser variáveis importantes que explicam os padrões de dinâmica de raízes finas no solo (VOGT et al., 1993; McCOMARCK; GUO, 2014). O prazo de vida médio, ou seja, a longevidade de uma raiz pode variar de algumas semanas a vários anos, e também pode ser influenciada pela temperatura do solo (HENDRICK; PREGITZER, 1993; GILL; JACKSON, 2000; HENDRICKS et al., 2006; McCOMARCK; GUO, 2014), presença de água e disponibilidade de nutrientes (NADELHOFFER; RAICH 1992; KING et al., 2002), profundidade no perfil do solo (JOSLIN et al., 2006) e associações micorrízicas (KING et al., 2002; GUO et al., 2008b, ESPELETA et al., 2009). Inúmeras pesquisas realizadas no campo apontam que os fungos micorrízicos (endomicorrízicos e ectomicorrízicos) contribuem em diversas funções dos ecossistemas, tais como o ciclo de carbono, a mobilização de nutrientes da matéria orgânica do solo e a dinâmica da água, e podem formar associações simbióticas com espécies de grande importância econômica no Brasil, como o *Eucalyptus* e *Pinus* (PAGANO; SCOTTI, 2008; MELLO et al., 2006; ARAÚJO et al., 2004; CAMPOS et al., 2001; ZAMBOLIM; BARROS, 1982). Esses fungos estão diretamente envolvidos na produção, mortalidade e decomposição das raízes finas em florestas. No entanto, a ecologia dos fungos micorrízicos em florestas plantadas em regiões tropicais ainda não é bem conhecida.

Estudos de raízes finas são trabalhosos, caros, e frequentemente dificultados por limitações metodológicas (MAEGTH et al., 2013). Os métodos mais usados para estudar as raízes finas são: balanços de massa, tais como estimativas de C e N, amostragens sequenciais

de solo e separação das raízes, técnicas de imagem de raios-X, técnicas isotópicas de C e o sistema de minirhizotrons (MR).

O método utilizado como referência na última década para estudos da dinâmica radicular é a observação contínua em tubos MR. O sistema MR consiste de um tubo transparente previamente instalado no perfil do solo, no qual são obtidas imagens das raízes através de um scanner específico. Após a obtenção da imagem no campo, esta é analisada em laboratório através da utilização de aplicativos computacionais para a determinação dos atributos radiculares de interesse. A técnica permite, de maneira não-destrutiva, observações *in situ* do sistema radicular, possibilitando medidas simultâneas das taxas de produção e desaparecimento de raízes, o que não é possível com a utilização de métodos destrutivos (MAJDI, 1996). Em virtude do fato de que raízes individuais podem ser monitoradas de maneira não-destrutiva ao longo do tempo, o MR é a ferramenta ideal para responder questões relacionadas aos efeitos da disponibilidade de recursos na longevidade de raízes (JOHNSON et al., 2001).

Numerosos estudos sobre a dinâmica de raízes finas em florestas temperadas podem ser encontrados na literatura (HENDRICK; PREGITZER 1996; GUO et al., 2008b; RYTTER 2013; ADAMS et al., 2013; McCORMACK et al., 2014) . Em contraste, os estudos sobre a ciclagem de raízes finas em florestas tropicais ainda são escassos, e raros estudos utilizando MR podem ser encontrados (GRAEFE et al., 2008a; 2008b). Até o momento no Brasil foram desenvolvidos dois estudos com raízes finas utilizando MR (OHASHI et al., 2015; BRANCO et al., 2015). Apesar das metodologias para estudar processos subterrâneos terem melhorado significativamente, os estudos de raízes são normalmente realizados nos horizontes superficiais do solo (MAEGHT et al., 2013), e continuam sendo desafios para a biogeoquímica terrestre (VOGT et al., 1993; 1996; RYSER, 2006), principalmente em florestas tropicais. As plantações tropicais de eucaliptos são ecossistemas florestais simplificados (solos relativamente homogêneos, sem raízes de outras plantas), e podem facilitar os estudos de ciclagem das raízes finas, contribuindo para o melhor entendimento dos fatores que influenciam os fluxos de carbono alocados no solo pelas árvores em outras florestas tropicais. Apesar da importância do sistema radicular como componente dos ciclos biogeoquímicos e para o crescimento vegetal, muito pouco ainda é conhecido a respeito de sua dinâmica, comparativamente a parte aérea. Tal entendimento, relacionado com a ciclagem de raízes finas, ajudará na validação de modelos ecofisiológicos que serão usados como ferramentas de análise de produção e sustentabilidade do ecossistema.

1.1 Hipótese

A dinâmica das raízes finas em plantios de *E. grandis* cultivados em latossolos depende da textura e profundidade do solo, bem como da taxa de micorrização.

1.2 Objetivos

Devido à importância do sistema radicular no ciclo de C no solo, o objetivo principal deste estudo é determinar a dinâmica radicular em plantios de *E. grandis* cultivados em latossolos. Dessa forma, os objetivos específicos desse estudo foram:

- Determinar o prazo de vida médio das raízes finas (≤ 2 mm) em plantios tropicais de *E. grandis* (2-4 anos de idade) utilizando o método de MR.
- Avaliar a dinâmica de produção e mortalidade de raízes finas de eucaliptos em camadas superficiais (0-15 e 15-30 cm) de latossolos com texturas diferentes (20% e 40% de argila).
- Verificar a influência da profundidade do solo (0-6 m) na dinâmica de ciclagem das raízes finas de eucaliptos no solo com textura média arenosa.
- Avaliar a presença de endomicorrizas (fungos micorrízicos arbusculares, FMA) em raízes finas de eucaliptos (2 anos de idade) em camadas superficiais (0-30 cm) de latossolos com texturas diferentes (20% e 40% de argila).
- Investigar a presença de ectomicorrizas (ECM) em raízes finas de eucaliptos (4 anos de idade) nas camadas profundas do solo com textura média arenosa.

1.3 Revisão da Literatura

1.3.1 O gênero *Eucalyptus* no Brasil

O gênero *Eucalyptus* pertence à família Myrtaceae, sendo conhecidas aproximadamente 650 espécies. A grande maioria dessas espécies tem a Austrália e a Indonésia como centros de origem (GRATTAPAGLIA; KIRST, 2008). Devido ao elevado

número de espécies desse gênero e grande facilidade de adaptação em diferentes tipos de solo, é considerada uma essência florestal das mais plantadas em reflorestamento no mundo. Espécies de eucalipto foram introduzidas no Brasil há um século, e contínuos investimentos em pesquisa aprimoraram as práticas de manejo (preparo do solo, regimes de fertilização e controle de plantas invasoras, pragas e doenças) e os métodos de melhoramento genético (GONÇALVES et al., 2004; 2008). A produtividade média de madeira aumentou 83% entre os anos de 1980 a 2011, com valores de 24 e 44 m³ ha⁻¹ ano⁻¹, respectivamente. As principais espécies cultivadas no Brasil são o *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus citriodora*, *Eucalyptus camaldulensis*, *Eucalyptus saligna* e o *Eucalyptus urophylla*. Essas espécies têm produção valorizada devido ao seu rápido crescimento e elevados níveis de produtividade, sendo seu cultivo realizado com várias finalidades, como a fabricação de papel, produção de carvão, fabricação de móveis, ornamentação, quebra vento e outras.

Em 2012, a área de plantios de *Eucalyptus* no Brasil totalizou 5.102.030 hectares, representando crescimento de 4,5% (228.078 hectares) frente ao indicador de 2011 (ABRAF, 2013). Os estados de Minas Gerais, São Paulo, Bahia, Mato Grosso do Sul, Rio Grande do Sul, Espírito Santo e Paraná são detentores de 83,6% da área total plantada (ABRAF, 2013). Segundo o anuário estatístico da ABRAF (ano base de 2012), da área total plantada com eucalipto no Brasil, cerca de 53 % concentra-se na região Sudeste (Tabela 1.1), sendo que a grande parte da produção potencial do *Eucalyptus* está concentrada nessa região em função do significativo aumento do mercado para papel e celulose, siderurgia e carvão vegetal.

O setor florestal brasileiro também tem uma contribuição cada vez mais alta para a economia do país e para a sociedade, de forma geral, sendo responsável por aumentar a geração de empregos no país, tanto diretos quanto indiretos, com demanda cada vez maior para seu cultivo, uso, produção e venda dos produtos oriundos dessas florestas (ABRAF, 2013). Além de contribuir com uma parcela significativa da geração de produtos, tributos, empregos e renda, é estratégico no fornecimento de matéria-prima para que as indústrias nacionais do setor se desenvolvam. Em 2012, o Valor Bruto da Produção Florestal (VBPF) estimado para este setor foi de R\$ 56,26 bilhões, o que evidencia seu alto desempenho econômico. O segmento com maior contribuição neste cálculo foi o de celulose e papel, correspondendo a 53,7%.

Tabela 1.1 – Distribuição dos plantios de eucalipto por Estados no território brasileiro

Estado	Região	Área plantada (ha)	(%)
Minas Gerais (MG)	Sudeste	1.438.971	28,2
São Paulo (SP)	Sudeste	1.041.695	20,4
Bahia (BA)	Nordeste	605.464	11,8
Mato Grosso do Sul (MS)	Centro-Oeste	587.310	11,5
Rio Grande do Sul (RS)	Sul	284.701	5,5
Espírito Santo (ES)	Sudeste	203.349	3,9
Paraná (PR)	Sul	197.835	3,8
Maranhão (MA)	Nordeste	173.324	3,4
Pará (PA)	Norte	159.657	3,1
Tocantins (TO)	Norte	109.000	2,1
Santa Catarina (SC)	Sul	106.588	2,0
Mato Grosso (MT)	Centro-Oeste	59.980	1,8
Amapá (AP)	Norte	49.506	0,9
Goiás (GO)	Centro-Oeste	38.081	0,7
Piauí (PI)	Nordeste	27.730	0,5
Rio de Janeiro (RJ)	Sudeste	18.368	0,3

Fonte: ABRAF, 2013.

1.3.2 Fixação e balanço de carbono em ecossistemas florestais

Ao longo das últimas décadas foram realizados diversos trabalhos sobre o ciclo de carbono em ecossistemas florestais pelo mundo (GIARDINA et al., 2003; MAIER et al., 2004; LUYSSAERT et al., 2007), os autores utilizaram diferentes termos, principalmente relacionados com a alocação de C, para se referirem a diferentes componentes, fluxos e processos das florestas estudadas. Contudo, devido à inconsistência da terminologia utilizada, os resultados desses estudos podem apresentar interpretações equivocadas e dificuldades na comparação de estudos. Dessa forma, Litton et al. (2007) sugeriram a utilização de uma nomenclatura específica para padronizar os termos utilizados em estudos de balanço de C em florestas. Segundo os autores, a alocação de carbono, amplamente utilizada, é um termo geral e abrangente e que não deve ser utilizado especificamente como sinônimo para biomassa, fluxo ou partição em estudos relacionados a balanço de carbono. Por sua vez, o termo biomassa deve ser utilizado para expressar a massa de um determinado componente ou

conjunto de componentes orgânicos do sistema florestal, seja ele vivo ou morto (ex. biomassa viva aérea ou serapilheira depositada sobre o solo, em g m^{-2} ou Mg ha^{-1}).

Para determinar os fluxos e partição de carbono em ecossistemas florestais, estudados nas últimas décadas, algumas metodologias foram de grande importância para a padronização sugerida por Litton et al. (2007). Nesses métodos, a produtividade primária bruta (PPB) foi estimada por meio da soma da produtividade primária líquida (PPL) acima do solo (ex. soma da produção de folhas, galhos, casca e lenho), do fluxo total de carbono no solo (soma dos fluxos de carbono correspondentes à produção e respiração de raízes grossas e finas, exsudação das raízes e produção de substratos utilizados por micorrizas) e respiração autotrófica acima do solo (RAICH; NADELHOFFER, 1989; RYAN, 1999; GIARDINA; RYAN, 2002). Seguindo a padronização sugerida por Litton et al. (2007), o termo fluxo deve se referir à taxa com que o carbono se movimenta para um determinado componente do sistema florestal, por unidade de área e tempo (ex. emissão de CO_2 do solo ou PPB de lenho, em $\text{g m}^{-2} \text{ano}^{-1}$). Por sua vez, o termo partição representa um fluxo para um determinado componente, em relação à fotossíntese bruta (PPB), podendo ser expresso na forma de porcentagem ou como uma simples proporção, variando de 0 a 1.

Até o momento, diferentes abordagens para determinação do balanço de carbono em ecossistemas florestais são encontradas na literatura (BALDOCCHI et al., 1988; RYAN, 1991; LANDSBERG, 2003), cada uma com suas especificidades e limitações (RYAN et al., 2010). O primeiro tipo de abordagem utiliza modelos ecofisiológicos que calculam a taxa fotossintética a partir da radiação solar incidente e a condutância estomática, condicionada pelas variáveis climáticas locais. Em seguida, o carbono fixado pelas árvores é direcionado para os fluxos de respiração autotrófica e produção de diferentes componentes, em escala de árvores e horas ou povoamento e meses (LANDSBERG; WARING, 1997; BATTAGLIA et al., 2004). A segunda abordagem encontrada na literatura é descrita com a metodologia das torres de fluxo, a qual utiliza a teoria micrometeorológica denominada *eddy covariance*, através da qual é possível determinar os fluxos de carbono na escala do povoamento, medindo continuamente ao longo do tempo, trocas de CO_2 entre a floresta e a atmosfera (BALDOCCHI, 2003). O terceiro método contabiliza todas as entradas e saídas de C da floresta por meio de amostragens destrutivas, alometria, coleta de material em campo e equipamentos de medição de fluxos de CO_2 . O balanço então é determinado contabilizando os principais fluxos envolvidos, a saber: produção de biomassa aérea e abaixo do solo, por meio do crescimento da floresta e modelos alométricos de biomassa; respiração de crescimento e manutenção, utilizando câmaras de respiração ou como uma fração fixa da PPL; e o carbono

particionado para o solo, medindo a emissão de CO₂ e a variação do C no sistema solo-serapilheira (GIARDINA; RYAN, 2002; LITTON et al., 2007). Este terceiro método tem sido aplicado com sucesso em plantios de eucalipto em regiões tropicais (GIARDINA et al., 2003; FORRESTER et al., 2006; STAPE et al., 2008; RYAN et al., 2010; CAMPOE et al., 2012).

Os valores médios de PPB em diferentes ecossistemas pode variar entre 800 e 3500 g C m⁻² ano⁻¹. Estudos realizados em plantações florestais de eucalipto no Brasil estimaram valores superiores a 4000 g C m⁻² ano⁻¹ (RYAN et al., 2010; STAPE et al., 2008), mostrando o grande potencial dessa espécie na fixação de carbono. Nesses estudos os maiores valores de PPB estimados foram 4280 g C m⁻² ano⁻¹ (RYAN et al., 2010) e 6640 g C m⁻² ano⁻¹ (STAPE et al., 2008) para os plantios de eucalipto localizados nos estados de Espírito Santo e Bahia, respectivamente. Em relação à PPL, o valor médio estimado por Ryan et al. (2010) foi de 1450 g C m⁻² ano⁻¹, sendo bem próximo ao encontrado em plantios de eucalipto no estado de São Paulo (CAMPOE et al., 2012). Os autores desse último estudo encontraram valores de 1448 a 1791 g C m⁻² ano⁻¹ para PPL e de 497 a 1253 g C m⁻² ano⁻¹ para o fluxo total de carbono no solo do mesmo talhão experimental avaliado nessa tese.

1.3.3 Raízes finas e seu papel na ciclagem de carbono

As raízes finas, ou seja, não lenhosa e com diâmetro ≤ 2 mm, desempenham papel importante no ciclo da água, nutrientes e C nos ecossistemas terrestres. Em escalas de tempo evolutivos, a expansão das plantas de ecossistemas aquáticos para a terra tem sido condicionada à estratégias eficazes para a aquisição radicular dos recursos do solo (BEERLING, 2005), o que garante fornecimento adequado de água e nutrientes para a fotossíntese, crescimento e manutenção da planta. Após milênios de evolução, a produção de raízes finas demanda um investimento importante de fotossintetizados e outros recursos da planta. As raízes finas também podem interagir e modificar o ambiente do solo circundante através da exsudação de C mineralizado, e a ciclagem de raízes mortas, que juntos estimulam a atividade microbiana, mediando a dinâmica de curto e longo prazos dos estoques de C orgânico do solo (PHILLIPS et al., 2012; TEFS; GLEIXNER, 2012; SCHMIDT et al., 2011; RASSE et al., 2005). Através de ambos os processos radiculares, diretos e indiretos, mediados pela associação de raízes com comunidades microbianas, a relativa pequena biomassa de raízes finas desempenha um papel desproporcionalmente grande nos ciclos biogeoquímicos terrestres (CLEMMENSEN et al., 2013; TEFS; GLEIXNER, 2012; RASSE et al., 2005; SILVER; MIYA, 2001).

Para maximizar o valor das observações no solo é fundamental que as medidas de características de raízes finas sejam realizadas de forma consistente e precisa (McCOMARCK et al., 2015). Por exemplo, estimativas do comprimento radicular específico (m g^{-1}) nas raízes finas de *Quercus alba* podem variar em uma ordem de magnitude (COMAS et al., 2012; YANAI et al., 2009; McCOMARCK et al., 2012). Nesses estudos e muitos outros, a parcela no estoque de raízes finas sobre o qual as medições são realizadas varia de ápices radiculares individuais para pequenas ramificações de raízes ou para todas as raízes abaixo de um diâmetro determinado (COMAS et al., 2002; PREGITZER et al., 2002; GUO et al., 2008a;. HOLDAWAY et al., 2011). A forma variável em que as raízes finas foram classificadas limitou as comparações entre os estudos, e representa uma área tratável onde pesquisas futuras podem ser melhoradas através da simples definição de raízes finas (McCORMACK et al., 2015).

McCormack et al. (2015), destacam como as raízes finas tradicionalmente definidas (diâmetro ≤ 2 mm) diferem em forma e função, e também descrevem as consequências de tais diferenças em ecossistemas dominados por plantas perenes. Como uma alternativa para a classificação baseada no diâmetro, os autores sugerem que o grupo de raízes finas deve ser amplamente definido em duas classes distintas: raízes finas de absorção e raízes finas de transporte. As raízes finas de absorção representam as raízes mais distais, envolvidas principalmente na aquisição de nutrientes do solo, e as raízes finas de transporte são maiores na hierarquia de ramificação e servem principalmente para funções estruturais e de transporte, com alguma capacidade adicional para armazenamento. Em comparação com seus análogos mais próximos acima do solo, a divergência funcional entre raízes finas de absorção e de transporte seria equivalente à observada entre folhas e galhos.

Os pesquisadores têm buscado abordagens para classificar e compreender a diversidade dentro de sistemas radiculares complexos (CANNON, 1949; BÖHM, 1979; SUTTON; TINUS, 1983; PAGÉS; KERVELLA, 1990; HISHI, 2007). Historicamente, as raízes finas foram mais frequentemente definidas como um único conjunto de acordo com um ponto de corte baseado em diâmetro, normalmente ≤ 2 mm, abaixo do qual as raízes apresentam uma função semelhante. Mais recentemente, alguns estudos têm atribuído pontos de corte de diâmetro cada vez menores (por exemplo, 1,0 ou 0,5 mm), em um esforço para enfatizar mais explicitamente as raízes finas de absorção. No entanto, em função da grande variedade na morfologia radicular entre espécies, aplicar um único corte de diâmetro entre espécies pode ser problemático (McCORMACK et al., 2015).

Hoje, há mais de uma década desde que Pregitzer et al. (2002) demonstraram uma diversidade arquitetônica clara entre raízes finas, e três décadas desde que Fitter (1982) caracterizou e comparou sistemas de raízes perenes usando uma abordagem topológica, os esforços para medir e descrever as raízes finas avançaram enormemente. Na sequência destes estudos, as raízes finas foram cada vez mais categorizadas, utilizando-se descrições de fluxo de ordem, onde as raízes não ramificadas mais distais são de primeira ordem, e as raízes de segunda ordem começam na junção de duas raízes de primeira ordem e assim por diante (PREGITZER et al., 2002). Muitas características que variam entre ordens de raízes são frequentemente consideradas importantes para os ciclos terrestres de C, água e nutrientes. Diferenças marcantes em muitas características de raízes finas dentro da hierarquia de ramificação radicular seguindo a classificação baseada em ordem têm sido observadas (McCORMACK et al., 2015). Por exemplo, a vida útil de raiz, diâmetro e desenvolvimento secundário aumentam com a ordem (PREGITZER et al., 2002; GUO et al., 2008a; VALENZUELA-ESTRADA et al., 2008; ESPELETA et al., 2009; XIA et al., 2010; REWALD et al., 2012), enquanto a ciclagem, respiração, teor de nitrogênio e metal, e colonização micorriza tendem a diminuir (GILL; JACKSON, 2000; GUO et al., 2008b, 2013; VALENZUELA-ESTRADA et al., 2008; HELMISAARI et al., 2009; MAKITA et al., 2009; JIA et al., 2011; BURTON et al., 2012; REWALD et al., 2012).

A absorção e transporte de nutrientes também variam consistentemente entre as ordens de raízes finas. Em particular, a capacidade de absorção diminui com o aumento da ordem de raiz, enquanto a capacidade de transporte aumenta. Esta transição está associada à ontogenia e desenvolvimento secundário da raiz, como tecidos primários, incluindo o córtex, enquanto o câmbio cortical se desenvolve na periderme, paredes celulares são engrossadas, e suberina adicional é depositada dentro da raiz (McCORMACK et al., 2015). Em conjunto, estas alterações reduzem a circulação de água e íons radialmente através da raiz (GAMBETTA et al., 2013). Além disso, o desenvolvimento secundário em raízes de ordem superior reduz a capacidade das raízes em serem colonizadas por fungos micorrízicos, o que limita a transferência de recursos do solo para as plantas (GUO et al., 2008b; VALENZUELA-ESTRADA et al., 2008). Ao mesmo tempo, à medida que aumenta o desenvolvimento secundário, aumenta a capacidade de transporte, devido à construção de canais com maior diâmetro dentro do xilema secundário (HISHI, 2007; BAGNIEWSKA-ZADWORNA et al., 2012). Juntos, o maior potencial de absorção e o aumento da colonização micorrízica das raízes de ordem inferior as definem primariamente como raízes de absorção (McCORMACK et al., 2015).

As estimativas de produção de raízes finas e sua ciclagem são fundamentais na compreensão do balanço de C em toda a planta e biogeoquímica terrestre, e consequentemente na parametrização de modelos da biosfera terrestre (McCORMACK et al., 2015). Para fornecer estimativas relevantes e escaláveis de biomassa radicular e produtividade, Jackson et al. (1997), avaliaram as estimativas de biomassa radicular em 11 biomas, e estimaram a produção e a ciclagem de raízes finas em torno de 33% da PPL terrestre. Esta estimativa desde então se tornou uma referência importante para interpretar diferenças de produtividade de raízes finas entre as espécies e biomas. Segundo McCormack et al. (2015), um pressuposto fundamental nesta estimativa é de que todo o estoque da biomassa de raízes (definido em sua análise como todas as raízes ≤ 2 mm de diâmetro, ou seja, a classificação tradicional) se renovaria uma vez por ano (taxa de rotatividade = $1,0 \text{ ano}^{-1}$). Na realidade, apenas as mais distais, raízes finas de absorção apresentam uma rotatividade rápida (em torno de $0,5 - 2,0 \text{ ano}^{-1}$, dependendo da espécie e ecossistema). As raízes finas de transporte, que compreendem muitas vezes, metade da biomassa total de raízes ≤ 2 mm de diâmetro, possuem uma rotatividade em escalas de tempo mais próximas a uma década e requerem uma menor proporção da PPL anual para a sua produção e substituição (McCORMACK et al., 2015). Dessa forma, o valor de referência de 33% provavelmente superestima a PPL terrestre global atribuída à produção de raízes finas.

McCormack et al. (2015) usaram a estimativa de referência de 33% fornecida por Jackson et al. (1997) para mostrar a importante diferença na interpretação de processos de raízes finas com base na função da raiz em vez da classe de diâmetro. Assim, atualizaram a estimativa original usando diferenças conhecidas em taxas de rotatividade e os padrões de particionamento de biomassa observado entre grupos separados de raízes finas de absorção e de transporte. Com base nesses dados, foi estimado que a PPL terrestre global atribuída a todas as raízes ≤ 2 mm de diâmetro é em torno de 22%. Além disso, em função das plantas lenhosas alocarem uma maior proporção do seu C em raízes finas com grande longevidade (raízes finas de transporte), em relação às plantas herbáceas, a redução na estimativa da alocação anual da PPL seria maior em biomas dominados por lenhosas do que espécies herbáceas. Como a incerteza em relação à produção e a ciclagem de raízes é reduzida em escalas globais e locais, mais atenção pode ser dada a outras atividades-chave no solo, incluindo respiração das raízes, exsudação, e os fluxos através de fungos micorrízicos, os quais desempenham um papel importante na ciclagem de nutrientes e também podem ser responsáveis por uma parte substancial da PPL anual (GUO et al., 2008; ESPELETA et al., 2009; McCORMACK et al., 2015).

A incerteza em relação aos estoques e fluxos de C radicular tornou-se um fator limitante na melhoria do desempenho de modelos em escalas de ecossistemas e globais (OSTLE et al., 2009). Como mostrado anteriormente, um ajuste relativamente simples na definição e tratamento de raízes finas diminuiu a estimativa da PPL global, atribuído a esta associação de definição das classes de diâmetro, em cerca de um terço. Alguns modelos já têm adotado tais abordagens nas observações dos padrões de produção e rotatividade das raízes (GAUNDINSKI et al., 2010; PARTON et al., 2010). Segundo McCormack et al. (2015), os padrões de substituição da biomassa de raízes finas também têm implicações importantes na partição de biomassa e alocação de recursos entre os componentes da planta (folhas, madeira, raízes grossas, raízes finas e a respiração de cada um), enfatizando a necessidade de melhor direcionar as estimativas ao nível da raiz para melhorar as estimativas dos fluxos de C, nutrientes e a absorção de água, bem como o efluxo de CO₂ do solo em escalas de todo o ecossistema. Isso é particularmente verdadeiro em sistemas onde trocas entre raízes finas e outros componentes da planta (por exemplo, madeira) têm sido previamente identificadas, e variações na biomassa de raízes estão associadas a mudanças na produtividade total da planta e do ecossistema (LITTON et al., 2007; DYBZINSKI et al., 2011; MALHI et al., 2011). Além disso, as raízes finas podem ser combinadas com medidas independentes da alocação total de C no solo para melhor determinar as estimativas de C alocado para fungos micorrízicos (LITTON et al., 2007).

Futuros aperfeiçoamentos em modelos de ecossistemas e de escala global também incluirão descrições mais robustas de captação de recursos do solo como funções de biomassa, comprimento ou fisiologia de raízes finas. Compreender e incorporar divisões funcionais dentro da hierarquia de raízes finas fornecerem um meio para modelar de forma mais precisa sistemas radiculares bem complexos de uma forma tratável. A aplicação de uma abordagem em dois estoques, ou seja, raízes finas de absorção e raízes finas de transporte, para modelar raízes finas permitirão melhoras nas estimativas do fluxo de C em sistemas terrestres e ajudará na determinação das estimativas de captação de recursos pelas plantas (McCORMACK et al., 2015).

1.3.4 Raízes finas em camadas profundas do solo

Diversos estudos citam a dificuldade na compreensão da dinâmica de raízes em camadas muito profundas do solo, especialmente abaixo de cinco metros de profundidade, principalmente por ser um assunto pouco estudado em espécies arbóreas de regiões tropicais

(JACKSON et al., 1997; CHRISTINA et al., 2011; LACLAU et al., 2013; MAEGHT et al., 2013). Pinheiro (2014) cita a importância desse tema para programas de melhoramento genético na eucaliptocultura, e o considera estratégico para explicar diferentes taxas de sobrevivência de clones em períodos secos. Clones com um desenvolvimento radicular mais profundo passam a ter acesso a uma reserva de água maior no solo quando comparados a clones com desenvolvimento radicular mais superficial (PINHEIRO, 2014).

Atualmente, as informações sobre a importância de raízes profundas no funcionamento da planta e de um ecossistema, ciclos hidrológicos e bioquímicos, continuam escassas comparativamente a parte aérea da planta. Segundo Maeght et al. (2013), essa situação parece estar relacionada a dois fatores principais: i-) limitações tecnológicas e econômicas, para medir raízes com rendimento suficiente; ii-) a suposição difundida de que raízes profundas são componentes bastante marginais das plantas. Apesar das raízes profundas representarem uma fração relativamente pequena do total da biomassa do sistema radicular, elas possivelmente realizam muito mais funções essenciais do que as têm sido descritas (AL ALFAS et al., 2008; MAEGHT et al., 2013). Estudos recentes indicam claramente que “um olhar mais profundo” é essencial para aumentar nosso entendimento da ecofisiologia da planta, bem como da ecologia da comunidade e ciclos geoquímicos (MAEGHT et al., 2013). Poucos estudos têm sido feitos para mostrar como as características radiculares estão relacionadas à produtividade da planta e estratégias de crescimento, sendo que a maior parte destes estudos vem sendo realizados com mudas ou plantas herbáceas em experimentos conduzidos em estufa (HAJEK et al., 2013). A profundidade de enraizamento é referida usualmente como a profundidade de enraizamento máxima, a qual determina a quantidade máxima de água que pode ser adquirida do solo durante a transpiração (MA et al., 2013).

A absorção de água é uma das funções-chave dos sistemas radiculares profundos, especialmente em ambientes mais secos e pedregosos (MAEGHT et al., 2013). O armazenamento de água em leitos de rocha firme também pode ser de importância global, onde plantas sujeitas a déficits de umidade de solo poderiam continuar expandindo seus sistemas radiculares em leitos de rocha firme encharcados (SCHWINNING, 2010). No Brasil, estudos de modelagem mostraram que o clima amazônico atual é dependente de quantidades consideráveis de água que são extraídas pelas árvores em camadas muito profundas do solo e transpiradas de volta na atmosfera durante os períodos secos (SALESKA et al., 2007; KLEIDON; HEIMANN, 2000). Um experimento de manipulação da precipitação mostrou que os estoques totais de carbono são fortemente influenciados pela disponibilidade de água

na floresta amazônica (BRANDO et al., 2008) e da capacidade das árvores em absorver água em camadas mais profundas do solo durante as épocas secas (BRUNO et al., 2006). Nepstad et al. (1994), monitorando florestas perenifólias do nordeste do Pará na Amazônia brasileira, demonstraram que essas florestas mantêm sua transpiração durante os 5 meses mais secos absorvendo água do solo a profundidades maiores que 8 metros. Por sua vez, Oliveira et al. (2005), estudando a redistribuição hidráulica em árvores da Amazônia (Seca Floresta), observaram uma depleção de água a diferentes profundidades após épocas secas, indicando que as raízes das plantas podem absorver água ao longo de 11 m no perfil do solo, e que são provavelmente mais ativas na zona inferior a 5 m de profundidade, no final da época seca.

Através desses estudos é possível observar que o impacto de raízes profundas nos ciclos hidrológicos pode influenciar indiretamente climas regionais. Em seu estudo de modelagem, Kleidon e Heimann (2000) concluíram que a vegetação com raízes profundas é uma parte importante do sistema climático tropical e que o clima superficial atual não pode ser simulado adequadamente sem considerar raízes profundas. Dessa forma, as raízes profundas possuem papel crucial na absorção de água pela planta, na disponibilidade de água no solo e no ciclo da água em várias escalas, desde a rizosfera até bacias hidrográficas inteiras. Assim, novas metodologias e novos modelos são essenciais para observar e compreender as funções do sistema radicular (MATAMALA; STOVER, 2013). Iversen (2010) enfatiza que sem uma melhor representação e parametrização da distribuição de raízes no perfil do solo e sua influência em vários fatores, o ciclo de carbono do ecossistema não será capturado com precisão nos modelos, e propõe uma série de mudanças de metodologias e de modelos para melhorar a representação das distribuições de raízes em profundidade.

A exploração do solo pelas raízes finas nos plantios tropicais de eucalipto ao longo da rotação é bem adequada para prevenir perda de água e nutrientes por drenagem profunda (LACLAU et al., 2010; 2013). Uma especialização funcional de raízes finas, com uma maior capacidade para absorver Sr^{2+} e Rb^+ (análogos de Ca^{2+} e K^+ , respectivamente) em camadas profundas do solo em relação às camadas superficiais, também auxiliou a prevenir perda de nutrientes em povoamentos de *E. grandis* (DA SILVA et al., 2011). O papel funcional de raízes profundas nessas plantações tem sido confirmado por modelagem, demonstrando que as predições de produção são elevadas quando o armazenamento de água em camadas muito profundas do solo é levado em consideração (MENDHAM et al., 2011; MARSDEN et al., 2013).

1.3.5 Metodologias de estudos para quantificação de raízes finas e sua dinâmica

Apesar da importância do sistema radicular como componente dos ciclos biogeoquímicos e para o crescimento vegetal, pouco é conhecido sobre sua dinâmica, comparativamente à parte aérea. Tal fato é decorrente da dificuldade intrínseca relacionada à amostragem e observação de raízes, as quais são realizadas, frequentemente, por meio de métodos destrutivos. As dificuldades relacionadas aos métodos destrutivos, dentre outras, estão relacionadas à separação das raízes de interesse do solo, bem como à identificação das metabolicamente ativas (GREGORY, 2006). Nas últimas décadas vários métodos para estimar a ciclagem de raízes em ecossistemas florestais têm sido utilizados. Contudo, as taxas de ciclagem variam de acordo com o método utilizado (GILL; JACKSON, 2000; HERTEL; LEUSCHNER, 2002; TIERNEY; FAHEY, 2002). Apesar dos avanços nos estudos de raízes nas últimas cinco décadas, os métodos mais comuns para estudos de distribuição e estrutura de raiz não mudaram substancialmente: técnicas de escavação e coletas sequenciais de solo ainda são os métodos mais usados (MAEGHT et al., 2013). Além disso, dispositivos mecânicos de mão têm sido desenvolvidos para retirar amostras de solo no campo, especialmente para profundidade ou diâmetros maiores. Uma visão geral sobre o uso histórico dos métodos de escavação e coletas sequencias de solo (método destrutivo) para estudos de raízes pode ser encontrada em Böhm (1979).

1.3.5.1 Métodos destrutivos diretos

Métodos como coletas sequenciais de solo e crescimento de raízes em sacos de malha têm sido amplamente utilizados de forma isolada ou em combinação, entre os dois métodos, para estimar a rotatividade de raízes finas. Até o momento, não existe um consenso sobre o melhor método para mensurar a produção de raízes finas e, em seguida, calcular a rotatividade das mesmas, porém hoje é reconhecido que uma combinação de diferentes métodos pode fornecer resultados mais confiáveis (HERFEL; LEUSCHNER, 2002; HENDRICKS et al., 2006). O método de coletas sequenciais de solo foi o mais comumente utilizado durante as últimas décadas, sendo a primeira técnica utilizada para estimar a produção e mortalidade de raízes finas (FAHEY; HUGHES, 1994; NADELHOFFER; RAICH, 1992; PERSSON, 1979; SANTANTONIO; HERMANN, 1985). Em princípio, essa técnica se baseia nas mudanças periódicas na biomassa de raízes finas vivas e mortas para calcular a produção. Essa estimativa é realizada através da coleta de amostras de solo com uma sonda (5 cm de diâmetro

interno). Já a metodologia de crescimento de raízes em sacos de malha é geralmente empregada para melhorar a avaliação em complementação ao método de coletas de solo sequenciais. A técnica consiste na utilização de sacos com aproximadamente 10 cm de comprimento e 5,5 cm de diâmetro, construídos com tela de poliestireno (malha de 2 x 3 mm), preenchidos com terra coletada nos primeiros 10 cm do perfil do solo, com amostragens de solo onde as raízes são removidas e instaladas, sendo amostradas sucessivamente ao longo de no mínimo uma estação de crescimento (MAKKONEN; HELMISAAN, 1999; HERTEL; LEUSCHNER, 2002; GODBOLD et al., 2003; OSTONEN et al., 2005; HENDRICKS et al., 2006; JOURDAN et al., 2008). No entanto, o corte das raízes quando os sacos de malha são instalados é susceptível de modificar consideravelmente a dinâmica das raízes finas (VOGT et al., 1998; HERTEL; LEUSCHNER, 2002; JOURDAN et al., 2008). As grandes vantagens desta técnica são a simplicidade e o baixo custo.

Embora comumente usado, as escavações e abertura de trincheiras são limitadas ao primeiro metro e dificilmente podem chegar a profundidades do solo abaixo de dois metros (MAEGHT et al., 2013). O custo da criação de trincheiras profundas leva muitos pesquisadores a utilizar perfis do solo profundos, criados pelos cortes de estradas ou após deslizamentos de terra, para determinar padrões de enraizamento vertical (CANADELL et al., 1999; SILVA; REGO, 2003). As análises mais comuns nas paredes do perfil do solo são as estimativas de comprimento radicular e a determinação da profundidade máxima de enraizamento (VAN NOORDWIJK et al., 2000). No entanto, porque as escavações, especialmente de grandes instalações, são particularmente trabalhosas, elas são frequentemente restritas às camadas superiores do solo, omitindo raízes profundas de plantas maduras e com baixo número de amostras.

Abordagens de coletas sequenciais de solo são adequadas para se obter estimativas de comprimento de raízes, biomassa e morfologia radicular, ao lado de dados sobre a distribuição de raízes (MAEGHT et al., 2013). Entretanto, essa abordagem é muitas vezes restrita às camadas do solo mais superficiais, em virtude da maioria das raízes finas serem encontradas no primeiro metro do solo. Além disso, a ocorrência de pedras, rochas ou elevadas densidades de solo podem dificultar a utilização de ferramentas manuais simples e baratas para a amostragem de raízes profundas. No entanto, amostragens têm sido realizadas em profundidades maiores com ajuda de equipamentos específicos, por exemplo, Virginia et al. (1986) recolheram amostras até o lençol freático em 5-6 m de profundidade no deserto de Sonora, Ritson e Sochaki (2003) coletaram amostras de solo em até 6 metros de profundidade, usando um trado com motor acoplado. Raramente profundidades muito maiores do solo são

exploradas por perfuração com máquinas (< 20 m, CARBON et al., 1980; < 34 m, DALPÉ et al., 2000). Em profundidades moderadas, a coleta sequencial de solo é apontada como uma opção mais eficiente para o mapeamento de distribuição de raízes finas, em comparação com a abertura de trincheiras (DAUER, 2009). Maeght et al. (2013), destacam que a estimativa de biomassa radicular, em geral, necessita de um número de amostras elevado, devido à distribuição heterogênea das raízes. Para raízes profundas isso pode ser especialmente problemático por causa da baixa biomassa de raízes profundas e sua distribuição heterogênea. Dessa forma, grandes quantidades de amostras são necessárias para uma representação adequada do ambiente.

1.3.5.2 Métodos não destrutivos diretos

Métodos não destrutivos para estudar sistemas de raízes como MR, rizotrons e "janelas de raízes" têm a vantagem de permitir a observação repetida de locais específicos no perfil do solo (MAEGHT et al., 2013). Tais técnicas também permitem a visualização de pequenas raízes, e, ocasionalmente, hifas de fungos, através de janelas transparentes de observação. O método MR provavelmente foi usado pela primeira vez por Bates (1937). Este método é amplamente utilizado em vários campos de pesquisa de raízes, tais como estudos sobre a distribuição do sistema e demografia radicular, e interação entre raízes e raiz-solo (POELMAN et al., 1996; MAJDI et al., 2005). A instalação dos tubos MR no campo requer a utilização de uma sonda (HUMMEL et al., 1989) ou trado manual (KAGE et al., 2000), e pode ser tecnicamente complexa, dependendo da natureza do solo (por exemplo, solos com elevados teores de argila, presença de cascalhos, falta de coesão ou solos saturados com água, etc.). No entanto, alguns pesquisadores têm instalado com êxito tubos de MR em solos rochosos (PHILLIPS et al., 2000) e zonas úmidas (IVERSEN et al., 2011). A instalação de tubos MR à partir da superfície do solo (vertical e angular) raramente ocorre além do primeiro metro no perfil, devido às dificuldades acima referidas (REWALD; EPHRATH, 2013). Para acessar profundidades maiores em solo com densidades mais elevadas, é necessário usar dispositivos de perfuração mecânicas portáteis (sistemas de trado motorizado). Além disso, o comprimento dos tubos MR disponível comercialmente (2 m de comprimento, no máximo) apresenta uma restrição para a instalação contínua a uma maior profundidade.

A técnica sobre observações frequentes de raízes nas paredes de MR tem sido o método utilizado como referência na última década. Mundialmente, o sistema MR tem sido utilizado com sucesso na quantificação de processos demográficos e na sua relação com a

dinâmica da água (KATAYAMA et al., 2000), sequestro de carbono (GUO et al., 2005; KING et al., 2002), concentração de CO₂ na atmosfera (FITTER et al., 1997), a temperatura do solo (VAN REES, 1998), compactação do solo (MUNKHOLM et al., 2005) e, mais recentemente, na identificação de mecanismos de controle do crescimento de raízes (HENDRICKS et al., 2006) e no papel de fungos micorrízicos no armazenamento de carbono no solo (TRESEDER et al., 2007; GUO et al., 2008). A observação regular dos mesmos MR evita também a confusão entre as variabilidades espaciais e temporais associadas com outros métodos de investigação de raízes (BÖHM, 1979; PERSSON, 1979; STEEN, 1991; LUDOVICI; MORRIS, 1996). A produção e mortalidade de raízes finas podem ser monitoradas, permitindo observações diretas destes dois parâmetros de forma independente (DAY et al., 2006; PONTI et al., 2004; RODGRES et al., 2003; TIERNEY et al., 2003; HENDRICK; PREGITZER, 1993). Os métodos alternativos que não permitem a observação simultânea de produção e mortalidade podem subestimar esses valores. Atualmente, pode ser considerado um dos métodos mais utilizados em estudos de raízes em campo e em condições controladas (WITHINGTON et al., 2003), pela sua eficiência, rapidez e caráter não-destrutivo.

A técnica de observação através de “poços de acesso” é uma evolução recente e combinação de diferentes técnicas de observação radicular descrita por Böhm (1979). O método “poços de acesso” proporciona um acesso seguro aos locais de observações profundas do solo, por meio de escadas de mão fixadas às paredes. Profundidades de vários metros, tipicamente entre 5 e 10 m, dependendo das condições do solo, podem ser investigadas. Segundo Maeght et al. (2013), construir os eixos pode levar cerca de uma semana, e as paredes devem ser reforçadas com tubos de concreto ou outros materiais, distinguindo-se das técnicas de trincheiras.

Semelhante às técnicas de MR, os “poços de acesso” permitem a observação direta da dinâmica de crescimento radicular usando adaptações, “janelas de raízes”, através do qual as raízes podem ser observadas em intervalos de tempo regulares. Usando uma técnica de “poços de acesso” e “janela de raízes”, a dinâmica de crescimento da raiz e a ciclagem de raízes finas puderam ser monitoradas até 4,5 m de profundidade em uma plantação de seringueira no noroeste da Tailândia (GONKHAMDEE et al., 2009). O número de “janelas de raízes” deve ser adaptado em função da profundidade; as janelas devem ser geometricamente dispostas de modo a permitir observações completas do perfil do solo, sem comprometer a resistência da estrutura de reforço (MAEGHT et al., 2013). Os “poços de acesso” também permitem a instalação de vários sensores em profundidades que não foram investigadas em maior detalhe,

os exemplos são dispositivos especiais para a imagem latente da dinâmica do pH do solo influenciada pelas raízes (por exemplo, *optodes*, BLOSSFELD et al., 2011) ou análise por espectrometria portátil (NAKAJI et al., 2008).

1.3.5.3 Métodos indiretos

Para avaliar as diferenças na capacidade de absorção entre as diferentes profundidades do solo, traçadores podem ser injetados em diferentes profundidades para posterior recuperação na biomassa, sendo que a quantidade de marcador na biomassa vegetal está relacionada com a absorção em cada profundidade (LEWIS; BURG, 1964). Elementos traçadores podem ser isótopos estáveis, ou elementos análogos. Segundo Maeght et al. (2013), alguns fatores devem ser considerados para usar com sucesso traçadores: (i) a aplicação do marcador no horizonte do solo deve ser uniforme e efeitos de diluição devem ser previsíveis, (ii) o montante disponível de raízes marcadas deve ser previsível com relação a processos concorrentes, como imobilização microbiana e adsorção do solo, e (iii) a capacidade de absorção do marcador por raízes, em comparação com outro nutriente (ou seja, fator de discriminação), deve ser conhecido sob diferentes condições do solo.

A capacitância elétrica tem sido proposta como um meio para estimar a massa de raízes com base na premissa de que a resistência paralela é equivalente à capacitância do circuito elétrico formado pela interface entre a água do solo e superfícies radiculares da planta, sendo proporcional à quantidade total de raízes ativas presentes. Boas correlações entre capacitância e massa de raízes foram obtidas para plantas jovens (CHOUPEK et al., 2006).

A tomografia de resistividade elétrica pode ser utilizada para monitorizar o movimento de grandes volumes de água no solo. Um estudo de campo que avaliou plantas de milho com 3 meses de idade mostrou que esta técnica pode ser usada para quantificar de forma não destrutiva, em 2-D, a absorção de água pelas raízes, bem como a infiltração e drenagem preferencial sob linhas de plantas (MICHOT, 2003). Mais recentemente, a tomografia de resistividade elétrica foi utilizada, em floresta tropical madura no leste da Amazônia para demonstrar maior depleção de água no solo no incremento de profundidade entre 11-18 m em uma parcela com exclusão de chuva, em comparação com o controle com chuva (DAVIDSON et al., 2011). Esses autores utilizaram uma medida de conteúdo de água no solo obtido com uma sonda de TDR para converter valores de resistividade elétrica aparentes do solo para conteúdo de água no solo.

As medições de umidade do solo ao longo do tempo pode representar uma forma indireta para detectar sinais de absorção de água pelas raízes. Por exemplo, com base em medições de umidade do solo, Calder et al. (1997) encontraram evidências claras de absorção de água até uma profundidade de 7,5 m, em solos sob três espécies de árvores de plantações. Com base na análise do balanço de água em uma troca de sucessão de culturas com luzerna, Dunin et al. (2001) estimaram uma aparente extensão radicular em luzerna além de 2-2,5 m comparado com culturas anuais.

1.3.6 Associações simbióticas entre raízes finas e fungos micorrízicos

As raízes finas de absorção formam associações simbióticas com fungos micorrízicos na maioria das plantas perenes. Além de simplesmente aumentar a área total disponível para absorção radicular, fungos micorrízicos também podem aumentar a disponibilidade de nutrientes para a planta, explorando pequenos espaços porosos e aumentando a decomposição microbiana (HODGE; STORER, 2015) e, no caso de ectomicorrizas, exsudando enzimas que degradam e solubilizam compostos orgânicos ativamente (SMITH; READ, 2008). Concentrar os estudos em apenas uma parte da simbiose (as raízes) em detrimento do outro (a hifas fúngicas e rizomorfos no solo) pode levar a interpretações imprecisas de estratégias das plantas para aquisição de recursos ou respostas de ecossistemas às mudanças ambientais (McCORMACK et al., 2010).

McCormack et al. (2015) levantaram a questão de como os fungos micorrízicos podem ser integrados em novas abordagens para estudo de raízes finas? Concentrando-se especificamente na interface fungo-raiz, as estimativas de taxas de colonização por ordem radicular podem ser um primeiro passo, simples, mas importante, para o estudo da contribuição dessa simbiose para os processos do ecossistema (BRUNDRETT et al., 1996). Como outras características, a colonização micorrízica varia muito entre raízes finas de absorção (diâmetro < 0,5 mm) e de transporte (0,5 – 2,0 mm) (GUO et al., 2008b). Portanto, as estimativas de taxas de colonização devem ser realizadas separadamente para as ordens de raízes individuais, garantindo comparações significativas entre táxons que são capazes de serem micorrizadas (tipicamente entre a primeira e terceira ordem).

Para as plantas ectomicorrizadas, as avaliações com base na ordem de raiz apresentam desafios interessantes. A maioria das plantas ectomicorrizadas têm raízes curtas, variando de ectomicorrízica não-ramificada (monopodial) a estruturas altamente ramificadas, e até mesmo em formas compactas, com até milhares de pontas e ramificações, onde já não pode ser

claramente distinguida (TRAPPE, 1965). Segundo McCormack et al. (2015), o grau de ramificação é determinado tanto pela planta quanto pelo fungo. Por exemplo, o fungo *Cenococcum geophilum* tipicamente produz ectomicorrizas não-ramificadas ou ligeiramente ramificadas em todas as espécies de plantas, enquanto que a formação de raízes bifurcadas, em forma de Y, é observada apenas em gimnospermas.

A essencialidade da associação ectomicorrízica para o crescimento e o desenvolvimento de algumas espécies florestais em condições naturais é demonstrada pelo clássico exemplo dos plantios de *Pinus* em Porto Rico, onde a introdução dos fungos ectomicorrízicos foi fundamental para a implantação dos povoamentos dessa planta (VOZZO; HACKSKAYLO, 1971). No Brasil, o estudo das ectomicorrizas, em regiões temperadas e tropicais, está impulsionado em razão da utilização extensiva de espécies exóticas em programas de reflorestamento, como o *Pinus*, o *Eucalyptus* e a *Acacia mangium*. O funcionamento da associação ectomicorrízica depende da habilidade do fungo em transferir o nutriente do solo para a planta, seja na forma inorgânica ou orgânica (MÜLLER et al., 2007). Os benefícios oriundos dessa associação para a nutrição de plantas são indiscutíveis. A associação micorrízica tem, inclusive, um impacto substancial na dinâmica do carbono no solo, além de promover o crescimento e a maior absorção de nutrientes (SIQUEIRA et al., 2010).

Diversos estudos realizados no Brasil têm avaliado a influência da fertilização mineral na colonização e na eficiência micorrízica em eucalipto (MELLO, 2006; SILVA et al., 2004; SOUZA et al., 2004; TRAJANO et al., 2001; FERNANDES et al., 1994). A maioria, entretanto, tem se concentrado na nutrição de fósforo (P) e nitrogênio (N) e, ultimamente, em cálcio (Ca), bem como no efeito da matéria orgânica na disponibilidade de nutrientes e desenvolvimento vegetal. O interesse pelo P é principalmente em função da baixa mobilidade desse elemento nos solos, e das características da maioria dos nossos solos (intemperizados), baixo pH e alto alumínio (SIQUEIRA et al., 2010). A maior reserva de fósforo no solo corresponde ao fósforo orgânico, o qual pode ser disponibilizado para as plantas pela ação de fosfatases produzidas por fungos, inclusive por fungos micorrízicos (COSTA, 1997).

McCormack et al. (2015) destacam a importância em se caracterizar a biomassa e a rotatividade de hifas micorrízicas. Atualmente, existem diversas abordagens para estimar quantitativamente biomassa fúngica e atividade em solos (ALLEN; KITAJIMA, 2013; WALLANDER et al., 2013; HOBBIÉ, 2006; MILLER et al., 1995). No entanto, mais pesquisas são necessárias para conectar informações obtidas a partir destes e outros métodos para processos ecossistêmicos, particularmente em termos de composição da comunidade de

fungos em oposição à biomassa fúngica total. O conhecimento de como a abundância de espécies ou grupos de fungos varia, poderia contribuir para explicar padrões gerais de C no solo, plantas e processos ecossistêmicos (AVERILL et al., 2014; PHILLIPS et al., 2013; HOBBIIE; AGERER, 2010), e permitir incorporação mais ampla de ambas as raízes finas e atividade micorrízicas em modelos de ecossistemas e em escala global (BRZOSTEK et al., 2014; ORWIN et al., 2011).

REFERÊNCIAS

- ADAMS, T.S.; McCORMACK, M.L.; EISSENSTAT, D.M. Foraging strategies in trees of different root morphology: the role of root lifespan. **Tree Physiology**, Oxford, v. 33, p. 940-948, 2013.
- AGERER, R. Exploration types of ectomycorrhizae. **Mycorrhiza**, Berlim, v. 11, p. 107-114, 2001.
- AL ALFAS, N.; MARRON, N.; ZAVALLONI, R.; CEULEMANS, R. Growth and production of a short-rotation coppice culture of poplar – IV: Fine root characteristics of five poplar clones. **Biomass & Bioenergy**, Oxford, v. 32, p. 494-502, 2008.
- ALLEN, M.F.; KITAJIMA, K. *In situ* high-frequency observations of mycorrhizas. **New Phytologist**, London, v. 200, p. 222-228, 2013.
- ALMEIDA, A.C.; LANDSBERG, J.J.; SANDS, P.J.; AMBRIGI, M.S.; FONSECA, S.; BARDDAL, S.M.; BERTOLUCCI, F.L. Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in Eucalyptus plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 167-177, 2004.
- ARAÚJO, C.V.M.; ALVES, L.J.; SANTOS, O.M.; ALVES, J.M. Micorriza arbuscular em plantações de *Eucalyptus cloeziana* F. Muell no litoral norte da Bahia, Brasil. **Acta Botânica Brasileira**, São Paulo, v. 18, p. 513-520, 2004.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE FLORESTAS PLANTADAS - ABRAF. **Anuário Estatístico da ABRAF, ano base 2012**. Brasília, DF: ABRAF, 2013. 130 p.
- AUBINET, M. Eddy covariance CO₂ flux measurements in nocturnal conditions: an analysis of the problem. **Ecological Applications**, Washington, DC, v. 18, n. 8, p. 1368-1378, 2008.
- AVERILL, C.; TURNER, B.L.; FINZI, A.C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. **Nature**, London, v. 505, p. 543-545, 2014.
- BALDOCCHI, D.D. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. **Global Change Biology**, Oxford, v. 9, p. 470-492, 2003.
- BALDOCCHI, D.D.; HINCKS, B.B.; MEYERS, T.P. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods. **Ecology**, Brooklyn, v. 69, n. 5, p. 1331-1340, 1988.
- BATES, G.H. A device for the observation of root growth in the soil. **Nature**, London, v. 139, p. 966-967, 1937.
- BATTAGLIA, M.; SANDS, P.J.; WHITE, D.; MUMMERY, D. CABALA: a linked carbon, water and nitrogen model of forest growth for silvicultural decision support. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 251-282, 2004.

BEERLING, D.J. Leaf evolution: gases, genes and geochemistry. **Annals of Botany**, Oxford, v. 96, p. 345–352, 2005.

BLEBY, T.M.; McELRONE, A.J.; JACKSON, R.B. Water uptake and hydraulic redistribution across large woody root systems to 20 m depth. **Plant, Cell and Environment**, Nottingham, v. 33, p. 2132–2148, 2010.

BLOSSFELD, S.; GANSERT, D.; THIELE, B.; KUHN, A.J.; LÖSCH, R. The dynamics of oxygen concentration, pH value, and organic acids in the rhizosphere of *Juncus* spp. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 43, p. 1186-1197, 2011.

BÖHM, W. **Methods of studying tree root systems**. Berlin: Springer Verlag, 1979. 188 p. (Ecological Studies, 33).

BOLAN, N.S. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plant. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 134, p. 189-207, 1991.

BRANCO, R.B.F.; NOWAKI, R.H.D.; SALLES, F.A.; BOLONHEZI, D.; GUALBERTOS, R. Soil properties and agronomic performance of watermelon grown in different tillage and cover crops in the South Eastern of Brazil. **Experimental Agriculture**, London, v. 51, n. 2, p. 299-312, 2015.

BRANDO, P.M.; NEPSTAD, D.C.; DAVIDSON, E.A.; TRUMBORE, S.E.; RAY, D.; CAMARGO, P. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazonian forest: results of a throughfall reduction experiment. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 363, p. 1839-1848, 2008.

BRZOSTEK, E.R.; FISHER, J.B.; PHILLIPS, R.P. Modeling the carbon cost of plant nitrogen acquisition: mycorrhizal trade-offs and multipath resistance uptake improve predictions of retranslocation. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, Washington, DC, v. 119, p. 1684-1697, 2014.

BRUNDRETT, M.; BOUGHER, N.; DELL, B.; GROVE, T.; MALAJCZUK, N. **Working with mycorrhizas in forestry and agriculture**. Canberra, ACT, Australia: Australian Centre for International Agricultural Research Canberra, 1996.

BRUNO, R.D.; ROCHA, H.R.; FREITAS, H.C.; GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D. Soil moisture dynamics in an eastern Amazonian tropical Forest. **Hydrological Processes**, Chichester, v. 20, p. 2477-2489, 2006.

BURTON, A.J.; JARVEY, J.C.; JARVI, M.P.; ZAK, D.R.; PREGITZER, K.S. Chronic N deposition alters root respiration–tissue N relationship in northern hardwood forests. **Global Change Biology**, Oxford, v. 18, p. 258–266, 2012.

CALDER, I.R.; ROSIER, P.T.W.; PRASANNA, K.T.; PARAMESWARAPPA, S. Eucalyptus water use greater than rainfall input – possible explanation from southern India. **Hydrology and Earth System Sciences**, Göttingen, v. 2, p. 249-255, 1997.

- CANNON, W.A. A tentative classification of root systems. **Ecology**, Brooklyn, v. 30, p. 542–548, 1949.
- CAMPOE, O.C.; STAPE, J.L.; LACLAU, J.-P.; MARSDEN, C.; NOUVELLON, Y. Stand-level patterns of carbon fluxes and partitioning in a *Eucalyptus grandis* plantation across a gradient of productivity, in Sao Paulo State, Brazil. **Tree Physiology**, Oxford, v. 32, p. 696–706, 2012.
- CAMPOS, D.T.S.; SILVA, M.C.S.; LUZ, J.M.R.; TELESFORA, R.J.; KASUYA, M.C.M. Colonização micorrízica em plantios de eucalipto. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 35, p. 965-974, 2011.
- CANADELL, J.; DJEMA, A.; LOPEZ, B.; LIORET, F.; SABATÉ, S.; SISCART, D.; GARCIA, C.A. Structure and dynamics of the root system. **Ecological Studies**, Heidelberg, v. 137, p. 47-59, 1999.
- CARBON, B.A.; BARTLE, G.A.; MURRAY, A.M.; MACPHERSON, D.K. The distribution of root length, and the limits to flow of soil water to roots in a dry sclerophyll forest. **Forest Science**, Washington, DC, v. 26, p. 656-664, 1980.
- CHAGNON, P.-L.; BRADLEY, R.L.; MAHERALI, H.; KLIRONOMOS, J.N. A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. **Trends in Plant Science**, Kidlington, v. 18, p. 484-491, 2013.
- CHLOUPEK, O.; FORSTER, R.P.; THOMAS, W.T.B. The effect of semi-dwarf genes on root system size in field-grown barley. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 112, p. 779-786, 2006.
- CHRISTINA, M.; LACLAU, J.-P.; GONÇALVES, J.L.M.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y.; BOUILLET, J.-P. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. **Ecosphere**, Ithaca, v. 2, n. 3, art. 27, 10 p. 2011.
- CLEMMENSEN, K.E.; BAHR, A.; OVASKAINEN, O.; DAHLBERG, A.; EKBLAD, A.; WALLANDER, H.; STENLID, J.; FINLAY, R.D.; WARDLE, D.A.; LINDAHL, B.D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. **Science**, Washington, DC, v. 339, p. 1615–1618, 2013.
- COMAS, L.H.; BOUMA, T.J.; EISSENSTAT, D.M. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. **Oecologia**, Berlin, v. 132, p. 34–43, 2002.
- COURTY, P.E.; PRITSCH, K.; SCHLOTTER, M.; HARTMANN A.; GARBAYE, J. Activity profiling of ectomycorrhiza communities in two forest soils using multiple enzymatic tests. **New Phytologist**, London, v. 167, p. 309-319, 2005.
- DALPÉ, Y.; DIOP, T.; PLENCHETTE, C.; GUEYE, M. Glomales species associated with surface and deep rhizosphere of *Faidherbia albida* in Senegal. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 10, p. 125–129, 2000.

DA SILVA, E.V.; BOUILLET, J.-P.; GONÇALVES, J.L.M.; ABREU JUNIOR, C.H.; TRIVELIN, P.C.O.; HINSINGER, P.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y.; STAPE, J.L.; LACLAU, J.-P. Functional specialization of *Eucalyptus* fine roots: contrasting potential uptake rates for nitrogen, potassium and calcium tracer at varying soil depths. **Functional Ecology**, Oxford, v. 25, n. 5, p. 996-1006, 2011.

DAVIDSON, E.; LEFEBVRE, P.A.; BRANDO, P.M.; RAY, D.M.; TRUMBORE, S.E.; SOLORZANO, L.A.; FERREIRA, J.N.; BUSTAMANTE, M.M.C.; NEPSTAD, D.C. Carbon inputs and water uptake in deep soils of an eastern Amazon forest. **Forest Science**, Washington, DC, v. 57, p. 51-58, 2011.

DAUER, J.M.; WITHINGTON, J.M.; OLEKSYN, J.; CHOROVER, J.; CHADWICK, O.A.; REICH, P.B. A scanner-based approach to soil profile-wall mapping of root distribution. **Dendrobiology**, Warszawa, v. 62, p. 35-40, 2009.

DUNIN, F.X.; SMITH, C.J.; ZEGELIN, S.J.; LEUNING, R. Water balance changes in a crop sequence with lucerne. **Australian Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 52, p. 247-261, 2001.

DU TOIT, B. Effects of site management on growth, biomass partitioning and light use efficiency in a young stand of *Eucalyptus grandis* in South Africa. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 2324-2336, 2008.

DYBZINSKI, R.; FARRIOR, C.; WOLF, A.; REICH, P.B.; PACALA, S.W. Evolutionarily stable strategy carbon allocation to foliage, wood, and fine roots in trees competing for light and nitrogen: an analytically tractable, individual-based model and quantitative comparisons to data. **American Naturalist**, Chicago, v. 177, p. 153-166, 2011.

ESPELETA, J.F.; WEST, J.B.; DONOVAN, L.A. Tree species fine-root demography parallels habitat specialization across a sandhill soil resource gradient. **Ecology**, Brooklyn, v. 90, p. 1773-11787, 2009.

FAHEY, T.J.; HUGHES, J.W. Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest, NH. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 82, n. 3, p. 533-548, 1994.

FITTER, A.H.; GRAVES, J.D.; WOLFENDEN, J.; SELF, G.K.; BROWN, T.K.; BOGIE, D.; MANSFIELD, T.A. Root production and turnover and carbon budgets of two contrasting grasslands under ambient and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. **New Phytologist**, London, v. 137, p. 247-255, 1997.

FERNANDEZ, C.W.; KOIDE, R.T. The function of melanin in the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum* under water stress. **Fungal Ecology**, Oxford, v. 6, p. 479-486, 2013.

FERNANDEZ, C.W.; KOIDE, R.T. The role of chitin in the decomposition of ectomycorrhizal fungal litter. **Ecology**, Brooklyn, v. 93, p. 24-28, 2012.

FITTER, A. Morphometric analysis of root systems: application of the technique and influence of soil fertility on root system development in two herbaceous species. **Plant, Cell and Environment**, Nottingham, v. 5, p. 313-322, 1982.

FAO. **FAO/FO/C**. State of the World's Forests. Rome, 2012. 43 p.

FORRESTER, D.I.; BAUHUS, J.; COWIE, A.L. Carbon allocation in a mixed-species plantation of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 233, p. 275-284, 2006.

GAMBETTAA, G.A.; FEI, J.; ROST, T.L.; KNIPFER, T.; MATTHEWS, M.A.; SHACKEL, K.A.; WALKER, M.A.; McELRONE, A.J. Water uptake along the length of grapevine fine roots: developmental anatomy, tissue-specific aquaporin expression, and pathways of water transport. **Plant Physiology**, Rockville, v. 163, p. 1254–1265, 2013.

GAUDINSKI, J.B.; TORN, M.S.; RILEY, W.J.; DAWSON, T.E.; JOSLIN, J.D.; MAJDI, H. Measuring and modeling the spectrum of fine-root turnover times in three forests using isotopes, minirhizotrons, and the Radix model. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, DC, v. 24, GB3029, 2010.

GIACOMELLI, V.S. **Análise bioeconômica do sequestro de carbono e da dívida ecológica: uma aplicação ao caso do Rio Grande do Sul**. 2007. 456 p. Tese (Doutorado) – Centro de Ciências Rurais, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2007.

GIARDINA, C.; RYAN, M. Total below-ground carbon allocation in a fast growing Eucalyptus plantation estimated using a carbon balance approach. **Ecosystem**, Berlin, v. 5, p. 487-499, 2002.

GIARDINA, C.P.; RYAN, M.G.; BINKLEY, D.; FLOWNES, J.H. Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical forest. **Global Change Biology**, Oxford, v. 9, p. 1-13, 2003.

GILL, R.A.; JACKSON, R.B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. **New Phytologist**, London, v. 147, p. 13–31, 2000.

GODBOLD, D.L.; FRITZ, H.-W.; JENTSCHKE, G.; MEESENBURG, H.; RADEMACHER, P. Root turnover and root necromass accumulation of Norway spruce (*Picea abies*) are affected by soil acidity. **Tree Physiology**, Oxford, v. 23, n. 13, p. 915-921, 2003.

GONÇALVES, J.L.M.; STAPE, J.L.; LACLAU, J.-P.; BOUILLET, J.-P.; RANGER, J. Assessing the effects of early silvicultural management on long-term site productivity of fast growing eucalypt plantations: the Brazilian experience. **Southern Forests**, Grahamstown, v. 70, p. 105-118, 2008.

GONÇALVES, J.L.M.; STAPE, J.L.; LACLAU, J.-P.; SMETHURST, P.; GAVA, J.L. Silvicultural effects on the productivity and wood quality of eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 45-61, 2004.

GRAEFE, S.; HERTEL, D.; LEUSCHNER, C. Estimating fine root turnover in tropical forests along an elevational transect using minirhizotron. **Biotropica**, Washington, DC, v. 40, n. 5, p. 536-542, 2008a.

GRAEFE, S.; HERTEL, D.; LEUSCHNER, C. Fine root dynamics along a 2.000-m elevation transect in South Ecuadorian mountain rainforests. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 313, p. 155-166, 2008b.

GRATTAPAGLIA, D.; KIRST, M. Eucalyptus applied genomics: from gene sequences to breeding tools. **New Phytologist**, London, v. 179, n. 4, p. 911-929, 2008.

GUO, D.; LI, H.; MITCHELL, R.J.; HAN, W.; HENDRICKS, J.J.; FAHEY, T.J.; HENDRICK, R.L. Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. **New Phytologist**, London, v. 177, p. 443–456, 2008a.

GUO, D.; XIA, M.; WEI, X.; CHANG, W.; LIU, Y.; WANG, Z. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. **New Phytologist**. London, v. 180, p. 673-683, 2008b.

HAJEK, P.; HERTEL, D.; LEUSCHNER, C. Intraspecific variation in root and leaf traits and leaf-root trait linkages in eight aspen demes (*Populus tremula* and *P. tremuloides*). **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 4, n. 415, 2013. DOI: 10.3389/fpls.2013.00415.

HELMISAARI, H.-S.; OSTONEN, I.; LÖHMUS, K.; DEROME, J.; LINDROOS, A.-J.; MERILÄA, P. Ectomycorrhizal root tips in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands in boreal forests. **Tree Physiology**, Oxford, v. 29, p. 445–456, 2009.

HENDRICK, R.L.; PREGITZER, K.S. The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two Northern hardwood ecosystems. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 23, p. 2507-2520, 1993.

HENDRICK, R.L.; PREGITZER, K.S. Applications of minirhizotrons to understanding root functions in forest and other natural ecosystems. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 185, p. 293-304, 1996.

HENDRICKS, J.J.; HENDRICK, R.L.; WILSON, C.A.; MITCHELL, R.J.; PECOT, S.D.; GUO, D.L. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: An empirical test and methodological review. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 94, p. 40-57, 2006.

HERTEL, D.; LEUSCHNER, C. A comparison of four different fine root production estimates with ecosystem carbon balance data in a Fagus-Quercus mixed forest. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 239, p. 237-251, 2002.

HISHI, T. Heterogeneity of individual roots within the fine root architecture: causal links between physiological and ecosystem functions. **Journal of Forest Research**, Heidelberg, v. 12, p. 126–133, 2007.

HOBBIE, E.A.; AGERER, R. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 327, p. 71-83, 2010.

HOBBIE, E.A. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. **Ecology**, Brooklyn, v. 87, p. 563-569, 2006.

HODGE, A.; STORER, K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 386, p. 1-19, 2015.

HOLDAWAY, R.J.; RICHARDSON, S.J.; DICKIE, I.A.; PELTZER, D.A.; COOMES, D.A. Species and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 99, p. 954–963, 2011.

HOWARTH, F.G.; JAMES, S.A.; McDOWELL, W.; PRESTON, D.J.; IMADA, C.T. Identification of roots in lava tube caves using molecular techniques: implications for conservation of cave arthropod faunas. **Journal of Insect Conservation**, Dordrecht, v. 11, p. 251–261, 2007.

HUMMEL, J.W.; LEVAN, M.A.; SUDDUTH, K.A. Minirhizotron installation in heavy soils. **Transactions of the ASABE**, St. Joseph, v. 32, n. 3, p. 770-776, 1989.

IVERSEN, C.M.; MURPHY, M.T.; ALLEN, M.F.; CHILDS, J.; EISSENSTAT, D.M.; LILLESKOV, E.A.; SARJALA, T.M.; SLOAN, V.L.; SULLIVAN, P.F. Advancing the use of minirhizotrons in wetlands. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 352, p. 23–39, 2011.

JACKSON, R.B.; MOORE, L.A.; HOFFMANN, W.A.; POCKMAN, W.T.; LINDER, C.R. Ecosystem rooting depth determined with caves and DNA. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, DC, v. 96, p. 11387–11392, 1999.

JACKSON, R.B.; MOONEY, H.A.; SCHULZE, E.D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, DC, v. 94, p. 7362–7366, 1997.

JIA, S.; WANG, Z.; LI, X.; ZHANG, X.; McLAUGHLIN, N.B. Effect of nitrogen fertilizer, root branch order and temperature on respiration and tissue N concentration of fine roots in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*. **Tree Physiology**, Oxford, v. 31, p. 718–726, 2011.

JIMÉNEZ, E.M.; MORENO, F.H.; PEÑUELA, M.C.; PATIÑO, S.; LLOYD, J. Fine root dynamics for forests on contrasting soils in Colombian Amazon. **Biogeosciences**, Göttingen, v. 6, p. 2809-2827, 2009.

JOHNSON, M.G.; TINGEY, D.T.; PHILLIPS, D.L.; STORM, M.J. Advancing fine root research with minirhizotrons. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 45, p. 263-289, 2001.

JOSLIN, J.D.; GAUDINSKI, J.B.; TORN, M.S.; RILEY, W.J.; HANSON, P.J. Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a ¹⁴C-labeled hardwood forest. **New Phytologist**, London, v. 172, p. 523-535, 2006.

JOURDAN, C.; SILVA, E.V.; GONÇALVES, J.L.M.; RANGER, J.; MOREIRA, R.M.; LACLAU, J.-P. Fine root production and turnover in Brazil Eucalyptus plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 258, p. 396-404, 2008.

KAGE, H.; KOCHLER, M.; STUTZEL, H. Root growth of cauliflower (*Brassica oleracea* L. botrytis) under unstressed conditions: measurement and modelling. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 223, p. 131–145, 2000.

KATAYAMA, K.; ITO, O.; ADU-GYAMFI, J.J.; RAO, T.P. Analysis of relationship between root length density and water uptake by roots of five crops using minirhizotron in the semi-arid tropics. **Japan Agricultural Research Quarterly**, Tokyo, v. 34, n. 2, p. 81-86, 2000.

KING, J.S.; ALBAUGH, T.J.; ALLEN, H.L.; BUFORD, M.; STRAIN, B.R.; DOUGHERTY, P. Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. **New Phytologist**, London, v. 154, p. 389-398, 2002.

KLEIDON, A.; HEIMANN, M. Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation. **Climate Dynamics**, Berlin, v. 16, p. 183-199, 2000.

KOIDE, R.T.; MALCOLM, G.M.N. Concentration controls decomposition rates of different strains of ectomycorrhizal fungi. **Fungal Ecology**, Oxford, v. 2, p. 197-202, 2009.

LACLAU, J.-P.; LEVILLAIN, J.; DELEPORTE, P.; NZILA, J.D.; BOUILLET, J.-P.; SAINT-ANDRÉ, L.; VERSINI, A.; MARESCHAL, L.; NOUVELLON, Y.; M'BOU, A.T.; RANGER, J. Organic residue mass at planting time is an excellent predictor of tree growth in Eucalyptus plantations established on a sandy tropical soil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, p. 2148-2159, 2010.

LACLAU, J.-P.; NOUVELLON, Y.; REINE, C.; GONÇALVES, J.L.M.; KRUSHE, A.V.; JOURDAN, C.; LE MAIRE, G.; BOUILLET, J.-P. Mixing *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* trees leads to fine root over-yielding and vertical segregation between species. **Oecologia**, Berlin, v. 172, n. 3, p. 903-913, 2012.

LACLAU, J.-P.; DA SILVA, E.A.; LAMBAIS, G.R.; BERNOUX, M.; LE MAIRE, G.; STAPE, J.L.; BOUILLET, J.-P.; GONÇALVES, J.L.M.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y. Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in *Eucalyptus grandis* plantations. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 4, n. 243, 2013.

LANDSBERG, J.J.; WARING, R.H. A generalized model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 95, p. 209-228, 1997.

LANDSBERG, J.J.; WARING, R.H.; COOPS, N.C. Performance of the forest productivity model 3-PG applied to a wide range of forest types. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 172, p. 199-214, 2003.

LEWIS, D.C.; BURG, R.H. The relationship between oak tree roots and groundwater in fractured rock as determined by tritium tracing. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 69, p. 2579-2588, 1964.

LITTON, C.M.; RAICH, J.W.; RYAN, M.G. Carbon allocation in forest ecosystems. **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, p. 2089–2109, 2007.

LOESCHER, H.W.; LAW, B.E.; MAHRT, L.; HOLLINGER, D.Y.; CAMPBELL, J.; WOFSEY, S.C. Uncertainties in, and interpretation of, carbon flux estimates using the eddy covariance technique. **Journal of Geophysical Research**, Washington, DC, v. 11, p. 1-19, 2006.

LUYSSAERT, S.; INGLIMA, I.; JUNG, M. et al. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, n. 12, p. 2509-2537, 2007.

MA, L.; LIU, X.; WANG, Y.; WU, P. Effects of drip irrigation on deep root distribution, rooting depth, and soil water profile of jujube in a semiarid region. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 373, p. 995-1006, 2013.

McCORMACK, L.M.; GUO, D. Impacts of environmental factors on fine root lifespan. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 5, n. 205, p. 1-11, 2014.

McELRONE, A.J.; BICHLER, J.; POCKMAN, W.T.; ADDINGTON, R.N.; LINDER, C.R.; JACKSON, R.B. Aquaporin-mediated changes in hydraulic conductivity of deep tree roots accessed via caves. **Plant, Cell and Environment**, Nottingham, v. 30, p. 1411–1421, 2007.

McELRONE, A.J.; POCKMAN, W.T.; MARTINEZ-VILALTA, J.; JACKSON, R.B. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. **New Phytologist**, London, v. 163, p. 507–517, 2004.

MAEGHT, J.L.; REWALD, B.; PIERRET, A. How to study deep roots – and why it matters. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 4, p. 1-14, 2013.

MAIER, C.A.; ALBAUGH, T.J.; ALLEN, H.L.; DOUGHERTY, P.M. Respiratory carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations: the effect of site resources on the stand carbon balance. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 1335-1350, 2004.

MAJDI, H. Root sampling methods: applications and limitations of the minirhizotron technique. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 185, p. 255-288, 1996.

MAJDI, H.; PREGITZER, K.; MOREN, A.; NYLUND, J.E.; AGREN, G.I. Fine root turnover in forest ecosystems. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 276, p. 1-8, 2005.

MAKITA, N.; HIRANO, Y.; DANNOURA, M.; KOMINAMI, Y.; MIZOGUCHI, T.; ISHII, H.; KANAZAWA, Y. Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata*. **Tree Physiology**, Oxford, v. 29, p. 579–585, 2009.

MAKKONEN, K.; HELMISAARI, H. Assessing fine-root biomass and production in a Scots pine stand-comparison of soil core and root ingrowth core methods. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 210, p. 43-50, 1999.

MALHI, Y.; DOUGHTY, C.; GALBRAITH, D. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 366, p. 3225–3245, 2011.

MARSDEN, C.; NOUVELLON, Y.; LACLAU, J.-P.; CORBEELS, M.; McMURTRIE, R.E.; STAPE, J.L.; EPRON, D.; LE MAIRE, G. Modifying the G'DAY process-based model to simulate the spatial variability of *Eucalyptus* plantation growth on deep tropical soils. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 301, p. 112-128, 2013.

MATAMALA, R.; STOVER, D.B. Introduction to a Virtual Special Issue: modeling the hidden half – the root of our problem. **New Phytologist**, London, v. 200, p. 939-942, 2013.

McCOMARCK, M.L.; PRITCHARD, S.G.; BRELAND, S.; DAVIS, M.A.; BRETT RUNIN, G.; MITCHELL, R.J.; ROGERS, H.H. Soil fungi respond more strongly than fine roots to elevated CO₂ in a model regenerating longleaf pine-wiregrass ecosystem. **Ecosystems**, Berlin, v. 13, p. 901-916, 2010.

McCORMACK, M.L.; ADAMS, T.S.; SMITHWICK, E.A.; EISSENSTAT, D.M. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. **New Phytologist**, London, v. 195, p. 823–831, 2012.

McCORMACK, M.L.; ADAMS, T.S.; SMITHWICK, E.A.H.; EISSENSTAT, D.M. Variability in root production, phenology, and turnover rate among 12 temperate tree species. **Ecology**, Brooklyn, v. 95, p. 2224-2235, 2014.

McCORMACK, M.L.; DICKIE, I.A.; EISSENSTAT, D.M.; FAHEY, T.J.; FERNANDEZ, C.W.; GUO, D.; HELMISAARI, H.; HOBBIE, E.A.; IVERSEN, C.M.; JACKSON, R.B.; LEPPÄLAMMI-KUJANSUU, J.; NORBY, R.J.; PHILLIPS, R.P.; PREGITZER, K.S.; PRITCHARD, S.G.; REWALD, B.; ZADWORNÝ, M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. **New Phytologist**, London, v. 207, p. 505–518, 2015.

MELLO, A.H.; ANTONIOLLI, Z.I.; KAMINSKI, J.; LORENSI, E.S.; LOPES, V.O. Fungos arbusculares e ectomicorrízicos em áreas de eucalipto e de campo nativo em solo arenoso. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 16, p. 293-301, 2006.

MENDHAM, D.S.; WHITE, G.A.; BATTAGLIA, M.; McGRATH, J.F.; SHORT, T.M.; OGDEN, G.N.; KINAL, J. Soil water depletion and replenishment during first- and early second-rotation *Eucalyptus globulus* plantations with deep soil profiles. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 151, p. 1568–1579, 2011.

MICHOT, D.; BENDERITTER, Y.; DORIGNY, A.; NICOULLAUD, B.; DOMINIQUE, K.; TABBAGH, A. Spatial and temporal monitoring of soil water content with an irrigated corn crop cover using surface electrical resistivity tomography. **Water Resources Research**, Washington, DC, v. 39, n. 5, p. 1138, 2003. DOI: 10.1029/2002WR001581.

MIEHLE, P.; BATTAGLIA, M.; SANDS, P.J.; FORRESTER, D.I.; FEIKEMA, P.M.; LIVESLEY, S.J.; MORRIS, J.D.; ARNDT, S.K. A comparison of four process-based models and a statistical regression model to predict growth of *Eucalyptus globulus* plantations. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 220, p. 734-746, 2009.

MILLER, R.M.; JASTROW, J.D.; REINHARDT, D.R. External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. **Oecologia**, Berlin, v. 103, p. 17-23, 1995.

MÜLLER, T.; AVOLIO, M.; OLIVI, M.; BENJEDIA, M.; RIKIRSCH, E.; KASARAS, A.; CHALOT, M.; WIPF, D. Nitrogen transport in the ectomycorrhiza association: The *Hebeloma cylindrosporum* – *Pinus pinaster* model. **Phytochemistry**, Oxford, v. 68, p. 41-51, 2007.

NADELHOFFER, K.J.; RAICH, J.W. Fine root production estimates and belowground allocation in forest ecosystems. **Ecology**, Brooklyn, v. 78, p. 1139-1147, 1992.

NAKAJI, T.; NOGUCHI, K.; OGUMA, H. Classification of rhizosphere components using visible-near infrared spectral images. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 310, p. 245-261, 2008.

NEPSTAD, D.C.; DE CARVALHO, C.R.; DAVIDSON, E.A.; JIPP, P.H.; LEFEBVRE, P.A.; NEGREIROS, G.H.; DA SILVA, E.D.; STONE, T.A.; TRUMBORE, S.E.; VIEIRA, S. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. **Nature**, London, v. 372, p. 666-669, 1994.

O'GRADY, A.P.; WORLEDGE, D.; BATTAGLIA, M. Above- and below-ground relationships, with particular reference to fine roots, in a young *Eucalyptus globulus* (Labill.) stand in southern Tasmania. **Trees**, Heidelberg, v. 20, n. 5, p. 531-538, 2006.

OHASHI, A.Y.P.; PIRES, R.C.M.; RIBEIRO, R.V.; SILVA, A.L.B.O. Root growth and distribution in sugarcane cultivars fertigated by a subsurface drip system. **Bragantia**, Campinas, v. 74, n. 2, p. 131-138, 2015.

OLIVEIRA, R.S.; DAWSON, T.E.; BURGESS, S.S.; NEPSTAD, D.C. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. **Oecologia**, Berlin, v. 145, n. 3, p. 354-363, 2005.

ORWIN, K.H.; KIRSCHBAUM, M.U.; ST JOHN, M.G.; DICKIE, I.A. Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment. **Ecology Letters**, Oxford, v. 14, p. 493-502, 2011.

OSTLE, N.J.; SMITH, P.; FISHER, R.; WOODWARD, I.F.; FISHER, J.B.; SMITH, J.U.; GALBRAITH, D.; LEVY, P.; MEIR, P.; McNAMARA, N.P.; BARDGETT, R.D. Integrating plant–soil interactions into global carbon cycle models. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 97, p. 851–863, 2009.

OSTONEN, I.; LÖHMUS, K.; PAJUSTE, K. Fine root biomass, Production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: comparison of soil core and ingrowth core methods. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 212, n. 1-3, p. 264-277, 2005.

PAGANO, M.C.; SCOTTI, M.R. Arbuscular and ectomycorrhizal colonization of two *Eucalyptus* species in semiarid Brazil. **Mycoscience**, Tokyo, v. 49, p. 379-384, 2008.

PAGÉS, L.; KERVELLA, J. Growth and development of root systems: geometrical and structural aspects. **Acta Biotheoretica**, Leiden, v. 38, p. 289–302, 1990.

PARTON, W.J.; HANSON, P.J.; SWANSTON, C.; TORN, M.; TRUMBORE, S.E.; RILEY, W.; KELLY, R. ForCent model development and testing using the enriched background isotope study experiment. **Journal of Geophysical Research–Biogeosciences**, Washington, DC, v. 115, G04001, 2010.

PERSON, H. Fine-root production, mortality and decomposition in forest ecosystems. **Vegetatio**, Heidelberg, v. 41, p. 101-109, 1979.

PEAY, K.G.; KENNEDY, P.G.; BRUNS, T.D. Rethinking ectomycorrhizal succession: are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation? **Fungal Ecology**, Oxford, v. 4, p. 233-240, 2011.

PHILLIPS, R.P.; BRZOSTEK, E.; MIDGLEY, M.G. The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forest. **New Phytologist**, London, v. 199, p. 41-51, 2013.

PHILLIPS, D.L.; JOHNSONS, M.G.; TINGEY, D.T.; BIGGART, C.; NOWAK, R.S.; NEWSOM, J.C. Minirhizotron installation in sandy, rocky soils with minimal soil disturbance. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 64, p. 761-764, 2000.

PHILLIPS, R.P.; MEIER, I.C.; BERNHARDT, E.S.; GRANDY, A.S.; WICKINGS, K.; FINZI, A.C. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. **Ecology Letters**, Oxford, v. 15, p. 1042–1049, 2012.

PINHEIRO, R.C. **Variabilidade entre materiais genéticos de *Eucalyptus spp.* quanto a distribuição de raízes finas em latossolos profundos**. 2014. 81 f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, 2014.

POELMAN, G.; VAN DE KOPPEL, J.; BROUWER, G. A telescopic method for photographing within 8×8 cm minirhizotrons. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 185, p. 163–167, 1996.

PREGITZER, K.S.; DEFOREST, J.L.; BURTON, A.J.; ALLEN, M.F.; RUESS, R.W.; HENDRICK, R.L. Fine root architecture of nine North American trees. **Ecological Monographs**, Durham, v. 72, p. 293–309, 2002.

PRENTICE, I.C.; FARQUHAR, G.D.; FASHAM, M.J.R. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: HOUGHTON, J.T.; INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE WORKING GROUP I. (Ed.). **Climate Change**. The scientific basis. Cambridge, 2001. p. 183-237.

RAICH, J.W.; NADELHOFFER, K.J. Belowground carbon allocation in forest ecosystem: global trends. **Ecology**, Brooklyn, v. 70, p. 1346-1354, 1989.

RASSE, D.P.; RUMPEL, C.; DIGNAC, M.F. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 269, p. 341–356, 2005.

REWALD, B.; EPHRATH, J.E. Minirhizotron techniques. In: WAISEL, Y.; ESHEL, A.; KAFKAFI, U. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: Marcel Dekker, 2013. p. 1-42.

REWALD, B.; RAVEH, E.; GENDLER, T.; EPHRATH, J.E.; RACHMILEVITCH, S. Phenotypic plasticity and water flux rates of Citrus root orders under salinity. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, p. 2717–2727, 2012.

RITSON, P.; SOCHACKI, S. Measurement and prediction of biomass and carbon content of *Pinus pinaster* trees in farm forestry plantations, south-western Australia. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 175, p. 103–117, 2003.

RYAN, M.G. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystem. **Tree Physiology**, Oxford, v. 9, p. 255-266, 1991.

RYAN, M.G.; STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; FONSECA, S.; LOOS, R.A.; TAKAHASHI, E.N.; FERREIRA, J.M.; LIMA, A.M.N.; GAVA, J.L.; LEITE, F.P.; ANDRADE, H.B.; ALVES, J.M.; SILVA, G.G.C. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: how resource availability and stand structure alter production and carbon allocation. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1695–1703, 2010.

RYTTER, R.-M. The effect of limited availability of N or water on C allocation to fine roots and annual fine root turnover in *Alnus incana* and *Salix viminalis*. **Tree Physiology**, Oxford, v. 33, p. 924-939, 2013.

RYSER, P. The mysterious root length. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 286, p. 1-6, 2006.

SANTANTONIO, D.; HERMANN, R.K. Standing crop, production and turnover of fine roots on dry, moderate and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. **Annals of Forest Science**, Heidelberg, v. 42, n. 2, p. 113–142, 1985.

SALESKA, S.R.; DIDAN, K.; HUETE, A.R.; DA ROCHA, H. Amazon forests green-up during 2005 drought. **Science**, Washington, DC, v. 318, n. 5850, p. 612, 2007.

SCHMIDT, M.W.I.; TORN, M.S.; ABIVEN, S.; DITTMAR, T.; GUGGENBERGER, G.; JANSSENS, I.A.; KLEBER, M.; KÖGEL-KNABNER, I.; LEHMANN, J.; MANNING, D.A.C. 2011. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. **Nature**, London, v. 478, p. 49–56, 2011.

SCHWINNING, S. The ecohydrology of roots in rocks. **Ecohydrology**, London, v. 245, p. 238-245, 2010.

SILVA, R.F.; ANTONIOLLI, Z.I.; ANDREAZZA, R.; LONGHI, S.J. Fungos ectomicorrízicos no desenvolvimento de mudas de *Eucalyptus grandis* Hill ex. Maiden. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 14, p. 51-59, 2004.

SILVA, J.S.; REGO, F.C. Root distribution of a Mediterranean shrubland in Portugal. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 255, p. 529–540, 2003.

SILVER, W.L.; NEFF, J.; VELDKAMP, E. The effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. **Ecosystems**, Berlin, v. 3, p. 193–209, 2000.

SILVER, W.L.; MIYA, R.K. Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects, **Oecologia**, Berlin, v. 129, p. 407–419, 2001.

SIQUEIRA, J. O. **Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil**. Lavras: UFLA, 2010. 716 p.

SOUZA, L.A.B.; SILVA FILHO, G.N.; OLIVEIRA, V.L. Eficiência de fungos ectomicorrízicos na absorção de fósforo e na promoção do crescimento de eucalipto. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 39, p. 349-355, 2004.

SMITH, S.E.; READ, D.J. **Mycorrhizal symbiosis**. London, UK: Academic Press, 2008.

STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; RYAN, M.G. Production and carbon allocation in a clonal Eucalyptus plantation with water and nutrient manipulations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 920-930, 2008.

STONE, E.L.; KALISZ, P.J. On the maximum extent of tree roots. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 46, p. 59–102, 1991.

TEFS, C.; GLEIXNER, G. Importance of root derived carbon for soil organic matter storage in a temperate old-growth beech forest – evidence from C, N and ¹⁴C content. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 263, p. 131–137, 2012.

TIERNEY, G.L.; FAHEY, T.J. Fine root turnover in a northern hardwood forest: a direct comparison of the radiocarbon and minirhizotron methods. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 32, p. 1692-1697, 2002.

TRAJANO, M.A.B.; KASUYA, M.C.M.; TÓLOTA, M.R.; BORGES, A.C.; NOVAES, R.F. Suprimento de fósforo e formação de micorrizas em mudas de eucalipto em sistema de raízes divididas. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 25, p. 192-201, 2001.

TRAPPE, J.M. Tuberculate mycorrhizae of Douglas-fir. **Forest Science**, Washington, DC, v. 11, p. 27-32, 1965.

TRESEDER, K.K.; TURNER, K.M.; MACK, M. Mycorrhizal responses to nitrogen fertilization in boreal ecosystems: potential consequences for soil carbon storage. **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, p. 78-88, 2007.

VALENZUELA-ESTRADA, L.R.; VERA-CARABALLO, V.; RUTH, L.E.; EISSENSTAT, D.M. Root anatomy, morphology, and longevity among root orders in *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). **American Journal of Botany**, New York, v. 95, p. 1506–1514, 2008.

VAN NOORDWIJK, M.; BROUWER, G.; MEIJBOOM, F.; DO ROSARIO, G.; OLIVEIRA, M.; BENGOUGH, A. Trench profile techniques and core break methods. In: SMIT, A.L.; BENGOUGH, A.G.; ENGELS, C.; van NOORDWIJK, M.; PELLERIN, S.; van de GEIJN, S.C. (Ed.). **Root methods: A handbook**. Berlin: Springer, 2000. p. 212–233.

VAN REES, K.C.J. Soil temperature effects from minirhizotron light systems. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 200, p. 113-118, 1998.

VIRGINIA, R.A.; JENKINS, M.B.; JARRELL, W.M. Depth of root symbiont occurrence in soil. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 2, p. 127–130, 1986.

VOGT, K.A.; PUBLICOVER, D.A.; BLOOMFIELD, J.; PEREZ, J.M.; VOGT, D.J.; SILVER, W.L. Belowground responses as indicators of environmental change. **Environmental and Experimental Botany**. Oxford, v. 33, p. 189-205, 1993.

VOGT, K.A.; VOGT, D.J.; PALMIOTTO, P.A.; BOON, P.; O'HARA, J.; ASBJORNSON, H. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 187, p. 159-219, 1996.

VOGT, K.A.; VOGT, D.J.; BLOOMFIELD, J. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 200, p. 71-89, 1998.

VOZZO, J.A.; HACKSKAYLO, E. Inoculation of *Pinus caribaea* with ectomycorrhizal fungi in Puerto Rico. **Forest Science**, Washington, DC, v. 17, p. 239-245, 1971.

WALANDER, H.; EKBLAD, A.; GODBOLD, D.L.; JOHNSON, D.; BAHR, A.; BALDRIAN, P.; BJÖRK, R.G.; KIELISZEWSKA-ROKICKA, B.; KJOLLER, R.; KRAIGHER, H. Evaluation of methods to estimate production, biomass and turnover of ectomycorrhizal mycelium in forest soils – a review. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 57, p. 1034-1047, 2013.

WITHINGTON, J.M.; ELKIN, A.D.; BULAJ, B.; OLESINSKI, J.; TRACY, K.N.; BOUMA, T.J.; OLEKSYN, J.; ANDERSON, L.J.; MODRZYNSKI, J.; REICH, P.B.; EISSENSTAT, D.M. Impact of material used for minirhizotron tubes for root research. **New Phytologist**, London, v. 180, p. 533-544, 2003.

XIA, M.; GUO, D.; PREGITZER, K.S. Ephemeral root modules in *Fraxinus mandshurica*. **New Phytologist**, London, v. 188, p. 1065–1074, 2010.

YANAI, R.D.; McFARLANE, K.J.; LUCASH, M.S.; KULPA, S.E.; WOOD, D.M. Similarity of nutrient uptake and root dimensions of Engelmann spruce and subalpine fir at two contrasting sites in Colorado. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 258, p. 2233–2241, 2009.

ZAMBOLIM, L.; BARROS, N.F. Constatação de micorriza vesículo-arbuscular em *Eucalyptus* spp. na região de Viçosa. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 6, p. 95-97, 1982.

ZHANG, Y.; XIE, Y. S.; HAO, M. D. Study on characteristics of apple orchard soil moisture in gully region of Loess Plateau. **Soils**, Hubei, China, v. 43, n.2, p. 293-298, 2011.

2 CICLAGEM DE RAÍZES FINAS EM PLANTAÇÕES DE *Eucalyptus grandis* CULTIVADOS EM LATOSSOLOS COM DIFERENTES TEXTURAS

Resumo

O *Eucalyptus* é o principal gênero florestal plantado no Brasil, cobrindo cerca de 5 milhões de hectares. A ciclagem das raízes finas (diâmetro ≤ 2 mm) é considerada como um dos principais componentes do fluxo de carbono no solo e pode representar entre 30-70% da produção primária bruta em ecossistemas florestais. A grande maioria dos estudos com raízes finas em florestas tropicais utilizaram métodos destrutivos de amostragens. Diante disso, o objetivo desse estudo foi avaliar a dinâmica na ciclagem das raízes finas de *E. grandis* cultivados em latossolos com texturas diferentes (20 e 40% de argila), utilizando o método não-destrutivo dos minirhizotrons (MR). Foram instalados 12 tubos MR para cada tipo de solo até uma profundidade de 30 cm. As imagens da interface solo-MR (0-15 e 15-30 cm) foram obtidas quinzenalmente utilizando um scanner portátil no interior dos MR, durante dois anos. O software WinRHIZO Tron foi utilizado para medir o comprimento e diâmetro das raízes finas que apareceram durante o estudo. O conteúdo de água no solo foi monitorado com auxílio de sensores CS615 (Campbell) durante todo o período do experimento nos dois solos. Os resultados para o comprimento total acumulado de raízes finas vivas e mortas (CTA), comprimento acumulado das raízes vivas (CAV) e comprimento acumulado de raízes mortas (CAM), expressos em $m\ m^{-2}$ imagem, tiveram uma forte influência da textura do solo, principalmente na camada mais superficial (0-15 cm). Ao final de dois anos, o solo com textura média arenosa apresentou um aumento de 39% na média de CTA em relação ao solo com textura argilosa na profundidade de 0-30 cm. Essa tendência seguiu para a quantidade total de raízes finas produzidas durante o experimento (n° . raízes m^{-2} imagem $^{-1}$), com as médias de 2691 e 634 (0-15 cm) e de 1766 e 1370 (15-30 cm) para os solos de textura média arenosa e argilosa, respectivamente. A produção e mortalidade diária de raízes finas, expressos em $cm\ m^{-2}$ imagem dia $^{-1}$, tiveram fracas correlações com o conteúdo de água disponível no solo. Os resultados do prazo de vida e a taxa de ciclagem das raízes finas no povoamento de eucaliptos, entre 0 e 30 cm de profundidade, foram de 525 dias e 0,69 ano $^{-1}$, respectivamente, não sofrendo interferência da textura do solo. Por outro lado, o prazo de vida médio e a taxa de ciclagem apresentaram diferenças significativas quando as raízes finas foram analisadas por classes de diâmetro ($< 0,3$, 0,3-0,5 e 0,5-2,0 mm) e status de micorrização. O sistema radicular do povoamento de eucaliptos avaliado mostrou uma alta plasticidade para absorver os recursos do solo, em função do investimento em associações micorrízicas e cerca de 90% das raízes produzidas durante o experimento serem classificadas como raízes finas de absorção ($\leq 0,5$ mm).

Palavras-chave: Carbono. Raiz. Comprimento radicular. Diâmetro radicular. Micorrizas. Solo tropical. Minirhizotron.

2 FINE ROOT LIFESPAN AND TURNOVER IN *Eucalyptus grandis* PLANTATIONS ESTABLISHED IN OXISOLS WITH CONTRASTING TEXTURES

Abstract

The *Eucalyptus* genus is the most planted hardwood in the Brazil, covering about 5 million hectares. The fine root turnover is the greater important component of carbon flux in the soil and may represent between 30-70% of gross primary production in the forest ecosystems. There are few studies using the non-destructive methods to observe the dynamics of fine roots in tropical forests. This study aimed to utilize the non-destructive method of minirhizotron (MR) for estimate the dynamics of fine root turnover in *E. grandis* plantations established in Oxisol soils with contrasting textures (20% and 40% clay). A total of 12 MR tubes were installed for each soil types to 0-30 cm depth. Images were capturing fortnightly over two years in the depth 0-15 and 15-30 cm using portable scanner into the MR tubes. Root images were analysed using the WinRHIZO Tron software to trace roots while marking their length and diameter. The volumetric soil water content was monitored continuously throughout the experiment period in both soils. The results to total cumulative root length alive and dead (TCRL), total cumulative root length alive (CRLA) and total cumulative root length dead (CRLD), m m^{-2} image, had a strong influence of soil texture, especially in the surface soil depth. At the end of the study period, the soil with sandy texture showed an increase of 39% average in TCRL against the clayey soil at a depth of 0-30 cm. The same tendencies continued for total number of fine roots produced over two years ($\text{No. roots m}^{-2} \text{ image}^{-1}$) with the means of 2691 and 634 (0-15 cm), of 1766 and 1370 (15-30 cm) to sandy and clayey soil, respectively. The results to relative soil water content had low correlations between daily fine root length production and daily fine root length loss ($\text{cm m}^{-2} \text{ image day}^{-1}$). The median root lifespan (MRL) and turnover was 525 days and 0.69 year^{-1} for stand to soil depth 0-30 cm, and had not influence of soil textures. Moreover, the MRL showed significant differences when the fine roots were analysed separated by diameter classes (< 0.3 , $0.3-0.5$ and $0.5-2.0$ mm) and mycorrhizal status. The root system of the stand eucalyptus evaluated showed a high plasticity to absorb the resources of the soil because of investment in mycorrhizal associations and about 90% of the roots produced during the experiment are classified as absorption fine roots (≤ 0.5 mm).

Keywords: Carbon. Root. Root length. Root diameter. Mycorrhizae. Tropical soil. Minirhizotron.

2.1 Introdução

Atualmente no Brasil o gênero *Eucalyptus* é a principal espécie florestal plantada, representando cerca de 76% da área total plantada com essências florestais. Os mais de cinco milhões de hectares plantados estão distribuídos em quase todo o território brasileiro, tendo uma maior concentração nos estados de Minas Gerais e São Paulo. Mesmo em ritmo menos acelerado em relação ao período de 2005-2009, a área plantada com esse gênero continua em pleno processo de expansão no país (ABRAF, 2013). A produção primária bruta (PPB) das plantações comerciais brasileiras de *Eucalyptus* apresenta valores maiores que $3500 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ (RYAN et al., 2010; CABRAL et., 2011; NOUVELLON et al., 2012), sendo uma das mais altas do mundo para florestas (LUYSSAERT et al., 2007). Dessa maneira, as plantações industriais desse gênero, além de serem valorizadas por constituir uma alternativa de sequestro de carbono, contribuem para a redução da exploração predatória das florestas nativas, sendo uma fonte de energia e matérias primas renováveis.

A utilização de modelos ecofisiológicos para estimar a produção de biomassa dos talhões e avaliar o potencial produtivo de novas áreas a serem adquiridas tem sido constante pelas empresas florestais nos últimos anos. Em paralelo, o sensoriamento remoto começa a ser utilizado operacionalmente por essas empresas do ramo florestal, visando estimar a dinâmica da área foliar e a produção de biomassa ao longo da rotação florestal (LE MAIRE et al., 2011). Contudo, o mesmo avanço em pesquisas sobre a dinâmica no solo não ocorreu comparativamente à parte aérea das plantas.

Uma grande porção do carbono no solo é proveniente das raízes finas (diâmetro ≤ 2 mm), sendo um dos componentes essencial do ecossistema. As raízes podem representar cerca de 33-67% na produção primária líquida anual (PPL) em ecossistemas florestais (MATAMALA et al., 2003). A importância das raízes finas reside em seu papel como provedoras das entradas de C orgânico para o solo, respondendo rapidamente a estresses abióticos e bióticos, além de serem parte fundamental do metabolismo terrestre, da absorção de água e nutrientes, e do sequestro e fluxo de C (GILL; JACKSON, 2000). Dessa forma, as raízes finas têm sido consideradas como um dos componentes mais importantes da PPB e PPL em ecossistemas florestais, contribuindo com os fluxos de C no solo em ecossistemas florestais. No entanto, a compreensão dos fatores que controlam a dinâmica dessas raízes mostra-se ainda bastante limitada.

Em sua revisão sobre as metodologias de amostragem em estudos sobre raízes, Maeght et al. (2013) destacam que os principais fatores desse entrave são as dificuldades metodológicas, onde as observações requerem abordagens especiais e na maioria das vezes consomem muito tempo, além de serem caras e apresentarem grandes dificuldades em suas execuções no campo. Tal fato é decorrente da dificuldade intrínseca relacionada à amostragem e observação de raízes, as quais são realizadas, frequentemente, por meio de métodos destrutivos. As dificuldades de avaliação do sistema radicular referentes aos métodos destrutivos estão principalmente relacionadas à separação das raízes de interesse no solo, bem como na identificação de quais dessas encontram-se metabolicamente ativas.

Apesar das limitações metodológicas para se estudar as raízes finas, diversos trabalhos foram realizados em florestas temperadas, sendo que os estudos nas duas últimas décadas utilizaram uma abordagem mista entre os métodos destrutivos tradicionais e uma nova técnica de observação não-destrutiva, conhecida como minirhizotrons (MR). Em regiões tropicais é raro encontrar uma grande quantidade de estudos sobre quantificação de raízes finas comparativamente às florestas temperadas. Contudo, mais de 90% dos estudos em florestas tropicais utilizaram amostragens destrutivas do solo, impossibilitando a observação da dinâmica de ciclagem das raízes finas. Há escassez sobre a quantificação da taxa de crescimento e morte das raízes, pois se enfrenta grande dificuldade de estudo, sendo um dos problemas mais desafiadores na biogeoquímica terrestre (VOGT et al., 1996; RYSER, 2006), principalmente para as florestas tropicais. Até o momento, somente dois estudos com MR foram realizados no Brasil para avaliar a dinâmica das raízes finas, porém utilizando as culturas de cana-de-açúcar e melancia (OHASHI et al., 2015; BRANCO et al., 2015).

As plantações tropicais de eucaliptos são ecossistemas florestais simplificados (solos relativamente homogêneos sem raízes de outras plantas), onde a ciclagem de raízes finas pode ser estimada (JOURDAN et al., 2008). Estudar a dinâmica das raízes finas em florestas de rápido crescimento pode contribuir para o melhor entendimento dos fatores que influenciam nos fluxos de carbono em solos de florestas tropicais.

Nesse contexto, os objetivos desse capítulo foram comparar a influencia da textura do solo no prazo de vida e na dinâmica da produção e mortalidade de raízes finas de *E. grandis* (2 a 4 anos de idade) através da utilização do método não-destrutivo (MR) em camadas superficiais de latossolos.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Local de estudo (Projeto EUCFLUX)

O estudo foi conduzido na área experimental do projeto EUCFLUX, localizada na Fazenda Americana (22°58'04" S, 48°43'40" O), pertencente a empresa Duratex S.A. A área localiza-se no município de Itatinga, km 233 da Rodovia Castello Branco, porção central do Estado de São Paulo, região sudeste brasileira, estando a cerca de 20 km da Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga – Esalq/USP.

O programa cooperativo EUCFLUX, intitulado “*Quantificação dos balanços de carbono, água e nutrientes, na escala do ecossistema, para uma rotação do eucalipto usando Torre de Fluxo – Testar Modelos Ecofisiológicos e Melhorar as Práticas silviculturais*”, é desenvolvido em parceria entre IPEF, ESALQ/USP, IAG/USP, CIRAD (França), NCSU (EUA) e nove empresas do setor florestal (Duratex, ArcelorMittal, Cenibra, Copener, Fibria, Suzano, Klabin, V&M Florestal e International Paper). Esse projeto visa estimar os balanços de energia, carbono, água e nutrientes para uma rotação completa do eucalipto (Figura 2.1). A vegetação anterior era composta por outra floresta plantada de eucalipto. Em Dezembro de 2009, um plantio de 16 diferentes materiais genéticos do gênero *Eucalyptus* foi repetido em 10 blocos cobrindo um gradiente de produtividade no projeto EUCFLUX, para realização de diversos estudos.



Figura 2.1 - Torre de fluxo a 20 metros de altura, acima da floresta com 2 anos. Fonte: Instituto de Pesquisas Florestais (IPEF), 2012

Após o corte raso e a remoção da madeira da rotação anterior, foi realizado o processo de calagem do solo, aplicando-se cerca de quatro toneladas de calcário por hectare. O plantio foi feito com plantadeira manual, com espaçamento de 3 x 2 m, utilizando o clone C-219-H de *E. grandis* (Fibria / VCP) com subsolagem nas entrelinhas dos tocos da rotação anterior.

Adubações de cobertura foram realizadas aos 6, 12 e 18 meses de idade. As doses totais e as proporções aplicadas foram: dose total 240 kg ha^{-1} e proporção 13-00-15 + 0,5% B + 0,8% Zn (aos 6 meses), dose total 280 kg ha^{-1} e proporção 11-00-24 + 0,5% B (aos 12 meses) e dose total 280 kg ha^{-1} e proporção 00-00-54 + 1,0% B. Na rotação atual, a quantidade total de nutrientes aplicada foi de 80 kg ha^{-1} de nitrogênio, 90 kg ha^{-1} de P_2O_5 , 284 kg ha^{-1} de K_2O , 76 kg ha^{-1} de enxofre (S), $5,4 \text{ kg ha}^{-1}$ de boro (B), $3,4 \text{ kg ha}^{-1}$ de zinco (Zn) e $1,5 \text{ kg ha}^{-1}$ de cobre (Cu). O controle químico de daninhas foi realizado aos 60 dias após o plantio por meio da aplicação de glifosato ($2,63 \text{ L ha}^{-1}$). Para o controle de formigas cortadeiras aplicou-se iscas de sulfuramida ($1,29 \text{ kg ha}^{-1}$).

2.2.2 Caracterização da área experimental

O talhão experimental definido para o desenvolvimento do estudo encontra-se dentro da área do Projeto EUCFLUX (Figura 2A). Os solos são latossolos profundos ($> 10 \text{ m}$), desenvolvidos em arenito Cretáceo, formação de Marília, grupo de Bauru. O declive é menor que 5% e a altitude máxima de 750 m acima do nível do mar. A mineralogia é dominada por quartzo, caulinita e oxihidróxidos, tendo camadas de solo ácidas, com pH entre 4,3 e 5,5 (Tabela 2.1). A área do talhão experimental possui um Latossolo Vermelho distrófico típico (EMBRAPA, 2006), apresentando aproximadamente 7% da área com textura média argilosa, horizonte A moderado, álico, caulinitico-oxídico e mesoférrico (LVd2) e 93 % da área com textura média arenosa, horizonte A moderado, álico, caulinitico e hipoférrico (LVd4) (Figura 2.2B e Tabela 2.1).

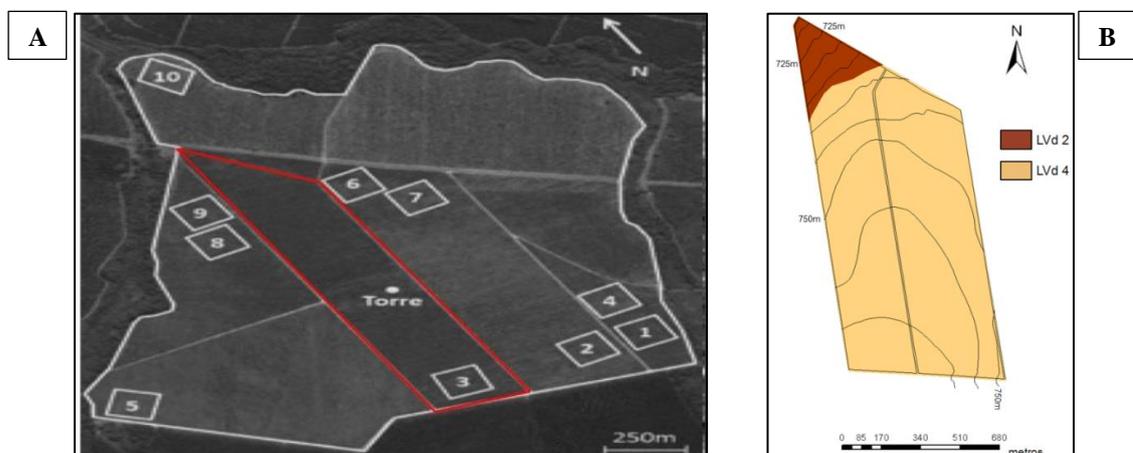


Figura 2.2 – Área do Projeto EUCFLUX contendo a torre de fluxo e os 10 blocos experimentais (A). Em vermelho a área experimental utilizada no presente estudo. Mapa de solo e curvas de nível do talhão experimental (B). LVd2 = 40% de argila; LVd4 = 20% de argila. Nota: as figuras A e B foram adaptadas de Pinheiro (2014) e Campoe (2012), respectivamente

Tabela 2.1 – Características físicas e químicas do solo estudado na área experimental

Profundidade (cm)	Argila	Silte	Areia	pH	P	Total C	Total N	K	Na	Ca	Mg	H	Al	SB	CTC	V
	(%)			H ₂ O	(mg kg ⁻¹)	(%)	(%)	mmol _c kg ⁻¹								
LVd2																
0-5	35,2	7,8	57,1	4,9	2,9	1,32	0,07	0,9	0,4	7,0	2,9	38,5	6,0	11,2	55,7	20,1
5-15	34,4	9,7	55,9	4,7	1,8	0,73	0,04	0,5	0,2	1,8	1,8	25,5	6,5	4,3	36,3	11,7
15-50	39,0	10,0	51,0	4,7	1,4	0,70	0,04	0,7	0,2	1,0	1,4	22,0	5,5	3,3	30,8	10,8
50-100	41,5	9,8	48,7	4,8	1,1	0,51	0,03	0,3	0,2	1,0	1,1	16,3	2,3	2,6	21,1	12,4
100-200	42,2	12,1	45,7	5,3	1,0	0,34	0,02	0,1	0,2	1,0	1,0	10,8	0,0	2,2	13,0	17,1
200-300	43,5	12,5	44,0	5,5	0,9	0,22	0,01	0,2	0,2	1,0	0,9	8,5	0,0	2,3	10,8	20,9
300-400	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd
400-600	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd
LVd4																
0-5	17,4	5,5	77,0	4,7	3,2	1,61	0,07	0,6	0,4	6,7	6,3	48,3	6,7	14,0	69,0	20,3
5-15	16,2	1,3	82,5	4,3	2,0	0,54	0,03	0,2	0,2	1,8	1,5	26,0	8,8	3,7	38,4	9,5
15-50	18,2	2,1	79,7	4,5	1,5	0,40	0,02	0,1	0,1	1,0	1,0	14,3	5,8	2,2	22,2	10,0
50-100	20,2	1,4	78,4	4,5	1,1	0,38	0,02	0,1	0,1	1,0	1,0	13,3	5,0	2,2	20,5	10,8
100-200	22,9	3,6	73,6	4,5	1,1	0,27	0,01	0,1	0,1	1,0	1,0	8,3	2,5	2,2	12,9	16,8
200-300	23,4	4,0	72,6	4,5	0,9	0,18	0,01	0,1	0,1	1,0	1,0	4,3	1,0	2,2	7,4	29,3
300-400	24,9	3,7	71,4	4,5	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd
400-600	27,3	4,3	68,4	4,6	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd

Total C e total N foram obtidos com espectrômetro de massa Hydra 20-20 acoplado a um analisador automático de N (ANCA-GSL; Sercon Co., Crewe, Cheshire, UK). P foi quantificado por Mehlich⁻¹ e colorimetria; K e Na foram quantificados por Mehlich⁻¹ e fotometria; Ca e Mg foram quantificados por extração em KCl e absorção atômica. LVd2: Latossolo Vermelho distrófico com textura argilosa; LVd4: Latossolo Vermelho distrófico com textura média arenosa; SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca catiônica; V: saturação de bases. Sd = sem dados. Os resultados até 3 m de profundidade (DA SILVA et al., 2011) e 3-6 m de profundidade (PINHEIRO, 2014) foram gentilmente cedidos.

O histórico climático da região nos 10 anos anteriores ao início do experimento (Figura 2.3), apresentou temperatura média anual de 20,3°C, variando de 13,3°C a 27,2°C para as médias dos meses mais frios (maio a julho) e mais quentes (outubro a março), respectivamente, precipitação média anual de 1.358 mm (74% ocorrendo entre outubro e março) e umidade relativa média anual do ar de 77%.

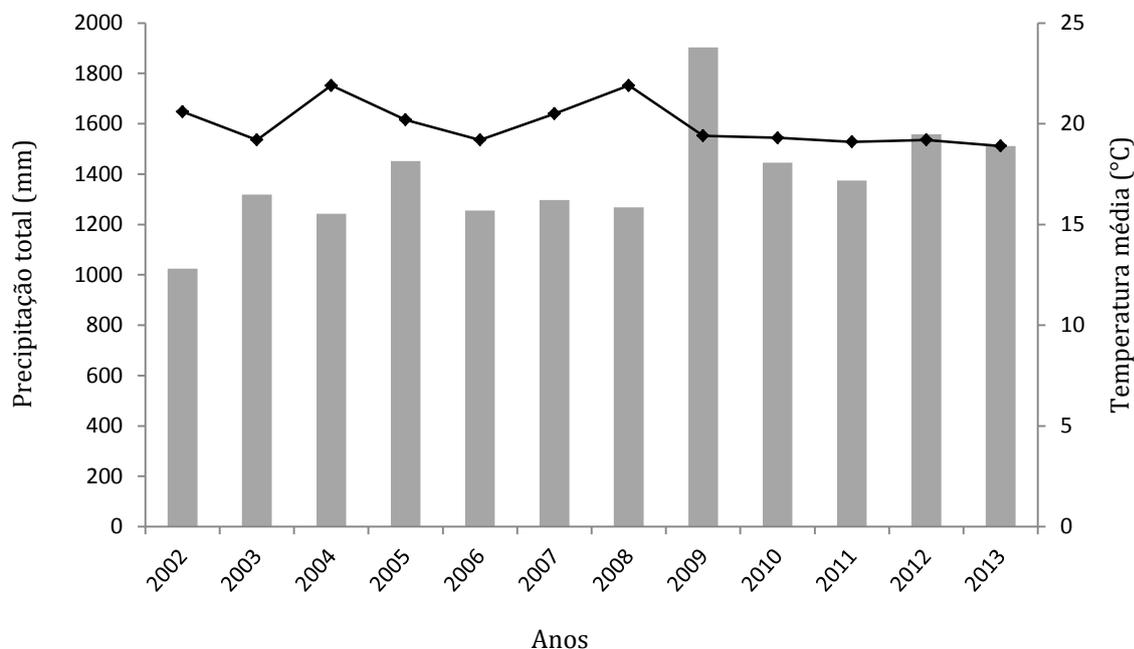


Figura 2.3 – Histórico climático de precipitação total e temperatura média anual da região localizada a 15 km do sítio experimental. Fonte: Dados obtidos da Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga (ESALQ/USP)

2.2.3 Instalação dos tubos MR e monitoramento das raízes finas

Em Junho de 2011, árvores de área basal média e com 2 anos de idade foram selecionadas para as observações da dinâmica de raízes finas no solo. Os tubos MR foram inseridos no solo, com um ângulo de 45° com a vertical (Figura 2.4A), até a profundidade de 30 cm. Todos os tubos minirhizotrons tinham as seguintes características: diâmetro interno de 63,5 mm, 3 mm de espessura de parede e 0,4 m de comprimento. A parte exposta de cada tubo foi fechada e pintada de branco para evitar a infiltração de luz e principalmente de calor. Para evitar a entrada de água no interior dos tubos, o fundo foi selado e a extremidade superior foi coberta com uma tampa removível (Figura 2.4B). As instalações dos minirhizotrons foram realizadas em três distâncias diferentes das árvores para amostrar representativamente o povoamento, mantendo uma distância mínima de 10 metros entre os

minirhizotrons para monitorar as raízes de árvores diferentes. Antes de iniciar as coletas das imagens foi necessário um período mínimo de 6 meses após a instalação para a estabilização do solo (JOHNSON et al., 2001; GRAEFE et al., 2008b).



Figura 2.4 – Ângulo de instalação (A); Isopor utilizado na proteção contra umidade no interior do tubo MR e tampa removível (B); Visão geral do MR no solo, circulado em amarelo (C)

O monitoramento da dinâmica das raízes finas ocorreu quinzenalmente durante dois anos (Fevereiro de 2012 a Janeiro de 2014). Para evitar uma superestimação ou subestimação nos valores de produção e mortalidade das raízes foram realizadas coletas em intervalos de dois dias durante duas épocas (Fevereiro de 2013 e Outubro de 2013). Para a captura das imagens foi utilizado um scanner portátil (Figura 2.5A), com cabeça rotativa, no interior dos minirhizotrons. A tecnologia do scanner (CI-600 In-Situ Root Imager, CID Bio-Science, WA, EUA), acoplado a um computador portátil, forneceu imagens da interface tubo-solo através de uma rotação de 345° (Figura 2.5B). Cada imagem foi gerada com uma resolução de 300 dpi, formato TIF, colorida e dimensões de 21,59 x 19,56 cm (Figura 2.5C). A área efetiva

de solo observada por esse sistema foi de 0,0422 m² por imagem. Posteriormente, as imagens foram analisadas através do software WinRHIZO TRON MF 2009 (Regent Instruments Inc., Quebec, Canada). O software permite traçar manualmente o comprimento e diâmetro das raízes para cada imagem.



Figura 2.5 – Scanner portátil utilizado para captura das imagens (A); inserção do scanner no tubo MR (B) e a imagem obtida através do sistema MR no solo arenoso (0-15 cm) (C). Nota: a seta amarela na figura C indica um exemplo de raízes colonizadas por micorrizas. Fotos A e B (CID Bio-Science)

2.2.4 Monitoramento da umidade do solo

A porcentagem de água no solo foi monitorada ao longo do período de estudo com sensores CS-616 (Campbell Scientific, Logan, UT, EUA) instalados nos dois tipos de solo. Os sensores foram posicionados a 15, 50, 100, 200, 300, 400 cm de profundidade em ambos os tipos de solo, e abaixo disso, em intervalos de 200 cm para o solo com 40% de argila e 100 cm para o solo com 20% de argila, até atingirem 1000 cm. Foram utilizadas 3 repetições para cada profundidade por local. Os dados foram coletados em intervalos de 30 minutos, processados em médias diárias e estão apresentados em porcentagem. Para maiores detalhes (CAMPOE et al., 2012; DA SILVA et al., 2011).

2.2.5 Delineamento experimental

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, constituído de 4 parcelas para cada tipo de textura do solo (20% e 40% de argila). Cada parcela foi composta por 6 linhas de 14 árvores com espaçamento 3x2 m (504 m²), onde o arranjo de implantação foi de 3 m entre as linhas e 2 m entre as plantas na linha (Figura 2.6A). Em cada parcela foram instalados 3 minirhizotrons em posições diferentes (Figura 2.6B), totalizando 12 minirhizotrons para cada textura de solo. Em cada minirhizotron foram coletadas imagens entre 0-15 e 15-30 cm de profundidade. No geral, capturou-se 48 imagens por coleta.

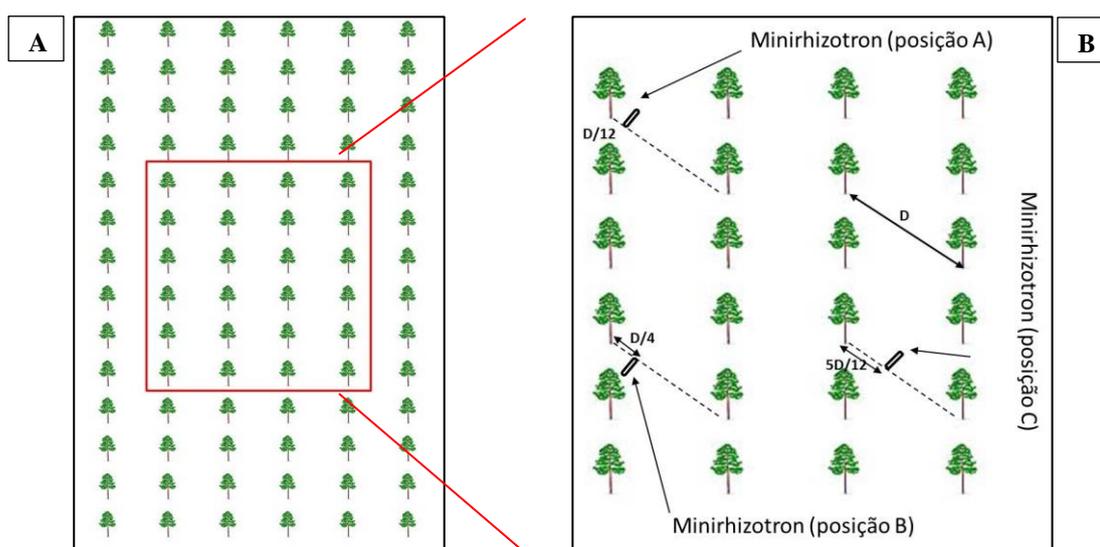


Figura 2.6 – Parcela experimental utilizada no estudo (A) e; as posições de instalação dos tubos MR no interior da parcela (B)

2.2.6 Digitalização das raízes e análises de imagens

As imagens das raízes foram avaliadas através do software WinRHIZO Tron. As raízes de eucaliptos foram digitalizadas, e tiveram números de identificação únicos. Para analisar a alteração no comprimento das raízes finas ao longo do tempo, a respectiva imagem anterior foi sobreposta sobre a imagem atual, de acordo com as funções do software. As raízes novas tinham aparência esbranquiçada e se tornaram marrons com a idade, passando para a fase de senescência e finalmente desapareciam. Isso permitiu a identificação das seções originárias de crescimento das raízes recentes, ou seções que as raízes identificadas tinham desaparecidas devido à morte e decomposição. As raízes eram consideradas mortas quando seu diâmetro diminuía até a metade do inicial e também quando apresentavam a coloração preta (WELLS; EISSENSTAT, 2001). Antes de analisar um novo conjunto de dados, as imagens mais recentes foram sobrepostas com o conjunto de dados anterior para caracterizar a evolução das raízes traçadas e relatar as suas novas características e estado: “viva”, “morta” ou “nova” (CHENG et al., 1991;. SATOMURA et al., 2007).

A colonização micorrízica foi avaliada utilizando um padrão dicotômico de ramificação e/ou a presença de manto fúngico (KING et al., 2002). A vitalidade (ou seja, vivo vs. morto) das raízes micorrizadas foi avaliada com base em padrões de cor, morfologia e crescimento (KING et al., 2002; GUO et al., 2008). Para todas as imagens, diâmetro da raiz, comprimento de raízes vivas e mortas, e a aparência de cada nova raiz foram registrados. Somente as raízes finas (diâmetro < 2 mm) foram contabilizadas, das quais foram agrupadas em três classes de tamanho do diâmetro (< 0,3 mm, 0,3-0,5 mm e 0,5-2,0 mm) para posterior análise estatística.

2.2.7 Análises dos resultados

As observações quinzenais através dos MR permitiram gravar em cada data o comprimento radicular dos plantios de eucaliptos e as taxas de comprimento relacionadas, tais como o comprimento total acumulado das raízes vivas e mortas (CTA), o comprimento acumulado das raízes vivas (CAV), o comprimento acumulado das raízes mortas (CAM), produção diária de raízes finas (PDRF) e mortalidade diária de raízes finas (MDRF). Para esses resultados foram utilizados os seguintes cálculos:

- CTA, CAV e CAM ($\text{m m}^{-2} \text{mês}^{-1}$ ou ano^{-1}) = comprimento total de raízes finas (C , m) por unidade de área do solo observado (A , m^2) durante um determinado período de tempo (t , mês ou ano), ou seja: $C_{t0} - C_{t1} / A$.

- PDRF e MDRF ($\text{cm m}^{-2} \text{dia}^{-1}$) = comprimento total de raízes finas (C , cm) por unidade de área do solo observado (A , m^2) durante um determinado período de tempo (t , dias), ou seja: $(CTAV_{t0} - CTAV_{t1}$ ou $CTAM_{t0} - CTAM_{t1}) / (t_0 - t_1)$.

O número total de raízes finas ($\text{n}^\circ \cdot \text{m}^{-2}$) foi calculado utilizando a quantidade total de raízes observadas durante todo o período de estudo e padronizado por unidade de área do solo observado A .

Os valores individuais do prazo de vida das raízes foram calculados com o número de dias entre a primeira observação (data de nascimento) da raiz e o dia em que foi declarada morta (ANDERSON et al., 2003). O prazo de vida (PV) das raízes finas, expresso em dias (d), foi estimado como a mediana do tempo decorrido entre o nascimento e a morte da raiz. A taxa de ciclagem (ano^{-1}) das raízes finas foi calculada como o inverso da média de vida.

$$\text{Taxa de ciclagem} = \frac{365}{PV}$$

Utilizou-se o método de Kaplan-Meier, não-paramétrico, para determinar a taxa de sobrevivência (S) de raízes finas que foram crescente ao longo de um determinado período de tempo (MAJDI et al., 2001; TIERNEY; FAHEY, 2002), bem como a média de vida (GOEL et al., 2010; CRAWLEY, 2012), com base nos dois anos de observações. O método de Kaplan-Meier permite dividir o tempo de seguimento em intervalos, cujos limites correspondem ao tempo de seguimento em que houve eventos (KAPLAN; MEIER, 1958). Cada raiz individual tinha um peso igual e foi classificada como ainda viva (censurado, ainda não morta) ou morta (sem censura) no final do estudo. Portanto, a análise de sobrevivência permite usar a informação de todas as raízes até o momento em que desenvolveram o evento ou foram censurados. A função estima a probabilidade de uma raiz de morrer no tempo t , sabendo que ela estava viva em t_j . Como resultado, pode ser considerada a probabilidade instantânea de mortalidade (ANDERSON et al., 2003; WITHINGTON et al., 2003; MAJDI et al., 2005).

Foi utilizado o modelo semi-paramétrico de Cox (COX, 1972) para analisar os efeitos de diferentes fatores na dinâmica de raiz durante o período de crescimento (WELLS; EISSENSTAT, 2001). Este modelo define a probabilidade de mortalidade de uma raiz i no período de tempo t (anotado como $h_i(t)$) e um múltiplo de probabilidade na linha de base (anotado como $h_0(t)$) e possui uma função linear exponencial de um grupo de covariáveis k . Dessa forma, fatores como covariáveis incluem a textura do solo, a profundidade do solo, a classe de diâmetro de raiz e o status de micorrização.

O conteúdo de água disponível do solo (CADS) foi calculado como uma fração do conteúdo máximo de água extraível do solo através dos dados obtidos com o monitoramento da umidade do solo durante o estudo:

$$CADS = \frac{\theta - \theta_{min}}{\theta_{máx} - \theta_{min}}$$

Onde: θ é a umidade do solo a cada dia; θ_{min} e $\theta_{máx}$ são os valores mínimo e máximo de umidade do solo observados durante o experimento.

Após encontrar os valores de CADS para cada dia, foram realizadas as médias de CADS para cada período entre as amostragens de imagens ao longo do estudo.

2.2.8 Análises estatísticas

Para análises dos resultados de CTA, CAV, CAM e número total de raízes finas foram utilizados modelos lineares generalizados separadamente com as variáveis dependentes de textura do solo, profundidade, classes de diâmetro ou ano como fatores, bem como todas as interações entre os fatores. O teste de normalidade dos resíduos (Shapiro-Wilk) foi utilizado para garantir que os dados avaliados seguiram uma distribuição normal. Em seguida, foram realizadas as análises de variância (ANOVA) para verificar se houveram ou não diferenças significativas entre as médias dos dados analisados para cada fator. No caso de efeitos significativos, testes de comparação de médias pelo método de Tukey foram realizados para conhecer quais variáveis, em que foram encontradas diferenças significativas na ANOVA, diferem entre si.

Para analisar os efeitos da textura do solo, profundidade e classes de diâmetro na taxa de sobrevivência das raízes finas foram utilizados os métodos de Kaplan-Meier e Cox proporcional de probabilidade, utilizando o pacote ‘Survival’ no software R versão 3.1.1 (THERNEAU, 2014). Testes de Wilcoxon foram usados para determinar a significância na sobrevivência e expectativa de vida das raízes ($p < 0,05$).

2.3 Resultados e Discussão

2.3.1 Caracterização climática

As variáveis climáticas ao longo do período de estudo (fevereiro de 2012 a janeiro de 2014) mostraram uma sazonalidade climática similar ao histórico da região (Figura 2.7), apresentando os padrões de clima Cwa (Köppen), com verões chuvosos e invernos secos típicos da região de Itatinga (SP).

A temperatura média durante o período do experimento foi 19,4 °C, sendo dezembro de 2012 e janeiro de 2014 os meses mais quentes (23,1 °C) e julho de 2013 o mês mais frio (14,9 °C). A precipitação foi de 1.564 mm para o primeiro ano (fevereiro/2012 – janeiro/2013) e de 1.371 mm para o segundo ano (fevereiro/2013 – janeiro/2014) de estudo. Dessa forma, a média anual foi de 1.476 mm, sendo 8 % maior do que a média anual histórica da região nos últimos 10 anos. Os meses mais chuvosos foram janeiro e março de 2013, com 255 mm e 283 mm, respectivamente. Os meses mais secos foram julho e agosto (2012 e 2013), com exceção desses meses todos os restantes apresentaram uma precipitação acima de 50 mm.

As condições climáticas dessa região apresentam-se como bons fatores no desenvolvimento das espécies de eucaliptos. Através de estudos com diferentes espécies de eucaliptos pelo mundo, pode-se apontar que o sucesso da plantação é influenciado diretamente pela escolha de espécies adaptadas ao regime hídrico do local, bem como os períodos de secas e possíveis geadas. Dessa forma, a espécie de *E. grandis*, avaliada nesse estudo, foi escolhida para as plantações na região de Itatinga.

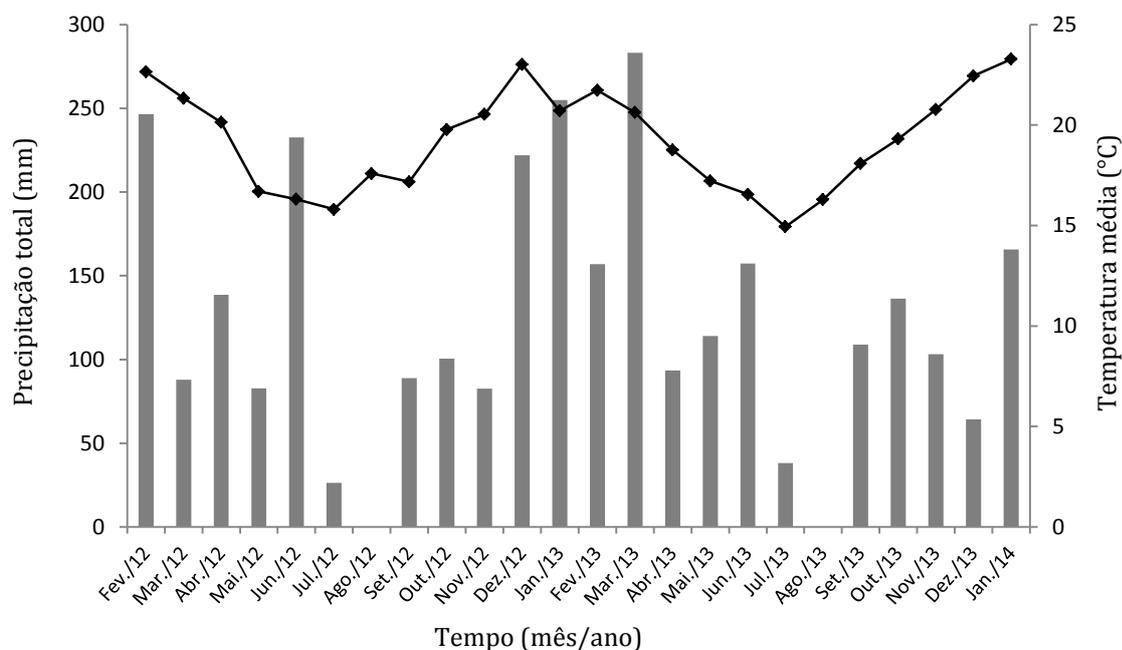


Figura 2.7 – Precipitação total (mm) e temperatura média (°C) durante o período de estudo. Dados climáticos obtidos através da estação meteorológica localizada na área experimental. Barras verticais indicam a precipitação e a linha sólida indica a temperatura

2.3.2 Variabilidade da disponibilidade hídrica do solo

A diferença na textura do solo (20 e 40% de argila) da área experimental resultou em uma significativa variabilidade da dinâmica da água no solo, em 50 cm de profundidade, durante o experimento (Figura 2.8). Ao longo do período de estudo, o solo argiloso apresentou em média o dobro de conteúdo em água que o solo arenoso (21,7% versus 10,7%). Todavia, os valores mínimos de água no solo nas épocas secas (água residual que as raízes não conseguem absorver) também foram quase o dobro no solo argiloso que no solo arenoso. A reserva útil de água para as plantas foi de 29,1 % no solo argiloso e 28,3 % no solo arenoso. Os valores mais elevados de água no solo ocorreram em março e julho para ambos os solos, com aproximadamente 25,7% para o solo argiloso e 13,4% para o solo arenoso.

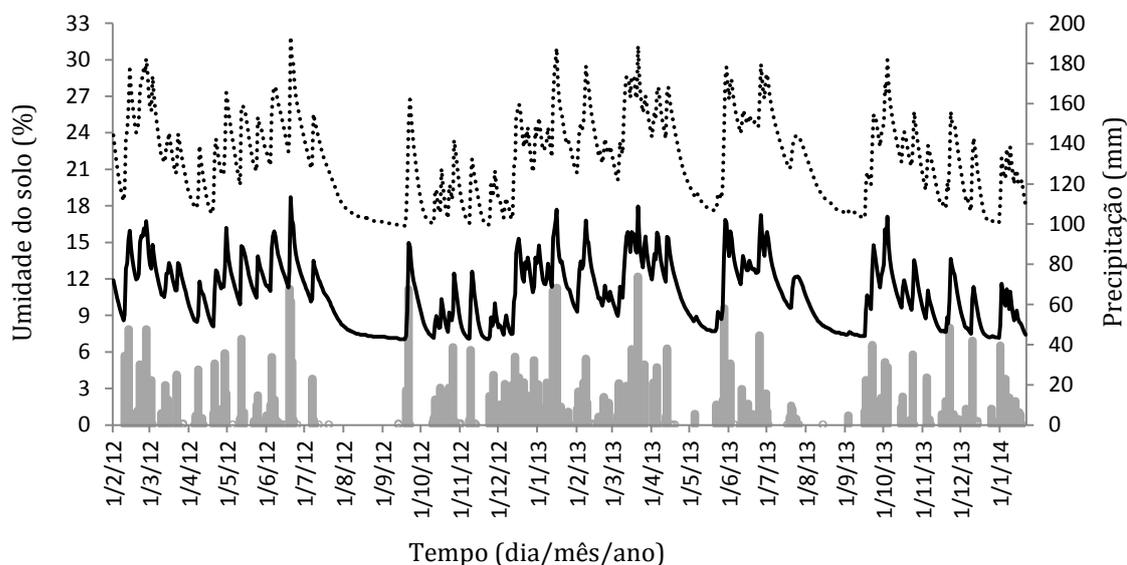


Figura 2.8 – Água no solo diária (%) a 50 cm de profundidade para os dois tipos de texturas do solo e a precipitação diária (mm) durante o experimento. Barras verticais indicam a precipitação e as linhas sólida e tracejada representam a água no solo com 20% e 40% de argila, respectivamente

2.3.3 Produção e mortalidade do comprimento radicular

Os valores de CTA na camada de 0-15 cm, ao final dos dois anos de observações com o uso dos MR, foram de aproximadamente 30 e 15 m m^{-2} para os solos arenoso e argiloso, respectivamente (Figura 2.9A). Os meses com maiores CTA de raízes finas entre 0 e 15 cm de profundidade foram fevereiro de 2012 para o solo arenoso e abril de 2012 para o solo argiloso, com 7,4 e 1,8 m m^{-2} , respectivamente. O mês de junho de 2012 apresentou os menores valores de CTA durante todo o experimento para ambos os solos, com média de 0,05 m m^{-2} . Na profundidade entre 15 e 30 cm, ao final do experimento, os valores de CTA foram de 34 e 24 m m^{-2} para o solo arenoso e argiloso, respectivamente (Figura 2.9B). Para esta profundidade, os meses que apresentaram maiores valores de CTA foram janeiro de 2014 (5,3 m m^{-2}) e julho de 2012 (2,9 m m^{-2}) para o solo arenoso e argiloso, respectivamente.

Graefe et al. (2008b), em estudo com MR em florestas tropicais no sul do Equador, obtiveram valores de CTA variando em aproximadamente 26 e 48 m m^{-2} , entre 0 e 40 cm de profundidade, ao final de 12 meses de estudo. Nesse estudo os autores observaram gradientes de altitude (1050 a 3060 m) e concluíram que a variação nos resultados foi influenciada principalmente pela temperatura do ar (média anual de 19,4 °C em 1050 m e 9,4 °C em 3060 m) e a mudança no tipo de solo (Argissolo em 1050 m e Podzólico em 3060 m). Utilizando o mesmo método na camada de 0-30 cm de profundidade, Adams et al. (2013) encontraram valores de CTA entre 60 e 170 m m^{-2} , em 4 espécies de árvores de clima temperado cultivadas

em solo argiloso, ao final de 3 anos de estudo. O estudo realizado na Pensilvânia (EUA) encontrou diferentes respostas do sistema radicular das espécies *Acer negundo*, *Populus tremuloides*, *Liriodendron tulipifera* e *Sassafras albidum* à adubação nitrogenada. Dessa forma, os autores sugeriram que algumas espécies de plantas avaliadas parecem regular o tempo e velocidade de crescimento radicular para melhorar a aquisição de recursos, enquanto outras espécies não. No Brasil, em estudo até 80 cm de profundidade com cultivares de cana-de-açúcar em Latossolo vermelho eutrófico, Ohashi et al. (2015) observaram valores de CTA entre 14,7 e 63,9 m m⁻² ao final de 205 dias do experimento. Esses resultados variaram em função dos tipos de cultivares de cana-de-açúcar e as profundidades do solo avaliadas.

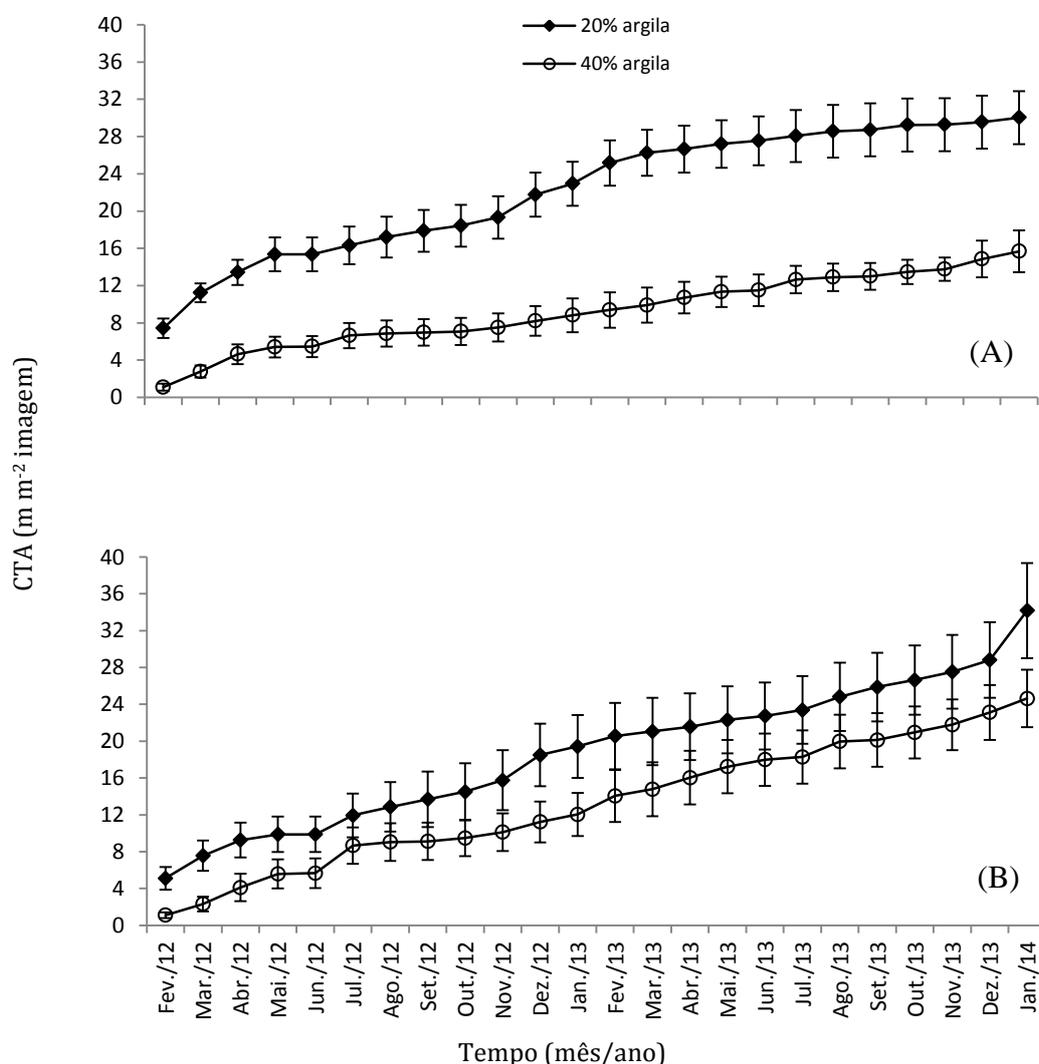


Figura 2.9 – Comprimento total acumulado das raízes vivas e mortas (CTA, m m⁻² imagem) em plantios de eucaliptos durante dois anos de estudo, entre 0-15 cm (A) e 15-30 cm (B) de profundidade. Valores médios ($n=12$ para 20% argila e $n=9$ para 40% argila) \pm erro padrão

Os resultados apresentados para esse capítulo sugerem que a textura do solo influenciou diretamente os valores de CTA, principalmente na camada mais superficial avaliada, onde o solo arenoso apresentou o dobro do valor encontrado no solo argiloso. Aparentemente as características físicas do solo arenoso foram mais favoráveis para a produção total de raízes finas quando comparadas ao solo argiloso. A porosidade do solo, que figura entre as principais características físicas do solo, pode ter influenciado positivamente na produção radicular. Segundo Hatano et al. (1998), existe uma forte correlação entre porosidade do solo e crescimento radicular. No solo arenoso existe uma maior quantidade de macroporos, responsáveis pela aeração e maior contribuição na infiltração da água no solo. Por sua vez, os solos argilosos contêm uma maior quantidade de microporos, estreitamente ligados à retenção e armazenamento da água no solo. Dessa forma, a funcionalidade dos macroporos possibilitou um menor impedimento mecânico para as raízes finas crescerem e explorar a água no solo arenoso.

Ao final do primeiro ano de estudo, entre os 2 e 3 anos do plantio, o comprimento acumulado de raízes vivas (CAV), entre 0 e 15 cm de profundidade, no solo arenoso foi o dobro em relação ao solo argiloso (Figura 2.10A), apresentando diferença significativa. Porém, entre os 3 e 4 anos do plantio, o CAV no solo arenoso diminuiu em 78% quando comparado ao primeiro ano de estudo. Por sua vez, o solo argiloso manteve aproximadamente os mesmos valores de CAV para as duas idades do plantio analisadas. Na profundidade de 15-30 cm, os valores de CAV não diferiram significativamente entre os dois tipos de solo, bem como a sua dinâmica manteve-se similar para cada tipo de solo durante os dois anos analisados (Figura 2.10B).

Os valores do comprimento acumulado de raízes mortas (CAM) foram maiores no solo arenoso em relação ao solo argiloso para os dois anos analisados entre 0 e 15 cm de profundidade, com uma diferença significativa (Figura 2.10C). Para a profundidade de 15-30 cm, o solo arenoso apresentou valores de CAM maiores que o solo argiloso somente no primeiro de estudo (2-3 anos do plantio). No geral, a dinâmica do CAM no solo arenoso foi similar durante os dois anos de estudo. Já para o solo argiloso, os maiores valores de CAM foram observados no segundo ano de estudo, evidenciando uma dinâmica diferente em relação ao solo arenoso.

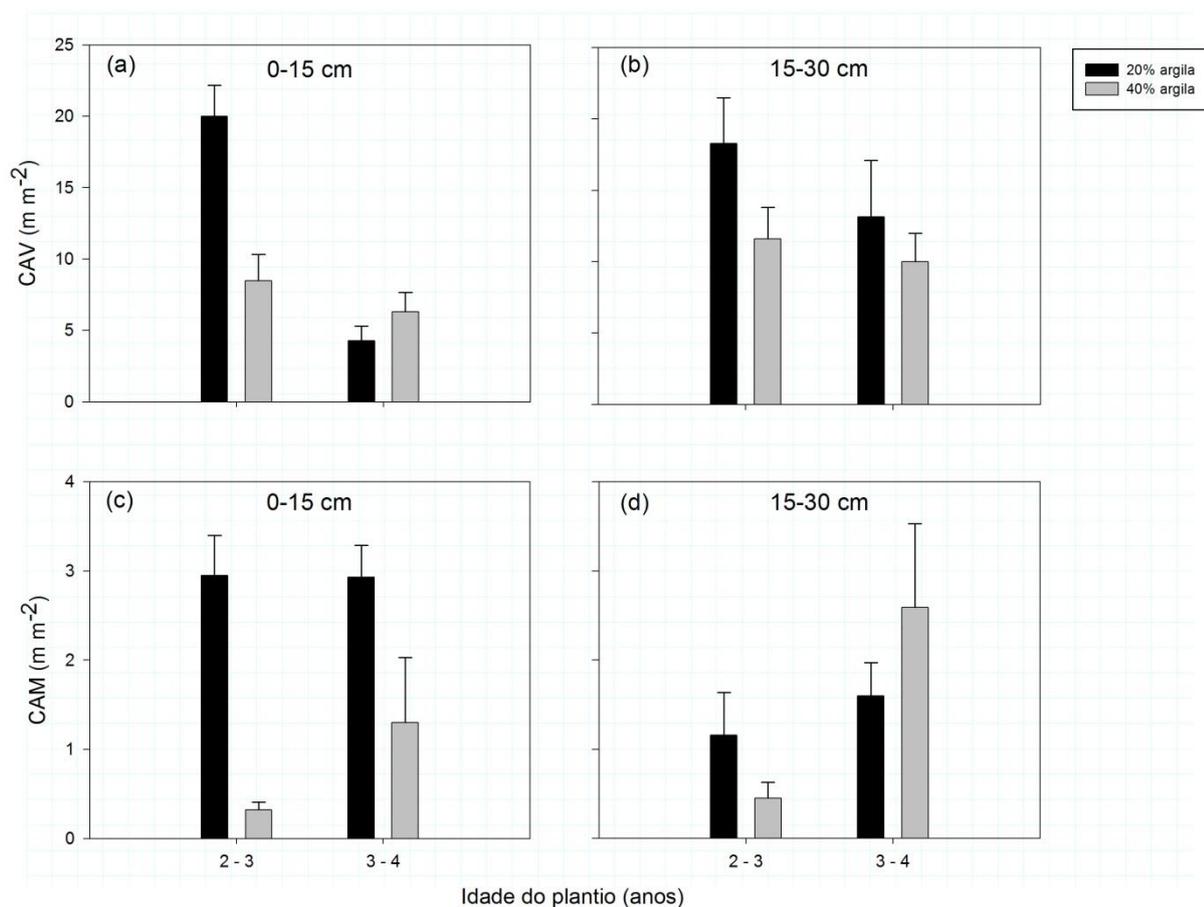


Figura 2.10 – Comprimento acumulado de raízes vivas (CAV) nas profundidades de 0-15 cm (A), 15-30 cm (B) e comprimento acumulado de raízes mortas (CAM) entre 0-15 cm (C) e 15-30 cm (D), ao final de cada ano do estudo, em latossolos com texturas diferentes. Ano 1 (Fev./2012 – Jan./2013) e ano 2 (Fev./2013 – Jan./2014) Valores médios ($n=12$ para 20% argila e $n=9$ para 40% argila) \pm erro padrão

Os resultados da ANOVA mostraram uma influência significativa da textura do solo na dinâmica radicular (Tabela 2.3). Segundo a mesma tabela, a idade do plantio também apresentou uma diferença significativa nos resultados de comprimento radicular. No primeiro ano do estudo (2012-2013), as árvores de eucaliptos tiveram uma maior produção radicular comparada ao segundo ano (2013-2014). Essa dinâmica pode estar relacionada com o estágio de desenvolvimento das plantas, uma vez que foram observados maiores taxas de crescimento em altura no primeiro ano de estudo. Entre o segundo e o terceiro ano de idade do povoamento (2012-2013), o crescimento médio das árvores foi de 5,2 e 5,1 m para o solo argiloso e arenoso, respectivamente. Já no ano seguinte (2013-2014), as taxas de crescimento foram de 4,2 e 3,7 m para o solo argiloso e arenoso, respectivamente. Possivelmente, um maior investimento das árvores de eucaliptos, entre 2 e 3 anos de idade, na produção radicular possibilitou a absorção de água e nutrientes necessários para o melhor

desenvolvimento das plantas durante essa idade. Contudo, a altura média das árvores ao final do período de estudo foi de 22,9 e 22,1 m para os solos argiloso e arenoso, respectivamente.

Paralelamente ao estudo com MR, foram realizadas amostragens destrutivas do solo (janeiro de 2012 e janeiro de 2014) para calcular os valores de densidade de raízes finas (DRF) nos dois tipos solos da área experimental. Esses resultados de DRF, entre 0 e 30 cm de profundidade, corroboram o que foi observado com os MR, onde os valores de DRF foram de 0,51 g kg⁻¹ (solo arenoso) e 0,28 g kg⁻¹ (solo argiloso) para o ano de 2012, aumentando para 1,45 g kg⁻¹ (solo arenoso) e 0,63 g kg⁻¹ (solo argiloso) em 2014. Pinheiro (2014), em estudo sobre a variabilidade entre materiais genéticos de *E. grandis* na distribuição de raízes finas, realizado no mesmo talhão experimental, observou a mesma tendência na profundidade de 0-25 cm, encontrando valores de DRF de 0,62 g kg⁻¹ e 0,29 g kg⁻¹ para o latossolo de textura média arenosa e textura argilosa, respectivamente.

Tabela 2.3 – Resultados das análises de variância (ANOVA) para o comprimento total acumulado vivo (CAV) e comprimento total acumulado morto (CAM) em função da textura do solo e ano e suas interações entre os fatores

	CAV		CAM	
	F-value	Pr (>F)	F-value	Pr (>F)
Textura do solo	6.338	<0.05*	7.125	<0.01**
Idade do plantio	12.694	<0.001***	4.602	<0.05*
Textura do solo x Idade do plantio	4.925	<0.05*	3.283	0.07 ^{ns}

Asteriscos indicam o nível de significância. * P=0.05, ** P=0.01, *** P <0.001. ns = não significativo.

Esses resultados evidenciaram a forte influência da textura do solo na produção e mortalidade das raízes finas. O efluxo de CO₂ do solo nesses dois tipos de texturas, realizados no mesmo talhão experimental, corroboram esses resultados. Uma vez que o solo arenoso apresentou um maior efluxo de CO₂ quando comparado ao solo argiloso (CAMPOE et al., 2012). Sendo que a respiração das raízes finas contribui de 30-55% no total do efluxo de CO₂ do solo em plantações tropicais de eucaliptos (NOUVELLON et al., 2008; MARSDEN et al., 2008).

A produção diária de raízes finas (PDRF), entre cada amostragem quinzenal, foi de 16,4 cm m⁻² dia⁻¹ para o período com maior crescimento radicular no solo arenoso entre 0 e 15 cm de profundidade (Figura 2.11A). Na mesma camada, o solo argiloso apresentou como a maior média o valor de 7,2 cm m⁻² dia⁻¹ (Figura 2.11B). Na profundidade entre 15 e 30 cm, os maiores valores de PDRF foram de 9,6 e 22,7 cm m⁻² dia⁻¹ para os solos argiloso e

arenoso, respectivamente (Figuras 2.11C e 2.11D). Graefe et al., (2008b) encontraram resultados similares, com valores de PDRF variando entre 10,2 e 26,3 $\text{cm m}^{-2} \text{dia}^{-1}$ em ecossistemas tropicais.

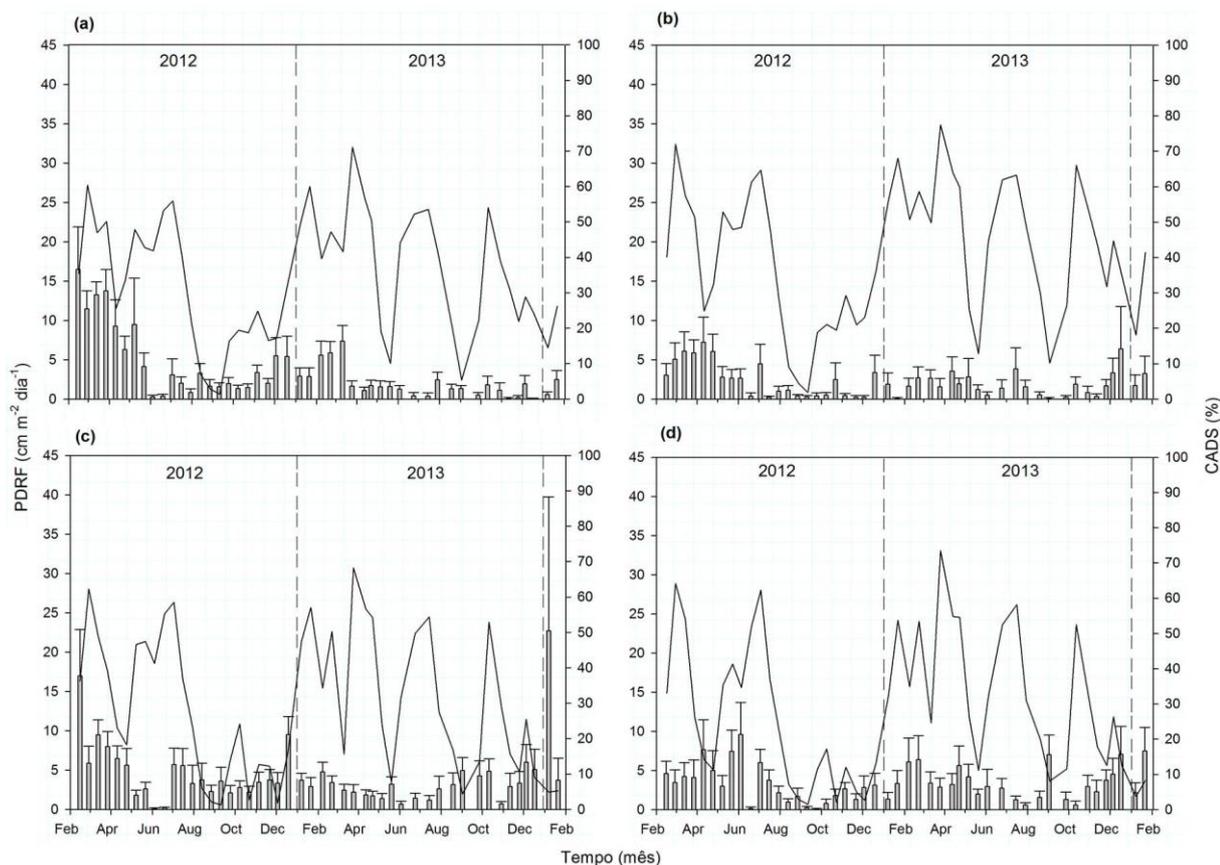


Figura 2.11 – Produção diária de raízes finas (PDRF), entre cada amostragem quinzenal, durante dois anos na profundidade de 0-15 cm do solo com 20% (A) e 40% de argila (B) e na profundidade de 15-30 cm no solo com 20% (C) e 40% de argila (D). Valores médios ($n=12$ solo arenoso e $n=9$ solo argiloso) \pm erro padrão. Médias do conteúdo de água disponível no solo (CADS) durante cada período são indicadas (linha sólida). Amostragens de imagens realizadas entre 01/02/2012 e 21/01/2014

No presente estudo foi possível verificar que as maiores taxas de PDRF foram encontradas na época do verão para o solo arenoso, nas duas profundidades avaliadas. Contudo, os resultados para o solo argiloso apresentaram épocas distintas entre as duas profundidades, com os maiores valores de PDRF encontrados no verão para a camada 0-15 cm e outono na camada 15-30 cm. Possivelmente, esse efeito da sazonalidade na PDRF esteja relacionado com o aumento da produção de fotoassimilados pelas árvores. Com uma alta atividade fotossintética, principalmente no verão, as árvores possuem mais carbono disponível para investir na produção de raízes. É importante ressaltar que também nessa mesma época foram observados os maiores valores de CAP (circunferência na altura do peito) das árvores nos dois tipos de solo. Ao final do período de estudo, a média de CAP foi

de 46 e 42 cm para as árvores nos solos argiloso e arenoso, respectivamente. Uma menor alocação de carbono no solo argiloso comparado ao solo arenoso poderia contribuir para explicar uma maior produção de biomassa de tronco nesse tipo de solo. Outro fator que possivelmente está relacionado com a PDRF é o regime hídrico do solo nessa época, onde as médias pluviométricas são as altas, disponibilizando uma maior quantidade de água no solo.

Os maiores valores da mortalidade diária de raízes finas (MDRF), entre cada amostragem quinzenal, foram entre 2,7 e 2,9 $\text{cm m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ na profundidade 0-15 cm para os solos arenoso e argiloso, respectivamente (Figuras 2.12A e 2.12B). Para a profundidade de 15-30 cm, as maiores médias de MDRF observadas foram de 2,3 e 5,1 $\text{cm m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ para os solos arenoso e argiloso, respectivamente (Figuras 2.12C e 2.12D). Na camada mais superficial do solo arenoso é possível observar uma MDRF constante após o sexto mês do início do estudo. Essa dinâmica pode ter ocorrido em função das características mais favoráveis a atividades biológicas no solo, como por exemplo, ataque de patógenos, alta demanda respiratória das raízes, dentre outras.

A dinâmica radicular diária pode estar estreitamente ligada ao regime hídrico e tipo do solo, além de fatores climáticos. Em estudo de plantios de eucaliptos no Congo, M'BOU et al. (2008) obtiveram um coeficiente de correlação de 0.88 e 0.84 entre crescimento radicular (mensurado por rhizotrons) e umidade do solo nas profundidades de 0-15 e 15-50 cm, respectivamente. Contudo, o mesmo não foi verificado no presente estudo. Uma vez que, relacionados os valores do conteúdo de água disponível no solo com os resultados de PDRF e MDRF não se obteve uma relação direta clara, apresentando uma fraca correlação entre as variáveis avaliadas (Tabela 2.4).

O tipo de abordagem utilizada para a correlação entre o conteúdo de água no solo e a dinâmica radicular pode ter influenciado nos resultados encontrados. A resposta do crescimento ou mortalidade diária em função da umidade do solo parece mostrar certo atraso após um período de chuva, seguido da recarga de água no solo (cerca de 20 a 30 dias). Dessa forma, estudos posteriores poderão explorar fatores como capacidade de campo do solo e ponto de murcha permanente para espécies de eucaliptos, procurando um melhor entendimento na correlação entre a água no solo e a dinâmica radicular em plantios de eucaliptos no Brasil.

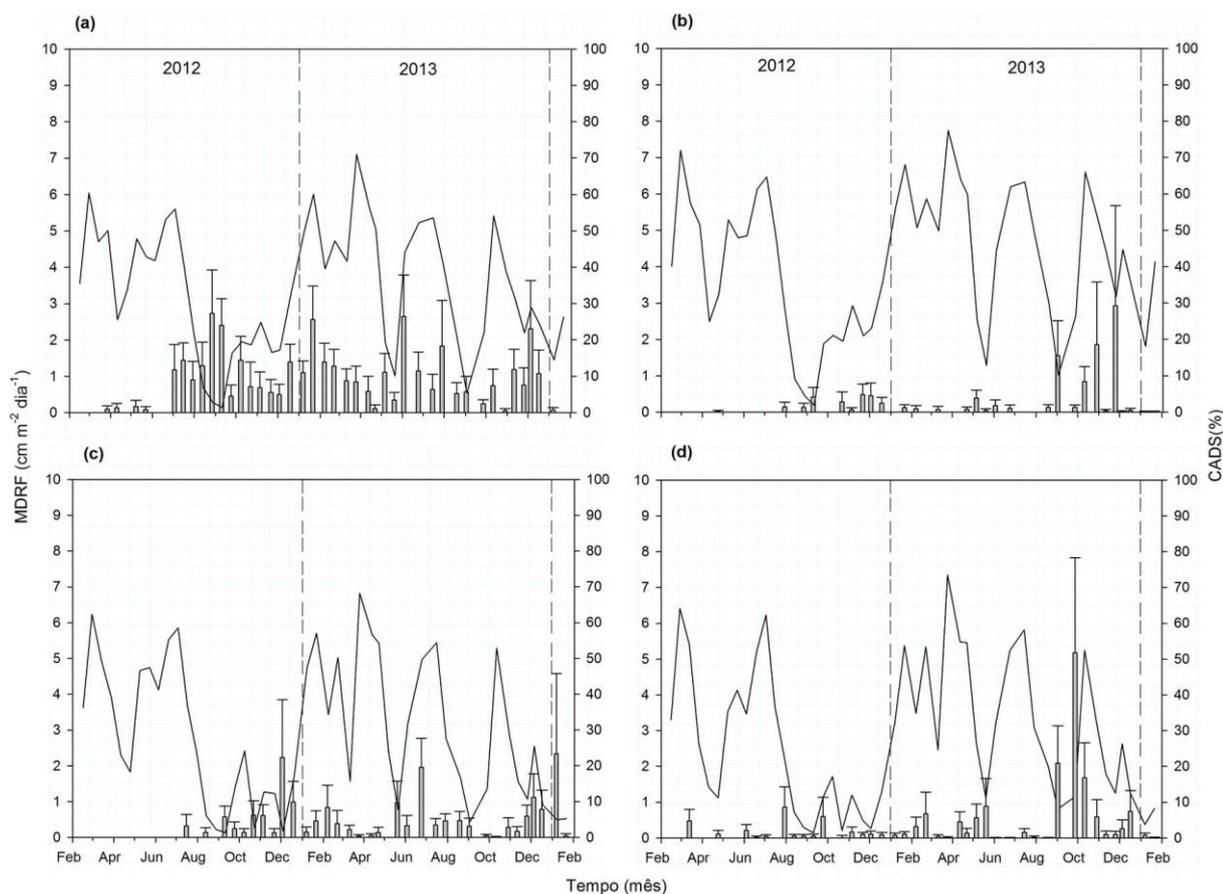


Figura 2.12 – Mortalidade diária de raízes finas (MDRF), entre cada amostragem quinzenal, durante dois anos na profundidade de 0-15 cm do solo com 20% (A) e 40% de argila (B) e na profundidade de 15-30 cm no solo com 20% (C) e 40% de argila (D). Valores médios ($n=12$ solo arenoso e $n=9$ solo argiloso) \pm erro padrão. Médias do conteúdo de água disponível no solo (CADS) durante cada período (linha sólida). Primeira amostragem (0) realizada em 01/02/2012

No presente estudo, as raízes extremamente finas ($\leq 0,5$ mm) apresentaram 95 e 86% do total das raízes finas ($\leq 2,0$ mm) contabilizadas para os solos arenoso e argiloso, respectivamente. Segundo Laclau et al. (2013), esse tipo de morfologia radicular é explicada em função da maior parte da absorção de água e nutrientes no solo em plantações de eucaliptos serem realizadas por raízes finas com diâmetro inferior a 1 mm, mostrando uma grande eficiência radicular dessa espécie na captura dos recursos disponíveis no solo. Por sua vez, Graefe et al. (2008b) verificaram que as raízes com diâmetro $\leq 0,5$ mm contribuíram em torno de 30-50% no total de comprimento das raízes finas ($\leq 2,0$ mm). Já em plantios de *Pinus palustris* na Georgia (EUA) apresentaram uma taxa de 70% de raízes extremamente finas (diâmetro entre 0,2 e 0,4 mm) no total de raízes finas encontradas no estudo com MR em clima subtropical úmido (GUO et al., 2008b). Utilizando o método de MR em 12 espécies

de árvores em floresta temperada, McCormack et al. (2012) encontraram uma média de diâmetro de raízes finas abaixo de 0,5 mm, em 10 das espécies observadas.

Tabela 2.4 – Coeficientes de correlação de Spearman's (r_s) entre conteúdo de água disponível no solo *versus* PDRF e MDRF

Profundidade (cm)	Textura do solo	Variáveis	r
0-15	20% argila	PDRF	0.23
0-15	20% argila	MDRF	-0.13
0-15	40% argila	PDRF	0.28
0-15	40% argila	MDRF	-0.16
15-30	20% argila	PDRF	-0.14
15-30	20% argila	MDRF	-0.32
15-30	40% argila	PDRF	0.13
15-30	40% argila	MDRF	-0.12

O latossolo com textura média arenosa apresentou maiores valores para as variáveis de CTA, CAV, CAM, número de raízes (método não-destrutivo) e DRF (método destrutivo) em relação ao latossolo com textura argilosa para os dois tipos de metodologias utilizadas nesse experimento. Essa tendência foi relatada por Jiménez et al. (2009) em um trabalho sobre a dinâmica das raízes finas em florestas tropicais (região Amazônica da Colômbia). Através de amostragens do solo os autores verificaram que o solo com textura arenosa teve uma maior produção de raízes finas em relação ao solo argiloso. Possivelmente essa influencia textural do solo na produção de raízes finas está relacionada com a predominância de macroporos no solo arenoso e microporos em solos argilosos. Dessa forma, o solo com uma textura mais arenosa exerce pouca resistência mecânica ao crescimento radicular, além de apresentar maior aeração em relação ao solo argiloso. A aeração dos solos refere-se à habilidade de um solo atender a demanda respiratória da vida biológica do solo. Para isso, há necessidade de contínua troca de oxigênio e CO₂ entre a atmosfera e o solo e, para que isso ocorra, é de grande importância a presença de macroporos.

2.3.4 Prazo de vida e taxa de ciclagem das raízes finas

A Figura 2.13 apresenta os resultados obtidos através do modelo Kaplan-Meier para as curvas das taxas de sobrevivência das raízes finas em influência da textura do solo entre 0 e 30 cm de profundidade. Esses resultados descritos detalhadamente na Tabela 2.5, revelam

que os dois tipos de solos não diferiram estatisticamente na média de vida das raízes finas. Porém, outros fatores tiveram uma influência significativa nos resultados de longevidade das raízes. Fatores endógenos, tais como diâmetro radicular e associação simbiótica com fungos micorrízicos apresentaram respostas significativas no prazo de vida das raízes finas de eucaliptos.

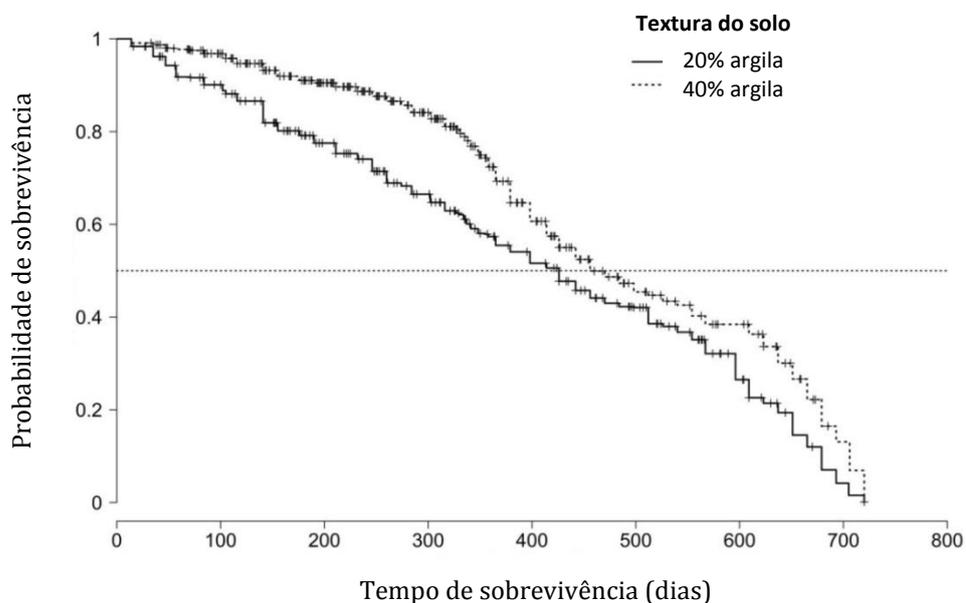


Figura 2.13 - Curvas de sobrevivência das raízes finas (≤ 2 mm) em plantios de eucaliptos em função das texturas do latossolo estudado na profundidade de 0-30 cm

A taxa mortalidade total apresentou uma variação em torno de 3% entre as duas texturas avaliadas, onde o solo argiloso teve um maior percentual de mortalidade em relação ao solo arenoso. Esse aumento percentual na taxa de mortalidade das raízes finas no solo argiloso em relação ao arenoso é explicado pela capacidade das raízes finas em investir em associações simbióticas com fungos micorrízicos. Visto que 45% das raízes finas produzidas no solo arenoso foram classificadas como micorrizadas comparado com os 28% encontrados no solo argiloso. Essa tendência foi consistente com os resultados encontrados para endomicorrizas observadas nas raízes finas através de amostragens destrutivas do solo, descrito detalhadamente no capítulo 4.

Diversos fatores físicos e químicos do solo podem ter levado a um maior investimento simbiótico das raízes com os fungos micorrízicos. Um dos fatores principais do solo que podem ter influenciado positivamente na colonização micorrízica das raízes no solo arenoso foi um pH mais ácido em relação solo argiloso. Smith e Read (1997) citam a importância das micorrizas para uma maior tolerância a toxinas do solo, bem como a condições adversas de

pH e temperatura do solo. Além disso, a presença da grande quantidade de macroporos no solo arenoso possibilita uma maior troca gasosa, favorecendo assim a proliferação dos fungos micorrízicos nesse tipo de solo.

Tabela 2.5 – Resultados da taxa de ciclagem, prazo de vida médio e porcentagem da mortalidade total de raízes finas (≤ 2 mm) em plantios de eucalipto em função do tipo textural de latossolos entre 0 e 30 cm de profundidade

	Textura do solo	
	20% argila	40% argila
Prazo de vida (dias)	526 \pm 18 a	524 \pm 9 a
Taxa de ciclagem (ano ⁻¹)	0,69	0,69
Mortalidade total (%)	21,8	25,1
Raízes analisadas (no. total)	2241	735

Valores do prazo de vida das raízes foram estimados utilizando o modelo Kaplan-Meier ($p < 0.01$). Letras minúsculas diferentes na linha representam diferenças significativas. \pm erro padrão sobre o total de raízes analisadas.

Através das curvas da taxa de sobrevivência é possível verificar um aumento no prazo de vida das raízes finas em função da micorrização. As raízes finas que foram caracterizadas como micorrizadas tiveram um aumento significativo no prazo de vida em relação às raízes classificadas como normais (Tabela 2.6).

Com a separação das raízes finas (≤ 2 mm) em três classes de diâmetro foi possível observar a nítida influência do diâmetro radicular no prazo de vida (Figura 2.14). Os valores médios do prazo de vida foram de 452, 505 e 531 dias para as classes de diâmetro $< 0,3$, 0,3-0,5 e 0,5-2,0 mm, respectivamente, apresentando diferenças estatísticas significativas (Tabela 2.7). As porcentagens de raízes micorrizadas foram de 57,7% ($< 0,3$ mm), 23,6% (0,3-0,5 mm) e 8,7% (0,5-2,0 mm) no total de raízes finas produzidas durante o período de estudo. Esses valores podem explicar a diminuição na taxa de mortalidade total de 25,8 para 21,6% entre as classes de diâmetro de 0,3-0,5 e $< 0,3$ mm, respectivamente.

Seguindo a abordagem descrita por McCormack et al. (2015), as raízes finas de transporte (0,5-2,0 mm) tiveram 52 dias a mais no prazo de vida em relação as raízes finas de absorção ($< 0,5$ mm). Em ecossistema tropical de altitude, Graefe et al. (2008b) analisando a

dinâmica de raízes finas separadas por classes de diâmetro ($\leq 2,0$ e $< 0,5$ mm), observaram um claro efeito nas taxas de ciclagem, ou seja, a taxa de ciclagem diminui quando o diâmetro radicular aumenta, com duas altitudes apresentando diferenças estatisticamente significativas. Tais valores foram em torno de $1,4 \text{ ano}^{-1}$ ($< 0,5$ mm) para $0,8 \text{ ano}^{-1}$ ($0,5 - 2,0$ mm) na altitude de 1000 m e de $1,1 \text{ ano}^{-1}$ ($< 0,5$ mm) para $0,6 \text{ ano}^{-1}$ ($0,5 - 2,0$ mm) na altitude de 2500 m. Da mesma forma, outros autores também descobriram esta forte dependência de sobrevivência das raízes finas em função do diâmetro para outros ecossistemas terrestres (GILL; JACKSON, 2000; MAJDI et al., 2001; WELLS; EISSENSTAT, 2001; KING et al., 2002; BADDELEY; WATSON, 2005). Isto pode ser explicado por uma alta concentração de nutrientes, bem como pelas grandes taxas de respiração das raízes de pequeno diâmetro, ou seja, uma maior atividade metabólica (PREGITZER et al 1997; 1998; WITHINGTON et al., 2006). Com o aumento da respiração dessas raízes, ocorre uma produção excessiva de espécies reativas de oxigênio (EROs) e espécies reativas de nitrogênio (ERNs), desencadeando um eventual dano tecidual em condições de crescimento estressantes, diminuindo assim o prazo de vida das raízes finas (McCORMACK; GUO, 2014).

Tabela 2.6 – Resultados da taxa de ciclagem, prazo de vida e porcentagem da mortalidade de raízes finas (≤ 2 mm) em plantios de eucalipto em função do status de micorrização entre 0 e 30 cm de profundidade em Latossolos

	Status de micorrização	
	(+) micorrizas	(-) micorrizas
Prazo de vida (dias)	525 ± 6 a	506 ± 9 b
Taxa de ciclagem (ano^{-1})	0,69	0,72
Mortalidade total (%)	15,2	27,8
Raízes analisadas (no. total)	1232	1744

Valores do tempo de vida médio das raízes foram estimados utilizando o modelo Kaplan-Meier ($p < 0.05$). Letras minúsculas diferentes na linha apresentam diferenças significativas. \pm erro padrão sobre o total de raízes analisadas.

O desenvolvimento da estrutura anatômica da raiz também apresenta uma relação intrínseca com as classes de diâmetro e o prazo de vida. Com o aumento do diâmetro radicular ocorre o desenvolvimento secundário, enquanto que as raízes finas de absorção ($<$

0,5 mm) têm pouco ou nenhum desenvolvimento secundário e ainda possuem células corticais intactas, enquanto que as raízes finas de transporte (0,5 – 2,0 mm) perderam todo o córtex e possuem o xilema secundário desenvolvido dentro do câmbio vascular (McCORMACK et al., 2015). Dessa forma, a química dos tecidos das raízes finas de absorção apresenta-se mais recalcitrante em relação às raízes finas de absorção, em função de uma maior deposição de suberina na construção da periderme. Contudo, é importante ressaltar que apesar de sua reconhecida importância no funcionamento radicular, muitos aspectos da química de tecidos, incluindo celulose, suberina e conteúdo fenólico, ainda são poucos estudados (FAN; GUO, 2010; GOEBEL et al., 2011; XIONG et al., 2013). No entanto, a longevidade das raízes finas depende também da ordem de ramificação e associações micorrízicas (MAJDI et al., 2001; GUO et al., 2008b). A influência positiva da colonização micorrízica no prazo de vida das raízes finas verificada nesse experimento foi consistente com os trabalhos de King et al. (2002) e Guo et al. (2008b). De fato, a colonização por fungos micorrízicos (endomycorrizas ou ectomycorrizas) aumenta a longevidade das raízes colonizadas, protegendo-as contra a dessecação, o ataque de patógenos, além de beneficiar a planta com o fornecimento de nutrientes e água.

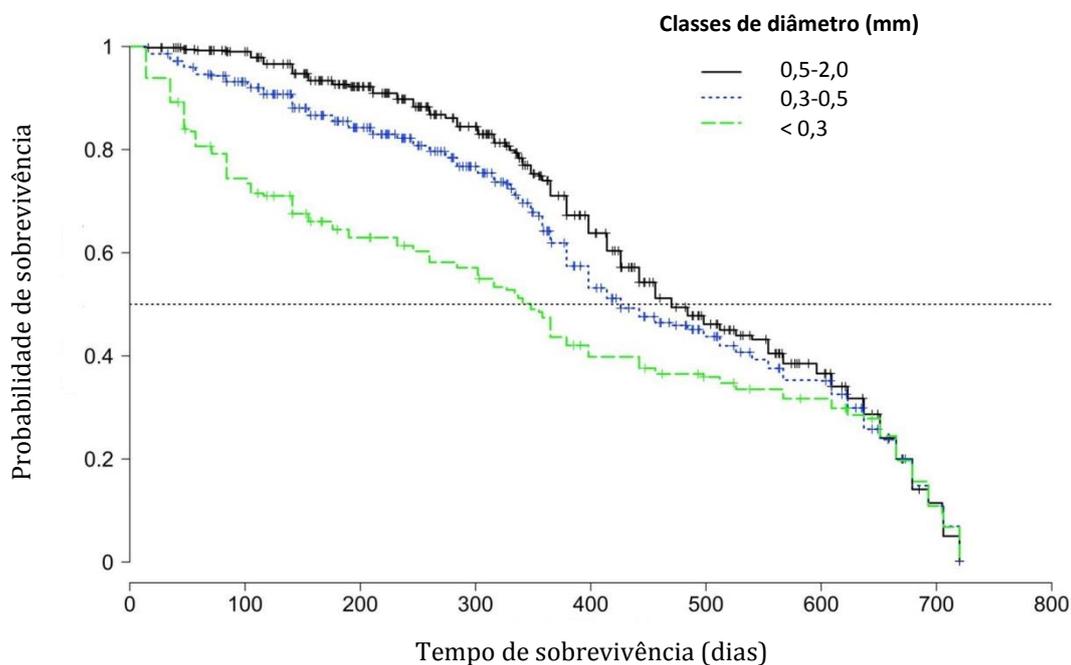


Figura 2.14 - Curvas de sobrevivência das raízes finas (≤ 2 mm) em plantios de eucaliptos em função das classes de diâmetro na profundidade de 0-30 cm nos dois tipos de latossolos estudados

Os valores sobre ciclagem de raízes finas em ecossistemas terrestres apresentam uma grande variabilidade (GILL; JACKSON, 2000). Com base nas pesquisas atuais, é evidente

que o prazo de vida e a taxa de ciclagem de raízes finas são altamente variáveis no espaço e no tempo, com uma vasta gama de estimativas apresentadas nos biomas (GILL; JACKSON, 2000; PEEK, 2007; FINÉR et al., 2011), dentro do bioma (YUAN; CHEN, 2010) e entre as espécies dentro de um único local de estudo (COLEMAN et al., 2000; WITHINGTON et al., 2006; McCORMACK et al., 2012). Conjuntos de dados globais sobre a produção e taxas de ciclagem de raízes finas têm apresentado correlações positivas com fatores ambientais, como o aumento da temperatura média anual do ar, precipitação anual e o aumento na taxa de ciclagem de florestas boreais às tropicais (VOGT et al., 1996; GILL; JACKSON, 2000; FINÉR et al., 2011). No nível bioma, as taxas de ciclagem das raízes finas apresentaram correlações com a latitude, temperatura média anual do ar, precipitação e estado nutricional do solo (VOGT et al., 1996; YUAN; CHEN, 2010).

Tabela 2.7 – Resultados da taxa de ciclagem, prazo de vida e porcentagem da mortalidade de raízes finas (≤ 2 mm) em plantios de eucalipto em função das classes de diâmetro entre 0 e 30 cm de profundidade nos dois tipos de latossolos estudados

	Classes de diâmetro (mm)		
	< 0,3	0,3-0,5	0,5-2,0
Prazo de vida (dias)	452 ± 9 c	505 ± 13 b	531 ± 10 a
Taxa de ciclagem (ano ⁻¹)	0,80	0,72	0,68
Mortalidade total (%)	21,6	25,8	14,6
Raízes analisadas (no. total)	1701	1057	218

Valores do tempo de vida médio das raízes foram estimados utilizando o modelo Kaplan-Meier ($p < 0.001$). Letras minúsculas diferentes na linha apresentam diferenças significativas. ± erro padrão sobre o total de raízes analisadas.

Gill e Jackson (2000) estimaram as taxas de ciclagem de florestas boreais, temperadas e tropicais em torno de 0,42, 0,64 e 0,76 ano⁻¹, respectivamente. É possível encontrar valores da taxa de ciclagem de raízes finas maiores que 1,0 ano⁻¹ em florestas tropicais (HERBERT; FOWNES, 1999; PRIESS et al., 1999). Recentemente, Graefe et al. (2008a) apresentaram valores entre 0,78 e 1,42 ano⁻¹ para florestas tropicais de altitude. Contudo, estudos realizados na floresta Amazônica revelaram valores na ciclagem de raízes finas variando de 0,29 a 0,64

(METCALFE et al., 2008), 0,14 a 0,45 (TRUMBORE et al., 2006) e 0,53 a 0,84 ano⁻¹ (JIMÉNEZ et al., 2009).

Na síntese de dados sobre a ciclagem de raízes finas para os principais ecossistemas terrestres, realizada por Gill e Jackson (2000), é possível encontrar resultados similares aos obtidos nesse estudo (0,70 ano⁻¹) para espécies de *Eucalyptus globulus* em Portugal (FABIÃO et al., 1985) e *Eucalyptus pauciflora* na Austrália (KEITH et al., 1997, com valores de 0,96 e 0,86 ano⁻¹, respectivamente. Por sua vez, Jourdan et al. (2008) estudando a dinâmica de raízes finas em função da fertilização de N em plantios de *Eucalyptus grandis* no Brasil, encontraram a taxa de ciclagem variando entre 1,3 e 1,8 ano⁻¹, utilizando técnicas destrutivas (amostragens sequencias do solo e crescimento radicular em sacos de malha). Essas variações nos valores de ciclagem das raízes finas são influenciadas por diversos fatores como clima, tipo de vegetação, classes de diâmetro das raízes finas avaliadas e também pela metodologia e cálculos utilizados. É possível verificar as influencias do tipo de vegetação e métodos utilizados para calcular a ciclagem de raízes finas no trabalho realizado por Finér et al. (2011). Esses autores fizeram uma compilação de dados sobre a produção e ciclagem de raízes finas em ecossistemas pelo mundo (florestas boreais, temperadas e tropicais), totalizando 186 trabalhos analisado. Através desse estudo, nota-se que ao estimar a taxa de ciclagem das raízes finas utilizando somente as árvores, os valores foram de 1,30, 1,32 e 0,57 ano⁻¹ para as florestas boreais, temperadas e tropicais, respectivamente, porém quando utilizaram toda a vegetação para calcular a taxa de ciclagem, os resultados mudaram para 0,77, 1,21 e 1,44 ano⁻¹, respectivamente. Ainda nesse estudo (FINÉR et al., 2011), no que diz respeito a influencia das metodologias sobre a taxa de ciclagem (ano⁻¹), observa-se valores para o método de crescimento radicular em sacos de malhas com 1,88 (árvores) e 1,19 (vegetação total), amostragens sequencias do solo com 0,48 (árvores) e 1,01 (vegetação total) e MRs com 0,90 (árvores) e 1,23 (vegetação total).

Apesar das indicações de padrões que descrevem a dinâmica de raízes finas entre as espécies, existe ainda uma grande quantidade de variação dentro das espécies que permanece largamente inexplorada (McCORMACK; GUO, 2014). Dentro do mesmo local de estudo, diferenças marcantes na taxa de ciclagem das raízes finas para as mesmas espécies têm sido relatadas durante vários anos (GILL; JACKSON, 2000; IVERSEN et al., 2008). Além disso, as observações de espécies individuais em vários sítios também têm revelado uma substancial variação dentro da espécie. Por exemplo, uma variação de duas vezes maior no prazo de vida das raízes finas foi observada entre *Pinus palustris* e *Pinus taeda* em sítios no sudeste dos Estados Unidos (KING et al., 2002; GUO et al., 2008b; PRITCHARD et al., 2008;

ESPELETA et al., 2009; McCORMACK et al., 2010), e diferenças significativas no prazo de vida das raízes finas foram encontradas em uma rede de quatro sítios dominados por *Acer saccharum* em Michigan, EUA (BURTON et al., 2000).

Mesmo que esses estudos revelem uma variação substancial na dinâmica de raízes finas dentro de uma espécie, não temos um quadro para determinar como diferentes fatores edafoclimáticos podem impactar o prazo de vida e a taxa de ciclagem das raízes finas dentro e através de sítios. Os controles exógenos e endógenos da longevidade e taxa de ciclagem de raízes finas em florestas tropicais ainda são pouco conhecidos. Dessa forma, mais trabalhos são necessários para determinar o quão relevante são esses padrões através de uma gama mais ampla de espécies e fora dos biomas temperados onde a maioria das pesquisas anteriores tem sido focada.

2.4 Conclusão

A textura do solo influenciou diretamente no comprimento das raízes finas (vivas e mortas) em plantio de eucaliptos cultivados em latossolos. Por outro lado, não ocorreram diferenças estatísticas para o prazo de vida das raízes finas em função da textura do solo.

No que diz respeito à média de vida das raízes finas de eucaliptos, o potencial dessas raízes em realizar simbiose com fungos micorrízicos possibilitou um aumento no prazo de vida das mesmas.

A utilização de classes de diâmetro foi eficaz para um melhor entendimento sobre a média de vida e taxa de ciclagem das raízes finas em plantios de eucaliptos, onde ficou constatado um maior prazo de vida das raízes finas em função do aumento no diâmetro radicular.

A profundidade investigada no solo não apresentou uma influência clara na dinâmica de raízes finas observadas nesse capítulo, mas isso poderia ser explicado por que as duas camadas estudadas são superficiais.

O sistema radicular de *E. grandis* apresentou uma forte exploração do solo, com uma alta capacidade para absorver nutrientes e água do solo. Uma vez que a maioria das raízes (diâmetro ≤ 2 mm) produzidas foi classificada como raízes finas de absorção ($\leq 0,5$ mm de diâmetro), representando em torno de 90% no total das raízes observadas.

Referências

- ADAMS, T.S.; McCORMACK, L.; EISSENSTAT, D.M. Foraging strategies in trees of different root morphology: the role of root lifespan. **Tree Physiology**, Oxford, v. 33, p. 940-948, 2013.
- ANDERSON, L.J.; COMAS, L.H.; LAKSO, A.N.; EISSENSTAT, D.M. Multiple risk factors in root survivorship: a 4-year study in Concord grape. **New Phytologist**, London, v. 158, p. 489-501, 2003.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE PRODUTORES DE FLORESTAS PLANTADAS. **Anuário Estatístico da ABRAF, ano base 2012**. Brasília, DF: ABRAF, 2013. 130 p.
- BADDELEY, J.A.; WATSON, C.A. Influences of root diameter, tree age, soil depth and season on fine root survivorship in *Prunus avium*. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 276, p. 15-22, 2005.
- BRANCO, R.B.F.; NOWAKI, R.H.D.; SALLES, F.A.; BOLONHEZI, D.; GUALBERTOS, R. Soil properties and agronomic performance of watermelon grown in different tillage and cover crops in the South Eastern of Brazil. **Experimental Agriculture**, London, v. 51, n. 2, p. 299-312, 2015.
- BURTON, A.J.; PREGITZER, K.S.; HENDRICK, R.L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. **Oecologia**, Berlin, v. 125, n. 3, p. 389-399, 2000.
- CABRRAL, O.M.R.; GASH, J.H.C.; ROCHA, H.R.; MARSDEN, C.; LIGO, M.A.V.; FREITAS, H.C.; TATSCH, J.D.; GOMES, E. Fluxes of CO₂ above a plantation of Eucalyptus in southeast Brazil. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 151, p. 49-59, 2011.
- CHENG, W.; COLEMAN, D.C.; BOX JUNIOR, J.E. Measuring root turnover using the minirhizotron technique. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Amsterdam, v. 34, p. 261-267, 1991.
- COLEMAN, M.D.; DICKSON, R.E.; ISEBRANDS, J.G. Contrasting fine-root production, survival and soil CO₂ efflux in pine and poplar plantations. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 225, p. 129-139, 2000.
- COX, D.R. Regression models and life-tables. **Journal of the Royal Statistical Society. Series B: Methodological**, Oxford, v. 34, p. 187-220, 1972.
- CRAWLEY, M.J. **The R Book**. 27. Survival analysis. 2. ed. Hoboken: John Wiley & Sons, 2012. 1218 p.
- EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2. ed. Brasília, DF: Embrapa Produção de Informação; Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2006. 306 p.

- FABIÃO, A.; PERSSON, H.A.; STEEN, E. Growth dynamics of superficial roots in Portuguese plantations of *Eucalyptus globulus* Labill, studied with a mesh bag technique. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 83, p. 233-242, 1985.
- FAN, P.; GUO, D. Slow decomposition of lower order roots: a key mechanism of root carbon and nutrient retention in the soil. **Oecologia**, Berlin, v. 163, p. 509-515, 2010.
- FINÉR, L.; OHASHI, M.; NOGUCHI, K.; HIRANO, Y. Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 262, p. 2008-2023, 2011.
- FUKUZAWA, K.; SHIBATA, H.; TAKAGI, K.; SATOH, F.; KOIKE, T.; SASA, K. Temporal variation in fine-root biomass, production and mortality in a cool temperate forest covered with dense understory vegetation in northern Japan. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 310, p. 700-710, 2013.
- GILL, R.A.; JACKSON, R.B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. **New Phytologist**, London, v. 147, p. 13-31, 2000.
- GOEBEL, M.; HOBBIE, S.E.; BULAI, B.; ZADWORNÝ, M.; ARCHIBALD, D.D.; OLEKSYN, J.; REICH, P.B.; EISSENSTAT, D.M. Decomposition of the finest root branching orders: linking belowground dynamics to fine-root function and structure. **Ecological Monographs**, Durham, v. 81, p. 89-102, 2011.
- GOEL, M.K.; KHANNA, P.; KISHORE, J. Understanding survival analysis: Kaplan-Meier estimate. **International Journal of Ayurveda Research**, New Delhi, v. 1, p. 274-278, 2010.
- GRAEFE, S.; HERTEL, D.; LEUSCHNER, C. Estimating fine root turnover in tropical forests along an elevational transect using minirhizotron. **Biotropica**, Washington, DC, v. 40, n. 5, p. 536-542, 2008a.
- GRAEFE, S.; HERTEL, D.; LEUSCHNER, C. Fine root dynamics along a 2.000-m elevation transect in South Ecuadorian mountain rainforests. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 313, p. 155-166, 2008b.
- GUO, D.; XIA, M.; WEI, X.; CHANG, W.; LIU, Y.; WANG, Z. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. **New Phytologist**. London, v. 180, p. 673-683, 2008b.
- HERBERT, D.A.; FOWNES, J.H. Forest productivity and efficiency of resource use across a chronosequence of tropical montane soils. **Ecosystem**, Berlin, v. 2, p. 242-254, 1999.
- IVERSEN, C.M.; LEDFORD, J.; NORBY, R.J. CO₂ enrichment increases carbon and nitrogen input from fine roots in a deciduous forest. **New Phytologist**, London, v. 179, p. 837-847, 2008.
- JIMÉNEZ, E.M.; MORENO, F.H.; PEÑUELA, M.C.; PATIÑO, S.; LLOYD, J. Fine root dynamics for forests on contrasting soils in Colombian Amazon. **Biogeosciences**, Göttingen, v. 6, p. 2809-2827, 2009.

JOHNSON, M.G.; TINGEY, D.T.; PHILLIPS, D.L.; STORM, M.J. Advancing fine root research with minirhizotrons. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 45, p. 263-289, 2001.

JOURDAN, C.; SILVA, E.V.; GONÇALVES, J.L.M.; RANGER, J.; MOREIRA, R.M.; LACLAU, J.-P. Fine root production and turnover in Brazil Eucalyptus plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 258, p. 396-404, 2008.

KEITH, H.; RAISON, R.J.; JACOBSEN, K.L. Allocation of carbon in mature eucalypt forest and some effects of soil phosphorus availability. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 196, p. 81-99, 1997.

KAPLAN, E.L.; MEIER, P. Nonparametric-estimation from incomplete observations. **Journal of the American Statistical Association**, Boston, v. 53, p. 457-481, 1958.

KING, J.S.; ALBAUGH, T.J.; ALLEN, H.L.; BUFORD, M.; STRAIN, B.R.; DOUGHERTY, P. Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. **New Phytologist**, London, v. 154, p. 389-398, 2002.

LACLAU, J.-P.; NOUVELLON, Y.; REINE, C.; GONÇALVES, J.L.M.; KRUSHE, A.V.; JOURDAN, C.; LE MAIRE, G.; BOUILLET, J.-P. Mixing *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* trees leads to fine root over-yielding and vertical segregation between species. **Oecologia**, Berlin, v. 172, p. 903-913, 2013.

LE MAIRE, G.; MARSDEN, C.; VERHOEF, W.; PONZONI, F.J.; LO SEEN, D.; BÉGUÉ, A.; STAPE, J.L.; NOUVELLON, Y. Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of *Eucalyptus* plantations. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 115, p. 586-599, 2011.

MAEGHT, J.-L.; REWALD, B.; PIERRET, A. How to study deep roots – and why it matters. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 4, p. 1-14, 2013.

MAJDI, H.; DAMM, E.; NYLUND, J.-E. Longevity of mycorrhizal roots depends on branching order and nutrient availability. **New Phytologist**, London, v. 150, p. 195-202, 2001.

MAJDI, H.; PREGITZER, K.; MOREN, A.; NYLUND, J.E.; AGREN, G.I. Fine root turnover in forest ecosystems. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 276, p. 1-8, 2005.

MARSDEN, C.; NOUVELLON, Y.; THONGO, A.; SAINT-ANDRE, L.; JOURDAN, C.; KINANA, A.; EPRON, D. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal Eucalyptus stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. **New Phytologist**, London, v. 177, p. 676–687, 2008.

MATAMALA, R.; GONZÁLES-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**, Washington, DC, v. 302, p. 1385-1387, 2003.

M'BOU, T.A.; JOURDAN, C.; DELEPORTE, P.; NOUVELLON, Y.; SAINT-ANDRÉ, L.; BOUILLET, J.-P.; MIALOUNDAMA, F.; MABIALA, A.; EPRON, D. Root elongation in

tropical Eucalyptus plantations: effect of soil water content. **Annals of Forest Science**, Heidelberg, v. 65, p. 609, 2008.

McCORMACK, L.M.; GUO, D. Impacts of environmental factors on fine root lifespan. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 5, n. 205, p. 1-11, 2014.

McCORMACK, M.L.; ADAMS, T.S.; SMITHWICK, E.A.; EISSENSTAT, D.M. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. **New Phytologist**, London, v. 195, p. 823–831, 2012.

McCORMACK, M.L.; PRITCHARD, S.G.; BRELAND, S.; DAVIS, M.A.; PRIOR, S.A.; BRETT, Soil fungi respond more strongly than fine root to elevated CO₂ in a model regenerating longleaf pine-wiregrass ecosystem. **Ecosystem**, Berlin, v.13, p.901-916, 2010.

METCALFE, D.B.; MEIR, P.; WILLIAMS, M. A comparison of methods for converting rhizotron root length measurements into estimates of root mass production per unit ground area. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 301, p. 279-288, 2008.

NOUVELLON, Y.; EPRON, D.; KINANA, A.; MABIALA, A.; D'ANNUNZIO, R.; DELEPORTE, P.; SAINT-ANDRÉ, L. MARSDEN, C.; ROUPSARD, O.; BOUILLET, J.-P.; HAMEL, O.; LACLAU, J.-P. Soil CO₂ efflux and soil carbon balance following savannah afforestation in Congo: comparison of two site preparation treatments. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 1926–1936, 2008.

NOUVELLON, Y.; LACLAU, J.-P.; EPRON, D.; LE MAIRE, G.; BONNEFOND, J.-M.; GONÇALVES, J.L.M.; BOUILLET, J.-P. Production and carbon allocation in monocultures and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* in Brazil. **Tree Physiology**, Oxford, v. 32, p. 680-695, 2012.

OHASHI, A.Y.P.; PIRES, R.C.M.; RIBEIRO, R.V.; SILVA, A.L.B.O. Root growth and distribution in sugarcane cultivars fertigated by a subsurface drip system. **Bragantia**, Campinas, v. 74, n. 2, p. 131-138, 2015.

PEEK, M.S. Explaining variation in fine root life span. **Progress in Botany**, Berlin, v. 68, p. 382-398, 2007.

PREGITZER, K.S.; KUBISKE, M.E.; YU, C.K. HENDRICK, R.L. Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. **Oecologia**, Berlin, v. 111, p. 302-308, 1997.

PREGITZER, K.S.; LASKOWSKI, M.J.; BURTON, A.J.; LESSARD, V.C.; ZAK, D.R. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. **Tree Physiology**, Oxford, v. 18, p. 665-670, 1998.

PRIESS, T.; THEN, C.; FOLSTER, H. Litter and fine-root production in three types of tropical premontane rain forest in Venezuela. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 143, p. 171-187, 1999.

PRITCHARD, S.G.; STRAND, A.E.; McCORMACK, M.L.; DAVIS, M.A.; FINZI, A.C.; JACKSON, R.B.; MATAMALA, R.; ROGERS, H.H.; OREN, R. Fine root dynamics in a

loblolly pine forests are influenced by free-air-CO₂-enrichment: a six-year-minirhizotron study. **Global Change Biology**, Oxford, v. 14, p. 588-602, 2008.

RYAN, M.G.; STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; FONSECA, S.; LOOS, R.A.; TAKAHASHI, E.N.; FERREIRA, J.M.; LIMA, A.M.N.; GAVA, J.L.; LEITE, F.P.; ANDRADE, H.B.; ALVES, J.M.; SILVA, G.G.C. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: how resource availability and stand structure alter production and carbon allocation. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1695–1703, 2010.

RYSER, P. The mysterious root length. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 286, p. 1-6, 2006.

SATOMURA, T.; FUKUZAWA, K.; HORIKOSHI, T. Considerations in the study of tree fine-root turnover with minirhizotrons. **Plant Root**, Toyama, Japan, v. 1, p. 34-45, 2007.

THERNEAU, T. **A Package for Survival Analysis in S, R package version 2.37-7**. Washington, DC: Mayo Foundation for Medical Education and Research, 2014.

TIERNEY, G.L.; FAHEY, T.J. Fine root turnover in a northern hardwood forest: a direct comparison of the radiocarbon and minirhizotron methods. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 32, p. 1692-1697, 2002.

TRUMBORE, S.; DA COSTA, E.S.; NEPSTAD, D.C.; DE CAMARGO, P.B.; MARTINELLEI, L.A.; RAY, D.; RESTOM, T.; SILVER, W. Dynamics of fine root carbon in Amazonian tropical ecosystems and the contribution of roots to soil respiration. **Global Change Biology**, Oxford, v. 12, n. 2, p. 217-229, 2006.

VOGT, K.A.; VOGT, D.J.; PALMIOTTO, P.A.; BOON, P.; O'HARA, J.; ASBJORNSON, H. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 187, p. 159-219, 1996.

WELLS, C.E.; EISSENSTAT, D.M. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. **Ecology**, Brooklyn, v. 82, p. 882-892, 2001.

WITHINGTON, J.M.; ELKIN, A.D.; BULAJ, B.; OLESINSKI, J.; TRACY, K.N.; BOUMA, T.J.; OLEKSYN, J.; ANDERSON, L.J.; MODRZYNSKI, J.; REICH, P.B.; EISSENSTAT, D.M. The impact of material used for minirhizotron tubes for root research, **New Phytologist**, London, v. 160, p. 533-544, 2003.

WITHINGTON, J.M.; REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; EISSENSTAT, D.M. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. **Ecological Monographs**, Durham, v. 76, p. 381-397, 2006.

XIONG, Y.; FAN, P.; FU, S.; ZENG, H.; GUO, D. Slow decomposition and limited nitrogen release by lower order roots in height Chinese temperate and subtropical trees. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 363, p. 19-31, 2013.

YUAN, Z.Y.; CHEN, Y.H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses. **Critical Reviews in Plant Science**, Boca Raton, v. 29, p. 204-221, 2010.

3 PRODUÇÃO E MORTALIDADE DAS RAÍZES FINAS DE *Eucalyptus grandis* EM LATOSSOLO COM TEXTURA MÉDIA ARENOSA ATÉ 6 M DE PROFUNDIDADE

Resumo

A dinâmica radicular em horizontes profundos do solo é um assunto pouco estudado. Recentes estudos demonstraram a importância das raízes profundas no funcionamento de ecossistemas florestais, principalmente em períodos secos. Os objetivos do estudo foram: i-) investigar o enraizamento máximo e a densidade de raízes finas (DRF) nos plantios de *E. grandis*, aos dois e quatro anos de idade, através de amostragens destrutivas de solo; ii-) avaliar a dinâmica de raízes finas até 6 m de profundidade através de minirhizotrons (MR). Uma trincheira permanente até 7 m de profundidade foi construída, antes do corte raso do plantio anterior e do replantio do povoamento estudado. A partir desta trincheira, foram instalados dois MR para cada metro de profundidade. As profundidades observadas com os MR foram: 0-1, 1-2, 2-3, 3-4 e 5-6 m. As imagens da interface solo-MR foram produzidas quinzenalmente com o auxílio de um scanner no interior dos MR durante dois anos. O software WinRHIZO Tron foi utilizado para medir o comprimento e diâmetro das raízes finas que apareceram durante o estudo. O conteúdo de água no solo foi monitorado, até 10 m de profundidade, com auxílio de sensores CS615 (Campbell), a cada meia hora, durante o estudo. O conteúdo de água disponível no solo teve uma fraca correlação com a produção e mortalidade de raízes finas em todas as profundidades observadas com os MR no perfil do solo. Ao final de dois anos, os maiores comprimentos total acumulado das raízes finas, observadas com os MR, foram em médias de 32 e 21 m m⁻² imagem para as camadas 0-30 cm e 500-600 cm, respectivamente. Através das amostragens destrutivas do solo foi possível encontrar raízes vivas até 10 e 14 m de profundidade aos dois e quatro anos do plantio, respectivamente. Em particular na camada de 5-6 m, foi corroborada a significativa produção de raízes finas observada com os MR, com os valores de DRF, medidos por tradagem fora da trincheira, sofrendo um aumento de 0,020 para 0,147 g kg⁻¹ do segundo para o quarto ano do plantio. Foi possível verificar alterações no nível do lençol freático de 13,5 para 15,5 m de profundidade, do segundo para o quarto ano do plantio. Ectomicorrizas foram observadas com os MR até 3 m de profundidade. Os valores médios de alongação radicular diária (ERD) variou entre 0,10 e 0,22 cm dia⁻¹ para as profundidades de 0-2 e 2-6 m, respectivamente. Os valores máximos de ERD ocorreram nas profundidades de 3-4 e 5-6 m, com um máximo absoluto de 3,0 e 3,5 cm dia⁻¹, respectivamente. O prazo de vida e a ciclagem das raízes finas não apresentaram influência significativa da profundidade no solo. Contudo, o aumento no diâmetro radicular e a simbiose com fungos micorrízicos tiveram influências positivas na longevidade das raízes finas. As árvores de eucaliptos tiveram uma alta exploração do solo, principalmente para absorver água em camadas muito profundas. Os resultados mostraram que as raízes profundas devem ser consideradas em modelagem ecofisiológica para prever a produção e a sustentabilidade dos plantios de eucaliptos.

Palavras-chave: Eucaliptos. Minirhizotron. Raízes profundas. Profundidade no solo. Água. Absorção.

3 PRODUCTION AND MORTALITY OF *Eucalyptus grandis* FINE ROOTS DOWN TO A DEPTH OF 6 M IN BRAZILIAN PLANTATIONS ESTABLISHED IN A SANDY OXISOL SOIL

Abstract

The fine root dynamics in deep soil layers is rarely studied. Recent studies have shown the importance of deep roots in the functioning of forest ecosystems, especially in dry periods. The aims of this study were: i-) to investigate the maximum rooting depth and fine root density (FRD) in *E. grandis* plantations (2 and 4 years old after planting) through sampling soil cores; ii-) to assess the dynamics of fine roots down to a depth of 6 m using minirhizotrons (MR). A permanent trench down to a depth of 7 m was built before clear cutting the previous stand and replanting of the studied stand. Two MR tubes for each soil layer of 1 meter were installed from this trench. The depths observed with MR were: 0-1, 1-2, 2-3, 3-4 and 5-6 m. Images at the interface soil-MR were taken fortnightly through a portable scanner over a period of two years. The WinRhizo Tron software was used to measure the length and diameter of the fine roots that appeared throughout the study period. Soil water contents were monitored every half hour down to a depth of 10 m using CS615 sensors (Campbell). At the end of two years, the greater cumulative total lengths of fine roots, appeared on the MR, reached 32 m and 21 m m⁻² image on average, for the layers 0-30 cm and 500-600 cm, respectively. Through soil coring at two and four years of planting we found living roots down to a depth of 10 and 14 m, respectively. In the layer of 5-6 m, large production of fine roots observed with MR was confirmed with the FRD values measured by soil coring outside the permanent trench increasing from 0.020 to 0.147 g kg⁻¹ between two and four years after planting. We observed changes in the water table level from 13.5 to 15.5 m deep at two and four years of planting, respectively. Ectomycorrhizal fungi were observed with MR down to 3 m deep. The means of daily elongation of fine roots ranged between 0.10 and 0.22 cm day⁻¹ for the depths of 0-2 m and 2-6 m, respectively. The maximum values of daily elongation of fine roots occurred in depths of 3-4 and 5-6 m, with an absolute maximum of 3.0 and 3.5 cm day⁻¹, respectively. The lifespan and turnover of fine roots showed no significant influence of the depth in the soil. However, the increase in root diameter and rate of symbiosis with mycorrhizal fungi increased the fine root longevity. Eucalyptus trees explored intensively the soil, especially to uptake water in very deep soil layers. The results show that the deep roots must be considered in ecophysiological modeling to predict the production and sustainability of *Eucalyptus* plantations.

Keywords: Eucalyptus. Minirhizotron. Depth roots. Soil depth. Water. Uptake.

3.1 Introdução

As regiões tropicais têm como principal espécie florestal plantada o gênero *Eucalyptus*, com cerca de 20 milhões de hectares, e no Brasil a área plantada com essa espécie já ultrapassa os cinco milhões de hectares (FAO, 2012; ABRAF, 2013). Tal importância dessas florestas plantadas para suprir a crescente demanda de madeira virou foco de diversas discussões sobre a sustentabilidade desses plantios no país, em função de seus impactos no solo, consumo de água, exportação de nutrientes, dentre outros. Recentemente, alguns estudos realizados no estado de São Paulo demonstraram a capacidade do sistema radicular de *Eucalyptus* em absorver água e nutrientes em horizontes profundos do solo (LACLAU et al., 2013; DA SILVA et al., 2011; CHRISTINA et al., 2011).

Diversos estudos citaram a dificuldade na compreensão da dinâmica de raízes em camadas muito profundas do solo, principalmente abaixo dos cinco metros de profundidade, em função de ser um assunto pouco estudado em espécies arbóreas de regiões tropicais (MAEGHT et al., 2013; LACLAU et al., 2013; CHRISTINA et al., 2011; JACKSON et al., 1997). Dessa forma, as relações entre as raízes profundas e o perfil de água no solo continuam pouco compreendidas (MA et al., 2013).

A profundidade de enraizamento máximo nos ecossistemas florestais é maior nas regiões equatoriais do que em regiões boreais (JACKSON et al., 1997). Árvores com raízes finas profundas têm sido encontradas em muitas regiões tropicais no mundo e estas raízes podem ter uma função essencial no fornecimento de água à planta durante períodos de seca severa (NEPSTAD et al., 1994; SALESKA et al., 2007; CHRISTINA et al., 2011; MENDHAM et al., 2011).

Os solos profundos explorados por florestas com enraizamento profundo são hoje reconhecidos por serem grandes componentes do ecossistema, com implicações ecológicas importantes (NEPSTAD et al., 1994; BINKLEY et al., 2015; RICHTER et al., 2015). A profundidade radicular e a distribuição das raízes definem o volume de solo que as plantas podem explorar, potencialmente, para extrair água e nutrientes. Essas características são importantes em ambientes com secas sazonais, pois elas permitem à floresta ter acesso à água armazenada em solos profundos durante períodos de seca mantendo, portanto, a transpiração (MA et al., 2013). Atualmente, as informações sobre a importância de raízes profundas no funcionamento da planta e de um ecossistema, ciclos hidrológicos e bioquímicos, continuam escassas comparativamente a parte aérea da planta. Segundo Maeght et al. (2013), essa

situação parece estar relacionada a dois fatores principais: i-) limitações tecnológicas e econômicas, ou seja, a ausência de ferramentas para medir raízes profundas com rendimento suficiente e padronização de custos acessíveis; ii-) a suposição difundida de que raízes profundas são componentes bastante marginais das plantas porque a proporção nas camadas profundas é pequena relativamente ao comprimento total de raízes finas. Estudos recentes indicaram claramente que “um olhar mais profundo” é essencial para aumentar nosso entendimento da ecofisiologia da planta, bem como da ecologia da comunidade e ciclos geoquímicos (MAEGHT et al., 2013; BINKLEY et al., 2015).

No Brasil, estudos de modelagem mostraram que o clima amazônico atual é dependente de quantidades consideráveis de água que são extraídas pelas árvores em camadas muito profundas do solo e transpiradas de volta na atmosfera durante os períodos secos (SALESKA et al., 2007; KLEIDON; HEIMANN, 2000).

Estudos recentes demonstraram a extrema importância na avaliação das raízes profundas em plantios de eucaliptos no Brasil (DA SILVA et al., 2011; CHRISTINA et al., 2011; LACLAU et al., 2013). Contudo, para todos os estudos referidos foram utilizadas metodologias destrutivas de solo. Nesse contexto, o objetivo desse estudo foi observar a dinâmica de raízes profundas (0-6 m) em plantio de eucaliptos através da metodologia dos minirhizotrons (MR).

3.2 Material e Métodos

A área onde foi desenvolvido o presente estudo fica localizada no mesmo talhão experimental citado anteriormente. Dessa forma, as características gerais do local podem ser encontradas nos itens 2.2.1 e 2.2.2.

3.2.1 Instalação dos tubos MR e monitoramento das raízes finas

Durante o mês de Novembro de 2009 uma trincheira permanente, até 7 metros de profundidade, foi construída próxima à torre de fluxo no solo com textura média arenosa (Figura 3.1). Para evitar a interferência de luz, calor e chuva no interior da trincheira, a mesma foi protegida com lonas plásticas.



Figura 3.1 – Construção da trincheira permanente até 7 m de profundidade no latossolo com 20% de argila e instalação dos tubos MR (A-C); visão geral da trincheira após o término da construção (D-F). Nota: as setas amarelas indicam os tubos MR instalados na trincheira

Todos os tubos MR (63,5 mm de diâmetro interno, diâmetro da parede 3,0 milímetros e 1,6 m de comprimento) foram instalados em um ângulo de 45° com a vertical. Para evitar a entrada de água no interior dos tubos, o fundo foi selado e a extremidade superior foi coberta com uma tampa removível. Foram instalados dois tubos MR nas seguintes profundidades: 0-1, 1-2, 2-3, 3-4 e 5-6 m (Figura 3.2). O tempo de estabilização do solo para esse experimento foi de 24 meses. Os tubos MR foram instalados antes do corte do povoamento anterior e do replantio do povoamento de estudo. As amostragens de imagens foram realizadas quinzenalmente durante dois anos, entre Novembro de 2011 e Outubro de 2013. Em cada tubo MR foram amostradas imagens em intervalos de 12,5 cm de profundidade, gerando um total de 8 imagens por tubo. Dessa forma, capturou-se 80 imagens por coleta. Para analisar a profundidade na dinâmica de raízes finas foram agrupadas as seguintes camadas: 0-30, 30-100, 100-200, 200-300, 300-400 e 500-600 cm. Sendo importante

ressaltar que para a profundidade de 0-30 cm foram utilizados as médias dos resultados (0-15 e 15-30 cm) obtidos no capítulo 2 para o solo LVd4 (20% argila). Essa utilização ocorreu para aumentar o número de repetições (MR), sendo que os tubos MR utilizados no experimento do capítulo 2 foram instalados em parcelas próximas a trincheira e a torre de fluxo. Para o processamento de imagens e análises dos resultados foram utilizados os mesmos procedimentos descritos anteriormente nos itens 2.2.6 e 2.2.7.

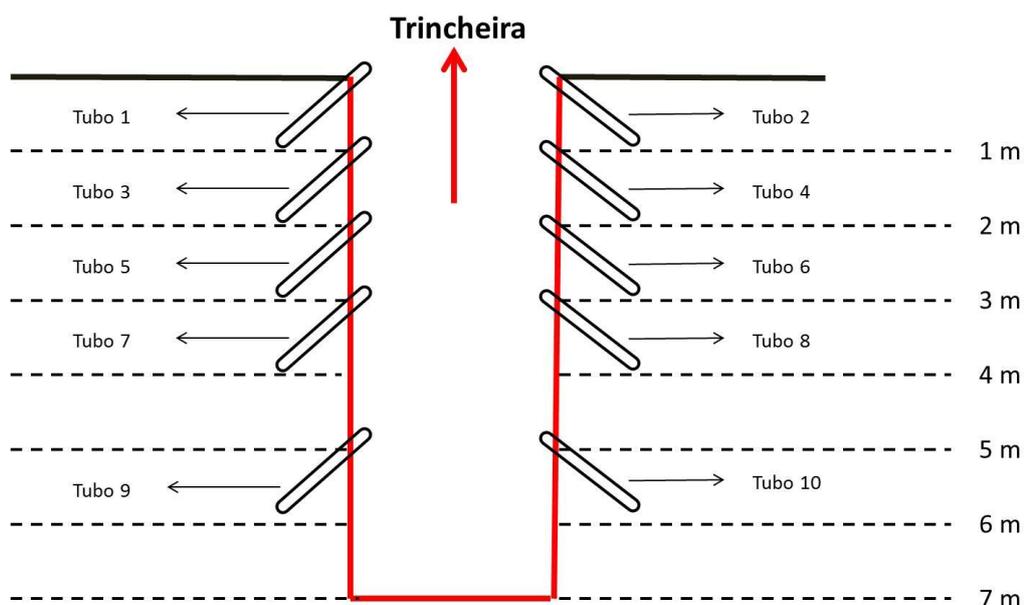


Figura 3.2 – Representação esquemática da trincheira permanente com a distribuição dos tubos minirhizotrons no seu interior

3.2.2 Amostragens destrutivas de solo

Para avaliar a evolução na densidade de raízes finas em condições não modificadas pela trincheira permanente onde foram instalados os MR, foram realizadas amostragens de solo por tradagem em áreas não perturbadas no início e no final do experimento. As amostras foram coletadas em janeiro de 2012 e janeiro de 2014, quando o povoamento estava com 2 e 4 anos de idade, respectivamente. As profundidades amostradas foram divididas na seguinte forma: 0-30, 30-50, 50-100 cm, para o primeiro metro, com 6 repetições para cada profundidade (Figura 3.3). Essa amostragem mais intensa no primeiro metro quando comparada com as camadas mais profundas do solo foi realizada a fim de se obter uma alta confiabilidade nos resultados, pois é a camada onde se concentra a maior densidade de raízes finas no solo.

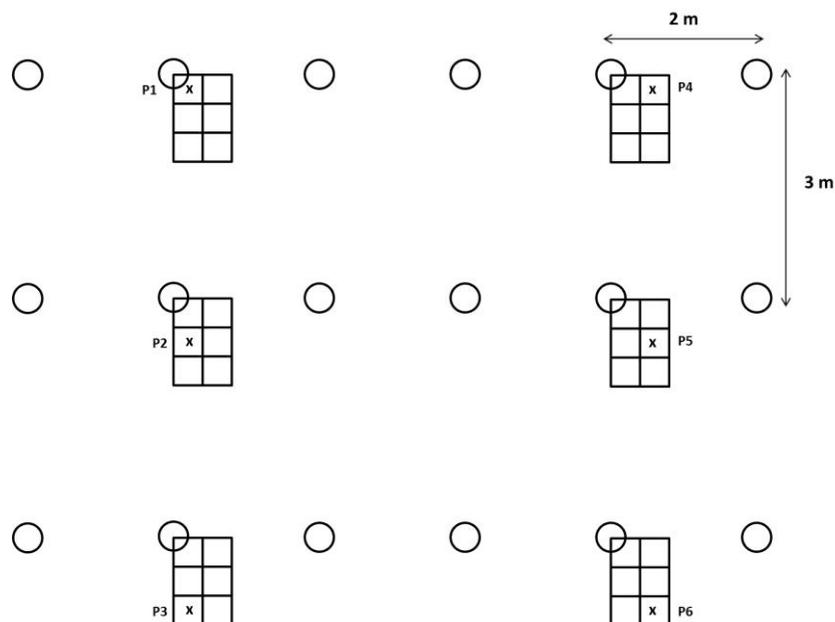


Figura 3.3 – Representação esquemática dos pontos de amostragens de solo (P1, P2, P3, P4, P5 e P6), no povoamento de eucaliptos, entre 0-1 m de profundidade

Abaixo do primeiro metro de profundidade foram coletadas amostras de solo a cada 50 cm até atingir o lençol freático (13,5 e 15,5 m para o ano de 2012 e 2014, respectivamente). Assim, foram realizadas amostragens em 3 posições diferentes (40, 90 e 150 cm da base do tronco das árvores), no sentido diagonal entre as linhas das árvores, para cada profundidade (Figura 3.4). Sendo essa metodologia muito similar a utilizada por Christina et al. (2011) e Pinheiro (2014), para poder considerar que as posições amostradas são independentes e obter densidades médias em cada parcela representativa do povoamento.

As amostras do solo no primeiro metro foram coletadas através de uma sonda cilíndrica, com diâmetro interno de 4,5 cm. Para as camadas abaixo de 1 m, utilizou-se um trado semimecanizado (broca acoplada a barras de ferro tracionadas por um motor). Após a retirada do trado, somente os torrões de solo foram coletados para posterior lavagem e observação da presença de raízes finas, uma vez que parte da terra solta pode ter sido contaminada pelo solo da superfície ou da camada anterior, restando-se no fundo do trado.

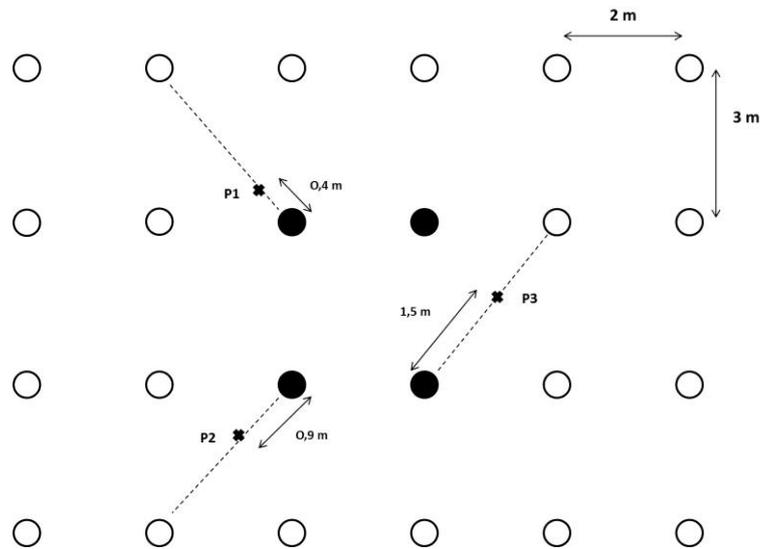


Figura 3.4 – Representação esquemática dos pontos de amostragens de solo (P1, P2 e P3), no povoamento de eucaliptos, entre 1 e 15 m de profundidade

O solo coletado foi armazenado em sacos plásticos, devidamente identificados, sendo logo em seguida transportado ao laboratório. Separou-se uma pequena porção de solo (5 g) para obtenção do peso úmido de cada amostra. A umidade ponderal do solo foi medida após secagem em estufa de ar durante 72 horas a 105°C. Após a obtenção da massa seca, foi calculado o teor de umidade para cada uma das profundidades do solo, a fim de estimar a capacidade de cada clone em retirar água das camadas mais profundas do solo. O restante do solo foi armazenado em câmara fria (5 °C) até o momento do procedimento de separação das raízes. o solo foi pesado e separado em duas amostras, dependendo da camada de solo (profundidade), sendo uma amostra para separar apenas raízes finas maiores que 1 cm (≥ 1 cm) de comprimento e outra amostra para separar raízes finas tanto menores (< 1 cm) como também maiores que 1 cm. As amostras de solo das camadas mais profundas (abaixo de 5 m) não foram fracionadas, pois nestas profundidades havia pouca ou nenhuma quantidade de raízes finas. Além disso, isso foi feito para saber exatamente em qual camada do solo foram encontradas as últimas raízes finas de determinado ponto de amostragem.

As raízes finas com diâmetro ≤ 2 mm foram selecionadas através da lavagem do solo com água corrente em peneiras de malha (abertura de 2,0 e 0,2 mm) sobrepostas. Em seguida, as raízes foram colocadas em recipientes plásticos de fundo branco com água e, com ajuda de luminárias e pinças, foi realizada a seleção das raízes finas vivas. Os critérios utilizados para a classificação das raízes finas em vivas ou mortas foram os seguintes: a) coloração e brilho; b) resistência; c) flexibilidade. Desse modo, raízes com coloração branca e com brilho (quando expostas à luz), com maior resistência e mais flexíveis foram classificadas como

raízes finas vivas (BAUHUS et al., 1996; MA et al., 2013). Após esse procedimento, as raízes finas vivas foram secas em estufa de circulação de ar a 65°C, até obterem massa constante, sendo pesadas em balança analítica (0,0001 g de precisão). Os resultados foram expressos em densidade de raízes finas por massa seca de solo (g kg^{-1}).

3.2.3 Análises estatísticas

Para analisar os efeitos da profundidade do solo, classes de diâmetro radicular e micorrização na taxa de sobrevivência das raízes finas foram utilizados os métodos de Kaplan-Meier e Cox proporcional de probabilidade, utilizando o pacote ‘Survival’ no software R versão 3.1.1 (THERNEAU, 2014). Testes de Wilcoxon foram usados para determinar a significância na sobrevivência e expectativa de vida das raízes ($p < 0,05$).

3.3 Resultados e Discussão

3.3.1 Caracterização climática e conteúdo de água no solo

Os resultados das variáveis climáticas referente a esse experimento foram os mesmos apresentados no capítulo anterior, apresentando os padrões de clima Cwa (Köppen), com verões chuvosos e invernos secos típicos da região. A temperatura média durante o período de estudo foi de 19,5 °C e a precipitação total foi de 1.469 mm para o primeiro ano (novembro/2011 – outubro/2012) e 1.648 mm para o segundo ano (novembro/2012 – outubro/2013) de estudo. Ao longo do período de estudo, as médias de água no solo foram de 11% para as profundidades mais superficiais (0-50 e 100-200 cm) e de 12,7 e 12,5% para as camadas de 300-400 e 500-600 cm, respectivamente (Figura 3.5).

A dinâmica da água no solo na camada mais superficial (50 cm) mostrou uma rápida resposta no aumento da umidade do solo após altas precipitações diárias ao longo de todo o período de estudo. Na profundidade de 200 cm, foi possível detectar que os quatro maiores picos de água no solo foram logo após grandes volumes diários de chuvas (fevereiro e junho de 2012 e janeiro e março de 2013), mostrando o efeito textural do solo na movimentação da água no solo. Essa velocidade na movimentação da água no solo ainda foi detectada na profundidade de 400 cm, onde os dois maiores picos de água no solo foram observados 14 e 8 dias após eventos de chuvas intensas em julho de 2012 e março de 2013, respectivamente. Por sua vez, o conteúdo de água no solo foi praticamente constante durante o período de estudo na camada mais profunda do solo (600 cm), mostrando um aumento nos últimos

6 meses do experimento com a forte pluviosidade ocorrendo na área experimental no segundo ano de estudo.

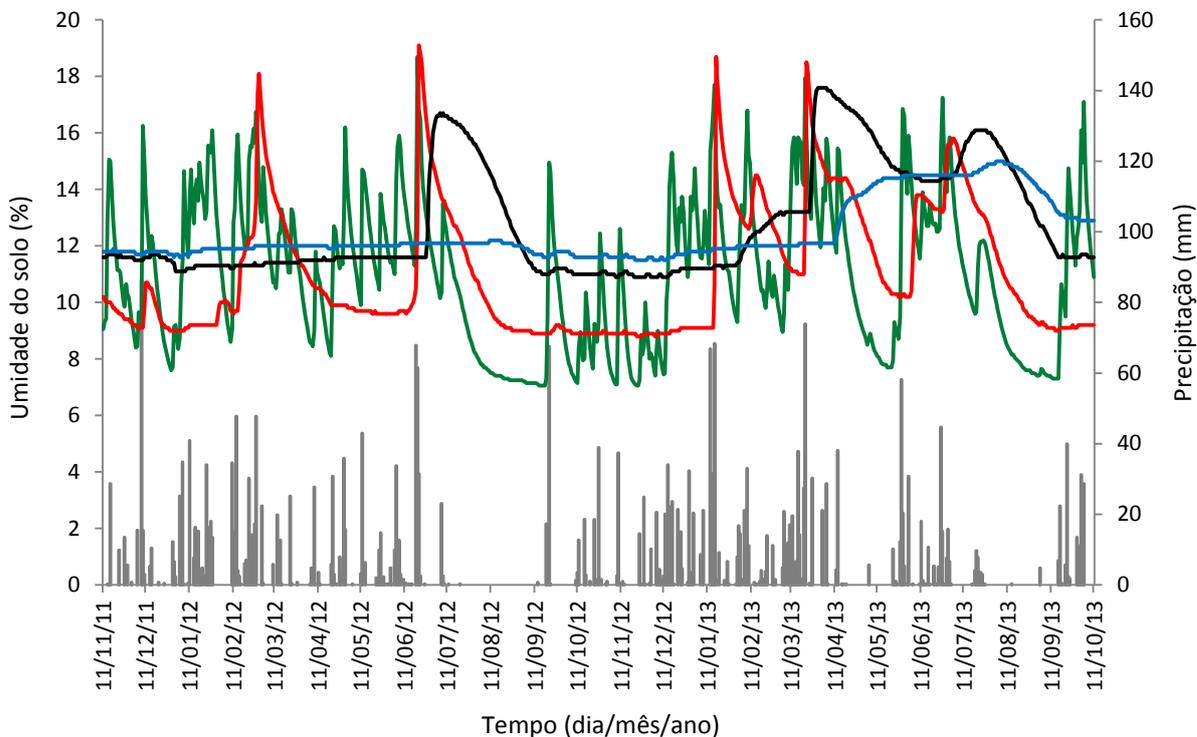


Figura 3.5 – Precipitação (mm) e conteúdo de água no solo (%) diários ao longo do período de estudo. Colunas verticais cinza representam a precipitação. Linhas horizontais verde, vermelha, preta e azul representam a umidade do solo nas profundidades de 50, 200, 400 e 600 cm, respectivamente

3.3.2 Produção e mortalidade do comprimento radicular

Os valores do comprimento total acumulado de raízes finas (CTA) foram de 32,1, 12,6, 13,1, 10,7, 12,1 e 21,3 $m\ m^{-2}$, ao final do período de estudo, para as profundidades de 0-30, 30-100, 100-200, 200-300, 300-400 e 500-600 cm, respectivamente (Figura 3.6). As camadas entre 1-4 m de profundidade apresentaram valores de CTA 62% menores em relação à camada de 0-30 cm. Contudo, essa diminuição em relação à camada de 0-30 cm foi de 33% na profundidade de 5-6 m.

Os maiores valores de CTA nas profundidades de 0-30 e 100-200 cm foram encontrados em fevereiro de 2012, com médias de 6,30 e 3,27 $m\ m^{-2}$, respectivamente. Já nas profundidades de 2-3 e 3-4 m, o mês de setembro de 2013 teve o maior CTA com 2,59 e 3,82 $m\ m^{-2}$, respectivamente. Por sua vez, nas profundidades de 30-100 e 500-600 cm os meses com maior CTA foram novembro (2,64 $m\ m^{-2}$) e setembro de 2012 (7,23 $m\ m^{-2}$), respectivamente.

A camada entre 5-6 m, particularmente, apresentou uma resposta diferente ao relatado na literatura para o crescimento de raízes em grandes profundidades. Pois, foi a profundidade que apresentou maior CTA após a camada superficial (0-30 cm). Uma vez que outros estudos encontraram uma diminuição na produção radicular com o aumento da profundidade do solo (JOSLIN et al. 2001, GERMON et al., 2015). Porém, esses estudos foram realizados em outras condições climáticas e avaliaram espécies de árvores diferentes. Possivelmente, fatores como o regime hídrico e tipo de solo, além do estágio de crescimento das árvores estão associados ao desenvolvimento radicular profundo em espécies de eucaliptos em regiões tropicais. De fato, alguns estudos realizados no Brasil mostraram a capacidade das árvores de eucaliptos em explorar camadas profundas de solo em busca de água e nutrientes, tendo um desenvolvimento radicular especializado abaixo de 2 m de profundidade (CHRISTINA et al., 2011; DA SILVA et al. 2011, LACLAU et al., 2013).

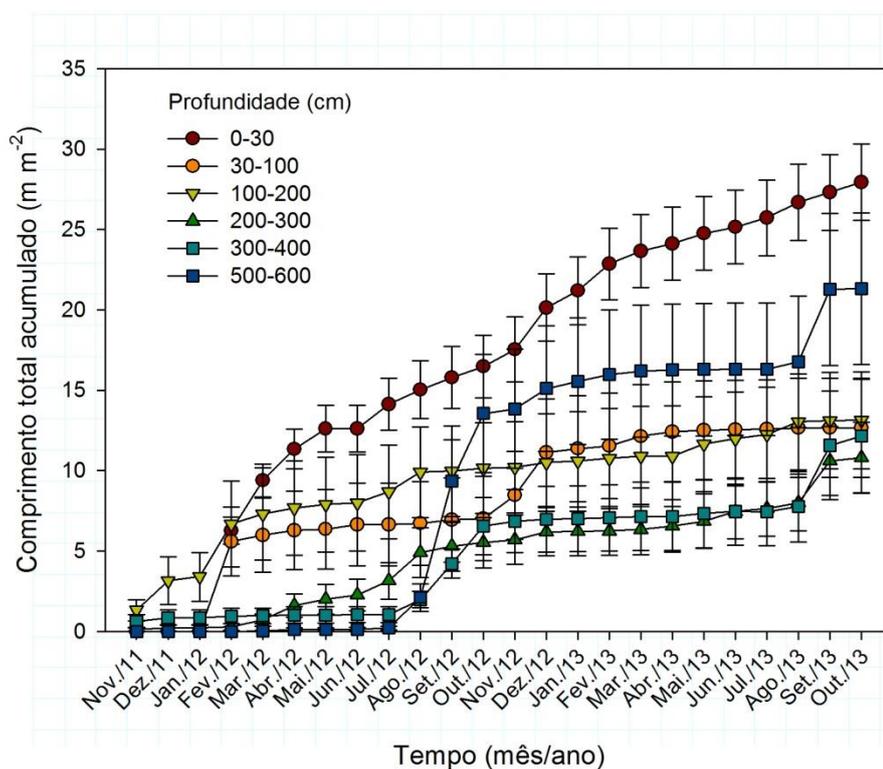


Figura 3.6 – Comprimento total acumulado de raízes (CTA, $m\ m^{-2}$) em plantios de eucalipto durante o período de estudo. Valores médios ($n=24$ para 0-30 cm, $n=12$ para 500-600 cm, $n=9$ para 30-100 cm, $n=16$ para as demais camadas) \pm erro padrão

Até o momento, estudos sobre a dinâmica de raízes finas utilizando MR em camadas profundas do solo (abaixo de 1 m de profundidade) são raramente encontrados na literatura. Maeght et al. (2013) destacaram várias implicações para se desenvolver estudos nessa área,

tais como as limitações no tamanho comercial dos MR, alto valor de equipamentos e a alta quantidade de tempo gasto com as análises das imagens, além das dificuldades logística na perfuração e instalação dos tubos MR. No Brasil, o único trabalho que estudou a dinâmica de raízes finas com MR em uma profundidade abaixo de 50 cm foi desenvolvido por Ohashi et al. (2015) em cultivares de cana-de-açúcar até 80 cm de profundidade.

Os maiores valores de comprimento acumulado das raízes vivas (CAV) foram observados no primeiro ano de estudo para todas as profundidades avaliadas (Tabela 3.1). No primeiro ano do estudo, as profundidades entre 30 e 400 cm apresentaram valores de CAV cerca de 62% menores em relação à camada de 0-30 cm. Contudo, quando comparadas as camadas de 0-30 e 500-600 cm essa relação foi de 27%. As profundidades de 0-30 e 500-600 cm tiveram o CAV reduzido, em cerca da metade, do primeiro para o segundo ano do estudo.

Tabela 3.1 – Comprimento acumulado vivo (CAV) e comprimento acumulado morto (CAM) de raízes finas ($m\ m^{-2}$) em plantios de eucaliptos durante o período de estudo em função da profundidade no solo

Profundidade (cm)	1º ano		2º ano	
	CAV ($m\ m^{-2}$)	CAM ($m\ m^{-2}$)	CAV ($m\ m^{-2}$)	CAM ($m\ m^{-2}$)
0-30	19,08 ± 2,70	2,26 ± 0,46	8,71 ± 2,49	2,25 ± 0,34
30-100	6,80 ± 2,53	0	5,32 ± 1,58	0,52 ± 0,20
100-200	9,84 ± 2,64	0,06 ± 0,05	5,33 ± 1,86	0,90 ± 0,41
200-300	5,50 ± 1,55	0,07 ± 0,01	5,24 ± 1,96	0,93 ± 0,36
300-400	6,53 ± 1,77	0	6,56 ± 2,19	0,36 ± 0,14
500-600	13,42 ± 3,62	0,10 ± 0,10	6,80 ± 2,15	0,87 ± 0,28

Valores médios ($n=24$ para 0-30 cm, $n=9$ para 30-100 cm, $n=12$ para 500-600 cm, $n=16$ para as demais profundidades) ± erro padrão.

Na profundidade de 0-30 cm foram encontrados os maiores valores de comprimento acumulado das raízes mortas (CAM) em relação às demais camadas de solo. No primeiro ano de estudo, essa camada representou 87% do valor total de CAM até 6 m de profundidade. Porém, no segundo ano de estudo as profundidades entre 30 e 600 cm tiveram um aumento significativo de CAM, reduzindo para 38% o valor total de CAM representado pela camada de 0-30 cm. Esses resultados, na camada mais superficial do solo, podem estar relacionados com a alta atividade biológica nessa profundidade em relação às camadas mais profundas, onde as raízes finas estão mais expostas a fatores que podem acarretar na morte das raízes. Nesse tipo de abordagem realizada, os resultados não apresentaram um padrão na dinâmica radicular em função da profundidade do solo investigada. Possivelmente, uma série de

relações entre fatores exógenos (temperatura, precipitação, disponibilidade de oxigênio, água e nutrientes) e endógenos (estágio de desenvolvimento da planta, suprimento de carboidratos, simbiose com fungos micorrízicos, etc.) podem estar estreitamente ligados à dinâmica radicular em camadas profundas do solo.

Através dos resultados da produção e mortalidade diária de raízes finas (PDRF e MDRF, $\text{cm m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$), entre as profundidades avaliadas, foi possível verificar uma relação entre a dinâmica radicular e a sazonalidade do local de estudo (Figura 3.8). Durante o período de estudo, os maiores valores da PDRF até 2 m foram encontrados no verão, com médias variando de 11,38 a 16,72 (0-30 cm), 10,15 a 27,89 (30-100 cm) e 7,05 a 7,68 $\text{cm m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (100-200 cm). Nas profundidades de 2-6 m, os picos de PDRF ocorreram na primavera e inverno, com as maiores médias de 6,96 a 8,84 (200-300 cm), 13,28 a 14,94 (300-400 cm) e 12,97 a 51,66 $\text{cm m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (500-600 cm). Ao observar as camadas de 3-4 m e 5-6 m fica evidente que esses resultados foram encontrados sempre aos finais das épocas de inverno. Possivelmente, essa resposta do sistema radicular esteja ligada à recarga de água no solo abaixo de 2 m de profundidade. Durante os períodos com menores volumes pluviométricos, praticamente toda água proveniente das chuvas foi absorvida até 2 m de profundidade. Dessa forma, as árvores de eucaliptos precisaram de uma maior produção radicular, entre 2-6 m de profundidade, para absorver o máximo de água e nutrientes disponíveis, mantendo assim seu crescimento durante esse período.

A MDRF apresentou-se constante na camada mais superficial do solo (0-30 cm), sendo possível observar essa dinâmica a partir do quinto mês após o início do experimento (Figura 3.9). Em relação à sazonalidade, as profundidades de 30-100 e 300-400 cm tiveram os picos de MDRF na primavera, com valores de 0,95 e 0,81 $\text{cm m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente. As maiores taxas de MDRF na profundidade de 0-30 cm foram observadas nas épocas do verão (1,70 $\text{cm m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) e inverno (2,30 $\text{cm m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Nas profundidades de 100-200, 200-300 e 500-600 cm, os picos de MDRF observados foram de 0,63 (inverno) a 0,91 $\text{cm m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (primavera), 0,89 (primavera) a 1,13 $\text{cm m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (outono) e 0,77 (primavera) a 1,27 $\text{cm m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (inverno), respectivamente.

Relações entre os padrões sazonais e a dinâmica radicular também foram observados em outros estudos utilizando o método de MR (HENDRICK; PREGITZER, 1993; SATOMURA et al., 2006), inclusive para regiões tropicais (GRAEFE et al., 2008). Os principais fatores exógenos que mostraram influência sobre a dinâmica de raízes finas foram temperatura e umidade do solo. A temperatura do solo foi considerada o fator mais estreitamente relacionado com a dinâmica de raízes finas em florestas que não tiveram um

período de seca no solo (STEELE et al., 1997; STEINAKER et al., 2010). Por outro lado, a umidade do solo foi correlacionada com as taxas de produção de raízes finas em florestas temperadas que sofreram um forte período de seca no final do verão (JOSLIN et al., 2001), mostrando a importância dos fatores endógenos, como por exemplo, o tempo de suprimento dos carboidratos produzidos nas folhas (JOSLIN et al., 2001; TIERNEY et al., 2003). No entanto, poucos estudos relacionando os padrões sazonais da dinâmica de raízes finas com a fenologia foram relatados, limitando a compreensão das interações entre os ambientes acima e abaixo do solo em áreas com diferenças marcantes de sazonalidade (STEINAKER et al., 2010).

No presente estudo, as variáveis de PDRF e MDRF tiveram uma fraca correlação com o conteúdo de água disponível no solo em todas as profundidades avaliadas (Tabela 3.3). Resultados semelhantes foram observados por Germon et al. (2015) na correlação entre umidade do solo e taxas de alongação diária das raízes finas de nozeiras, até 5 m de profundidade, em um sistema agroflorestal no Mediterrâneo. Por outro lado, os autores encontraram uma forte correlação ($r = 0.86$) entre temperatura do solo e as taxas de alongação diária de raízes finas. Por sua vez, M'Bou et al. (2008) verificaram uma forte correlação ($r = 0.93$) entre a umidade do solo e a média mensal de alongação radicular entre 0 e 4 m de profundidade em plantações tropicais de eucaliptos no Congo. Essa variação de resultados para os plantios de eucalipto mostra uma estratégia de adaptação dessa espécie para o tipo de solo e clima local. A espécie cultivada no Congo investiu no crescimento radicular em épocas que a umidade do solo aumentou, principalmente em profundidade, uma vez que o solo dessa região tem como característica principal um alto conteúdo de areia. Dessa forma, a água proveniente das chuvas teve uma rápida infiltração no solo, chegando aos horizontes profundos com mais facilidade. Diferentemente, as espécies de eucaliptos avaliadas no presente estudo apresentaram uma exploração radicular em camadas profundas do solo, aparentemente em busca da água presente na franja capilar do lençol freático em épocas de seca. Sendo que mesmo em épocas chuvosas a velocidade de infiltração da água no solo em profundidade fica reduzida pelo aumento no teor de argila de 18% (a 50 cm de profundidade) para 27% (a 600 cm de profundidade).

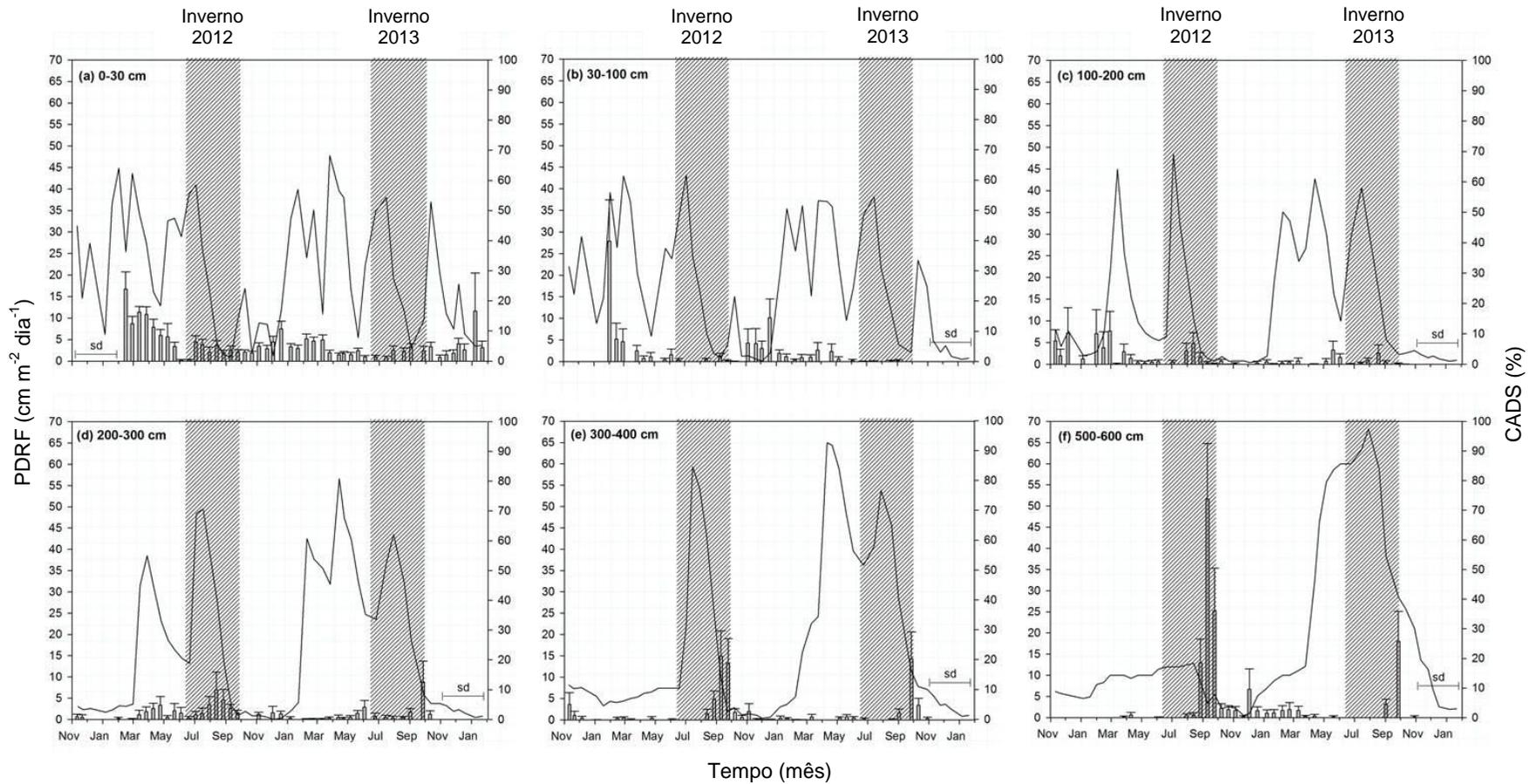


Figura 3.8 – Produção diária de raízes finas (PDRF) em plantios de eucaliptos, entre cada amostragem quinzenal, nas profundidades de 0-30 cm (A), 30-100 cm (B), 100-200 cm (C), 200-300 cm (D), 300-400 (E) e 500-600 cm (F). Amostragens de imagens realizadas entre 11/11/2011 e 21/01/2014. Barras verticais representam os valores médios de PDRF ($n=24$ para 0-30 cm, $n=12$ para 500-600 cm, $n=9$ para 30-100 cm, $n=16$ para as demais camadas) \pm erro padrão. Valores médios do conteúdo de água disponível no solo (CADS) ao longo do período de estudo (linha sólida). sd = sem dados para PDRF

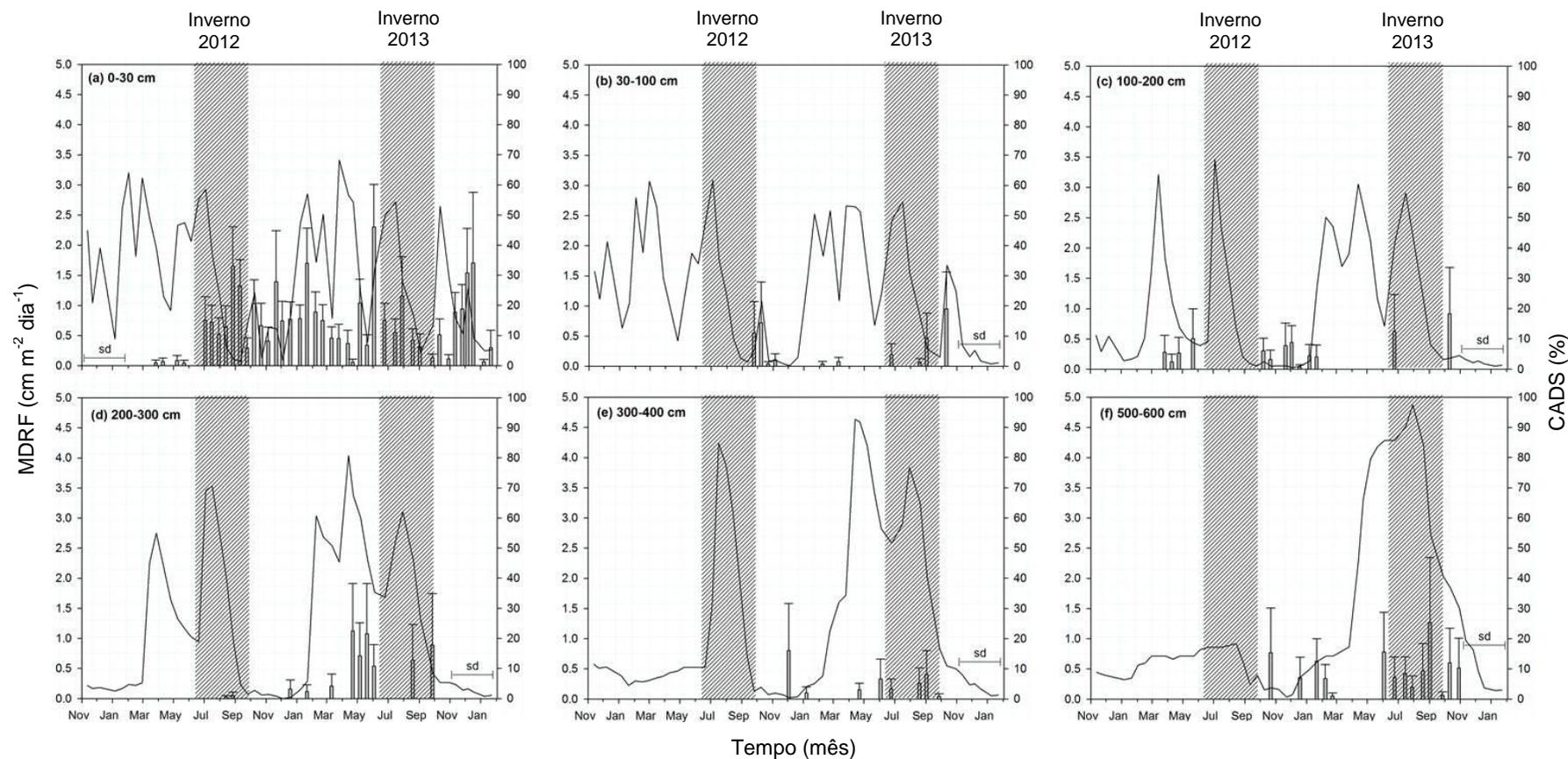


Figura 3.9 – Mortalidade diária de raízes finas (MDRF) em plantios de eucaliptos, entre cada amostragem quinzenal, nas profundidades de 0-30 cm (A), 30-100 cm (B), 100-200 cm (C), 200-300 cm (D), 300-400 (E) e 500-600 cm (F). Amostragens de imagens realizadas entre 11/11/2011 e 21/01/2014. Barras verticais representam os valores médios de MDRF ($n=24$ para 0-30 cm, $n=12$ para 500-600 cm, $n=9$ para 30-100 cm, $n=16$ para as demais camadas) \pm erro padrão. Valores médios do conteúdo de água disponível no solo (CADS) ao longo do período de estudo (linha sólida). sd = sem dados para MDRF

Os resultados de densidade de raízes finas (DRF, g kg⁻¹), obtidos através de amostragens destrutivas do solo realizadas no início (janeiro de 2012) e final do experimento (janeiro de 2014), comprovaram que a forte produção de raízes finas observada com os MR na proximidade da trincheira permanente aconteceu também em áreas de solo não perturbado, em particular entre 5 e 6 m de profundidade (Figura 3.10A). Esses resultados mostram que as observações com os MR relatam o que aconteceu no solo deste talhão de eucalipto e não foi um artefato devido a condições artificiais no solo na proximidade da trincheira (ex.: teor de oxigênio mais elevado, resistência do solo ao crescimento das raízes, menor interação solo-MR).

Na camada mais superficial do solo (0-30 cm), os resultados de DRF quase triplicaram dos 2 aos 4 anos de idade do plantio, com médias de 0,52 (\pm 0,07) e 1,46 (\pm 0,23) g kg⁻¹, respectivamente. Pinheiro (2014), estudando o solo com textura média arenosa do mesmo talhão experimental, observou a mesma tendência com os respectivos valores de 0,21 e 0,62 g kg⁻¹, aos 2 e 4 anos de idade do povoamento. Esse estudo também encontrou uma diferença significativa na DRF entre as duas idades na camada de 11-12 m de profundidade, além de observar o enraizamento máximo aumentar de 9 m (2 anos) para 15 m (4 anos).

Tabela 3.3 – Coeficientes de correlação de Spearman's (r_s) da relação entre conteúdo de água disponível no solo *versus* PDRF e MDRF

Profundidade (cm)	Variáveis	r_s	p
0-30	PDRF	-0.10	0.458 ^{ns}
30-100	PDRF	0.14	0.325 ^{ns}
100-200	PDRF	0.11	0.442 ^{ns}
200-300	PDRF	0.18	0.211 ^{ns}
300-400	PRDF	0.11	0.416 ^{ns}
500-600	PDRF	-0.24	0.014 [*]
0-30	MDRF	-0.26	0.069 ^{ns}
30-100	MDRF	-0.23	0.111 ^{ns}
100-200	MDRF	-0.31	0.030 [*]
200-300	MRDF	0.21	0.146 ^{ns}
300-400	MDRF	0.16	0.273 ^{ns}
500-600	MDRF	0.37	0.007 ^{**}

Asteriscos indicam o nível de significância. * P=0.05, ** P=0.01, ns = não significativo.

No presente experimento, foram encontradas raízes finas até 10 e 15 m de profundidade aos 2 e 4 anos de idade, respectivamente. Duas camadas profundas (5-6 m e 13-14 m) apresentaram um aumento significativo na DRF. Como no segundo ano o enraizamento máximo atingiu 10 m de profundidade, a camada entre 13-14 m apresentou um aumento significativo aos 4 anos, com $0,037 (\pm 0,004) \text{ g kg}^{-1}$. Na profundidade de 5-6 m, as médias aumentaram de $0,020 (\pm 0,007)$ no segundo para $0,147 (\pm 0,058) \text{ g kg}^{-1}$ no quarto ano. Esse resultado corrobora o que foi observado com os MR na mesma profundidade (5-6 m), onde os valores de CTA apresentaram uma diminuição em relação às camadas de solo abaixo de 1 m de profundidade.

No que diz respeito à exploração de água subterrânea do solo, dois estudos de cronossequência desenvolvidos com plantios de *Eucalyptus grandis* na mesma região de Itatinga mostraram diversas informações para o mesmo tipo de solo analisado nesse estudo. Christina et al. (2011) encontraram uma absorção de água em até de 10 m de profundidade aos 3,5 anos após o plantio, além de concluírem que existe um sincronismo vertical de crescimento acima e abaixo do solo. Por sua vez, Laclau et al. (2013) observaram que houve uma forte aceleração na diminuição do conteúdo de água no solo durante a primeira estação seca, refletindo a absorção de quantidades substanciais de água pelas raízes. As séries temporais de umidade do solo mostraram uma exploração radicular até uma profundidade de 7 m dentro de 1,1 anos após o plantio. O conteúdo de água até uma profundidade de 6-7 m ao final do período seco após o plantio foi similar aos valores encontrados ao final da estação seca antes do corte raso. Esse padrão indicou que toda a água armazenada disponível a uma profundidade de 6-7 m após o corte raso do povoamento anterior já havia sido absorvida em um ano após o replantio. Por fim, o solo até mais de 10 m de profundidade foi reabastecido durante a segunda estação chuvosa após o plantio, porém a água gravitacional não atingiu mais de 5 m durante o terceiro ano após o plantio. Nas plantações de eucaliptos altamente produtivas do Brasil, crescendo sobre latossolos profundos, toda a chuva do ano está em geral evapotranspirada entre o pico de área foliar (aproximadamente 2 anos após plantio) e o corte raso (CHRISTINA, 2015).

Na Figura 3.10B é possível observar esse impacto de raízes no aumento do nível do lençol freático de 13,5 (2 anos) para 14,5 m (4 anos) durante o período de estudo. Essa estratégia de exploração radicular em profundidade parece estar relacionada com a alta demanda transpiratória das árvores. Forrester et al. (2010) realizaram um estudo durante uma rotação de *Eucalyptus globulus* na Austrália, com precipitação anual de 700 mm, e encontraram um aumento nas médias diárias de transpiração de $0,40 \text{ mm dia}^{-1}$ aos 2,2 anos

para $1,64 \text{ mm dia}^{-1}$ aos 4,2 anos. Em um estudo utilizando a metodologia da torre de fluxo realizado com clones de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* no Estado de São Paulo, com precipitação anual de 1498 mm, a média anual de transpiração estimada foi de 959 e 1081 mm aos 2 e 3 anos, respectivamente (CABRAL et al., 2010).

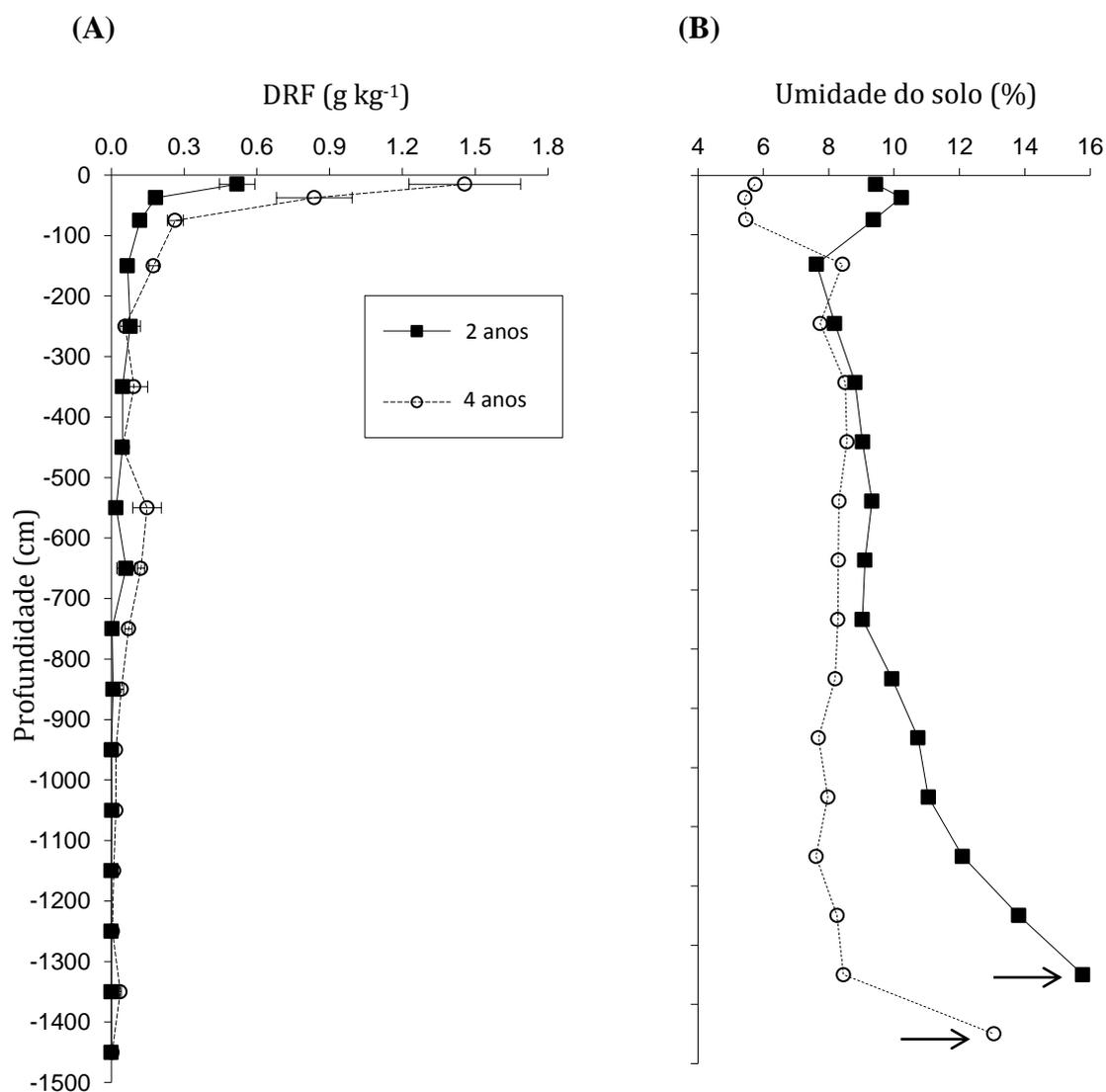


Figura 3.10 – Densidade de raízes finas (A) e umidade do solo (B) em plantações de eucalipto aos 2 e 4 anos de idade em função da profundidade no perfil do solo. Valores médios de DRF ($n=12$ para 0-1 m e $n=3$ para as demais profundidades) \pm erro padrão. Nota: as setas indicam o nível do lençol freático em cada ano observado

Os plantios tropicais de eucalipto apresentaram, possivelmente, uma adaptação de exploração radicular para suprir a alta demanda transpiratória, aumentando a velocidade de crescimento radicular em respostas às condições climáticas do local e também em função do estágio de crescimento da planta. Nesse estudo foi possível observar, através dos MR, um aumento da velocidade nas taxas de alongação radicular diária com a profundidade do solo

(Figura 3.11). As médias de alongação radicular diária (ERD) variaram entre 0,10 cm dia⁻¹ (0-2 m) e 0,22 cm dia⁻¹ (2-6 m). M'Bou et al. (2008), utilizando rhizotrons em estudo radicular de eucaliptos no Congo, encontraram valores entre 0,40 cm dia⁻¹ (2 anos de idade) e 0,22 cm dia⁻¹ (9 meses de idade). A alongação radicular diária máxima (ERDM) observada pelos autores foi de 0,56 cm dia⁻¹ no plantio de eucalipto com 9 meses de idade. As maiores taxas de ERDM verificadas no presente estudo ocorreram nas profundidades entre 3-4 e 5-6 m, com valores de 3,0 cm dia⁻¹ e 3,5 cm dia⁻¹, respectivamente (Figura 3.11B).

Segundo Laclau et al. (2013), a velocidade de crescimento radicular nunca foi medida para espécies lenhosas em solos tropicais muito profundos, sendo que os mais altos valores de ERD para árvores tinham sido mensurados em casa-de-vegetação. Para rhizotrons, o valor máximo encontrado foi de 2,5 cm dia⁻¹ para mudas de *E. nitens* e *E. globulus* (MISRA, 1999). Em experimentos conduzidos no campo, Dardanelli et al. (1997) utilizaram séries temporais de umidade do solo e verificaram que os maiores valores para velocidade de crescimento radicular vertical foram de 4,4 cm dia⁻¹ (girassol), 3,4 cm dia⁻¹ (soja), 3,0 cm dia⁻¹ (milho) e 2,3 cm dia⁻¹ (amendoim). No Brasil, os valores máximos encontrados foram de 1,90 cm dia⁻¹ em cana-de-açúcar com 4 meses de idade e de 1,80 cm dia⁻¹ para *E. grandis* com 2 anos de idade (BATTIE-LACLAU; LACLAU, 2009; LACLAU et al., 2013).

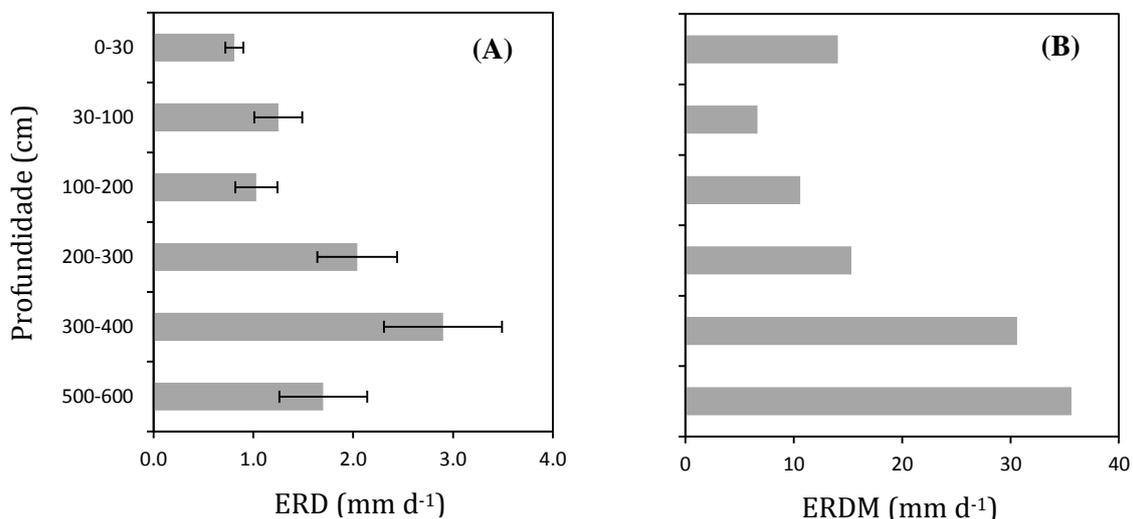


Figura 3.11 – Elongação radicular diária (ERD) e alongação radicular diária máxima (ERDM) em plantios de eucalipto (2-4 anos de idade), até 6 m de profundidade. Valores médios de ERD ($n=457$ para 0-30 cm, $n=67$ para 30-100 cm, $n=93$ para 100-200, $n=100$ para 200-300 cm, $n=84$ para 300-400 e $n=130$ para 500-600 cm) \pm erro padrão

Através dos dois tipos de metodologias utilizadas no estudo, amostragens sequenciais de solo e MR, foi possível observar a grande capacidade que os sistema radicular de eucaliptos possuem na exploração do solo pelas raízes finas. Tal característica desempenha um papel importante na maximização da utilização dos recursos nessas plantações de rápido crescimento. Embora os fertilizantes sejam aplicados na superfície do solo em plantações de eucalipto, quantidades significativas de potássio e nitrato são lixiviados a uma profundidade abaixo de 1 m em solos arenosos (SILVA et al., 2013), e retomado pelas raízes dessas árvores entre profundidades de 1 e 3 m (LACLAU et al., 2010). Essa estratégia para evitar perdas de água e nutrientes por drenagem profunda foi evidenciada através de um trabalho de especialização funcional de raízes finas em plantios de *E. grandis* (DA SILVA et al., 2011), onde foi comprovada uma maior capacidade de um mesmo comprimento de raiz para absorver Sr^{2+} e Rb^{+} (análogos de Ca^{2+} e K^{+} , respectivamente) em camadas profundas do solo, em relação as camadas superficiais do solo.

3.3.3 Prazo de vida e taxa de ciclagem de raízes finas em profundidade

Os resultados das curvas de sobrevivência, obtidos através do modelo Kaplan-Meier, mostraram uma diminuição no prazo de vida das raízes finas em função da profundidade no perfil do solo (Figura 3.12). No entanto, esses resultados não tiveram diferença significativa (Tabela 3.4).

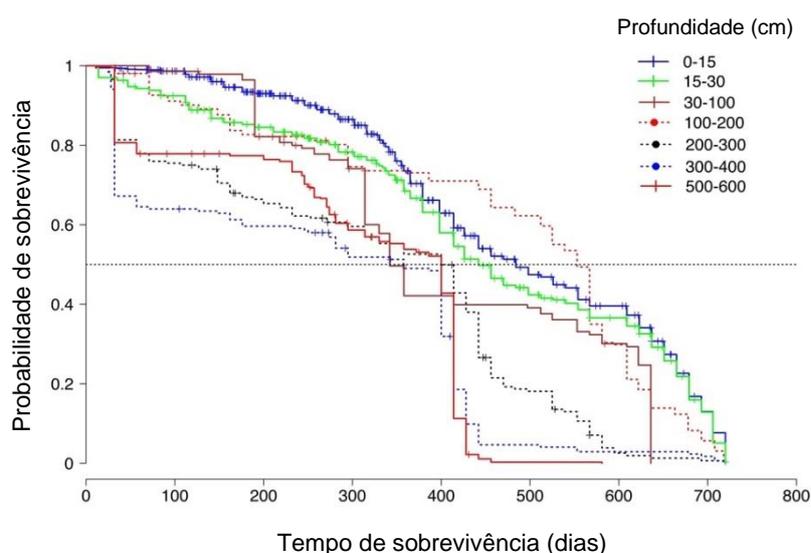


Figura 3.12 – Curvas de sobrevivência das raízes finas (≤ 2 mm) de eucaliptos em função da profundidade no perfil do solo

Recentemente, Germon et al. (2015) observaram uma sobrevivência mais baixa e uma taxa de ciclagem mais elevada de raízes superficiais em comparação com raízes profundas. Os autores, utilizando MR até 5 m de profundidade, tiveram um aumento significativo na longevidade das raízes profundas (2,5 meses em média) em relação às raízes superficiais, com taxas de ciclagem das raízes finas de 2,2 e 1,8 ano⁻¹ nas profundidades de 0-170 cm e 250-470 cm, respectivamente. Outros estudos também tiveram a profundidade no solo associada positivamente com o prazo de vida das raízes finas (ANDERSON et al., 2003; JOSLIN et al., 2006). As raízes finas profundas podem experimentar menor variação de temperatura e umidade (HENDRICK; PREGITZER, 1993; WELLS et al., 2002), bem como menor herbivoria e ataque de patógenos (EISSENSTAT; YANAI, 1997) em função do aumento na profundidade no solo.

Tabela 3.4 – Resultados da taxa de ciclagem, prazo de vida, porcentagem da mortalidade total e número de raízes finas analisadas em plantios de eucalipto através da profundidade no perfil do solo

Profundidade (cm)	Raízes (No. total)	Mortalidade total (%)	Prazo de vida (dias)	Taxa de ciclagem (ano⁻¹)
0-15	1358	22,7	514 ± 7 a	0,71
15-30	875	17,1	515 ± 7 a	0,70
30-100	141	4,9	509 ± 4 a	0,71
100-200	205	4,3	507 ± 6 a	0,71
200-300	204	8,3	505 ± 9 a	0,72
300-400	186	3,7	506 ± 9 a	0,72
500-600	429	3,4	501 ± 15 a	0,72

Os valores do prazo de vida das raízes foram estimados utilizando o modelo Kaplan-Meier. Letras minúsculas na linha representam diferenças significativas (p<0,05).

O efeito de profundidade no prazo de vida das raízes finas foi relativamente fraco neste estudo, sugerindo que os fatores edáficos do solo exerceram uma baixa influencia. Contudo, é importante ressaltar que cerca de 90% da mortalidade total das raízes finas, entre 0-6 m de profundidade, ocorreu na camada de 0-30 cm. Aparentemente, as árvores de eucalipto ao investirem em uma exploração radicular em camadas profundas do solo em busca de água, procuram preservar as raízes produzidas nesses horizontes para tentar manter o suprimento de água nas épocas secas ao longo de seu crescimento.

Outros fatores relacionados à plasticidade observados nas árvores de eucalipto foram encontrados para classes de diâmetro das raízes finas, onde foi possível verificar a influencia do diâmetro radicular no prazo de vida das raízes analisadas até 6 m de profundidade

(Figura 3.13). Ao analisar as raízes finas separadas por classes de diâmetro, ficou evidenciado que o prazo de vida aumentou significativamente em função do aumento no diâmetro radicular (Tabela 3.5). Entre 0 e 6 m de profundidade, a classe de diâmetro entre 0,5 e 2,0 mm apresentou um aumento em média de dois meses a mais na longevidade das raízes em relação ao diâmetro $< 0,3$ mm.

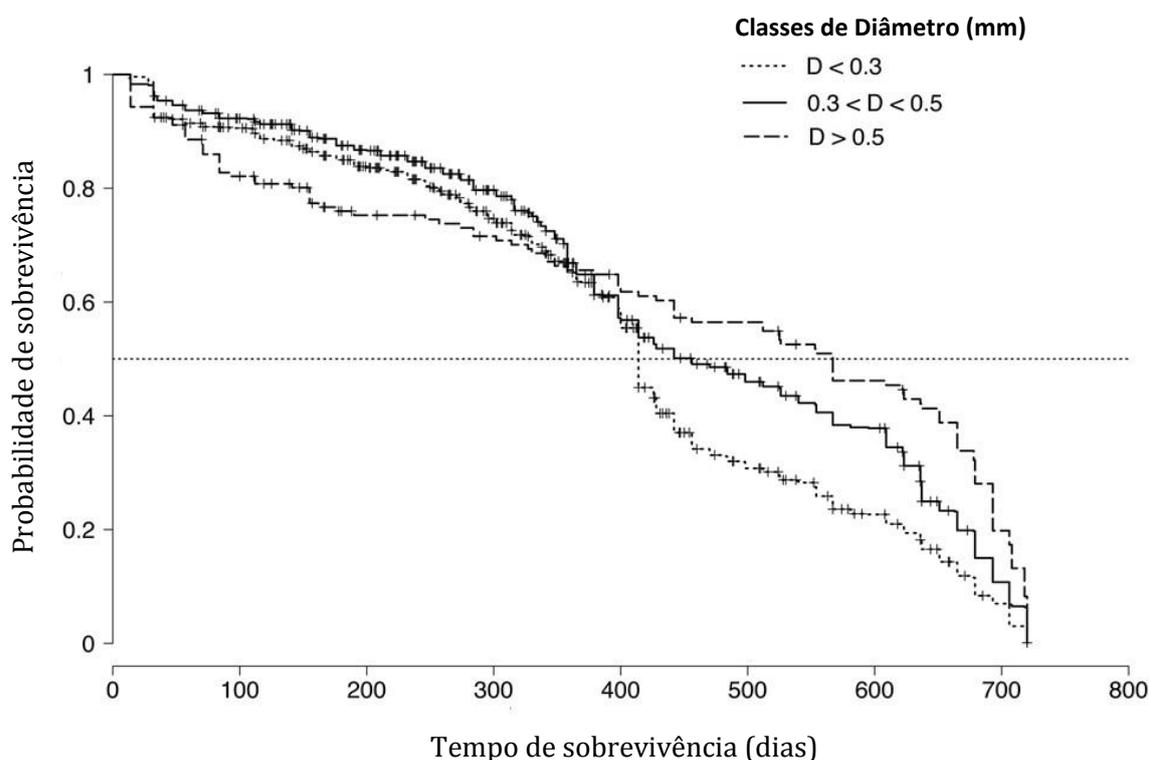


Figura 3.13 – Curvas de sobrevivência das raízes finas (≤ 2 mm) de eucaliptos em função das classes de diâmetro entre 0 e 6 m de profundidade

Ao analisar a Tabela 3.5, é importante observar que a porcentagem de mortalidade total das raízes finas, em função das classes de diâmetro, não seguiu a mesma tendência verificada no prazo de vida das raízes analisadas até 6 m de profundidade. O menor percentual de mortalidade encontrado na menor classe de diâmetro foi contrastante com diversos estudos que utilizaram a separação das raízes finas em classes de diâmetro (GERMON et al., 2015) Contudo, esses estudos não abordaram uma questão de extrema importância observada no presente estudo: a associação simbiótica das raízes analisadas com fungos micorrízicos. Sendo assim, os resultados encontrados nesse estudo mostraram uma forte influência da colonização micorrízica, uma vez que 41% das raízes com diâmetro $< 0,3$ mm foram identificadas com características de simbiose com os fungos micorrízicos em relação aos 15 % (0,3-0,5 mm) e 5% (0,5-2,0 mm) para as demais classes de diâmetro.

As micorrizas também tiveram uma influência positiva no prazo de vida das raízes finas avaliadas até 6 m de profundidade (Figura 3.14). Foram observadas raízes finas com micorrizas até 3 m de profundidade. Essa simbiose mostrou-se importante na sobrevivência radicular, onde foi possível observar uma diminuição pela metade na porcentagem de mortalidade total e um aumento de 30 dias a mais no prazo de vida das raízes finas (Tabela 3.6).

Tabela 3.5 – Valores da taxa de ciclagem, prazo de vida e porcentagem da mortalidade de raízes finas em plantios de eucalipto em função das classes de diâmetro radicular entre 0-6 m de profundidade

	Classes de diâmetro (mm)		
	< 0,3	0,3-0,5	0,5-2,0
Prazo de vida (dias)	459 ± 21 c	511 ± 7 b	525 ± 2 a
Taxa de ciclagem (ano ⁻¹)	0,79	0,71	0,69
Mortalidade total (%)	11,5	23,0	16,4
Raízes (No. total)	2240	1000	158

Valores do tempo de vida médio das raízes foram estimados utilizando o modelo Kaplan-Meier. Letras minúsculas diferentes na linha representam diferenças significativas ($p < 0.05$).

Até o momento, grande parte dos estudos com micorrizas foram realizados até 50 cm de profundidade (métodos destrutivos ou MR). Ao longo de décadas de estudos nessa área, acredita-se que a possibilidade de existir fungos micorrízicos abaixo de 1 m de profundidade é bastante reduzida em função de diversos fatores que prejudicam o desenvolvimento e funcionalidade dessa simbiose (diminuição de oxigênio, compactação do solo, dentro outros). Portanto, através desses indícios de micorrizas abaixo de 1 m de profundidade observados nesse capítulo, foram realizadas amostragens destrutivas de solo até 8 m para verificar a presença ou não de fungos ectomicorrízicos utilizando técnicas moleculares (capítulo 4).

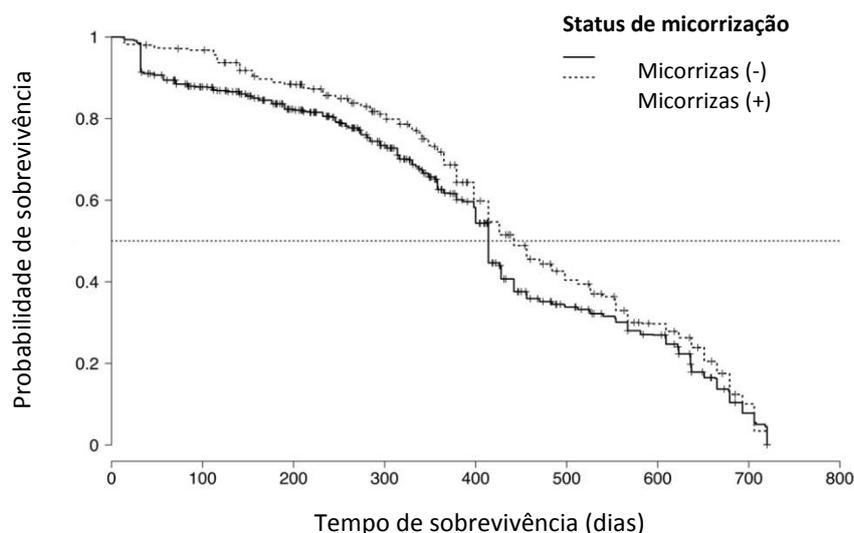


Figura 3.14 - Curvas de sobrevivência das raízes finas (≤ 2 mm) de eucaliptos em função do status de micorrização entre 0-6 m de profundidade

As raízes finas de eucalipto observadas em profundidade nesse estudo tiveram um prazo de vida em torno de 510 dias. Contudo, a profundidade no perfil do solo não apresentou nenhuma influência direta nessa variável, demonstrado que nessas plantas, aparentemente, a fenologia radicular teve outros fatores (classes de diâmetro e associações com fungos micorrízicos) diretamente ligados ao prazo de vida das raízes finas.

Tabela 3.6 – Valores da taxa de ciclagem, prazo de vida e porcentagem da mortalidade de raízes finas em plantios de eucalipto em função do status de micorrização entre 0-6 m de profundidade

	Status de micorrização	
	(+) micorrizas	(-) micorrizas
Prazo de vida (dias)	497 \pm 5 a	465 \pm 7 b
Taxa de ciclagem (ano ⁻¹)	0,73	0,78
Mortalidade total (%)	9,0	17,9
Raízes (No. total)	1111	2287

Valores do tempo de vida médio das raízes foram estimados utilizando o modelo Kaplan-Meier. Letras minúsculas diferentes na linha representam diferenças significativas ($p < 0,05$).

Recentemente, alguns estudos com MR demonstraram que tanto as micorrizas como seus micélios têm uma contribuição crucial tanto no prazo de vida das raízes como também nos estoques de C e respiração no solo (ALLEN; KITAJIMA, 2013; GUO et al., 2008b; KING et al., 2002). Através de um aumento na documentação e observações do crescimento e mortalidade de hifas e micélios, poderemos ser capazes de desenvolver medidas mais precisas de fluxos de nutrientes e C nos solos (ALLEN; KITAJIMA, 2013).

3.4 Conclusão

A profundidade no solo não influenciou significativamente o prazo de vida das raízes finas. Contudo, o aumento no diâmetro radicular e a simbiose com fungos micorrízicos, observada até 3 m de profundidade, tiveram influências positivas na longevidade das raízes finas em plantios de eucalipto.

Na profundidade de 5-6 m, tivemos uma forte produção de raízes finas, observadas com os MR durante o estudo, além de apresentar a maior taxa de velocidade de alongação radicular, até 3,5 cm dia⁻¹ (máximo absoluto), dentre todas as profundidades avaliadas. Tal comportamento foi corroborado através das coletas destrutivas de solo realizadas em uma área não perturbada próxima a trincheira. A observação de um aumento na velocidade de crescimento das raízes finas com a profundidade no solo permite explicar a exploração muito rápida do solo nos talhões de eucaliptos em latossolos profundos.

As árvores de eucaliptos mostraram estratégias distintas de funcionamento do sistema radicular em função da profundidade no solo. Em camadas superficiais do solo (0-1 m), o número de raízes finas produzidas por um mesmo volume de solo foi o maior observado entre todas as profundidades, porém a taxa de alongação foi menor que em profundidade. O inverso foi observado nas profundidades entre 3 e 6 m, onde o carbono foi totalmente investido na alongação das raízes, uma vez que foram observadas poucas raízes micorrizadas abaixo de 3 m.

As árvores de eucaliptos tiveram uma alta exploração do solo, o que pode ter consequências importantes na sobrevivência das plantas durante períodos de secas, permitindo absorver água em camadas muito profundas. Sendo assim, as raízes profundas devem ser consideradas em modelagem ecofisiológica para prever a produção e a sustentabilidade dos plantios de eucaliptos.

Referências

- ANDERSON, L.J.; COMAS, L.H.; LAKSO, A.N.; EISSENSTAT, D.M. Multiple risk factors in root survivorship: a 4-year study in Concord grape. **New Phytologist**, London, v. 158, p. 489-501, 2003.
- BATTIE-LACLAU, P.; LACLAU, J.-P. Growth of the whole root system for a plant crop of sugarcane under rainfed and irrigated environments in Brazil. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 114, p. 351–360, 2009.
- CABRAL, O.M.R.; ROCHA, H.R.; GASH, J.H.C.; LIGO, M.A.V.; FREITAS, H.C.; TATSCH, J.D. The energy and water balance of Eucalyptus plantation in southeast Brazil. **Journal of Hydrology**, Amsterdam, v. 388, p. 208–216, 2010.
- CHRISTINA, M. **Modélisation du bilan couplé carbone-eau à l'échelle de l'arbre dans des plantations d'*Eucalyptus* sous contrainte hydrique et en nutriments**. 2015. 278 p. Thesis (PhD) - SupAgro Montpellier, Montpellier, France, 2015.
- CHRISTINA, M.; LACLAU, J.-P.; MORAES, J.L.M.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y.; BOUILLET, J.-P. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. **Ecosphere**, Ithaca, v. 2, n. 3, art. 27, 10 p. 2011.
- DA SILVA, E.V.; BOUILLET, J.-P.; GONÇALVES, J. L. M., ABREU JUNIOR, C.H.; TRIVELIN, P.C.O.; HINSINGER, P.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y.; STAPE, J.L.; LACLAU, J.-P. Functional specialization of *Eucalyptus* fine roots: contrasting potential uptake rates for nitrogen, potassium and calcium tracers at varying soil depths. **Functional Ecology**, Oxford, v. 25, p. 996–1006, 2011.
- DARDANELLI, J.L.; BACHMEIER, O.A.; SERENO, R.; GIL, R. Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam Haplustoll. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 54, 29–38, 1997.
- EISSENSTAT, D.M.; YANAI, R.D. The ecology of root lifespan. **Advances in Ecological Research**, London, v. 27, p. 1-60, 1997.
- FINÉR, L.; OHASHI, M.; NOGUCHI, K.; HIRANO, Y. Fine root production and turnover in forest ecosystems in relation to stand and environmental characteristics. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 262, p. 2008-2023, 2011.
- FORRESTER, D.I.; COLLOPY, J.J.; MORRIS, J.D. Transpiration along an age series of *Eucalyptus globulus* plantations in southeastern Australia. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1754–1760, 2010.
- GERMON, A.; CARDINAE, R.; PRIETO, I.; MAO, Z.; KIM, J.H.; STOKES, A.; DUPRAZ, C.; LACLAU, J.-P.; JOURDAN, C. Unexpected phenology and lifespan of shallow and deep fine roots of walnut trees grown in a Mediterranean agroforestry system. **Plant and Soil**. Amsterdam, p. 1-18, 2015.
- GILL, R.A.; JACKSON, R.B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. **New Phytologist**, London, v. 147, p. 13–31, 2000.

GRAEFE, S.; HERTEL, D.; LEUSCHNER, C. Fine root dynamics along a 2.000-m elevation transect in South Ecuadorian mountain rainforests. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 313, p. 155-166, 2008b.

JOSLIN, J.D.; GAUDINSKI, J.B.; TORN, M.S.; RILEY, W.J.; HANSON, P.J. Fine-root turnover and patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a ¹⁴C-labeled hardwood forest. **New Phytologist**, London, v. 172, p. 523-535, 2006.

JOSLIN, J.D.; WOLFE, M.H.; HANSON, P.J. Factors controlling the timing of root elongation intensity in a mature upland oak stand. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 228, p. 201-212, 2001.

HENDRICK, R.L.; PREGITZER, K.S. The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 23, p. 2507–2520, 1993.

LACLAU, J.-P.; DA SILVA, E.A.; LAMBAIS, G.R.; BERNOUX, M.; LE MAIRE, G.; STAPE, J.L.; BOUILLET, J.-P.; GONÇALVES, J.L.M.; JOURDAN, C.; NOUVELLON, Y. Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in Eucalyptus grandis plantations. **Frontiers in Plant Science**. Lausanne, v. 4, n. 243, p. 1-14, 2013.

LACLAU, J.-P.; RANGER, J.; GONÇALVES, J.L.M.; MAQUÈRE, V.; KRUSCHE, A.V.; M'BOU, A.T.; NOUVELLON, Y.; SAINT-ANDRÉ, L.; BOUILLET, J.-P.; PÍCCOLO, M.C.; DELEPORTE, P. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalypts plantations: main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, p. 1771-1785, 2010.

M'BOU, T.A.; JOURDAN, C.; DELEPORTE, P.; NOUVELLON, Y.; SAINT-ANDRÉ, L.; BOUILLET, J.-P.; MIALOUNDAMA, F.; MABIALA, A.; EPRON, D. Root elongation in tropical Eucalyptus plantations: effect of soil water content. **Annals of Forest Science**, Heidelberg, v. 65, p. 609, 2008.

NEPSTAD, D.C.; CARVALHO, C.R.; DAVIDSON, E.A.; JIPP, P.H.; LEFEBVRE, P.A.; NEGREIROS, G.H.; SILVA, E.D.; STONE, T.A.; TRUMBORE, S.E.; VIEIRA, S. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forest and pastures. **Nature**, London, v. 372, p. 666-669, 1994.

OHASHI, A.Y.P.; PIRES, R.C.M.; RIBEIRO, R.V.; SILVA, A.L.B.O. Root growth and distribution in sugarcane cultivars fertigated by a subsurface drip system. **Bragantia**, Campinas, v. 74, n. 2, p. 131-138, 2015.

OLIVEIRA, R.S.; BEZERRA, L.; DAVIDSON, E.A.; PINTO, F.; KLINK, C.A.; NEPSTAD, D.C.; MOREIRA, A. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of Central Brazil. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, 574-581, 2005.

SATOMURA, T.; HASHIMOTO, Y.; KOIZUMI, H.; NAKANE, K.; HORIKOSHI, T. Seasonal patterns of fine root demography in a cool-temperate forest in central Japan. **Ecological Research**, Tokyo, v. 21, p. 741–753, 2006.

SILVA, P.H.M.; POGGIANI, F.; LIBARDI, P.L.; GONÇALVES A.N. Fertilizer management of eucalypt plantations on sandy soil in Brazil: initial growth and nutrient cycling. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 301, p. 67–78, 2013.

STEELE, S.J.; GOWER, S.T.; VOGEL, J.G.; MORMAN, J.M. Root mass net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. **Tree Physiology**, Oxford, v. 17, p. 577-587, 1997.

STEINAKER, D.F.; WILSON, S.D.; PELTZER, D.A. Asynchronicity in root and shoot phenology in grasses and woody plants. **Global Change Biology**, Oxford, v. 16, p. 2241–2251, 2010.

TIERNEY, G.L.; FAHEY, T.J.; GROFFMAN, P.M.; HARDY, J.P.; FITZHUGH, R.D.; DRISCOLL, C.T.; YAVITT, J.B. Environmental control of fine root dynamics in a northern hardwood forest. **Global Change Biology**, Oxford, v. 9, p. 670–679, 2003.

WELLS, C.E.; GLENN, D.M.; EISSENSTAT, D.M. Changes in the fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). **American Journal of Botany**, New York, v. 89, p. 79-87, 2002.

4 SIMBIOSE ENTRE FUNGOS MICORRÍZICOS E RAÍZES FINAS DE *Eucalyptus grandis*: NOVAS INFORMAÇÕES PARA MELHORAR O ENTENDIMENTO SOBRE A ECOLOGIA DAS MICORRIZAS EM LATOSSOLOS

Resumo

Os fungos micorrízicos (endomycorrizas e ectomycorrizas) contribuem com um grande número de funções-chave do ecossistema, como ciclagem de carbono, mobilização de nutrientes a partir de matéria orgânica do solo e a dinâmica da água no solo. Tais fungos podem formar associações simbióticas com espécies de grande importância econômica no Brasil, como o *Eucalyptus* e *Pinus*. No entanto, a ecologia destes fungos em florestas plantadas nas regiões tropicais não é bem compreendida. Os objetivos desse estudo foram divididos em dois experimentos: i-) avaliar influência da textura do solo (20% e 40% de argila) na porcentagem de colonização por fungos micorrízicos arbusculares (FMA) em raízes finas de *Eucalyptus grandis* (aos 2 anos de idade) entre 0 e 30 cm de profundidade; ii-) verificar se a presença de fungos ectomicorrízicos (ECM) pode ocorrer ou não em raízes profundas (até 8 m de profundidade) de *E. grandis* aos 4 anos de idade. O primeiro experimento foi realizado no mesmo talhão experimental dessa tese, através de coletas de solo, realizadas em Janeiro de 2012, e seguidas dos procedimentos de separação das raízes finas. As raízes foram coloridas, sendo em seguida avaliadas as taxas de colonização por FMA utilizando a metodologia de contagem de esporos, vesículas e arbúsculos na placa reticulada. O segundo experimento foi realizado na Estação Experimental de Itatinga (ESALQ/USP), situada a 15 km da área do primeiro experimento, com um plantio de *E. grandis* em um Latossolo arenoso. As amostragens do solo foram realizadas em Maio de 2013 depois de cavar uma trincheira de 8 m de profundidade. Os fragmentos radiculares selecionados foram observados e fotografados através de um microscópio acoplado a um computador. Após essa etapa, foram amostrados os ápices radiculares com características semelhantes à ECM, seguidos da extração de DNA e amplificação da região ITS por PCR. Para marcador da região ITS foi utilizado o gênero *Hebeloma*. As sequências ITS foram comparadas com as sequências disponíveis na base de dados GenBank do NCBI para identificar cada grupo taxonômico. Os resultados para endomycorrizas mostraram que as raízes finas provenientes do solo arenoso tiveram um aumento significativo por FMA em relação ao solo argiloso, com médias de 38,5 e 10,5%, respectivamente. Com base nas comparações das sequências realizadas pelo BLAST no NCBI, foi possível verificar a presença de ECM entre 2 e 3 m de profundidade, através da alta similaridade com o gênero *Pisolithus*. Também foram encontradas algumas sequências com grande similaridade para fungos endógenos (4-5 m), bem como para os gêneros *Galactomyces* (5-6 m) e *Cladosporioides* (7-8 m), sendo esses dois últimos comumente encontrados na decomposição de tecidos vegetais mortos. Apesar de obtermos poucas sequências de DNA com boa qualidade, foi possível identificar ECM em camadas profundas no solo. No geral, os resultados demonstram a capacidade das raízes serem susceptíveis à simbiose, o que poderia se refletir em maiores benefícios nutricionais para as árvores de eucalipto.

Palavras-chave: *Eucalyptus*. Raiz. Profundidade no solo. Fungos ectomicorrízicos (ECM). Fungos micorrízicos arbusculares (FMA). DNA. Ecologia do solo.

4 MYCORRHIZAL SYMBIOSES IN *Eucalyptus grandis* FINE ROOTS: NEW INSIGHTS ON THE UNDERSTANDING OF THE MYCORRHIZAL FUNGI ECOLOGY IN OXISOL SOILS

Abstract

Several field observations suggest that endomycorrhizal and ectomycorrhizal fungi contribute to a number of key ecosystem functions such as carbon cycling, nutrient mobilization from soil organic matter and soil minerals, and water dynamics, and may form symbiotic associations with species of great economic importance in Brazil, such as *Eucalyptus* and *Pinus*. However, the ecology of these fungi in planted forests in tropical areas is not well understood. The aims of this study were divided into two experiments: i-) to evaluate the influence of soil texture (20% and 40% clay) in the percentage of colonization by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in fine roots of *E. grandis* (2 years old) at the depth 0-30 cm; ii-) to determine whether or not ectomycorrhiza (ECM) occurs in intact deep roots of *E. grandis* (4 years old), by assessing the influence of soil depth on the total percentage of fine roots colonized. The first experiment was conducted in the same experimental area of this thesis, through sampling soil, carried out in January 2012, and followed by the separation procedures of fine roots. The roots were stained, and then evaluated by the FMA colonization rates using the gridded plate methodology, where were counted the numbers of spores, vesicles and arbuscules. The second experiment was conducted at Experimental Station Itatinga (ESALQ / USP), located 15 km from the first experimental area, with a plantation of *E. grandis* in a sandy Oxisol. Soil sampling was performed in May 2013 after digging a 8 m deep trench for sampling fine roots at different depths to be certain that the sampled roots and ECM in each soil layer did not experience any disturbance. Four samples were collected for each soil layer, and 20 fine roots per sample were selected for observation and identification of the ECM under the microscope. After identifying ECM tips, total DNA was extracted and the ITS region was amplified by PCR. ITS sequences were compared to sequences in the NCBI's GenBank database for identification of each taxon. Results for endomycorrhizal fungi showed that fine roots from the sandy soil had a significant increase by FMA in relation to clay soil, with means of 38.5 and 10.5%, respectively. Based on comparisons of sequences performed by BLAST at NCBI, it was possible to verify the presence of ECM between 2 and 3 m meters deep by high similarity with the *Pisolithus* genre. We have also found some sequences with high similarity to endogenous fungi (4-5 m) and to the genera *Galactomyces* (5-6 m) and *Cladosporioides* (7-8 m), these last two commonly found in decaying plant tissue. Although the best candidates were selected from photographs of root tips, it was very difficult to DNA quality. The positive aspect was that, even with few numbers of good quality sequences, we succeeded in identifying ECM between 2-3 m meters deep. The results are encouraging to continue these studies in order demonstrate that ECM are common in very deep soil layers, contrary to general belief in soil ecology. This demonstrates the ability of these roots are susceptible to symbiosis, which could be reflected in greater nutritional benefits for the eucalyptus trees.

Keywords: Eucalyptus. Root. Soil depth. Ectomycorrhizae (ECM). Endomycorrhizae (AM). DNA. Soil ecology.

4.1 Introdução

As micorrizas são o tipo mais importante de associações simbióticas planta-fungo que permitem as plantas adquirirem nutrientes minerais e água em troca de açúcar derivado da fotossíntese. A interação mais comum envolve fungos ectomicorrízicos (ECM) e fungos micorrízicos arbusculares (FMA). Estes dois tipos de associações micorrízicas são diferenciados pelo fato de que as hifas de ECM não penetram as células individuais dentro da raiz, enquanto que as hifas de FMA penetram a parede celular por uma invaginação da membrana celular e formam estruturas arbusculares que fazem interface com a membrana plasmática de células da raiz (TOTH et al., 2010; GARG et al., 2010).

Desde a descrição de Frank e a definição de micorrizas e ectomicorrizas (ECM) na década de 1880, o status micorrízicos de plantas foi estudado em muitos ecossistemas naturais e agro-ecossistemas em todos os continentes (TRAPPE, 1962; WANG et al., 2006; BRUNDRETT, 2009). Com base em extrapolação taxonômica e ecológica, Brundrett (2009) estimou que 86% das espécies de plantas terrestres adquirirem nutrientes minerais via simbiontes radiculares micorrízicos. Para a simbiose ECM (onde o fungo forma um manto circundante na superfície da raiz), o número de espécies de plantas e fungos envolvidos está atualmente estimada em cerca de 6.000 e 20.000-25.000, respectivamente (RINALDI et al., 2008; BRUNDRETT, 2009). Em particular a simbiose ECM ocorre em árvores florestais ecológica e economicamente mais importantes que são Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Nothofagaceae, Myrtaceae (Eucalyptus), Dipterocarpaceae, e Amhersteae de Caesalpinaceae. Estas espécies dominam árvores da floresta boreal, Mediterrâneo e florestas temperadas do Hemisfério e em partes da América do Sul Norte, savana, habitats florestais sazonais na África, Índia e Indonésia, bem como floresta temperada e comunidades da floresta sazonais da Austrália. Portanto, fungos ECM desempenham um papel importante no estabelecimento de plântulas e crescimento das árvores em habitats em todo o mundo (TEDERSOO et al., 2010).

No Brasil, os ECM formam associações simbióticas com espécies de grande importância econômica, pertencentes aos gêneros Eucalyptus e Pinus (MEYER, 1986). Em florestas de eucaliptos, existem evidências na mudança do tipo de colonização, dependendo da idade da árvore, com um domínio de FMA nos estágios iniciais de crescimento, enquanto esta colonização é superada por ECM ao longo dos anos (JONSSON et al., 2000; PAGANO et al., 2008).

Uma descrição da biodiversidade de ECM em ecossistemas florestais é um pré-requisito para analisar sua estrutura funcional (COURTY et al., 2010). Os ápices radiculares com ECM podem ser morfológicamente descritos e classificados em tipos morfológicos ou anatômicos (AGERER, 2001). No entanto, a maior parte do tempo, os ápices radiculares com ECM podem não ser identificados ao nível da espécie fúngica por descrições morfológicas ou anatômicas. Técnicas baseadas em PCR têm sido amplamente utilizadas por quase 20 anos para a caracterização de fungos micorrízicos (TEDERSOO et al., 2010). A abordagem mais comum para o nível de espécie é a amplificação do espaçador transcrito interno (ITS) da região dos genes ribossomais. Identificar os ECM após a extração de DNA a partir de um único ápice micorrízico, PCR-amplificação, sequenciamento e comparando-a com as sequências em bases de dados (NCBI: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) permitiu a descoberta de diversos fungos ECM (COURTY et al., 2010).. Os recentes avanços em tecnologias de sequenciamento, o aumento de dados de sequência e os progressos em pesquisas de banco de dados permitem avaliar a diversidade de ECM em muitos ecossistemas florestais. Da mesma forma, análises do gene 16S RNA podem contribuir para uma melhor compreensão da diversidade bacteriana na “ectomicorrizosfera” (UROZ et al., 2007). Micro-matrizes taxonômicas microbianas (*phyllo chips*) representam uma poderosa ferramenta para a identificação de alto rendimento de muitos organismos. Essas matrizes podem compreender até milhares de grupos taxonômicos, com base em marcadores neutros, tais como as regiões microbianas de DNA ribossomal (ITS) ou genes codificadores de proteínas, que são específicos de estirpes, espécies ou gêneros (SESSITSCH et al., 2006).

Novas técnicas de sequenciamento, como de alto rendimento (pirosequenciamento) podem fornecer uma grande oportunidade para investigar mais comunidades microbianas em diferentes escalas (LINDAHL et al., 2013). Recentemente, vários estudos têm utilizado 454 sequenciamento para destacar a extraordinária diversidade de fungos no solo ou sobre as raízes das plantas, incluindo a de fungos ectomicorrízicos (OPIK et al., 2009; TEDERSOO et al., 2010; KAUSERUD et al., 2012; BUÉE et al., 2013).

Muitas observações de campo sugerem que ECM contribuem com um grande número de funções-chave do ecossistema, como ciclagem de carbono, a mobilização de nutrientes a partir de matéria orgânica do solo e minerais, proporcionando uma ligação entre as árvores e redes micorrízicas comuns (HE et al., 2013; SELOSSE et al., 2006; HE et al., 2009; JALONEN et al., 2009; REN et al., 2013). Até recentemente, a maioria dos trabalhos em funcionamento de ECM tem sido realizado em laboratório ou em condições de viveiro e

estudos de campo que examinaram árvores e seus associados de fungos nos ecossistemas florestais são escassos. Além disso, a maioria dos estudos se concentra nas camadas superficiais do solo (0-30 cm) e foram poucos estudos que avaliaram a colonização radicular por fungos micorrízicos em profundidades abaixo de 30 cm de profundidade (DALPE et al., 2000; OEHL et al., 2005).

Observações preliminares através dos MR (capítulo 3) sugeriram uma colonização por ECM em raízes de *E. grandis* até 3 m de profundidade (Figura 4.1). No entanto, uma interferência metodológica, devido à abertura da trincheira, não poderia ser excluído a possibilidade de contaminação do solo ou da superfície com esporos e o impacto do aumento da pressão parcial de oxigênio em profundidade comparado com áreas não perturbadas. Nesse contexto, objetivou-se avaliar possíveis mudanças de ECM em função da profundidade do solo em plantações de eucalipto aos 4 anos de idade (experimento B). Além disso, foram avaliadas as taxas de colonização por FMA em raízes de *E. grandis*, (2 anos idade), cultivados em solos com texturas diferentes entre 0-30 cm de profundidade (experimento A).



Figura 4.1 – Mudanças morfológicas observadas nas raízes finas entre 1 e 3 m de profundidade

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Colonização de raízes finas de eucaliptos (2 anos de idade) por fungos micorrízicos arbusculares em Latossolos com texturas diferentes (Experimento A)

As amostragens de solo (0-30 cm) foram realizadas, paralelamente as amostragens destrutivas do solo descritas no capítulo anterior (item 3.2.2), no mês de janeiro de 2012. A partir de amostragens provenientes dos solo LVd4 (20% argila) e LVd2 (40% argila) foram selecionadas as raízes finas (≤ 2 mm de diâmetro), pela lavagem das mesmas com água corrente em peneiras de malha (abertura de 2,0 e 0,2 mm), sobrepostas. Em seguida as raízes finas foram armazenadas em sacos de papel e secas em estufa a 65 °C na Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga (ESALQ/USP).

O procedimento posterior foi desenvolvido no Laboratório de Microbiologia de Solos (ESALQ/USP). As raízes finas foram rehidratadas e inicialmente clareadas com solução de KOH 10% (Figura 4.2 A), mas como apresentavam taninos em excesso, as mesmas foram posteriormente imersas em solução de H₂O₂ 10%, seguidas de coloração com tinta de caneta azul e preservadas em lactoglicerol (Figura 4.1 B) (PHILLIPS et al., 1970; VIERHEILIG et al., 1998). Para determinação do percentual de colonização micorrízica, foi utilizada a metodologia da placa reticulada (Figura 4.2 C) (GIOVANETTI; MOSSE, 1980). Os segmentos que apresentavam vesículas, arbúsculos ou hifas foram considerados colonizados por FMA. Foram analisados no mínimo 50 pontos de intersecção para cada repetição nos dois tipos de solo.

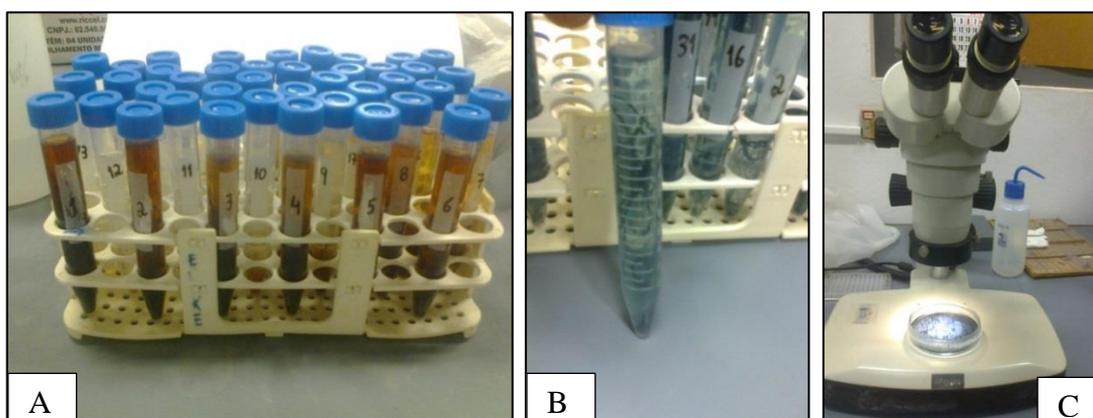


Figura 4.2 – Raízes finas de *E. grandis* no processo de clareamento (A), seguido de coloração e armazenamento (B). Lupa binocular utilizada na contagem em placa reticulada (C)

4.2.1.1 Análises estatísticas

Os dados foram analisados pelo teste de Shapiro-Wilk ($P < 0,05$) e de Bartlett ($P < 0,05$), sendo em seguida, submetidos à análise de variância ($P < 0,05$ e $P < 0,01$) (Tabela 4.1). De acordo com a significância, os dados dos fatores qualitativos foram comparados pelo teste de Tukey ($P < 0,05$). Utilizou-se o pacote estatístico R para os procedimentos estatísticos.

4.2.2 Avaliação de ectomicorrizas em camadas profundas de latossolos (Experimento B)

O experimento foi conduzido na Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga (ESALQ/USP), localizada na latitude 23°02'S e longitude 48°38'W (Figura 4.3). Segundo a classificação de Köppen, o clima local é do tipo Cwa (clima tropical úmido). A precipitação média anual nos últimos 12 anos foi 1.390 mm e temperatura média anual foi de 19°C. A área experimental situa-se a 860 m acima do nível do mar. Os solos são Latossolos, desenvolvido em arenito cretáceo, formação de Marília, grupo Bauru, com o teor de argila cerca de 13% no horizonte A₁ e que varia de 20% a 25%, entre 1 e 6 m de profundidade (LACLAU et al., 2008; VOIGTLAENDER et al., 2010). Este tipo de solo é o mais comum para plantações de eucalipto no Estado de São Paulo. O histórico do uso da terra nesse local apresenta mais de 60 anos com plantios de eucaliptos.

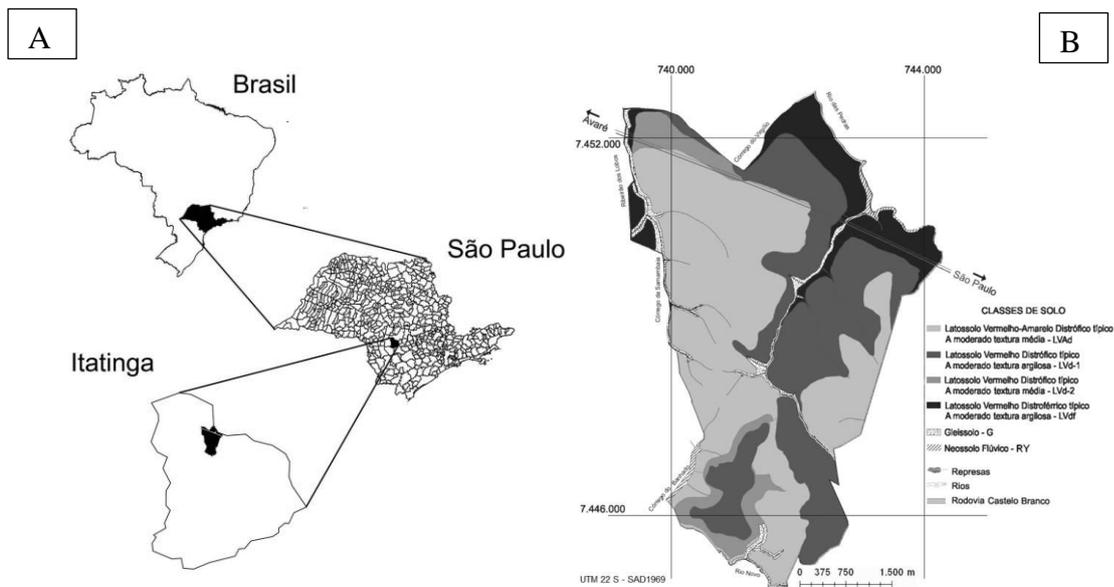


Figura 4.3 – Localização (A) e descrição do tipo de solo (B) da área experimental, situada a 20 km do talhão experimental do EUCFLUX. Fonte: Mendes (2012); Gonçalves et al., (2012), respectivamente

A amostragem do solo foi realizada em maio de 2013, em um povoamento de eucaliptos com 4 anos de idade. Uma trincheira até 8 m de profundidade foi escavada e as raízes finas foram amostradas imediatamente em cada camada de solo (Figura 4.4). Foram coletadas 4 amostras de solo nas seguintes profundidades: 0-20, 20-50, 50-100, 100-200, 200-300, 300-400, 400-500, 550-600, 650-700, 750-800 cm. Todas as raízes finas foram separadas do solo e armazenadas em etanol 70% a 4°C até o momento das análises. Em seguida, selecionou-se 20 fragmentos radiculares para a observação e identificação de ápices com características de ECM por camada de solo.



Figura 4.4 – Procedimentos de abertura da trincheira (A-B) e triagem das raízes de interesse no solo (C-D). Fotos: Dra. Àgnes Robin (CIRAD, Montpellier)

O status de micorrização das raízes foi avaliado através de observações em microscópio (MZ 12,5 - LEICA) emparelhado a um software (Image Motic Plus 2.0) para fotografar as estruturas de ECM (Figura 4.5A), em seguida os ápices de interesse foram retirados do segmento radicular (Figura 4.5B) e armazenados em tubos eppendorfs. O armazenamento dos ápices radiculares ocorreu em freezer a -80 °C até a etapa de liofilização das amostras. Após esse último procedimento, o material foi enviado ao Laboratório de Biologia Celular da UMR Eco&Sols (CIRAD – Montpellier, França).



Figura 4.5 – Observação dos fragmentos radiculares (A), seguido de cortes dos ápices radiculares para extração de DNA (B)

Cada ápice micorrízico individual amostrado foi seguido da extração de DNA (Sigma REDEExtract-N-AmpTM Plant PCR Kit, XNAP-1KT). Para identificar as espécies de fungos em associação com a raiz, o DNA extraído foi amplificado por PCR utilizando os *primers* ITS1F-ITS4, e os produtos de PCR foram sequenciados. O espaçador (ITS), região de um iniciador ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') foi utilizado em combinação com um iniciador inverso ITS1F (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3'). Para identificar os ápices de ECM, as sequências de produtos de PCR foram analisadas com pesquisas na base de dados GenBank do National Center for Biotechnology Information (NCBI).

4.3 Resultados e Discussão

4.3.1 Endomicorrizas (FMA) em raízes finas de *E. grandis* aos 2 anos de idade

Os resultados mostraram que em todos os pontos de amostragens no solo arenoso foram encontradas raízes colonizadas por FMA. Porém o mesmo não ocorreu para o solo argiloso. A colonização por FMA variou de 3,6 a 21,2% no solo argiloso e de 32,1 a 44,4% no solo arenoso. As médias de colonização intra-radicular de *E. grandis* no solo argiloso e arenoso diferiram significativamente (Figura 4.6, $p < 0,05$).

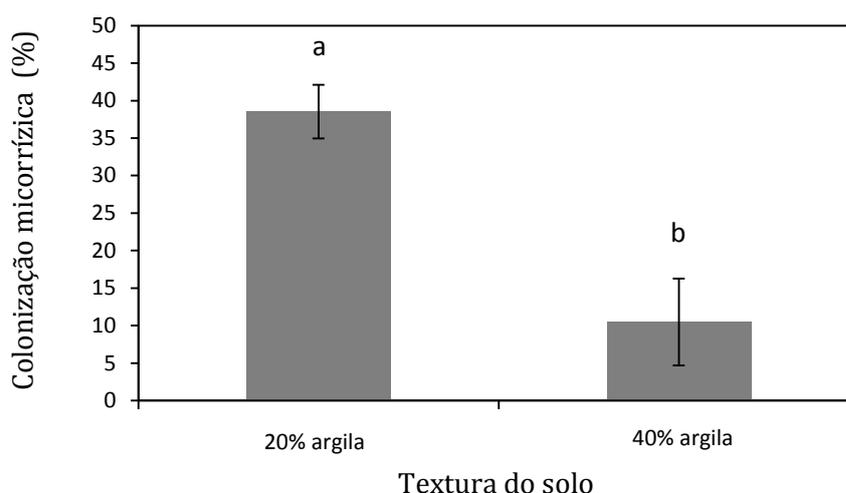


Figura 4.6 – Porcentagem de colonização por FMA em raízes de *E. grandis* cultivados em latossolos com texturas diferentes. Valores médios ($n=3$) \pm erro padrão. As letras diferentes representam diferenças significativas pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade

Em estudos realizados com duas espécies de eucaliptos (*E. grandis* e *E. camaldulensis*) na região do semi-árido brasileiro, Pagano et al. (2008) encontraram taxas de colonização micorrízica variando entre 23 e 55%. Resultados semelhantes foram observados em outras plantações de eucaliptos, com a colonização em *Eucalyptus* spp. variando de 25 a 50% (ZAMBOLIM; BARROS, 1982), entre 58 e 79% em eucalipto com 3 e 8 anos de idade, respectivamente, cultivados em solo arenoso (MELLO et al., 2006). Já, Araújo et al. (2004) constataram variações entre 10 e 96% na colonização micorrízica em plantios estabelecidos no litoral norte da Bahia. Porém valores bem menores, entre 6 e 26%, já foram observados em *E. grandis* e *E. urophylla* (CAMPOS et al., 2011), evidenciando que as percentagens de colonização micorrízica por FMA no gênero *Eucalyptus* são variáveis e influenciadas por diferentes fatores, tais como espécie, idade da planta e textura do solo.

Tabela 4.1 – Resumo da análise de variância para o grau de micorrização das raízes de *E. grandis* em latossolos com diferentes texturas

Causas da Variação	GL	Quadrados Médios
		Colonização (FMAs) (%)
Solo	1	1178,8*
Resíduo	4	69,29
Média	-	24,5
CV _{exp.} (%)	-	33,9

* valor significativo ao nível de 5% de probabilidade de erro, pelo teste F. GL = graus de liberdade, CV_{exp.} = coeficiente de variação experimental.

No geral, a quantidade de arbúsculos presentes nas raízes foi bastante reduzida nos dois tipos de solos (Figuras 4.7 e 4.8), sugerindo que a funcionalidade da simbiose pode ser reduzida. Em contraste, a frequência de hifas e vesículas foi maior no solo arenoso em relação ao argiloso.

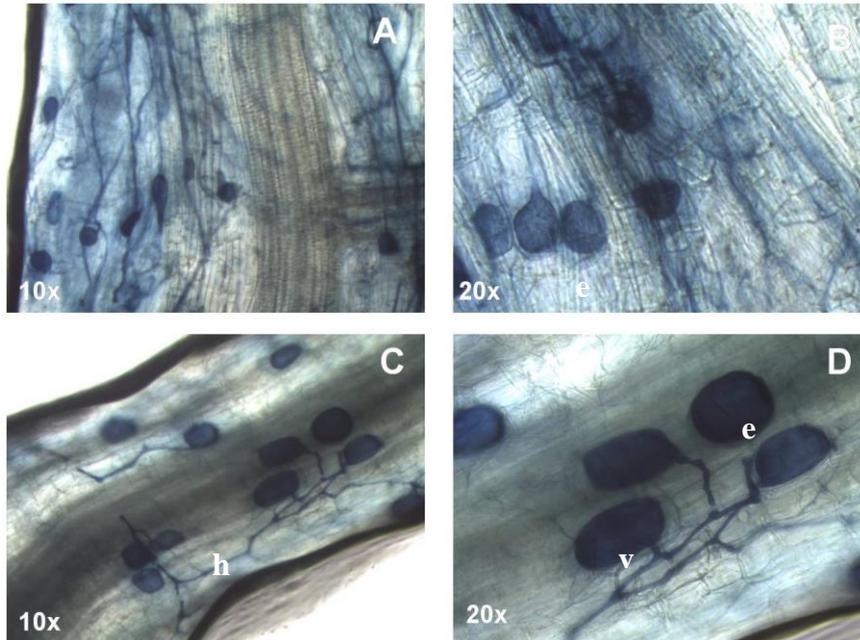


Figura 4.7 – Estruturas de micorrizas arbusculares observadas nas raízes de *E. grandis* cultivados em solo arenoso (A-D). Hifas intraradiculares (h), esporos (e) e vesículas (v)

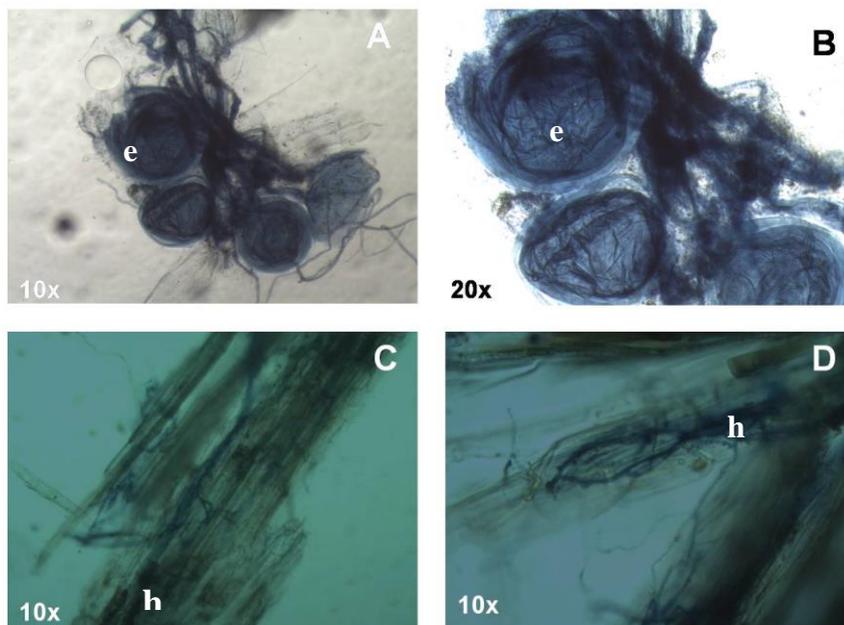


Figura 4.8 – Estruturas de FMA observadas nas raízes de *E. grandis* cultivados em solo argiloso (A-D). Esporos aderidos às raízes (e) e hifas intraradiculares (h)

4.3.2 Ectomicorrizas em raízes profundas de eucaliptos aos 4 anos de idade

Estruturas semelhantes à ECM (alterações na coloração e formas das raízes) foram encontradas a partir da superfície do solo até uma profundidade de 2 metros (Figura 4.9), bem como micélios e rizomorfos foram observados nas mesmas camadas de solo. Através da análise dos fragmentos radiculares no microscópio, os melhores candidatos foram selecionados para extração de DNA e PCR (Figura 4.4 a 4.14). Após este passo, obteve-se um total de 58 amostras (amplificação positiva com os iniciadores específicos de fungos) por triagem dos resultados de eletroforese em gel de agarose (Figura 4.15). Em seguida, essas amostras foram sequenciadas e os seus resultados analisados por uma análise BLAST na base de dados NCBI.

A maioria das sequências (90%) apresentou uma baixa qualidade de sequenciamento (sequências curtas), sendo assim muito difícil de obter resultados na base de dados em NCBI. Entretanto, nos 10% restante foi possível realizar a análise das sequências. A partir de cinco sequências de boa qualidade, foi possível identificar três amostras com alta similaridade com ECM. Através da utilização da base de dados (NCBI), foi detectado 99% de homologia com o ECM para 97% da sequência amostrada na camada entre 2-3 metros (Figura 4.10 C). Foi possível identificar uma grande similaridade com a sequência do gênero *Pisolithus*, descrito também por Tedersoo et al. (2011).

Na camada entre 6-7 metros foram identificadas alta similaridade para fungos não-simbiontes do tipo *Sordariomycetes*, sequência descrita por Hartmann et al. (2009) e *Pezizomycotina* descrito por Alterar et al., (2010), mostrando, respectivamente, 92% de homologia para 95% da sequência amostrada (Figura 4.13 D) e 99% de homologia para 100% da sequência amostrada (Figura 4.14 I).

Foram detectadas também duas sequências com alta similaridade com fungos descritos como não-simbióticos em camadas profundas entre 5-6 e 7-8 m. Foi possível identificar o gênero *Galactomyces* com 99% de homologia para 98% da sequência amostrada (Figura 4.12A) e o gênero *Cladosporioides* com 99% de homologia para 100% da sequência amostrada (Figura 4.15I). Muitas espécies destes gêneros são comumente encontradas na decomposição de tecido vegetal morto (KLIVIN; HAWKES, 2010; U'REN et al., 2009; CANTRELL; BAEZ-FÉLIX, 2010).

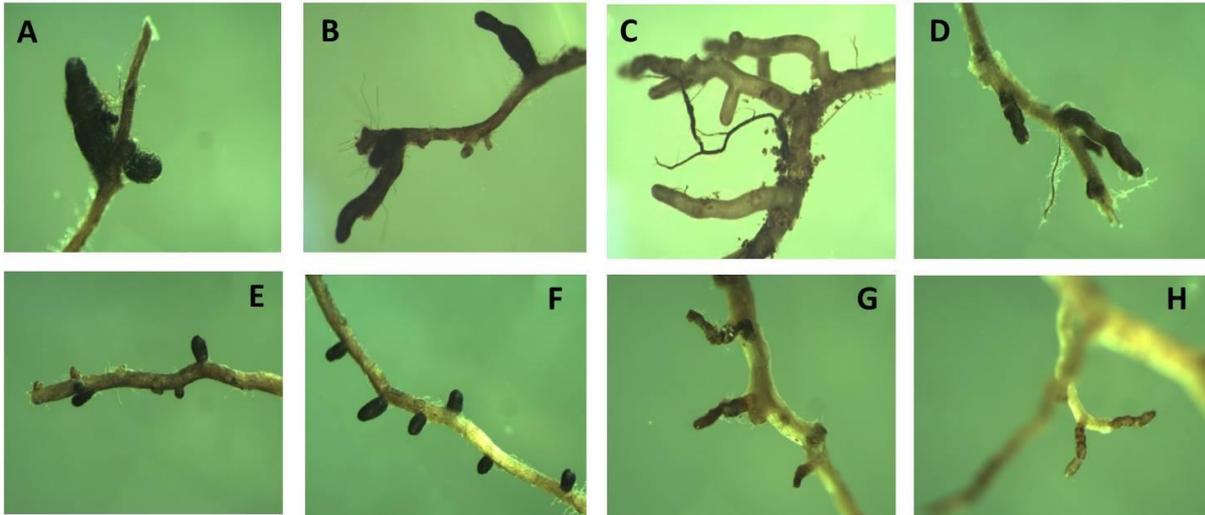


Figura 4.9 – Estruturas similares a ECM observadas em raízes finas de *E. grandis* na profundidade de 0-20 cm (A; B; C e D), 20-50 cm (E), 50-100 cm (F) e 100-200 cm (G e H). Aumento das imagens = 25x

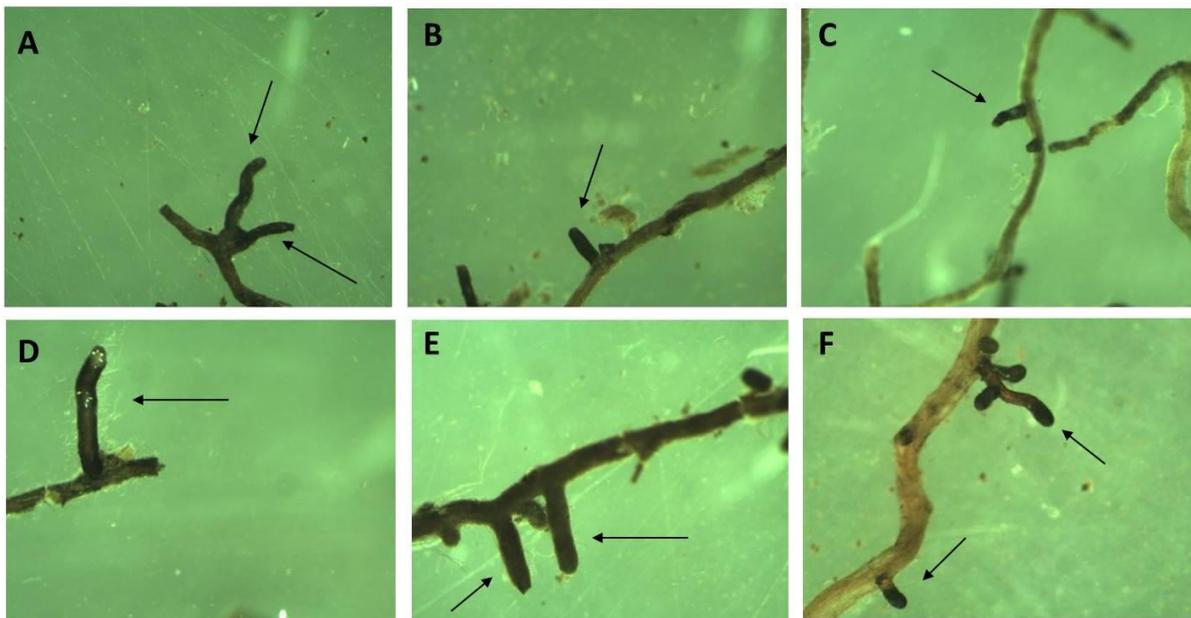


Figura 4.10 – Morfotipos radiculares observados entre 0-50 cm de profundidade. Setas indicam os ápices com características de ECM coletados para extração de DNA. Aumento das imagens = 25x

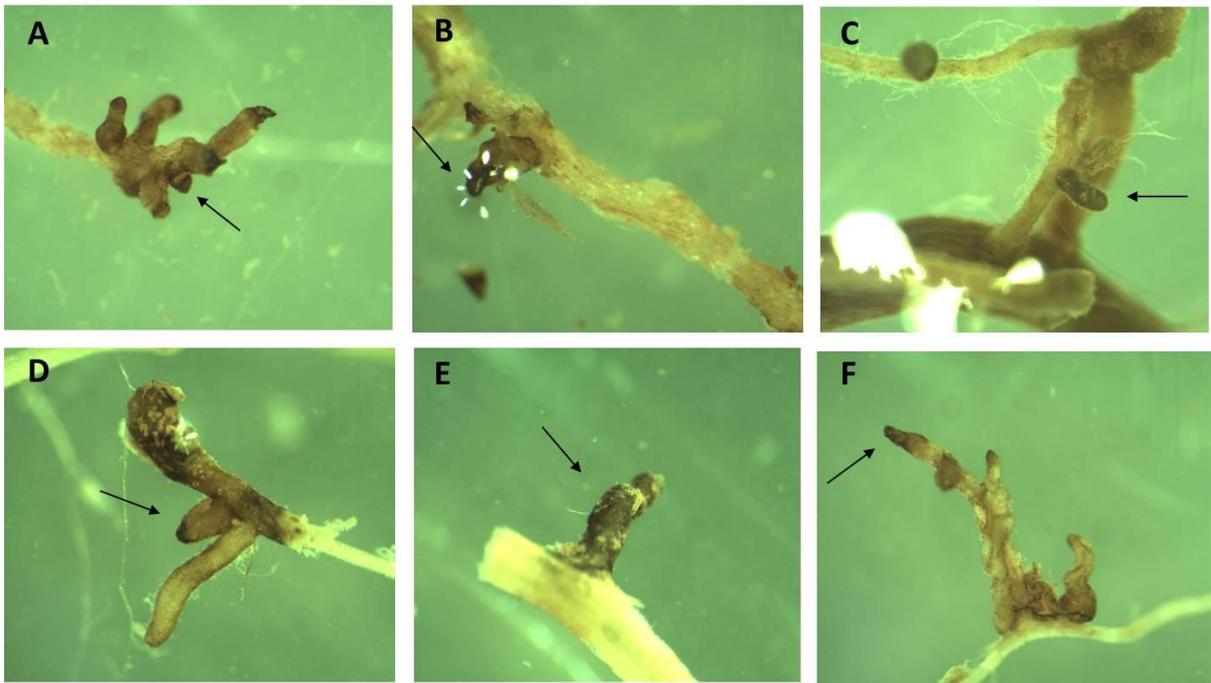


Figura 4.11 – Morfotipos radiculares observados entre 2-3 m de profundidade. Setas indicam os ápices com características de ECM coletados para extração de DNA. Aumento das imagens = 25 x

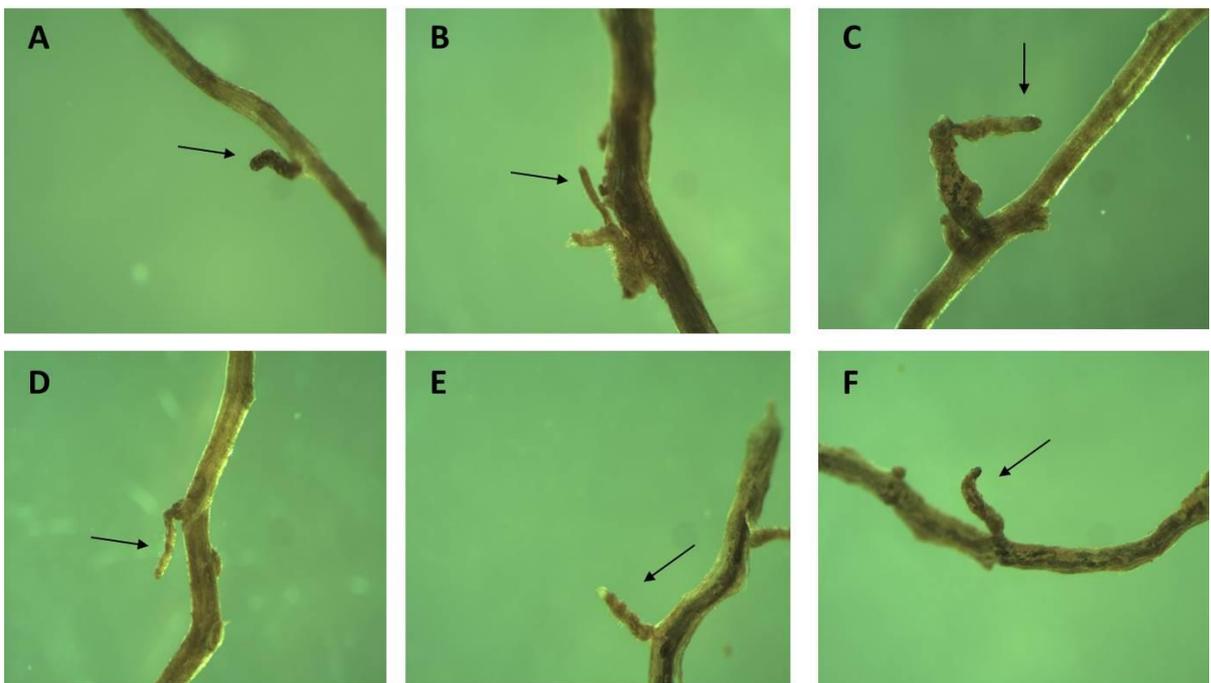


Figura 4.12 – Morfotipos radiculares observados entre 4-5 m de profundidade. Setas indicam os ápices com características de ECM coletados para extração de DNA. Aumento das imagens = 25 x

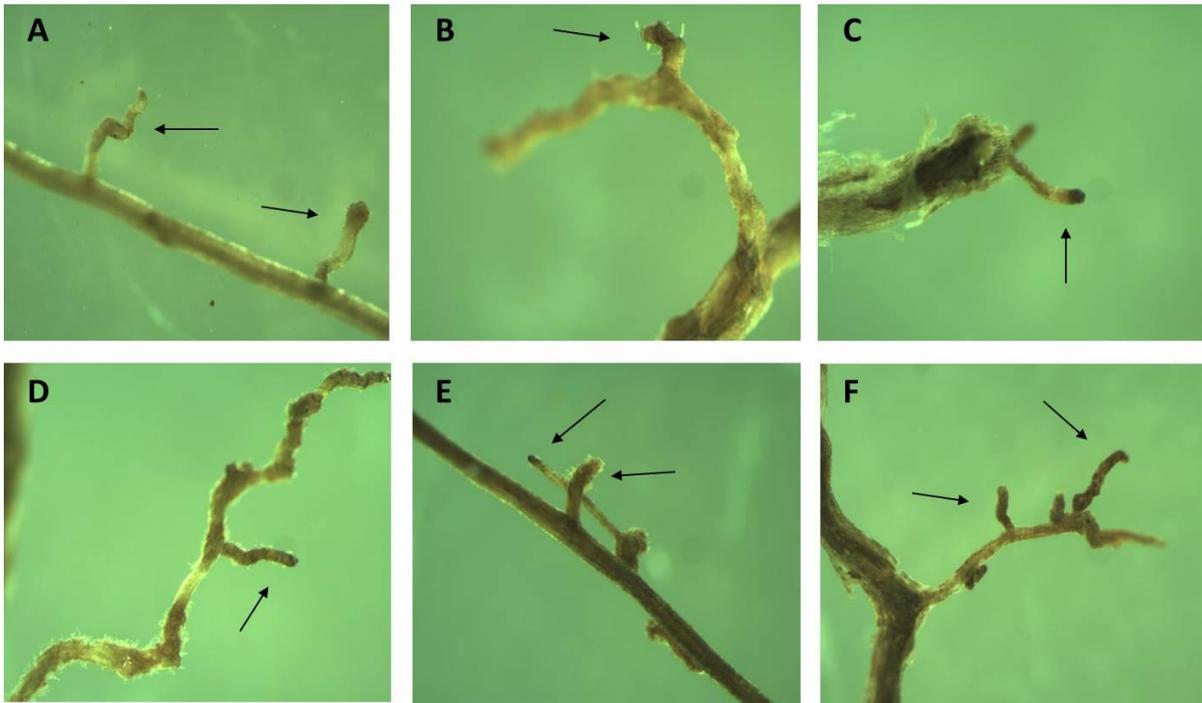


Figura 4.13 – Morfotipos radiculares observados entre 5-6 m de profundidade. Setas indicam os ápices com características de ECM coletados para extração de DNA. Aumento das imagens = 25 x

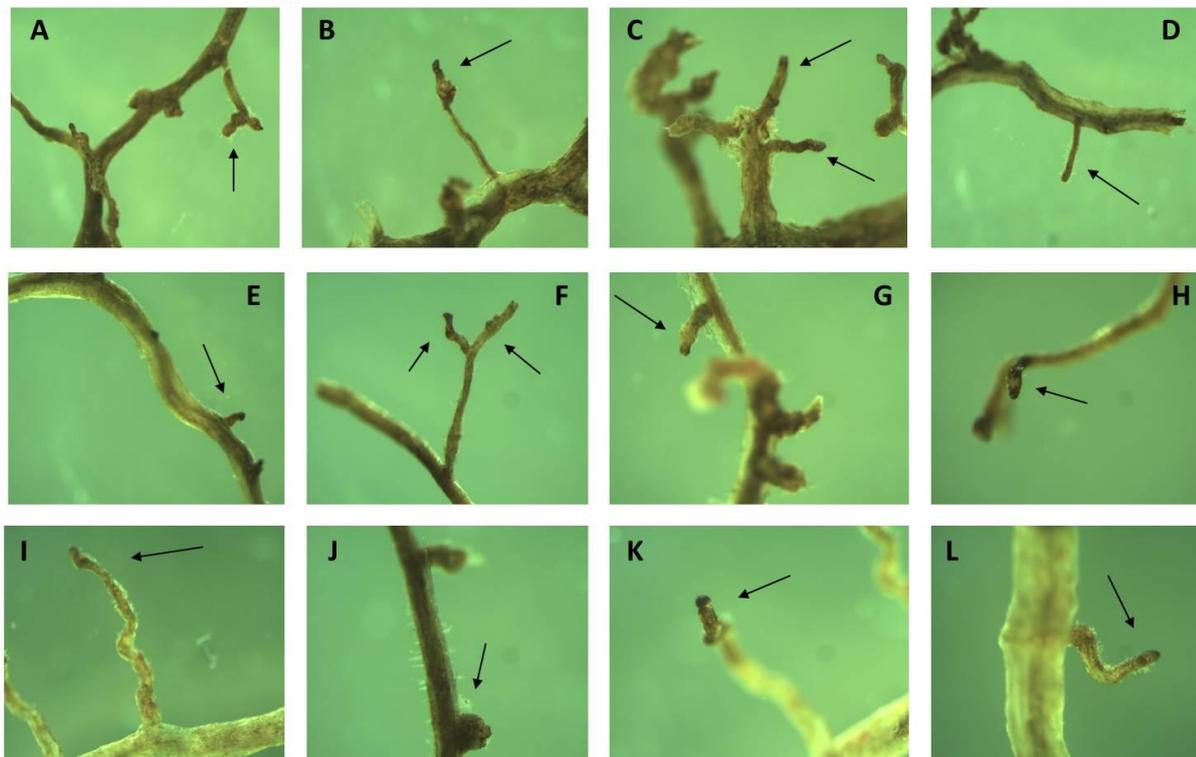


Figura 4.14 – Morfotipos radiculares observados entre 6-7 m de profundidade. Setas indicam os ápices com características de ECM coletados para extração de DNA. Aumento das imagens = 25 x



Figura 4.15 – Morfotipos radiculares observados entre 7-8 m de profundidade. Setas indicam os ápices com características de ECM coletados para extração de DNA. Aumento das imagens = 25 x

O menor número de sequências de boa qualidade foi influenciado pela extração de DNA e mau eficiência do PCR (como mostrou a baixa intensidade de bandas na eletroforese em gel). Possivelmente, alguns fatores foram um obstáculo nesta metodologia, como o tamanho extremamente pequeno dos ápices radiculares amostrados, a idade da raiz e também tipo de kit de extração de DNA. Através de alguns testes preliminares, observou-se que o vértice macerado mostrou melhores resultados de DNA e PCR.

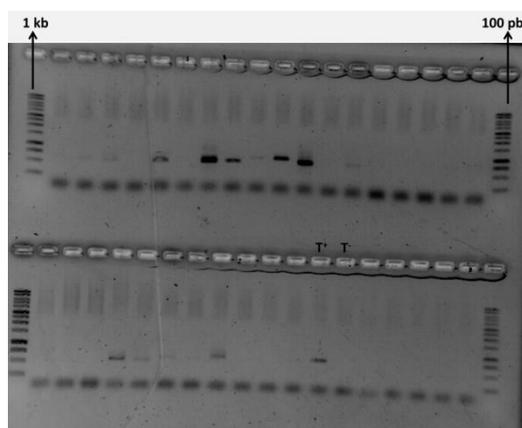


Figure 4.16 – Exemplo do resultado da eletroforese obtido para as amostras dos morfotipos de ECM coletados. Amplificação da região ITS1F-ITS4 (*primers* específicos de fungos)

Mesmo selecionando os melhores candidatos a partir de fotografias dos ápices radiculares, foi muito difícil obter uma boa qualidade na extração do DNA. O aspecto positivo foi que, mesmo com números reduzidos de sequências com boa qualidade, conseguimos identificar ECM entre 2-3 m e 6-7 metros de profundidade. Os resultados são encorajadores para continuar este estudo com o objetivo demonstrar que ECM são comuns em camadas profundas do solo. Dessa forma, adaptar as metodologias consolidadas com este novo tipo de método testado é possível determinar uma boa estratégia para um melhor entendimento da ecologia. Os protocolos desenvolvidos até o momento são favoráveis para confirmar a presença de ECM e suas aplicações potenciais na compreensão geral de nutrição florestal em solos tropicais profundos.

4.4 Conclusão

Com os resultados obtidos para endomicorrizas, pode-se concluir que a textura do solo influenciou diretamente na colonização micorrízica, onde as raízes provenientes do solo arenoso, com menor conteúdo de argila em relação ao solo argiloso, mostraram-se mais susceptíveis a simbiose, o que poderia se refletir em maiores benefícios nutricionais para as árvores de eucalipto.

Apesar das dificuldades relacionadas para estudos abaixo de 1 m, foi possível encontrar ectomicorrizas entre 2 e 3 m de profundidade, o que sugere uma alta plasticidade das raízes profundas dessa espécie.

Referências

AGERER, R. Exploration types of ectomycorrhizae: a proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. **Mycorrhiza**, Berlim, v. 11, p. 107-114, 2001.

AMEND, S.A.; SEIFERT, K.A.; BRUNS, T.D. Quantifying microbial communities with 454 pyrosequencing: does read abundance count? **Molecular Ecology**, Hoboken, v. 19, p. 5555-5565, 2010.

BRUNDRETT, M.C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 320, p. 37-77, 2009.

CANTRELL, S.A.; BAEZ-FÉLIX, C. Fungal molecular diversity of a Puerto Rican subtropical hypersaline microbial mat. **Fungal Ecology**, Oxford, v. 3, p. 402-405, 2010.

COURTY, P.-E.; BUÉE, M.; DIEDHIOU, A.G.; FREY-KLETT, P.; TACON, F.L.; RINEAU, F.; TURPAULT, M.-P.; UROZ, S.; GARBAYE, J. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v, 42, p. 679-698, 2010.

GARG, N.; CHANDEL, S. Arbuscular mycorrhizal networks: process and functions. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, Versailles, v. 30, p. 581-599, 2010.

GONÇALVES, J.L.M.; ALVARES, C.A.; GONÇALVES, T.D.; MOREIRA, R.M.; MENDES, J.C.T.; GAVA, J.L. Mapeamento de solos e da produtividade de plantações de *Eucalyptus grandis*, com uso de sistema de informação geográfica. **Scientia Florestalis**, Piracicaba, v. 40, n. 94, p. 187-201, 2012.

HARTMANN, M.; LEE, S.; HALLAM, S.J.; MOHN, W.W. Bacterial, archeal and eukaryal community structures throughout soil horizons of harvested and naturally disturbed forest stands. **Environmental Microbiology**, Oxford, v. 11, p. 3045-3062, 2009.

JONSSON, L.; DAHLBERG, A.; BRANDRUD, T.-E. Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above-and belowground views. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 132, p. 143–156, 2000.

KAUSERUD, H.; KUMAR, S.; BRYSTING, A.K.; NORDÉN, J.; CARLSEN, T. High consistency between replicate 454 pyrosequencing analyses of ectomycorrhizal plant root samples. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 22, p. 309–315, 2012.

KÖLIALG, U.; LARSSON, K.H.; ABARENKOV, K.; NILSSON, R.H.; ALEXANDER, I.J.; EBERHARDT, U.; ERLAND, S.; HOILAND, K.; KIOLLER, R.; LARSSON, E.; PENNANEN, T.; SEN, R.; TAYLOR, A.F.S.; TEDERSOO, L.; VRALSTAD, T.; URSING, B.M. UNITE: a database providing web-based methods for the molecular identification of ectomycorrhizal fungi. **New Phytologist**, London, v. 166, p. 1063-1068, 2005.

LACLAU, J.P.; BOUILLET, J.P.; GONÇALVES, J.L.M.; SILVA, E.V.; JOURDAN, C.; CUNHA, M.C.S.; MOREIRA, M.R.; SAINT-ANDRÉ, L.; MAQUÈRE, V.; NOUVELLON, Y.; RANGER, J. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil: biomass allocation and net primary production. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 3905-3917, 2008.

MENDES, J.C.T. **Alternativas de colheita de Eucalyptus e seus impactos no solo e na vegetação nativa em processo de regeneração num plantio abandonado**. 2012. 107 p. Tese (Doutorado em Ciências) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2012.

MEYER, J.R.; LINDERMAN, R.G. Selective influence on populations of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizas formed by *Glomus fasciculatum*. **Soil Biology and Biochemistry**, Oxford, v. 18, p. 191–196, 1986.

OPIK, M.; METSIS, M.; DANIELL, T.J.; ZOBEL, M.; MOORA, M. Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. **New Phytologist**, London, v. 184, p. 424–437, 2009.

PAGANO, M.C.; SCOTTI, M.R. Arbuscular and ectomycorrhizal colonization of two Eucalyptus species in semiarid Brazil. **Mycoscience**, Tokyo, v. 49, p. 379-384, 2008.

PHILIPPOT, L.; CUHEL, J.; SABY, N.P.A.; CHÈNEBY, D.; CHRONÁKOVÁ, A.; BRU, D.; ARRONAYS, D.; MARTIN-LAURENT, F.; SIMEK, M. Mapping field-scale spatial patterns of size and activity of the denitrifier community. **Environmental Microbiology**, Oxford, v. 11, p. 1518-1526, 2009.

RINALDI, A.C.; COMADINI, O.; KUYPER, T.W. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. **Fungal Diversity**, Hong Kong, v. 33, p. 1-45, 2008.

SESSITSCH, A.; HACKL, E.; WENZL, P.; KILIAN, A.; KOSTIC, T.; STRALIS-PAVESE, N.; TANKOUO SANDJONG, B.; BODROSSY, L. Diagnostic microbial microarrays in soil ecology. **New Phytologist**, London, v. 171, p. 719-736, 2006.

TEDERSOO, L.; MAY, T.W.; SMITH, M.E. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 20, p. 217-263, 2010.

TEDERSOO, L.; BAHRAM, M.; JAIRUS, T.; BECHEM, E.; CHINOYA, S.; MPUMBA, R.; LEAL, M.; RANDRIANJOHANY, E.; RAZAFIMANDIMBISON, S.; SADAM, A.; NAADEL, T.; KÕLJALG, U. Spatial structure and the effects of host and soil environments on communities of ectomycorrhizal fungi in wooded savannas and rain forests of Continental Africa and Madagascar. **Molecular Ecology**, Hoboken, v. 20, p. 3071-3080, 2011.

TOTH, B.B.; BARTA, Z. Ecological studies of ectomycorrhizal fungi: an analysis of survey methods. **Fungal Diversity**, Hong Kong, v. 45, p. 3-19, 2010.

TRAPPE, J.M. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. **Botanical Review**, Lancaster, v. 28, p. 538-606, 1962.

TROCHA, L.K.; KALUCKA, I.; STASINSKA, M.; NOWAK, W.; DABERT, M.; LESKI, T.; RUDAWSKA, M.; OLEKSYN, J. Ectomycorrhizal fungal communities of native and non-native *Pinus* and *Quercus* species in a common garden of 35-year-old trees. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 22, p. 121-134, 2012.

UROZ, S.; CALVARUSO, C.; TURPAULT, M.P.; PIERRAT, J.C.; MUSTIN, C.; FREY-KLETT, P. Effect of the mycorrhizosphere on the genotypic and metabolic diversity of the bacterial communities involved in mineral weathering in a forest soil. **Applied and Environmental Microbiology**, Baltimore, v. 73, p. 3019-3027, 2007.

VOIGTLAENDER, M.; LACLAU, J.P.; GONÇALVES, J.L.M.; PICCOLO, M.C.; MOREIRA, M.Z.; NOUVELLON, Y.; RANGER, J.; BOUILLET, J.P. Introducing *Acacia mangium* trees in *Eucalyptus grandis* plantations: consequences for soil organic matter stocks and nitrogen mineralization. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 352, p. 99-111, 2012.

WANG, B.; QUI, Y-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants **Mycorrhiza**, Berlin, v. 16, p. 299-363, 2006.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O método não-destrutivo dos MR foi eficaz para o monitoramento da dinâmica radicular das árvores de eucalipto. Mesmo se a trincheira permanente utilizada para instalar os MR em profundidade pode perturbar o microclima do solo e alterar a dinâmica das raízes finas em profundidade, a validade do crescimento forte das raízes finas observado foi confirmada através de amostragens destrutivas do solo, em uma área não perturbada com a construção da trincheira. Através desse método foi possível calcular o prazo de vida e a ciclagem das raízes finas em plantios de eucaliptos em solos tropicais.

Alguns pontos importantes sobre a utilização de MR em estudos futuros devem ser levados em consideração: instalação dos tubos MR no solo, ângulo de instalação, tempo de estabilização do solo, séries temporais de amostragens de imagens e análises das imagens. Para conseguir uma boa base de dados é necessária uma padronização de parâmetros de observações, tais como as características morfológicas das raízes finas (micorrizas e classes de diâmetro radicular).

A mortalidade muito baixa das raízes finas ao longo de dois anos sugere que fazer um scan (amostragem de imagem) a cada duas semanas é suficiente para estimar os períodos de crescimento radicular. Contudo, é importante ressaltar que dois anos de monitoramento é o mínimo nestas plantações para estimar o prazo de vida das raízes.

Os resultados obtidos com essa tese auxiliarão na indicação de manejos mais adequados nos plantios de eucaliptos em relação à nutrição das árvores, minimização das emissões de CO₂, exploração do solo em profundidade para absorver os nutrientes aplicados com a fertilização e água durante as secas. Por fim, sugere-se que futuros trabalhos devem checar que essas tendências observadas são semelhantes para outros materiais genéticos, uma vez que avaliamos somente um tipo de clone.