

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA

Programa de Pós-Graduação em Física.

**O papel da competição por luz e da  
troca de nutrientes na interação entre  
plantas<sup>‡</sup>**

**Mario Reginaldo Fialho Dorneles**

Tese realizada sob a orientação dos  
Profs. Celso Arami Marques da Silva  
e Affonso Augusto Guidão Gomes apre-  
sentada ao Programa de Pós-Graduação  
em Física em preenchimento final dos  
requisitos para a obtenção do grau de  
Doutor em Física.

Santa Maria

2004

---

<sup>‡</sup>Trabalho financiado parcialmente pela CAPES e Fapergs

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA

A Comissão Examinadora, abaixo assinada, aprova a Tese:

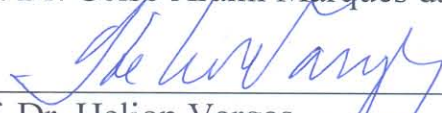
**O papel da competição por luz e da troca de nutrientes na  
interação entre plantas**

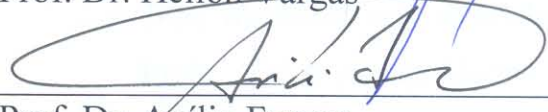
Elaborada por  
Mario Reginaldo Fialho Dorneles

Como requisito parcial para a obtenção do título de  
Doutor em Física

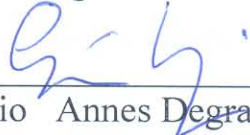
Componentes da comissão examinadora:

  
\_\_\_\_\_  
\*Prof. Dr. Celso Arami Marques da Silva

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Helion Vargas

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Avilio Franco

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Afonso Augusto Guidão Gomes

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Gervásio Annes Degrazia

Santa Maria, 03 de setembro de 2003

## Agradecimentos

Esta tese envolve uma multidisciplinariedade empolgante e faz parte de uma promissora frente de pesquisa: modelagem de ecossistemas. A idealização do tema abordado deve-se à duas pessoas: Prof. Affonso Augusto Guidão Gomes e Prof. Celso Arami Marques da Silva. A estes, eu agradeço pela orientação atuante em todas as etapas do trabalho, pelas sugestões e incansáveis buscas bibliográficas e, sobretudo, pela seriedade com que conduzem seus alunos.

Muitas outras pessoas também fizeram parte desta jornada, colaborando de alguma forma para a minha realização acadêmica. Agradeço à todas elas e de maneira particular:

- aos professores Helion Vargas, Marcelo S. O. Massunaga e Carlos N. Gatts da Universidade Estadual do Norte Fluminense, pela acolhida e auxílio durante a minha estada em Campos-RJ;

- às grandes amigas Magela e Silvete, sempre colegas de Física;

- aos professores do Programa de pós-graduação em Física com quem tive aula ou àqueles que de alguma maneira contribuíram para a minha formação acadêmica;

- aos demais colegas do Laboratório de Estrutura Eletrônica dos Materiais pelos estudos em grupo e também pelos recados de telefone e companhia de conversas e festas;

- aos funcionários Newton, Saionara e Paulo pelo profissionalismo atuante, participando ativamente na formação dos alunos do programa de pós-graduação em Física e

- aos meus pais e ao meu irmão, que, embora distantes, sempre me apoiaram e acreditaram em meu trabalho.

## Resumo

Neste trabalho, apresentamos dois modelos para descrever a dinâmica do crescimento de plantas interagentes. O primeiro sistema utilizado descreve a dinâmica da água, relacionando-a com a dinâmica dos cátions no solo e com a dinâmica da biomassa. A interação entre plantas, que este modelo trata, é sob a forma de competição por luz. O segundo modelo descreve a evolução da biomassa através de processos de transporte, resistência e alocação de nutrientes no tecido vegetal. Neste modelo, nós realizamos duas extensões para a descrição da interação, ambas baseadas na troca de fósforo entre os sistemas radiculares. Estas trocas são promovidas por fungos do tipo micorrizas, com os quais as raízes realizam um processo de mutualismo. Cada extensão, ou forma de interação, está baseada na forma em que o fósforo é transportado, no sentido de ocorrer ou não a conservação das massas. Em todas as simulações realizadas, os resultados são as evoluções temporais das biomassas vegetais, que são divididas em biomassas aéreas e inferiores. As nossas simulações foram realizadas em conjuntos de duas e três plantas de espécies diferentes, onde cada espécie inicialmente foi simulada de maneira isolada, para podermos então compararmos os resultados obtidos com e sem interações. As parametrizações foram feitas tendo como base os modelos existentes utilizados em cada extensão. Os resultados por nós obtidos foram satisfatórios, quando comparados aos resultados fenomenológicos encontrados na literatura.

## Abstract

At this work we present two models to describe the growth dynamics of interacting plants. The first system that we have used describes the water dynamics, and then relates it with the cations in the ground and with the biomass dynamics. The interaction between plants that this model describes is via light competition. The second model describes the evolution of the biomass through processes of transport, resistance and allocation of nutrients at the vegetal tissue. At this model we realized two extensions in order to describe the interaction, both based in the phosphorous exchange between the radicular systems. These exchanges are promoted by micorriza fungi, which the roots perform a mutualism process. The extensions, or interaction way, are based on the form in which the phosphorous is transported, in the sense of occurrence or not of the mass conservation. In all the simulations realized, the results are the temporal evolutions of the vegetal biomasses, which are divided in belowground biomass and aboveground biomass. Our simulations were done by sets of two or three plants of different species, where each specie was calculated at the first moment in a non coupled form. This way we could compare the results obtained with and without interactions. The parameterizations were done based at existing models that are utilized in each extension. Our results were good enough, when compared to another phenomenological results in the literature.

# Sumário

<b>1</b>	<b>A modelagem de ecossistemas</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>A biosfera</b>	<b>7</b>
2.1	Os seres vivos . . . . .	10
2.1.1	Os fungos . . . . .	10
2.1.2	Os vegetais . . . . .	11
2.1.3	O desenvolvimento de uma planta . . . . .	15
2.2	O solo . . . . .	18
2.2.1	As fases do solo . . . . .	19
2.2.2	Colóides . . . . .	27
2.2.3	Nutrientes . . . . .	34
2.2.4	Troca de cátions e pH . . . . .	39
2.3	Organismos . . . . .	43
2.3.1	Micorrizas . . . . .	45
2.3.2	Importância das micorrizas . . . . .	47
<b>3</b>	<b>O modelo MAGE</b>	<b>50</b>
3.1	Hipóteses e simplificações . . . . .	50
3.1.1	Detalhes do modelo . . . . .	52
3.1.2	Dinâmica da água do solo . . . . .	53

3.1.3	Dinâmica dos cátions . . . . .	57
3.1.4	Dinâmica da Vegetação . . . . .	62
3.2	Simulação e resultados . . . . .	66
<b>4</b>	<b>Modelo para alocação com transporte/resistência</b>	<b>75</b>
4.1	Alocação para $C$ , $N$ e $P$ . . . . .	76
4.1.1	Dinâmica das estruturas . . . . .	77
4.1.2	Dinâmica dos substratos . . . . .	79
4.2	Modelo para redes de plantas interagentes . . . . .	85
4.2.1	Descrição do modelo . . . . .	86
4.2.2	Modelo de rede com interação indireta . . . . .	87
4.2.3	Simulação e resultados . . . . .	89
4.2.4	Modelo de rede com interação direta . . . . .	95
4.2.5	Simulação e resultados . . . . .	97
<b>5</b>	<b>Conclusão</b>	<b>104</b>
<b>A</b>	<b>Fotossíntese</b>	<b>108</b>
<b>B</b>	<b>A sonda de nêutrons</b>	<b>116</b>
<b>C</b>	<b>Glossário</b>	<b>119</b>

# Capítulo 1

## A modelagem de ecossistemas

O estudo dos fenômenos que envolvem a vida em uma comunidade geralmente nos conduz a sistemas de difícil descrição matemática. Esta complexidade é devido ao grande número de variáveis e subsistemas interagentes existentes na natureza, tornando a solução desses problemas um dos maiores desafios da ciência [1]. A iminência das questões ambientais está conduzindo o ser humano a reavaliar o seu comportamento em relação ao planeta. Paralelamente a isto, com o intuito de compreender os sistemas naturais, a comunidade científica avança cada vez mais na interdisciplinaridade que os fenômenos naturais apresentam.

A estas frentes de pesquisas faz-se uso de todos os conhecimentos das ciências tais como física, química, matemática, ciências agrárias e sobretudo da biologia, juntamente com o auxílio de modernos equipamentos laboratoriais. Esta diversidade fenomenológica compreende os processos inerentes ao metabolismo dos organismos vivos, os fenômenos de intemperismos e as interações que ocorrem entre os seres vivos ou entre eles e o ambiente.

Em um trabalho recente, Lacroix e colaboradores [2] abordaram as questões relacionadas entre biodiversidade e ecossistema, bem como as mudanças provo-



çadas pela evolução da civilização. As atividades do homem estão causando alterações nos ecossistemas do planeta, tais como declínio de populações e espécies, fragmentação de habitats, poluição do solo, água e ar, e alteração de certos processos tais, como produção de biomassa e ciclos de nutrientes. Entre outros efeitos, essas mudanças estão alterando as estruturas tróficas dos ecossistemas e as avaliações desses efeitos são muito complexas e exigem muito esforço para sua compreensão. As relações que envolvem os indivíduos de um ecossistema não são satisfatoriamente conhecidas, fato este que vem despertando o interesse da comunidade acadêmica. Entre as dificuldades para se estudar as ligações entre biodiversidade e a funcionalidade do ecossistema estão as escalas envolvidas, pois os ecossistemas são heterogêneos e as comunidades são altamente variáveis em espaço e tempo. O conceito de biodiversidade refere-se a uma grande faixa de fenômenos biológicos relacionados a todas as espécies coexistentes em um ambiente fechado.

Em uma resenha sobre os trabalhos discutidos na Conferência de Sistemas Complexos, realizada em Montreal, Canadá, no ano de 2000, relatou-se a grande variedade de sistemas complexos existentes, tais como sistemas ecológicos, sociais, econômicos e políticos [3]. Entretanto, esses sistemas apresentam algumas características em comum: trocam energia com o meio ambiente; têm um grande número de parâmetros e variáveis; os componentes interagem um com o outro de forma não linear e com frequência, têm respostas retardadas e realimentação dos efeitos; dentre esses, os sistemas complexos exibem um alto grau de variação temporal e espacial (novamente, observa-se as questões de escala). Conseqüentemente, esses sistemas são, na maioria dos casos, caracterizados por propriedades inesperadas, interações multiescalas, comportamentos não esperados e autorganizados [3].

Devido á importância dos fatores de escala, ao tratar-se da descrição desses

sistemas, os modelos matemáticos exigem rigor em identificar as fenomenologias que envolvem o sistema a ser descrito, bem como as dimensões e grandezas que envolvem. Por exemplo, em se tratando de reações enzimáticas, processos bioquímicos na fotossíntese, trocas iônicas no solo e no interior da planta, entre outros fenômenos, é necessário tratar com dimensões de caráter atômico ou molecular, da ordem de ângstrons e, geralmente, com escalas temporais de fentossegundos [4]. Ao se trabalhar com modelos meteorológicos, utilizam-se parâmetros de escalas maiores (comprimento em quilômetros e tempo em dias), mas quando se quer informações mais detalhadas neste tipo de sistema, ou resultados mais precisos, deve-se dar entrada ao sistema de informações da biosfera, informações estas que podem ser resultados de modelos de escalas menores, tais como produção de oxigênio ou transpiração. Outros casos promissores de modelos de sistemas naturais são os rios, lagos, plantas, pastagens e florestas, os quais envolvem fenômenos em escalas diferentes, acoplados entre si, o que exige cuidados criteriosos na elaboração de sistemas desse tipo [4].

A seqüência deste trabalho irá aos poucos nos remeter a determinados fenômenos que ocorrem no ciclo de vida dos vegetais, centrados em interações entre grupos de plantas e o meio. O conjunto de plantas interagentes é chamado de sistema solo/planta/atmosfera, ou ainda “rede de plantas interagentes”.

A motivação deste trabalho é elaborar alguns sistemas matemáticos para descrever a dinâmica de uma rede vegetal, tendo como foco principal o comportamento das espécies presentes no ambiente interativo, bem como a produção de biomassa. Para isto, é necessário compreendermos certos processos fisiológicos dos vegetais, reações físico-químicas do solo associadas a disposição de nutrientes, além das interações que ocorrem em um ambiente no qual coexistem vários organismos vivos.

Ao elaborarmos nossas propostas, extendemos dois modelos de uma planta

com propriedades distintas um do outro. O primeiro, conhecido por MAGE (Model for Alkaline Grassland Ecosystem), relaciona a dinâmica da água no solo com a dinâmica da biomassa [5]. Quanto ao outro modelo, trata-se de um sistema matemático para crescimento vegetal baseado na alocação de nutrientes com processos de transporte/resistência [6].

No segundo capítulo falamos sobre a biosfera, a qual é considerada como uma manta que cobre o planeta estendendo-se desde as camadas abissais dos oceanos até os limites da atmosfera, ou seja, é o local em que se pode encontrar pelo menos alguma espécie de ser vivo. Iniciamos comentando sobre a ecologia e, para tal, apresentamos o conceito de ecossistema. Na seqüência, apresentamos a divisão dos seres vivos, dando ênfase aos vegetais e fungos que são os principais objetos de nosso estudo, juntamente com um resumo sobre a composição, as reações e organismos pertinentes ao solo.

No terceiro capítulo, apresentamos nosso primeiro modelo matemático, o modelo MAGE, que originalmente foi utilizado para descrever a dinâmica de pastagens em solos alcalinos. Conforme mencionado anteriormente, esse modelo está dividido em três partes distintas: a primeira refere-se à dinâmica da água no solo, a qual depende das características físicas e da biomassa do próprio solo com entrada externa de água, saídas por evapotranspiração e percolação; a segunda refere-se à dinâmica dos cátions de cálcio ( $Ca$ ), potássio ( $K$ ) e sódio ( $Na$ ) que está sujeita ao movimento da água; a terceira parte trata da evolução da biomassa vegetal, que está dividida em biomassa acima e abaixo do solo. O bloco das biomassas possui funções referentes à fotossíntese, balanço de massa pela respiração, germinação, taxas de morte e índice de colheitas. Neste modelo os processos de interação entre as plantas ocorrem na fotossíntese, através da competição por luz.

A segunda proposta de interação encontra-se no quarto capítulo. É uma

extensão de um modelo para crescimento de uma planta isolada, realizado por J. H. M. Thornley e colaboradores [6]. Neste modelo, a evolução das biomassa depende da alocação de nutrientes com processos de transporte/resistência. Nesse, capítulo nós formulamos duas formas de interação, mas não em termos de competição e sim por processos de compartilhamento ou transferência de massas entre vegetais. Neste modelo, a planta também está dividida em parte superior e inferior, e o transporte de massas ocorre através das raízes por troca de fósforo, baseado nas propriedades dos fungos micorrízicos. As hifas desses fungos conseguem transportar fósforo de um vegetal para outro, criando uma conexão interplantas. Essas trocas ocorrem de duas formas: por transporte indireto, sem ocorrer a conservação das massas transportadas, e por transporte direto, mantendo a massa do fósforo transportado.

Para os apêndices reservamos assuntos importantes, mas não fundamentais, para esta Tese. No apêndice A encontra-se um resumo sobre detalhes dos processos que ocorrem na fotossíntese, no apêndice B, apresentamos um esboço de um instrumento usado para medir a umidade do solo e por fim, no apêndice C, apresentamos um glossário com termos técnicos.

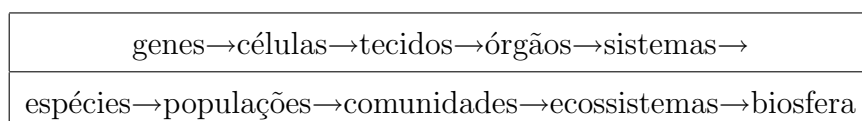
Finalmente, no último capítulo são apresentadas as conclusões deste trabalho.

# Capítulo 2

## A biosfera

Ao se estudar as relações entre animais, vegetais, solo-atmosfera entre outras, deparam-nos com algum estudo ou conceito de uma grande área: a ecologia. Suas origens não têm fontes nem datas precisas, mas existem alguns relatos na história natural grega sobre as relações dos organismos entre si e com o meio. As bases atuais para a ecologia começaram a partir dos primeiros trabalhos dos fisiologistas, juntamente com os estudos sobre dinâmica de populações, conflitos entre espécies e o desenvolvimento das ciências computacionais.

Atualmente, a ecologia tem como base conceitual o ecossistema, que é o conjunto das interações entre os fatores bióticos (parte viva) e abióticos (componentes sem vida). Ao conceituarmos ecossistema, é importante desenvolvermos uma noção intuitiva através do esquema chamado *níveis de organização*, o qual pode ser entendido como um conjunto de entidades, sejam elas genes, células ou mesmo espécies, agrupadas em uma ordem de complexidade [7]. Observamos esquema abaixo:



Em ecologia são estudados os níveis da segunda linha, ou seja, desde espécies até biosfera. Ecossistema, então, pode ser caracterizado como um sistema interagente entre uma comunidade biótica e fatores abióticos de um dado local, através dos quais ocorrem o ciclo dos nutrientes e os fluxos de energia, gerando assim uma troca entre as partes vivas e não-vivas. Dimensionar um ecossistema é uma tarefa difícil, principalmente pela sua complexidade e dificuldade de identificar seus limites, além de considerar o fato da existência de sobreposições de ecossistemas. Quanto ao meio, podemos fazer a seguinte distinção: ecossistemas aquáticos, os quais são mais fáceis de se dimensionar e compreendem oceanos, rios e lagos; ecossistemas terrestres, formado por florestas, tundras, desertos, savanas, pastagens naturais ou artificiais, entre outros.

Os seres vivos estão em constante relação com o meio físico em que se encontram, realizando trocas de energia e massa, impossibilitando, dessa maneira, que um organismo ou uma comunidade viva isoladamente, sem qualquer dependência dos fatores abióticos. Considera-se os seguintes constituintes básicos para um ecossistema: componentes abióticos, que são as substâncias inorgânicas básicas do meio ambiente, tais como nutrientes, minerais e água; transformadores, são seres autotróficos, ou seja, organismos que conseguem sintetizar os seus próprios alimentos a partir de substâncias simples, constituído principalmente pelas plantas verdes; consumidores, compõe-se de seres heterotróficos, que se alimentam de tecidos de outros seres vivos e são basicamente os animais; decompositores, trata-se também de seres heterotróficos que realizam a decomposição das substâncias complexas dos restos de organismos mortos, liberando substâncias mais simples no meio, fechando assim um ciclo de nutrientes que poderão ser reabsorvidos novamente por outros organismos vivos. O grupo dos decompositores é formado geralmente por bactérias e fungos.

Somente os organismos transformadores conseguem usar a energia solar para

sintetizar massa viva a partir de elementos do ar, água e minerais [8]. Portanto, os animais são sustentados pelos vegetais, e em conjunto todos sofrem processos de decomposição em seus tecidos mortos, promovendo o ciclo dos elementos essenciais à vida. Quanto aos fatores abióticos, existe uma série de componentes físicos e químicos em comum, pertinentes à vida da maioria dos seres vivos, independente da espécie ou local. Esses componentes influenciam o desenvolvimento, a produção, o comportamento e os padrões raciais existentes entre as espécies, e ainda apresentam variações de lugar para lugar, podendo ser agrupados da seguinte forma: fatores climáticos tais como luz, temperatura, ventos, chuvas e umidade; fatores edáficos, que são processos relacionados ao solo, tais como a riqueza em nutrientes disponíveis, textura e sua estrutura física.

Existem algumas leis da natureza que são fundamentais à manutenção e equilíbrio da vida [8], das quais podemos citar duas como principais. A primeira, a adaptação, é a capacidade que cada espécie tem de se habituar ou buscar um local no ecossistema, de forma que possa tirar dele os elementos necessários para sua sobrevivência e perpetuação. Também é um dos principais formadores das características raciais dentro de uma dada espécie. E a segunda, a diversidade, que está relacionada à coexistência de espécies diferentes. Dessa forma, menor será a chance de uma delas sobrepor-se perante as outras e tornar-se dominante.

A combinação dessas leis permite-nos algumas interpretações, como, por exemplo, o fato das taxas de multiplicação serem maior que as taxas de morte, fato este que dá relevância à função do predador, o qual ajuda a controlar as populações que lhe servem de alimento. O predador estabiliza o número de indivíduos eliminando os doentes ou mais fracos, deixando dessa maneira os representantes mais fortes para a reprodução, perpetuando assim os melhores padrões raciais das espécies. Portanto, o predador é ruim para o indivíduo, mas não para a comunidade.

## 2.1 Os seres vivos

Existem divergências entre as formas de classificação dos seres vivos. Uma das mais aceitas é a de R. H. Whittaker, dividida em cinco reinos [7]: monera; protista; fungi; vegetal e animal.

Neste trabalho, estamos interessados em fenômenos que envolvam o crescimento das plantas e, para tal, é necessário compreendermos certos processos fisiológicos dos vegetais, reações físico-químicas do solo associadas a disposição de nutrientes, além das interações que ocorrem em um ambiente, no qual coexistem vários organismos vivos. Para a elaboração do presente trabalho, dos grupos de seres vivos citados anteriormente, os que estão relacionados são os fungos e os vegetais.

### 2.1.1 Os fungos

São organismos eucariontes, uni ou pluricelulares e aclorofilados, sendo portanto heterótrofos. A grande maioria dos fungos são pluricelulares e filamentosos. A esses filamentos, que são microscópicos, dá-se o nome de hifas, os quais constituem-se de uma parede tubular fina e transparente, e a partir de um fungo ou grupo de fungos sai um emaranhado de hifas chamado micélio. Os fungos têm duas classificações quanto à forma de obtenção de alimentos: saprófitas, quando se alimentam a partir de matéria orgânica (MO) morta, transformando-a em compostos inorgânicos através de enzimas decompositoras lançadas pelas suas hifas; e simbióticos, quando dependem de outros seres vivos para obterem alimentos. Os fungos são considerados organismos obíquos, ou seja, podem ser encontrados na água, no solo, em vegetais, em animais, no homem e na MO em



decomposição, além de utilizarem o vento como um ótimo meio de dispersão.

Existem algumas associações de fungos que têm características próprias, as quais merecem classificações à parte, devido a sua importância na natureza: os líquens, que são associações que ocorrem entre fungos e algas cianofíceas ou clorofíceas, onde hifas penetram nas algas, retirando nutrientes e fornecendo umidade e sais minerais; micorrizas, que são um tipo de associação entre fungos e raízes de plantas que produz um benefício mútuo, pois enquanto o fungo fornece umidade e alguns sais à planta, esta retribui fornecendo açúcares e aminoácidos [9]. Experimentos ressaltam a importância das micorrizas no auxílio da absorção de nutrientes, bem como suas aplicações na biodiversidade [10], [11], [12]. Este fenômeno é de grande interesse neste trabalho e voltará a ser abordado mais adiante.

### 2.1.2 Os vegetais

As plantas, nos tempos remotos quando emergiram do seu ambiente aquático, sofreram grandes mudanças em sua fisiologia para se adaptarem aos mais variados ambientes, com isto surgiram dois grupos bem distintos. As *bryophytas* (briófitas), conhecidas como plantas inferiores, que não possuem folhas e raízes de forma bem caracterizada, sem apresentar diferenciação de tecidos, podendo viver somente em locais úmidos. O outro grupo é representado pelas *tracheophytas* (traqueófitas), as quais possuem diferenciação de tecidos, apresentando sistemas vasculares, raízes, caule, sementes, folhas entre outros órgãos bem diferenciados. As traqueófitas são chamadas “plantas superiores” [13], cujas principais divisões são as pteridófitas, gimnospermas e as angiospermas. A principal diferença entre as briófitas e as traqueófitas é que as primeiras não possuem tecidos vasculares, cuja função é a condução de água e nutrientes em todas as partes

das plantas. Nos vegetais superiores, cada órgão tem função bem determinada, tais como as folhas que eliminam vapor de água, realizam a respiração e ainda efetuam a fotossíntese. O caule também tem uma função distinta, pois serve de ligação entre as raízes e as folhas, dando sustentação ao vegetal e servindo-lhe de duto para as transferências de solutos. As raízes e galhos podem ser considerados como ramificações inferiores e superiores do caule, respectivamente, onde as primeiras têm função de prender o vegetal ao solo, além de absorver água e nutrientes minerais que a planta irá utilizar em seu metabolismo. As raízes servem também como depósito para reserva de nutrientes e compostos orgânicos.

### **Interações entre vegetais**

No início da vida de um vegetal superior, a produção de biomassa é lenta. Neste estágio, a planta emergente utiliza somente as reservas energéticas da semente ou material que originou o broto, mas após o esgotamento dessas reservas, a plântula (planta jovem) começa a extrair os nutrientes do ambiente, até o final de seu ciclo de vida. Durante esse ciclo ocorrem processos físico-químicos como absorção de água e nutrientes, transporte de solutos no interior do tecido vegetal, fotossíntese, funções e reações que cada nutriente realiza, enfim, uma infinidade de fenômenos que envolvem a vida de uma planta.

Sabe-se que um ser vivo não consegue viver isoladamente, sem precisar ao menos dos componentes abióticos. Uma planta isolada sempre terá a necessidade de nutrientes, água e luz, e, na medida em que surgem outras formas de vida em suas vizinhanças, dar-se-á início a outros fenômenos: interações entre organismos vivos. Estas interações são inerentes ao processo da vida em comunidade, ocorrendo tanto entre indivíduos da mesma espécie quanto de espécies

diferentes, e podem dar-se de várias formas, dependendo das espécies envolvidas, da densidade populacional, das variáveis climáticas, entre outros, tendo portanto, tanto origem biótica quanto abiótica [15].

As interações, sem considerar ataque de pragas, predadores ou qualquer tipo de agente patógeno, classificam-se de forma geral como competição, alelopatia, interferência e simbiose, cujas principais formas são mutualismo, comensalismo e parasitismo [1].

Por competição compreende-se uma disputa entre organismos vizinhos tanto da mesma espécie quanto de espécies diferentes. É talvez o tipo de interação mais comum entre os vegetais em florestas, plantações ou em vegetações densas e intensifica-se na medida em que a densidade das plantas aumenta ou que existam limitações do meio em fornecer os elementos vitais. As disputas mais comuns são por luz; nutrientes e água.

A alelopatia, juntamente com a competição, é o mais importante tipo de interação entre plantas. Trata-se de interações que ocorrem principalmente entre vegetais, através da liberação de substâncias químicas produzidas por eles mesmos, afetando um ao outro. Conforme alguns trabalhos encontrados na literatura, a alelopatia não ocorre somente nas associações planta/planta, mas também existe, embora em menor grau, entre outras associações tipo plantas/microrganismos, microrganismos/microrganismos, plantas/animais e em termos de agricultura todas essas interações devem ser levadas em conta [15]. Os compostos alelopáticos podem ser produzidos em qualquer parte da planta, inclusive a partir de seus restos de tecidos em decomposição. Pode haver o caso de interferência alelopática benéfica entre certas culturas, mas ainda são situações que não estão bem conhecidas.

No caso de interferências, considera-se mais como termo conceitual, pois representa várias formas de interações, como, por exemplo, a ação global sobre

uma cultura de grãos, produzida por efeitos alelopáticos, competições, predadores, moléstias e outros [14]. Os processos de simbiose são caracterizados por relações de troca ou consumo, nem sempre mútuo, entre seres de espécies diferentes. Suas principais formas são comensalismo, mutualismo e parasitismo [1]. O comensalismo é um tipo de simbiose na qual os indivíduos de uma espécie são beneficiados, mas os da outra espécie não percebem a relação, enquanto que no parasitismo, os membros de uma espécie vivem às expensas dos indivíduos de outra, podendo às vezes acarretar a morte da espécie hospedeira. O mutualismo é um tipo de interação simbiótica presente em muitas situações entre espécies diferentes, tais como as associações peixe/peixe, ave/planta, planta/planta, planta/animal e entre outros, o mutualismo planta/fungos. Estas interações trazem benefícios para ambas as partes envolvidas, e, muitas vezes, a sobrevivência de certos seres vivos dependem exclusivamente da associação. Em se tratando de mutualismo, neste trabalho o que nos interessa são as relações entre plantas e fungos, mais precisamente fungos do tipo micorrizas, assunto este que será abordado com mais profundidade na seqüência do trabalho.

No caso da competição entre plantas, a competição por nutrientes, é devido aos nutrientes serem limitados no solo, gerando assim uma concorrência entre os vegetais. Também é relevante nesse processo a capacidade que um determinado ecossistema, floresta ou campo tem de fornecer os nutrientes para o número total de plantas [16] e a isto chamamos capacidade de suporte do ambiente. Este tipo de competição também depende muito da capacidade que cada espécie vegetal tem de absorver nutrientes do meio, mas a quantidade total absorvida dependerá fundamentalmente do porte da planta, pois embora uma espécie seja muito ávida por um determinado elemento, não irá retirar grandes quantidades se esta for de pequeno porte. A competição por água novamente depende da espécie considerada, e este tipo de concorrência torna-se mais evidente quando

ocorre escassez de água no solo, período no qual a planta altera o seu sistema radicular, aumentando o seu tamanho e introduzindo suas raízes nas camadas mais profundas do solo em busca de umidade. Exemplos tipicamente brasileiros de tal comportamento ocorrem na caatinga e nos cerrados, onde encontram-se plantas com raízes extremamente profundas.

A competição por luz, considerado por muitos autores como o principal tipo de competição, pode definir o desenvolvimento dos vegetais de pequeno porte que se encontram à sombra de outros. Algumas espécies adaptaram-se à baixa intensidade de luz para conseguir realizar suas reações fotossintéticas, conseguindo elevadas taxas de conversão da luz em energia fotossintetizada. Em arbustos ou árvores maiores existe competição por luz na própria planta, onde as folhas internas desenvolvem-se sob a sombra das externas. As folhas sombreadas desenvolvem características próprias tais como um aumento da área superficial e diminuição em sua espessura, em relação às folhas mais externas.

### **2.1.3 O desenvolvimento de uma planta**

Os organismos pluricelulares, como os vegetais superiores, completam seu ciclo de vida a partir de um zigoto, que sofre processos de crescimento, diferenciação e morfogênese, até tomar a forma adulta [18]. É difícil separarmos diferenciação de crescimento em termos metabólicos, mas em termos morfológicos podemos dizer que crescimento é um aumento em tamanho, peso e/ou volume enquanto que diferenciação refere-se às variações qualitativas que surgem com o desenvolvimento de células, tecidos e órgãos. A morfogênese relaciona-se à emergência e forma dos novos órgãos e seu arranjo no espaço. Em seres autotrófos o crescimento pode ser percebido e medido externamente, mas internamente envolve uma série de processos bioquímicos tais como conversão de

compostos inorgânicos simples (água, gás carbônico e minerais) em proteínas, carboidratos e gorduras [18].

### **Ciclos de desenvolvimento**

Uma semente germinada, dadas as condições ambientais adequadas, irá crescer até transformar-se em uma planta adulta. Isto é chamado de desenvolvimento vegetativo e a partir de um certo período começa o desenvolvimento reprodutivo, tais como formação de flores, frutos e sementes[13].

### **Medidas de crescimento vegetal**

A medida do crescimento depende basicamente das definições iniciais ou do que se pretende determinar. Portanto, para se realizar tais medidas, de antemão devemos estabelecer alguns pontos, tais como a parte do vegetal a ser determinada e que grandezas serão adotadas para efetuarmos a medição.

Com espécimes cuja dimensão esteja na ordem da dimensão do corpo humano, é normal percebermos variações do tamanho de uma planta por aumento de peso, volume, área ou comprimento, mas esse senso comum pode conduzir-nos a erros. Ao usarmos uma dessas grandezas, devemos levar em conta que um ganho imediato no tamanho de uma planta não necessariamente significa crescimento, pois pode ter ocorrido apenas “inchaço” por absorção de água, ou ao contrário, pode ocorrer crescimento sem aumento de tamanho, como no caso de uma semente germinando. Nesta última situação, as multiplicações celulares estão utilizando apenas as reservas energéticas do material de origem, ocorrendo apenas absorção externa de água pela planta emergente [18]. Somente quando os órgãos fotossintetizantes começam a funcionar é que o aumento de tamanho

por aumento de volume ou similar pode realmente significar crescimento real.

Outra possibilidade de medidas de crescimento vegetal é por aumento de protoplasma, pois reservas de carboidratos, proteínas e lipídios transformam-se em compostos protoplasmáticos. Também podemos fazer uso dos processos de multiplicação celular, no entanto, como vimos anteriormente, no início do ciclo de vida pode haver aumento do número de células sem aumento de peso ou volume, fato este que pode acarretar erros nas medidas.

Diante dessas questões colocadas, percebemos a dificuldade em quantificar o crescimento de um dado vegetal, seja por questões práticas ou laboratoriais. Para contornarmos essas dificuldades ou imprecisões, devemos então criar métodos e adotar grandezas fáceis de serem manipuladas. Medidas de variações de comprimento, área e volume, conforme expresso anteriormente, são feitas através de medidas diretas na planta, mas pode acarretar imprecisões sobre o valor do crescimento vegetal real. Isto ocorre, por exemplo, quando a planta modifica seu conteúdo de água por pressões do meio, ou, entre outros fatores, quando a mesma diminui o crescimento vertical e concentra-se em crescimento radial. Este método tem uma grande vantagem por ser realizado com a planta viva, sem precisar sacrificá-la. Quando se tem laboratórios à disposição, pode-se quantificar a produção de substâncias, que ocorre durante a evolução da planta. É um tipo de medida realizada através da análise da produção ou concentração de determinadas substâncias presentes no tecido vegetal.

Medir o peso vivo é um tipo de medida fácil de ser realizada, mas peca na variação de água que o vegetal pode apresentar. Neste método os órgãos a serem medidos devem ser destacados da planta. Uma das formas de contornar a questão da variação do conteúdo de água é determinar o peso seco da biomassa. É semelhante a medida de peso vivo, porém é mais precisa porque o conteúdo de água é previamente retirado do material a ser conferido. Este é um dos métodos

mais utilizados para dimensionar o crescimento global de uma planta, embora também se tenha a necessidade de sacrificar o vegetal.

O método do peso da estrutura do vegetal seco é feito secando-se o material em estufas a  $100^{\circ}\text{C}$  com ventilação forçada [19]. A curva de crescimento da matéria seca de um vegetal tem comportamento sigmoidal conforme a figura 2.1, pois na fase inicial do crescimento a plântula utiliza apenas as reservas energéticas tornando o seu crescimento lento, e somente após a formação do sistema radicular e das folhas, é que inicia um processo de crescimento rápido devido à ação dos órgãos fotossintetizantes. Ao atingir a fase adulta, a planta inicia uma fase de senescência, estabilizando o seu crescimento.

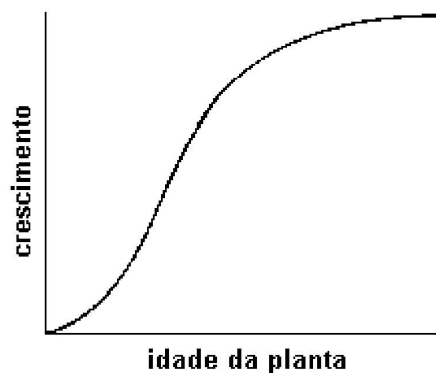


Figura 2.1: Representação fenomenológica do crescimento da biomassa vegetal, retirado de [19].

## 2.2 O solo

O solo não é somente um conjunto de elementos químicos no qual ocorrem



apenas processos físico-químicos, mas sim um sistema que possui vida, chamada biota do solo. Dar um conceito universal ao solo é uma tarefa complicada, pois ele pode ter significados e aplicações distintas, dependendo da ciência ou engenharia que o estuda. Do ponto de vista da Edafologia, pode-se dizer, segundo Joffe, J. S. [20]: “O solo é um corpo natural de constituintes minerais e orgânicos diferenciados em horizontes de profundidade variável, que diferem do material subjacente em morfologia, propriedades físicas e constituição, propriedades químicas e composição e em características biológicas”.

Com exceção do nitrogênio, do oxigênio e do carbono, que provém em grande parte da atmosfera, o solo é a grande fonte de alimento das plantas e possui uma dinâmica gerada principalmente por microrganismos e plantas. Sua espessura varia muito e geralmente é mais espessa em regiões de planícies, vales, áreas de deposições e planaltos, e mais fina ou quase inexistente em regiões rochosas. Em termos de estrutura, o solo é um material poroso onde seus poros têm tamanhos variados e estão preenchidos por água e/ou ar, e os poros menores têm propriedades capilares que serão vistas mais adiante. Além de ser a principal fonte de nutrientes, o solo serve como reservatório da água que as plantas utilizam, sendo também o suporte das raízes, dando sustentação a parte aérea dos vegetais. Neste trabalho, em termos de processos, na parte aérea dos vegetais o mais importante é a fotossíntese, sendo que no anexo A apresenta-se uma revisão dos ciclos que ocorrem durante a fotossíntese.

### **2.2.1 As fases do solo**

#### **Fase gasosa**

A fase gasosa, ou o ar do solo, que difere do ar da atmosfera nas proporções

dos gases constituintes, tem como principal atributo a respiração dos microrganismos e das raízes, fator este que aumenta o  $CO_2$  do solo em até 20 vezes [22] mais que o do ar atmosférico. O  $O_2$  do solo participa da oxidação dos resíduos dos vegetais (matéria orgânica) e da formação de óxidos e hidróxidos do solo.

### **Fase líquida**

A fase líquida é constituída da água que preenche parte dos poros do solo, e sua quantidade e mobilidade dependem do tipo de solo, textura, estrutura e das suas condições físico/químicas. Ela é o veículo de transporte dos íons e é o principal solvente dos componentes da fase sólida. A origem da umidade do solo é basicamente das chuvas e, quando houver, de irrigações, mas nem toda essa umidade está na condição de ser absorvida pelas plantas, pois para tal depende da energia em que se encontra agregada junto ao substrato [22]. A quantidade de água assimilável (ou disponível) pelas plantas compreende uma faixa cujos limites superiores e inferiores são chamados de capacidade de campo e ponto de murchamento, respectivamente. Tanto a água excedente, que esteja acima da capacidade de campo, quanto a água abaixo do ponto de murchamento, não podem ser absorvidas pelas raízes. A faixa de disponibilidade que está entre esses limites é chamada de água capilar e sua retenção ocorre devido a interações entre o líquido e a fração sólida, que serão abordadas mais adiante [23].

Quando uma grande quantidade de água é adicionada ao solo, a porção que fica entre os poros maiores dos constituintes do substrato movimenta-se devido à ação da gravidade, em escorrimento superficial ou percolando (fluxo vertical, em direção às camadas profundas), levando consigo nutrientes para fora da zona de ação das raízes. Esta fração de água é chamada de água gravitacional e o que

a impede de ser absorvida pelas plantas é justamente o seu movimento intenso, maior do que a escala de tempo de absorção pelas raízes. No momento em que todos os poros do solo estiverem preenchidos por água, diz-se que este está saturado e quando a água gravitacional for eliminada atinge-se a capacidade de campo do solo, sendo este o limite superior da água capilar. Este tipo de umidade está retido no solo devido basicamente a duas interações: (a) adesão, que é a atração eletrostática entre os íons da fase sólida e as moléculas de água e (b) coesão, que produz a tensão superficial da água, devido à atração de Van der Waals entre as moléculas de ( $H_2O$ ) [24]. Estas interações dão origem às propriedades capilares dos poros do solo. Além disso, é através da força de adesão que as partículas adsorvem fortemente moléculas de  $H_2O$  em sua superfície e por força de coesão outras moléculas são retidas formando uma cobertura sobre a superfície dos sólidos constituintes do solo [24].

A forma capilar é removida por absorção das raízes e/ou por evaporação e, após atingir o limite inferior da absorção pelo sistema radicular, atinge-se a porção chamada água higroscópica, que são as lâminas de moléculas de água que estão diretamente ligadas à superfície das micropartículas pela força de adesão, a qual só pode ser removida pelo processo de evaporação.

O movimento dos solutos ocorre de uma região com nível de energia maior para outra com nível de energia menor e isto vale para o processo da capilaridade, que é uma combinação dos fenômenos de adesão e coesão. Quando em um líquido existe uma região com maior concentração de íons, ocorre um movimento interno neste, onde sua parte mais concentrada move-se para a região de menor concentração. Este fenômeno é chamado de difusão, mas é um movimento de curto alcance, e só tem relevância em pequenos espaços como o interior das células [25]. Outro fenômeno importante em movimento de líquidos é a osmose, que é semelhante à difusão, porém o fluxo passa por uma membrana seletiva de

partículas, principalmente de íons.

O movimento da água no solo e sua retenção, a captação e o transporte pelas plantas e também sua liberação para a atmosfera dependem, do estado de energia em que ela se encontra. Toma-se como energia padrão da água  $\Psi_{\text{água}}$  a energia quando esta se encontra em condições normais de temperatura e pressão (*CNTP*,  $p = 1 \text{ atm}$  e  $0^\circ\text{C}$ ) e em um determinado nível para estabelecer sua energia gravitacional [19]. Convém salientar que estes conceitos são direcionados principalmente para a água capilar, e nas nossas argumentações a seguir sobre as formas de energia, implica-se em energia cinética e potencial (gravitacional e elétrica) [24]. No solo, a energia cinética é desprezível devido ao seu movimento lento, que são poucos centímetros por dia, restando então, a energia potencial para caracterizar a energia da água [19], portanto a energia total da água do solo é uma medida de sua energia potencial total ( $\Psi_t$ ). Logo,  $\Psi_t$  fica muito bem descrito em termos dos seguintes potenciais: o potencial gravitacional ( $\Psi_g$ ) que confere à água uma tendência contrária aos fenômenos de retenção da umidade nas partículas, pois gera um fluxo para baixo quando as forças de retenção não são suficientes; o potencial de pressão ( $\Psi_p$ ), gerado pela adesão entre os sólidos e a água, que inclui a capilaridade e a adsorção e o potencial osmótico ( $\Psi_{os}$ ) que está relacionado à interação solvente (água) e soluto (íons do solo). Portanto temos:

$$\Psi_t = \Psi_g + \Psi_p + \Psi_{os}. \quad (2.1)$$

Todos estes potenciais tendem a diminuir  $\Psi_t$ . O potencial total da água das plantas ( $\Psi_{\text{planta}}$ ) e o da umidade da atmosfera ( $\Psi_{ar}$ ) são menores que o potencial da água no estado padrão. Para obter  $\Psi_g$  basta estabelecer um nível de referência e então calcular por  $\rho gh$ , onde  $\rho$  é a densidade da água,  $g$  é a aceleração da gravidade e  $h$  é a distância vertical. Para determinar  $\Psi_p$  utilizam-se medidas com tensiômetros no solo ou estimadas através de curvas de umidade

do solo e finalmente para determinar  $\Psi_{os}$  podemos fazer uso da seguinte equação [19]:

$$\Psi_{os} = -RTC, \quad (2.2)$$

onde  $R$  é a constante universal dos gases ( $0.082 \text{ atm.l(molK)}^{-1}$ ),  $T$  é a temperatura da solução e  $C$  é a soma das concentrações dos solutos. No apêndice B, tem-se um exemplo de um instrumento usado para determinar a quantidade de umidade no solo, que é a sonda de nêutrons.

Na presença de radiação solar e vento, com umidade relativa do ar abaixo da saturação, o potencial total da água na planta ( $\Psi_{planta}$ ), encontra-se maior que o do ar ( $\Psi_{ar}$ ) e menor que o do solo ( $\Psi_t$ ), tornando assim possível o movimento da umidade que parte do solo, passando pelo interior da planta onde será evaporada pelas folhas para a atmosfera [19]. A passagem da água do solo para as raízes começa nas células epidérmicas (camada mais externa das raízes) até atingir o sistema vascular (xilema) no seu interior. Esse caminho da água ocorre tanto nos espaços entre as células mais internas (endoderme) quanto através do protoplasma (conteúdo interno da célula), indo de célula em célula. Ao atingir o xilema, a seiva (água com os nutrientes dissolvidos) é conduzida até as folhas pelo sistema vascular, que é então evaporada para a atmosfera.

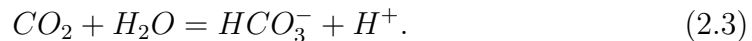
O transporte nos interstícios das células e dentro do xilema são governados por processos de adesão e coesão; na passagem de célula para célula faz-se presente a osmose e no interior das células ocorre a difusão [25]. O vapor de água é transferido de uma superfície molhada para uma vizinhança quando o ar desta estiver com uma pressão de vapor menor, pois, caso o ar esteja saturado, a evaporação e a condensação ficam em equilíbrio, não acontecendo a dispersão da água sob a forma de vapor. Os estômatos das folhas funcionam como superfície molhada, onde seu tamanho, abertura e quantidade por folha variam com a espécie, mas quando diminui a turgescência das folhas, todas as espécies têm a

capacidade de abri-los ou fechá-los para controlar a velocidade da evaporação.

Quando se fala das perdas de água para a atmosfera, deve-se levar em conta a evaporação diretamente do solo mais a transpiração das plantas, e a isto chama-se evapotranspiração. Porém, quando uma vegetação densa cobre toda superfície de uma região, as perdas de água por evaporação tornam-se desprezível em relação às perdas por transpiração [23].

### Fase sólida

A fase sólida é a que mais nos interessa neste capítulo, pois é a mais estável e, além disso, é esta fase que rege os fenômenos físico-químicos do solo [22]. Na realidade, as três fases interagem entre si. O ar fornece  $CO_2$ , que se dilui na solução do solo produzindo ácido carbônico, conforme a reação:



Esta solução ácida participa da decomposição de certos constituintes da fase sólida. A importância desta fase sobre as outras é que ela controla em grande parte a composição da solução do solo, fornecendo os íons que nutrem os vegetais. A fase sólida divide-se em Mineral e Orgânica.

**Fase mineral** A fase mineral origina-se da decomposição das rochas primitivas do solo, através de processos de desagregação ou quebra pelo intemperismo, mudando completamente suas características físico-químicas. Neste processo, os elementos químicos principais formadores das rochas, basicamente *Si* e *Al* e *O*, são liberados como moléculas de  $H_4SiO_4$  e  $Al(OH)_3$ , onde estas rearranjam-se novamente entre si ou com outros íons formando novos minerais. Estes novos minerais são chamados de secundários ou pedogênicos. Os minerais que permanecem com estrutura igual ou pouco alterada em relação à rocha primitiva,

são chamados de primários ou geogênicos, e são os que compõe a parte mais grosseira do solo, como o quartzo, as areias e o silte [22]. A fração do solo que é representada pelos minerais pedogênicos é, em sua maioria maioria, composta por argilas, as quais correspondem à fração mais fina do solo. Os minerais, tanto primários quanto secundários, geralmente apresentam estrutura cristalina. A maioria dos processos físico-químicos que ocorrem na relação solo/água/planta são de natureza superficial, dependendo da dimensão das partículas do solo.

As partículas minerais em ordem crescente de diâmetro são: argila ( $\leq 0,002mm$ ); limo ou silte ( $0,002 - 0,05mm$ ), areias ( $0,05 - 2mm$ ) e outros sem importância em âmbito de nutrição vegetal, que têm diâmetros superiores ao das areias. Logo, do ponto de vista químico, as partículas mais reagentes são as argilas seguidas do silte, pois estas têm área superficial total maior que a fração areia, que são praticamente não ativas.

Existem quatro grupos principais de minerais da fração silte. Os feldspatos, os quais são minerais que podem ser quimicamente classificados como polissilicatos de  $Al$ ,  $K$  ou  $Na$  [22]. Quando dissociados liberam  $K$ ,  $Ca$  e  $Na$ . Os principais tipos de Feldspatos são: 1- Ortoclásio:  $K_2OAl_2O_36SiO_2$ ; 2- Albita:  $Na_2OAl_2O_36SiO_2$ ; 3- Anortita:  $Ca_2OAl_2O_36SiO_2$ .

Outras formas de silte são os piroxênios e anfibólios, que representam dois grupos minerais de silicatos originados do ácido metassílico ( $H_2SiO_3$ ), o qual teve seu  $H$  substituído principalmente por  $Mg$ ,  $Fe$ , e  $Ca$ . Os anfibólios são caracterizados por um agrupamento constituído por cadeias duplas de  $[(Si_4O_{11})^6] \cdot n$  [26]. Os piroxênios, por outro lado, são constituídos de uma longa cadeia de  $[(SiO_3)^2] \cdot n$ . Outro grupo mineral de silte são as muscovitas, as quais são grandes fontes de potássio para as plantas, podendo ser dissociadas inúmeras vezes, persistindo até na fração argila. Um representante deste grupo é a Blotita, a qual libera  $K$ ,  $Mg$ ,  $Fe$  e  $Al$ , podendo ser tóxica às plantas devido à liberação

do *Al*. Por último, temos as Olivinas, que são minerais resultantes de misturas de ortossilicatos (obtidos a partir do ácido ortossílico ( $H_4SiO_4$ )) de *Mg* e de *Fe*. O principal representante deste grupo é o  $[Mg, Fe]_2 SiO_4$  [26], que quando dissociado libera *Mg*, *Fe* e *Si*.

Como dito anteriormente, o tamanho dos minerais primários são reduzidos além da fração silte, e esses pequenos fragmentos são muito reativos, os quais novamente se agregam com outros íons ou elementos até ficarem estáveis, formando a fração argila. Então, devido à sua atividade química, funcionam como um potencial para a acidez do solo, pois ao dissociarem-se podem reter *Ca* ou *K*, e ainda liberar *Al*. Para contrabalancear ou até mesmo anular este efeito, entra em ação a outra parte da fase sólida que é a matéria orgânica, onde esta fornece cátions que podem agrupar-se com as frações de argila. Devido à complexidade e ao tamanho de suas estruturas, os principais minerais da fração argila serão abordados mais adiante.

**Fase Orgânica** Para os vegetais é uma das principais partes do solo [27]. O termo “matéria orgânica” é muito geral, pois pode ser material de origem vegetal ou animal, em estado original ou em decomposição, ou ainda referir-se a materiais em alto estado de transformação, cuja origem, animal ou vegetal, não é mais possível saber. Os compostos desta fase auxiliam nas condições físicas do solo, aumentando a sua capacidade de retenção de água e ajudam na proteção contra erosões, além de ser uma importante fonte de nutrientes para os vegetais [28]. A matéria orgânica é dividida em dois grandes grupos: substâncias não-humificadas e substâncias humificadas. Estes grupos também serão abordados mais adiante.



## 2.2.2 Colóides

Quando existe um sistema com duas fases, onde pequenos arranjos químicos, geralmente sólidos, estão dispersos em uma substância solubilizada, temos o que chamamos de estado coloidal [24]. O leite, a nuvem e o solo são bons exemplos de substâncias coloidais. Em se tratando de minerais, o tamanho máximo das partículas para serem caracterizadas como coloidais é da ordem de 1 micrometro e o mínimo é 0,2 micrometros. O diâmetro das argilas tem no máximo 2 micrometros, portanto, nem todas as argilas são coloidais. Devido ao fato da troca iônica no solo ter suas origens na química de superfície, são esses colóides os responsáveis pela grande maioria dos fenômenos físico-químicos do solo. Os colóides são compostos por elementos de características orgânicas e minerais, que são o húmus e as argilas, respectivamente. Inicialmente, trataremos das argilas, que têm mais presença, para depois tratarmos da parte húmica.

Existem dois grandes grupos de argilas: as silicatadas e as óxido-hidratadas de *Fe* e *Al*. Devido à sua maior ocorrência em terras agricultáveis, primeiro trataremos das silicatadas.

### Constituição das argilas silicatadas

As formas em que os colóides deste tipo de argila apresentam-se são constituídas de lâminas sobrepostas, embora o arranjo e tamanho de tais lâminas dependam da composição química e de sua origem. Elas são muito finas, portanto possuem uma grande área superficial externa e interna entre suas camadas. As pequenas partículas coloidais, também chamadas de micelas, geralmente possuem cargas negativas superficiais, funcionando então como elementos adsorventes de cátions, formando uma dupla camada iônica. A nuvem de cátions

que envolve os colóides está fracamente ligada à superfície [24], podendo mover-se, ser substituída ou até mesmo penetrar nas micelas. Juntamente com esses cátions estão associadas moléculas de água ligadas à superfície coloidal e, em alguns casos, pode haver adsorção de água entre as lâminas coloidais. Quando as argilas são de lugar úmido é mais comum encontrar  $H^+$ ,  $Al^{3+}$  e  $Ca^{2+}$  como principais cátions adsorvidos seguidos de  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$  e  $Na^+$  enquanto que em solos mais secos predominam o  $Ca^{2+}$  e  $Mg^{2+}$  seguidos de  $Na^+$  e  $K^+$  e em último lugar o  $H^+$ .

O grupo das argilas silicatadas pode apresentar em sua estrutura tanto o elemento alumínio como o silício, sendo que o alumínio encontra-se rodeado por seis oxidrilas ou oxigênios formando um bloco octaédrico, e o silício encontra-se no centro de um tetraedro. Isto pode ser visualizado na figura 2.2. Os blocos tetraédricos ou os octaédricos estão unidos formando camadas básicas muito finas, que se sobrepõem formando as estruturas características das argilas silicatadas. Abaixo veremos de que forma ocorrem as trocas iônicas entre as lâminas ou camadas geradoras das argilas.

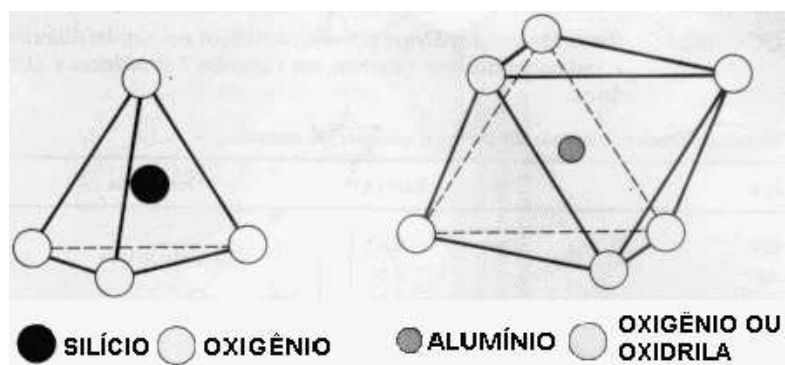


Figura 2.2: A figura da esquerda representa a sílica tetraédrica e a figura da direita representa a alumina octaédrica.

## Substituição isomórfica

Se, no meio em que se encontram as lâminas tetraédricas de silício (sílica) ou octaédrica de alumínio (aluminas), houver outros cátions livres que possuam raios atômicos aproximados aos do  $Al^{3+}$  ou do  $Si^{4+}$  pode haver uma troca, onde esses cátions ocupam o centro dos tetraedros ou dos octaédros [24]. Também é possível haver troca entre o  $Si^{4+}$  e o  $Al^{3+}$ , na qual o  $Al^{3+}$ , ocupando o lugar do  $Si^{4+}$  na sílica, produz uma carga negativa na lâmina, a qual anteriormente era nula.

Caso seja substituído, por exemplo, o  $Si^{4+}$  por  $Mg^{2+}$  ou outro cátion bivalente, serão produzidas na lâmina tetraédrica cargas negativas nos oxigênios das arestas. Com relação à proporção no arranjo entre lâminas tetraédricas e octaédricas, as argilas silicatadas podem ser classificadas em quatro grupos distintos.

**Minerais tipo 1:1** são minerais compostos por uma camada de sílica e outra de alumina de forma alternada, como se pode observar na figura 2.3. Deste grupo a caulinita é a mais importante, cuja composição estimada é (em %): 46,54  $SiO_2$ , 39,50  $Al_2O_3$  e 13,96  $H_2O$  [26]. Ela tem origem a partir da cristalização de soluções de  $SiO_2$  e de  $Al_2O_3$ , com a relação  $\frac{SiO_2}{Al_2O_3}$  menor que 2. A união destas lâminas dá-se por átomos de oxigênio que estão ligados a um átomo de  $Al$  e outro de  $Si$ , simultaneamente. A ligação entre as camadas é muito forte neste mineral, não havendo assim adsorção de cátions ou água nas superfícies internas [22], ocorrendo troca de íons somente nas superfícies externas, dando então a estes minerais um baixo poder de adsorção de cátions.

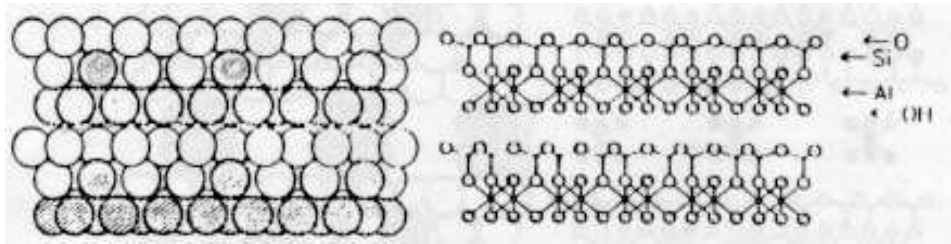


Figura 2.3: Estrutura de um mineral 1:1.

**Minerais tipo 2:1 expansíveis** são formados por duas lâminas de sílica e uma de alumina, representadas na figura 2.4. Possuem dois minerais importantes. A montmorilonita, que é a mais importante do grupo, apresenta-se sob a forma de flocos com suas camadas ligadas fracamente, proporcionando a este tipo de argila uma grande capacidade de adsorção de cátions e água nas superfícies internas [24]. A composição média da montmorilonita é (em %) 66,7  $SiO_2$ , 28,3  $Al_2O_3$  e 5,0  $H_2O$ . A substituição do  $Si^{4+}$  e, principalmente,  $Al^{3+}$  por  $Mg^{2+}$  deixa as faces das suas lâminas com grande número de cargas negativas, que são neutralizadas por  $H^+$ ,  $Al^{3+}$ ,  $Ca^{++}$ ,  $K^+$ , etc. Este tipo de argila tem uma notável capacidade de contração ao secar, pois adsorve grande quantidade de água. O outro mineral é a vermiculita, a qual é estruturalmente semelhante à montmorilonita [24]. A principal diferença está na troca iônica, na qual em certas camadas octaédricas o alumínio é trocado por magnésio, de forma que dois  $Al^{3+}$  são trocados por três  $Mg^{2+}$ . Em outras camadas octaédricas predomina o alumínio com poucas trocas por magnésio, e em grande parte nas camadas tetraédricas encontra-se o alumínio no lugar do silício, gerando uma gigantesca nuvem negativa. Assim, estes minerais tipo 2:1 têm uma grande capacidade de expansão devido ao alto grau de adsorção de cátions e água nas suas superfícies internas e externas, sendo mais expansível que qualquer outro tipo de argila silicatada.

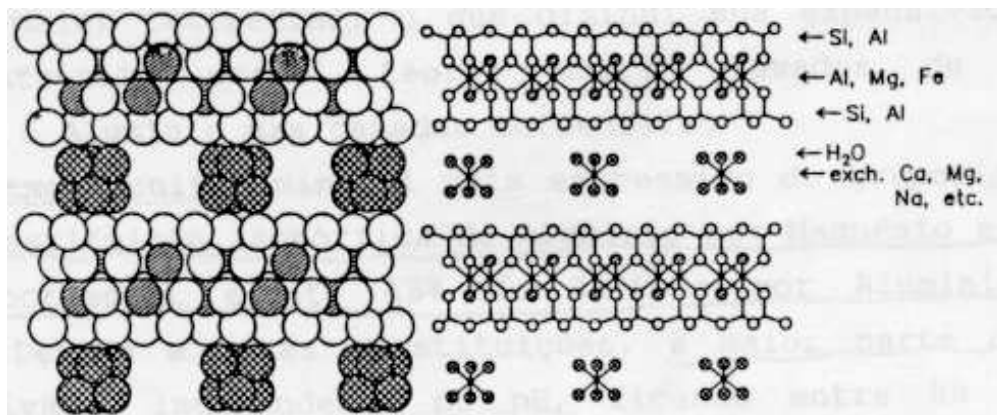


Figura 2.4: Estrutura de um mineral do tipo 2:1 expansível.

**Minerais tipo 2:1 inexpandíveis** possuem arranjo também semelhante ao da montmorilonita, mas são um grupo indefinido, denominado micas hidratadas no qual a illita é o principal mineral. Sua estrutura cristalina é 2:1, porém forma aglomerados muito maiores que os das argilas 2:1 expansíveis [24]. Podemos visualizar a estrutura destes minerais na figura 2.5. Nas suas formas elementares tetraédricas, o silício é trocado por alumínio. Os íons  $K^+$  são os principais cátions neutralizadores, ficando fortemente ligados nas superfícies internas das lâminas, impedindo assim a difusão da água e de outros íons. A illita funciona como retentora de potássio, pois este “colapsa” nas estruturas internas do mineral de forma irreversível, pois o cátion  $K^+$  tem exatamente o tamanho necessário para preencher os possíveis espaços entre as camadas tetraédricas, e este processo é praticamente irreversível, no qual o potássio não ficará mais assimilável pelas plantas. Este mineral é o que apresenta menor capacidade de troca de cátions (*CTC*) das argilas silicatadas.

**Minerais tipo 2:2** são representados pelas cloritas, que são silicatos de magnésio com presença de ferro e de alumínio [24]. A unidade cristalográfica típica

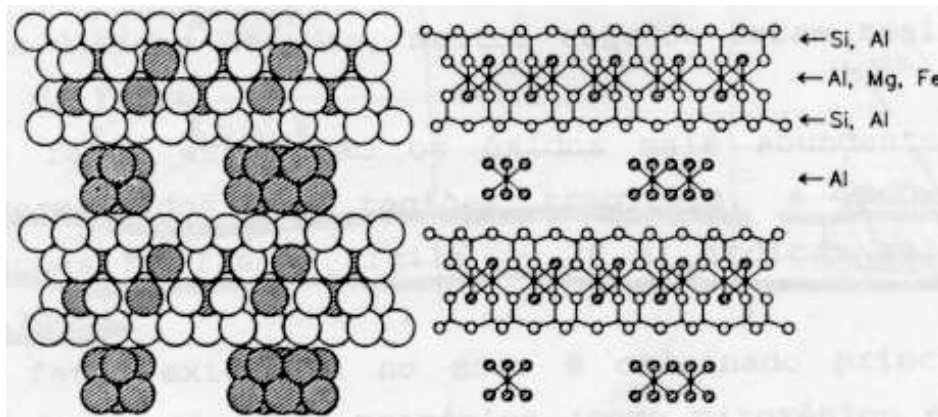


Figura 2.5: estrutura de um mineral do tipo 2:1 não expansível.

é o talco alternado com camadas de brucita [ $Mg(OH)_2$ ]. O magnésio domina a posição octaédrica nas camadas de talco. Este material tem baixa capacidade de troca iônica e adsorve pouca água, como as ilitas.

### Argilas óxido-hidratadas de ferro e alumínio

Embora em menor número, elas estão misturadas com as outras argilas, principalmente em regiões temperadas e predominam em locais tropicais e subtropicais, onde têm solos vermelhos ou amarelos, os quais possuem grande quantidade de óxidos de ferro e alumínio [24].

Estas argilas são óxidos que possuem moléculas de água associadas, por isso sua denominação “óxidos hidratados”. De uma maneira geral, estes tipos de argila são verdadeiros hidróxidos de  $Fe$  e  $Al$ . A gibsita ( $Al_2O_3H_2O$ ) e a goesita ( $Fe_2O_3H_2O$ ) são os hidróxidos de alumínio e ferro, respectivamente, mais abundantes no solo. Estes minerais também possuem arranjo cristalino e podem adsorver cátions nas suas superfícies, embora em menor grau que as argilas silicatadas.

## Parte húmica

O solo é um reservatório de resíduos de animais, vegetais, fungos e outros seres de forma viva, em decomposição ou já totalmente sintetizados. Tais resíduos originam os materiais húmicos, argilas ou os compostos organo-minerais. O húmus e a argila do solo são produtos resultantes da ação conjunta entre organismos vivos e atividades intempéricas, sobre a matéria orgânica do solo (MOS). A parte húmica divide-se em substâncias não humificadas e substâncias humificadas.

**Substâncias não-humificadas** São as frações da MOS que ainda não foram decompostas ou estão em processo de decomposição. Estas substâncias têm comportamento anfotérico, ou seja, podem reagir tanto com substâncias ácidas quanto básicas [27]. Os principais componentes são: carboidratos (celulose, amidos); compostos nitrogenados, fosfatados e sulfatados (proteínas, aminoácidos e ésteres); ácidos orgânicos, ligninas, resinas, gorduras.

As substâncias não humificadas têm importância fundamental na vida microbiana do solo e na sua fertilidade, pois, como exemplo, os ácidos orgânicos participam da decomposição de minerais. Certos compostos funcionam como inibidores e outros como estimulantes ao crescimento das plantas, alguns são grandes fontes de *N*, *P*, *K*, *S* entre outros nutrientes [27]. Também deve-se levar em conta o fato da matéria orgânica funcionar como ambiente para a microfauna do solo, tanto como protetora das intempéries e da ação do sol, quanto como fonte nutritiva. Logo, quando as substâncias orgânicas começam a decompor-se, uma parte dos compostos resultantes são absorvidos pelas plantas, outra pela microfauna, e o restante é mineralizado ou transformado em substâncias humificadas [22]. A mineralização do nitrogênio será vista mais

adiante.

**Substâncias humificadas** Parte da MOS que já sofreu vários processos químicos, a qual apresenta-se sob uma forma impossível de determinar sua condição original. São substâncias amorfas, coloidais, de coloração que vai do amarelo ao marrom, tem alto peso molecular e são muito resistentes à ação de microrganismos [22]. Pode apresentar em sua estrutura alguns açúcares ou proteínas.

A classificação destas substâncias é feita em relação à sua solubilidade em ácidos ou bases: ácidos fúlvicos que são solúveis em ácidos, bases e em água, tendo o menor peso molecular das substâncias húmicas; ácidos húmicos, os quais são solúveis apenas em bases e têm o maior peso molecular; húminas, tratam-se de substâncias humificadas insolúveis em água, ácidos ou bases.

Embora os ácidos húmicos e fúlvicos não sofram a ação dos microrganismos, eles são bastante reativos com a fração mineral [22], formando produtos organominerais, os quais melhoram a estrutura, a capacidade de reter água e a troca iônica do solo. Não há um conhecimento preciso sobre os ácidos húmicos, mas se sabe que são compostos macromoleculares complexos de natureza aromática. Suas moléculas possuem anéis aromáticos, heterocíclicos hexa e pentagonais nitrogenados. Os ácidos fúlvicos também não estão totalmente conhecidos, suas moléculas possuem de 45 a 48% de carbono, 5 a 6% de hidrogênio, 43 a 48,5% de oxigênio e 1,5 a 3% de nitrogênio. A principal diferença de estrutura molecular destes em relação aos ácidos húmicos está no fato de possuírem poucos anéis aromáticos e predominância de cadeias carbônicas [27]

### 2.2.3 Nutrientes

A planta constrói seus tecidos a partir de determinados elementos químicos,



ou íons destes, os quais são retirados do solo, água ou ar. Os elementos reconhecidos como vitais às plantas são em torno de 17, mas pode ocorrer a presença de outros no tecido vegetal, porém sem importância comprovada no metabolismo ou alguns podem ainda serem tóxicos. Os elementos essenciais (excluindo o carbono, o hidrogênio e o oxigênio) são retirados essencialmente do solo [24] e geralmente recebem a seguinte classificação: macronutrientes que são, em ordem decrescente, o nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio e enxofre; micronutrientes, cujo grupo é composto pelo ferro, manganês, boro, molibdênio, cobre, zinco, cloro e cobalto.

A divisão em macro e micro nutrientes refere-se à quantidade de exigência pelas plantas, mas todos são absolutamente necessários. De uma maneira sintetizada, abaixo encontram-se determinadas funções e ou ocorrências de alguns dos principais macronutrientes:

Quanto ao carbono, oxigênio e hidrogênio, a maior parte destes elementos provém do ar e da água. As principais funções de cada um destes nutrientes pode ser resumida em uma só, uma vez que o gás carbônico ( $CO_2$ ) e a água ( $H_2O$ ), juntamente com o nitrogênio, atuam simultaneamente durante o processo da fotossíntese formando substâncias nitrogenadas simples, proteínas e carboidratos [19]. Para se ter uma idéia da importância desses nutrientes, em torno de 95% da matéria seca das plantas contém em média 45%*C*, 42%*O*, 6,5%*H* e 1,5%*N*. O oxigênio do solo também tem grande importância para a respiração da biota e das raízes, e está comprovado que a sua deficiência prejudica a absorção da água e dos outros nutrientes e ainda afeta o crescimento radicular [24].

## **Nitrogênio**

O nitrogênio é essencial na formação das proteínas, além de fazer parte de

compostos importantíssimos como a clorofila, vitaminas, hormônios, enzimas e outros [29]. A grande fonte de  $N$  é a atmosfera, pois tem aproximadamente 375 mil toneladas na região acima do solo, para cada  $10000m^2$  [19]. Entretanto, na forma contida no ar,  $N_2$ , somente algumas bactérias denominadas diazotróficas têm capacidade de aproveitá-lo, bactérias estas que podem viver livres no solo ou associadas às plantas. Somente algumas espécies da família das leguminosas e outras famílias de espécies vegetais formam estruturas especializadas, na qual a bactéria localiza-se e usa o  $N_2$  atmosférico, transferindo-o para a planta em troca de proteção e fonte de energia [30]. Os microrganismos ao alimentarem-se da matéria orgânica a decompõem por processo enzimático produzindo minerais de nitrogênio, sob a forma de amônia ou nitratos, que são as formas em que as plantas, em geral, absorvem  $N$ . Este processo é conhecido como mineralização do nitrogênio [31].

Ao ocorrer nova adição de matéria orgânica ao solo, os microrganismos nele já existentes multiplicam-se e para isto precisam de  $N$  para sintetizar suas estruturas celulares. Quando o solo apresenta pouco nitrogênio sob a forma orgânica, os microrganismos utilizam o  $N$  já mineralizado e fazem um processo inverso, tornando-o orgânico novamente. Este processo é conhecido como imobilização do nitrogênio. A mineralização e a imobilização ocorrem simultaneamente, mas a intensidade de um ou de outro depende da relação  $C/N$  existente nos compostos orgânicos em decomposição. Os compostos com a relação acima de 30:1, considerada alta, favorecem a imobilização do N, já os compostos com a relação abaixo de 20:1 ocorre a mineralização em maior número e na faixa de relação que compreende entre 20:1 e 30: a intensidade dos processos ficam relativamente iguais [31]. Experimentos realizados em solos tropicais mostraram que a temperatura do solo também determina as taxas de mineralização do N [32].

## **Fósforo**

O fósforo tem influência direta na respiração e na produção de energia, pois tem parte na composição do trifosfato de adenosina (ATP) [29]. Também atua na fotossíntese, na divisão celular, melhora a qualidade de muitas frutas e verduras e sua maior concentração é nas sementes. As plantas absorvem o fósforo basicamente como íon ortofosfato primário ( $H_2PO_4^-$ ) ou em menores quantidades ortofosfato secundário ( $HPO_4^{2-}$ ), ou ainda raramente na forma de outros compostos. Nos solos tropicais, devido à baixa disponibilidade de  $P$ , os microrganismos, além da decomposição da matéria orgânica, têm papel importante na ciclagem e disponibilização destes nutrientes para as espécies vegetais.

## **Potássio**

É de extrema importância, pois este nutriente participa de várias fases do metabolismo vegetal e algumas vezes pode ser encontrado em quantidades maiores que o fósforo, e, em condições de grande disponibilidade, é absorvido em excesso, denominado potássio supérfluo [24]. É um elemento essencial na fotossíntese, tem uma relação importante com o nitrogênio no tecido vegetal, pois excessos de  $N$  podem ser contornados com uma adubação à base de  $K$  e alguns sintomas por excesso de  $N$  são semelhantes aos causados por falta de  $K$  [24]. O potássio também participa da síntese de proteínas, carboidratos, tem atuação na respiração das plantas e ainda, entre outras atribuições, controla a abertura dos estômatos [29].

## **Cálcio**

Tem importância tanto nas plantas quanto na fertilidade dos solos. Ele participa efetivamente do controle da acidez do solo e da seiva, atua no controle da permeabilidade da membrana citoplasmática, neutralização de ácidos tóxicos, desenvolvimento e funcionamento das raízes, entre outras funções [19]. É absorvido pelas raízes sob a forma de  $Ca^{2+}$ . A maioria dos solos brasileiros são ácidos, o que pode ser resolvido com a aplicação de compostos carbonatados ou óxidos. Geralmente é usado o calcário dolomítico, que além de neutralizar a acidez fornece  $Ca^{2+}$  e  $Mg^{2+}$  [33].

Acima descrevemos algumas das principais funções de sete dos nove principais elementos. Os restantes, inclusive os micronutrientes, têm importância fundamental no metabolismo das plantas, mas não os consideraremos neste trabalho, por questões que serão abordadas a seguir. Existem alguns elementos como o sódio, o flúor, iodo, silício, estrôncio e bário presentes nas plantas, mas não está comprovado se são essenciais aos vegetais, porém sabe-se que a presença de alguns deles pode favorecer o crescimento vegetal [31]. Um belo exemplo é o sódio, pois alguns pesquisadores o incluem como micronutriente, que inclusive tem ação semelhante à do potássio em determinadas reações, e algumas plantas o utilizam em quantidades razoáveis, como o coqueiro da praia [29]. Atribui-se ao sódio, também, uma ação na mudança do estado gel para o estado sol no citoplasma, pois os íons dos metais alcalinos ( $K^+$ ,  $Na^+$ ) aumentam a quantidade de água no citoplasma e os íons alcalinos terrosos ( $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$ ) a diminuem [27].

Citamos as funções de poucos nutrientes apenas para enfatizar a ação daqueles usados em maiores quantidades pelas plantas e também porque são os mais importantes para o nosso trabalho. No entanto, existe uma propriedade comum aos 17 nutrientes, que é o fato de todos eles, além de serem fundamentais para o crescimento vegetal, embora em quantidades diferentes, são também limitantes

para o crescimento [31]. Por exemplo, se tivermos um ambiente para o cultivo de uma espécie que possui todos os nutrientes em quantidade suficiente para seu pleno desenvolvimento, com exceção do ferro, então este elemento é um fator limitante para o crescimento da planta, embora saibamos que o ferro seja usado em quantidades mínimas. Isto vale para todos os elementos e ao mesmo tempo, ou seja, se suprimos a necessidade de determinado nutriente -inclusive água, luz solar, ou outro fator abiótico- o limitante será o próximo em maior falta de disponibilidade às plantas.

#### 2.2.4 Troca de cátions e pH

Uma característica importante do solo é que ele pode reagir ou como ácido ou como base, dependendo de suas características [24]. A acidez significa excesso de íons  $H^+$  sobre íons  $(OH)^-$  e a alcalinidade, o contrário. A concentração de um destes íons tem influência direta na disponibilidade ou absorção de nutrientes pela planta. Uma maneira de descrever essas concentrações é o pH, que é o logaritmo do inverso da concentração de  $H^+$  [24], ou seja:

$$pH = \log \frac{1}{[H^+]}, \quad (2.4)$$

onde  $[H^+]$  é a concentração do cátion de hidrogênio. Em outras palavras, o pH refere-se à diminuição da atividade do hidrogênio, pois quanto maior for seu valor, menor será a concentração de  $H^+$  na solução. A medida do pH fornece os valores das concentrações tanto de  $H^+$  quanto de  $(OH)^-$ . Em uma solução destes íons com água, o produto das concentrações é:

$$[H^+] \cdot [(OH)^-] = 10^{-14}. \quad (2.5)$$

Os valores máximos e mínimos do pH são 14 (alcalino) e 0 (ácidos) e, tratando-se de solos, nos minerais varia geralmente de 3 a 10, mas nos solos

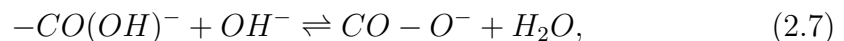
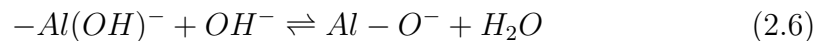
produtivos a faixa vai de 5 a 7 em regiões úmidas e de 7 a 9 para regiões áridas [24].

### **Cargas negativas**

As cargas negativas têm grande importância no solo, pois retêm os cátions nutrientes das plantas, impedindo que estes sejam lixiviados ou percolados, mas de forma que as plantas possam retirá-los [22]. As origens dessas cargas são:

**Cargas permanentes:** originam-se das substituições isomórficas das argilas, principalmente as do tipo 2:1, que possuem substituição do *Si* por *Al* nos tetraédros e de *Al* por *Mg* ou *Fe* nos octaédros, onde os cátions que substituem têm valência menor que os originais, criando assim uma região de carga negativa nos colóides [22].

**Cargas dependentes do pH** estas cargas são geradas a partir do aumento do pH do solo e, caso este diminua, ions  $H^+$  ligam-se às cargas negativas neutralizando-as. Estas cargas podem ocorrer por ionização das oxidrilas  $OH^-$  ligadas ao *Si* nas arestas das argilas, tanto do tipo 2:1, quanto 1:1 e em substâncias húmicas. Este processo pode ser representado simplifcadamente da seguinte maneira:



onde  $-Al(OH)^-$  em 2.6 representa a extremidade das argilas e  $-CO(OH)^-$  em 2.7 representa as cadeias carbônicas do húmus [24]. A interpretação das reações acima é simples: para um valor alto do pH ocorre uma diminuição da atividade do cátion  $H^+$ , ficando assim uma maior concentração que direciona as reações

para a direita, mas se o pH for baixo, os íons  $(OH)^-$  reduzem-se forçando as reações no sentido da esquerda.

Outra ocorrência dá-se por reações na superfície de hidróxidos de *Al* e *Fe*, que, com o aumento do pH, os cátions  $Al(OH)_2^+$ , presos aos minerais de argila, são liberados ao combinarem com o ânion  $(OH)^-$  formando então  $Al(OH)_3$ , deixando assim uma região negativa no colóide. Este processo vale também para para os hidróxidos de ferro [22].

### **Cargas positivas**

As cargas positivas geralmente ocorrem em menor número nos solos, mas têm grande importância ao fixarem ânions, inclusive nutrientes como o íon fosfato. São dependentes do pH e aumentam à medida que este diminui. As hidroxilas presentes nas superfícies dos óxidos de ferro e alumínio e em argilas silicatadas tipo 1:1, podem ser substituídas ou reagir com cargas positivas, onde cátions  $H^+$  combinam-se com as hidroxilas. De maneira simplificada podemos assim representar:



Os ânions absorvidos podem ser  $Cl^-$ ,  $NO^-$ ,  $HSO_4^-$  e outros como íons de fósforo, mas isto é um processo que não está bem conhecido [22].

### **O pH dos solos brasileiros**

Considera-se um solo neutro quando este possuir um pH igual a 7, no qual as cargas negativas de seus colóides estão neutralizadas por cátions tipo  $Ca^+$ ,  $Mg^+$ ,  $K^+$  ou  $Na^+$ . No entanto, a maioria dos solos do Brasil são ácidos [33] com o pH na faixa de 4,5 a 5,5. A média da acidez em termos do pH para uma boa

produção vegetal é em torno de 6,5, pois as cargas negativas dependentes do pH impedem a retenção dos cátions nos colóides do solo. A retenção desses cátions no solo é um processo reversível, ou seja, eles são trocáveis e os mais comuns são  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$ ,  $Al^{3+}$ ,  $Na^+$ , e  $H^+$  e existem outros em quantidades mínimas tais como  $NH_4^+$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$  e  $Fe^{+3}$ . Este processo chama-se capacidade de troca de cátions (CTC) do solo e quanto maior a CTC, maior é o potencial agrícola.

Para determinar o pH dos solo são usados basicamente dois métodos: o primeiro é o eletrométrico que consiste em dissolver o solo em água com a relação solo:água 1:2,5 mergulhando-se um eletrodo padrão ligado a um potenciômetro; o segundo método é com corantes, que é mais fácil, porém sua precisão é menor que a do método anterior. Como certos corantes mudam a cor para determinados valores de pH, então satura-se o solo com o corante e após um tempo observa-se a cor de uma gota da solução e compara-se com padrões que relacionam a cor com o valor do pH.

Para se determinar a CTC, satura-se o solo com um determinado cátion (por exemplo  $NH_4^+$ ) e depois retira-se o excesso deste cátion, lavando a amostra saturada com um líquido de baixa polaridade, como exemplo o álcool etílico [22]. Desloca-se então o cátion adsorvido com  $Na^+$  usando  $NaCl$  e determina-se o cátion deslocado obtendo a média da CTC. Essa média equivale à soma dos cátions trocáveis:  $Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+ + Al^{3+} + Na^+ + H^+$ .

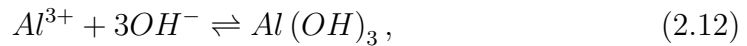
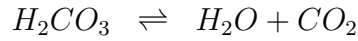
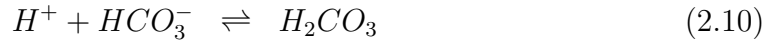
Para se fazer a correção da acidez dos solos são usados predominantemente calcáreos, que são carbonatos de cálcio ou de magnésio [33]. De uma maneira simplificada, as reações que ocorrem com o  $CaCO_3$  no solo são primeiramente a hidratação:



valendo o mesmo para o  $MgCO_3$ , onde os íons da reação acima irão realizar o



processo de neutralização da acidez, na seguinte seqüência (simplificada):



assim os cátions  $Ca^{2+}$  e  $Mg^{2+}$  simultaneamente irão ser adsorvidos nos colóides substituindo os íons  $Al^{3+}$  e  $H^+$ , na medida em que as reações acima vão sucedendo-se.

## 2.3 Organismos

Os microrganismos, raízes de plantas vivas e diferentes tipos de animais que estão presentes no solo, dão-lhe uma característica de ambiente vivo. As variedades de espécies e populações dependem de uma infinidade de fatores, tais como origem e natureza do solo, bem como as suas propriedades físico-químicas, condições climáticas, vegetação e, sobretudo, o seu manejo quando explorado. Uma exploração irracional traz conseqüências danosas à estrutura e fertilidade, e essa diminuição do “vigor” do solo está em grande parte relacionada à alteração da diversidade de sua microfauna. A seguir, encontram-se os principais grupos de seres vivos existentes no solo.

### Bactérias

Existem representantes de todas as ordens que formam a classe Bactéria. Incluem formas esporulantes e não esporulantes de bacilos, cocos, vibriões e

espirilos, com variações de tamanho e forma, de respiração tanto anaeróbica quanto aeróbica e ainda autotróficas ou heterotróficas. Dentre as bactérias autotróficas, as principais são as nitrificadoras, das quais um grupo oxida sais de amônia produzindo nitritos e outro transforma nitritos em nitratos, e em menores quantidades existem algumas que atuam em compostos de ferro e outras que oxidam  $CO$  e  $CH_4$ . Têm ainda grande importância no ciclo do  $S$ ,  $Fe$  e na disponibilidade de  $P$ . As heterotróficas, que são a maioria, alimentam-se de substâncias orgânicas, participando ativamente na decomposição da celulose, açúcares, proteínas e certos compostos nitrogenados. Também pertencem a estas, as bactérias que fixam o nitrogênio atmosférico no solo. Determinados tipos de bactérias realizam associações mutualísticas com raízes de planta que apresentam solos deficientes em fosfatos, as quais solubilizam rochas fosfatadas. Temos ainda as diazotróficas, que fixam o  $N_2$  atmosférico, tanto em condições livres no solo ou em associações endofíticas que podem evoluir para simbiose [34].

### **Actinomicetes**

Têm forma semelhante aos fungos de bolores, formando micélios unicelulares, mas com hifas menores que as produzidas por fungos. São os organismos em segundo lugar mais populosos no solo, e participam também na degradação das substâncias orgânicas, liberando nutrientes.

### **Animais**

Consistem em cupins, insetos, formigas, moluscos, e, entre outros, minhocas. Atuam no solo modificando-o, revolvendo, dessa forma auxiliando na estrutura

física do substrato. Também exercem função no controle da população de outros tipos de organismos. As galerias provocadas por larvas, insetos, minhocas, besouros e outros, servem à penetração das raízes, à infiltração da água e à circulação do ar. Algumas espécies de animais auxiliam na decomposição da matéria orgânica, triturando-a, tornando-a dessa forma mais acessível para outros organismos menores atuarem [21].

## **Fungos**

Encontram-se em números menores de grupos em relação às bactérias e actinomicetos, mas têm grande importância no solo. Sua ocorrência depende muito das condições físico-químicas, juntamente com o clima, além das técnicas aplicadas, no caso de área agrícola. Em se tratando de quebra de compostos orgânicos, os fungos são mais eficazes que qualquer outro grupo de organismos.

Desta seção sobre organismos, daremos mais atenção aos fungos do tipo micorriza, cujo significado vem do grego, “raízes de fungos” (*myke=funco* e *rhiza=raiz*).

### **2.3.1 Micorrizas**

Com o esgotamento dos recursos naturais, bem como as fontes naturais de fertilizantes e degradação dos solos agricultáveis, vem crescendo o uso de métodos alternativos para contornar estas questões ambientais. Nestes métodos alternativos, sem entrar em detalhes, faz-se manejo de plantas adequadas em conjunto com associações de microrganismos, que melhoram as condições físico-químicas do solo [34], [36], [37]. No que se refere ao uso de microrganismos, vem-se pesquisando muito o uso de fungos micorrízicos, determinados tipos de

bactérias ou, ainda, associações destes, fazendo jus às suas atribuições ao sistema solo/planta [38], [40]. As associações mutualísticas fungo-raiz formam um sistema dinâmico, realizando trocas de massa com tal importância, que esse tipo de fungo não sobreviveria por muito tempo se não estivesse agregado em algum tipo de raiz viva [41].

Experimentos realizados com mandioca mostraram a importância de certas associações entre determinados tipos de bactérias e fungos VAMs na produção agrícola deste vegetal, que é muito exigente em nutrientes, mas consegue adaptar-se em solos de baixa fertilidade graças à associação VAM/bactérias/planta [36]. Existem trabalhos também para o caso de absorção e transporte de fósforo através de endomicorrizas em plantas de soja [42], [55]. A inoculação de VAMs em mudas de árvores florestais mostraram efeitos de crescimento de até 80% para algumas espécies, quando comparadas com o crescimento de mudas não inoculadas [41], [52].

Dada as condições de umidade e temperatura, os fungos começam a se reproduzir e suas hifas ramificam-se indo em busca de uma planta hospedeira, para penetrarem suas raízes. Este fenômeno gera um aumento da área de captação das raízes, maximizando a absorção de água e nutrientes, diminuindo a resistência que a planta sofre para absorção de solutos [42], [65]. De acordo com o aspecto fisiológico da colonização fúngica no sistema radicular, as micorrizas classificam-se em dois grandes grupos [43]: *ectomicorrizas*, caracterizadas por um manto de hifas que cobre as células da epiderme das raízes e, *endomycorrizas*, que consistem de hifas que crescem no solo, externamente às raízes e estruturas especializadas que se desenvolvem internamente nas células das raízes.

As micorrizas além de auxiliar os vegetais na captação de solutos, servem de barreira física contra invasões de patógenos no sistema radicular [44]. As ectomicorrizas, em regiões temperadas, têm significativa presença em espécies

florestais e ocasionalmente em herbáceas ou gramíneas perenes [43], [44]. Dentre as endomicorrizas se destaca um grande grupo denominado *Fungos Micorrízicos Arbusculares* (FMA) ou, do latim, *Vesicular-Arbuscular Mycorrhizas* (VAM), cuja nomenclatura é devido às estruturas que o fungo cria para poder fixar-se e estabelecer as trocas com as plantas, que são os abúsculos e as vesículas, conforme a figura 2.6.



Figura 2.6: Representação da anatomia de uma raiz com micorriza arbuscular.

### 2.3.2 Importância das micorrizas

Quais mecanismos a natureza utiliza para manter a diversidade de espécies vegetais em um ecossistema? Como podem pequenos arbustos ou gramíneas terem êxito na sombra de grandes vegetações? Nos últimos anos vêm sendo realizados experimentos que estão dando outras atribuições às hifas micorrízicas, que é a de conectar plantas a partir de suas raízes através do micélio fúngico. Estas conexões realizam transferência de nutrientes, sendo que os fungos de maior presença nesses experimentos são do tipo VAMs [45], [48], [49].

A grande diversidade de grupos de micorrizas no solo permite-lhe promover

as conexões formando uma verdadeira rede de transporte entre as mais variadas espécies vegetais, sendo que algumas dessas espécies têm dependência direta das ligações para captar determinados nutrientes, caso contrário não sobreviveriam [49], fato este que reforça a idéia de que as micorrizas desempenham importante papel na manutenção da biodiversidade. Podemos visualizar a formação de redes através do esboço representado pela figura 2.7.

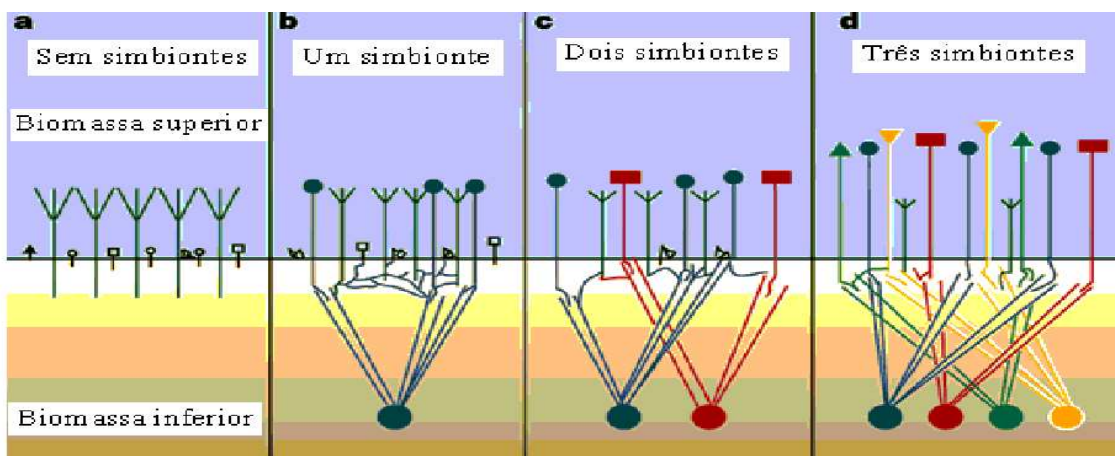


Figura 2.7: Representação de redes hifa/planta, [45].

Diferentes espécies de plantas podem ser conectadas por um mesmo micélio, transferindo compostos de *C*, *N* e *P*, sendo que alguns casos ocorrem de forma bidirecional [50]. Embora as interações entre plantas e micorrizas ainda não sejam bem conhecidas para a maior parte das espécies vegetais, existem diversos trabalhos evidenciando interações com resultados negativos, neutros ou positivos, para todas ou algumas das plantas envolvidas nas rede de interação [51]. Em regiões de ambiente natural, tipo caatinga e pastagens de semi-árido, foram identificadas várias espécies de VAMs, desempenhando importante papel na absorção de fósforo [53], [54], além de auxiliar na recuperação da massa vegetal em solos desgastados por erosões e poluição industrial [40].

Um dos métodos utilizados para a recuperação de áreas degradadas ou naturalmente de baixa fertilidade é o uso de leguminosas de pequeno porte, pois estes vegetais têm boa adaptação a estes tipos de solo e produzem considerável quantidade de biomassa. Porém o fósforo é um nutriente limitante para o crescimento de leguminosas, então o uso de micorrizas nessas condições é uma alternativa como fonte desse elemento [44]. O uso de FMAs também é objeto de pesquisa em cultivo de eucalipto e sesbânias, onde se observou a eficácia dos micélios no aumento dos substratos de  $P$  na biomassa e também a transferência de nitrogênio entre as plantas, via hifas [56], [57]. Ainda utilizando-se eucaliptos, foi testada a inoculação de alguns tipos de ectomicorrizas em solos com diferentes potenciais hídricos e doses de  $P$  [60].

Neste capítulo foi dada uma visão geral do ambiente que envolve uma planta, juntamente com certas interações que podem ocorrer entre vegetais e outros organismos. Estas revisões servirão de subsídio para interpretação dos próximos capítulos, nos quais serão apresentados modelos matemáticos para descrever a evolução temporal da biomassa de plantas em um ambiente interativo.

# Capítulo 3

## O modelo MAGE

Trata-se de um modelo utilizado originalmente para ecossistemas de pastagens, que descreve a evolução da biomassa vegetal sujeita às condições físico/químicas do solo e ainda permite a inclusão de mais de uma espécie de planta. Algumas características do solo, tais como a porosidade, a capacidade de retenção de água e a condutividade hidráulica estão sujeitas à variações dependentes da dinâmica da vegetação, principalmente das raízes as quais são consideradas biomassa inferior.

### 3.1 Hipóteses e simplificações

De maneira geral, considera-se o solo, ou substrato, como uma mistura de sólidos orgânicos e inorgânicos, ar, água, e microrganismos, que se encontram na superfície (crosta) terrestre [5]. Todos estes componentes interagem entre si sendo que os microrganismos catalizam muitas reações. A química do solo depende muito de um filme fino aquoso envolvente às suas partículas, por isso a



formação do substrato possui uma grande dependência da química de superfície (colóides), da geoquímica, da mineralogia, da microbiologia e da bioquímica. Para diversos elementos, em particular o Carbono, o Nitrogênio e o Enxofre, o papel dos micróbios determina de maneira quase que total as taxas de reação no solo.

Neste modelo, considera-se o solo como uma camada ou lâmina de 1m de profundidade dividida em duas subcamadas, a de superfície e a mais profunda. Na subcamada de superfície encontra-se a maior parte do sistema de raízes, e conseqüentemente, as características dessa porção dependem muito da matriz constituinte do solo, assim como da vegetação existente. A lâmina profunda depende essencialmente das propriedades da camada de superfície, da distribuição das partículas e do espaço aberto pelas raízes mais profundas. O efeito da vegetação no solo de superfície é descrito pelos efeitos da porosidade não capilar associada à biomassa abaixo do solo.

O fluxo vertical de água é o único meio de arraste para o transporte de solutos e os efeitos térmicos no movimento desses solutos não são significativos. A salinização do solo é atribuída à substituição de  $Ca^{2+}$  pelo cátion de sódio  $Na^+$  ou  $K^+$  na superfície das partículas do solo. Apenas o movimento e a troca de  $Ca^{2+}$  por  $K^+$  são considerados no presente estudo. As implicações da água do solo e dos álcalis da superfície do solo, na assimilação do carbono pelas plantas, são descritas por funções unimodais de seus argumentos ligados à água de superfície e dos álcalis no solo. Considera-se a hipótese de que existe um conteúdo ótimo de água, assim como um conteúdo otimizado de álcalis, para cada espécie de planta, de maneira a se obter o máximo de assimilação. Desvios na quantidade de água e de álcalis, com relação à dose otimizada, reduzem a taxa de assimilação.

Desta maneira, estas funções definem, pois, um “nicho” para cada espécie,

determinando parcialmente a competição entre espécies. Os materiais absorvidos são divididos de tal forma que devem obedecer à estratégia seguinte: para ter a sua maior durabilidade assegurada, as plantas necessitam que os materiais sejam absorvidos pela parte da biomassa acima do solo, nos estados iniciais do crescimento. Nos estágios de crescimento posteriores, a assimilação concentra-se nas raízes, armazenando energia para a germinação ou rejuvenescimento no ano (ciclo) seguinte. A respiração é considerada proporcional à biomassa (respiração de conservação), ou proporcional à taxa de crescimento. A morte do tecido vegetal é tida como provocada pelo desbalanceamento entre a respiração e a assimilação. A biomassa em excesso deve morrer de forma a preservar o equilíbrio assimilação-respiração.

### 3.1.1 Detalhes do modelo

Os conteúdos de água da camada de superfície ( $W_s$ ) e da profunda ( $W_b$ ), são definidos multiplicando-se a quantidade de água por unidade de volume pela espessura da camada do solo em questão. As variáveis climáticas, tais como a precipitação pluviométrica  $P$ , a temperatura  $T$ , a umidade relativa  $RH$  e a velocidade do vento  $V_W$  têm influência na dinâmica da água no solo. Por sua vez, esta dinâmica governa o movimento dos íons presentes no substrato.

Para introduzir o acoplamento entre a dinâmica da vegetação e os álcalis do solo, são consideradas as seguintes variáveis (novamente são usados o subscrito  $s$  para a parte superficial do solo e  $b$  para a parte mais profunda): concentração total de cátions de sódio ou potássio ( $N_{asT}$  e  $N_{abT}$ ) e de cátions de cálcio ( $C_{asT}$  e  $C_{abT}$ ); concentração de cátions solúveis de sódio ou potássio ( $N_{as}$  e  $N_{ab}$ ) e de cátions de cálcio ( $C_{as}$  e  $C_{ab}$ ); concentrações de cátions de  $Na$  ou  $K$  intercambiáveis ( $X_{N_{as}}$  e  $X_{N_{ab}}$ ) e de cátions intercambiáveis de  $Ca$  ( $X_{C_{as}}$  e  $X_{C_{ab}}$ ). A

biomassa total, por sua vez, divide-se em  $m_{a,i}$  (biomassa acima do solo) e  $m_{b,i}$  (biomassa das camadas inferiores), e cada espécie de planta é discriminada pelo subscrito  $i$ . A radiação total ( $R_s$ ) e o nível de controle da colheita ( $HCL$ ) têm influência direta na evolução das biomassas. Define-se  $HCL$  como a quantidade de biomassa acima do solo, conservada após colheitas ou podas.

Na figura 3.1 tem-se uma representação dos principais fatores ambientais que envolvem o sistema solo-planta. Na parte acima do solo, além da parte aérea das plantas 1 e 2 de interesse, fazem-se presentes os fenômenos de evapotranspiração, a incidência solar e a precipitação de água. Na parte inferior, temos as raízes das plantas distribuídas nas subcamadas  $D_s$  (superior) e  $D_b$  (inferior), e é nesta região que ocorrem os processos de troca iônica e do movimento da água que interessam neste trabalho. Os primeiros instrumentos, indo para a direita, são tensiômetros, para medir o potencial de pressão da água no solo e uma sonda de nêutrons, que serve para medir a quantidade de umidade do solo. No anexo II, encontra-se um resumo sobre a sonda de nêutrons.

### 3.1.2 Dinâmica da água do solo

O movimento total da água no solo, neste modelo, é descrito em termos de um sistema de duas equações diferenciais, sendo uma equação para o movimento dos conteúdos de água da camada de superfície ( $W_s(t)$ ) e a outra para os conteúdos da camada profunda ( $W_b(t)$ ). O balanço da umidade nessas duas camadas ocorre da seguinte forma: a lâmina superior possui uma entrada externa de água por precipitação, uma perda para a atmosfera por evapotranspiração e um fluxo de água na direção da camada inferior; a lâmina inferior está dividida em duas partes, uma representando a entrada/saída de umidade nessa camada, que é o fluxo oriundo da camada superior e a outra parte representa uma fuga

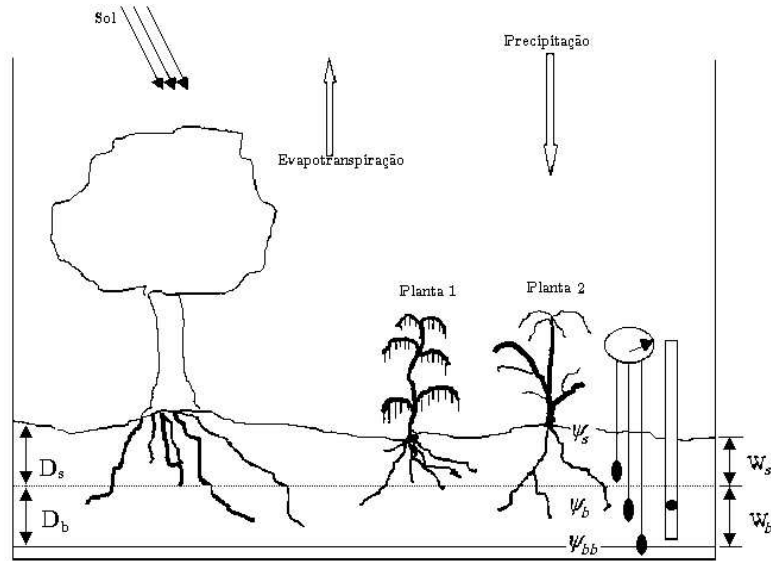


Figura 3.1: Perfil de um suposto sistema solo/planta.

de umidade para camadas mais profundas. O sentido dos fluxos dos solutos dependem das diferenças dos potenciais da água em cada camada. A dinâmica da água é então descrita da seguinte forma:

$$\frac{dW_s(t)}{dt} = P(t) - G_{sb}(t) [\Psi_s(t) - \Psi_b(t)] - E_T(t), \quad (3.1)$$

$$\frac{dW_b(t)}{dt} = G_{sb}(t) [\Psi_s(t) - \Psi_b(t)] - G_{bb}(t) [\Psi_b(t) - \Psi_{bb}(t)], \quad (3.2)$$

onde  $P(t)$  e  $E_T(t)$  são, respectivamente, a precipitação e a evapotranspiração. O segundo termo, à direita da equação 3.1, representa a passagem de água da camada de superfície para a parte mais profunda ou ao contrário, dependendo das diferenças dos potenciais; o último termo da equação 3.2 corresponde a fuga da parte mais profunda. Nestas equações,  $\Psi_s(t)$  e  $\Psi_b(t)$  correspondem aos potenciais da água na parte superficial e na parte profunda,  $G_{sb}(t)$  e  $G_{bb}(t)$  são as condutâncias entre a superfície e a parte profunda, e entre a parte profunda e o limite de profundidade considerado. Ao sistema de equações diferenciais

acima chamamos de sistema água/solo.

Resta agora definir a dinâmica do potencial do fundo:

$$\frac{d\Psi_{bb}(t)}{dt} = \frac{G_{bb}(t)}{C_{bb}(t)} [\Psi_b(t) - \Psi_{bb}(t)], \quad (3.3)$$

onde  $C_{bb}(t)$  é um parâmetro capacitivo, descrevendo as condições de dreno no contorno inferior. Note-se que o extravasamento pela superfície só ocorre se o solo está saturado e se o lado direito de 3.1 for positivo.

Neste formalismo, e inspirados em diversos modelos para a biosfera que envolvem uma rede de resistores, as condutividades  $G_{bb}(t)$  e a capacidade  $C_{bb}(t)$  são consideradas parâmetros constantes, usados nas definições das condições de contorno. Por outro lado,  $G_{sb}(t)$  é estimado através das condutividades hidráulicas, supondo-se duas condutâncias em série:

$$\frac{1}{G_{sb}(t)} = \frac{1}{g_s(t)} + \frac{1}{g_b(t)}, \quad (3.4)$$

ou,

$$G_{sb}(t) = \frac{g_s(t)g_b(t)}{g_s(t) + g_b(t)}. \quad (3.5)$$

Nestas expressões,  $g_s(t)$  e  $g_b$  são as condutividades hidráulicas da camada de superfície e da camada profunda, respectivamente.

## Potenciais da água

O potencial na camada superficial do solo ( $\Psi_s(t)$ ) é determinado a partir de três parâmetros mais uma dependência da biomassa inferior. O primeiro refere-se à máxima capacidade do solo reter água devido aos poros capilares ( $W_{SP}$ ), o outro parâmetro representa a capacidade total de saturação da camada ( $W_{ST}$ ) e, finalmente, a diferença entre  $W_{ST}$  e  $W_{SP}$ , definida como  $W_{SN}(t)$ , ou seja,  $W_{SN}(t) = W_{ST} - W_{SP}$ , que é a capacidade de saturação, devido à existência de

poros não capilares na camada do solo de superfície. Neste modelo, os poros não capilares são produzidos pelo sistema radicular das plantas. Dadas estas definições, podemos definir o potencial  $\Psi_s(t)$ :

$$\begin{aligned} \Psi_s(t) &= 0, & \text{se } W_{SP} \leq W_S \leq W_{ST}, \\ \Psi_s(t) &= a \left[ \left( \frac{W_{SP}}{W_S(t)} \right)^b - 1 \right], & \text{se } W_S \leq W_{SP}, \end{aligned} \quad (3.6)$$

onde os parâmetros  $a$  e  $b$  são constantes, determinando conjuntamente com o valor de  $W_{sp}$ , a forma da chamada curva de sucção.

A expressão para  $W_{SN}(t)$  é definida em termos da biomassa total abaixo do nível do solo ( $m_{bT}(t)$ ):

$$W_{SN}(t) = W_{SNM} \left[ 1 - e^{\left( -\frac{m_{bT}(t)}{M_{bT}} \right)} \right], \quad (3.7)$$

onde  $W_{SNM}$  é o valor máximo possível de acúmulo não capilar. Este parâmetro depende da estrutura, textura, densidade, distribuição e tamanho das partículas na matriz original do solo. Através da equação 3.7 observamos que o intervalo para  $W_{SN}(t)$ , o qual varia entre zero e o valor de  $0,63W_{SNM}$ , depende diretamente da biomassa inferior onde o termo entre colchetes possui valor nulo para quantidades mínimas de biomassa, ou  $0,63$  para o máximo valor de biomassa ( $m_{bT}(t) \sim M_{bT}$ ). A interpretação física para este fato é que a evolução temporal do sistema radicular produz poros não capilares no solo, sendo que para um solo sem qualquer tipo biomassa vegetal o volume total de água seria devido aos vasos capilares, ou seja,  $W_{ST} = W_{SP}$  e conseqüentemente  $W_{SN}(t) = 0$ .

O potencial da camada profunda do solo ( $\Psi_b(t)$ ) é dado por:

$$\Psi_b(t) = \left[ \left( \frac{W_{BP}}{W_b(t)} \right)^b - 1 \right] - \frac{D_s + D_b}{200}. \quad (3.8)$$

Na equação acima  $W_{BP}$  é o máximo da capacidade de armazenamento de água na camada mais profunda,  $D_s$  e  $D_d$  representam a espessura das camadas de

superfície e camada profunda, respectivamente. O último termo desta equação corresponde ao potencial devido à gravidade. Este último termo é o único que resta se  $W_b(t) = W_{BP}$ , qualquer que seja o valor do parâmetro  $b$ . Note-se que, de maneira inteiramente análoga à  $W_{SP}$ ,  $W_{BP}$  é definido pela fração volumétrica da camada profunda do solo contendo poros capilares, multiplicado pela espessura da camada profunda.

As condutividades hidráulicas na camada de superfície e nas camadas mais profundas são calculadas usando-se:

$$g_s(t) = \frac{K_0}{D_s} \left( \frac{W_s(t)}{W_{SP}} \right)^d, \quad (3.9)$$

no caso de  $W_s(t) \leq W_{SP}$ ; nos outros casos, tem-se:

$$g_s(t) = \frac{K_0}{D_s}. \quad (3.10)$$

A condutividade na parte mais profunda é:

$$g_b(t) = \frac{K_0}{D_b} \left( \frac{W_b(t)}{W_{BP}} \right)^d. \quad (3.11)$$

Nestas expressões  $K_0$  é o coeficiente da condutividade hidráulica saturada, devido à capilaridade porosa, e  $d$  é um parâmetro de forma.

### 3.1.3 Dinâmica dos cátions

O movimento dos cátions são definidos em função de três grupos de variáveis: as concentrações por área total dos cátions nas camadas de superfície e inferior  $N_{asT}(t)$ ,  $N_{abT}(t)$  e  $C_{asT}(t)$ ,  $C_{abT}(t)$ ; as concentrações volumétricas de cátions solúveis, dadas por  $N_{as}(t)$ ,  $N_{ab}(t)$  e  $C_{as}(t)$ ,  $C_{ab}(t)$ ; os cátions intercambiáveis, representados por  $X_{N_{as}}(t)$ ,  $X_{N_{ab}}(t)$  e  $X_{C_{as}}(t)$ ,  $X_{C_{ab}}(t)$ .

Antes de apresentarmos as nossas equações, torna-se necessário duas observações. A primeira refere-se às descrições dos três grupos de variáveis citados

anteriormente,  $C_{aj}$  e  $N_{aj}$  (com  $j = s, b$ ), os quais compõe o sistema de equações que representam a dinâmica dos cátions no solo. As representações  $C_{aj}$  referem-se aos cátions de cálcio enquanto que  $N_{aj}$  podem significar tanto cátions de sódio quanto de potássio, sendo que no presente estudo nós trabalhamos com potássio. A outra observação é que, por questão de simplificação, escreveremos as vareáveis sem explicitar a dependência temporal.

Os cátions intercambiáveis são definidos de acordo com as relações propostas por Bohn e colaboradores [61]. Estas relações têm a seguinte forma:

$$X_{C_{as}} + X_{N_{as}} = C_{ec}, \quad (3.12)$$

$$X_{C_{ab}} + X_{N_{ab}} = C_{ec}, \quad (3.13)$$

$$N_{as}X_{C_{as}} = K\sqrt{C_{as}}X_{N_{as}}, \quad (3.14)$$

$$N_{ab}X_{C_{ab}} = K\sqrt{C_{ab}}X_{N_{ab}}, \quad (3.15)$$

onde  $K$  é uma constante e  $C_{ec}$  é a capacidade de intercâmbio do solo. As concentrações totais são compostas pela soma dos cátions solúveis, sujeitos à ação da água, com os cátions intercambiáveis, assim descritas:

$$N_{asT} = W_s N_{as} + E_{as} X_{N_{as}}, \quad (3.16)$$

$$C_{asT} = W_s C_{as} + \frac{1}{2} E_{as} X_{C_{as}}, \quad (3.17)$$

$$N_{abT} = W_b N_{ab} + E_{ab} X_{N_{ab}}, \quad (3.18)$$

$$C_{abT} = W_b C_{ab} + \frac{1}{2} E_{ab} X_{C_{ab}}, \quad (3.19)$$

onde as quantidades  $E_{ab}$  e  $E_{as}$  são constantes e as frações  $\frac{1}{2}$  estão relacionadas à valência do cálcio. Podemos montar agora as equações para os cátions intercambiáveis em termos das variáveis  $N_{as}$ ,  $N_{ab}$ ,  $C_{as}$  e  $C_{ab}$  a partir de 3.12 com 3.14 e 3.13 com 3.15:

$$X_{N_{as}} = \frac{C_{ec} N_{as}}{N_{as} + K\sqrt{C_{as}}} \quad (3.20)$$



$$X_{Cas} = \frac{KC_{ec}\sqrt{C_{as}}}{N_{as} + K\sqrt{C_{as}}} \quad (3.21)$$

$$X_{Nab} = \frac{C_{ec}N_{ab}}{N_{ab} + K\sqrt{C_{ab}}} \quad (3.22)$$

$$X_{Cab} = \frac{C_{ec}C_{ab}}{N_{ab} + K\sqrt{C_{ab}}}. \quad (3.23)$$

### Equações de movimento para os cátions

Precisamos de equações que descrevam a evolução temporal das concentrações volumétricas dos cátions, ou seja, em termos de  $N_{as}$ ,  $C_{as}$ ,  $N_{ab}$  e  $C_{ab}$ , e para isto começamos derivando as equações anteriores, e obtemos:

$$\frac{dX_{Nas}}{dt} = \frac{KC_{ec}\sqrt{C_{as}}}{(N_{as} + K\sqrt{C_{as}})^2} \frac{dN_{as}}{dt} - \frac{1}{2} \frac{KC_{ec}N_{as}\sqrt{C_{as}}}{(N_{as} + K\sqrt{C_{as}})^2} \frac{dC_{as}}{dt} \quad (3.24)$$

$$\frac{dX_{Cas}}{dt} = \frac{KC_{ec}N_{as}\sqrt{C_{as}}}{(N_{as} + K\sqrt{C_{as}})^2} \frac{dC_{as}}{dt} - \frac{1}{2} \frac{KC_{ec}\sqrt{C_{as}}}{(N_{as} + K\sqrt{C_{as}})^2} \frac{dN_{as}}{dt} \quad (3.25)$$

$$\frac{dX_{Nab}}{dt} = \frac{KC_{ec}\sqrt{C_{ab}}}{(N_{ab} + K\sqrt{C_{ab}})^2} \frac{dN_{ab}}{dt} - \frac{1}{2} \frac{KC_{ec}N_{ab}\sqrt{C_{ab}}}{(N_{ab} + K\sqrt{C_{ab}})^2} \frac{dC_{ab}}{dt} \quad (3.26)$$

$$\frac{dX_{Cab}}{dt} = \frac{KC_{ec}N_{ab}\sqrt{C_{ab}}}{(N_{ab} + K\sqrt{C_{ab}})^2} \frac{dC_{ab}}{dt} - \frac{1}{2} \frac{KC_{ec}\sqrt{C_{ab}}}{(N_{ab} + K\sqrt{C_{ab}})^2} \frac{dN_{ab}}{dt}, \quad (3.27)$$

e agora derivado-se as equações 3.16, 3.17, 3.18 e 3.19 obtemos:

$$\frac{dN_{asT}}{dt} = N_{as} \frac{dW_s}{dt} + W_s \frac{dN_{as}}{dt} + E_{as} \frac{dX_{Nas}}{dt} \quad (3.28)$$

$$\frac{dC_{asT}}{dt} = C_{as} \frac{dW_s}{dt} + W_s \frac{dC_{as}}{dt} + \frac{1}{2} E_{as} \frac{dX_{Cas}}{dt} \quad (3.29)$$

$$\frac{dN_{abT}}{dt} = N_{ab} \frac{dW_b}{dt} + W_b \frac{dN_{ab}}{dt} + E_{ab} \frac{dX_{Nab}}{dt} \quad (3.30)$$

$$\frac{dC_{abT}}{dt} = C_{ab} \frac{dW_b}{dt} + W_b \frac{dC_{ab}}{dt} + \frac{1}{2} E_{ab} \frac{dX_{Cab}}{dt}. \quad (3.31)$$

Para montar-se um sistema de equações diferenciais somente em função de  $N_{as}$ ,  $C_{as}$ ,  $N_{ab}$  e  $C_{ab}$  há um problema, pois possuímos três conjuntos de variáveis:

as concentrações volumétricas de cátions, as concentrações por área total e os cátions intercambiáveis. Com as equações diferenciais que temos definidas até agora, o mínimo que podemos montar é um sistema com pelo menos dois grupos de variáveis. Para contornar este problema, vamos escrever as equações de movimento para a concentração total de cátions, partindo das equações 3.1 e 3.2, que fornecem a evolução temporal dos volumes de água. A água em movimento atua como força motriz no processo de movimento dos solutos encontrados no solo, gerando um “arraste” dos íons  $Ca^{2+}$  e  $Na^+$  ou  $K^+$ . Os termos de intercâmbio são tratados da maneira fenomenológica seguinte:

$$\frac{dN_{asT}}{dt} = -G_{sb} (\Psi_s - \Psi_b) \left( N_{as}S_s + N_{ab} \bar{S}_s \right) \quad (3.32)$$

e

$$\frac{dC_{asT}}{dt} = -G_{sb} (\Psi_s - \Psi_b) \left( C_{as}S_s + C_{ab} \bar{S}_s \right). \quad (3.33)$$

Os parâmetros  $S_s$  e  $S_b$  têm uma função específica, pois assumem valor ou unitário (1) ou nulo (0). Estes parâmetros atuam com a finalidade de ligar ou desligar os termos  $\left( C_{as}S_s + C_{ab} \bar{S}_s \right)$  com  $(\Psi_s - \Psi_b)$ , funcionando como uma válvula liga-desliga. Por outro lado,  $\bar{S}_s$  e  $\bar{S}_b$  são os termos complementares de  $S_s$  e  $S_b$ , ou seja, quando  $S_s = 1$  temos  $\bar{S}_s = 0$ . Pode-se interpretar a função dessas válvulas da seguinte forma: o sentido do fluxo de água no solo é dado pelas diferenças dos potenciais  $(\Psi_s - \Psi_b)$ , pois é esta diferença que faz com que a água tenha deslocamento da camada superior para a inferior (ou vice-versa) e nesse caso, por exemplo, os cátions que se deslocam com o soluto são  $N_{as}$  e  $C_{as}$ , logo para isso tem-se  $S_s = 1$  e  $\bar{S}_s = 0$ . Do ponto de vista matemático temos a seguinte definição: se  $\Psi_s > \Psi_b$ , então  $S_s = 1$  e  $\bar{S}_s = 0$ . No caso contrário,  $\Psi_s < \Psi_b$ , tem-se então  $S_s = 0$  e  $\bar{S}_s = 1$ . Por enquanto, lidamos apenas com os potenciais  $\Psi_s$  e  $\Psi_b$ ; resta agora considerar  $\Psi_b$  e  $\Psi_{bb}$ . Neste caso, se  $\Psi_b > \Psi_{bb}$ , então  $S_b = 1$  e  $\bar{S}_b = 0$ . Reciprocamente, se  $\Psi_b < \Psi_{bb}$ , então  $S_b = 0$  e  $\bar{S}_b = 1$ .

Resta então definir as duas equações finais de movimento. São elas:

$$\frac{dN_{abT}}{dt} = G_{sb}(\Psi_s - \Psi_b) \left( N_{as}S_s + N_{ab}\bar{S}_s \right) - G_{bb}(\Psi_b - \Psi_{bb}) \left( N_{ab}S_b + N_{abb}\bar{S}_b \right) \quad (3.34)$$

$$\frac{dC_{abT}}{dt} = G_{sb}(\Psi_s - \Psi_b) \left( C_{as}S_s + C_{ab}\bar{S}_s \right) - G_{bb}(\Psi_b - \Psi_{bb}) \left( C_{ab}S_b + C_{abb}\bar{S}_b \right). \quad (3.35)$$

Nestas equações,  $N_{abb}$  e  $C_{abb}$  descrevem as condições de contorno do sódio (ou potássio) e cálcio solúveis, respectivamente.

Por questão de simplicidade vamos fazer um ajuste nas equações 3.28-3.35 introduzindo as representações  $H_i$  tal que, partindo de 3.28 e 3.32 chega-se a:

$$H_1 = -N_{as} \frac{dW_s}{dt} - G_{sb}(\Psi_s - \Psi_b) \left( N_{as}S_s + N_{ab}\bar{S}_s \right), \quad (3.36)$$

logo:

$$H_1 = W_s \frac{dN_{as}}{dt} + E_{as} \frac{dX_{N_{as}}}{dt}. \quad (3.37)$$

Analogamente para 3.29 e 3.33 temos:

$$H_2 = -C_{as} \frac{dW_s}{dt} - G_{sb}(\Psi_s - \Psi_b) \left( C_{as}S_s + C_{ab}\bar{S}_s \right) \quad (3.38)$$

e

$$H_2 = W_s \frac{dC_{as}}{dt} + \frac{1}{2} E_{as} \frac{dX_{C_{as}}}{dt}. \quad (3.39)$$

Para 3.30 e 3.34 temos:

$$\begin{aligned} H_3 = & -N_{ab} \frac{dW_b}{dt} + G_{sb}(\Psi_s - \Psi_b) \left( N_{as}S_s + N_{ab}\bar{S}_s \right) \\ & - G_{bb}(\Psi_b - \Psi_{bb}) \left( N_{ab}S_b + N_{abb}\bar{S}_b \right) \end{aligned} \quad (3.40)$$

$$H_3 = W_b \frac{dN_{ab}}{dt} + E_{ab} \frac{dX_{N_{ab}}}{dt}. \quad (3.41)$$

Finalmente para 3.31 e 3.35 temos:

$$H_4 = -C_{ab} \frac{dW_b}{dt} + G_{sb} (\Psi_s - \Psi_b) \left( C_{as} S_s + C_{ab} \bar{S}_s \right) \quad (3.42)$$

$$-G_{bb} (\Psi_b - \Psi_{bb}) \left( C_{ab} S_b + C_{abb} \bar{S}_b \right) \quad (3.43)$$

e

$$H_4 = W_b \frac{dC_{ab}}{dt} + \frac{1}{2} E_{ab} \frac{dX_{Cab}}{dt}. \quad (3.44)$$

Podemos agora montar as equações finais para o movimento dos cátions, denominadas de sistema água/cátions:

$$\left[ W_{s+} \frac{KC_{ec} \sqrt{C_{as}}}{(N_{as} + K \sqrt{C_{as}})^2} \right] \frac{dN_{as}}{dt} - \frac{1}{2} E_{as} \frac{KC_{ec} N_{as} \sqrt{C_{as}}}{(N_{as} + K \sqrt{C_{as}})^2} \frac{dC_{as}}{dt} = H_1 \quad (3.45)$$

$$\left[ W_{s+} \frac{1}{2} E_{as} \frac{KC_{ec} N_{as} \sqrt{C_{as}}}{(N_{as} + K \sqrt{C_{as}})^2} \right] \frac{dC_{as}}{dt} - \frac{1}{2} E_{as} \frac{KC_{ec} \sqrt{C_{as}}}{(N_{as} + K \sqrt{C_{as}})^2} \frac{dN_{as}}{dt} = H_2 \quad (3.46)$$

$$\left[ W_{b+} \frac{KC_{ec} \sqrt{C_{ab}}}{(N_{ab} + K \sqrt{C_{ab}})^2} \right] \frac{dN_{ab}}{dt} - \frac{1}{2} E_{ab} \frac{KC_{ec} N_{ab} \sqrt{C_{ab}}}{(N_{ab} + K \sqrt{C_{ab}})^2} \frac{dC_{ab}}{dt} = H_3 \quad (3.47)$$

$$\left[ W_{b+} \frac{1}{2} E_{ab} \frac{KC_{ec} N_{ab} \sqrt{C_{ab}}}{(N_{ab} + K \sqrt{C_{ab}})^2} \right] \frac{dC_{ab}}{dt} - \frac{1}{2} E_{ab} \frac{KC_{ec} \sqrt{C_{ab}}}{(N_{ab} + K \sqrt{C_{ab}})^2} \frac{dN_{ab}}{dt} = H_4. \quad (3.48)$$

### 3.1.4 Dinâmica da Vegetação

Em se tratando de interações entre vegetais, esta é a parte mais importante, pois é neste bloco que entram os dados relativos à fisiologia das plantas. A taxa de assimilação do carbono, pelas plantas da espécie  $i$ , é formulada da seguinte

maneira:

$$Ph_i(t) = G_{ri}R_s(t) Q_{Xi} \left( \frac{X_{N_{as}}(t)}{C_{ec}} \right) Q_{Wi}(W_s(t))m_{ai}(t) \left( 1 - \frac{\sum_i m_{ai}(t)}{M_{P_i}} \right), \quad (3.49)$$

onde  $R_s(t)$  é a radiação total incidente,  $m_{ai}(t)$  é a biomassa da espécie  $i$  acima do nível do solo e  $G_{ri}$  e  $M_{P_i}$  são parâmetros constantes. Cabem aqui dois comentários relativos à equação 3.49: inicialmente, a competição entre as diferentes espécies de plantas é aproximadamente descrita pelo somatório na equação acima, onde a soma das biomassas acima do nível do solo, para as diversas espécies  $i$ , pondera a competição; por outro lado, o termo de assimilação é diretamente proporcional à incidência de radiação  $R_s(t)$ , é sensível ao stress associado à água do solo e à taxa de álcalis, sendo isto controlado através das funções  $Q_{Xi} \left( \frac{X_{N_{as}}(t)}{C_{ec}} \right)$  e  $Q_{Wi}(W_s(t))$ , que são as chamadas funções unimodais, as quais serão definidas mais adiante.

A assimilação é dividida em duas partes, sendo que uma fração é absorvida pela biomassa da parte aérea enquanto que a outra é assimilada pela biomassa inferior. A definição para a absorção das biomassas é:

$$p_{a_i}(t) = \frac{t_{ei} - t}{t_{ei} - t_{si}}, \quad (3.50)$$

$$p_{b_i}(t) = 1 - p_{a_i}(t) = \frac{t - t_{si}}{t_{ei} - t_{si}}, \quad (3.51)$$

onde  $t_{si}$  e  $t_{ei}$  são, respectivamente, o momento inicial e final da estação de crescimento da espécie  $i$ . As quantidades  $p_{a_i}(t)$  e  $p_{b_i}(t)$  são frações da matéria assimilada pela parte das plantas acima e abaixo do solo, respectivamente. Todo o material assimilado vai para a parte de cima do solo no início da estação de crescimento; mas a parte assimilada de cima, por outro lado, começa a decrescer ao aproximar-se do final do seu ciclo de crescimento.

A respiração das plantas é dividida em duas partes: respiração de manutenção, proporcional à biomassa existente; respiração de crescimento, que é proporcional

à taxa de crescimento. Novamente, a respiração também é dividida em acima e abaixo do solo. Temos, então:

$$R_{a_i}(t) = r_{a_i}m_{a_i}(t) + r_{da_i}\frac{dm_{a_i}(t)}{dt}, \quad (3.52)$$

$$R_{b_i}(t) = r_{b_i}m_{b_i}(t) + r_{db_i}\frac{dm_{b_i}(t)}{dt}. \quad (3.53)$$

Evidentemente,  $R_{a_i}(t)$  e  $R_{b_i}(t)$  são, respectivamente, as taxas de respiração da biomassa acima e abaixo do nível do solo. Os coeficientes  $r_{a_i}$ ,  $r_{b_i}$ ,  $r_{da_i}$  e  $r_{db_i}$  são tomados como constantes.

Resta ainda incluir a germinação e o rejuvenescimento de uma dada espécie de vegetal, controlados pelas suas características fenomenológicas e pelo meio ambiente. Adota-se a seguinte fórmula, para a taxa de germinação/rejuvenescimento:

$$G_{gi}(t) = g_{fi}m_{bi}(t) Q_{gi}(t) Q_{Xi}\left(\frac{X_{N_{as}}(t)}{C_{ec}}\right) Q_{Wi}(W_s(t)), \quad (3.54)$$

onde  $Q_{gi}(t)$  é uma função unimodal do tempo  $t$ , descrevendo as características fenomenológicas da germinação /rejuvenescimento e  $g_{fi}$  é um parâmetro constante.

Para os órgãos acima do solo, a morte está associada à falta de equilíbrio entre respiração e assimilação. Assumimos, entretanto, que a morte das raízes é descrita por uma taxa específica do tempo  $t$ . Vamos introduzir as quantidades  $D_{a_i}(t)$  e  $D_{b_i}(t)$  descrevendo as taxas de morte acima do nível do solo e abaixo dele, respectivamente, para a  $i$ -ésima espécie de planta, através de:

$$\begin{aligned} D_{a_i}(t) &= 0, & \text{se } Phi(t) + G_{gi}(t) &> R_{a_i}(t) \\ D_{a_i}(t) &= d_{ai}(R_{a_i}(t) - Phi(t) - G_{gi}(t)), & \text{se } Phi(t) + G_{gi}(t) &< R_{a_i}(t) \end{aligned} \quad (3.55)$$

e

$$D_{b_i}(t) = d_{bi}m_{bi}(t)t^{\alpha_i}, \quad (3.56)$$

onde  $\alpha_i$  é um parâmetro constante.

Admitindo-se este tratamento para a fisiologia das plantas, temos as seguintes equações de movimento:

$$\frac{dm_{a_i}(t)}{dt} = P_{hi}(t)p_{a_i}(t) + G_{g_i}(t) - R_{a_i}(t) - D_{a_i}(t) - H_i(t) \quad (3.57)$$

$$\frac{dm_{b_i}(t)}{dt} = P_{hi}(t)p_{b_i}(t) - G_{g_i}(t) - R_{b_i}(t) - D_{b_i}(t). \quad (3.58)$$

O conjunto de equações diferenciais acima está acoplado através de  $P_{hi}(t)p_{a_i}(t)$ ,  $D_{a_i}(t)$  e  $G_{g_i}(t)$  e para o caso de duas plantas temos um conjunto de quatro equações acopladas que fornecem a evolução temporal das biomassas superiores  $m_{a_i}(t)$  e inferiores  $m_{b_i}(t)$  das plantas em questão.

Finalmente, a colheita  $H_i(t)$  da espécie  $i$  é definida através de sua intensidade da seguinte maneira: admitimos que sejam feitas  $N_h$  colheitas e introduzimos a quantidade  $HCL_j$  (a sigla origina-se de Harvesting Control Level). Portanto, trata-se de um controle da colheita da espécie  $j$ . A intensidade da colheita escreve-se:

$$\begin{aligned} H_i(t) &= \sum_{j=1}^{N_h} \delta(t - \tau_{ij}) (m_{a_i}(t) - HCL_j), \quad \text{se } m_{a_i} > HCL_j \\ H_i(t) &= 0, \quad \text{nos outros casos.} \end{aligned} \quad (3.59)$$

A equação 3.59 traduz o fato de que, se a biomassa for maior que o controle  $HCL_j$  e se chegar o momento da colheita, definido por  $\tau_{ij}$ , então corta-se o excesso de biomassa deixando apenas  $HCL_j$ . Fora estas circunstâncias, ignora-se a colheita.

As funções unimodais são definidas em termos de uma variável  $x$ , obedecendo certos parâmetros. A idéia geral para estas funções é que, definido os parâmetros, a forma da dependência  $x$  é vinculada às variáveis relativas  $Q_{g_i}(t)$ ,  $Q_{W_i}(W_s(t))$  e  $Q_{X_i}\left(\frac{X_{Nas}(t)}{C_{ec}}\right)$ . Existem duas formas propostas para estas funções. A proposta original para estas funções está representada sob a forma

$Q_{pi}(u_1, u_2, u_3, u_4; u)$ , onde  $p$  é um índice definindo o tipo de função, que pode ser  $g$ ,  $W$  ou  $X$ , para  $Q_{gi}(t)$ ,  $Q_{Wi}(W_s(t))$  e  $Q_{Xi}\left(\frac{X_{Nas}(t)}{C_{ec}}\right)$ . A definição geral de  $Q_{pi}(u_1, u_2, u_3, u_4; u)$  é a seguinte:

$$Q_{pi} = 0, \quad u < u_1 \quad (3.60)$$

$$Q_{pi} = 2 \left( \frac{u - u_1}{u_2 - u_1} \right)^2, \quad u_1 \leq u < \frac{1}{2}(u_1 + u_2) \quad (3.61)$$

$$Q_{pi} = 1 - 2 \left( \frac{u_2 - u}{u_2 - u_1} \right)^2, \quad \frac{1}{2}(u_1 + u_2) \leq u < u_2 \quad (3.62)$$

$$Q_{pi} = 1, \quad u_2 \leq u < u_3 \quad (3.63)$$

$$Q_{pi} = 1 - 2 \left( \frac{u - u_3}{u_4 - u_3} \right)^2, \quad u_3 \leq u < \frac{1}{2}(u_3 + u_4) \quad (3.64)$$

$$Q_{pi} = 2 \left( \frac{u_4 - u}{u_4 - u_3} \right)^2, \quad \frac{1}{2}(u_3 + u_4) \leq u < u_4 \quad (3.65)$$

$$Q_{pi} = 0, \quad u \geq u_4. \quad (3.66)$$

A outra proposta é uma combinação linear de funções Heavyside, escrita como:

$$Q_{pi} = \frac{1}{D} \left[ \sum_{i=1}^{n-1} \alpha_i \theta(u - u_i) - \left( \sum_{i=1}^{n-1} \alpha_i \right) \theta(u - u_n) \right], \quad (3.67)$$

para  $u_1 < u_2 < \dots < u_n$  e  $D$  é uma constante de normalização dada por:

$$D = \sum_{i=1}^{n-1} \alpha_i (u_{i+1} - u_i). \quad (3.68)$$

As variáveis  $\alpha_i$  são as  $Q_{pi}$  das equações 3.60 até 3.66.

## 3.2 Simulação e resultados

O nosso sistema matemático foi elaborado para simular três plantas distintas interagentes, composto de seis equações diferenciais para as biomassas, dadas pelas equações 3.57 e 3.58. A interação é dada pelo somatório da equação 3.49, o qual representa uma forma de competição por luz entre as espécies envolvidas.



Pelo fato das plantas estarem situadas em um ambiente comum, os parâmetros referentes à dinâmica da água e dos cátions são os mesmos para cada espécie vegetal.

O primeiro passo foi estabelecer os valores dos parâmetros para o bloco do movimento da água, baseados nos valores propostos na literatura [5], [62], [63], valores estes que se encontram na tabela 3.1.

Supomos não haver fuga de água na parte de baixo ( $G_{bb} = 0$ ), consideramos uma precipitação de água do tipo senoidal  $P(t) = \sin(\omega t)^2 [cm]$  para representar uma periodicidade de adição de água no solo com valores mínimos e máximos repetidos, onde  $\omega$  caracteriza a frequência da chuva e consideramos uma taxa de evapotranspiração constante  $E(t) = 0,5 \text{ cm}$ . As condições iniciais de contorno são  $W_s(0) = W_b(0) = 10 \text{ cm}$ .

Bloco da água		
Parâmetro	valor	unidade
$D_s$	50	$cm$
$D_b$	50	$cm$
$b$	5	adim.
$d$	13,3	adim.
$a$	1	$m$
$K_0$	1,3	$cm(ano)^{-1}$
$G_{bb}$	0	$cm(m.ano)^{-1}$

Tabela 3.1: Valores utilizados para o sistema água/solo.

O segundo passo foi estabelecer os parâmetros para o bloco do movimento dos cátions, tabela 3.2, com as condições iniciais  $N_{as}(0) = N_{ab}(0) = C_{as}(0) = C_{ab}(0) = 0,06 \text{ mol.l}^{-1}$  também retiradas de [5], [62], [63].

Bloco da troca iônica		
Parâmetro	valor	unidade
$E_{as}$	100	$100g (cm)^{-2}$
$E_{ab}$	100	$100g (cm)^{-2}$
$C_{ec}$	1	$mme (100g)^{-1}$
$k$	1	adm.

Tabela 3.2: Valores utilizados para o sistema água/cátions.

Resta agora o sistema da produção da biomassa. Após estabelecermos os parâmetros, simulamos cada planta de forma isolada, com o intuito de compararmos os resultados obtidos do sistema não acoplado com o acoplado (plantas interagentes). Os valores citados anteriormente nas tabelas 3.1 e 3.2 descrevem em nosso modelo o substrato e condições externas válidos para as plantas em questão. Somente os parâmetros  $g_{fi}$  e  $M_{pi}$  (unidades  $(ano)^{-1}$  e  $g.m^{-2}$ , respectivamente) são diferentes para cada vegetal. Também escolhemos  $D_{ai} = 0$  com a finalidade de excluir efeitos de morte nas biomassas superiores e  $H_i = 0$ ,  $i = 1, 2, 3$ , desconsiderando colheitas. Neste bloco, usamos os valores iniciais  $m_{a1}(0) = 0$ ,  $m_{b1}(0) = 10$ ,  $m_{a2}(0) = 0$ ,  $m_{b2}(0) = 5$ ,  $m_{a3}(0) = 0$  e  $m_{b3}(0) = 1$ ; todos em gramas ( $g$ ). Para a planta do tipo 1 temos  $g_{f1} = 4$  e  $M_{p1} = 10$  na equação 3.49, para a planta do tipo 2 temos  $g_{f2} = 2$  e  $M_{p2} = 12$  e finalmente para a planta do tipo 3 temos  $g_{f3} = 6$  e  $M_{p3} = 14$ . Para ambas as espécies consideramos  $Rs(t) = 2 Kj.m^{-2}$  e os parâmetros restantes apresentam-se na tabela 3.3

Nesta parte, em nossa simulação a escolha dos parâmetros novamente foi baseada nos valores das literaturas citadas anteriormente, mas com pequenos ajustes a partir de dados fenomenológicos, [18], [19], [67]. Uma parametrização

Bloco da biomassa, $i = 1, 2, 3$		
Parâmetro	valor	unidade
$G_{ri}$	1	$m^2(Kj.ano)^{-1}$
$t_{si}$	0	$(ano)^{-1}$
$t_{ei}$	12	$(ano)^{-1}$
$r_{ai}$	0,5	$(ano)^{-1}$
$r_{dai}$	1	$(ano)^{-1}$
$r_{bi}$	0,1	adm.
$r_{dbi}$	1,0	adm.
$D_{ai}$	0	$g.m^{-2}(.ano)^{-1}$
$\alpha_i$	0,5	adm.
$D_{bi}$	0,1	$g.m^{-2}(.ano)^{-1}$

Tabela 3.3: Valores utilizados para o sistema das biomassas.

detalhada, que represente uma espécie real, exige coletas criteriosas de dados experimentais através da observação do crescimento de uma dada planta, além das características do substrato e do ambiente.

As figuras 3.2-a e 3.2-b representam, respectivamente, a evolução das biomassas superiores e inferiores, porém sem sofrerem interações entre si, ou seja, um sistema desacoplado. Na figura 3.3-a estão representadas as biomassas totais, isto é, a soma da biomassa inferior com a superior de cada planta, também desacopladas. As biomassas superiores possuem valor inicial igual a zero para as três espécies envolvidas, enquanto que as biomassas inferiores partem com um valor inicial não nulo. Este fato pode ser interpretado com a idéia de que o crescimento vegetal ocorreu a partir de sementes.

Nossas plantas hipotéticas mostraram comportamentos distintos uma em

relação à outra. A parte aérea da planta  $P1$  apresentou um crescimento inicial muito grande em relação a  $P2$  e  $P3$ , mas logo cessou e deu-se início a um decréscimo em sua produção de biomassa até atingir um regime estável, com um valor mais baixo que as plantas restantes. Novamente se tratando da biomassa superior,  $P2$  apresentou uma taxa de crescimento inicial e saturação com valores intermediários enquanto que  $P3$ , embora com a menor taxa de crescimento, mostrou um índice de saturação maior que as demais plantas. Quanto às biomassas inferiores, todas as espécies mostraram comportamentos semelhantes, variando apenas no tempo de retorno do crescimento.

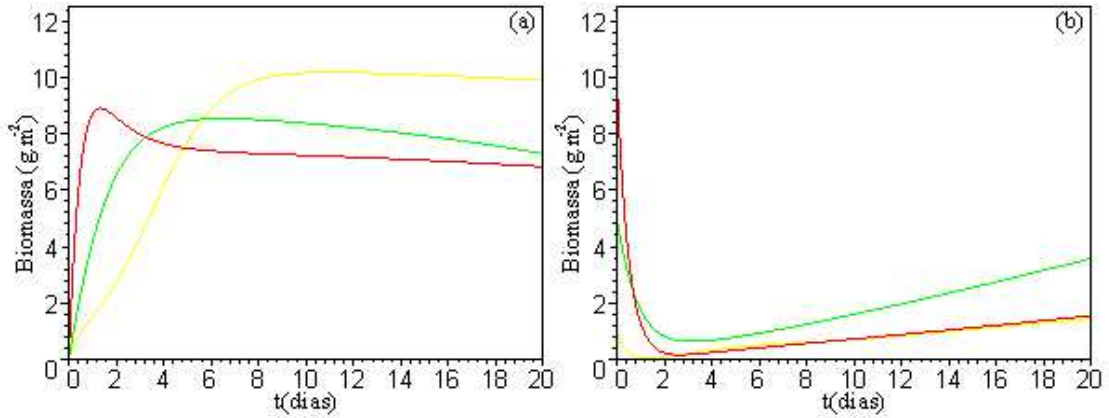


Figura 3.2: Curva das biomassas superiores (a) e inferiores (b) desacopladas das plantas  $P1$ (vermelha),  $P2$ (verde) e  $P3$ (amarela).

Para uma análise mais detalhada faremos um estudo sobre o efeito de cada parâmetro diferencial e dos valores iniciais para  $m_{ai}(t)$  e  $m_{bi}(t)$ , nos resultados das biomassas. No caso das massas inferiores, os valores de contorno representam as reservas iniciais utilizadas no crescimento.

A alta taxa de crescimento apresentada por  $P1$  na fase inicial ocorre pelo fato de possuir a maior reserva energética em relação a  $P2$  e  $P3$  [ $m_{b1}(0) = 10$ ,  $m_{b2}(0) = 5$  e  $m_{b3}(0) = 1$ ], além de ter um valor intermediário para o coeficiente

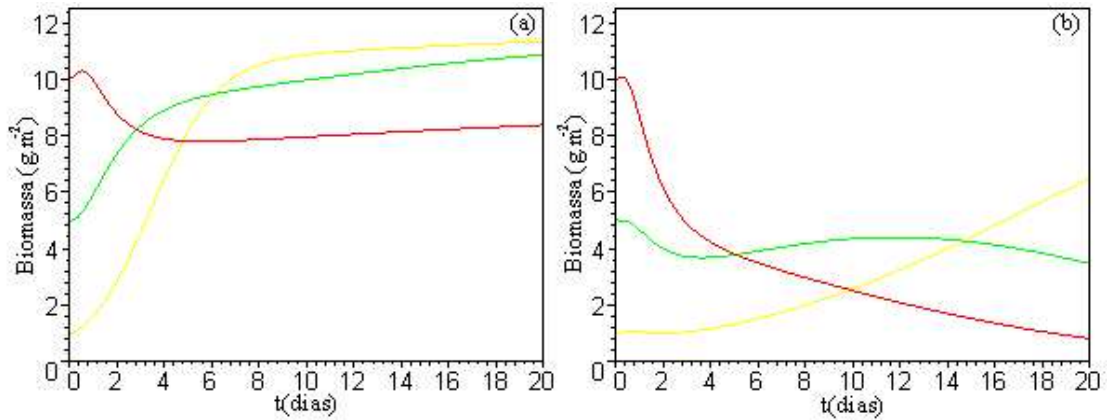


Figura 3.3: Curva das biomassas totais (inferiores + superiores) desacopladas (a) e acopladas (b) das três plantas.

de germinação [ $g_{f1} = 4$ ,  $g_{f2} = 2$  e  $g_{f3} = 6$ ]. Entretanto, devido ao coeficiente de saturação de massa ser o mais baixo dos vegetais em questão [ $M_{p1} = 10$ ,  $M_{p2} = 12$  e  $M_{p3} = 14$ ], o seu crescimento cessa após o esgotamento das reservas energéticas, acarretando um declínio em sua produção de biomassa até atingir um limite de saturação inferior às demais plantas.

Ao tratarmos das plantas  $P2$  e  $P3$ , verificamos que elas apresentaram em suas biomassas superiores comportamento semelhantes em termos qualitativos, pois ambas não sofreram queda significativa conforme ocorreu em  $P1$ , após cessar o crescimento.  $P2$  apresenta uma taxa inicial de crescimento mais acentuada que  $P3$  devido ao valor de sua reserva inicial ser maior, porém esta última possui um valor de saturação mais alto fazendo com que obtenha um índice de saturação maior. A planta  $P3$  possui a menor taxa de crescimento na fase inicial em relação às outras, mas seu valor de saturação é o maior de todas. Isto ocorre devido à sua pequena reserva energética inicial e em contrapartida aos altos valores dos coeficientes de germinação e de saturação de assimilação.

Nas figuras 3.4-a e 3.4-b encontramos, respectivamente, a dinâmica das

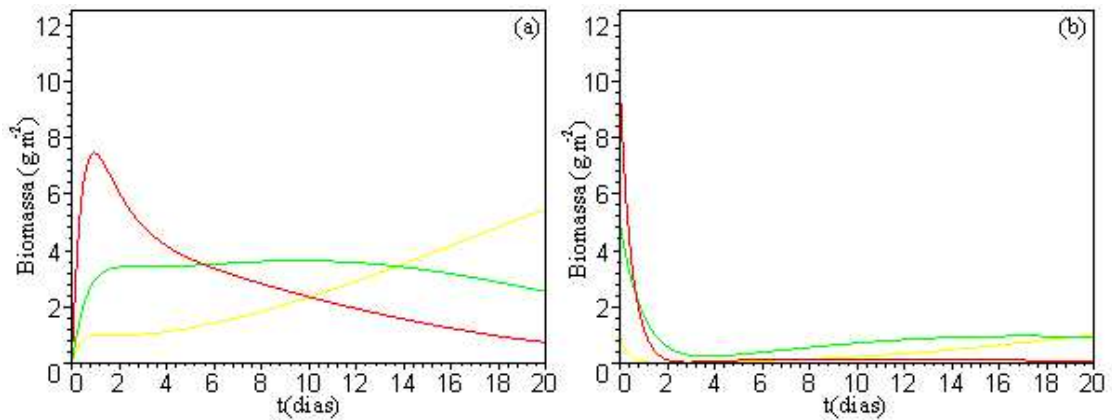


Figura 3.4: Biomassas superiores (a) e inferiores (b), acopladas das plantas  $P1$ (vermelha),  $P2$ (verde) e  $P3$ (amarela).

biomassas superiores e inferiores perante o efeito das interações, enquanto que na figura 3.3-b estão representadas as biomassas totais. Ambas as plantas mantêm os mesmos valores das condições iniciais, de quando desacopladas. Analisando as biomassas aéreas, percebemos que  $P1$  novamente apresentou um crescimento inicial maior que as demais espécies seguido de uma queda, porém o declínio ante as interações foi muito forte a ponto de, praticamente, fenecer. As plantas  $P2$  e  $P3$  não mostraram comportamentos semelhantes em termos qualitativos, conforme ocorreu na simulação desacoplada, pois  $P2$  apresentou um ganho de biomassa superior em um intervalo muito pequeno, seguido de um período de estabilidade até iniciar um declínio no crescimento. Nesta situação,  $P3$  foi a única planta que não apresentou queda no crescimento dentro dos intervalos utilizados nas comparações.

O sistema matemático proposto mostrou-se eficiente na descrição do efeito das interações entre plantas. Na análise qualitativa dos resultados pode-se verificar o efeito que o sombreamento produz sobre o crescimento vegetal. Esse efeito tem ação alternada, pois dependendo do instante, uma dada planta sofre

o efeito da presença das outras com maior ou menor intensidade, dependendo das taxas de crescimento. O sombreamento ocorre nos vegetais pela parte aérea, logo, é na evolução das biomassas superiores que a competição por luz produz mais efeito. A grande reserva energética da planta *P1* traduz-se em uma alta produção de massa aérea, reduzindo dessa forma as taxas de crescimento das outras duas espécies, mas esse efeito cessa quando as reservas do seu material de crescimento esgotam-se; nas figuras apresentadas percebe-se, que os intervalos de esgotamento das referidas reservas de *P1* são aproximadamente os mesmos.

A planta *P3* é a que mais sente a presença das concorrentes, pelo fato de possuir as menores reservas energéticas, mas como seus coeficientes de germinação e de biomassa final são maiores, aos poucos supera os efeitos do sombreamento retomando o crescimento, que se apresenta de forma crescente.

Ainda tem-se alguns pontos que devem ser discutidos. Na primeira situação, começamos observando as figuras 3.2-b e 3.4-b, que representam o comportamento das biomassas inferiores desacopladas e acopladas, respectivamente. Quando desacopladas, todas possuem as mesmas características qualitativas, pois praticamente esgotam suas massas iniciais para então começarem uma fase de crescimento com taxas praticamente constantes. Isto ocorre porque nos primeiros instantes de vida a plântula de um vegetal superior produz biomassa aérea utilizando as reservas do material de origem, seja ele semente ou broto, para depois começar o processo de captação de nutrientes. Quando a biomassa superior estabiliza o seu crescimento, o sistema radicular começa a sua fase de crescimento, até decair e fenecer com o fim do ciclo de vida do vegetal. Se extrapolarmos os intervalos dos gráficos das biomassas podemos visualizar esses efeitos no crescimento, conforme as figuras 3.5-a e 3.5-b.

A interação não causou efeitos significativos nas raízes, nos primeiros instantes. Porém, a partir do esgotamento das reservas os sistemas radiculares das

três plantas apresentaram baixa produção de biomassa, porque o sombreamento afetou a estabilização das biomassas superiores, sendo que *P3* praticamente não desenvolveu biomassa inferior ante as interações.

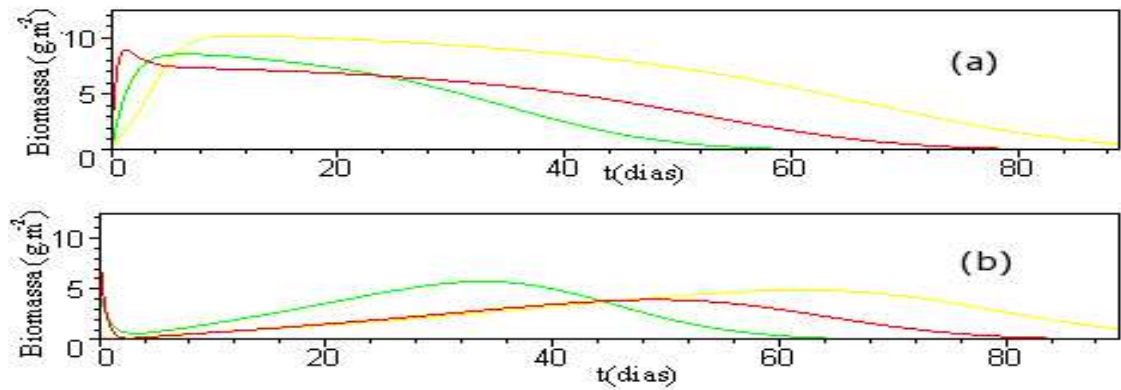


Figura 3.5: Extrapolação das biomassas superiores (a) e inferiores (b) desacopladas das plantas P1, P2 e P3

A segunda questão está relacionada com as biomassas totais. Ao compararmos suas curvas de crescimento com as curvas das biomassas superiores, verificamos variações significativas somente nos instantes iniciais, devido aos valores iniciais. Após a estabilização das partes aéreas, período em que as massas inferiores iniciam seu crescimento, as biomassas totais apresentam um pequeno crescimento.

Para finalizar, os valores de contorno têm significativa função somente nos instantes iniciais do crescimento, pois os intervalos e limites de crescimento são amplamente determinados pelos coeficientes de germinação ( $g_{fi}$ ) e de saturação de massa ( $M_{pi}$ ).



## Capítulo 4

# Modelo para alocação com transporte/resistência

Trata-se um modelo matemático para crescimento de uma planta, o qual considera dois tipos significativos de processos em um vegetal superior: transporte e conversão químico/bioquímico dos nutrientes, sendo que a morfogênese pode ser incluída em termos destes dois processos [68], [69]. Tais processos são necessários e suficientes para permitir a alocação, que é o resultado final dos processos de suprimentos de substratos (nutrientes), transporte e utilização.

Dentro da formulação transporte/resistência (TR), considera-se que hipóteses mecánísticas simples fornecem uma grande variedade de respostas realistas e que o formalismo é transparente, robusto e facilmente ampliado. Estes pontos são claros porque inicialmente foi proposto um modelo envolvendo apenas substratos de  $C$  e  $N$ , e posteriormente estenderam-no para  $C$ ,  $N$  e  $P$  [6], [68], além de outras pequenas aplicações ou inserções [69], [70], [71], [72].

Estimativas diretas dos parâmetros não podem ser obtidas enquanto métodos não forem desenvolvidos para medir as concentrações de substratos nas diversas

partes que compõe uma planta, porém uma parametrização indireta é simples. O modelo contém um esquema irreduzível de equações para descrever a alocação, assim possibilitando a introdução de novas descrições. O termo irreduzível é usado no sentido de que, transporte e conversão química são processos que devem ocorrer de tal maneira que a alocação possa existir independentemente dos detalhes destes processos.

## 4.1 Alocação para $C$ , $N$ e $P$

Para este modelo de alocação, a planta é dividida em duas partes bem definidas: brotos e raízes. Em cada parte considera-se a existência de reservatórios separados para os substratos de carbono, nitrogênio e fósforo ( $C$ ,  $N$  e  $P$ ) mais uma estrutura de massa seca. Conseqüentemente, com os três tipos de substrato mais a estrutura para cada parte da planta ( brotos e raízes), tem-se oito equações para variáveis de estado, representando a dinâmica dos reservatórios. A notação dessas variáveis é feita por uma letra  $M$  e subscritos que representam a parte (brotos representado por  $sh$  e raízes por  $rt$ ) e o substrato (representados por  $C$ ,  $N$  e  $P$ ) da planta:  $M_{sh}(t)$ ,  $M_{rt}(t)$ ,  $M_{sh,C}(t)$ ,  $M_{sh,N}(t)$ ,  $M_{sh,P}(t)$ ,  $M_{rt,C}(t)$ ,  $M_{rt,N}(t)$  e  $M_{rt,P}(t)$ .

A dinâmica do crescimento de um vegetal é descrita por um conjunto de equações que relacionam de forma não linear as, no nosso caso, oito variáveis de estado. As funções que compõem tais equações representam os processos fisiológicos que envolvem a dinâmica vegetal. Esses processos levam em consideração a captação de nutrientes, o transporte destes juntamente com a resistência que encontram no interior da planta para seu deslocamento, a conversão dos substratos em biomassa estrutural e as frações de morte que estabilizam o

crescimento. Essas funções são controladas por parâmetros, os quais distinguem as espécies ou tipos de plantas.

O modelo básico com valores usuais para os parâmetros simula uma situação chamada de Crescimento Exponencial Balanceado (CEB). Neste caso as variáveis extensivas (as oito variáveis de estado) crescem exponencialmente, enquanto que as variáveis intensivas (concentrações de substratos e razão folha/raiz), que serão abordadas mais adiante, são constantes. O CEB muitas vezes é evidenciado em plantas jovens, bem como plantações agrícolas. Em algumas florestas ou então plantações rasteiras, o estado estacionário (EE) pode ser uma aproximação mais adequada. No EE todas as variáveis definidas anteriormente são constantes no tempo.

Adaptar o modelo para explorar a alocação tanto em EE quanto em CEB, requer a introdução de uma válvula, tal que o sistema se aproxime eventualmente para o estado estacionário. O EE necessita de um fluxo de sarapueira (perda ou morte de tecidos) originado na estrutura das folhas e raízes e uma saturação nas assimilações de  $C$ ,  $N$  e  $P$ . Este modelo pode ser usado para estudar a transição do CEB para o EE. Uma outra possibilidade existe: experiências anteriores com este modelo e outros semelhantes mostram que as respostas dinâmicas do sistemas são muito sensíveis a presença ou ausência de produtos de inibição ( $IP$ ) de assimilação ou absorção. Por exemplo, a concentração de  $C$  nas folhas ( $C_{sh}(t)$ ) inibe a fotossíntese, da mesma forma a concentração de  $N$  nas raízes ( $N_{rt}(t)$ ) inibe a sua absorção. Estes mecanismos estão incluídos nos valores usuais dos parâmetros  $J_C$ ,  $J_N$  e  $J_P$ .

#### 4.1.1 Dinâmica das estruturas

A dinâmica do crescimento das estruturas das folhas ( $M_{sh}(t)$ ) e raízes ( $M_{rt}(t)$ )

são descritas por duas equações diferenciais ordinárias, expressas da seguinte forma:

$$\frac{dM_{sh}(t)}{dt} = G_{sh}(t) - L_{sh}(t), \quad (4.1)$$

$$\frac{dM_{rt}(t)}{dt} = G_{rt}(t) - L_{rt}(t). \quad (4.2)$$

O crescimento vegetal, ou seja, a evolução temporal da biomassa seca está representada pelas derivadas anteriores, as quais são compostas por duas partes. A primeira parte [ $G_{sh}(t)$  ou  $G_{rt}(t)$ ], consideradas variáveis de entrada, representam as entradas de massa para o crescimento das estruturas da planta. O crescimento é considerado proporcional ao produto das concentrações dos substratos, descrito da seguinte forma:

$$G_{sh}(t) = k_G M_{sh}(t) c_{sh,C}(t) c_{sh,N}(t) c_{sh,P}(t), \quad (4.3)$$

$$G_{rt}(t) = k_G M_{rt}(t) c_{rt,C}(t) c_{rt,N}(t) c_{rt,P}(t), \quad (4.4)$$

onde  $k_G$  é uma constante de crescimento, que tem o mesmo valor tanto para raízes quanto para folhas e  $c_{l,j}(t)$  com  $l = sh, rt$  e  $j = C, N, P$  são as concentrações dos substratos (equações 4.28 a 4.33).

A segunda parte das equações [ $L_{sh}(t)$  ou  $L_{rt}(t)$ ], consideradas variáveis de saída, representam as perdas de massa das estruturas da planta durante o crescimento/manutenção. As funções de perda de massa, também chamadas de fluxo de sarapueira, são definidas da seguinte forma:

$$L_{sh}(t) = \frac{\sigma_{SS} k_{litt} M_{sh}(t)}{1 + \frac{K_{M,litt}}{M_{str}(t)}} \quad (4.5)$$

$$L_{rt}(t) = \frac{\sigma_{SS} k_{litt} M_{rt}(t)}{1 + \frac{K_{M,litt}}{M_{str}(t)}}. \quad (4.6)$$

O termo  $M_{str}(t)$  é a massa estrutural total, definida por  $M_{sh}(t) + M_{rt}(t)$ . O termo  $\sigma_{SS}$  pode assumir valor nulo [ $\sigma_{SS} = 0$ ] ou 1 [ $\sigma_{SS} = 1$ ], atuando dessa

forma como uma válvula para o controle do fluxo de perda de massa, anulando ou ativando o próprio fluxo. Os termos  $k_{litt}$  e  $k_{M,litt}$  são parâmetros constantes, onde o primeiro é a intensidade das perdas de massa e o segundo é um coeficiente de perdas para baixos valores de massa total.

Para baixos valores de biomassa, planta jovem, os fluxos de sarapueira são praticamente nulos e este fato está representado pelo denominador das equações 4.5 e 4.6. Para  $M_{str}(t)$  muito pequeno, o termo  $1 + \frac{K_{M,litt}}{M_{str}(t)}$  assume um valor muito grande, anulando o efeito do fluxo enquanto que para  $M_{str}(t)$  muito grande, o denominador assume um valor muito próximo de 1, tornando o fluxo de perdas proporcional à massa da estrutura. Podemos visualizar esses efeitos nas equações abaixo, tomando por exemplo as estrutura das folhas:

$$\lim_{M_{str}(t) \rightarrow 0} \left[ \frac{\sigma_{SS} k_{litt} M_{sh}(t)}{1 + \frac{K_{M,litt}}{M_{str}(t)}} \right] \cong 0, \quad (4.7)$$

$$\lim_{M_{str}(t) \rightarrow \infty} \left[ \frac{\sigma_{SS} k_{litt} M_{sh}(t)}{1 + \frac{K_{M,litt}}{M_{str}(t)}} \right] \cong \sigma_{SS} k_{litt} M_{sh}(t). \quad (4.8)$$

Para um crescimento exponencial balanceado (CEB) toma-se  $\sigma_{SS} = 0$  e para um estado estacionário (EE), faz-se  $\sigma_{SS} = 1$ . Porém, mesmo no caso de existirem fluxos de sarapueira ( $\sigma_{SS} = 1$ ), ocorre um crescimento exponencial quando a planta é muito jovem, gerando o mesmo efeito como se houvesse  $\sigma_{SS} = 0$ , ou seja, por mais que estejamos simulando uma situação de EE, sempre ocorrerá CEB no início do ciclo. O estado estacionário, que pode ser interpretado como a fase adulta de um vegetal, onde não ocorre mais aumento de sua biomassa total, e fica caracterizado neste modelo como um balanço, ou equilíbrio, entre os ganhos e perdas de massa.

#### 4.1.2 Dinâmica dos substratos

As funções que caracterizam a assimilação de nutrientes e os processos de transporte/resistência estão todas contidas no sistema de equações que representam a dinâmica dos substratos. O referido sistema é assim descrito:

$$\frac{dM_{sh,C}(t)}{dt} = I_{U,sh,C}(t) - O_{T,sh,C}(t) - O_{G,sh,C}(t), \quad (4.9)$$

$$\frac{dM_{rt,C}(t)}{dt} = I_{T,rt,C}(t) - O_{G,rt,C}(t), \quad (4.10)$$

$$\frac{dM_{sh,N}(t)}{dt} = I_{T,sh,N}(t) - O_{G,sh,N}(t), \quad (4.11)$$

$$\frac{dM_{rt,N}(t)}{dt} = I_{U,rt,N}(t) - O_{T,rt,N}(t) - O_{G,rt,N}(t), \quad (4.12)$$

$$\frac{dM_{sh,P}(t)}{dt} = I_{T,sh,P}(t) - O_{G,sh,P}(t), \quad (4.13)$$

$$\frac{dM_{rt,P}(t)}{dt} = I_{U,rt,P}(t) - O_{T,rt,P}(t) - O_{G,rt,P}(t). \quad (4.14)$$

analisando os termos o lado direito do sistema acima observamos funções com uma nova notação, identificadas pelas letras  $I$  ou  $O$ , as quais representam assimilação e saída de massa, respectivamente, que serão usadas para a formação do vegetal. Cada termo é escrito com subscritos  $U$ ,  $T$  ou  $G$  seguidos de outros, que representam as partes ou substrato da planta ( $sh$  e  $rt$ ), ( $C, N$  e  $P$ ).

### Absorção de nutrientes

As funções identificadas por  $I$  e subscritos  $U$  representam as entradas externas de nutrientes as quais se encontram nas equações 4.15, 4.17 e 4.18 do sistema. Essas entradas de nutrientes ocorrem pela parte aérea para o carbono, através de fotossíntese, e pelo sistema radicular para o nitrogênio e fósforo, através de absorção.

A entrada de  $C$  produzido via fotossíntese, neste modelo é dada por:

$$I_{U,sh,C}(t) = \frac{k_C M_{sh}(t)}{\left(1 + \sigma_{SS} \frac{M_{sh}(t)}{K_M}\right) \left(1 + \sigma_{PI} \frac{C_{sh}(t)}{J_C}\right)}, \quad (4.15)$$

onde  $J_C$  é um parâmetro inibidor e  $k_C$  é o coeficiente de intensidade de absorção. Um dos termos no denominador pode ser ativado por  $\sigma_{SS} = 1$ . No caso de ser ativada, esta válvula limita a fotossíntese se os valores da massa das folhas ( $M_{sh}(t)$ ) aumentarem, pois o denominador aumenta até um valor máximo da massa da folha igual a  $k_C k_M$ . Neste caso pode-se obter um EE. No caso em que se tem pequenos valores para a massa das folhas, o valor do termo proporcional a  $\sigma_{SS}$  torna-se desprezível com relação a 1 e, conseqüentemente,  $I_{U,sh,C}(t)$  se torna proporcional à massa da folha:

$$I_{U,sh,C}(t) = \frac{k_C}{\left(1 + \sigma_{PI} \frac{M_{Csh}(t)}{J_C}\right)} M_{sh}(t). \quad (4.16)$$

Nestas condições a equação diferencial para  $M_{sh}(t)$  passa a ter uma solução exponencial crescente. O parâmetro  $j_C$  pode introduzir inibição do produto da fotossíntese.

A interpretação fenomenológica para os termos  $\left(1 + \sigma_{SS} \frac{M_{sh}(t)}{K_M}\right)$  e  $\left(1 + \sigma_{PI} \frac{C_{sh}(t)}{J_C}\right)$ , é que o primeiro está associado ao efeito de auto sombreamento produzido pelas folhas da própria planta enquanto que o segundo termo refere-se à saturação de carbono no tecido vegetal.

A absorção de N e P pela raiz escreve-se:

$$I_{U,rt,N}(t) = \frac{k_P M_{rt}(t)}{\left(1 + \sigma_{SS} \frac{M_{rt}(t)}{K_M}\right) \left(1 + \sigma_{PI} \frac{M_{rt,N}(t)}{J_N}\right)}, \quad (4.17)$$

$$I_{U,rt,P}(t) = \frac{k_N M_{rt}(t)}{\left(1 + \sigma_{SS} \frac{M_{rt}(t)}{K_M}\right) \left(1 + \sigma_{PI} \frac{M_{rt,P}(t)}{J_P}\right)}, \quad (4.18)$$

onde  $k_N$  e  $k_P$  são parâmetros de intensidade das taxas de absorção do N e P, respectivamente, e  $J_N$  e  $J_P$  são inibidores da absorção dos referidos nutrientes.

Uma análise semelhante ao caso da fotossíntese indica que a taxa de absorção máxima é dada por  $k_l k_M$ ,  $l = N, P$  no cenário de estado estacionário ( $\sigma_{SS} = 1$ ) ou se a massa das raízes  $M_{rt}(t)$  for grande. Por outro lado, para pequenos valores de  $M_{rt}(t)$  o termo proporcional a  $\sigma_{SS}$  fica desprezível perante 1 e a alocação torna-se proporcional a massa radicular, fazendo parecer uma solução exponencial crescente. Por outro lado, os parâmetros  $j_l$ ,  $l = N, P$  podem atuar como um inibidor de absorção, dependendo da concentração de  $N$  ou  $P$  da raiz do vegetal. O primeiro termo dos denominadores das equações acima representa a relação da área superficial em relação ao volume das raízes e o segundo termo, igualmente à fotossíntese, está relacionado às concentrações dos nutrientes no tecido.

## Crescimento

As funções que possuem subscritos iniciados com  $G$  estão representando as frações de um dado substrato que serão usadas para o crescimento de suas estruturas; por exemplo,  $O_{G,shC}(t)$  é a quantidade de carbono extraída do substrato das folhas para ser transformada em biomassa de estrutura, sendo que essa fração de massa retirada é governada pelo parâmetro  $f_C$ , logo  $O_{G,shC}(t) = f_C G_{sh}(t)$ , onde  $G_{sh}(t)$  está definido na equação 4.3. Um fato relevante nessas funções é que a fração retirada de um dado substrato será utilizada para o crescimento da estrutura da mesma parte da planta, ou seja, se foi retirada do substrato das raízes será usada para o crescimento da estrutura das próprias raízes. Essas funções são definidas da seguinte maneira:

$$O_{G,shC}(t) = f_C G_{sh}(t), \quad (4.19)$$

$$O_{G,shN}(t) = f_N G_{sh}(t), \quad (4.20)$$

$$O_{G,shP}(t) = f_P G_{sh}(t), \quad (4.21)$$



$$O_{G,rtC}(t) = f_C G_{rt}(t), \quad (4.22)$$

$$O_{G,rtN}(t) = f_N G_{rt}(t), \quad (4.23)$$

$$O_{G,rtP}(t) = f_P G_{rt}(t), \quad (4.24)$$

onde  $f_l, l = C, N, P$  são coeficientes das frações dos substratos para o crescimento estrutural.

## Transporte

Cada equação que possui a entrada externa de nutriente, tem dois termos de saída de massa. Um deles é para crescimento da estrutura, discutido anteriormente, enquanto que o outro é utilizado para o crescimento do próprio substrato. Esta fração de massa é chamada de fluxo de transporte, com subscrito  $T$ , e é usada no crescimento do substrato da parte oposta a que foi retirada. Por exemplo, a fração de  $C$  retirada das folhas ( $O_{T,shC}(t)$ ), será usada no crescimento do substrato de carbono na parte das raízes ( $I_{T,rtC}(t)$ ). Em outras palavras, a função  $I_{T,rtC}(t)$  significa a entrada (interna) de massa no substrato de carbono das raízes, oriunda do substrato de  $C$  das folhas. Este fluxo de massa transportada da parte aérea para a parte radicular (no caso do  $C$ ), ou vice-versa (para o  $N$  ou  $P$ ) sofre uma resistência no tecido vegetal.

Os fluxos de transporte são definidos através da razão entre a diferença de concentração dividida pela resistência (ou multiplicada pela condutância). Essa definição está de acordo com a teoria da resposta linear, onde o fluxo é proporcional à diferença de potencial (de concentrações) dividida pela resistência (no caso de resistência ao transporte). Tem-se então:

$$O_{T,shC}(t) = I_{T,rtC}(t) = g_C M_{str,R}(t) (c_{sh,C}(t) - c_{rt,C}(t)), \quad (4.25)$$

$$O_{T,rtN}(t) = I_{T,shN}(t) = g_N M_{str,R}(t) (c_{rt,N}(t) - c_{sh,N}(t)), \quad (4.26)$$

$$O_{T,rtP}(t) = I_{T,shP}(t) = g_P M_{str,R}(t) (c_{rt,P}(t) - c_{sh,P}(t)), \quad (4.27)$$

onde  $g_l$  são as condutancias para  $C$ ,  $N$  ou  $P$ . O termo  $M_{str,R}(t)$  é a massa usada para ponderar  $g_l$  e é definido como  $M_{str,R}(t) = (M_{sh}(t) + M_{rt}(t))^{q_r}$  onde o expoente  $q_r$  é um parâmetro de escala que deve depender da arquitetura da folha ou da raiz, cujo valor padrão é 1. O valor  $q_r = 1$  é necessário para a existência de um CEB.

### Definição das concentrações

As concentrações para carbono, nitrogênio e fósforo nas folhas e raízes são definidas da seguinte forma:

$$c_{sh,C}(t) = \frac{M_{shC}(t)}{M_{sh}(t)}, \quad (4.28)$$

$$c_{rt,C}(t) = \frac{M_{rtC}(t)}{M_{rt}(t)}, \quad (4.29)$$

$$c_{sh,N}(t) = \frac{M_{shN}(t)}{M_{sh}(t)}, \quad (4.30)$$

$$c_{rt,N}(t) = \frac{M_{rtN}(t)}{M_{rt}(t)}, \quad (4.31)$$

$$c_{sh,P}(t) = \frac{M_{shP}(t)}{M_{sh}(t)}, \quad (4.32)$$

$$c_{rt,P}(t) = \frac{M_{rtP}(t)}{M_{rt}(t)}, \quad (4.33)$$

## 4.2 Modelo para redes de plantas interagentes

No capítulo anterior apresentamos o modelo MAGE e simulamos uma extensão, aplicado a três plantas interagentes, considerando a competição por luz. No início do presente capítulo citamos outro sistema matemático, porém para o crescimento de uma única planta, o qual considera processos de alocação e transporte de nutrientes [6]. A próxima etapa é desenvolvermos uma forma de descrever a interação entre plantas em um ambiente complexo.

Por ambiente complexo referimo-nos a um meio no qual se encontra uma diversidade vegetal que troca energia e matéria com a atmosfera, com o solo e a sua fauna. A dinâmica do crescimento para cada planta é governada pela dinâmica dos substratos de carbono ( $C$ ), nitrogênio ( $N$ ) e fósforo ( $P$ ), os quais provêm da fotossíntese, no caso do  $C$ , e absorção via raízes, para os substratos de  $N$  e  $P$ . Porém, ao substrato do  $P$ , adiciona-se uma das atribuições das hifas de fungos micorrízicos, os quais podem retirar do solo o fósforo que não se encontra diretamente assimilável pelas plantas, e transferi-lo para as raízes, ou até mesmo retirar uma quantidade de  $P$  de um vegetal e transferir para outro, através de uma rede [49].

Usualmente as interações entre vegetais estão associadas à competição por luz e/ou nutrientes [73], mas neste trabalho o objetivo é discutir e formalizar uma possível função desse tipo de fungo como fonte alternativa de fósforo assimilável, fato que possibilita uma interação indireta entre plantas, ou seja, a formação da própria rede vegetal interativa. É considerado especificamente o transporte de fósforo via ação micorrízica, completando a usual absorção direta obtida pelas raízes. Em muitos casos a quantidade de  $P$  absorvido pelos mecanismos usuais do sistema radicular não é suficiente para suprir as necessidades de determinada espécie em um dado solo. A simulação neste estudo tem

a intenção de dar um tratamento matemático na fenomenologia observada em experimentos realizados principalmente em áreas agrícolas [36], [38], [57].

### 4.2.1 Descrição do modelo

Uma formulação rigorosa de uma rede interativa em um ambiente complexo é extremamente onerosa devido ao grande número de variáveis e, o que pode levar-nos a sistemas matemáticos sem solução. Considerando a capacidade de transporte de nutrientes dos micélios micorrizais, apresentamos duas propostas de interações interplantas, baseadas no arranjo espacial entre hifas e raízes.

Cada planta está distribuída em estrutura de massa seca e substratos de  $C$ ,  $N$  e  $P$ . As variáveis de estado estão representadas pela letra  $M$ , sendo que para as estruturas das folhas e raízes usa-se o subscrito  $sh$  e  $rt$ , respectivamente, e para os substratos de  $C$ ,  $N$  e  $P$ , adota-se as próprias letras  $C$ ,  $N$  e  $P$ . A espécie de cada planta é representada pelo índice  $n$  e, para exemplificar, temos  $M_{sh}^{(1)}(t)$  e  $M_{rt,C}^{(2)}(t)$  caracterizando as massas da estrutura das folhas da planta do tipo (ou espécie) “1” e a massa dos substratos de carbono nas raízes da planta do tipo “2”.

As funções e parâmetros que descrevem os processos fisiológicos no modelo proposto por Thornley e colaboradores são similares em nossa proposta, salvo os índices ( $n$ ) que discriminam as espécies de plantas envolvidas e o termo de adição de fósforo via micorriza. Os processos de crescimento exponencial balanceado (CEB) ou estado estacionário (EE) também são similares nesta proposta. Então, para não se tornar repetitivo, apresentaremos diretamente o novo sistema, que descreve a dinâmica, as estruturas e substratos, sem ênfase às parametrizações e funções, com exceção do substrato de fósforo que agora possui uma segunda entrada externa de  $P$ . Também não explicitaremos a dependência das variáveis

em relação ao tempo, conforme feito anteriormente.

O sistema possui um total de oito equações diferenciais acopladas para uma planta ou dezesseis equações para duas plantas. De maneira genérica, temos:

$$\frac{dM_{sh}^{(n)}}{dt} = G_{sh}^{(n)} - L_{sh}^{(n)}, \quad (4.34)$$

$$\frac{dM_{rt}^{(n)}}{dt} = G_{rt}^{(n)} - L_{rt}^{(n)}, \quad (4.35)$$

$$\frac{dM_{sh,C}^{(n)}}{dt} = I_{U,sh,C}^{(n)} - O_{T,sh,C}^{(n)} - O_{G,sh,C}^{(n)}, \quad (4.36)$$

$$\frac{dM_{rt,C}^{(n)}}{dt} = I_{T,rt,C}^{(n)} - O_{G,rt,C}^{(n)}, \quad (4.37)$$

$$\frac{dM_{sh,N}^{(n)}}{dt} = I_{T,sh,N}^{(n)} - O_{G,sh,N}^{(n)}, \quad (4.38)$$

$$\frac{dM_{rt,N}^{(n)}}{dt} = I_{U,rt,N}^{(n)} - O_{T,rt,N}^{(n)} - O_{G,rt,N}^{(n)}, \quad (4.39)$$

$$\frac{dM_{sh,P}^{(n)}}{dt} = I_{T,sh,P}^{(n)} - O_{G,sh,P}^{(n)}, \quad (4.40)$$

$$\frac{dM_{rt,P}^{(n)}}{dt} = I_{total,rt,P}^{(n)} - O_{T,rt,P}^{(n)} - O_{G,rt,P}^{(n)}. \quad (4.41)$$

Para o substrato de fósforo nas raízes faz-se  $I_{total,rt,P}^{(n)} = I_{U,rt,P}^{(n)} + I_{hifa,rt,P}^{(n)}$ , diferentemente da equação original 4.14. A expressão  $I_{hifa,rt,P}^{(n)}$  representa a entrada externa de fósforo via hifa, a qual será definida em cada uma de nossas propostas de acoplamento e  $I_{U,rt,P}^{(n)}$  mantém a expressão original da equação 4.18.

## 4.2.2 Modelo de rede com interação indireta

Inicialmente vamos considerar duas plantas em um ambiente fechado, fixadas a um substrato na presença de uma microfauna formada por fungos micorrízicos. Em um sistema gerado por esse ambiente, considera-se um micélio que tenha a propriedade de transportar fósforo de um sistema radicular a outro,

conectando dessa forma as duas plantas. Isto implica na conservação da massa de fósforo transportada, mas esta simplificação produzida artificialmente dificilmente ocorre em um ambiente natural, como florestas ou pastagens, devido à existência de um grande número de microrganismos de outras espécies, além da presença de outros vegetais.

Em sistemas naturais também ocorre a conservação da massa, mas a descrição de um ambiente como este é extremamente complexa. Existem trabalhos que propõem uma distribuição probabilística dos parâmetros do sistema, no qual a intensidade das interações, a largura da distribuição dos seus valores e a conectividade são usadas na descrição de vários subsistemas interagentes [74]. Essa idéia sugere que a rede interativa gerada pelas hifas tenha valores proporcionais à massa do substrato original. Então propomos que o sistema formado pelo substrato, hifas e as  $n$  plantas seja dividido em  $n$  subsistemas, os quais são compostos por cada uma das plantas e sua região de interação. Portanto, a nossa proposta para um modelo de rede de interação indireta (MII) sugere uma entrada total de fósforo na  $n$ -ésima planta, dada por:

$$I_{total,rt,P}^{(n)} = \frac{k_P^{(n)} M_{rt}^{(n)}}{\left(1 + \sigma_{SS}^{(n)} \frac{M_{rt}^{(n)}}{K_M^{(n)}}\right) \left(1 + \sigma_{PI}^{(n)} \frac{M_{rt,P}^{(n)}}{J_P^{(n)}}\right)} + \alpha^{(n)} \sum_{n'} M_{rt,P}^{(n')}, \quad (4.42)$$

com  $n, n' = 1, 2, \dots$  para  $n' \neq n$ ; o segundo termo da direita descreve a fração de  $P$  transportado, sendo que o sentido da carga é dado pelo sinal de  $\alpha^{(n)}$ , que é um parâmetro fenomenológico da ação da hifa sobre a planta  $n$ . Na equação anterior ao tratarmos de um sistema com mais de duas plantas, o termo  $\sum_{n'} M_{rt,P}^{(n')}$  deve ser considerado como um valor médio das contribuições dos subsistemas vizinhos.

Nota-se que a ação das hifas é somente via raízes com atuação no substrato de fósforo e, na presente proposta, o micélio fúngico de micorrizas induz uma interação interplantas indireta. Considera-se a interação indireta levando em

conta, por exemplo, que a planta “doadora” de  $P$  fornece uma fração de seu substrato ao meio via micélio, devido à presença das outras plantas, as “receptoras”. A massa retirada é proporcional às massas das plantas vizinhas. O deslocamento de massa não é realizado de forma direta de um sistema radicular ao outro, e sim da raiz doadora para o meio e deste para a raiz receptora; mais adiante apresenta-se outra proposta de redes interativas em que ocorre a conservação da massa de  $P$  transportada.

Os processos de transporte sugeridos em nosso modelo de rede MII são representados pelo termo  $\alpha^{(n)} M_{rt,P}^{(n')}$ , com a variável  $M_{rt,P}^{(n')}$  caracterizando a presença das demais plantas. Do ponto de vista matemático, o acoplamento dos sistemas de equações de cada planta é representado pelo termo acima descrito e se  $\alpha^{(n)} = 0$  o sistema torna-se desacoplado (plantas não interagentes).

É correto pensar que a intensidade da taxa de transferência produzida pela conexão micorrizal tenha dependência da distância  $L$  que separa os dois subsistemas, fato este que sugere a introdução de um parâmetro de comprimento  $\xi^{(n)}$ , para dimensionar o valor de  $\alpha^{(n)}$  através do fator  $\exp(-L/\xi^{(n)})$  [43].

### 4.2.3 Simulação e resultados

As simulações foram realizadas com três plantas distintas. Inicialmente ajustamos os parâmetros de cada uma individualmente,  $\alpha^{(n)} = 0$ , para se determinar os padrões de crescimento desejados. Uma vez estabelecidos os parâmetros, simulamos dois conjuntos de plantas duas a duas, onde no primeiro utilizamos duas plantas denominadas P-1 e P-2a, das quais P-1 tem taxa de crescimento inicial menor que P-2a, mas ambas apresentam limites assintóticos iguais, conforme figura 4.1. Na segunda situação utilizamos a mesma P-1 com outra planta (P-2b), que embora possua taxa inicial maior, tem o limite assintótico menor

que P-1, figura 4.2.

Analisando os padrões de crescimento de cada planta nos dois conjuntos, observa-se a importância dos parâmetros escolhidos para a diferenciação das espécies. Os coeficientes de assimilação de nutrientes ( $k_l^{(n)}$ ,  $l = C, N, P$ ) têm ação direta nas taxas de crescimento, enquanto os limites de produção de biomassa são determinados pelos coeficientes das taxas de sarapueira ( $k_{litt}^{(n)}$ ).

Considerando a planta P-1 como padrão para comparação, verificamos que P-2a, devido à sua alta capacidade de assimilar nutrientes, apresenta uma taxa de crescimento superior nos primeiros instantes e se estabiliza em um período anterior à P-1, figura 4.1. A igualdade nos limites de saturação de biomassa juntamente com o período de estabilização anterior para P-2a é devido à ação do fluxo de perdas de massa, que é governado pelo parâmetro  $k_{litt}^{(n)}$ , o qual tem um valor alto para P-2a.

O crescimento vegetal nos primeiros instantes é exponencial, mas quando as perdas de massa começam a atuar, diminui até se estabilizar. O coeficiente de fluxo de sarapueira também controla o período e os limites de estabilização dos ganhos de biomassa. O efeito do fluxo de sarapueira torna-se mais evidente ao observarmos o comportamento da planta P-2b, pois esta apresenta um crescimento inicial intermediário às outras duas espécies, mas possui o menor valor de saturação. Nessa planta o valor de  $k_{litt}^{(n)}$  em relação aos valores de assimilação de nutrientes ( $k_l^{(n)}$ ) é proporcionalmente maior que nas demais plantas.

A escolha dos parâmetros foi baseada nos valores utilizados por Thornley e colaboradores [6], [75], [69], com variações em apenas quatro deles para caracterizar espécies diferentes. Os valores encontram-se na tabela 4.1, e para facilitar a visualização dos parâmetros distintos de cada espécie, utilizamos apenas um traço nas lacunas dos termos repetidos. As condições de contorno, iguais para as três plantas, são: tempo  $t = 0$ ,  $M_{sh}(0) = M_{rt}(0) = 10^{-4}[\text{kg}]$ ,  $M_{sh,C}(0) =$



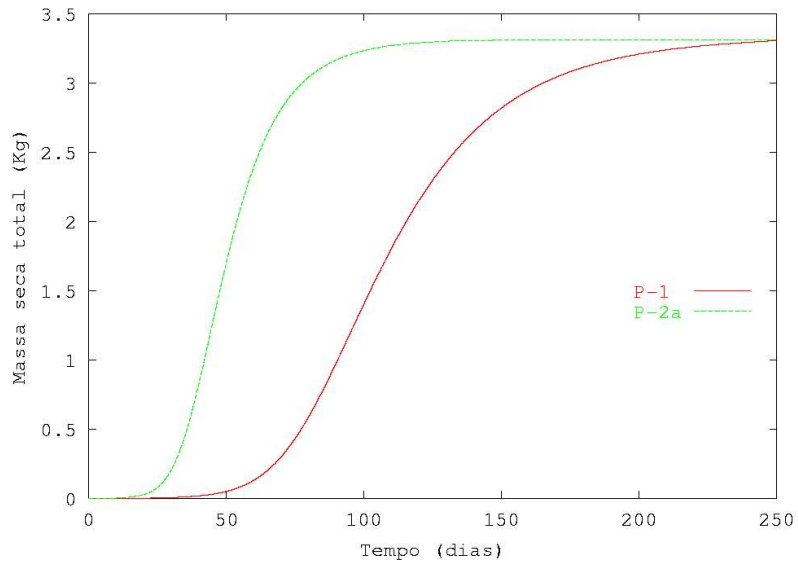


Figura 4.1: Plantas P-1 e P-2a isoladas.

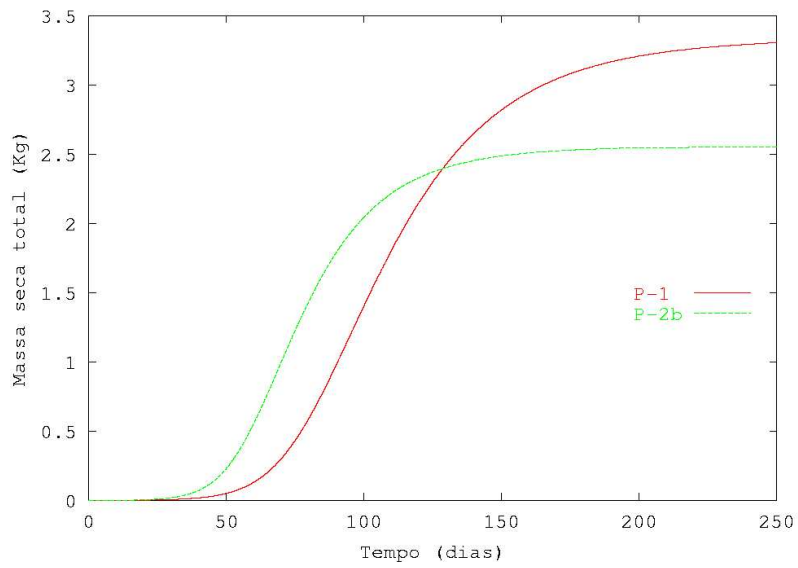


Figura 4.2: Plantas isoladas P-1 e P-2b.

$$M_{rt,C}(0) = M_{sh,N}(0) = M_{rt,N}(0) = 10^{-5}[\text{kg}] \quad M_{sh,P}(0) = M_{rt,P}(0) = 10^{-6}[\text{kg}].$$

A simulação do presente modelo com as plantas acopladas foram realizadas

nos dois casos com  $\alpha^{(1)} = 0.5$  e  $\alpha^{(2)} = -0.5$ , ou seja o transporte ocorre no sentido da planta P-2a para P-1 e de P-2b para P-1. Conforme observamos nas figuras 4.3 e 4.4, o acoplamento pode afetar o comportamento e os limites assintóticos de cada planta, quando comparados com os valores isolados, figuras 4.1 e 4.2 respectivamente.

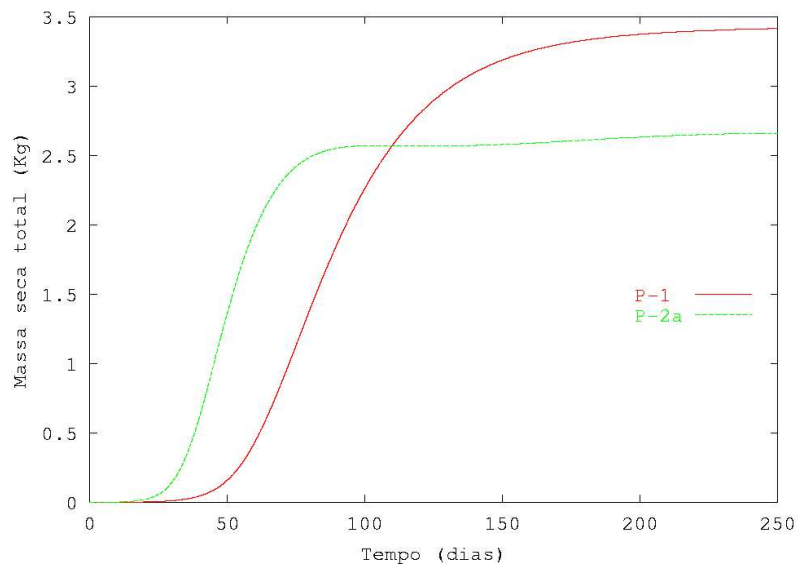


Figura 4.3: Biomassa total das plantas P-1 e P-2a acopladas com  $\alpha^{(1)} = 0.5$  e  $\alpha^{(2)} = -0.5$ .

Podemos observar na figura 4.3 que a planta doadora de fósforo via hifas (P-2a) teve uma queda na taxa inicial de crescimento e ainda apresentou massa total (limite assintótico) menor. Na figura 4.4 ocorre um comportamento similar, onde a planta doadora novamente apresentou uma redução no crescimento inicial e em sua biomassa final. Em qualquer situação, o ganho no crescimento de P-1 não foi proporcional às perdas que as plantas fornecedoras apresentaram, mas P-1 apresentou um aumento na sua taxa de crescimento. Quanto aos intervalos de saturação, houve pouca variação, onde para as plantas doadoras ocorreu um

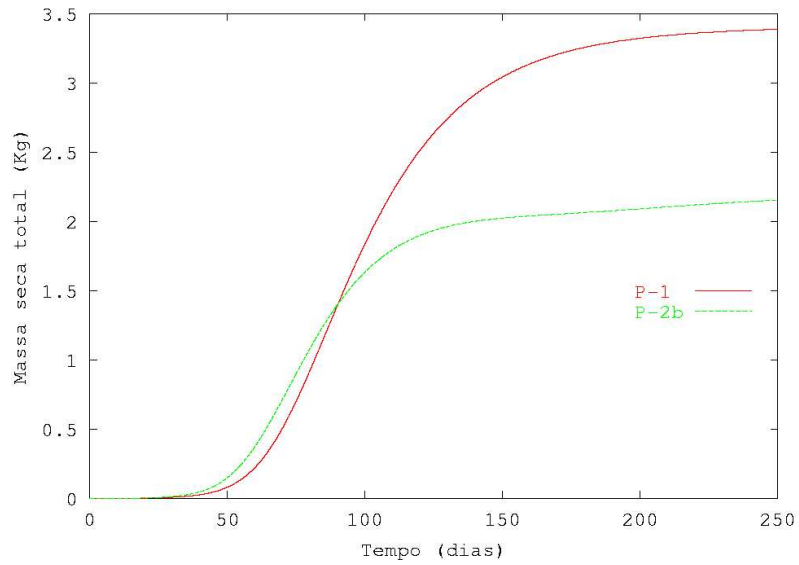


Figura 4.4: Biomassa total das plantas P-1 e P-2b acopladas com  $\alpha^{(1)} = 0.5$  e  $\alpha^{(2)} = -0.5$ .

pequeno atraso quando acopladas e para a receptora houve uma antecipação na situação acoplada, a qual lhe foi favorável. Estes resultados evidenciam que as hifas realizando interações em uma rede têm função significativa.

Parâmetros	P-1	P-2a	P-2b	Unidades
$f_C$	0,5	-	-	$kg(subs.C)[kg(estr.)]^{-1}$
$f_N$	0,025	-	-	$kg(subs.N)[kg(estr.)]^{-1}$
$f_P$	0,005	-	-	$kg(subs.P)[kg(estr.)]^{-1}$
$g_C$	1,0	-	-	$[kg(estr.)]^{1-q}d^{-1}$
$g_N$	1,0	-	-	$[kg(estr.)]^{1-q}d^{-1}$
$g_P$	1,0	-	-	$[kg(estr.)]^{1-q}d^{-1}$
$j_C$	$10^{30}$	-	-	$kg(subs.C)[kg(estr.)]^{-1}$
$j_N$	0,01	-	-	$kg(subs.N)[kg(estr.)]^{-1}$
$j_P$	$10^{-3}$	-	-	$kg(subs.P)[kg(estr.)]^{-1}$
$k_g$	$10^5$	-	-	$kg[concent.(C, N, P)]d^{-1}$
$k_{litt}$	0,05	0,135	0,09	$d^{-1}$
$k_{Mlitt}$	0,5	-	-	$kg(estr.)$
$k_M$	1,0	-	-	$kg(estr.)$
$k_C$	0,1	0,3	0,150	$kg(subs.C)[kg(estr.sh)]^{-1}$
$k_N$	0,02	0,05	0,025	$kg(subs.N)[kg(estr.rt)]^{-1}$
$k_P$	0,005	0,007	0,006	$kg(subs.P)[kg(estr.rt)]^{-1}$
$\sigma_{ss}$	1,0	-	-	adimensional
$\sigma_{PI}$	1,0	-	-	adimensional

Tabela 4.1: Valores para as três plantas utilizadas no modelo MII. Na coluna das unidades  $kg(subs.C)$  significa massa do substrato de carbono e da mesma forma para os outros substratos;  $kg(estr.)$  massa das estruturas e  $concent.(C, N, P)$  são as concentrações dos substratos.

#### 4.2.4 Modelo de rede com interação direta

Agora introduz-se uma nova forma para a interação entre plantas, novamente mediado por hifas e centrado na troca de fósforo. Porém, desta vez introduzimos novos critérios no acoplamento de maneira que ocorra a conservação das massas transportadas na rede do sistema solo/hifa/planta. Voltando à equação 4.41, tomando apenas da parte de assimilação do fósforo temos:

$$I_{total,rt,P}^{(n)} = I_{U,rt,P}^{(n)} + I_{hifa,rt,P}^{(n)}. \quad (4.43)$$

onde  $I_{U,rt,P}^{(n)}$  representa a absorção padrão de fósforo via raízes e  $I_{hifa,rt,P}^{(n)}$  descreve o transporte via hifas. O termo de acoplamento (transporte) foi elaborado de maneira que as quantidades de  $P$  trocadas entre as plantas sejam conservadas, sem perdas de massa para o meio conforme descrito na equação 4.42. Nesta proposta não se usa a idéia de subsistemas, e chamamos de modelo de interação direta (MID). Para simplificar a nossa nova descrição, vamos separar o termo de transporte ( $I_{hifa,rt,P}^{(n)}$ ) em uma parte de entrada e outra de saída de massas, para cada espécie. Para tal descrição, escolhemos a notação matricial:

$$I_{hifa,rt,P}^{(n)} = \sum_{m \neq n} A_{n,m} M_{rt,P}^{(m)} - \sum_{m \neq n} A_{m,n} M_{rt,P}^{(n)}, \quad (4.44)$$

onde  $n, m = 1, 2, 3..$  mas  $n \neq m$  é um critério necessário para determinar a conservação. O primeiro somatório representa o ganho de massa da planta  $n$ , oriunda da  $m$ -ésima planta e o segundo, as quantidades perdidas. A notação matricial foi escolhida de modo que a entrada de  $P$  em uma dada planta  $n$ , induzida pelos micélios, seja proporcional à massa de  $P$  do substrato das raízes da  $m$ -ésima planta do sistema interativo. Por exemplo, se tivermos uma rede composta por duas plantas, a perda via hifas de uma planta significa o ganho da outra e vice-versa e neste caso, as equações de cada substrato de  $P$  teriam

dois termos de acoplamento. Em uma situação com três plantas, a equação 4.41 para a espécie 1 por exemplo, teria a forma:

$$\frac{dM_{rt,P}^{(1)}}{dt} = I_{U,rt,P}^{(1)} + [A_{1,2}M_{rt,P}^{(2)} + A_{1,3}M_{rt,P}^{(3)} - A_{2,1}M_{rt,P}^{(1)} - A_{3,1}M_{rt,P}^{(1)}] - O_{T,rt,P}^{(1)} - O_{G,rt,P}^{(1)}. \quad (4.45)$$

Partindo destes exemplos pode-se verificar que o número de termos dos acoplamentos, dados pela equação 4.44, é  $2(n-1)$  para os substratos de cada planta. Ao montar-se as três equações (para  $n=3$ ) podemos representar os termos de acoplamento como o produto de duas matrizes:

$$X = \begin{bmatrix} -(A_{2,1} + A_{3,1}) & A_{1,2} & A_{1,3} \\ A_{2,1} & -(A_{1,2} + A_{3,2}) & A_{2,3} \\ A_{3,1} & A_{3,2} & -(A_{1,3} + A_{2,3}) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} M_{rt,P}^{(1)} \\ M_{rt,P}^{(2)} \\ M_{rt,P}^{(3)} \end{bmatrix} \quad (4.46)$$

onde a primeira matriz chamamos “matriz conexão”. O produto apresentado na equação 4.46 é gerado pela diferença das matrizes 4.44.

A dependência relativa às distâncias interplantas, para as taxas de transferências, implica nos valores dos elementos  $A_{n,m}$  da seguinte forma:

$$A_{n,m} = A_{nm}^0 \exp\left(-L_{nm}/\xi_{\mu}^{(m)}\right), \quad (4.47)$$

onde  $L_{nm}$  é a distância entre as plantas  $n$  e  $m$ ,  $\xi_{\mu}^{(m)}$  é um parâmetro de comprimento e  $\mu$  está associado ao tipo de fungo. Observando a equação 4.44 e/ou a matriz 4.46 podemos ver que

$$\sum_{n,m} A_{n,m} = 0. \quad (4.48)$$

Ou seja, é uma forma de interpretar a conservação da massa total de fósforo transportada/trocada. É necessário estabelecer alguns critérios para o termo  $A_{nm}^0$ , a partir de 4.48: uma descrição detalhada das interações entre o sistema radicular e os microrganismos é extremamente complexa; a compatibilidade entre as espécies vegetais e os fungos está descrita apenas em termos do parâmetro

$A_{nm}^0$ , sendo dimensionado através de seu sinal e valor; o único aspecto geométrico da rede existente nos elementos é o parâmetro comprimento  $\xi_{\mu}^{(m)}$ .

#### 4.2.5 Simulação e resultados

Da mesma forma como ocorreu na proposta anterior, o primeiro passo da simulação foi adaptar os parâmetros para cada planta isolada, ou seja, sistema matemático desacoplado.

Nesta proposta utilizamos seis espécimens vegetais diferentes, simulando dois conjuntos (caso 1 e caso 2) com três plantas cada, sujeitas às interações micorrízicas. A primeira etapa da simulação consistiu em determinar os valores dos parâmetros de cada planta isolada. Igualmente ao MII, estão baseados nos valores dos trabalhos originais do modelo [6], com pequenas variações para caracterizar os diferentes tipos vegetais. Os parâmetros das plantas estão na tabela 4.2, e como são análogos à tabela do MII, não se apresenta as unidades dos termos e as lacunas em branco novamente significam valores repetidos.

Caso 1				Caso 2			
Parâmetros	P1	P2	P3	Parâmetros	P1	P2	P3
$f_C$	0,5	-	-	$f_C$	0,5	0,48	0,5
$f_N$	0,025	-	-	$f_N$	0,025	0,015	0,025
$f_P$	0,005	-	-	$f_P$	0,001	0,005	0,005
$g_C$	1,0	-	-	$g_C$	1,0	-	-
$g_N$	1,0	-	-	$g_N$	1,0	-	-
$g_P$	1,0	-	-	$g_P$	1,0	-	-
$j_C$	$10^{30}$	-	-	$j_C$	$10^{30}$	-	-
$j_N$	0,01	-	-	$j_N$	0,01	0,009	0,01
$j_P$	0,001	-	-	$j_P$	0,001	-	-
$k_g$	$10^5$	-	-	$k_g$	$10^5$	$4 \cdot 10^5$	$0,4 \cdot 10^5$
$k_{litt}$	0,05	0,04	0,035	$k_{litt}$	0,045	0,04	0,035
$k_{Mlitt}$	0,3	-	-	$k_{Mlitt}$	0,3	-	-
$k_m$	1,0	-	-	$k_m$	1,0	-	-
$k_C$	0,3	-	-	$k_C$	0,35	0,3	0,3
$k_N$	0,03	-	-	$k_N$	0,035	0,035	0,03
$k_P$	0,005	-	-	$k_P$	0,0055	0,0055	0,005
$\sigma_{ss}$	1,0	-	-	$\sigma_{ss}$	1,0	-	-
$\sigma_{PI}$	1,0	-	-	$\sigma_{PI}$	1,0	-	-

Tabela 4.2: Valores para as seis plantas utilizadas no modelo MID.

Neste sistema solo/hifa/planta, considera-se que o substrato seja composto somente pelas raízes e hifas. Considera-se também que as distâncias entre os sistemas radiculares permitem a transferência total do fósforo transportado, sem perdas de massa. Os elementos da matriz conexão, equação 4.46, foram determinados de modo a descrever o transporte interplantas de fósforo na direção



de P2 para P1 e de P3 para P1, ou seja, não há conexão entre P2 e P3; estas considerações valem para ambos os casos. As condições de contorno são iguais às usadas em MII: tempo  $t = 0$ ,  $M_{sh}(0) = M_{rt}(0) = 10^{-4}[\text{kg}]$ ,  $M_{sh,C}(0) = M_{rt,C}(0) = M_{sh,N}(0) = M_{rt,N}(0) = 10^{-5}[\text{kg}]$ ,  $M_{sh,P}(0) = M_{rt,P}(0) = 10^{-6}[\text{kg}]$ .

### Caso 1

Para este caso, a parametrização do sistema foi determinada de forma que, isoladamente, P1, P2 e P3 tenham os limites de saturação diferentes para suas biomassas, mas com taxas iniciais de crescimento semelhantes; podemos observar isto na figura 4.5. Para determinar tais curvas de crescimento, foi necessário diferenciar apenas os coeficientes de perda de massa, conforme visto na tabela 4.2.

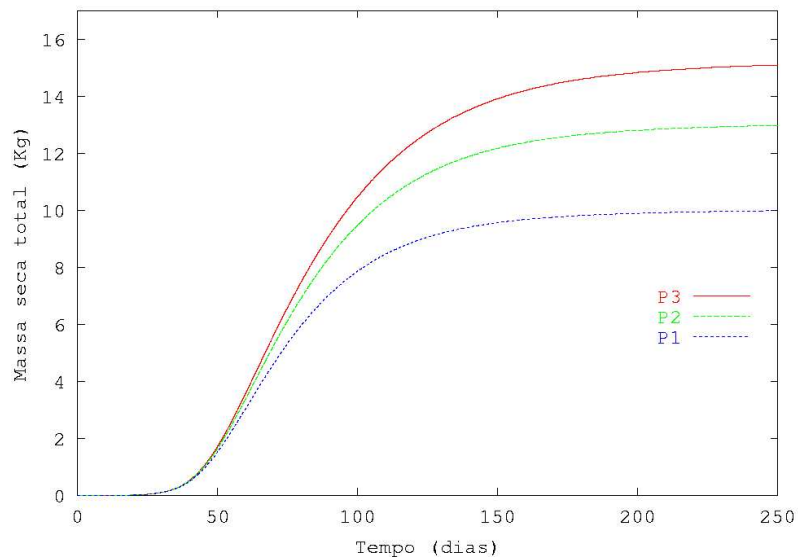


Figura 4.5: Caso 1: Biomassa seca total para P1, P2 e P3 desacopladas, com valores de saturação distintos.

Nesta situação fizemos  $A_{1,2} = 0,4$  e  $A_{1,3} = 0,8$  e a matriz conexão fica:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0,4 & 0,8 \\ 0 & -0,0 & 0 \\ 0 & 0 & -0,8 \end{bmatrix}. \quad (4.49)$$

O resultados da simulação utilizando os valores da matriz acima mostramos a evolução das biomassas na rede conectiva, evidenciando uma significativa contribuição das hifas na formação de redes interplantas. As plantas P1, P2 e P3 foram parametrizadas de forma que o limite de saturação de suas massas quando desacopladas sejam 10, 13 e 15 Kg, respectivamente; ver figura 4.5.

O incremento das biomassas mediadas por hifas apresentam-se na tabela 4.3, comparadas com os respectivos valores desacoplados juntamente com os tempos que cada planta levou para atingir pelo menos 95% de sua saturação, e na figura 4.6 encontramos as curvas de crescimento. Novamente observa-se que os ganhos de fósforo via hifas não contribuíram na produção total de biomassa na planta receptora na mesma proporção que as perdas causaram redução da produção das plantas doadoras. A biomassa final de P1 passou de 10,0 para 11,0, enquanto que para as plantas P2 e P3 as variações foram de 13,0 para 11,5 e de 15,0 para 12,5, respectivamente. Também observa-se, similar aos resultados do MII, que os intervalos onde ocorreram as saturações não apresentaram variações significativas para ambas as plantas, porém a planta beneficiária obteve um aumento nas taxas de crescimento.

	P1		P2		P3	
	Massa	tempo	Massa	tempo	Massa	tempo
Desacoplado	10,0	142	13,0	160	15,0	170
Acoplado	11,0	140	11,5	150	12,5	165

Tabela 4.3: Resultados do caso 1; massa em Kg e tempo em dias.

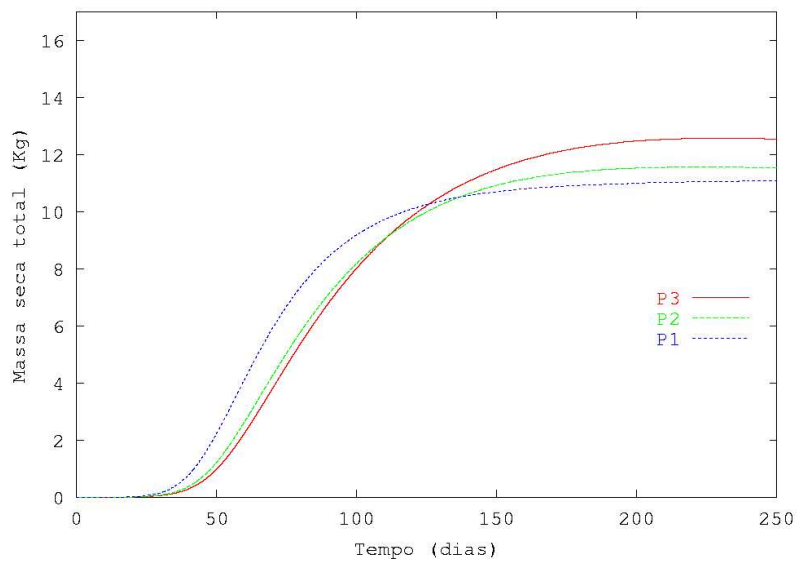


Figura 4.6: Caso 1: Biomassa seca total para P1, P2 e P3 acopladas.

## Caso 2

Nesta segunda situação, determinamos os parâmetros para que, isoladamente, as plantas P1, P2 e P3 apresentem os mesmos limites de saturação para suas biomassas, diferindo apenas em suas taxas de crescimento conforme observamos na figura 4.7.

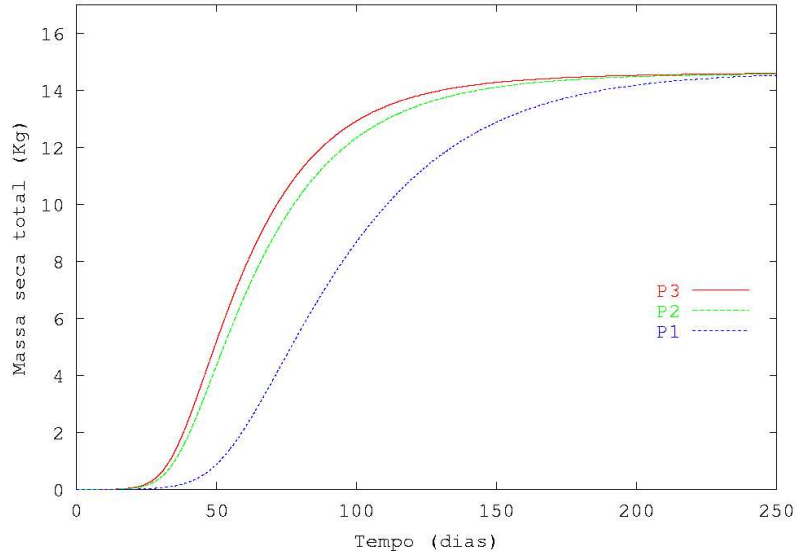


Figura 4.7: Caso 2: Biomassa seca total para P1, P2 e P3 desacopladas.

No caso 2, temos  $A_{1,2} = 0,9$  e  $A_{1,3} = 0,2$  e a matriz conexão fica:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0,9 & 0,2 \\ 0 & -0,9 & 0 \\ 0 & 0 & -0,2 \end{bmatrix}. \quad (4.50)$$

As parametrizações foram escolhidas de forma que a saturação das massas, para ambas as plantas, sejam aproximadamente 14,5 Kg, quando isoladas ( $A = 0$ ). A evolução das plantas nessas novas condições apresenta-se na tabela 4.4, novamente comparadas às respectivas biomassas desacopladas e acompanhadas dos tempos que cada planta levou para atingir em torno de 95% de sua saturação, e na figura 4.8 encontramos as curvas de crescimento do sistema interagente. A parametrização para as novas plantas  $P1$ ,  $P2$  e  $P3$  implicou em comportamentos diferentes das demais simulações que utilizaram o modelo de transporte/resistência. Ocorreu um ganho de biomassa considerável para a planta que recebeu as quantidades de fósforo via hifas, em relação às reduções no

crescimento das plantas doadoras. Este fato deve-se ao parâmetro  $f_c$ , que para  $P1$  possui valor muito pequeno em relação às demais plantas. Este parâmetro, ver equações 4.19 e 4.22, está relacionado com a eficiência que a planta tem de transformar o substrato de fósforo em biomassa de estrutura.

	P1		P2		P3	
	Massa	tempo	Massa	tempo	Massa	tempo
Desacoplado	14,5	164	14,5	120	14,5	110
Acoplado	16,0	163	14,1	138	13,5	130

Tabela 4.4: Resultados caso 2, massa em Kg e tempo em dias.

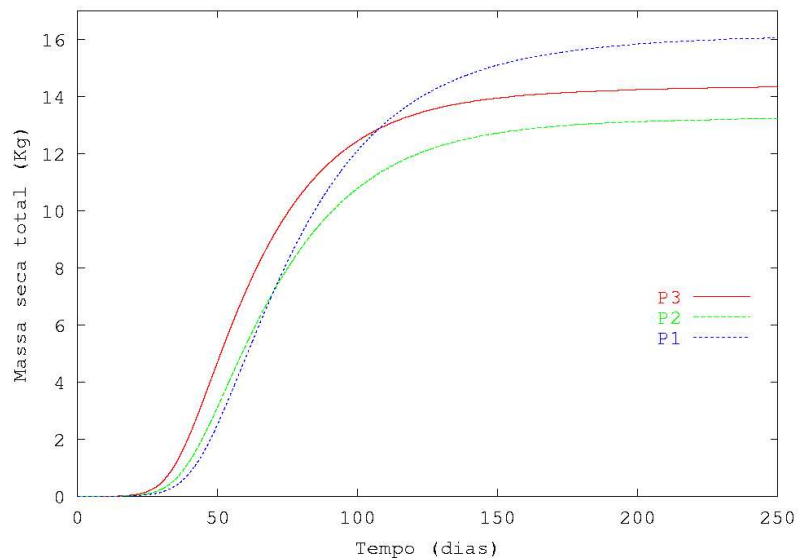


Figura 4.8: Caso 2: Biomassa seca total para P1, P2 e P3 acopladas.

# Capítulo 5

## Conclusão

O principal objetivo deste trabalho foi descrever o comportamento de plantas interagentes. Trabalhamos o efeito de dois tipos distintos de interações, a competição por luz e a troca de nutrientes.

A intensidade e a amplitude das taxas de crescimento inicial em cada planta, no modelo de competição por luz, dependem diretamente dos valores de contorno e do coeficiente de germinação, pois no início do ciclo de vida de um vegetal são utilizadas somente as reservas energéticas para a produção de biomassa, até que os processos fotossintéticos tenham início. A amplitude da região de crescimento é governada pelo coeficiente de germinação. Os valores em que ocorre a estabilização das biomassas dependem dos coeficientes de saturação de massa, ou assimilação, que para  $P1$  é o menor valor e  $P3$  o maior. A planta  $P3$  possui as menores reservas, mas devido aos altos valores atribuídos aos coeficientes de germinação e saturação de massa, apresenta o mais alto valor de estabilização da biomassa.

Outro fato importante, que se percebe ao analisarmos as curvas de crescimento, refere-se aos intervalos de crescimento de biomassa superior e sua es-

tabilização, que coincidem com os intervalos de decréscimo e crescimento das biomassa inferiores. Isto confirma o fato de que as reservas energéticas iniciais são usadas no crescimento das plântulas e o sistema radicular só inicia seu crescimento após a estabilização das biomassas superiores. Os resultados comentados anteriormente foram realizados com as plantas isoladas, com o intuito de compararmos estes aos dados obtidos com o sistema acoplado.

Os resultados obtidos mostram os efeitos do sombreamento de uma planta sobre a outra. O maior ganho de massa inicial de  $P1$  produziu um retardamento no crescimento das demais plantas. Porém, quando estas começaram a crescer significativamente, devido aos valores de assimilação, iniciou-se um processo contrário, no qual o efeito do sombreamento afetou  $P1$ . Os resultados mostram que as interações foram prejudiciais a todas as espécies envolvidas.

Nas simulações realizadas com o modelo de transporte/resistência, as interações não ocorreram por competição, e sim por trocas de fósforo entre plantas, ocorrendo dessa forma benefício para algumas das espécies envolvidas. O mesmo formalismo matemático também pode ser utilizado para trocas de nitrogênio entre as plantas. Nesta formulação, a rede interativa é representada por um sistema formado por plantas distribuídas em um substrato, no qual as raízes estão sujeitas às ações das hifas de fungos do tipo micorriza. Na descrição dessas interações, apresentamos duas formas para o transporte de fósforo.

A primeira consiste em uma interação indireta, onde não ocorre conservação das massas trocadas. Nessa formulação foi introduzida a idéia de subsistemas, os quais são formados por cada planta individual mais a sua região de interação. Então, dessa maneira, considera-se que as micorrizas retiram o  $P$  de cada planta distribuindo-o no substrato do subsistema, e as micorrizas dos demais subsistemas transportam quantidades desse  $P$  até as suas respectivas plantas.

Na segunda proposta, a conservação do fósforo transportado via hifas é con-

siderada, produzindo uma interação direta. Esse sistema interativo não é dividido em subsistemas, sendo que o processo de transporte pode ser bidirecional, e considera-se que as quantidades de fósforo retiradas da  $n$ -ésima planta sejam proporcionais às biomassas das raízes das demais plantas

Faremos agora uma análise de maneira geral em relação às parametrizações e aos resultados, para as duas formas de interações. Ao trabalharmos com o modelo transporte/resistência, trabalhamos com quatro parâmetros importantes, os quais têm relevantes contribuições no comportamento das biomassas. São os coeficientes de absorção de nutrientes que influenciam diretamente nas taxas de crescimento e o coeficiente de fluxo de sarapueira, ou perdas de massa de estrutura. Em algumas situações utilizamos pequenas variações em outros parâmetros para ajustes finos nas curvas de crescimento.

Quanto aos resultados, os obtidos nas simulações com interação indireta mostraram que as perdas de fósforo afetaram consideravelmente a produção de biomassa das plantas doadoras, enquanto que o ganho de biomassa para as plantas que receberam o fósforo via hifa não foi tão significativo. Na proposta com interação direta, os resultados mostraram que é possível equilibrar os ganhos com as perdas de biomassas entre as plantas receptoras e doadoras. Este equilíbrio, entretanto, exige uma parametrização mais criteriosa. A vantagem das interações diretas sobre as interações indiretas é que são fáceis de serem trabalhadas em termos matemáticos, pois se utiliza uma matriz numérica, enquanto que na formulação indireta é preciso determinar uma média das biomassas do sistema interagente, o qual é dividido em subsistemas. Porém, um sistema real composto por várias espécies interagentes é mais fácil de se formular utilizando as interações indiretas, pois se considera apenas os fluxos de entradas e saídas de fósforo em cada subsistema para se elaborar os acoplamentos.

Como continuidade deste trabalho, propomos uma parametrização baseada

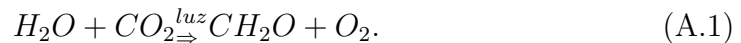


em dados experimentais para especificar as espécies envolvidas. Também é importante uma parametrização real das condições climáticas e do solo considerado como substrato do sistema interagente. Outras extensões são possíveis em relação a colheitas ou podas e ainda considerar a produção de frutos. No aspecto formal é importante o estudo da estabilidade das soluções.

# Apêndice A

## Fotossíntese

As plantas e algumas cianobactérias produzem carboidratos  $CH_2O$ , através da fixação de  $CO_2$ , usando a energia da luz.



As reações fotoquímicas ocorrem nos cloroplastos, que são partículas subcelulares de forma elíptica presentes nos tecidos verdes vegetais e são envolvidos por uma membrana permeável a moléculas pequenas e íons. Sua estrutura interna consiste de vários conjuntos de membranas em forma de discos empilhados uns sobre os outros; esses discos são chamados de membranas tilacoidais. Dos componentes específicos dos cloroplastos, os mais importantes são os pigmentos que são compostos fotorreceptores. O principal fotorreceptor na fotossíntese é a clorofila vermelha, porém existem outros diversos tipos de pigmentos. Eles são moléculas altamente conjugadas que absorvem a luz visível.

A dissipação da energia de excitação pelas moléculas pode ser de várias formas, mas podemos destacar quatro como principais: 1- *conversão interna*- a energia eletrônica é convertida na energia cinética de movimento molecular;

2- *fluorescência*- uma molécula excitada decai para o seu estado fundamental, emitindo assim, um fóton; 3- *transferência excitônica*- também chamada transferência de energia ressonante, e neste caso a molécula excitada transfere diretamente a sua energia de excitação para as moléculas vizinhas não excitadas, desde que tais moléculas possuam estruturas eletrônicas semelhantes. Este processo ocorre através de interações entre orbitais moleculares das moléculas participantes; esta interação pode ser transferida em cadeia entre os membros de um grupo de moléculas. Este é um processo de particular importância para tunelar a energia luminosa aos centros de reação fotossintética, e 4- *fotooxidação* - se uma molécula doadora for excitada luminosamente, então ela pode oxidar e transferir um elétron para uma molécula receptora. Na fotossíntese, a clorofila excitada designada por Chl constitui este doador.

### **Espectros da absorção da clorofila**

Os pigmentos fotossintéticos podem ser classificados em duas categorias: a) pigmentos fotossintéticos primários; b) pigmentos fotossintéticos acessórios.

Os pigmentos primários participam diretamente do processo fotoquímico de fotossíntese. Os pigmentos acessórios não fazem parte, no sentido estrito do termo, das componentes da cadeia de reações fotossintéticas, porém estes aumentam a capacidade de absorção dos quanta de luz. Em vegetais superiores, além da clorofila a, existe a clorofila b, sendo esta última um pigmento acessório, assim como os carotenos.

Os pigmentos primários e acessórios são organizados em forma de antena coletora, nas membranas tilacoidais, tendo assim grande eficiência na transferência de energia. Os carotenos e os antófilos são pigmentos vermelhos e amarelos respectivamente. Nos vegetais superiores, todos os outros pigmentos acessórios

ficam mascarados pela cor verde. Porém em certas algas, onde a concentração de carotenos pode ser grande, a clorofila fica mascarada, dando uma cor que varia do amarelo ao marrom.

A proporção dos pigmentos fotossintéticos nas antenas coletoras não é constante, pois depende tanto da intensidade luminosa no habitat da planta quanto do espectro de luz.

O arranjo químico dos tais pigmentos exibe duas ligações duplas entre átomos de carbono, separadas por uma ligação simples. Nas ligações duplas, um par de elétrons tem ligação  $\sigma$ , que é uma ligação forte, mas o outro par tem uma ligação  $\pi$ , a qual é mais fraca, pois o elétron  $\pi$  é energético, logo mais antiligante (coesão maior do  $\sigma$  do que do  $\pi$ ). Se existir apenas uma ligação dupla conjugada, a molécula absorverá apenas na região ultravioleta, mas se houver várias ligações, haverá absorção em certos comprimentos de onda do visível. Os compostos são chamados pigmentos coloridos e diferenciam-se claramente em função do espectro característico de absorção. Os quanta de luz não são ativos para a fotossíntese sem antes serem absorvidos por um pigmento; logo, o espectro de absorção dos pigmentos se sobrepõe ao espectro de ação da fotossíntese.

Por exemplo, a clorofila “a” tem dois picos de absorção :  $\lambda = 450nm$  (luz azul) e  $\lambda = 650nm$  (luz vermelha), e entre o verde e o amarelo a clorofila “a” praticamente não absorve nada, dando então a coloração de verde aos nossos olhos. Mas devido aos pigmentos acessórios, há uma, embora menor, absorção de luz nos outros comprimentos de onda. As clorofilas estão sob a forma pigmento-proteína nas membranas tilacoidais.

### **Os fotossistemas.**

Os pigmentos acessórios também fazem parte das antenas coletoras, for-

mando assim o chamado fotossistema. Este fotossistema compõe-se de duas unidades funcionais que são os pigmentos coletores e os pigmentos centro reacionais do fotossistema.

A descrição do funcionamento da antena coletora é a seguinte : um fóton excita uma molécula de pigmento, e esta transfere sua energia para uma molécula vizinha, a qual passa para o primeiro estado singlete. Esta transferência se faz de molécula em molécula até atingir o pigmento reacional, que fica em estado excitado. Este processo dura  $10^{-10}s$  com perda quase nula de energia. As perdas por fluorescência também são pequenas, uma vez que a transmissão de vizinho a vizinho dura  $10^{-12}s$ , que é um tempo menor que o da fluorescência, que dura  $10^{-10}s$ .

O processo de transferência cessa quando o pigmento armadilha é excitado. O elétron excitado do pigmento armadilha pode ir para outro receptor. Logo, o pigmento armadilha é um elemento redox e o que recebe é oxidado. Após isso, o déficit de elétrons é compensado por um doador.

### **Transferência de elétrons durante reações claras**

Os pigmentos atratores P700 e P680 são os responsáveis para a fotólise da água nos organismos cuja fotossíntese realiza o processo. Os pigmentos compõem os seguintes sistemas.

- PSI, constituído por carotenos e uma fraca quantidade de clorofila “a”;
- PSII, composto por xantonófilos e uma proporção maior de clorofila “b” e às vezes ficobilinas.

No caso PSI, o pigmento armadilha excitado, que tem um potencial redutor de 0,6eV, transfere seu elétron a um receptor primário X, ainda desconhecido, onde este cede à ferredoxina e esta, por sua vez, reduz o  $NADP^+$  em  $NADPH+$

$H^+$ . A reação do  $NADPH + H^+$  recebe dois elétrons de dois P700 e dois prótons do meio exterior. Mas cada P700 ao fornecer um elétron, fica com um déficit superado com o sistema PSII. O P680 é reduzido pela luz e então fornece um elétron para um receptor primário Q, provavelmente uma plastoquinona. O receptor Q tem um potencial redox mais negativo do que os P700 oxidados, e pode então transferir elétrons para o P700. Esta transferência se faz através de outros sistemas redox, como as plastoquinonas móveis (PQ) na membrana tilacoidal, o citocromo e a plastocianina. A transferência entre a plastoquinona e o P700 procede através de um gradiente termodinâmico e libera energia para a síntese da ATP (armazenador de energia química) por fosforilação da ADP. Este processo acoplado à transferência de elétrons ativados pela luz é chamado de fotofosforilação. A eletroafinidade do P680 é tão grande que ele captura elétrons da água para compensar seu déficit produzindo então  $2H^+$ ,  $2e^-$  e  $\frac{1}{2}O_2$ , onde o oxigênio obtido pela dissociação fotoquímica da água é o resíduo da fotossíntese.

### Sistemas redox importantes

1- P<sub>680</sub>, Z e Q: o pigmento P680 é o centro reacional do PSII, e é constituído de clorofila “a” conjugado com proteínas, formando um complexo com um sistema doador Z, desconhecido, e um aceitador Q. Cada molécula oxidada pode capturar  $2e^-$  e  $2H^+$ .

2- Plastocianina: proteína que possui dois átomos de cobre por molécula, e cada uma pode aceitar ou doar um elétron.

3- P<sub>700</sub>: é o centro reacional do PSI, composto por clorofila “a” conjugado com algumas proteínas.

4- X: sistema redox desconhecido, funciona como receptor de elétrons do PSI

e também os transmite para a ferredoxina.

5- Ferredoxina: proteína que possui dois átomos de Fe por molécula, onde estes constituem o sistema redox.

6- Citocromos: participam do transporte de elétrons nos cloroplastos.

### **Assimilação do $CO_2$ .**

O  $CO_2$  fixado é transformado em carboidrato através das seguintes reações :

1-Carboxilação : a assimilação do  $CO_2$  começa pela ligação da molécula  $CO_2$  com uma molécula aceitadora com cinco átomos de carbonos. Isto produz inicialmente duas moléculas estáveis de três átomos de carbono, chamadas de 3-PGA, ou ainda de fosfoglicerato. Este tipo de assimilação recebe o nome de “fotossíntese em  $C_3$ ”. O outro tipo,  $C_4$ , será abordado mais adiante. No ciclo das plantas  $C_3$ , também conhecido por Ciclo de Calvin, o aceitador do  $CO_2$  tem o nome de ribulose 1,5 bifosfato (RUBP), que é um pentose fosforilado sobre os átomos de carbono terminais. A enzima da carboxilação recebe o nome de RUBP carboxilase, e tem a capacidade de usar como substrato tanto  $CO_2$  quanto  $O_2$ , no mesmo sítio cataliticamente ativo. Portanto esta enzima cataliza a carboxilação ou a oxigenação do RUBP, e assim ela recebe o nome de RUBISCO -Ribulose Bis Fosfato Carboxilase Oxigenase. O ar atmosférico tem  $CO_2$  e  $O_2$  misturados, logo há uma competição no sítio ativo da enzima. Para o ciclo de Calvin basta considerar a produção de 3-PGA, implicando que o rubisco tem maior afinidade para o  $CO_2$ .

2- Redução do carbono fixado: os 3-PGA devem ser reduzidos para atingir o nível energético dos glúcidos, e para tal precisam do ATP e do  $NADPH + H_+$ . A reação tem duas etapas: na primeira, o 3-PGA é fosforilado em 1,3 - difosfoglicerado (1,3 - diPGA), consumindo a ATP, e após, o difosfoglicerado é

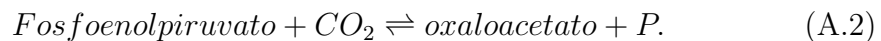
reduzido pelo  $NADPH + H_+$ . Assim chega-se a um açúcar em  $C_3$  com função de aldeído, chamado de triose-fosfato.

A triose-fosfato pode ser usada para regeneração do aceitador de  $CO_2$  ou ainda para a síntese de produtos terminais da fotossíntese.

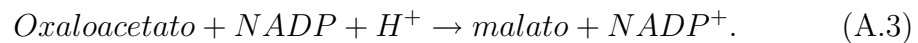
3- Regeneração do aceitador de  $CO_2$ . a regeneração do RUBP corresponde à passagem de 5 esqueletos em  $C_3$  e 3 esqueletos em  $C_5$ . Também aparecem com as trioses, outros açúcares como tetroses  $C_4$  e heptoses  $C_7$ .

### Ciclo $C_4$

É um ciclo fotossintético em que a molécula 3-PGA é substituída por uma molécula com quatro carbonos, chamada *oxaloacetato* [17] para fixar o  $CO_2$ , em comparação com o ciclo  $C_3$ . Este processo ocorre em gramíneas como o milho, cana-de-açúcar, sorgo e certas plantas de clima tropical. Estas plantas possuem alta taxa fotossintética, baixa perda de  $CO_2$  na fotorrespiração e baixo consumo de água em relação à biomassa produzida [19]. Estas reações ocorrem nas células mesofílicas das folhas e é catalizada pela *fosfoenolpiruvato carboxilase*. Resumidamente, a seqüência destas reações é a seguinte:



O fosfoenolpiruvato é reduzido a malato:



Este processo até agora ocorreu nas células mesofílicas, mas o malato com o  $CO_2$  fixado é transferido para as células envoltórias do feixe vascular, onde o malato é descarboxilado produzindo o piruvato e o  $CO_2$  pela ação da enzima málica:





O  $CO_2$  presente na reação acima é o mesmo que foi originalmente fixado em oxalato, nas células mesofílicas. Nas células envoltórias do feixe, a referida molécula  $CO_2$  é fixada novamente, mas pela ribulose difosfato, e o processo decorrente agora é idêntico ao ciclo de Calvin, sendo que o piruvato é transferido de volta às células mesofílicas e transformado em fosfoenolpiruvato, catalizado pela enzima piruvato-fosfato diquinase. Logo, após a fixação do malato, todas as reações são idênticas às do ciclo  $C_3$ . A biossíntese da glicose ocorre no processo  $C_3$ , nas células envoltórias do feixe vascular.

## Apêndice B

### A sonda de nêutrons

Uma das maneiras mais usadas para medir a umidade do solo é a sonda de nêutrons. A maior vantagem deste método é que ele é rápido, pode ser repetido quantas vezes for necessário, em qualquer época e região do solo que foi medida [76]. Embora este tipo de medida tenha sido proposta na década de 40, ela só foi viabilizada com a evolução da eletrônica, pois exige equipamentos eletrônicos para detecção e análise de dados.

A sonda consiste em um cilindro impermeável de metal, inoxidável, alumínio ou cobre. Contém uma fonte de nêutrons, um detector, um amplificador e um indicador da profundidade em que se encontra a fonte e o detector. Algumas sondas possuem um pulsador de leitura e um gerador de alta voltagem para o detector do tubo; na figura B.1 encontramos um esboço de uma sonda. A sonda mais moderna é a HI II. Há diversos modelos de sonda, com tamanhos que variam de 30 a 75 cm e diâmetros em torno de 38 e 47 cm. A sonda HI II tem 75 cm de comprimento, 38 mm de diâmetro e é inoxidável, para ter maior resistência à corrosão .

A fonte e o detector ficam localizados na parte inferior do cilindro. A com-

posição da fonte e do detector variam.

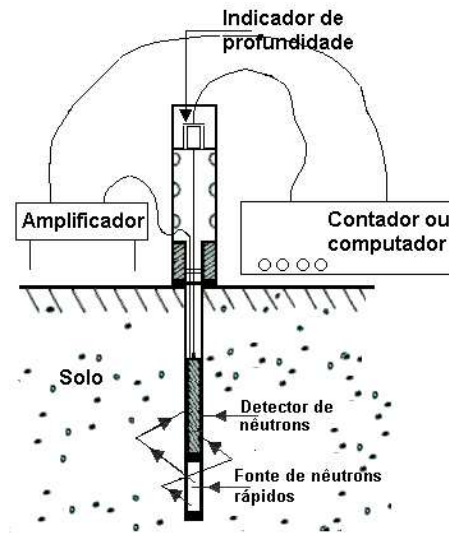


Figura B.1: Esboço de uma sonda de nêutrons.

## Princípios básicos

A sonda baseia-se no princípio de nêutrons moderados, ou seja, nêutrons emitidos com alta energia, onde esta foi reduzida. O maior moderador de nêutrons é o hidrogênio (próton), e como a sua maior porção no solo está sob a forma de água, a leitura do detector informará sobre a quantidade de água no solo.

Uma pequena fonte emite nêutrons rápidos (alta energia) que são espalhados no meio em que a fonte está mergulhada. Esses nêutrons espalhados colidem com os núcleos atômicos constituintes do solo, e serão novamente espalhados ou absorvidos por núcleos grandes, ou produzirão energia térmica ao serem moderados por um núcleo de hidrogênio. O processo de absorção e colisão gera uma nuvem de nêutrons térmicos em equilíbrio termodinâmico ao redor da

fonte. O detector mede a intensidade dos nêutrons moderados, onde este manda a informação para um contador.

## Calibração

A relação da medida dos nêutrons térmicos e a umidade por unidade de volume depende do tipo de solo e da sonda. Para as sondas mais modernas a razão geralmente é expressa por:  $\theta = a.R/R_s + b$ , onde  $a$  é a inclinação da curva,  $R$  é a contagem dos nêutrons térmicos e  $R_s$  é uma contagem padrão . A contagem padrão é obtida secando-se à  $105^\circ C$  uma amostra do tipo de solo que será medido, onde relaciona-se  $\theta$  com a umidade liberada pela amostra na secagem, que chamamos de  $\theta_e$ . Isto seria a “água livre” do solo, pois um pouco da água total do solo fica agregada a compostos orgânicos ou hidretos. Porém, a contagem dos nêutrons térmicos é sobre todas as moléculas de água, inclusive as dos compostos hidratados ou agregados à matéria orgânica, que resistem à evaporação quando a amostra é aquecida. A razão disto é que os nêutrons são moderados pelo elemento hidrogêneo, não importando se este está na molécula de água livre ou não , sendo a contagem feita então sobre a quantidade total de umidade que representaremos por  $\theta_t$ , onde  $\theta_t = \theta + \theta_e$ .

Para contornar este problema, é feita uma calibração de  $\theta$  para o tipo de solo em questão, onde uma boa calibração da curva é feita em termos de  $\theta_t$  [76].

# Apêndice C

## Glossário

- Alelobiose: conjunto das relações vitais entre os indivíduos de um dado local;
- Biodiversidade: variabilidade de organismos vivos de todas as origens, compreendendo dentre outros, os ecossistemas terrestres, marinhos e quaisquer aquáticos; compreende ainda a diversidade dentro de espécies e entre espécies;
- Bioma: grande área de vida formada por um complexo de habitats e comunidades, sendo considerado apenas o meio físico, sem as interações, diferindo nesse ponto de ecossistema;
- Biosfera: parte do planeta e de sua atmosfera que pode conter a vida de forma natural;
- Ecologia: parte da biologia que estuda as relações entre os seres vivos e o seu ambiente;
- Ecossistema: um sistema interagente entre uma comunidade biótica e fatores abióticos de um dado local, através dos quais ocorrem o ciclo dos nutrientes e os fluxos de energia;

- Edafologia ou pedologia: ciência que estuda os solos;
- Fatores abióticos: todos os componentes físicos de um sistema, que podem incidir sobre suas comunidades;
- Fatores, conjunto ou comunidade biótica: componentes vivos de um sistema, que interagem entre si e/ou com os fatores abióticos do mesmo;
- Hifa: filamento de um fungo, constituídos de uma parede tubular fina e transparente;
- Intemperismo: ação dos elementos climáticos (sol, chuva, vento, etc) sobre um objeto;
- Micélio: é a massa (conjunto) de hifas presente nas colônias de fungos;
- Micorriza: nome dado à associação entre fungos micorrízicos e raízes de plantas;
- Planta superior: são os vegetais que possuem diferenciação de tecidos, apresentando sistemas vasculares, raízes, caule, sementes, folhas entre outros órgãos bem determinados;
- Plântula: nome dado a um vegetal em seus primeiros dias de vida;
- Processos edáficos: fenômenos ou processos que ocorrem no solo, de origem físico-química, climática ou através de organismos que nele vivem;
- Savana: Vastas regiões equatoriais, de pastagens e árvores espalhadas, que possui uma grande variedade de herbívoros e seus predadores;
- Sarapueira: biomassa perdida por envelhecimento, porção da biomassa utilizada para respiração ou outro tipo de manutenção, pode-se ainda referir-se à partes mortas que foram substituídas por brotos;

- Seres autotróficos: são os seres que sintetizam seus tecidos vivos a partir da energia solar e elementos do ar, água e solo, como por exemplo os vegetais;
- Seres heterotróficos: Ao contrário dos autotróficos, não sintetizam sua massa viva, alimentando-se então dos tecidos produzidos por outros organismos, e de alguns minerais, além da água;
- Seres obíquos: são aqueles que podem ser encontrados na água, no solo, nos vegetais, animais, etc.
- Simbiose: certas relações de trocas que ocorrem entre indivíduos de espécies diferentes, e divide-se principalmente em comensalismo, mutualismo e parasitismo;
- Tundra: vegetação característica de regiões frias, onde predominam musgos, líquens, gramíneas e árvores de pequeno porte.

# Referências Bibliográficas

- [1] Gomes, A. A. G. e Varriale, M. C., 2001, editoraUFSM, “Modelagens de Ecossistemas: uma introdução”.
- [2] Lacroix, G. e Abbadie, L., 1998, *Acta oecologica*, 19: 189-193.
- [3] Wu, J. e Marceu, D., 2000, *Ecological Modelling*, 153: 1-6.
- [4] da Silva, C. M. e Gomes, A. A., 2001, CBPF-CS-004/01.
- [5] Gao, Q., Yang, X., Yum, R. e Li, C., 1996. *Ecological Modelling*, 93: 19-32.
- [6] Thornley, J. H. M., 1995. *Annals of Botany*, 75: 391-405.
- [7] <http://educar.sc.usp.br/ciencias/ecologia/ecologia.html>.
- [8] Reichardt, K., 1975, “Processos de Transferência no Sistema Solo-Planta-Atmosfera”, Fundação Cargil e USP-CNEM.
- [9] Siqueira, J. O. e Franco, A. A., 1988, *Série Agronômica ESAL:FAEP*, “Biotecnologia do Solo, Fundamentos e Perspectivas.
- [10] Jagpal, R. and Mukerji, K. G., 1991. VAM Fungi in Reforestation. In: B.L. McMichael and H. Persson (Editors), *Plant Roots and their Environment*, Elsevier, 309-313.



- [11] Mukerji, K. G., Jagpal, R., Bali, M. and Rani, R., 1991. The importance of Mycorrhiza for Roots. In: B.L. McMichael and H. Persson (Editors), Plant Roots and their Environment, Elsevier, 290-308.
- [12] Trotta, A., Carminati, C., Schellenbaum, L., Scannerini, S., Fusconi, A. and Berta, G., 1991. Correlation Between Root Morphogenesis, VA Mycorrhizal Infection and Phosphorus Nutrition. In: B. L. McMichael and H. Persson (Editors), Plant Roots and their Environment, Elsevier, 333-339.
- [13] Vidal, W. N. e Vidal, M. R., 1995, imprensa Universitária UFV, “Botânica: Organografia”.
- [14] Martins, Dagoberto, 1994, Planta Daninha, 12, nº2: 93-97.
- [15] Pitelli, R. A., 1985, Informe Agropecuário., 129: 16-25.
- [16] Castro, C. R. T. e Garcia, R., 1996, Ciência Rural/UFSC, 26, nº1: 167-172.
- [17] Leninger, A. L., 1982, editora Sarvier, São Paulo, “Princípios de Bioquímica”.
- [18] Ferri, M. G., 1983, Editora Pedagógica Universitária, “Fisiologia Vegetal 1”, 2ª edição.
- [19] Ferri, M. G., 1983, Editora Pedagógica Universitária, “Fisiologia Vegetal 2”, 2ª edição.
- [20] Vieira, L. S., 1988, Ed. Agronômica CERES LTDA, “Manual da ciência do solo”, 2ª edição, São Paulo.
- [21] Primavesi, A., 1999, ed. Nobel, “Manejo ecológico dos solos: agricultura em regiões tropicais”, São Paulo.

- [22] Klamt, E. e Reinert, D. J., Polígrafo Didático do Dep. de Solos CCR/UFMS.
- [23] Withers B. e Vipond, S., 1974, “Irrigação: Projeto e Prática”, E.P.U., São Paulo.
- [24] Brady, N. C., 1989, “Natureza e Propriedade dos Solos”, 7º ed., Livraria Freitas Bastos Ltda, Rio de Janeiro.
- [25] Nicoloso, F. T., “Polígrafo Didático de Fisiologia Vegetal”, Dep. de Biologia CCNE/UFMS.
- [26] Vieira, L. S., 1975, “Manual da Ciência do Solo”, ed. CERES Ltda, São Paulo.
- [27] Pinheiro, S. e Barreto, S. B., 1996, “MB-4: Agricultura Sustentável, Trofobiose e Biofertilizantes”, MIBASA.
- [28] Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H. e Woodfin, R. M., 1994, *Nature*, 368: 734-737.
- [29] Gomes, P., “Adubos e Adubações”, 1988, 12º ed., editora Nobel, São Paulo.
- [30] Correia, A. A. D., “Bioquímica nos solos, nas pastagens e forragens”, 1986, Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa.
- [31] Manual de Fertilidade do Solo, 1982, Associação Brasileira para Pesquisa do Potássio e do Fósforo, editora Nagy, São Paulo.
- [32] Sierra, J., 2002, *Soil Biology e Biochemistry*, 34: 1219-1226.
- [33] Curso de Atualização em Fertilidade do Solo, 1987, Fundação Cargil Campinas.

- [34] Goldstein, A. H., Braverman K e Osório N., 1999, *FEMS Microbiology Ecology*. 30: 295-300.
- [35] Brady, N. C., 1979, Livraria Freitas Bastos S.A., ‘ ‘Natureza e Propriedades dos Solos”, 5<sup>a</sup> edição.
- [36] Balota, Élcio Libório, “Inoculação de bactérias diazomórficas e fungos micorrízicos-arbusculares na cultura da mandioca”, 1994, tese de doutorado CPGA-CS/UFRRJ.
- [37] Coutinho, H. L. C., Oliveira, V. M., Lovato, A., Maia, A. H. N. e Manfio, G. P., 1999, *Applied Soil Ecology*, 13: 159-167.
- [38] Sala, V. M. R., 2002, “Atividade microbiana do solo e a interação de diazotróficos endofíticos e fungos micorrízicos arbusculares na cultura do trigo”, Dissertação ESALQ/USP.
- [39] Tilman, D., Wedin, D. e Knops J., 1998, *Nature*, 379: 718-720.
- [40] Enkhtuya, B., Rydlová, J. e Vosátka M., 2000, *Applied Soil Ecology*, 14: 201-211.
- [41] Siqueira, J. O., Lambais, M. R. e Stürmer, S., 2002, *Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento*, 25: 12-21.
- [42] safir, G. R., Boyer, J. S. e Gerdemann, J. W., 1971, *Science*, 172: 581-583.
- [43] Marschner, H., 1997, “Mineral Nutrition of Higher Plants”, Academic Press, New York.
- [44] Costa, M. C., Pereira, O. L., Kasuya, M. C. M. e Borges, A. C., 2003, *Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento*, 29: 38-46.
- [45] Read, D., 1998, *Nature*, 396: 22-23.

- [46] Acevedo, Miguel F. e Raventós. J., 2002. *Ecological Modelling*, 154: 45-60.
- [47] da Silveira, A. P. D, da Silva, L. R., de Azevedo, I. C., de Oliveira, E. e Meletti, L. M. M., 2003, *Bragantia Campinas*, 62: 89-99, n.1.
- [48] van der Heijden. M. G. A., Klironomos. J. N., Ursic. M., Moutoglis. P., Streitwolf-Engel R., Boller, T., Wiemken, A. e Sanders, I. R., 1998, *Nature*, 396: 69-72.
- [49] Helgason, T., Daniel, T. J., Husband, R., Fitter, A. H. e Young, J. P. W., 1998, *Nature*, 394.
- [50] Simard, S. W., Perry, D. A., Jones, M. D., Myrolds, D. D., Durall, D. M. e Mollna, R., 1997, *Nature*, 394: 579-582.
- [51] Hodge, A., 2000, *FEMS Microbiology Ecology*, 2000: 91-96.
- [52] Pouyú-rojas, E. e Siqueira, J. O., 2000, *Pesq. agropec. bras.*, 35: 103-114, n.1.
- [53] Muthukumar, T. e Udaiyan, 2002, *Acta Oecologica*, 23: 337-347.
- [54] Souza, R. G., Maia, L. C., Sales, M. e Trufem S. F. B., 2003, *Revista Bras. Bot.*, 26: 49-60
- [55] Sanders, F. E and Tinker, P. B., 1971. *Nature*, 233: 278-279.
- [56] Rodrigues, L. A., Martins, M. A. e Salomão, M. S. M. B., 2003, *R. Bras. Ci. Solo*, 27: 593-599.
- [57] Rodrigues, L. A., Martins, M. A. e Salomão, M. S. M. B., 2003, *R. Bras. Ci. Solo*, 27: 583-591.
- [58] Davidson, R. L., 1969, *Annals. Botany*. 33: 561-569.

- [59] Costa, N. de L., Paulino, V. T. e da Costa, R. S. C., 2001, CT/195, EMBRAPA-CPAF Rondônia, ago/01: 1-4.
- [60] Fernandes, M. F., Ruiz, H. A., Neves, J. C. L. e Muchovej, 1999, R. Bras. Ci. Solo, 23: 617-625.
- [61] Bohn, H. L., McNeal, B. L. e O'Connor, G. A., 1985, Wiley, "Soil Chemistry", New York .
- [62] Qiong, G. e Wei-Zheng, Z., 1993, Acta Ecologica SINICA, vol. 3, N° 3, 280-283.
- [63] Qiong, G. e Wei-Zheng, Z., 1994, Acta phytoecologica SINICA, vol. 18, N° 2, 132-139.
- [64] Dubey, B. e Hussain J., 2000. Ecological Modelling, 129: 195-207.
- [65] Jolicoeur, M. e Bouchard-Marchand E., 2000. Ecological Modelling, 129: 195-207.
- [66] Lim, C. R, Buondiorno, J. e Vasievich M., 1996. Ecological Modelling, 91: 193-211.
- [67] Dorneles, M. R. F., da Silva, C. M. e A. A. Gomes, 1999. An. Acad. Bras. Ci., 71: 215-230.
- [68] Thornley, J. H. M., 1972. Annals of Botany, 36: 431-441.
- [69] Thornley, J. H. M., 1998. Annals of Botany. 81: 165-171.
- [70] Thornley, J. H. M., 1991. Annals of Botany, 67: 219-228.
- [71] Thornley, J. H. M., 1977. Society for Experimental Biology Symposium, Cambridge: University Press 16: 367-389.

- [72] Thornley, J. H. M., 1998. *Annals of Botany*. 81: 421-430.
- [73] Simioni, G., Roux, X.Le, Gignoux, J. and Sinoquet, H., 2000. *Ecological Modelling*, 131: 47-63.
- [74] May, R. M., 1972. *Nature*, 238: 413-414.
- [75] Thornley, J. H. M., 1997. *Silva Fennica* 31: 341-355.
- [76] Hodnet, M. G., Institute of Hydrology, Wallingford, Oxon, UK.