

Finalizar



TERUEL, D. A.; DOURADO NETO, D.; HOPMANS, J. W.;
REICHARDT, K.; TEIXEIRA, E. F.; FANCELLI, A. L.;
FAVARIN, J. L.; OLIVEIRA, J. C. M.; LOPES, P. P.
Caracterização Arquitetural de Sistema Radicular. In: A
Cultura da Soja no Brasil (Capítulo R). Embrapa Soja
(CD), Londrina, v.1, 2000.

CARACTERIZAÇÃO ARQUITETURAL DE SISTEMA RADICULAR

Existe uma grande variedade na forma ou arquitetura dos sistemas radiculares. A habilidade da planta para explorar o solo em busca de recursos escassos e a sua capacidade de utilizar os recursos encontrados de maneira eficiente são maximizadas por diferentes arranjos estruturais entre os diversos trechos individuais do sistema radicular. Portanto, a arquitetura final de um sistema radicular em uma determinada situação dependerá, entre outros fatores (ancoragem eficiente da planta, p.ex.), do equilíbrio otimizado entre exploração do solo e utilização de seus recursos, duas importantes funções radiculares ligadas à absorção de água e nutrientes (Tiffney & Niklas, 1985).

O sistema radicular é corretamente descrito como a “metade escondida” da planta (Waisel et al., 1996), e o fato dessa porção da planta não estar facilmente acessível à observação faz com que esse seja o órgão vegetal menos conhecido e cujos processos sejam os menos entendidos. Além da dificuldade de observação, o sistema radicular constitui-se de uma estrutura geométrica tridimensional extremamente complexa, composta de milhares de raízes individuais, de diferentes classes morfológicas, fisiológicas e de desenvolvimento, tornando também complicada a quantificação de atributos e interpretação de processos relacionados a esse sistema. Segundo Lynch (1995), não existe nenhuma estrutura analítica satisfatória ou ferramentas quantitativas adequadas para sumarizar e caracterizar essa complexidade do sistema radicular, visto que o crescimento e a arquitetura radicular são altamente plásticos, interagindo dinamicamente com um grande número de fatores físicos, químicos e biológicos no solo, fatores esses ainda variáveis no espaço e no tempo.

Essas dificuldades tornam a análise e a interpretação da arquitetura de sistemas radiculares impossíveis de serem realizadas pela estatística clássica, fazendo com que novas idéias e abordagens sejam mais importantes que avanços tecnológicos que permitam a obtenção mais detalhada de parâmetros do sistema radicular (Robinson, 1991).

Uma das ferramentas promissoras na quantificação e interpretação de sistemas radiculares é a modelagem matemática de processos (desenvolvimento de modelos mecanísticos de simulação), que permite integrar um grande número de informações sobre respostas de trechos individuais do sistema radicular a atributos edafoclimáticos específicos e apresentá-las de maneira que comparações possam ser feitas (Teruel, 1999). Uma outra metodologia de análise promissora é aquela baseada na topologia radicular (Fitter, 1985, 1987; Fitter et al., 1991). Ambas metodologias serão apresentadas neste capítulo, identificando-se estruturas arquiteturais que representam estratégias da planta em busca de uma melhor adaptação ao ambiente (conseqüência de interações com fatores edafoclimáticos), o que reflete em maior produtividade (rendimento potencial) da planta, e, do ponto de vista agrícola, melhores rendimentos da cultura.

Espera-se que esta monografia desperte o interesse da comunidade científica brasileira em buscar conhecer melhor os sistemas radiculares e aumentar o entendimento dos processos e interações ocorridos no solo. Weaver et al. (1922), citados por Pearson (1974), afirmaram há 77 anos que: "um conhecimento exato do crescimento e desenvolvimento das raízes das plantas cultivadas, da sua posição, extensão e atividade na absorção de água e solutos em diversos estádios de crescimento, é de importância fundamental para o entendimento científico da produção vegetal". No entanto esta área vem sendo negligenciada até hoje, merecendo agora canalização de recursos humanos e financeiros para que seja realizada atividade de pesquisa intensiva, num esforço de recuperar o tempo perdido e de nos

melhor equipar para enfrentar os problemas com os quais nos deparamos na produção agrícola.

1. Caracterização de sistemas radiculares

1.1. Considerações gerais

Sistemas radiculares variam grandemente na sua forma. Observações revelam variação (i) na distribuição do comprimento e massa de raízes no solo, (ii) na dominância de uma raiz principal, (iii) nas dimensões relativas de diferentes trechos, e (iv) no padrão geométrico de ramificação. Além dessa variação espacial, os padrões de enraizamento variam no tempo, sendo o sistema radicular um objeto geométrico tridimensional dinâmico (Fitter, 1991).

Na caracterização de um sistema, lança-se mão de atributos que representem sua organização estrutural. Quando o objeto de estudo é o sistema radicular de uma planta ou o conjunto de sistemas radiculares de uma comunidade vegetal, os atributos comumente utilizados são morfologia, topologia, distribuição e arquitetura radiculares.

Lynch (1995) propõe a seguinte definição para esses termos: (i) *Morfologia*: a morfologia radicular se refere às características anatômicas externas de um trecho individual do sistema radicular (raiz ou ramo radicular), como presença de pêlos radiculares, diâmetro da raiz, padrão de aparecimento de raízes filhas (padrão de ramificação), entre outras; (ii) *Topologia*: a topologia do sistema radicular se refere à maneira como as raízes individuais se conectam entre si através da ramificação. Como no uso matemático, a topologia radicular é estável à deformação ou rotação das raízes individuais, e portanto é possível se ser medida em sistemas radiculares retirados do solo por escavação; (iii) *Distribuição*: a distribuição radicular se refere à presença, sem se importar com a orientação, das raízes num gradiente posicional. Tipicamente, estudos de distribuição radicular se preocupam com a biomassa de raízes ou o comprimento radicular em função

de fatores como profundidade no solo e distância do caule; e (iv) *Arquitetura*: o termo arquitetura, quando aplicado a objetos biológicos, geralmente se refere à configuração espacial de um conjunto complexo de subunidades, que possui alguma significância funcional. A arquitetura radicular se refere à configuração espacial do sistema radicular, isto é, a distribuição detalhada de raízes individuais no espaço tridimensional. Geralmente, estudos de arquitetura radicular não incluem pequenos detalhes estruturais, como pêlos radiculares, mas se preocupam com o sistema radicular completo, ou grande parte dele.

A arquitetura é superior à topologia e distribuição, pois se a arquitetura do sistema radicular é conhecida, a sua topologia e distribuição também são conhecidas, enquanto que nem topologia nem distribuição podem ser usadas para se estimar a arquitetura radicular.

A topologia e a distribuição radiculares são mais facilmente medidas, e mais comumente utilizadas em estudos de estrutura de sistemas radiculares.

1.2. Sistemas de classificação

A viabilidade da utilização de sistemas radiculares como um meio de se identificar espécies vegetais, da mesma forma como folhas, flores e frutos podem ser usados, é questionável. Trechos individuais de um sistema radicular (ramos radiculares ou raízes) apresentam uma variação morfológica externa muito pequena (Fitter, 1987). Por outro lado, quando considera-se o completo *sistema* de raízes, ou sistema radicular, verifica-se uma ampla variação na sua forma ou arquitetura. A arquitetura do sistema radicular pode variar amplamente entre espécies, entre indivíduos de uma mesma espécie, ou mesmo entre diferentes porções de um sistema radicular individual. Esta variação arquitetural dos sistemas radiculares tem um caráter de adaptação ao ambiente edafoclimático aparentemente óbvio, embora a significância ecológica deste fenômeno ainda esteja relativamente obscura (Fitter, 1985; Fitter et al., 1991).

Embora sistemas tentativos de classificação tenham sido elaborados, a variação arquitetural do sistema radicular em resposta ao ambiente edafoclimático, indicando sua plasticidade morfológica, torna tais sistemas de classificação, como aquele desenvolvido por Cannon (1949), que classifica os sistemas radiculares em vários tipos distintivos, insatisfatórios.

Portanto, mais importante que classificar os sistemas radiculares em diferentes classes taxonômicas, seria caracterizá-los quanto aos seus padrões de ramificação e crescimento (Fitter, 1996).

1.3. Classes ou ordens de desenvolvimento

Uma plântula típica de soja produz uma raiz principal diretamente da semente, e esta se ramifica, produzindo raízes laterais. Subseqüentemente, qualquer dessas raízes laterais pode se ramificar e produzir novas laterais, de ordens superiores de desenvolvimento, até a ordem máxima. A ordem máxima de desenvolvimento é uma característica de cada espécie vegetal e se refere à classe de raízes que não mais se ramificam.

Rose (1983), baseado em outros autores, apresenta a seguinte classificação dos trechos de um sistema radicular (ramos) quanto à sua ordem de desenvolvimento: (i) as raízes produzidas diretamente a partir da base da planta são denominadas eixos (uma monocotiledônea pode ter vários eixos em seu sistema radicular, enquanto que uma dicotiledônea com sistema radicular pivotante possui apenas um eixo); (ii) as raízes laterais que emergem do(s) eixo(s) são denominadas raízes laterais de primeira ordem; e (iii) as raízes laterais que emergem das laterais de primeira ordem são denominadas laterais de segunda ordem, e assim por diante (Rose, 1983). O mesmo autor ainda sugere utilizar a denominação ordem 0 para os eixos, ordem 1 para as raízes laterais de primeira ordem, ordem 2 para as raízes laterais de segunda ordem, e assim por diante.

Devido à prática comum de se chamar os eixos de raízes primárias, as raízes laterais de primeira ordem de raízes secundárias, as raízes laterais de

segunda ordem de raízes terciárias, e assim por diante, a denominação sugerida por Rose (1983) não tem sido aplicada corretamente. Visando uma uniformização de linguagem, sugere-se que a classificação proposta por Rose (1983) passe a ser adotada na prática, visto ser a mais conveniente e de fácil entendimento.

1.4. Índices topológicos

Os sistemas radiculares também podem ser descritos com base no conceito de “árvore matemática” (Fitter, 1985, 1987; Fitter et al., 1991). Nesse caso, um sistema radicular é considerado como um conjunto de conexões (*links*), e essas conexões podem se denominar *externas*, quando se localizam entre um ponto de ramificação e um ponto de crescimento (meristema apical), ou *internas* (ou *entre nós*), quando se localizam entre dois pontos de ramificação. A essas conexões, ou a seu conjunto, pode-se definir vários índices (Fitter, 1985 e Fitter et al., 1991), que representarão atributos funcionais do sistema radicular, em termos de aquisição de recursos do solo, ancoragem, ou outra função radicular qualquer. Os índices topológicos podem ajudar a identificar a arquitetura radicular que representa o melhor desempenho numa determinada função, com o mínimo custo, isto é, a mínima quantidade de fotoassimilados direcionados para o sistema radicular.

Apresenta-se abaixo a definição dos principais índices topológicos, sendo feita uma adaptação livre baseada nos conceitos de A. H. Fitter da University of York, Reino Unido (Fitter, 1985 e Fitter, 1987).

Cada conexão pode ser caracterizada por sua magnitude e seu caminho percorrido, e cada sistema radicular pode ser caracterizado por sua magnitude, seu caminho percorrido total e sua altitude.

A magnitude de uma conexão (*mc*) é dada pelo número de pontos de crescimento (meristemas apicais) se desenvolvendo a partir dela, portanto todas as conexões externas têm magnitude 1, e a magnitude de qualquer conexão interna é igual ao número total de pontos de crescimento que se

originam dela. A magnitude de um sistema radicular (m) tem o mesmo valor de magnitude da conexão basal (aquele que se liga à parte aérea da planta), e é equivalente ao número total de meristemas apicais ou de conexões externas do sistema radicular (Figura 1).

O caminho percorrido de uma conexão (cc) é a soma do número de conexões entre ela e a conexão basal (que se conecta à parte aérea da planta), incluindo-se a conexão em questão e a conexão basal na soma. O caminho percorrido total de um sistema radicular (ct) é a soma dos valores de caminhos percorridos de todas as conexões externas, e é um número maior e diferente da soma do número de conexões do sistema, pois algumas conexões fazem parte de diversos caminhos percorridos (a conexão basal, por exemplo, faz parte dos caminhos percorridos de todas as outras conexões).

A altitude de um sistema radicular (a) é o maior valor de caminho percorrido de uma conexão no sistema, e representa o maior caminho, quanto ao número de conexões, que um recurso do solo teria que percorrer de uma conexão externa até a parte aérea da planta (Figura 2).

Sistemas radiculares topologicamente idênticos, isto é, com índices topológicos idênticos, podem ter aparências bastante distintas, se diferirem nos aspectos métricos de sua geometria (Fitter, 1987). O comprimento das conexões externas representa a distância atrás do ápice radicular onde começa a ocorrer ramificação, e o comprimento das conexões internas representa a distância de ramificação, sendo seu inverso a freqüência de ramificação.

2. Padrão arquitetural do sistema radicular de soja

A radícula da soja emerge da semente e cresce num ângulo estreitamente vertical, desenvolvendo-se rapidamente numa raiz pivotante positivamente gravitrópica ("geotrópica"), que cresce numa velocidade de 2,5 a 5,0 cm.dia⁻¹ sob condições favoráveis de conteúdo de água e pressão

parcial de oxigênio do solo (Mitchell & Russell, 1971). A raiz principal pivotante pode penetrar a mais de 150 cm de profundidade, mas geralmente condições adversas de solo restringem o crescimento a profundidades menores, sendo que o sistema radicular se concentra nos 60 cm superficiais do perfil do solo (Mitchell & Russell, 1971). As raízes pivotantes da soja são tetrarcas (o xilema primário da raiz possui quatro cordões ou pólos de protoxilema - Esau, 1974), portanto as raízes laterais emergem em ângulos de 90º ao redor da circunferência da raiz pivotante.

Quatro a sete raízes laterais bastante ramificadas se originam nos primeiros centímetros da raiz pivotante, sendo denominadas raízes basais. Essas raízes crescem num ângulo característico, que depende do cultivar e da temperatura do solo (Stone & Taylor, 1983). Essas raízes geralmente crescem lateralmente, num ângulo próximo à vertical, por 20 a 36 cm, e então abruptamente se curvam para baixo e crescem horizontalmente, até profundidades superiores a 180 cm (Mitchell & Russell, 1971). As raízes basais possuem diâmetros variando de 0,2 a 0,3 cm. Segundo Rendig & Taylor (1989), as raízes basais crescem em velocidades maiores que as raízes pivotantes.

As demais raízes laterais de ordem 1 são mais finas que as raízes basais, possuindo diâmetros entre 0,065 a 0,075 cm. As raízes de ordens 2 e 3 possuem diâmetros ainda menores. Tais raízes se desenvolvem quando as condições ambientais são adequadas e morrem quando o solo ao seu redor fica deplecionado em água ou nutrientes (Rendig & Taylor, 1989).

3. Arquitetura radicular num contexto agrícola e ecológico

3.1. Aspectos gerais

Três das principais funções do sistema radicular dependem de sua arquitetura: a ancoragem, a absorção de água e a absorção de nutrientes.

Até o momento, muito pouco é conhecido dos processos fisiológicos que promovem uma determinada arquitetura radicular. A arquitetura radicular é um agregado de características geradas por diversos processos distintos que ocorrem em cada eixo radicular, sendo que apenas alguns são conhecidos e entendidos, sendo os principais, segundo Lynch (1995): (i) o crescimento em extensão de eixos radiculares individuais; (ii) o aparecimento de raízes filhas sobre cada eixo radicular; (iii) a direção do crescimento de cada eixo radicular; (iv) a senescência ou mortalidade dos eixos radiculares; e (v) a plasticidade desses processos em resposta a condições edafoclimáticas, tais como resistência do solo à penetração, disponibilidade de nutrientes e conteúdo de água e oxigênio do solo.

O solo é um ambiente bastante heterogêneo e muitos de seus recursos são distribuídos de maneira desuniforme e sujeitos a depleção localizada, de maneira que o posicionamento estratégico de trechos individuais do sistema radicular garante a habilidade da planta de utilizar tais recursos. Zonas com maior teor de nutrientes pouco móveis no solo, como o fósforo, podem existir no solo. Gradientes fortes de temperatura, pressão parcial de oxigênio, disponibilidade hídrica, pH, massa específica e teor de nutrientes podem ocorrer no perfil do solo numa escala de centímetros. Geralmente esses gradientes apresentam restrições e oportunidades conflitantes da perspectiva de aquisição do recurso do solo pela planta; por exemplo, as camadas superficiais do solo tendem a ser mais ricas em nutrientes, mas, por outro lado, mais secas e mais sujeitas a extremos de temperatura. A própria atividade das raízes pode criar fortes gradientes no solo que rodeia as raízes, através do desenvolvimento de zonas de depleção de nutrientes de baixa difusividade no solo, como os fosfatos (Lynch, 1995).

3.2. Influência do suprimento de nutrientes do solo na arquitetura radicular

Quando o suprimento de nutrientes no solo é desuniforme, as raízes da planta geralmente apresentam um desenvolvimento preferencial nas regiões do solo que contém os teores mais favoráveis. Tais respostas estão bem documentadas, merecendo destaque o trabalho clássico de Drew (1975), e os trabalhos mais recentes de Gersani & Sachs (1992) e de Robinson (1996a, 1996b), além da interessante compilação de resultados experimentais publicados em diversas fontes apresentada em Robinson (1994).

Alguns nutrientes, especialmente os nitratos, movimentam-se com relativa liberdade nos solos úmidos, tornando pouco importante a proximidade das superfícies radiculares de absorção à fonte do recurso. Já para nutrientes com baixas taxas de difusão no solo, como os fosfatos, a proximidade entre a superfície absorptiva da raiz e a fonte do recurso é muito importante (Harper et al., 1991). No primeiro caso, uma profusa ramificação traria poucos benefícios, sendo favorecido o crescimento em extensão, enquanto que no segundo caso, um padrão arquitetural que compreendesse uma ramificação mais acentuada, em sacrifício do crescimento em extensão, seria o ideal.

Ainda, segundo Harper et al. (1991), o crescimento em extensão e a ramificação provavelmente representam estratégias alternativas na exploração e utilização de volumes de solo pelos sistemas radiculares, com diferentes consequências. Um sistema radicular pouco ramificado, com grande crescimento em extensão não consegue fazer uso otimizado do recurso encontrado, enquanto que sistemas radiculares muito ramificados não podem descobrir novos recursos. Tiffney & Niklas (1985) afirmam que os sistemas radiculares podem, portanto, alterar sua arquitetura de forma a possuir a habilidade para explorar o solo em busca de recursos (grande crescimento em extensão, às custas de uma menor ramificação), ou a habilidade de utilizar os recursos encontrados de maneira eficiente (sistema radicular profusamente ramificado às custas do crescimento em extensão).

No caso específico do fósforo, existe uma tendência de diminuição na densidade de ramificação (isto é, raízes laterais mais espaçadas) e de variação do ângulo de orientação dessas laterais para ângulos mais próximos da vertical, em condições de baixos níveis de fósforo no solo. Por outro lado, em solos ricos em fósforo verifica-se uma tendência oposta (raízes laterais em maior número numa determinada camada de solo e em ângulos mais próximos da horizontal). A aparência arquitetural do sistema radicular na condição pobre em fósforo parece ser uma estratégia adaptativa da planta para explorar um maior volume de solo gastando o mínimo possível de fotoassimilados para crescimento e formação de estruturas radiculares (Nielsen et al., 1994; Lynch, 1995 e Bonser et al., 1996).

Em experimentos realizados pelos autores, onde plântulas de soja cresciam num substrato pobre em fósforo, com apenas um ponto ou uma faixa onde o adubo fosfatado era aplicado, observou-se uma aceleração na taxa de alongamento das raízes crescendo na zona livre de fósforo, e, por outro lado, um aumento na taxa de formação de novos ramos radiculares na zona com maior teor de fósforo (Figura 3).

Tais resultados comprovam a tendência de alongamento das raízes laterais em resposta à baixa disponibilidade de fósforo (Lynch, 1995), e de estimulação na formação de raízes laterais em resposta a uma maior disponibilidade relativa de fósforo (Drew, 1975).

Verificou-se também uma clara tendência de favorecimento do sistema radicular na partição de fotoassimilados conforme se diminui o teor de fósforo no solo (Figura 4). Isso reflete o fato de que plantas crescendo em solos ricos em nutrientes geralmente apresentam um sistema radicular menor (expresso pela fração da massa de matéria seca total da planta que é constituída de raízes) em relação a plantas crescendo em condições onde N, P, ou K são limitantes (Robinson, 1994).

4. Modelagem de sistemas radiculares como objetos geométricos dinâmicos

Apesar do grande avanço na modelagem de sistemas radiculares como objetos geométricos dinâmicos, como constatado pela evolução de tais, desde os modelos pioneiros de Hackett & Rose (1972) e de Lungley (1973), passando pelos de Rose (1983) e de Porter et al. (1986), até chegar aos modelos mais recentes de Diggle (1988), Pages et al. (1989), Clausnitzer & Hopmans (1993), Lynch et al. (1997) e Somma et al. (1998), citados entre os muitos existentes, a modelagem das implicações funcionais da arquitetura radicular ainda está no estágio de desenvolvimento metodológico, e ainda não é de forma alguma uma ferramenta completamente validada e utilizável para previsão (Lynch, 1995). Uma descrição detalhada da evolução histórica de tais modelos é apresentada em Lynch & Nielsen (1996).

A modelagem e a simulação têm um valor heurístico, ajudando o pesquisador a formular hipóteses sobre processos e interações relevantes, a quantificar o impacto de varáveis simples sobre o desempenho do sistema, e a sugerir novas necessidades de experimentação (Wullschleger et al., 1994). A experimentação pode ajudar a refinar um modelo, mas o modelo pode sugerir experimentação adicional, num processo iterativo que acaba produzindo um modelo com validade suficiente para ser usado em cenários de previsão ou como módulos de modelos integrativos, como modelos de rendimento de culturas (Lynch et al., 1997).

A análise de regressão, e a comparação de médias e desvios padrão, integrantes da estatística clássica, são úteis para explicar diferenças em segmentos individuais do sistema radicular, como comprimento de raízes de uma determinada ordem de desenvolvimento, número de ramificações em determinada posição, etc. No entanto, tais técnicas não permitem que se compare diferentes arquiteturas radiculares e se explique as diferentes estratégias adaptativas adotadas pelas plantas em face de restrições edafoclimáticas.

A modelagem matemática, por outro lado, permite a agregação de todos os atributos e processos radiculares e o cálculo de sua influência sobre o sistema radicular inteiro, permitindo a visualização de um sistema radicular simplificado, mas representativo, e a comparação entre diferentes arquiteturas radiculares.

É praticamente impossível detectar variações arquiteturais em sistemas radiculares sujeitos a pequenas variações edáficas olhando para os sistemas radiculares reais. Portanto, modelos como o desenvolvido pelos autores (Teruel, 1999) integram os parâmetros e processos radiculares e produzem uma representação dinâmica bidimensional do sistema radicular estudado. Tais imagens simuladas não são previsões de arquitetura radicular em resposta a um conjunto de fatores edafoclimáticos, mas simplesmente a reprodução, de forma esquemática e simplificada, dos sistemas radiculares reais observados. Mais informações podem ser obtidas contatando-se o primeiro autor.

Embora imagens tridimensionais possam aumentar o realismo e serem mais adequadas para integração com modelos de absorção de água e solutos, imagens em duas dimensões, como simuladas pelo modelo aqui apresentado, são mais apropriadas para a caracterização de sistemas radiculares através de comparações visuais, permitindo assim a identificação de estratégias adaptativas.

Apresentam-se as imagens simuladas para duas concentrações de fósforo no solo (15 ppm de P e 8 ppm de P, designadas de +P e -P, respectivamente), a intervalos de 5 dias, até 30 dias após a germinação, na Figura 5.

Cabe esclarecer o significado de dois termos: “exploração do solo” e “utilização do solo”. O primeiro representa o volume de solo explorado pelo sistema radicular de uma planta. O segundo representa a quantidade de nutrientes ou água absorvidos por massa ou volume de raiz produzidos.

Uma maior eficiência de exploração é conseguida por um crescimento acelerado da raiz principal, de ordem 0, e das raízes basais (raízes laterais de ordem 1 que se desenvolvem nos 5 cm superficiais do solo e que apresentam um desenvolvimento bastante pronunciado em relação às demais). Para nutrientes imóveis no solo, como o fósforo, uma maior eficiência de utilização é conseguida por um sistema radicular que apresente uma maior freqüência de ramificação de raízes finas (menor distância de ramificação) em zonas de maior fertilidade no solo.

Verificou-se na condição de menor concentração de fósforo no solo, uma maximização da exploração do solo, na procura pelo recurso escasso, enquanto que na condição de maior concentração de fósforo no solo, houve uma maximização da utilização do solo, para uso do recurso existente.

Conforme esperado, os dados experimentais e a representação dinâmica do sistema radicular produzida pelo modelo mostram uma alocação maior de fotossintatos para as raízes de ordem 0 e basais de ordem 1 (responsáveis pela exploração do solo em busca do recurso escasso) no tratamento com menor teor de P no solo, e uma alocação maior de fotossintatos para as raízes de ordem 2, de maior capacidade de absorção (responsáveis pela utilização do recurso disponível no solo) no tratamento com maior teor de P no solo.

A aparência arquitetural do sistema radicular em resposta à concentração de fósforo no solo representa uma estratégia adaptativa da planta para a obtenção da quantidade necessária deste recurso gastando o mínimo possível de fotoassimilados para crescimento e formação de estruturas radiculares (Nielsen et al., 1994; Lynch, 1995).

5. Topologia do sistema radicular de soja

Verificou-se em experimentos conduzidos pelos autores, que em condições de menor teor de P no solo, o sistema radicular tem uma magnitude pronunciadamente maior em relação à condição de maior

fertilidade (Figura 6), refletindo um maior número de pontos de crescimento, estratégia adaptativa adotada pela planta para melhor explorar o solo em busca do nutriente escasso, nesse caso um nutriente altamente imóvel no solo, o fósforo. Para nutrientes altamente móveis no solo, como o nitrato, não seria esperada a mesma alteração estrutural do sistema radicular, pois raízes em grande número acabariam competindo entre si pelo mesmo recurso escasso.

O que explica essa hipótese é o diâmetro da zona de depleção do nutriente escasso que se forma ao redor de cada segmento do sistema radicular que o está absorvendo. Nutrientes com baixa difusividade no solo, como o fosfato, apresentam zonas de depleção com diâmetro bastante reduzido, portanto a produção de um grande número de raízes proporcionaria uma melhor exploração do solo em busca de tal recurso, já que elas não competiriam entre si. Por outro lado, no caso dos nutrientes com alta difusividade no solo, desenvolvem-se zonas de depleção com maiores diâmetros ao redor dos segmentos radiculares que os estão absorvendo, e se as zonas de depleção de dois segmentos radiculares se encontrassem (*overlap*), a eficiência de utilização do nutriente (massa de nutriente absorvido por massa de tecido radicular produzido) seria reduzida. Robinson (1991) apresenta uma interessante abordagem sobre zonas de depleção.

Quanto à altitude do sistema radicular, seu valor máximo é sempre associado à uma configuração do tipo “espinha-de-peixe”, que optimiza uma exploração acelerada do solo em busca do recurso escasso (maior volume de solo efetivamente ocupado por raízes), e seu valor mínimo associado a uma configuração dicótoma, que proporciona uma alta eficiência de utilização do recurso (quantidade de recurso absorvido por quantidade de raiz) em um volume restrito de solo. Sistemas radiculares reais apresentam uma configuração intermediária entre esses dois extremos, visto que a melhor estratégia adaptativa da planta representa um equilíbrio entre

eficiência de exploração do solo e eficiência de utilização do recurso do solo, tendendo mais para um dos lados dependendo do genótipo e das condições edáficas.

Os autores verificaram que plantas de soja crescendo em condições de baixo teor de fósforo possuem sistemas radiculares que apresentam uma exploração mais acelerada do solo, uma estratégia eficiente na busca pelo recurso escasso, conforme refletida pelos maiores valores de altitude (Figura 7A). No entanto, quando se comparam valores medidos de a com valores máximos e mínimos calculados (Figura 7B), percebe-se que, independente do teor de P no solo, a estratégia da planta de soja é mais voltada para eficiência de utilização (os valores medidos são mais próximos dos valores mínimos que dos máximos), possivelmente uma característica da espécie ou do genótipo.

Um outro fator interessante é que se o sistema radicular da planta tivesse muito para a configuração “espinha-de-peixe”, este seria muito suscetível a danos físicos, pois cada conexão interna seria ponto de passagem de água e nutrientes provenientes de um grande número de outras conexões. Sendo assim, verifica-se que a arquitetura radicular da soja desvia-se da forma “espinha de peixe” independentemente da concentração de P no solo, conforme indicado pelo desvio dos valores medidos em relação ao valores máximos de altitude (Figura 8).

É importante frisar que valores de magnitude e altitude podem ser calculados não apenas para o sistema radicular inteiro, mas também para pequenos trechos do mesmo. Em estudos deste tipo poder-se-ia verificar o comportamento de sistemas radiculares em solos heterogêneos, com bolsões de maior ou menor fertilidade em relação à média do perfil do solo. Trechos do sistema radicular se desenvolvendo em bolsões de maior fertilidade apresentariam valores de altitude relativamente menores.

6. Metodologia experimental para observação de sistemas radiculares e obtenção de parâmetros

As raízes crescem no solo, um meio opaco do qual elas não podem ser diretamente observadas nem extraídas sem que se introduza algum artefato, destruindo a arquitetura nativa do sistema radicular, ou impedindo análises subseqüentes de um mesmo indivíduo (Lynch, 1995).

Harper et al. (1991) comentam que mais energia pode ter sido gasta no desenvolvimento de tecnologias que permitam o estudo dos sistemas radiculares que no estudo de raízes em si. É mais do que inconveniente que as raízes cresçam geralmente no solo (existem exceções, como as plantas aquáticas), dificultando nossa observação. Embora tenham sido realizados, devido à facilidade de observação, estudos sobre a arquitetura radicular realizados em meio hidropônico produzem resultados sem sentido. Uma característica fundamental dos solos é que são um meio heterogêneo na escala de raiz, enquanto que meios aquosos são homogêneos.

Uma série de procedimentos foram desenvolvidos e utilizados para a obtenção dos parâmetros imprescindíveis à caracterização de um sistema radicular. Nenhuma técnica desenvolvida até agora é capaz de propiciar a obtenção de uma ampla gama de parâmetros que permitam a caracterização de todos os aspectos do crescimento e estrutura radiculares.

Segundo Mackie-Dawson & Atkinson (1991), os métodos disponíveis podem ser divididos em três grandes grupos: (i) *Métodos de extração de raízes*, onde parte ou a totalidade do sistema radicular é removida do solo. Os principais procedimentos deste grupo, seus usos e limitações, conforme descritos por Böhm (1979), são:

1. métodos de escavação: nesses métodos o sistema radicular inteiro ou parte dele é exposto no perfil do solo por escavação e limpeza com escovas ou uso de ar ou água sob pressão. Essa técnica possibilita a descrição da morfologia, extensão e ramificação do

sistema radicular, mas tem como grande limitação o tempo e trabalho consumidos;

2. métodos do monolito: permitem análises quantitativas do sistema radicular. Amostras de solo de diferentes tamanhos são retiradas do perfil do solo, o solo é retirado das raízes e as raízes são coletadas em peneiras. Após a remoção dos detritos, a massa e comprimento das raízes são determinados. O método mais simples de se retirar monolitos é pela escavação com pás, mas uma técnica mais eficiente é a remoção de camada por camada do solo a partir da parede lateral de uma trincheira. Também podem ser usados amostradores especiais, como caixas e armações metálicas (as chamadas “camas de pregos”). Esse último procedimento permite a combinação da análise quantitativa do sistema radicular com a sua representação pictorial (localização no espaço tridimensional) (Schuurman et al., 1971);
3. métodos de tradagem: são usados para se tomar amostras volumétricas de solo-raiz com o uso de um trado, diretamente a partir da superfície do solo, sem a escavação de uma trincheira. A análise das raízes é feita como no método do monolito;
4. métodos de estudo do perfil de uma trincheira: o sistema radicular é exposto em uma parede vertical de uma trincheira com o uso de ferramentas e água ou ar sob pressão. As raízes, fixas em sua posição original, são contadas e seu comprimento é estimado, e seu posicionamento pode ser plotado num filme plástico transparente ou pode ser plotado a partir de fotos; (ii) *Métodos de observação*, onde parte do sistema radicular é observada sem que o mesmo seja retirado do solo, através de uma superfície de observação. Essa superfície de observação pode se constituir de pequenas paredes de vidro verticais ou inclinadas em contato

com o solo (Böhm, 1979), tubos de vidro inseridos inclinadamente no solo (Waddington, 1971), ou mesmo grandes instalações, como os rhizotrons (van de Geijn et al., 1994 e Smit et al., 1994). Esses métodos permitem a observação da taxa de crescimento das raízes visíveis em intervalos curtos de tempo; (iii) *Métodos indiretos*, onde a presença e a atividade de raízes é inferida a partir de medidas indiretas relacionadas com seu funcionamento, geralmente a absorção de água e nutrientes. Podem ser citadas como exemplo as técnicas que empregam soluções traçadoras radioativas.

Os métodos clássicos para estudo de raiz, por exemplo monolito com o uso de amostradores especiais, estudo do perfil de uma trincheira, estudo das raízes cultivadas em hidroponia, podem ser aliados a novos procedimentos, como uso de mini-rhizotrons (Upchurch et al., 1984), processamento de imagens obtidas por vídeo-câmera (Crestana et al., 1994), ressonância magnética nuclear (Posadas et al., 1996), e tomografia computadorizada por Raios-X (Heeraman et al., 1997) de forma combinada ou não, para a obtenção de parâmetros caracterizadores do sistema radicular.

Cada um desses métodos possui inúmeras vantagens e desvantagens e cada um deles se aplica melhor para uma determinada finalidade. Dentre os muitos fatores a serem considerados na escolha do método de estudo, o principal deve ser o objetivo do estudo, e depois a disponibilidade de equipamentos, mão de obra e instalações, o tipo de solo onde se realizará o estudo, e a espécie vegetal que está sendo investigada.

7. Comentários finais

A arquitetura radicular é um fator determinante no sucesso adaptativo de uma espécie em determinado ambiente, visto que mudanças arquiteturais no sistema radicular proporcionam à planta uma maior eficiência de

exploração e utilização dos recursos do solo. A plasticidade do sistema radicular quanto à sua arquitetura permite que a planta destine uma fração mínima de fotoassimilados às raízes para conseguir a quantidade adequada de cada recurso do solo, em diferentes condições edafoclimáticas encontradas, possibilitando maiores rendimentos de grãos e sementes.

Há necessidade urgente de uso de ferramentas analíticas mais eficientes na caracterização e interpretação de sistemas radiculares. Estratégias adaptativas da planta ao ambiente edafoclimático resultam em diferentes arquiteturas radiculares. Tais estratégias podem passar despercebidas ou serem interpretadas incorretamente pelos métodos estatísticos clássicos de análise de médias e variâncias. O uso de ferramentas analíticas inadequadas pode inclusive induzir o pesquisador a medir dados inúteis e deixar de medir parâmetros fundamentais ao entendimento dos processos envolvidos.

O modelo matemático de simulação é uma ferramenta útil no teste de hipóteses derivadas de resultados experimentais, permitindo um aumento na capacidade de entendimento de fenômenos naturais. A modelagem matemática é reconhecidamente uma ferramenta valiosa no direcionamento de experimentos existentes e na sugestão de novas hipóteses para futuros trabalhos de pesquisa. À medida em que o modelo permite a identificação de pontos cujo conhecimento e entendimento ainda é falho, ele pode ser utilizado na definição de prioridades de pesquisa e para ressaltar a necessidade de trabalho multidisciplinar em certas áreas. Todos os modelos matemáticos são mais úteis pelo discernimento que eles nos proporcionam do que por sua habilidade de prever fenômenos naturais (Wullschleger et al., 1994).

A modelagem matemática representa uma promissora metodologia de análise de dados de sistemas radiculares, possibilitando uma adequada visualização, quantificação e interpretação de diferentes estratégias

adaptativas da planta, conforme refletidas pelas diferentes arquiteturas radiculares produzidas em cada condição edafoclimática.

O suprimento de água e nutrientes das plantas depende das interações entre os complexos processos fisiológicos e celulares ocorrentes no sistema radicular, que resultam numa arquitetura específica (habilidade da planta adquirir os recursos do solo), e dos não menos complexos processos iônicos e de transporte ocorrentes no solo (disponibilidade dos recursos do solo às raízes). O atual conhecimento e entendimento de tais processos e de suas interações ainda é insatisfatório, tornando-se urgente a união de forças entre pesquisadores trabalhando com fisiologia do crescimento radicular, caracterização experimental de sistemas radiculares, física, química e biologia de solos e profissionais trabalhando com modelagem matemática.

8. Agradecimentos

Os autores agradecem à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao *United States Department of Agriculture* (USDA) pelo apoio financeiro concedido, bem como à colaboração do Dr. T. C. Hsiao, da *University of California, Davis*, e da Dra. F. Somma, do EC - Joint Research Centre/ Space Applications Institute, Itália.