



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

DISTRIBUIÇÃO DA BIOMASSA SUBTERRÂNEA E DINÂMICA DE RAÍZES FINAS EM
ECOSSISTEMAS NATIVOS E EM UMA PASTAGEM PLANTADA
NO CERRADO DO BRASIL CENTRAL

PATRICIA RODIN

BRASÍLIA
2004



**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA**

**DISTRIBUIÇÃO DA BIOMASSA SUBTERRÂNEA E DINÂMICA DE RAÍZES FINAS EM
ECOSSISTEMAS NATIVOS E EM UMA PASTAGEM PLANTADA
NO CERRADO DO BRASIL CENTRAL**

PATRICIA RODIN

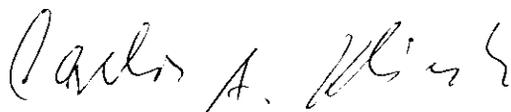
Tese apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Ecologia da Universidade
de Brasília, como requisito parcial para a
obtenção do grau de Mestre em Ecologia

Orientador: Carlos Augusto Klink

**BRASÍLIA
2004**

Trabalho realizado junto ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília sob orientação do professor Carlos Augusto Klink.

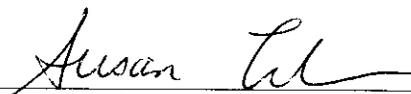
Banca examinadora:



Dr. Carlos Augusto Klink
Universidade de Brasília
Orientador



Dr. Eric A. Davidson
The Woods Hole Research Center
Membro da Banca Examinadora



Dr.^a. Susan Trumbore
University of California
Membro da Banca Examinadora

Ao Cerrado,
ao que restou de você,
aos olhos de muitos uma beleza tortuosa,
aos olhos de poucos uma exuberante riqueza abaixo da terra

Agradecimentos

Aos meus pais pelo que sou, fruto acima de tudo de muito amor, e pelo grande

interesse e incentivo em minha vida acadêmica.

Ao meu orientador, Dr. Carlos Klink, por ter me deixado caminhar com meus próprios pés, me dando toda confiança e liberdade científica, ao mesmo tempo em que podava minhas asas. Para mim, essa é a maior função do orientador.

Ao Marcos Soares, técnico do IPAM, por sua eficiência e dedicação no campo e por ter sido meu verdadeiro anjo da guarda dentro dos poços.

Ao Marcos Soares e ao João do IPAM de Santarém, pela cuidadosa montagem do experimento dos minirhizotrons.

Aos técnicos Osmar e Osvaldo, IPAM Santarém (FLONA Tapajós), pelo ótimo treinamento na medição das raízes com o periscópio.

Ao Paul Lefreve, pelo conserto do periscópio. Ele nem sabe que aquela simples uma hora acabou com o desespero de semanas.

Aos professores Guarino Colli e Lúcio Vivaldi, pela grande ajuda na estatística.

Aos amigos Daniel Viera pelas inúmeras dicas no uso do programa Estatística, Ana Hermínia pela ajuda no uso do SAS, e Eddie Lenza por sempre atender meus pedidos de ajuda.

Ao Betão (Dr. Roberto Aduan), pelas valiosas sugestões no capítulo 2.

Aos meus irmãos, Adriana e David, por uma das maiores aprendizagens da vida, a de saber dividir, e por agüentarem, mesmo contra a vontade deles, anos de superproteção.

Ao Rafael, por sua doçura, tranquilidade e por ser sempre tão solícito e me ajudar nas infinitas contas entre outras coisinhas.

Aos meus queridos companheiros de casa, Bel, Li, Flávia e Hélder (não todos ao mesmo tempo), que fizeram nossa casa ser um lar, doce lar, e por inúmeras vezes ter me impedido de trabalhar, essa ajuda foi essencial!

A minha família emprestada de Brasília, Neida, Neide, Paulo, Paula, Otávio, e Cláudia pelo carinho e cuidado, e por ser meu porto seguro daqui.

Ao Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia (IPAM), por todas as facilidades, a RECOR-IBGE, por permitir a realização desse trabalho dentro da reserva, e a Embrapa-Cerrados por permitir a realização desse trabalho em sua pastagem experimental.

Ao CNPq, e posteriormente a CAPES pela bolsa concedida, e às Instituições financiadoras desse projeto: Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia (IPAM), Inter-American Institute for Global Change Research (IAI - CRN 040), LBA-Ecology (CD 05), e PELD / CNPq - "Sitio 3" - Bioma Cerrado (RECOR/IBGE).

Índice

de Figuras	i
de Tabelas	iii
o	iv
ct	vi
ulo 1_Importância das raízes para o funcionamento dos ecossistemas	
tres: O caso do Cerrado	1
omponente subterrâneo do Cerrado	5
dança no uso da terra: De que forma afeta o componente subterrâneo do Cerrado?	
.....	8
etivo	10
ulo 2_ Distribuição da biomassa subterrânea em três ecossistemas nativos e	
pastagem plantada no Cerrado do Brasil Central	11
rodução	11
etivo	14
eriais e Métodos	15
rea de Estudo	15
oleta da biomassa subterrânea	17
análise de dados	20
ultados	23
Discussão	33
biomassa subterrânea e estoque de carbono	33
Distribuição da biomassa subterrânea	38
Importância das raízes profundas no ciclo hidrológico do Cerrado: Conseqüências	
da mudança no uso da terra	40
clusão	43
ulo 3_ Dinâmica de raízes finas em ecossistemas nativos e em uma pastagem	
ada no Cerrado do Brasil Central	44
rodução	44
etivo	47
óteses	47
eriais e Métodos	48
rea de estudo	48
Montagem do experimento	48
oleta de dados	51
análise de dados	54
ultados	56
comparação entre profundidades	57
comparação entre ecossistemas	58
variação temporal da produção, mortalidade e comprimento total de raiz	61
Discussão	63
variação espacial da produção, mortalidade e estoque de raízes finas	63
variação temporal da produção e mortalidade de raízes finas	64
comparação entre ecossistemas e grupos funcionais	66
Estoque de raízes finas	66
Produção de raízes finas	69
Mortalidade de raízes finas	71
clusão	73
ção final e perspectivas futuras	75
ências	79

de Figuras

- 2.1. Áreas de estudo: 1- cerrado denso, localizado na EEAE; 2- cerrado *stricto* RECOR/IBGE; 3- campo sujo, RECOR/ IBGE; 4- pastagem de *Brachiaria brizantha*, Planaltina..... 16
- 2.2. Médias mensais de precipitação pluviométrica, temperatura e umidade relativa registradas na estação climatológica da Reserva Ecológica do IBGE (Brasília, DF), no período de 1975/1999..... 17
- 2.3. Visão geral de um dos poços do cerrado *stricto sensu*, com 8,5 m de profundidade e dimensão 1,50 x 1,50 m, localizado na Reserva Ecológica do IBGE. 18
- 2.4. Distribuição da biomassa de raiz fina ($Mg \cdot ha^{-1}$) até 3 metros de profundidade no cerrado denso, cerrado *stricto sensu* e campo sujo localizados no IBGE e na pastagem de *Brachiaria brizantha*, localizada em Planaltina. As barras representam os valores médios e os erros padrões correspondentes ($N=10$). Os valores entre parênteses representam a porcentagem média da biomassa encontrada em cada profundidade. Notar escalas diferentes no eixo x 28
- 2.5. Distribuição da biomassa subterrânea grossa ($> 2mm$ diam.) ($Mg \cdot ha^{-1}$) no cerrado denso localizado em AE, cerrado denso, cerrado *stricto sensu* e campo sujo localizados no IBGE e na pastagem de *Brachiaria brizantha*, localizada em Planaltina. As barras representam os valores médios e os erros padrões correspondentes ($N=3$). Os valores entre parênteses representam a porcentagem média da biomassa encontrada em cada profundidade. Notar escalas diferentes no eixo x e y..... 29
- 2.6. Distribuição da densidade de raiz fina ($g \cdot cm^{-3}$) até 3 metros de profundidade no cerrado *stricto sensu*, localizado no IBGE e em pastagem de *Brachiaria brizantha* localizada em Planaltina. As barras representam os valores médios e os erros padrões correspondentes ($N=10$). 30
- 2.7. Biomassa subterrânea por classe de diâmetro (mm) encontrada nos 33 tubos coletados até 1 metro de profundidade no cerrado *stricto sensu* do IBGE. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($\alpha= 0,05$) entre as classes de diâmetro. Os valores entre parênteses representam a porcentagem média da biomassa encontrada em cada classe de diâmetro..... 31
- 2.8. Distribuição vertical da biomassa de raiz fina e grossa (β) determinada pela equação $Y = \lambda - \beta \cdot d$. Os gráficos descrevem a fração acumulada de biomassa (Y) por profundidade (d) para cada ecossistema estudado..... 32
- 3.1. Um exemplar dos tubos de vidro (minirrhizotrons) de 1m de comprimento, e uma extremidade vedada com tampa de borracha. 50

3.2. Abertura dos buracos nas paredes dos poços para instalação dos minirhizotrons, auxílio de um trado de 10 cm de diâmetro.....	50
3.3. Preenchimento dos buracos com solo com auxílio de ferramenta em forma de a.....	50
3.4. Acompanhamento da dinâmica de raízes com auxílio de um periscópio. A seta nos minirhizotrons instalados na parede do poço, a 50 cm e a 1m de profundidade (poço no cerrado s.s.).....	51
3.5. Esquema do minirhizotron observado com periscópio e protocolo de coleta de A parte superior de cada tudo foi observada em toda sua extensão. A localização da determinada de acordo com o centímetro do tubo do periscópio que estivesse em com a parede do poço (linha vertical). O campo de visão observado com o pio foi visto como um relógio, e a direção da raiz como um ponteiro; o comprimento observada foi determinado pela unidade de comprimento de raiz estabelecida, que ondia a ¼ do diâmetro do campo de visão.	52
3.6. Taxa diária de produção (A) e mortalidade (B) de raiz fina (10^{-4} cm ² .dia ⁻¹) nas profundidades 50 cm (■), 1m (▲) e 4 m (○) no cerrado s.s., campo sujo gem de <i>Brachiaria brizantha</i> de julho de 2003 a março de 2004. Os valores dos em cadamês do eixo x representam a taxa diária de produção (A) e mortalidade ocorreu do mês anterior até o referido mês. (Média±EP).	59
3.7. Comprimento total de raiz (10^{-2} cm raiz.cm ⁻²) nas profundidades 50 cm (■), 1 e 4 m (○) no cerrado s.s., campo sujo e pastagem de <i>Brachiaria brizantha</i> de julho 3 a março de 2004 (A). Comprimento total de raiz (10^{-2} cm raiz.cm ⁻²) nos temas cerrado s.s.(●), campo sujo (○) e pastagem de <i>Brachiaria brizantha</i> (□) por idade, 50 cm, 1 m e 4 m, de julho de 2003 a março de 2004 (B) (Média±EP).	60
3.8. Precipitação total mensal entre julho de 2003 e fevereiro de 2004 registrada na meteorológica da RECOR/IBGE.	62

Lista de Tabelas

- Tabela 2.1.** Biomassa subterrânea grossa, fina e total (Mg. ha^{-1}) em ecossistemas naturais do Cerrado e em pastagem plantada com *Brachiaria brizantha*. Metodologia, diâmetro de raiz fina (mm) e profundidade máxima (cm) nos diversos trabalhos. Os valores entre parênteses representam a porcentagem relativa de biomassa de raiz fina e grossa em cada ecossistema. Média \pm EP..... 24
- Tabela 2.2.** Estoque de carbono (Mg C. ha^{-1}) na biomassa subterrânea dos ecossistemas do Cerrado e de outras savanas e florestas tropicais, assumindo que 50% da biomassa é composta por Carbono..... 27
- Tabela 2.3.** Coeficiente de extinção β , índice numérico de distribuição de raízes, estimado para biomassa subterrânea grossa e biomassa de raiz fina nos diversos ecossistemas estudados. 31
- Tabela 3.1.** Taxas diárias médias de produção (PDM) e de mortalidade (MDM) ($\times 10^{-4} \text{ cm.cm}^2.\text{dia}^{-1}$) de raízes finas. A produção média total (PTM) e mortalidade média total (MTM) ($\times 10^{-4} \text{ cm.cm}^2$) de raízes finas correspondentes ao período compreendido entre julho de 2003 e março de 2004 também são apresentadas para comparação. As médias de cada profundidade e ecossistema são apresentadas juntamente com seu erro padrão (Média \pm EP). Médias seguidas por letras diferentes indicam diferenças significativas entre ecossistemas, e números diferentes indicam diferenças significativas entre profundidades de um mesmo ecossistema ($\alpha = 0,05$). 56
- Tabela 3.2.** Comparação da taxa diária média de produção e mortalidade e comprimento total médio de julho de 2003 a março de 2004 entre os ecossistemas. cerrado= cerrado *stricto sensu*; past = pastagem; c. sujo= campo sujo. Diferenças significativas obtidas com $\alpha = 0,05$ 57
- Tabela 3.3.** Comparação da produção, mortalidade e comprimento total médio de julho de 2003 a março de 2004 entre profundidades de cada ecossistema. Diferenças significativas obtidas com $\alpha = 0,05$ 57

Resumo

No Cerrado, assim como em grande parte dos ecossistemas terrestres, o componente subterrâneo tem recebido menor atenção que o componente aéreo, apesar de desempenhar um papel chave no funcionamento dos ecossistemas. No Cerrado, extensas áreas de ecossistemas nativos foram convertidas em pastagens plantadas acarretando, entre outras, mudanças na parte subterrânea do ecossistema. Esse estudo teve como objetivo determinar de que forma a biomassa subterrânea e sua distribuição, e a dinâmica de raízes finas variam entre os distintos ecossistemas do Cerrado e uma pastagem plantada com *Brachiaria brizantha*. A biomassa subterrânea grossa (> 2 mm) foi estimada até 8 m de profundidade no cerrado denso e cerrado *stricto sensu*, até 6 m na pastagem e até 4 m no campo sujo, através de escavação de poços. No cerrado *s.s.*, a biomassa subterrânea grossa também foi determinada através de monolitos de solo até 1 m de profundidade. A biomassa de raízes finas foi estimada para esses mesmos ecossistemas até 3 m de profundidade com trado. A dinâmica de raízes finas foi investigada no cerrado *s.s.*, campo sujo e pastagem, nas profundidades 50 cm, 1 m e 4 m através do método de minirhizotron e observação por periscópio. A biomassa subterrânea do Cerrado representa uma fração significativa do estoque de carbono quando comparado com outras savanas e florestas tropicais. A biomassa grossa e a profundidade alcançada pela biomassa grossa e fina aumentaram positivamente com a densidade da vegetação lenhosa, apesar de todos os ecossistemas, inclusive a pastagem, terem apresentado uma distribuição profunda de seu sistema radicular. A dinâmica de raízes finas não seguiu o padrão espacial e temporal de disponibilidade de água no perfil do solo. Esse resultado pode ter sido derivado dos meses em que esse estudo foi realizado, e de restrições impostas pela metodologia utilizada (o intervalo de tempo entre a instalação dos minirhizotrons e o início da coleta de dados e o tempo de duração do estudo). A época de estudo também parece ter afetado as comparações de produção e mortalidade de raízes finas entre os ecossistemas. No primeiro metro do solo, encontramos, em média, uma produção total de raízes semelhante na pastagem e no cerrado *s.s.* (ca. $7,7 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$) e superior ao campo sujo ($4,1 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$). A mortalidade de raízes foi maior no cerrado *s.s.* ($4,8 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$) que nos demais ecossistemas, e maior na pastagem ($2,5 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$) que no campo sujo ($1,1 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$). Em 4 m, a mortalidade de raízes foi similar entre os ecossistemas nativos e a pastagem, sugerindo que a entrada de carbono no solo via raízes finas não é alterada pela conversão. No entanto, como abaixo de 2 m a biomassa fina já é muito pequena, a comparação da mortalidade de raízes em 4 m se torna difícil. O cerrado *s.s.* manteve e produziu raízes finas superficiais durante a estação seca, diferentemente da pastagem e campo sujo. Essa diferença está associada às distintas características fisiológicas, fenológicas e profundidade do sistema radicular das formas de vida que compõem os ecossistemas estudados. Podemos concluir que a conversão altera, substancialmente, o estoque de biomassa subterrânea, com perda entre 70 a 87% da biomassa grossa dependendo da densidade da vegetação lenhosa do ecossistema nativo. Ela também altera a distribuição da biomassa subterrânea, que se torna mais superficial. Assim, o efeito da conversão sobre o estoque de carbono na biomassa deve ser maior nas camadas mais profundas. Porém, ainda é incerto o efeito da conversão sobre a entrada de carbono via mortalidade de raízes finas. A manutenção e produção de raízes finas, durante a seca, no cerrado *s.s.*, corrobora estudos recentes que tem indicado para as lenhosas do Cerrado, um complexo padrão de utilização da água no perfil do solo.

Abstract

Despite its key role in ecosystem functioning, for most terrestrial ecosystems far less is known about the belowground component than the aboveground component. Our knowledge of the belowground biomass of Cerrado ecosystems is scarce. Large expanses of native Cerrado vegetation have been cultivated with African grasses for the installation of planted pastures. The aim of this study was to determine how the belowground biomass, its distribution and the fine root dynamics vary between native Cerrado ecosystems and a planted pasture of *Brachiaria brizantha*. Coarse belowground biomass (diameter > 2 mm) was estimated up to 8 m in cerrado denso and cerrado *stricto sensu*, up to 6 m in pasture and up to 4 m in campo sujo, by excavation of deep shafts. In cerrado *s.s.*, coarse biomass was also estimated by soil monoliths up to 1 m. Fine root biomass was estimated up to 3 m with an auger. Fine root dynamics was investigated in cerrado *s.s.*, campo sujo and pasture, in 50 cm, 1 m and 4 m soil layers by the minirhizotron method and periscope observation. Belowground biomass in Cerrado represents a significant fraction of carbon stocks when compared with others tropical savannas and forests. Belowground biomass and rooting depth increased with increasing woody vegetation density. For all ecosystems, including the cultivated pasture, biomass reached deep soil layers. Fine root dynamics did not follow the temporal and spatial distribution of water in the soil profile. These findings could either be the result of the period of the year when this study was conducted or the duration of the study. The period of the year when this study was conducted also seem to have affected the comparisons of fine root production and mortality between ecosystems. At the first meter of soil, we found, in average, a similar fine root production in pasture and cerrados *s.s.* ($7.7 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$) and greater than in campo sujo ($4.1 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$). Fine root mortality was greatest in cerrados *s.s.* ($4.8 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$), and greater in pasture ($2.5 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$) than in campo sujo ($1.1 \times 10^{-1} \text{cm.cm}^{-2}$). In 4 m, fine root mortality was similar between native ecosystems and pasture, which suggests that conversion, did not alter carbon input into the soil via fine roots. However, as deep as 2 m, fine biomass was already very small, and fine root mortality comparison in 4 m becomes difficult. We demonstrated that cerrado *s.s.* maintains and produces its superficial root system in the dry season, while both the planted pasture and the campo sujo did not. This difference is associated with the distinct physiological and phenological characteristics and distinct rooting depth of the dominant life-forms. We concluded that conversion substantially alters the belowground biomass stocks with a lost of significant portion of coarse biomass, which vary between 70 and 87% depending on the woody vegetation density of the ecosystem. It also alters the belowground biomass distribution, which became shallower. Thus, the conversion effects on the biomass carbon stocks may be greater in the deepest layers of soil. Nevertheless, it is still uncertain which effects the conversion brings to the carbon input into the soil via fine root mortality. Fine root maintenance during the dry season in cerrado *s.s.* is in accordance with recent studies that have shown a complex pattern of water use by Cerrado woody vegetation.

Capítulo 1

Importância das raízes para o funcionamento dos ecossistemas terrestres: O caso do Cerrado

O cenário de mudança climática global, associado ao interesse da comunidade internacional pela alteração do ciclo do carbono, tem gerado uma crescente demanda por dados de biomassa dos diversos ecossistemas terrestres (Vogt *et al.* 1996, Dixon *et al.* 1994), devido sua importância potencial como fontes ou sumidouros do carbono atmosférico.

Em grande parte dos ecossistemas terrestres, a biomassa subterrânea, assim como sua distribuição no perfil do solo e produtividade, têm recebido menor atenção do que o componente aéreo (John *et al.* 2001, Cairns *et al.* 1997), apesar de desempenhar um papel chave no funcionamento dos ecossistemas (Gordon & Jackson 2000, Jackson *et al.* 1996, Schulze *et al.* 1996), e, em particular, no ciclo do carbono global (Matamala *et al.* 2003, Janssens *et al.* 2002, Norby & Jackson 2000). Isso é devido, principalmente, à dificuldade metodológica em estudar a parte subterrânea das plantas, uma vez que a metodologia é dispendiosa e laborosa. Além do mais, há controvérsias sobre a eficácia dos métodos de amostragem da biomassa subterrânea e sua dinâmica (Norby & Jackson 2000, Shaver & Aber 1996, Bohm 1979).

Diversos métodos têm sido utilizados para estimar a biomassa, a distribuição, a morfologia e a dinâmica (fenologia, produtividade e mortalidade) de raízes (Vogt *et al.* 1998). Para a estimativa de biomassa, o método mais utilizado é a coleta de um determinado volume de solo (e.g. monolitos, cores e escavação de todo sistema radicular de um indivíduo) seguida da separação das raízes (Bohn 1979). A compreensão da dinâmica do sistema radicular através de estudos demográficos gera

mais controversias, pois os métodos utilizados são muito distintos. Os mais utilizados são o *seqüencial soil core*, *ingrowth cores*, bolsas de raízes enterradas e minirizotrons, não havendo, em muitos casos, consistência entre as estimativas geradas por eles (Higgins *et al.* 2002, Vogt *et al.* 1998, Samson & Sinclair 1994).

No *seqüencial soil core*, um determinado volume de solo é coletado ao longo de um ano, e a produtividade é determinada pela diferença entre a biomassa máxima e mínima obtida no ano ou a diferença na biomassa obtida entre cada coleta (Vogt *et al.* 1998). No *ingrowth cores*, um volume de solo é coletado e após estar livre de raízes é posto no mesmo local, porém dentro de uma tela que é usada para remover o solo após tê-lo deixado no campo por diferentes intervalos de tempo. O subsequente crescimento de raízes dentro da tela é usado para estimar a produtividade de forma igual ao *sequential soil cores* (Vogt *et al.* 1998). As bolsas enterradas com raiz são utilizadas para determinar a mortalidade de raízes (Dornsbush *et al.* 2002, Silver & Miya 2001). Para a preparação das bolsas, as raízes são separadas do solo, lavadas, pesadas e colocadas dentro das bolsas. As bolsas de malha são enterradas no solo e retiradas em diferentes intervalos de tempo, sendo a mortalidade determinada pela diferença da biomassa de raízes entre os intervalos de tempo (Dornsbush *et al.* 2002).

Os três métodos descritos acima são destrutivos, e apresentam sérias desvantagens para estimar a produtividade e mortalidade das raízes. O *sequential soil cores* e o *ingrowth cores*, pelo fato de amostrarem uma área distinta a cada coleta, incluem a variação espacial da produtividade de raízes na estimativa de sua variação temporal (Hendrick & Pregitzer 1992, Singh *et al.* 1984). Uma vez que a distribuição da biomassa de raízes apresenta uma grande heterogeneidade em uma pequena escala espacial, a diferença entre a biomassa obtida em cada data de coleta é derivada tanto de uma variação temporal quanto espacial (Singh *et al.* 1984). Além disso, eles não levam

conta as raízes que crescem e morrem entre os intervalos de amostragem, tendendo a subestimar a produtividade (Vogt *et al.* 1998, Steele *et al.* 1997).

As bolsas de raízes enterradas tendem a subestimar a taxa de mortalidade e a composição das raízes, o que é atribuído a seu modo de preparação. De forma geral, as raízes separadas do solo e colocadas dentro das bolsas apresentam uma classe de diâmetro média maior que a existente num volume de solo equivalente intacto. Assim, elas apresentam um maior conteúdo de lignina, e conseqüentemente uma menor taxa de decomposição (Dornsbush *et al.* 2002, Silver & Miya 2001). Além disso, esse método altera a dinâmica da comunidade de decompositores, impedindo acesso às raízes àqueles de maior porte, e retardando a taxa de colonização pelas comunidades microbianas e de meso- e macro-artrópodes (Dornsbush *et al.* 2002).

Os minirhizotrons são tubos transparentes enterrados no solo, cuja dinâmica das raízes que estão em contato com sua superfície pode ser acompanhada visualmente por diversos aparelhos, como periscópios (Samson & Sinclair 1994, Eissenstat & Caldwell 1988, Richard 1984), endoscópios (Van Noordwijk *et al.* 1985), e mais recentemente, por mini-câmeras de vídeo (Higgins *et al.* 2002, Price & Hendrick 1998, Steele *et al.* 1997, Hendrick & Pregitzer 1992). Este é um método não destrutivo que permite o estudo *in situ* da dinâmica de raízes finas de forma contínua (Johnson *et al.* 2001, Vogt *et al.* 1998, Hendrick & Pregitzer 1996 a). A única perturbação do solo ocorre durante a instalação dos minirhizotrons, sendo necessário esperar um tempo entre a instalação dos tubos e a coleta de dados (Johnson *et al.* 2001, Vogt *et al.* 1998), o que na literatura varia entre um mês (Dubach & Russelle 1995), alguns meses (Price & Hendrick 1998, Steele *et al.* 1997) a um ano (Hendrick & Pregitzer 1993). Diferente dos outros métodos descritos, o minirhizotron permite realizar observações repetidas da mesma raiz ao longo do tempo, acompanhando-a desde sua aparição até senescência e morte. Assim,

os processos de “produtividade” e “mortalidade” são medidos direta, porém separadamente, não sendo derivados da alteração da biomassa nas amostras de solo (Hendrick & Pregitzer 1992, Hendrick & Pregitzer 1996 a). Além disso, a variação temporal da produtividade e mortalidade não é confundida com a espacial (Hendrick & Pregitzer 1992, Hendrick & Pregitzer 1996 a).

Existe, porém uma dificuldade com o uso do minirhizotron. Os dados obtidos através deste método são número ou comprimento de raízes por unidade amostral, que crescem e morrem entre os intervalos de medição. Para que estes dados sejam transformados em produtividade e mortalidade de biomassa radicular é necessário converter tais medidas em unidades de biomassa, o que só pode ser realizado a partir da coleta destrutiva de raízes finas no solo (Johnson *et al.* 2001, Hendrick & Pregitzer 1996 a).

Apesar da dificuldades metodológicas, tem crescido o número de estudos que investiga o componente subterrâneo. Diversos estudos têm indicado que a biomassa radicular corresponde a uma importante fração da biomassa total de um ecossistema (e.g. Castro & Kauffman 1998, Rice *et al.* 1998, Cairns *et al.* 1997). Em escala global, as raízes finas, com diâmetro inferior a 2 mm, representam um estoque maior que 5% de todo o carbono atmosférico (Jackson *et al.* 1997), e sua produção contribui aproximadamente com metade do carbono que é reciclado anualmente em muitas florestas (Vogt *et al.* 1996) e com 33% da produção primária líquida anual global (Jackson *et al.* 1997). Por isso, a obtenção de uma estimativa acurada da biomassa subterrânea passou a ter grande importância (Vogt *et al.* 1998) e tem despertado o interesse científico no componente subterrâneo dos ecossistemas.

Nas comunidades vegetais, uma grande parte da produção anual de raízes ocorre na fração de raízes finas (Vogt *et al.* 1998). Esta é a fração dinâmica do sistema

radicular, pois possui um tempo de vida curto e uma rápida mortalidade e decomposição (Gill & Jackson 2000). A entrada anual de carbono e nutrientes no solo via mortalidade de raízes finas é alta e pode exceder a entrada vinda das partes aéreas das plantas, via decomposição do folheto (Matamala *et al.* 2003, Dornbush *et al.* 2002). Portanto, quantificar a produtividade e mortalidade de raízes finas é crítico para o entendimento do ciclo do carbono em todos os ecossistemas terrestres. Associado a estas características, as raízes finas são o caminho principal da água e dos nutrientes absorvidos pelas plantas (Gordon & Jackson 2000, Jackson *et al.* 1997, Fitter 1991), enquanto as raízes grossas e órgãos de reserva são responsáveis, principalmente, pela sustentação da planta e estoque de carbono (Fitter 1991).

O componente subterrâneo do Cerrado

O Cerrado, uma típica savana úmida tropical, é um bioma caracterizado por um clima marcadamente sazonal, com duas estações, chuvosa e seca, bem definidas e alta temperatura o ano todo (Furley & Ratter 1988, Eiten 1972). Ele ocupa uma posição pluviométrica intermediária dentro do continente, com precipitação média anual de 1.500 mm, sendo que cerca de 90% da precipitação ocorre na estação chuvosa, de outubro a março (Eiten 1972). Durante a estação seca, de abril a setembro, a umidade relativa é baixa, a evaporação alta, e a precipitação em alguns meses pode ser nula. A maior parte dos solos do Cerrado são distróficos, com disponibilidade de nutrientes extremamente baixa, ácidos e com alta concentração de alumínio (Motta *et al.* 2002, Furley & Ratter 1988, Goodland & Ferri 1979).

A disponibilidade de água e nutrientes são os principais fatores determinantes do balanço entre o estrato herbáceo e lenhoso que compõem os ecossistemas do Cerrado (Frost *et al.* 1986). Esse balanço determina o regime e comportamento do fogo, que, por

sua vez, o influencia (Miranda *et al.* 2002, Kauffman *et al.* 1994, Frost *et al.* 1986), havendo, assim, uma retro-alimentação entre a estrutura da vegetação e ocorrência de queimadas (Kauffman *et al.* 1994). As diversas combinações, no bioma Cerrado, dos fatores disponibilidade de água e nutrientes no solo levam à formação de um mosaico vegetacional composto por ecossistemas com distintas densidades do estrato herbáceo e lenhoso (Oliveira-Filho & Ratter 2002, Ribeiro & Walter 1998, Eiten 1972).

Nas savanas sazonais, como o Cerrado, a combinação da marcada estacionalidade e de um solo bem drenado acarreta numa variação sazonal e espacial na disponibilidade de água no solo (Goldstein & Sarmiento 1987). No Cerrado a água está disponível ao longo de todo o perfil de solo durante a estação chuvosa, no entanto, durante a estação seca, o solo começa a secar da superfície para as camadas mais profundas, e, por conseguinte seu potencial hídrico diminui, principalmente na superfície, enquanto as camadas mais profundas apresentam um alto grau de constância no estoque de água (Silva 2003, Franco 2002, Oliveira 1999, Goldstein & Sarmiento 1987). Além disso, a forte estacionalidade associada ao grande acúmulo de combustível oriundo da dessecação da cobertura graminosa na estação seca, favorece a ocorrência de queimadas neste bioma (Kauffman *et al.* 1994).

A estratégia de alocação de recursos entre as partes aérea e subterrânea das plantas é parcialmente determinada pelos padrões de disponibilidade de recursos nos ecossistemas (Van Noordwijk *et al.* 1998). Diversos modelos de partição de recursos em plantas sugerem, a partir de distintos mecanismos, que quando a disponibilidade de nitrogênio e de água é baixa há uma maior alocação de recursos para a biomassa subterrânea, resultando num alto quociente raiz: parte aérea (e.g. Dewar 1993, Chaplin *et al.* 1987, Thornley 1972). No Cerrado, a combinação dos fatores variação sazonal e espacial na disponibilidade de água no solo, baixa concentração de nutrientes, e a

ocorrência do fogo, deve favorecer uma maior alocação de recursos para a biomassa subterrânea em detrimento da aérea, como observado em nível de espécie (Moreira & Klink 2000, Sasaki & Felipe 1992, Paulilo *et al.* 1993, Rizzini 1965b) e de ecossistema (Abdala *et al.* 1998, Castro & Kauffman 1998).

A biomassa subterrânea do Cerrado é composta por órgãos de reserva de água, nutrientes e energia (e.g. xilopódios, bulbos e tubérculos caulinares) (Rizzini 1965a, Rizzini 1965b, Rizzini & Heringer 1962), e por raízes finas e grossas. Esses órgãos de reserva permitem a regeneração da parte aérea das plantas após danos causados por perturbações, como fogo e seca (Eiten 1972, Rizzini 1965a). O fogo apesar de causar redução da parte aérea, não provoca aumento elevado da temperatura do solo, particularmente da camada que fica abaixo de 5 cm de profundidade (Miranda *et al.* 2002). Portanto, os órgãos subterrâneos são importantes adaptações de persistência da flora nesse ambiente de seca sazonal e fogo frequente, pois a vegetação pode rebrotar a partir deles.

As savanas tropicais, juntamente com os desertos e as florestas temperadas de coníferas, são os ecossistemas cujo sistema radicular atinge grandes profundidades do solo (Jackson *et al.* 1996), uma indicação de que as plantas dos ecossistemas limitados por água podem ter acesso à água estocada nas camadas mais profundas do solo (Schenk & Jackson 2002b). No Cerrado, durante a estação seca, as camadas mais profundas (2-8 m) contribuem com até 70% do total de água utilizada no cerrado denso, e 51% no campo sujo entre 2-4 m de profundidade (Oliveira 1999). Silva (2003) observou que o cerrado denso utilizou 54% da água disponível entre 2 e 6 m de profundidade, e o cerrado *stricto sensu* 33%. Esses resultados demonstram a dependência da vegetação pela água subterrânea durante a seca, e, portanto, a

importância das raízes profundas na manutenção da transpiração da vegetação do Cerrado.

Já em meados do século passado, Rawitscher (1948), registrou a ocorrência de raízes profundas no Cerrado de São Paulo, que alcançaram 18 m de profundidade. Somente após cinco décadas é que se iniciaram os estudos de biomassa subterrânea no Cerrado (Lilienfein *et al.* 2001, Delliti *et al.* 2001, Oliveira 1999, Abdala *et al.* 1998, Castro & Kauffman 1998), quando Castro & Kauffman (1998) determinaram uma alta relação raiz: parte aérea em todos os ecossistemas do Cerrado.

A biomassa radicular, de forma geral, diminui com a profundidade do solo (Cannadell *et al.* 1996, Jackson *et al.* 1996, Schulze *et al.* 1996, Stone & Kalisz 1991). No entanto, como a produção de raízes finas é fortemente influenciada pela disponibilidade de recursos (Pregitzer *et al.* 1993, Jackson *et al.* 1990, Eissenstat & Caldwell 1988), a absorção dos recursos que variam com a profundidade ao longo do tempo pode ser otimizada (Jackson *et al.* 1999 a). Por exemplo, a disponibilidade de água no solo, que no Cerrado varia sazonalmente (Silva 2003, Oliveira 1999), deve ter sua absorção otimizada. Para tal, deveria haver um aumento na produção de raízes finas nas camadas mais profundas durante a seca.

Mudança no uso da terra: De que forma afeta o componente subterrâneo do Cerrado?

A conversão de grandes extensões de florestas e Cerrado em pastagens plantadas e culturas anuais é uma das mais importantes transformações ecológicas no Brasil. No Cerrado, extensas áreas de ecossistemas naturais têm sido convertidas em pastagens plantadas com gramíneas africanas e culturas anuais de alta rentabilidade, especialmente a soja (Klink & Moreira 2002, Klink *et al.* 1995). Atualmente, estima-se que 45% da

cobertura natural do Cerrado já foi completamente transformada, sendo a pastagem plantada com gramíneas exóticas a mais importante forma de transformação, representando 67% da área desflorestada (Klink & Moreira 2002). Nessas, as principais gramíneas forrageiras são as espécies do gênero *Brachiaria* (Sano *et al.* 1999, Macedo 1995).

A mudança no uso da terra altera a abundância e a distribuição dos grupos funcionais vegetais (Jackson *et al.* 2000) influenciando o padrão de alocação de biomassa subterrânea (Nepstad *et al.* 1994), e conseqüentemente o padrão de distribuição de carbono no solo (Jackson *et al.* 1996), e os ciclos regionais de carbono, nutrientes (Gill & Jackson 2000, Gill & Burke 1999) e água (Jackson *et al.* 1996). Tanto a entrada de carbono no solo via mortalidade de raízes, quanto os reservatórios e a distribuição de carbono no solo e o padrão de uso da água no perfil do solo podem ser substancialmente alterados pela extensão das mudanças no uso da terra que se processam neste bioma (Aduan 2003). Considerando a extensão do Cerrado, a transformação deste bioma tem o potencial de influenciar os padrões regionais e mesmo globais dos ciclos de água e carbono (Miranda *et al.* 1997).

Portanto, é necessário quantificar de forma acurada a biomassa subterrânea e sua distribuição no perfil do solo, e a produtividade e a mortalidade de raízes finas nos ecossistemas nativos e antrópicos do Cerrado. Determinar a distribuição e a biomassa subterrânea ao longo de um profundo perfil do solo permitirá relacioná-las com o estoque e distribuição de carbono no solo; determinar a produtividade de raízes finas permitirá relacioná-la com a variação temporal e espacial na aquisição de recursos (água e nutrientes) do solo; e determinar a mortalidade de raízes finas permitirá relacioná-la com a taxa de entrada de carbono no solo.

Objetivo

O objetivo desta dissertação foi determinar de que forma a biomassa subterrânea e sua distribuição (capítulo 2), e a dinâmica (fenologia, produtividade e mortalidade) de raízes finas (capítulo 3) variam com os distintos ecossistemas do Cerrado e de que forma esses parâmetros podem ser alterados pela mudança no uso da terra.

Capítulo 2

Distribuição da biomassa subterrânea em três ecossistemas nativos e uma pastagem plantada no Cerrado do Brasil Central

Introdução

A convenção sobre mudança climática e o protocolo de Quioto, propostas pela comunidade internacional para promover redução nas emissões dos gases estufa, geraram uma crescente demanda por conhecimento sobre a capacidade dos diferentes ecossistemas de atuar como fonte ou sumidouro de carbono atmosférico (Aduan 2003, IPCC 2001). A capacidade dos ecossistemas em absorver carbono extra da atmosfera tem sido levantada como uma alternativa de mitigação do efeito estufa, havendo inclusive estimativas de valoração desse serviço ambiental no Cerrado (Klink & Moreira 2000).

Estimativas de balanço de Carbono realizadas para o Cerrado do Brasil Central mostraram que o cerrado *stricto sensu* acumula cerca de $2,5 \text{ t Cha}^{-1}\text{ano}^{-1}$ (Miranda *et al.* 1996) e o campo sujo $2,9 \text{ t Cha}^{-1}\text{ano}^{-1}$ (Santos *et al.* 2003). No entanto, Rocha *et al.* (2002) estimaram para uma área de cerrado s.s. na região sudeste do Brasil, uma assimilação de apenas $0,1$ a $0,3 \text{ t Cha}^{-1}\text{ano}^{-1}$. Essas estimativas foram obtidas através da técnica de covariância de vórtices turbulentos (“eddy covariance”), que tem sido criticada por sua precisão, pois tende a subestimar a emissão de carbono para a atmosfera durante a noite (Clark 2004, Houghton 2003). Portanto, o papel do Cerrado como sumidouro de carbono ainda é incerto. No entanto, sabe-se que grande parte do carbono absorvido pela vegetação do Cerrado é alocado para a biomassa subterrânea,

resultando num alto quociente raiz: parte aérea (Castro & Kauffman 1998, Abdala *et al.* 1998).

Em ambientes com forte sazonalidade pluviométrica, como é o caso do Cerrado, a drenagem e a capacidade do solo de estocar água são controladas principalmente pela textura, estrutura e profundidade do perfil do solo, além da topografia e inclinação do terreno (Oliveira-Filho *et al.* 1989, Eiten 1972). No Cerrado, solos profundos e de boa drenagem, com o conseqüente acúmulo de água nas camadas mais profundas do solo, permitem o desenvolvimento do estrato lenhoso (Furley & Ratter 1988, Eiten 1972).

Muitas espécies lenhosas do Cerrado são capazes de trocar suas folhas (Franco 2002, Jackson *et al.* 1999 b) e produzir flores e frutos (Oliveira & Gibbs 2000, Oliveira 1998) durante a estação seca. Acredita-se que uma das principais adaptações das lenhosas do Cerrado para lidar com a seca seja a presença de raízes profundas, capazes de captar água nas camadas mais profundas do solo (Rawitscher 1948). Outro indício da presença de raízes profundas no Cerrado são as flutuações sazonais no estoque de água no solo profundo (Silva 2003, Oliveira 1999), e indícios de produção de CO₂ por respiração radicular na atmosfera do solo em profundidade (Aduan 2003).

A profundidade das raízes e a sua distribuição definem o volume de solo do qual as plantas podem potencialmente extrair água e nutrientes (Schulze *et al.* 1996). Embora a absorção de nutrientes seja limitada, principalmente, às camadas mais superficiais (Jobbágy & Jackson 2001), as camadas mais profundas podem ter grande contribuição na absorção de água pelas plantas (Jackson *et al.* 1996), especialmente nos ecossistemas que experimentam períodos de estiagem prolongada (Cannadell *et al.* 1996, Nepstad *et al.* 1994).

Apesar da grande importância, na escala ecossistêmica, da profundidade alcançada pelas raízes, ela tem sido negligenciada nos estudos de biomassa subterrânea.

Isto se deve, parcialmente, ao fato de diversos estudos mostrarem que grande parte da biomassa de raízes se concentra nos primeiros 50 cm do solo (Jackson *et al.* 1996). Na revisão realizada por Jackson *et al.* (1996) sobre distribuição de raízes em escala global, em apenas nove de um total de 250 estudos, a distribuição de biomassa radicular foi considerada a profundidades iguais ou superiores a 2 metros. Destes, dois foram realizados na savana subtropical do Texas. Numa revisão mais recente e expandida, Schenk & Jackson (2002a) encontraram, em 475 perfis de distribuição de biomassa radicular, apenas 18 com amostragem igual ou superior a 3 m. Destes, cinco foram realizados em savana, sendo quatro em savanas secas tropicais e um em savana temperada. Para o Cerrado, foram encontrados dois trabalhos, um primeiro considerando um perfil de solo com profundidade até 2 m (Castro & Kauffman 1998), e outro com amostragem até 6 m (Abdala *et al.* 1998), que não foram incluídos nas revisões citadas acima. Esta escassez de dados mostra a falta de informação sobre a distribuição radicular e o sistema radicular profundo em escala global e, mais especificamente, para os ecossistemas savânicos como o Cerrado, onde o conhecimento de raízes profundas alcançando 18 m de profundidade data de meados do século passado (Rawitscher 1948).

O Cerrado tem sofrido extensas transformações de seus ecossistemas naturais, sendo a formação de pastagens plantadas com gramíneas africanas a mais significativa em extensão, equivalendo a 25% de sua área (Klink & Moreira 2002, Sano *et al.* 1999). A conversão de áreas de Cerrado para pastagem deve trazer profundas modificações no funcionamento do ecossistema, sendo a biomassa subterrânea e sua distribuição, em conjunto com as alterações do índice de área foliar dos ecossistemas, o albedo, a rugosidade da superfície e a interceptação direta da precipitação pela vegetação,

importantes fatores responsáveis por tais modificações (Hoffman & Jackson 2000, Jackson *et al.* 2000).

Objetivo

O objetivo desse capítulo foi determinar a biomassa subterrânea, seu estoque de carbono, e sua distribuição até camadas profundas do solo em três ecossistemas de Cerrado nativo: - campo sujo, cerrado *stricto sensu* e cerrado denso, e em uma pastagem plantada com *Brachiaria brizantha*, relacionando a variação da distribuição de raízes nos diferentes ecossistemas estudados com os cenários de mudança no uso da terra, e alterações climáticas previstas para o Cerrado.

Materiais e Métodos

Área de Estudo

Os três ecossistemas nativos do Cerrado estudados foram: cerrado denso, cerrado *stricto sensu* (s.s.) e campo sujo (Figura 2.1). O cerrado denso é uma fisionomia predominantemente arbórea, apresenta uma cobertura de vegetação arbórea de 50% a 70% e altura média das árvores de cinco a oito metros, o cerrado s.s. é uma fisionomia predominantemente arbustiva-arbórea, apresenta uma cobertura arbórea de 20 a 50% e altura média das árvores de três a seis metros, e o campo sujo é uma fisionomia herbácea-arbustiva, com arbustos e subarbustos esparsos. (Ribeiro & Walter 1998). Estes ecossistemas estão localizados na Reserva Ecológica do Rocandor do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR/ IBGE), distante 35 km do centro de Brasília, inseridos nas parcelas do "Projeto Fogo" e estão protegidos contra o fogo desde 1974. Estudos sobre cerrado denso também foram realizados na Estação Ecológica de Águas Emendadas (EEAE), a 45 km ao leste de Brasília.

A pastagem plantada com a gramínea de origem africana *Brachiaria brizantha*, localiza-se na área de campos experimentais da Embrapa-Cerrado, em Planaltina (DF) (Figura 2.1). A pastagem foi estabelecida em 1982, e está protegida do fogo desde então. A vegetação original era cerrado *stricto sensu*. Quando a pastagem plantada foi estabelecida, fertilizantes e calcário foram adicionados ao solo. Após 10 anos houve uma recuperação da pastagem, quando, mais uma vez, foi adicionado fertilizantes e calcário no solo e foi plantado milho. A área permaneceu sob cultivo de milho por dois anos, e posteriormente foi convertida, novamente, em pastagem. Essa é uma pastagem bem manejada com carga animal média (0.5 cabeças por hectare), sem confinamento.

As três localidades apresentam solo do tipo Latossolo vermelho, predominantemente argiloso (Silva 2003, Lardy *et al.* 2002), com precipitação anual e duração da estação seca semelhante.

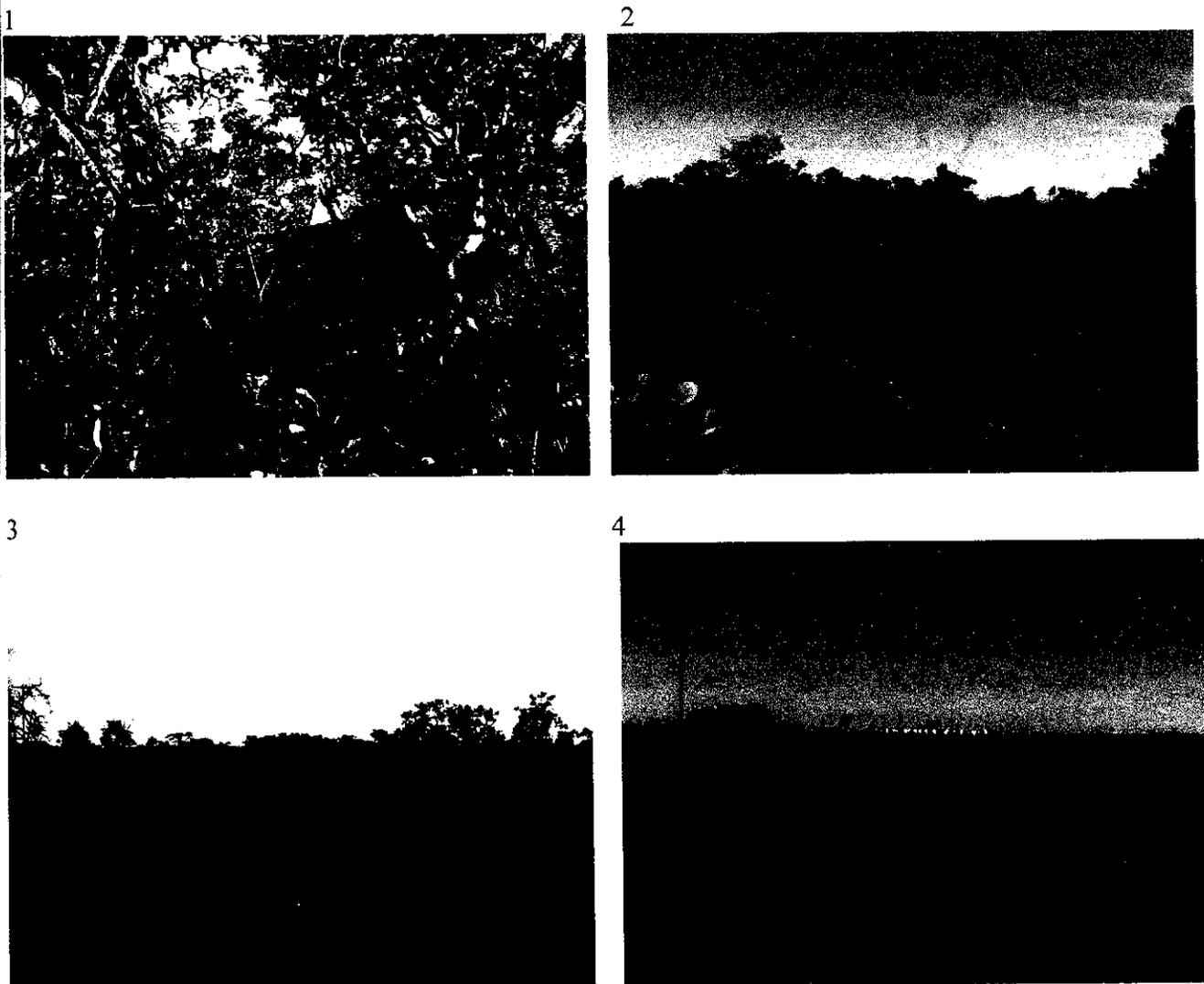


Figura 2.1: Áreas de estudo: 1- cerrado denso, localizado na EEAE; 2- cerrado *stricto sensu*, RECOR/IBGE; 3- campo sujo, RECOR/IBGE; 4- pastagem de *Brachiaria brizantha*, Planaltina.

A precipitação média anual registrada na estação meteorológica da RECOR é de 1.453 mm e na estação Chapada Embrapa Cerrados, que abarca a área da pastagem e a EEAE, é de 1.553 mm. A estação chuvosa estende dos meses de outubro a abril e a seca de maio a setembro (Figura 2.2).

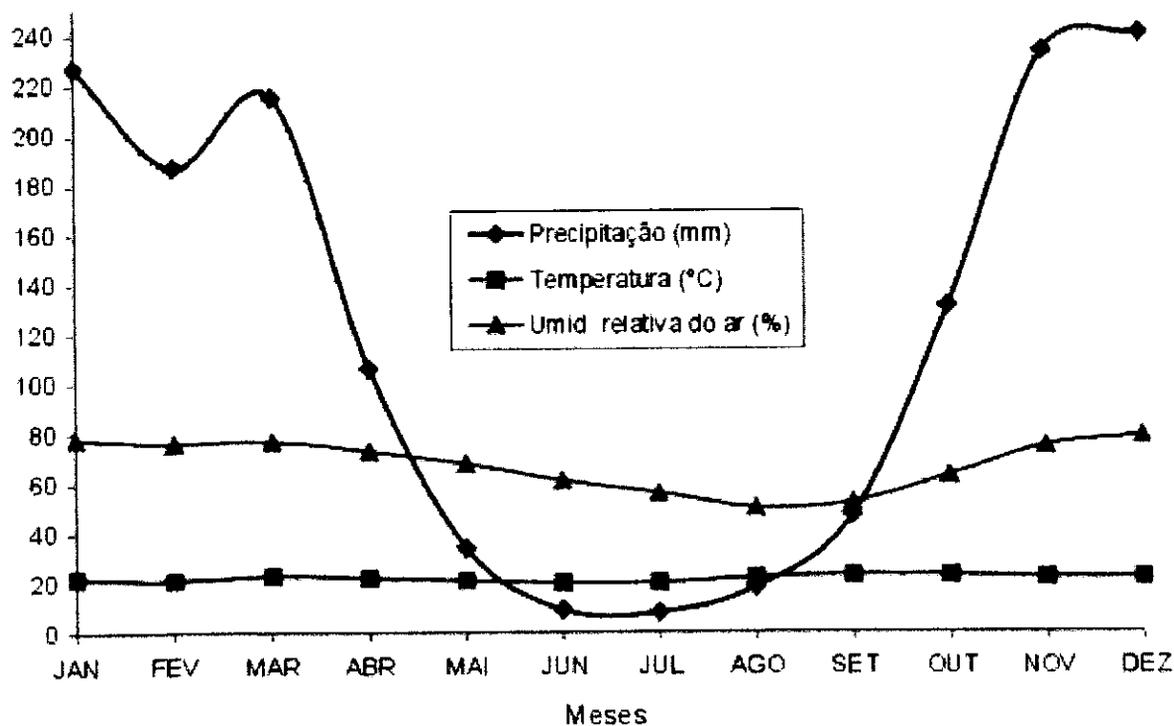


Figura 2.2: Médias mensais de precipitação pluviométrica, temperatura e umidade relativa do ar registradas na estação climatológica da Reserva Ecológica do IBGE (Brasília, DF), no período de 1975/1999.

Coleta da biomassa subterrânea

Com o objetivo de entender o funcionamento da parte subterrânea dos ecossistemas nativos do Cerrado e da pastagem plantada foram escavados dois poços no cerrado *stricto sensu* e três poços nas demais áreas de estudo (Figura 2.3), para monitorar a dinâmica de água no solo com sensores “time-domain reflectometry, TDR” (Silva 2003, Oliveira 1999), a respiração do solo (Aduan 2003), e a biomassa subterrânea. No cerrado *stricto sensu*, no cerrado denso do IBGE e de EEAE, os poços possuem 8,5 m de profundidade e dimensões 1,5 x 1,5 m, 2,1 x 0,8 m e 1,5 x 0,7 m

respectivamente; na pastagem, 6,5 m de profundidade e dimensões 1,5 x 1,5 m; e no campo sujo, 4,5 m de profundidade e dimensões de 1,4 x 0,7 m. No campo sujo foi encontrada uma camada de cascalho que impediu escavações mais profundas.

Todo o solo contido dentro dos poços foi coletado e peneirado, e a biomassa subterrânea grossa (diâmetro > 2mm) foi separada e quantificada para cada intervalo de profundidade. Os intervalos considerados foram: 0-10; 10-50; 50-100; 100-200; 200-300; 300-400; 400-500; 500-600; 600-700; 700-800 cm. O presente estudo considerou como biomassa subterrânea grossa, raízes e demais estruturas subterrâneas, como xilopódios, bulbos, rizomas, tubérculos caulinares e caules subterrâneos.



Figura 2.3: Visão geral de um dos poços do cerrado *stricto sensu*, com 8,5 m de profundidade e dimensão 1,50 x 1,50 m, localizado na Reserva Ecológica do IBGE.

Os dois poços localizados no cerrado *s.s.* são utilizados para monitorar água no solo do experimento de exclusão de chuvas (“seca-cerrado”). Estes poços estão

localizados em duas áreas demarcadas cujo perímetro (20 x 20 m e 40 x 24 m) foi escavado para abertura de valas (dimensões: 0,5 m x 1,0 m). Durante a abertura, as valas foram separadas em segmentos de 1 metro de comprimento e toda biomassa subterrânea de cada bloco de solo assim constituído (monolito) foi coletada nos intervalos 0-10, 10-50 e 50-100 cm de profundidade. Nesta dissertação foram utilizados 33 monolitos.

Tanto durante a escavação dos poços quanto dos monolitos, a biomassa subterrânea grossa foi separada do solo manualmente no campo com auxílio de peneira de 5 e 2 mm, e posteriormente, lavada no laboratório para retirada do solo aderido (Bohm 1979). A biomassa coletada foi seca em estufa a 60°C até que seu peso final se mantivesse constante, o que levava, em média, 10 dias. As amostras de biomassa seca foram pesadas em balança de precisão de 0,001g (OHAUS, modelo TP400D).

Nos monolitos, a biomassa subterrânea foi separada em quatro classes de diâmetro 2-5 (pequena); 5.5-10 (média); 10.5-20 (grande); >20 mm (muito grande), como sugerido por Bohm (1979), através de peneiras sobrepostas com malhas de tamanhos progressivos de 5 e 2 mm, e com auxílio de um paquímetro digital (MITUTOYO).

A estimativa de raízes finas (diâmetro < 2 mm) foi realizada durante a estação seca, nos ecossistemas nativos, campo sujo, cerrado *stricto sensu*, e cerrado denso, localizados na RECOR / IBGE e na pastagem de *Brachiaria brizantha*, adjacente às áreas dos poços. Ao longo de um transecto de 50 m traçado aleatoriamente, 10 pontos foram marcados a cada cinco metros. Em cada ponto foram coletados amostras de solo com auxílio de um trado (Bohm 1979) de 10 cm de diâmetro interno e 10 cm de altura, nas profundidades: 0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, 50-60, 100-110, 150-160, 200-210, 250-260 e 300-310 cm.

As raízes finas foram separadas do solo através de peneiras com malhas de 2, 1, e 0,5 mm, e através da coleta de raízes em suspensão em mistura solo-água seguindo metodologia de Bohm (1979). Em seguida as raízes foram mantidas em estufa a 60 °C por 72 horas e pesadas em balança de precisão de 0,001g (OHAUS, modelo TP400D).

No cerrado *stricto sensu* e na pastagem foi determinada a densidade de raiz fina de cada profundidade, a partir da biomassa de raiz fina e volume do solo de cada profundidade de cada amostra de solo. Uma vez que o volume do solo coletado pelo trado pode ser deformado por compactação do solo durante a coleta, o volume pode ser distinto em cada amostra de solo coletada. Portanto, para determinar o real volume de solo (peso do solo/ densidade do solo) coletado, uma porção de solo de cada amostra foi seca em estufa a 60°C até alcançar peso constante, seu peso seco foi determinado e foram utilizados valores de densidade aparente do solo obtidos por Silva (2003) para distintas profundidades dos dois ecossistemas.

O peso seco da biomassa subterrânea grossa e fina foi convertido em peso seco de carbono, assumindo que o conteúdo de carbono corresponde a 50% da biomassa seca, segundo recomendação do IPCC (2001).

Análise de dados

A análise de medidas repetidas foi aplicada para verificar o efeito da profundidade, o efeito do ecossistema e o efeito da interação profundidade x ecossistema sobre a biomassa subterrânea grossa, biomassa de raiz fina e densidade de raiz fina. Na análise, os ecossistemas são os tratamentos e as profundidades, as medidas repetidas (Ende 1993). A interação profundidade x ecossistema testa a hipótese de paralelismo (Ende 1993), se a distribuição da biomassa grossa e fina e da densidade de raiz fina ao longo do perfil do solo difere entre os ecossistemas estudados. As análises

foram realizadas com auxílio do pacote estatístico SAS versão 8 (SAS Institute Inc. 1999).

A análise de medidas repetidas foi utilizada uma vez que as profundidades são seqüenciais dentro dos poços e ponto de coleta do trado, havendo, assim, dependência ou correlação espacial entre as medidas nelas realizadas, o que é levado em conta nessa análise (Vivaldi 1999). A profundidade não pode ser considerada como um fator, ou tratamento, pois não foi casualizada dentro das unidades experimentais (e.g. poço), para tal cada unidade experimental deveria ter a igual probabilidade de amostrar uma profundidade, que, por sua vez, deveria ser alocada aleatoriamente entre elas (Vivaldi 1999). Como as profundidades não foram casualizadas, e a mesma variável (e.g. biomassa) foi registrada em profundidades seqüenciadas e, assim, correlacionadas, a análise de medidas repetidas se aplica ao estudo.

O desenho experimental de medidas repetidas pode ser analisado através de análise paramétrica univariada, ANOVA, ou multivariada, MANOVA (Zar 1999, Ende 1993). Nesse estudo, os dados foram analisados através da MANOVA, pois apesar da ANOVA ser mais robusta, ela assume “circularidade” entre as medidas repetidas, ou seja, assume que há uma correlação igual entre quaisquer pares de profundidade (Zar 1999, Ende 1993). No entanto, dados coletados em profundidades adjacentes são mais correlacionados que aqueles coletados em profundidades mais distantes. A MANOVA, por outro lado, não tem como exigência a “circularidade”. Ela trata cada profundidade como uma variável resposta dependente, e analisa simultaneamente a resposta de todas essas variáveis dependentes (Zar 1999, Ende 1993).

Quando a diferença entre os ecossistemas foi significativa procedeu-se o teste *a posteriori* de Tuckey ($\alpha = 0,05$) para determinar quais médias diferiram entre si, e, quando houve interesse em verificar quais profundidades (em quais ecossistemas) foram

responsáveis pelo resultado, foi realizada análise de contraste, comparações multivariadas *a posteriori* par-a-par ($\alpha = 0,05$), ou seja, para cada profundidade, foram realizadas comparações par-a-par entre os ecossistemas. Os dados foram transformados em logaritmo (base 10) para seguir distribuição normal e homocedasticidade.

Foi utilizada a análise de variância ANOVA de classificação simples (“one-way”) e o teste *a posteriori* de Tuckey ($\alpha = 0,05$) para determinar se havia diferença entre a contribuição das quatro classes de diâmetro na biomassa subterrânea grossa encontrada nos monolitos. Os dados foram transformados em logaritmo (base 10) para seguir distribuição normal e homocedasticidade.

A distribuição da biomassa radicular ao longo do perfil do solo foi ajustada à equação assintótica não-linear apresentada por Gale & Grigal (1987):

$$Y=1-\beta^d \quad (\text{eq. 1}),$$

onde Y é a fração cumulativa de raízes (proporção entre 0 e 1) da superfície até a profundidade d (em centímetros) e β é o coeficiente de extinção (decaimento) ajustado. O coeficiente β fornece um índice numérico de distribuição de raízes. Valores relativamente altos de β (ca. 0,97) estão associados a uma maior proporção de raízes nas camadas mais profundas do solo; por outro lado, valores relativamente baixos de β (ca. 0,92) indicam maior concentração de raízes nas camadas superiores do solo (Jackson *et al.* 1997, 1996, Gale & Grigal 1987).

Resultados

Na Tabela 2.1 estão registrados os valores de biomassa grossa, fina e total encontrados nos ecossistemas nativos do Cerrado e em uma pastagem plantada. Nesta Tabela são apresentados os resultados do nosso estudo e aqueles obtidos por outros autores. Para efeito de comparação, foram incluídos a metodologia de coleta utilizada, a profundidade máxima amostrada, o diâmetro utilizado por cada estudo para definir "raiz fina" e o ecossistema estudado. Nos nossos estudos, a biomassa de raiz fina encontrada até 3 metros foi $11,9 \pm 1,75 \text{ Mg.ha}^{-1}$ no cerrado *stricto sensu*, $12,2 \pm 0,76 \text{ Mg.ha}^{-1}$ no cerrado denso do IBGE, $12,7 \pm 1,40 \text{ Mg.ha}^{-1}$ na pastagem, e $14,5 \pm 1,46 \text{ Mg.ha}^{-1}$ no campo sujo. A biomassa subterrânea grossa encontrada ao longo de todo o perfil de solo amostrado foi $3,4 \pm 1,36 \text{ Mg.ha}^{-1}$ na pastagem, $11,5 \pm 0,87 \text{ Mg.ha}^{-1}$ no campo sujo, $15,9 \pm 2,15 \text{ Mg.ha}^{-1}$ no cerrado denso de EEAE, $22,9 \pm 3,14 \text{ Mg.ha}^{-1}$ no cerrado denso do IBGE e $27,1 \pm 1,05 \text{ Mg.ha}^{-1}$ no cerrado *stricto sensu*. A biomassa subterrânea grossa encontrada no cerrado s.s. até 1 metro de profundidade, pelo método dos monolitos, foi $28,2 \pm 13,30 \text{ Mg.ha}^{-1}$ (Média \pm EP).

BIOMASSA: Metodologia, diâmetro de raiz fina (mm) e profundidade máxima (cm) nos diversos trabalhos. Os valores entre parênteses representam a porcentagem relativa de biomassa de raiz fina e grossa em cada ecossistema. Média \pm EP.

Ecossistema	Metodologia	Diam raiz fina	Prof. Máx.	Biomassa fina (Mg ha ⁻¹)	Biomassa grossa (Mg ha ⁻¹)	Biomassa Total (Mg ha ⁻¹)	Referência
campo limpo	5 monolitos (50 x 50 cm)	< 5 mm	200 cm	9,2	7,1	16,3	Castro & Kauffman, 1998
campo sujo	5 monolitos (50 x 50 cm)	< 5 mm	200 cm	13,8	16,3	30,1	Castro & Kauffman, 1998
campo sujo	10 cores de solo ¹ (10 cm diam.), escavação ²	< 2mm	300 cm ¹ 400cm ²	14,5 \pm 1,46 (55,8%)	11,5 \pm 0,87 (44,2%)	26,1	Esse estudo
campo cerrado (queimado)	15 cores de solo por mês (1 ano)	---	36 cm			8,5 – 14,5*	Delliti <i>et al.</i> , 2001
cerrado aberto	5 monolitos (50 x 50 cm)	< 5 mm	200 cm	18,6	28,0	46,6	Castro & Kauffman, 1998
cerrado s.s.	15 cores de solo (7 cm diam.) ¹ escavação ²	< 2mm	200 cm ¹ prof. máx. das raízes grossa ²	17,6	12,8	30,4	Lilienfein <i>et al.</i> , 2001

cerrado s.s.	3 a 16 Monolitos (30 x 35cm)	< 2mm	600 cm	19,7	13,6	33,3	Abdala <i>et al.</i> , 1998
cerrado s.s.	10 cores de solo ¹ (10 cm diam.) e escavação ²	< 2mm	300cm ¹ 600 cm ²	11,9 ± 1,75 (30,5%)	27,1 ± 1,05 (69,5%)	39,0	Esse Estudo
cerrado s.s.	33 Monolitos (100 x 50 cm)	< 2mm	100 cm	----	28,2 ± 13,30		Esse Estudo
cerrado denso	5 monolitos (50 x 50 cm)	< 5 mm	200 cm	15,4	37,5	52,9	Castro & Kauffman, 1998
cerrado denso	15 cores de solo por mês (1 ano)	< 2mm	36 cm			11,6-20,0*	Delliti <i>et al.</i> , 2001
cerrado denso (IBGE)	10 cores de solo ¹ (10 cm diam.) escavação ²	< 2mm	300 cm ¹ 800 cm ²	12,2 ± 0,76 (34,8%)	22,9 ± 3,14 (65,2%)	35,1	Esse estudo
cerrado denso (EEAE)	escavação	< 2mm	800 cm	----	15,9 ± 2,15		Esse estudo
Pastagem	10 cores de solo ¹ (10 cm diam.) escavação ²	< 2mm	300 cm ¹ 600 cm ²	12,7 ± 1,40 (79%)	3,4 ± 1,36 (21%)	16,1	Esse estudo

¹- metodologia e profundidade máxima utilizada para coleta de biomassa de raiz fina; ² - metodologia e profundidade máxima utilizada para coleta de biomassa grossa.
* diâmetro máximo de 20 mm.

O elevado erro padrão encontrado pelo método dos monolitos (N=33) indica a grande heterogeneidade espacial da biomassa subterrânea grossa. Os diversos ecossistemas apresentaram, em média, uma biomassa de raiz fina semelhante, e uma biomassa grossa significativamente distinta ($F= 10,3$, $P<0,01$). A pastagem apresentou uma biomassa grossa significativamente menor que o cerrado *s.s.*, cerrado denso do IBGE e cerrado denso de AE ($P< 0,05$), e o campo sujo uma biomassa significativamente menor que o cerrado *s.s.* ($P< 0,05$). A distribuição da biomassa subterrânea fina e grossa, ao longo do perfil de solo, foi semelhante nos diversos ecossistemas, pois não houve interação entre profundidade e ecossistema. Foi encontrada diferença significativa entre a biomassa subterrânea estocada nas distintas profundidades amostradas, tanto da fração fina quanto da grossa ($F= 23,8$, $P < 0,001$; $F= 49,9$, $P < 0,001$, respectivamente) (Figuras 2.4 e 2.5). Em todos os ecossistemas, a biomassa de raiz fina e grossa diminuiu exponencialmente com a profundidade.

Devido a grande atenção dispensada na atualidade para estoques de carbono nos solos dos ecossistemas terrestres, os resultados encontrados foram convertidos para Mg C.ha⁻¹. Para facilitar a comparação dos nossos resultados com outros estudos, apresentamos na Tabela 2.2 os valores de estoque de carbono encontrado, por esse estudo, na biomassa subterrânea (fina + grossa) dos ecossistemas do Cerrado, e de diversos ecossistemas savânicos e florestais tropicais.

Tabela 2.2: Estoque de carbono (Mg C. ha⁻¹) na biomassa subterrânea dos ecossistemas do Cerrado e de outras savanas e florestas tropicais, assumindo que 50% da biomassa é composta por Carbono.

Ecossistema	Biomassa subterrânea (Mg C. ha⁻¹)	Referência
Lhanos (Venezuela) savana campestre	5,8	Sarmiento & Vera (1979)
Lamto (Ivory Coast, Africa) savana campestre	9,5	Menaut & Cesar (1982)
campo sujo savana arbustiva aberta	13,0	Esse estudo
Lamto (Ivory Coast, Africa) savana arbustiva aberta	7,1	Menaut & Cesar (1982)
cerrado <i>stricto sensu</i> savana arbustiva-arbórea	19,5	Esse estudo
Lamto (Ivory Coast, Africa) savana arbustiva densa	8,2	Menaut & Cesar (1982)
Lhanos (Venezuela) savana arbórea	9,5	Sarmiento & Vera (1979)
Cerrado denso savana arbórea	17,5*	Esse estudo
Lamto (Ivory Coast, Africa) savana arbórea	8,4	Menaut & Cesar (1982)
África do Sul Toda a área de savana	5,4	Rutherford (1993)
Floresta sempreverde (Brasil)	0,5-4,5	Cairns <i>et al.</i> 1997*
Floresta baixa tropical (Brasil)	34,5	Cairns <i>et al.</i> 1997*
Floresta úmida (Zaire)	16	Cairns <i>et al.</i> 1997*
Floresta decídua (México)	15,5	Cairns <i>et al.</i> 1997*
Floresta úmida Montana (Venezuela)	28	Cairns <i>et al.</i> 1997*
Pastagem de <i>Brachiaria brizantha</i>	8,1	Esse estudo

* valor calculado para o cerrado denso do IBGE. * revisão realizada por Cairns *et al.* 1997.

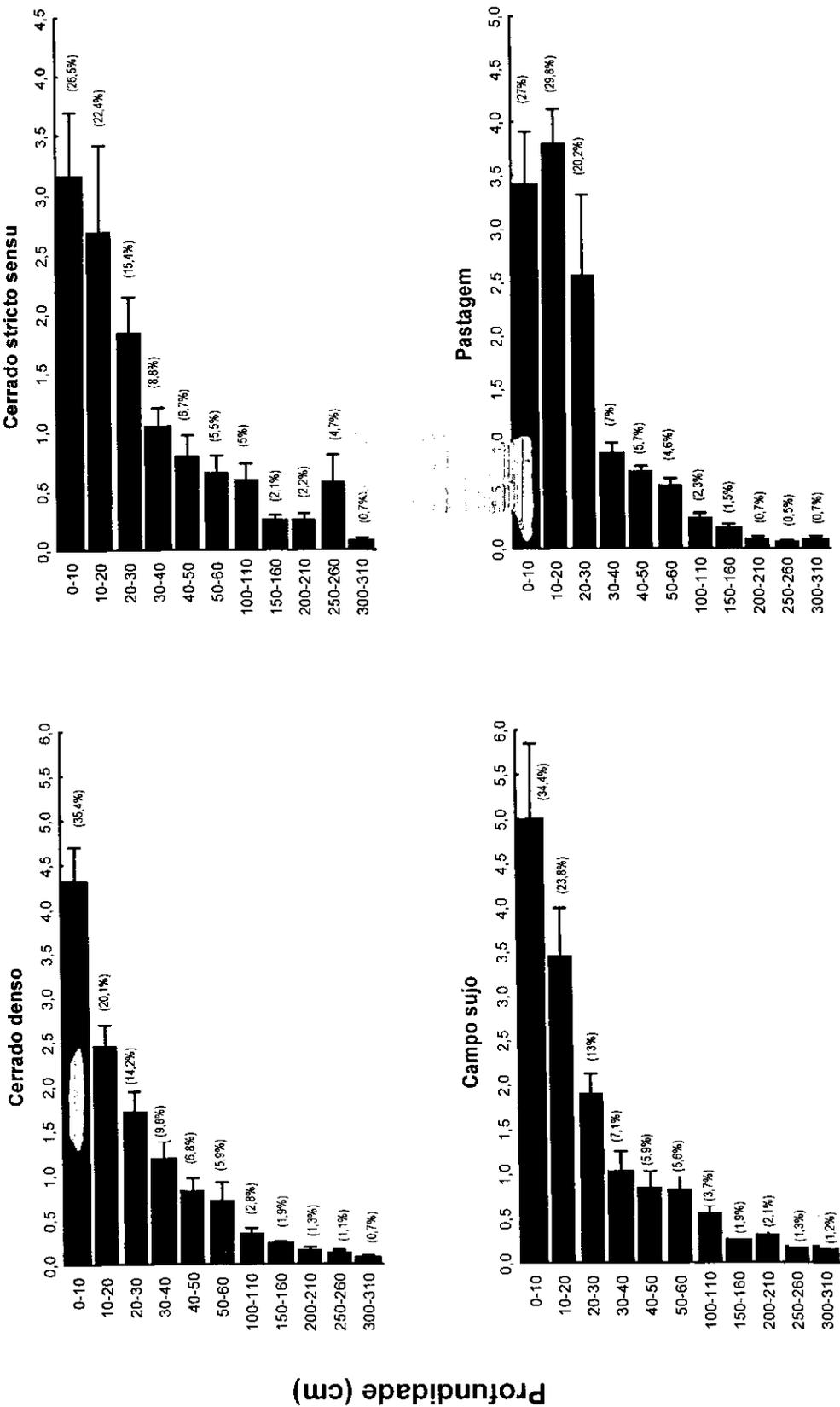
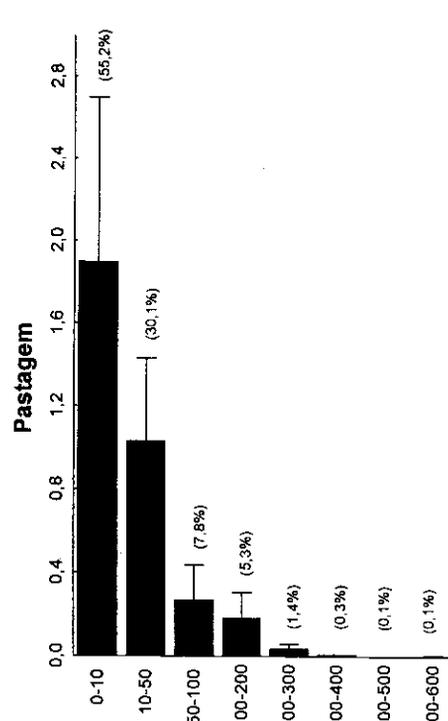
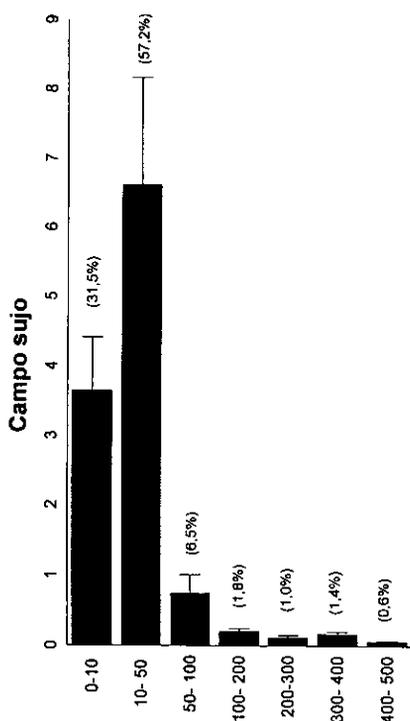
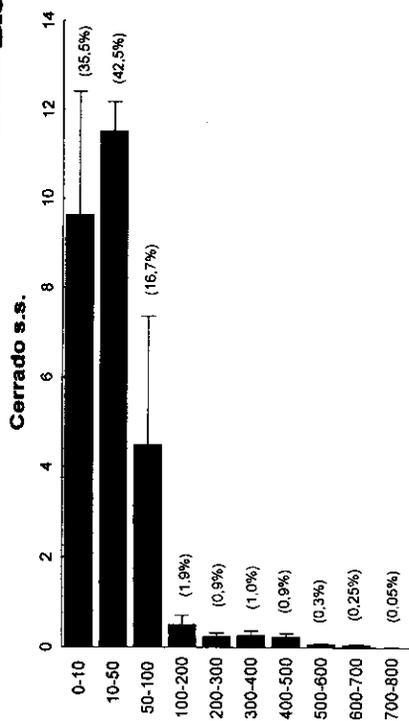
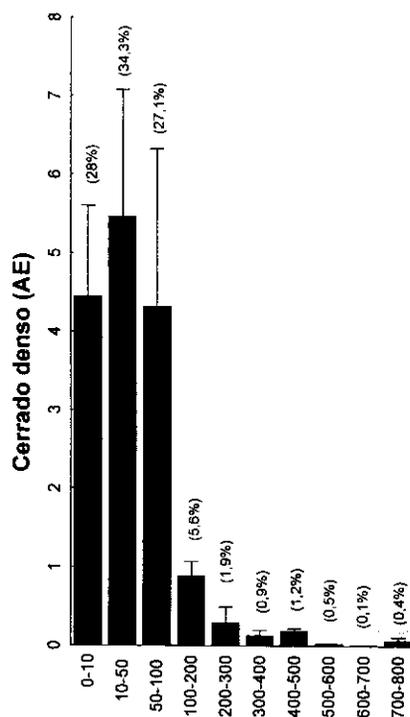
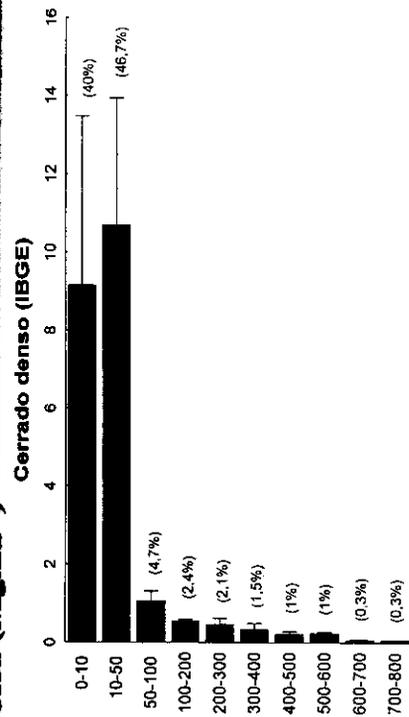


Figura 2.4: Distribuição da biomassa de raiz fina (Mg.gha⁻¹) até 3 metros de profundidade no cerrado denso, cerrado *stricto sensu* e campo sujo localizados no IBGE e na pastagem de *Bracharia brizantha*, localizada em Planaltina. As barras representam os valores médios e os erros padrões correspondentes (N=10). Os valores entre parênteses representam a porcentagem média da biomassa encontrada em cada profundidade. Notar escalas diferentes no eixo x.



Profundidade (cm)

Figura 2:5 Distribuição da biomassa subterrânea grossa (> 2mm diam.) no cerrado denso localizado em AE, cerrado denso, cerrado *stricto sensu* e campo sujo localizados no IBGE e na pastagem de *Brachiaria brizantha*, localizada em Planaltina. As barras representam os valores médios e os erros padrões correspondentes (N=3). Os valores entre parênteses representam a porcentagem média da biomassa encontrada em cada profundidade. Notar escalas diferentes no eixo x e y.

A densidade média de raiz fina encontrada no cerrado *s.s.* foi 0,009 g/cm³ e na pastagem, 0,006 g/cm³. Esta diferença não foi significativa, assim como a distribuição da densidade entre as profundidades (Figura 2.6). A densidade de raiz fina foi, entretanto, distinta entre as profundidades amostradas (F= 30,75, P< 0,001). Ao comparar as profundidades separadamente verificamos que a densidade de raiz fina da pastagem é significativamente igual a do cerrado *s.s.* nas primeiras camadas do solo (0-10 até 20-30 cm) e significativamente menor (P < 0,05) nas demais (30-40 até 300-310 cm).

Densidade de raiz fina (g.cm⁻³)

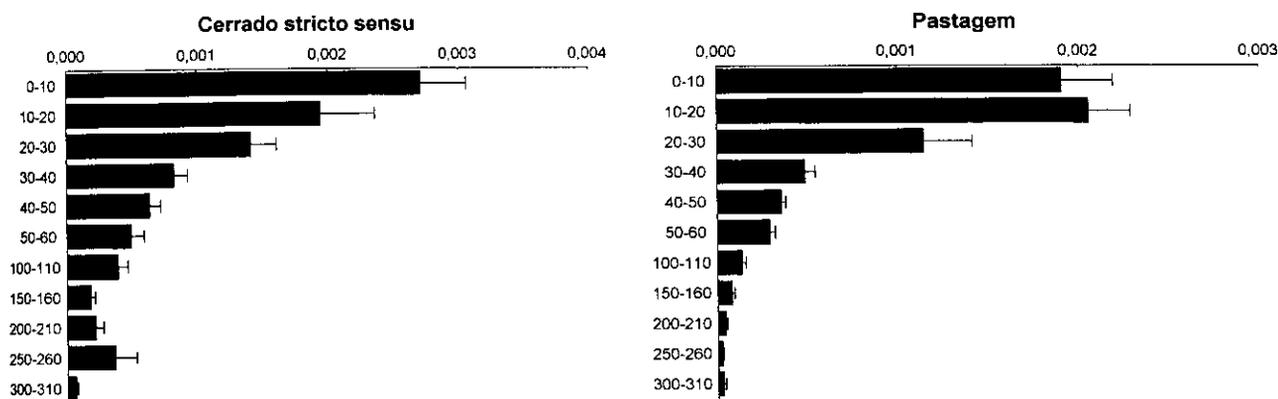


Figura 2.6: Distribuição da densidade de raiz fina (g.cm⁻³) até 3 metros de profundidade em cerrado *stricto sensu*, localizado no IBGE e em pastagem de *Brachiaria brizantha* localizada em Planaltina. As barras representam os valores médios e os erros padrões correspondentes (N=10).

A biomassa subterrânea grossa encontrada nos monolitos se distribuiu de forma heterogênea entre as classes de diâmetro (F=14,57, P< 0,001). A classe de diâmetro intermediária, 10,5-20 mm, contribuiu com uma porção significativamente maior que as demais classes (P< 0,001). A classe >20 mm contribuiu com 5,8 ± 1,0 Mg.ha⁻¹, a classe 10,5-20 mm contribuiu com 12,8 ± 1,92 Mg.ha⁻¹, a classe 5,5-10 mm com 5,7 ± 0,49 Mg.ha⁻¹, e a classe 2-5 mm, com 3,8 ± 0,27 Mg.ha⁻¹ (Figura 2.7).

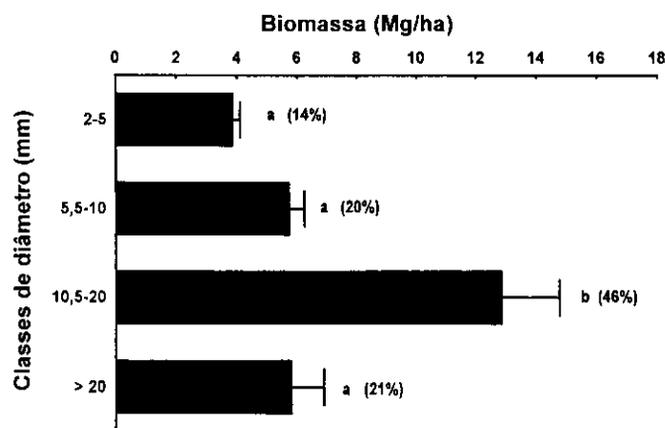


Figura 2.7: Biomassa subterrânea por classe de diâmetro (mm) encontrada nos 33 monolitos coletados até 1 metro de profundidade no cerrado *stricto sensu* do IBGE. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($\alpha= 0,05$) entre as classes de diâmetro. Os valores entre parênteses representam a porcentagem média da biomassa encontrada em cada classe de diâmetro.

Os coeficientes de extinção β estimados para a distribuição de raiz fina e biomassa subterrânea grossa dos diversos ecossistemas estudados estão apresentados na Tabela 2.3. O coeficiente variou de 0,971 à 0,986 quando se comparou a distribuição de raízes grossas dentre os ecossistemas; e o coeficiente variou de 0,964 à 0,994 para a distribuição de raízes finas. O β de biomassa subterrânea grossa e de raiz fina aumentou positivamente com a densidade da vegetação lenhosa, com exceção do β de raiz fina no campo sujo, que foi superior aos demais (Figura 2.8). O coeficiente β é um índice utilizado para determinar e diferenciar a distribuição da biomassa entre ecossistemas e biomas (Jackson *et al.* 1997, 1996, Gale & Grigal 1987), assim a discussão sobre distribuição foi baseada nesse índice numérico.

Tabela 2.3: Coeficiente de extinção β , índice numérico de distribuição de raízes, estimado para biomassa subterrânea grossa e biomassa de raiz fina nos diversos ecossistemas estudados.

Ecossistema	β biomassa grossa	β raiz fina
Pastagem	0,971	0,964
Campo sujo	0,974	0,994
Cerrado <i>stricto sensu</i>	0,981	0,973
Cerrado denso (IBGE)	0,981	0,977
Cerrado denso (AE)	0,986	---

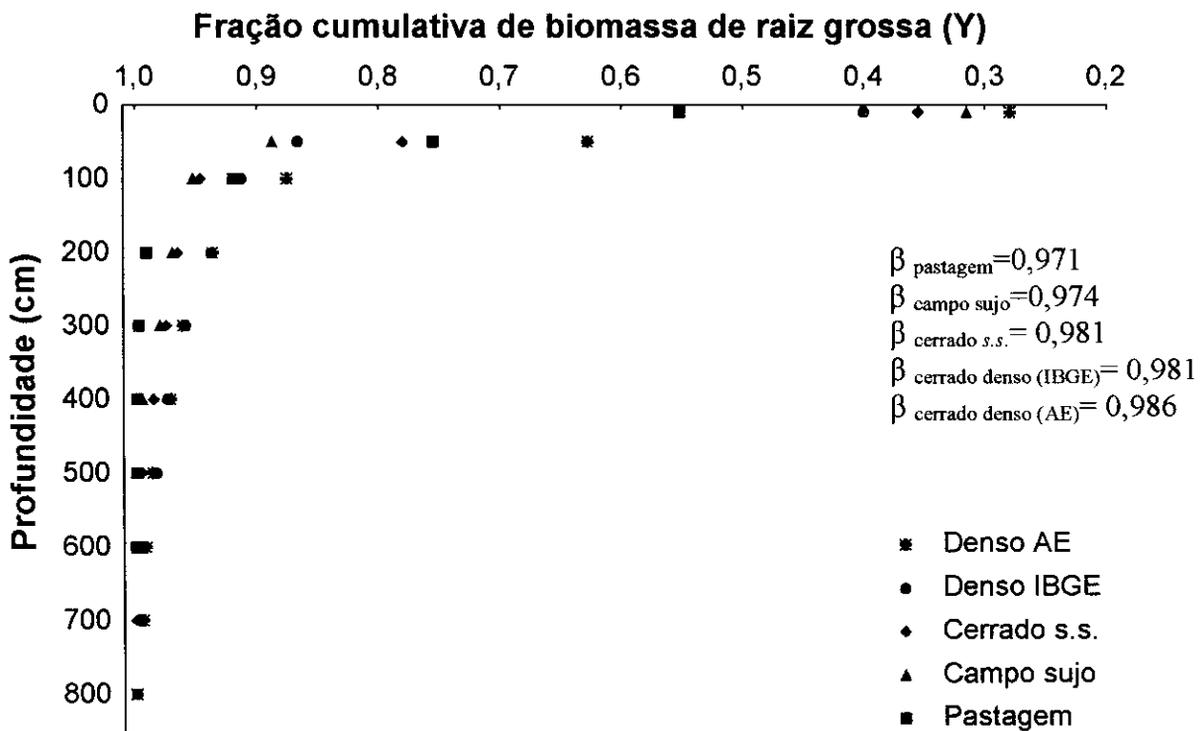
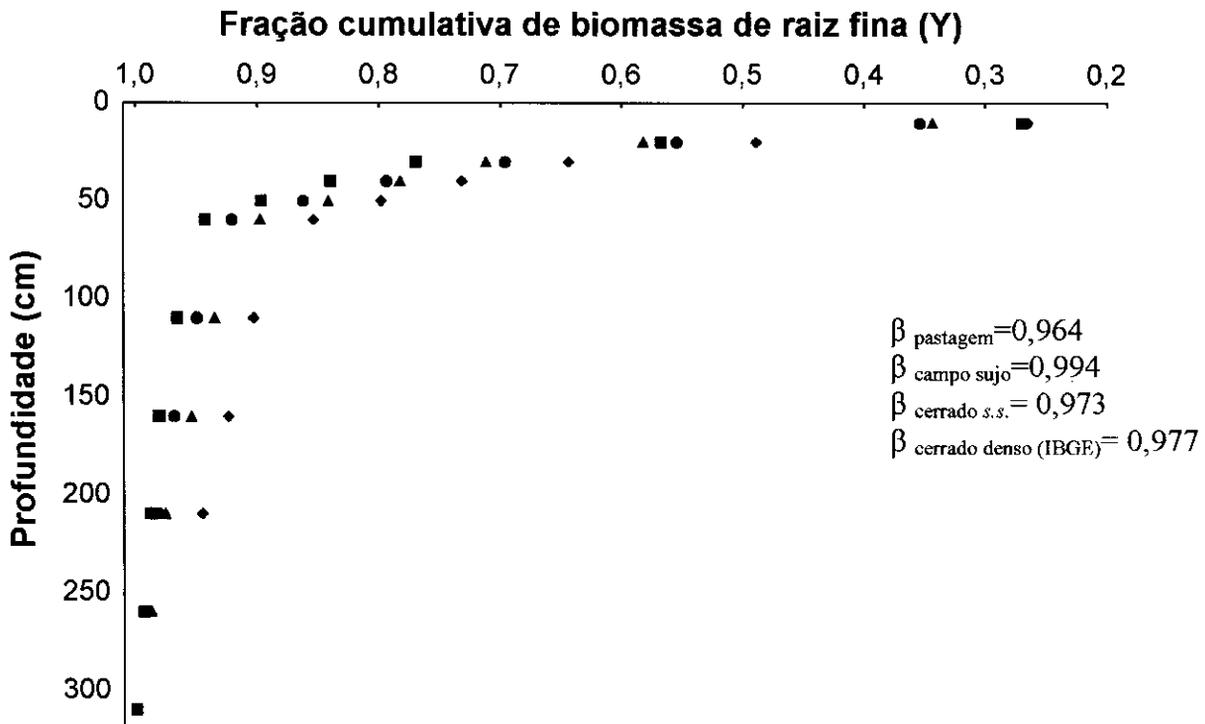


Figura 2.8: Distribuição vertical da biomassa de raiz fina e grossa (β) determinada pela função $Y = 1 - \beta^d$. Os gráficos descrevem a fração acumulada de biomassa (Y) por profundidade (d) para cada ecossistema estudado.

Discussão

Biomassa subterrânea e estoque de carbono

O estoque de carbono da biomassa subterrânea encontrado por esse estudo, nos diversos ecossistemas do Cerrado, foi superior ao encontrado em outras savanas tropicais do mundo, e o estoque de carbono registrado no cerrado denso foi similar, inferior ou superior ao encontrado em florestas tropicais. Essas diferenças também podem ser, em parte, atribuídas as diferentes metodologias utilizadas e profundidades amostradas nos diversos trabalhos, por exemplo Menaut & Cesar (1982) amostraram a biomassa subterrânea apenas até 1 m de profundidade, e Sarmiento & Vera (1979) até 2m. De qualquer forma, essas comparações nos indicam que o reservatório de carbono contido na biomassa subterrânea do Cerrado é de considerável relevância dada a grande extensão do Cerrado no continente Sul Americano.

A biomassa subterrânea do Cerrado é composta por diferentes estruturas que desempenham distintos papéis no ecossistema. As raízes finas (< 2 mm) são as principais responsáveis pela aquisição de água e nutrientes. As raízes pequenas (2-5 mm) também podem absorver água e nutrientes, em uma escala menor do que as finas, e são importantes para a sustentação da planta. As classes intermediárias (5,5 a 20 mm), que nesse estudo tiveram a maior representação em biomassa, assim como a maior classe de diâmetro (> 20 mm) são de grande importância para a sustentação, e atuam como órgãos de reserva de energia, água e nutrientes. Os órgãos de reserva, como xilopódios, tubérculos caulinares, bulbos e raízes carnosas são muito comuns entre as espécies do Cerrado (Rizzini 1965 a, Rizzini 1965b, Rizzini & Heringer 1962) e são importantes adaptações para a

sobrevivência nesse ambiente de seca sazonal e fogo freqüente, pois a vegetação é capaz de rebrotar a partir deles após as perturbações (Eiten 1972, Rizzini 1965 a).

A biomassa subterrânea fina e grossa estimada para os ecossistemas estudados, difere daqueles reportados em outros estudos, por exemplo, o de Castro & Kauffman (1998), cujos valores de biomassa subterrânea total foram superiores aos nossos para todos os ecossistemas nativos estudados. As diferenças devem ser atribuídas à grande heterogeneidade espacial da biomassa subterrânea, como demonstrado pelo erro padrão que acompanha as médias de biomassa obtida nos monolitos, a grande heterogeneidade da vegetação em relação à densidade da cobertura arbórea, a composição florística, e as diferentes metodologias utilizadas e profundidades amostradas.

Outro fator que pode ter causado variação nas estimativas das raízes finas é a época da coleta e diâmetro máximo considerado como raiz fina. No presente estudo, a biomassa de raiz fina foi coletada na estação seca, o que pode explicar, em parte, o menor valor encontrado em relação ao reportado por Abdala *et al.* (1998), que realizou amostragens na estação chuvosa, enquanto os menores valores encontrados em relação aos reportados por Castro & Kauffman (1998), podem ser explicados pelo fato destes autores terem utilizado uma classe de tamanho mais abrangente para categorizar as raízes finas (até 5 mm de diâmetro), enquanto nosso estudo considerou como finas apenas as raízes até 2 mm. Contudo, nosso estudo foi mais abrangente, pois amostrou a biomassa subterrânea do Cerrado até profundidades maiores em todos os ecossistemas e obteve a maior área amostral até 1 m de profundidade no cerrado *stricto sensu* (s.s.), através dos monolitos.

A biomassa de raiz fina foi semelhante para todos os ecossistemas estudados, no entanto, sua contribuição relativa para a biomassa total do ecossistema diminuiu com o

umento da densidade da vegetação lenhosa, refletindo uma alocação diferenciada entre as formas de vida em biomassa de raiz fina e grossa. A biomassa subterrânea grossa foi significativamente menor na pastagem que nos ecossistemas nativos, com exceção do campo sujo. A biomassa grossa da pastagem representou apenas 13 a 30% do estoque de carbono existente nos ecossistemas do Cerrado. Portanto, na conversão de áreas naturais em pastagens há uma significativa perda de carbono oriundo da biomassa subterrânea grossa, o que pode afetar o estoque de carbono subterrâneo.

A biomassa subterrânea grossa e fina dos diversos ecossistemas apresentou uma distribuição semelhante pela análise de medidas repetidas. No entanto, o coeficiente de extinção β foi distinto. De forma geral, β foi maior nos ecossistemas cuja densidade da vegetação lenhosa era maior. A pastagem apresentou 95% de sua biomassa de raiz fina até a profundidade 100-110 cm, enquanto no campo sujo e cerrado denso do IBGE ela esteve concentrada até a profundidade 150-160 cm, e no cerrado s.s. até a profundidade 200-210 cm. Para a Amazônia estima-se que após a transformação da floresta em pastagem, cerca de 15% do carbono armazenado no sistema subterrâneo da floresta esteja sendo gradualmente liberado para a atmosfera na forma de CO₂ (Nepstad *et al.* 1994). Os dados obtidos neste estudo permitem afirmar que a remoção da vegetação nativa resulta em uma diminuição da entrada de carbono nos solos profundos, via reposição de raízes.

As gramíneas africanas possuem uma alta produtividade, superior a de espécies das savanas neotropicais (Santos *et al.* 2004, Guenni *et al.* 2002, Baruch *et al.* 1989, Baruch *et al.* 1985). Assim, uma pastagem bem manejada e produtiva deve contribuir com uma maior entrada de carbono no solo que os ecossistemas nativos do Cerrado, o que poderia levar os estoques de carbono no solo a um novo estado de equilíbrio, com teores mais elevados. Lardy *et al.* (2002) ao estudar áreas adjacentes a deste estudo, tanto nos ecossistemas

ativos quanto na pastagem bem manejada de *Brachiaria brizantha* verificou que a mudança no uso da terra acarreta no aumento do estoque de carbono no primeiro metro do solo. Esse estudo excluiu a biomassa subterrânea grossa (> 2 mm) das amostras de solo.

O estoque de carbono do solo é função do conteúdo de carbono da matéria orgânica do solo (MOS) e da biomassa subterrânea vegetal e da biomassa microbiana. O conteúdo de carbono da MOS dos diferentes ecossistemas é função da taxa de deposição e decomposição da matéria orgânica. A deposição da matéria orgânica está relacionada à produtividade primária líquida (PPL) aérea e subterrânea do ecossistema. Meirelles (1990) e Meirelles e Henriques (1992) encontraram uma PPL aérea de *Brachiaria decumbens* duas vezes superior àquelas calculadas para vegetação de campo cerrado, que apresenta poucos arbustos, ausência de árvores e um extrato herbáceo contínuo. Não foram encontrados na literatura dados de PPL subterrânea de pastagem de *B. brizantha* e de ecossistemas do Cerrado. Aduan (2003), com base em dados de literatura, determinou uma menor biomassa microbiana em solos sob pastagens que sob ecossistemas nativos, e em relação à biomassa de raiz fina no primeiro metro de solo, o presente estudo encontrou uma biomassa similar na pastagem e nos ecossistemas nativos. Portanto, o maior estoque de carbono no primeiro metro do solo da pastagem deve ser decorrente de seu maior conteúdo de carbono na MOS, o que foi encontrado por Neufeldt *et al.* (2002).

Fischer *et al.* (1994) investigando um perfil de solo até 80 cm de profundidade registrou um maior estoque de carbono no solo sob uma pastagem de *B. humidicola* que sob vegetação nativa dos *Llanos Orientales* da Colômbia, sendo que o maior ganho foi registrado nas camadas de solo abaixo de 20 cm, apontando para uma importante contribuição da PPL das raízes da gramínea. Esse estudo também excluiu a biomassa subterrânea grossa (> 2mm) das amostras de solo. Aduan (2003) determinou uma taxa de

decomposição do Cerrado muito mais lenta que a encontrada na literatura para pastagem de *B. decumbens*. Assim, o maior estoque de carbono encontrado no primeiro metro do solo da pastagem se deve às altas taxas de produtividade de *Brachiaria*, que parece ter grande contribuição da PPL das raízes. A produção e a mortalidade de raiz fina nos ecossistemas nativos e na pastagem plantada foram investigadas no Capítulo 3.

A pastagem, apesar de apresentar no primeiro metro de solo, um maior estoque de carbono na MOS, apresenta um estoque total menor, devido ao seu menor estoque na biomassa aérea e subterrânea, quando em comparação ao dos ecossistemas nativos do Cerrado (Aduan 2003). O manejo da pastagem tem sido apontado como determinante da direção da mudança do conteúdo de carbono no solo (Murty *et al.* 2002), onde a MOS é a principal componente. Pastagens mal manejadas e degradadas são comuns na América do Sul (Davidson *et al.* 1995), havendo estimativas de que representam cerca de 50% a 80% das pastagens existentes no Cerrado (Costa & Rehman 1999, Barcellos 1996, Macedo 1995). Nessas pastagens, o estoque de carbono no solo deve se tornar menor que o dos ecossistemas nativos do Cerrado, pois há uma queda na produtividade de *Brachiaria* e na conseqüente entrada de matéria orgânica para o solo (Oliveira *et al.* 2004). Portanto, apenas uma pequena porcentagem da área ocupada por pastagem no bioma Cerrado é capaz de acumular uma maior MOS e um maior conteúdo de carbono no solo que os ecossistemas nativos. Dessa forma, espera-se que no Cerrado, assim como em outras regiões do Brasil, como a Amazônia (Fearnside & Barbosa 1998) e a Floresta Atlântica (Tarré *et al.* 2001), a conversão de ecossistemas nativos em pastagens diminua o estoque de carbono no solo, o que nos impede de considerá-las como sumidouros de carbono (Silva *et al.* 2004). Além disso, não temos conhecimento de estudos que investigaram o efeito da conversão no estoque de carbono do solo até camadas profundas do solo no bioma Cerrado, o que pode

ser de grande importância, uma vez que, inferimos nesse estudo, uma diminuição na entrada de carbono nos solos profundos, via reposição de raízes.

Em contraposição, Fisher *et al.* (2004, 1994) sugerem que as pastagens das savanas da América do Sul atuam como sumidouro de carbono, mesmo quando considerando sua elevada taxa de degradação apontada acima (Fisher *et al.* 2004). Esses autores sustentam que os ecossistemas nativos, por apresentarem uma baixa biomassa aérea, quando substituídos pelas pastagens produtivas, sofreriam um aumento na entrada de carbono no solo. Porém, esses trabalhos não levaram em consideração a biomassa subterrânea, principalmente do Cerrado, que já foi mostrado ser de maior importância para a biomassa total do ecossistema (Abdala *et al.* 1998, Castro & Kauffman 1998), superestimando, assim, o possível papel de sumidouro de carbono que as pastagens plantadas desempenham. Portanto, devemos ser cautelosos ao determinarmos as respostas dos sistemas às mudanças no uso da terra.

Distribuição da biomassa subterrânea

A biomassa subterrânea grossa e fina, de todos os ecossistemas estudados, diminuiu exponencialmente com a profundidade, padrão já encontrado em diversos biomas (Jackson *et al.* 1997, 1996, Schulze *et al.* 1996, Stone & Kalisz 1991), inclusive no Cerrado (Abdala *et al.* 1998, Castro & Kauffman 1998). A produção de raízes superficiais é geralmente favorecida em detrimento das raízes profundas, pois o custo energético de absorção de recursos é menor nestas (Fitter 1991), e pelo fato da concentração de nutrientes ser maior nas camadas superficiais (Jobbágy & Jackson 2001).

Os coeficientes de extinção β estimados indicaram perfis profundos de distribuição de biomassa subterrânea grossa e fina em todos os ecossistemas nativos do Cerrado e na pastagem. Um mapa de distribuição de raízes de escala global revelou que as savanas estão entre os biomas cujo sistema radicular se distribui mais profundamente no solo (Jackson *et al.* 1997,1996). Os coeficientes de extinção da biomassa subterrânea grossa e fina encontrado em todos os ecossistemas do Cerrado foi superior ao coeficiente estimado para as savanas tropicais ($\beta = 0,972$) (Jackson *et al.* 1997,1996).

A distribuição de biomassa grossa e de raiz fina, estimada pelo β , alcançou maiores profundidades do perfil do solo, com o aumento da densidade da vegetação lenhosa. Dados de $\Delta^{13}C$ para o cerrado *s.s.* indicam valores mais próximos a plantas C_3 (vegetação lenhosa), a medida que se avança na profundidade, e valores inteiramente típicos a esse tipo de metabolismo nos horizontes mais profundos (Aduan 2003). Portanto, os dados de biomassa e de carbono das raízes finas indicam que o componente herbáceo apresenta um sistema subterrâneo mais superficial que o lenhoso. Esse padrão está de acordo com o encontrado em escala global (Schenk & Jackson 2002 a, b).

A pastagem plantada com *Brachiaria brizantha* apresentou uma distribuição muito profunda de biomassa subterrânea grossa ($\beta = 0,971$) e fina ($\beta = 0,964$), caracterizada por um coeficiente de extinção superior ao estimado para ecossistemas campestres em escala global ($\beta = 0,952$) (Jackson *et al.* 1997,1996). Esse resultado está de acordo com o de $\Delta^{13}C$, onde foi determinada a presença de carbono de raízes proveniente de metabolismo C_4 em camadas mais profundas do solo (Aduan 2003), reforçando a idéia de que as espécies de *Brachiaria* apresentam raízes bem mais profundas do que se pensava anteriormente (Boddey *et al.* 1998).

Importância das raízes profundas no ciclo hidrológico do Cerrado: Conseqüências da mudança no uso da terra

A distribuição de raízes finas determina, em grande parte, o padrão de utilização da água no solo. Para compreender a atividade radicular ao longo do perfil do solo é necessário associar a distribuição de biomassa de raiz fina com a evapotranspiração e as flutuações sazonais no estoque de água do solo. Para os ecossistemas de cerrado *s.s.*, cerrado denso (EEAE) e pastagem foi observado que a água contida até 2 m de profundidade foi a mais requisitada ao longo de todo o ano (Silva 2003), o que é decorrente da grande concentração de raízes, uma vez que mais de 90% da biomassa subterrânea está acumulada até 2 m de profundidade em todos os ecossistemas.

Oliveira (1999) e Silva (2003) verificaram que durante a estação seca, as camadas mais profundas (2-8m) contribuem com uma elevada porcentagem da água utilizada pelos ecossistemas nativos. Abaixo de 2m de profundidade encontramos 3% da biomassa de raiz fina no cerrado denso, 8% no cerrado *s.s.* e 5% no campo sujo. Dessa forma, podemos inferir que uma pequena porcentagem de biomassa de raiz fina acumulada nas camadas mais profundas contribui para uma elevada absorção de água em todos os ecossistemas. Eles indicam a dependência da vegetação pela água contida nos horizontes mais profundos do solo, principalmente na estação seca, e a importância da pequena porcentagem de raízes profundas na manutenção da transpiração da vegetação do Cerrado, e, assim, no ciclo hidrológico regional.

A pastagem apresenta uma particularidade em relação à produção de suas raízes. Durante a seca, época em que as raízes finas foram amostradas, *B. brizantha* em resposta ao estresse hídrico perde a parte subterrânea mais profunda, e a produz novamente no início da

estação chuvosa (Aduan 2003). Assim, durante esta estação, ela apresenta uma biomassa radicular mais baixa e, abaixo de 30 cm de profundidade uma densidade de raiz fina inferior ao do cerrado *s.s.*, explorando, assim, um menor volume de solo. A baixa biomassa e densidade de raiz fina da pastagem em comparação a do ecossistema nativo acarreta em sua menor utilização de água durante a estação seca (Silva 2003).

As raízes profundas, além de absorverem uma grande quantidade de água durante a estação seca, têm uma grande importância no funcionamento do ecossistema através do fenômeno de ascenso hidráulico. Esse fenômeno consiste na absorção da água pelas raízes profundas, sua liberação nas camadas mais superficiais e secas e sua utilização pelas raízes dessas camadas. Medidas de fluxo de seiva no caule e no sistema radicular de algumas lenhosas do Cerrado foram consistentes com o fenômeno de ascenso hidráulico (Moreira *et al.* 2003, Scholz *et al.* 2002). Caldwell *et al.* (1998) sugerem que o ascenso hidráulico pode contribuir significativamente para o balanço hídrico da planta responsável por ele, como também para o das plantas vizinhas. Desta forma, a pequena porcentagem de raízes profundas de algumas espécies lenhosas do Cerrado podem ser responsáveis pela manutenção da transpiração de lenhosas de sistema radicular mais superficial, como algumas espécies perenes (Jackson *et al.* 1999 b), desempenhando uma função de importância muito além de sua representação em biomassa.

Nos ecossistemas nativos do Cerrado, a evapotranspiração aumenta positivamente com o aumento da densidade da vegetação lenhosa (Silva 2003, Oliveira 1999), pois os indivíduos lenhosos são capazes de manter o fluxo de água durante a seca, apesar de ter sido demonstrado que árvores do Cerrado controlam eficazmente a perda de água pelo fechamento estomático (Bucci 2001, Meinzer *et al.* 1999). As gramíneas e outras

herbáceas, por sua vez, evitam o estresse hídrico através da perda de folhagem e redução da transpiração (Aduan 1998, Klink 1993, Eiten 1972).

A conversão de ecossistemas nativos em pastagens plantadas deve, portanto, diminuir o fluxo de água para a atmosfera via evapotranspiração, acarretando em alterações no regime de precipitação regional como previsto pelo modelo de Hoffman & Jackson (2000) para as savanas tropicais. No entanto, Silva (2003) verificou que a evapotranspiração anual na pastagem de *B. brizantha* é superior a do cerrado *s.s.* e do cerrado denso, apesar de inferior durante a estação seca. Essa diferença é decorrente do elevado uso da água pela *B. brizantha* durante a estação chuvosa, quando ela apresenta uma elevada produtividade (Guenni *et al.* 2004, 2002).

A pastagem plantada com *B. brizantha*, como já mencionado, apresentou uma distribuição profunda de raízes e um β muito superior ao encontrado em ecossistemas campestres, como o que foi utilizado no modelo de Hoffman & Jackson (2000). Portanto, alterações no ciclo hidrológico do Cerrado não devem ser baseadas apenas nas mudanças da densidade das formas de vida, é necessário conhecer características específicas das gramíneas que compõem o ecossistema, como a profundidade do sistema radicular. Jackson *et al.* (2000) mostraram que a taxa de transpiração simulada em modelos globais são muito sensíveis à estimativa da profundidade das raízes. O sistema radicular profundo associado à elevada produtividade e taxa de transpiração de *B. brizantha* (Guenni *et al.* 2004, 2002) acarreta numa maior extração de água do solo nas pastagens que nos ecossistemas nativos. Assim, a mudança no uso da terra deve alterar o balanço hídrico do Cerrado ao diminuir a recarga de água no solo e a disponibilidade de água para os ecossistemas nativos (Silva 2003).

Conclusão

A biomassa subterrânea do Cerrado representa um importante estoque de carbono, quando comparado com savanas e florestas tropicais. Nos ecossistemas do Cerrado, o estoque da biomassa e a profundidade alcançada pelas raízes aumenta positivamente com a densidade da vegetação lenhosa. Dessa forma, a conversão de ecossistemas nativos para pastagens afeta o estoque e a distribuição da biomassa subterrânea no solo, o que pode trazer grandes modificações no estoque de carbono no solo. Dada a grande extensão do bioma Cerrado no continente Sul Americano e a crescente pressão antrópica, estas modificações podem ser significativas no ciclo do carbono e na determinação do futuro dos padrões climáticos regionais e globais.

Para nosso conhecimento esse é o primeiro estudo que investigou a distribuição da biomassa subterrânea até camadas profundas do solo em diversos ecossistemas do Cerrado. Os ecossistemas estudados apresentaram perfis profundos de distribuição de biomassa subterrânea. A biomassa radicular nas camadas mais profundas representa uma pequena porcentagem da biomassa, sendo, no entanto, de suma importância para a manutenção da transpiração do Cerrado, principalmente na seca, quando grande parte da água utilizada pela vegetação é oriunda das camadas do solo abaixo de 2m de profundidade.

A conversão de Cerrado nativo para pastagem diminuiu a profundidade das raízes no solo. A magnitude desta mudança, contudo, pode ser dependente, em uma extensão surpreendente, das características morfogenéticas da gramínea utilizada na pastagem, o que ressalta a importância de se considerar características específicas da espécie dominante no sistema, como sistema radicular, em modelagens de previsões da mudança no uso da terra.

Capítulo 3

Dinâmica de raízes finas em ecossistemas nativos e em uma pastagem plantada no Cerrado do Brasil Central

Introdução

As raízes finas são responsáveis pela absorção de água e nutrientes pelas plantas e representam uma parcela significativa da produção primária líquida dos ecossistemas terrestres (Jackson *et al.* 1997, Nadelhoffer & Raich 1992), podendo alcançar 33% da produção primária líquida global anual (Jackson *et al.* 1997).

Estudos realizados em ecossistemas campestres e florestais mostraram que uma considerável fração das raízes finas é dinâmica, ou seja, seu tempo de vida varia de dias a semanas (Gill & Jackson 2000). Dessa forma, a entrada anual de carbono e nutrientes no solo via mortalidade de raízes finas é muito alta, constituindo o componente central da ciclagem de carbono e nutrientes nos ecossistemas terrestres (Eissentat *et al.* 2000, Gill & Jackson 2000, Norby & Jackson 2000). Em escala global, estima-se que as raízes finas contribuam aproximadamente com metade do carbono que é reciclado anualmente em muitas florestas (Vogt *et al.* 1996).

Diversos métodos indiretos são utilizados para estudar a produção e mortalidade de raízes finas (Vogt *et al.* 1998), porém, as estimativas obtidas através desses métodos são questionáveis, pois, entre outros fatores, os métodos destrutivos amostram uma área distinta a cada coleta, incluindo a variação espacial da produção de raízes na estimativa de sua variação temporal (Hendrick & Pregitzer 1992, Singh *et al.* 1984), e não são capazes de

determinar separadamente as taxas de produção e mortalidade, que são derivadas da alteração da biomassa de raízes entre as datas de coleta de amostras do solo (Vogt *et al.* 1998, Hendrick & Pregitzer 1996 a, Singh *et al.* 1984). O método de minirhizotron permite a observação *in situ* das raízes finas e o acompanhamento de sua dinâmica no tempo (Johnson *et al.* 2001, Hendrick & Pregitzer 1996 a, 1992). Dessa forma, é possível obter uma acurada estimativa da produção e mortalidade das raízes, uma vez que o nascimento e a mortalidade de cada raiz podem ser observados diretamente evitando, assim, as inferências realizadas pelos métodos indiretos (Tierney & Fahey 2001, Johnson *et al.* 2001, Hendrick & Pregitzer 1992).

O crescimento das raízes é influenciado por diversos fatores, dentre eles a disponibilidade de nutrientes, a temperatura e a umidade do solo, além da genética (Gill & Jackson 2000, Pregitzer *et al.* 2000, Pregitzer *et al.* 1993). A proliferação de raízes é tanto maior quanto mais recursos estão disponíveis no solo (Pregitzer *et al.* 1993, Jackson *et al.* 1990, Eissenstat & Caldwell 1988). Isso permite que as plantas explorem o solo mais eficientemente, e indica que muitas espécies são capazes de responder a heterogeneidade do solo (Fitter 1991), ajustando a morfologia e fisiologia do sistema radicular para adquirir recursos que estejam disponíveis em áreas localizadas do solo.

Nas savanas estacionais, como o Cerrado, a combinação da sazonalidade acentuada com um solo bem drenado, acarreta numa variação sazonal e espacial na disponibilidade de água no solo (Goldstein & Sarmiento 1987). Dessa forma, o padrão espacial e temporal de produção de raízes finas no perfil do solo deve estar associado à variação temporal e espacial da disponibilidade de água, que influencia diretamente na disponibilidade de nutrientes, no solo.

O Cerrado tem sofrido uma rápida e intensa conversão de seus ecossistemas naturais em diversas formas de uso da terra, sendo a pastagem plantada com gramíneas africanas a mais importante forma de transformação (Klink & Moreira 2002, Sano *et al.* 1999). As áreas de pastagem também estão sujeitas à disponibilidade sazonal de água do bioma Cerrado. Essa vegetação composta exclusivamente por *Brachiaria brizantha* tem uma maior demanda por água que ecossistemas naturais, e é mais dependente da água presente nas camadas mais superficiais (Genni *et al.* 2002), que está livremente disponível apenas durante a estação chuvosa (Silva 2003). A pastagem utiliza a água de forma espacial e temporalmente distinta dos ecossistemas nativos do Cerrado, inclusive daquele dominado por gramíneas nativas (Santos *et al.* 2004, Quesada *et al.* 2003, Silva 2003), o que deve estar relacionado com seu distinto padrão espacial e temporal de produção e mortalidade de raízes finas.

Portanto, podemos levantar a hipótese de que a mudança no uso da terra acarreta modificações importantes para a troca de energia, água e carbono entre os diversos compartimentos do ecossistema (Santos *et al.* 2004, Gill & Jackson, 2000, Gill & Burke 1999). Diversos processos contribuem para a entrada de carbono na matéria orgânica do solo (e.g. exudação das raízes, decomposição da serrapilheira, mortalidade de micorrizas), porém a mortalidade de raízes é o de maior importância (Matamala *et al.* 2003, Dornbush *et al.* 2002). Assim, determinar as diferenças entre os ecossistemas naturais e antrópicos na produção e mortalidade de raízes finas é crítico para o entendimento de como a mudança no uso da terra afeta o estoque e ciclo de carbono no bioma Cerrado. Considerando a extensão do Cerrado, a intensa transformação deste bioma tem o potencial de influenciar os padrões regionais e mesmo globais do ciclo de carbono (Miranda *et al.* 1997).

Objetivo

O objetivo desse capítulo foi determinar e comparar a variação espacial e temporal da produção e mortalidade de raízes finas de dois ecossistemas nativos do Cerrado, cerrado *stricto sensu* e campo sujo, que apresentam densidade de vegetação lenhosa distinta, e de uma pastagem plantada com *Brachiaria brizantha* até camadas profundas do perfil do solo.

Hipóteses

Nesse estudo, buscamos evidências através de estudo de campo que suportem ou neguem as seguintes hipóteses:

- 1- A produção, a mortalidade e o comprimento total de raiz nos três ecossistemas devem ser maiores da superfície para a camada mais profunda;
- 2- Nos ecossistemas nativos, a produção de raiz fina nas camadas mais superficiais será maior durante a estação chuvosa e na camada mais profunda durante a seca. Na pastagem, todas as profundidades devem ter maior produção na estação chuvosa. A mortalidade de raiz deve ser maior durante a estação seca nas camadas superficiais dos ecossistemas nativos e em todas as profundidades na pastagem;
- 3- A pastagem deve apresentar uma maior produção e mortalidade de raiz que os ecossistemas nativos, principalmente na camada mais superficial, decorrente de sua maior produção durante a estação chuvosa e maior mortalidade durante a estação seca. Porém, durante a seca a produção deve ser maior nos ecossistemas nativos, devido a produção de raízes de lenhosas;

É importante salientar que, apesar do grande reservatório de carbono da vegetação no Cerrado se encontrar na biomassa subterrânea (Abdala *et al.* 1998, Castro & Kauffman 1998), esse é o primeiro trabalho que investiga a dinâmica de raízes finas nesse bioma.

Materiais e Métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido no cerrado *stricto sensu*, no campo sujo e na pastagem plantada de *Brachiaria brizantha*. (detalhes sobre a localização e vegetação das áreas estão descritos no Capítulo 2). Quando a pastagem plantada foi estabelecida, em 1982, o solo foi fertilizado e teve adição de calcário. As três áreas estudadas apresentam solo do tipo Latossolo vermelho, predominantemente argiloso (Silva 2003, Lardy *et al.* 2002), de baixa densidade aparente e elevada porosidade, lhes conferindo uma capacidade de retenção e permeabilidade de água semelhante (Silva 2003). Quanto às características químicas, a porcentagem de saturação de bases é maior na pastagem, seguida pelo cerrado *s.s.* e posteriormente pelo campo sujo (Lardy *et al.* 2002).

Montagem do experimento

Tubos transparentes de vidro, denominados de minirhizotrons, foram instalados em fevereiro de 2003 nas paredes de dois poços escavados no cerrado *s.s.*, dois poços na pastagem e três poços escavados no campo sujo. Os minirhizotrons foram dispostos na posição horizontal em relação à superfície do solo (Tierney & Fahey 2001, Dubach & Rosselle 1995). Os minirhizotrons têm sido instalados em diversos ângulos. A posição horizontal foi escolhida para esse estudo, pois ela permite a observação de uma maior área amostral de uma profundidade específica, reduzindo o número de tubos necessários para determinação de diferenças entre tratamentos (Johnson *et al.* 2001). Em cada um dos poços do cerrado *s.s.* e da pastagem foram instalados dois minirhizotrons nas profundidades 50

cm, 1m e 4m de profundidade, e em cada poço do campo sujo, dois minirhizotrons em cada profundidade. A diferença no número de poços e tubos por profundidade entre as áreas de estudo foi decorrente da diferença na dimensão dos poços escavados, os do campo sujo são bem mais estreitos (1,4 x 0,7 m) que o das outras áreas (1,5 x 1,5 m), o que permitiu a instalação de apenas 1 (um) tubo por parede.

Para confecção dos tubos foi contratado um vidreiro especializado, que utilizou borocilicato importado da Alemanha, um material muito resistente a elevadas temperaturas, e a oscilações de temperatura. Os tubos de vidro transparentes possuem 1m de comprimento, 4,1 cm de diâmetro interno e 4,5 cm de diâmetro externo, são redondos e a extremidade do tubo exposta na parede do poço foi vedada por uma rolha de borracha (Figura 3.1). A abertura dos buracos nas paredes dos poços, para instalação dos tubos, foi realizada com um trado de 10 cm de diâmetro (Figura 3.2), diâmetro um pouco superior a do tubo, o que minimizou a perturbação do solo (Johnson *et al.* 2001). Após instalação dos tubos, o mesmo solo retirado dos buracos (porém livre de raízes) foi repostado de modo a minimizar alterações das condições químicas e físicas do solo em contato com os tubos. O solo foi repostado no buraco com auxílio de uma ferramenta em forma de meia lua que envolvia o tubo, de forma tal que o solo não fosse compactado, e o tubo tivesse um bom contato com o solo ao longo de toda sua extensão (Figura 3.3). Os poços ficaram permanentemente fechados por uma dupla cobertura de acrílico, o que impediu o contato direto da luz com os tubos. Dessa forma, a luz não exerceu influência na dinâmica de raízes.

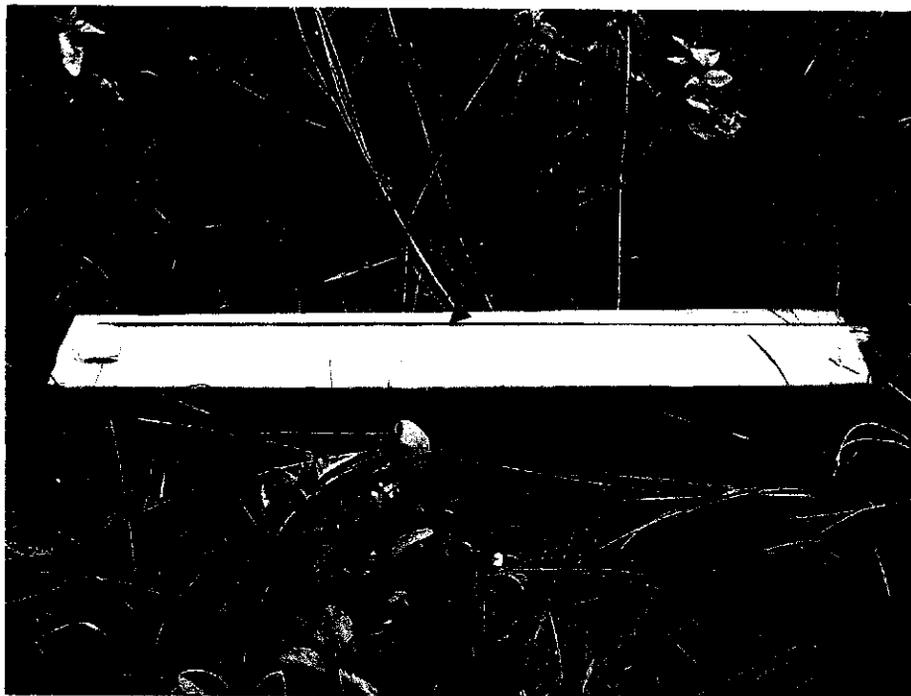


Figura 3.1: Um exemplar dos tubos de vidro (minirhizotrons) de 1m de comprimento, e com extremidade vedada com tampa de borracha.

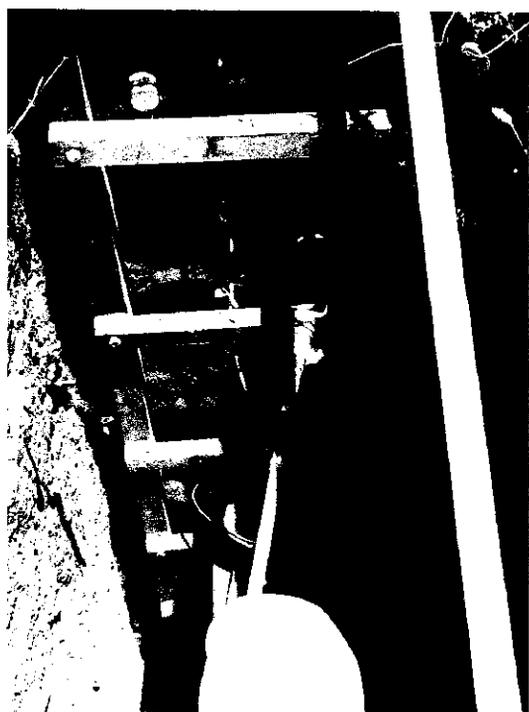


Figura 3.2: Abertura dos buracos nas paredes dos poços para instalação dos minirhizotrons, com auxílio de um trado de 10 cm de diâmetro.



Figura 3.3: Preenchimento dos buracos com solo com auxílio de ferramenta em forma de meia-lua.

Coleta de dados

Em julho de 2003, cinco meses após a instalação dos tubos, iniciamos a coleta de dados. Esperamos esse tempo para que o solo e as raízes em torno do tubo se estabilizassem. A dinâmica das raízes foi acompanhada no período de julho de 2003 a março de 2004, em intervalos de tempo de cerca de um (1) mês. No cerrado *s.s.*, os dois poços estão localizados dentro da área do experimento de exclusão de chuvas (“seca-cerrado”); um está localizado na parcela “controle” e outro na “tratamento”. Em novembro de 2003, o experimento de exclusão de chuva foi iniciado. Portanto, para o poço da parcela tratamento, apenas os dados coletados até essa data foram utilizados.

A coleta de dados foi realizada com auxílio de um periscópio (JD Merril Scientific Equipment) (Samson & Sinclair 1994, Eissenstat & Caldwell 1988, Richard 1984) (Figura 3.4).



Figura 3.4: Acompanhamento da dinâmica de raízes com auxílio de um periscópio. A setas indicam os minirrhizotrons instalados na parede do poço, a 50 cm e a 1m de profundidade do solo (poço no cerrado *s.s.*).

O periscópio é num aparelho óptico composto por um tubo de alumínio de 1,0 m de comprimento, uma lente com aumento de 15X, um espelho e uma lâmpada conectada a uma bateria (Figura 3.5). O periscópio permite a observação de um campo de visão de 2,66 cm². Foi observado apenas o campo de visão referente à porção superior do tubo. A cada campanha de coleta, toda a extensão da parte superior do tubo era percorrida e todas as raízes encontradas eram registradas.

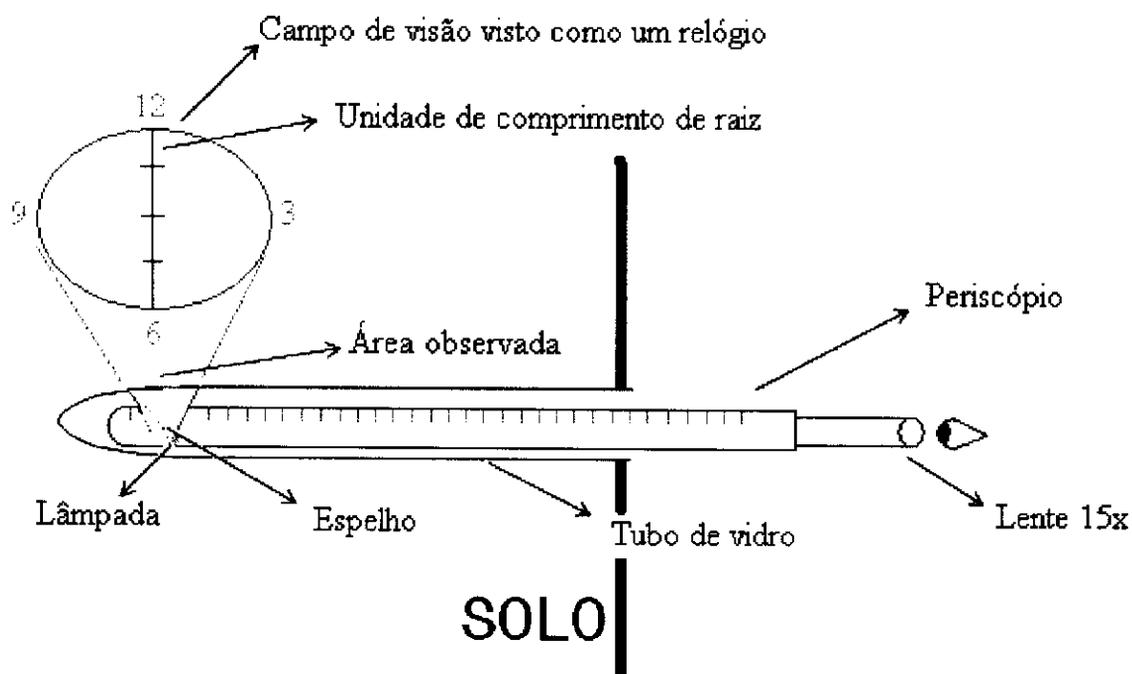


Figura 3.5: Esquema do minirhizotron observado com periscópio e protocolo de coleta de dados. A parte superior de cada tudo foi observada em toda sua extensão. A localização da raiz foi determinada de acordo com o centímetro do tubo do periscópio que estivesse em contato com a parede do poço (linha vertical). O campo de visão observado com o periscópio foi visto como um relógio, e a direção da raiz como um ponteiro; o comprimento da raiz observada foi determinado pela unidade de comprimento de raiz estabelecida, que correspondia a $\frac{1}{4}$ do diâmetro do campo de visão.

Para que a dinâmica, nascimento, crescimento e mortalidade, de cada raiz fosse acompanhada foi elaborado o seguinte protocolo:

1- Registro da localização da raiz em função do tubo do periscópio, graduado a cada centímetro (Figura 3.5);

2- Registro da direção da raiz dentro do campo de visão: O círculo correspondente ao campo de visão foi tratado como se fosse o mostrador de um relógio, e a direção da raiz, como se fosse um ponteiro. Deste modo, a posição das raízes foi registrada como marcação de horas em relação ao mostrador, no sentido horário (Figura 3.5);

3- Estimativa do comprimento da raiz. O comprimento das raízes foi, no campo, determinado como sendo de uma a quatro partes do diâmetro do campo de visão (Figura 3.5).

4- Em cada campanha de coleta, eram levadas para o campo, as planilhas da coleta anterior, com a localização, direção e comprimento de todas as raízes encontradas naquela data. Dessa forma, era possível identificar as raízes já existentes, acompanhar sua dinâmica e determinar o nascimento de novas raízes a cada coleta.

5- Calibração do comprimento registrado em campo para comprimento em cm, a partir do conhecimento do comprimento do diâmetro do campo de visão.

6- Para cada tubo, foi determinada sua área observada. Em muitos casos, como nos tubos do campo sujo, não era possível visualizar toda a sua extensão com o periscópio, por falta de espaço dentro dos poços.

Os dados gerados foram: comprimento total de raiz (cm) em cada coleta, e comprimento de raiz (cm) produzida e morta entre os intervalos de coleta determinados para cada tubo. Dividindo o comprimento pela área observada do tubo no intervalo de tempo correspondente, estimamos a taxa diária de produção e mortalidade de raiz por área

(cm raiz.cm⁻².dia⁻¹), e o comprimento total de raiz (cm raiz.cm⁻²) de cada tubo em cada campanha de coleta.

A produção de raízes entre os intervalos de coleta foi determinada somando o comprimento de novas raízes produzidas e o crescimento em comprimento de raízes já existentes, e a mortalidade foi determinada somando o comprimento de raízes (inteira ou parte delas) que desapareceram ou foram consideradas mortas entre os intervalos de coleta. As raízes foram definidas como mortas, quando passaram a apresentar cor escura, marrom ou preta (Higgins *et al.* 2002, Stelle *et al.* 1997). A produção e mortalidade de raízes para o período de estudo, nove meses, foram determinadas somando a produção e mortalidade ocorridas entre os intervalos de coleta.

Nesse estudo, a variação temporal da dinâmica das raízes finas foi relacionada com a variação do regime pluviométrico do Cerrado, que afeta a disponibilidade de água e, conseqüentemente, de nutrientes para as raízes. A temperatura do solo não foi considerada nesse estudo, pois sua flutuação diminui drasticamente com a profundidade (Pregitzer *et al.* 2000), devendo a partir de 50 cm ser muito baixa (Miranda *et al.* 1993) para influenciar na dinâmica das raízes finas.

Análise de dados

A produção, a mortalidade e o comprimento total de raízes foram avaliados em cada profundidade para os diversos ecossistemas estudados. A taxa diária de produção e de mortalidade de raiz por área e o comprimento total de raiz por área foram analisados através da análise de medidas repetidas. A profundidade ou ecossistema foi considerado como “tratamento”, que foi medido repetidamente ao longo do tempo (Vivaldi 1999, Ende 1993). Para verificar o efeito do tempo, da profundidade ou do ecossistema e da interação

profundidade (ou ecossistema) X tempo sobre as variáveis (as taxas diárias de produção e mortalidade de raiz e comprimento total de raiz), utilizamos a análise multivariada de variância (MANOVA) de medidas repetidas (Zar 1999, Ende 1993). A interação testa a hipótese de paralelismo (Ende 1993), ou seja, se as curvas, por exemplo, o padrão temporal da produção de raiz diferem entre as profundidades estudadas (Vide Capítulo 2 para detalhes sobre a análise).

Quando foi encontrada a interação, efetuou-se uma análise de perfil *a posteriori*, pois esta identifica entre qual (ais) intervalo (s) a forma da curva foi distinta entre os tratamentos, através das ANOVAS individuais entre os pares de datas adjacentes (Vivaldi 1999, Ende 1993). Quando os tratamentos foram diferentes, e havia interesse em saber quais tratamentos eram diferentes em cada data particular, foi realizada *a posteriori* a análise de contrastes (Vivaldi 1999, Ende 1993). Uma vez que a análise de medidas repetidas não realiza um teste *a posteriori* para comparação entre as médias dos tratamentos referente a todo o período do estudo, calculamos as médias da variável medida para cada tubo e foi realizado o teste de Tukey ($\alpha = 0,05$) por profundidade para cada ecossistema, e por ecossistema para cada profundidade (Zar 1999).

A produção e a mortalidade total do período de estudo foram analisados por profundidade para cada ecossistema e por ecossistema para cada profundidade através de ANOVA e teste *a posteriori* de Tukey ($\alpha = 0,05$) (Zar 1999).

Resultados

Na Tabela 3.1 estão registrados os valores médios e seus respectivos erros padrões da taxa diária de produção e mortalidade de raiz fina e a produção e a mortalidade total média de raiz fina do período de estudo por profundidade e ecossistema. Nas Tabelas 3.2 e 3.3 estão representadas as comparações entre a produção e a mortalidade total média (resultados extraídos da Tabela 3.1), e o comprimento total médio, por ecossistema e profundidade, respectivamente.

Tabela 3.1: Taxas diárias médias de produção (PDM) e de mortalidade (MDM) ($\times 10^{-4}$ $\text{cm.cm}^2.\text{dia}^{-1}$) de raízes finas. A produção média total (PTM) e mortalidade média total (MTM) ($\times 10^{-4}$ cm.cm^2) de raízes finas correspondentes ao período compreendido entre julho de 2003 e março de 2004 também são apresentadas para comparação. As médias de cada profundidade e ecossistema são apresentadas juntamente com seu erro padrão (Média \pm EP). Médias seguidas por letras diferentes indicam diferenças significativas entre ecossistemas, e números diferentes indicam diferenças significativas entre profundidades de um mesmo ecossistema ($\alpha = 0,05$).

Parâmetro	Profundidade	cerrado s.s.	campo sujo	Pastagem
PDM	50 cm	21,2(\pm 2,75) ^{a,1}	11,0 (\pm 0,89) ^{b,1}	16,8 (\pm 0,51) ^{a,1}
	1m	10,1 (\pm 2,40) ^{a,2}	6,2 (\pm 0,64) ^{a,2}	16,1 (\pm 0,88) ^{b,1}
	4m	2,6 (\pm 0,44) ^{a,3}	3,5 (\pm 0,35) ^{a,b,3}	4,8 (\pm 0,37) ^{b,2}
MDM	50 cm	14,5 (\pm 2,24) ^{a,1}	3,9 (\pm 0,96) ^{b,1}	6,5 (\pm 0,23) ^{b,1}
	1m	6,0 (\pm 1,86) ^{a,2}	1,7 (\pm 0,36) ^{b,2}	4,6 (\pm 0,55) ^{a,b,1}
	4m	1,6 (\pm 1,27) ^{a,2}	0,7 (\pm 0,24) ^{a,2}	1,5 (\pm 0,19) ^{a,2}
PTM	50 cm	5.205,9 (\pm 718,12) ^{a,1}	2.622,6 (\pm 217,71) ^{b,1}	4.031,3 (\pm 120,79) ^{a,1}
	1m	2.428,8 (\pm 586,76) ^{a,2}	1.455,6 (\pm 150,33) ^{a,2}	3.914,0 (\pm 198,31) ^{b,1}
	4m	605,7 (\pm 102,37) ^{a,3}	757,4 (\pm 101,91) ^{a,b,3}	1.091,2(\pm 79,92) ^{b,2}
MTM	50 cm	3.303,3 (\pm 535,54) ^{a,1}	938,9 (\pm 242,61) ^{b,1}	1.412,2 (\pm 58,86) ^{b,1}
	1m	1.502,7 (\pm 467,19) ^{a,2}	435,3 (\pm 81,87) ^{b,2}	1.129,2 (\pm 131,57) ^{a,b,1}
	4m	428,4 (\pm 333,90) ^{a,2}	139,4 (\pm 48,14) ^{a,2}	326,1 (\pm 47,91) ^{a,2}

Tabela 3.2: Comparação da taxa diária média de produção e mortalidade e comprimento total médio de julho de 2003 a março de 2004 entre os ecossistemas. cerrado= cerrado *stricto sensu*; past = pastagem; c. sujo= campo sujo. Diferenças significativas obtidas com $\alpha = 0,05$.

Profundidade	Produção média	Mortalidade média	Comprimento total
50 cm	(cerrado = past) > c. sujo	cerrado > (past=c.sujo)	cerrado > past. > c. sujo
1m	past > (cerrado = c. sujo)	(cerrado > c. sujo) = past	(past > c.sujo) = cerrado
4m	past = cerrado= c.sujo	cerrado= past= c.sujo	past = c.sujo= cerrado

Tabela 3.3: Comparação da taxa diária média de produção, mortalidade e comprimento total médio de julho de 2003 a março de 2004 entre profundidades de cada ecossistema. Diferenças significativas obtidas com $\alpha = 0,05$.

Ecossistema	Produção média	Mortalidade média	Comprimento total
Cerrado <i>stricto sensu</i>	50cm > 1m > 4m	50cm > (1m = 4m)	50cm > (1m = 4m)
Campo sujo	50 cm > 1m > 4m	50cm > (1m = 4m)	50 cm > (1m = 4m)
Pastagem	(50cm=1m) > 4m	(50 cm=1m) > 4m	(50cm=1m) > 4m

Comparação entre profundidades

As taxas diárias médias de produção e mortalidade e o comprimento total de raiz fina foram significativamente distintos entre as profundidades no cerrado *s.s.* ($F= 35,3$, $P< 0,001$; $F= 14,7$, $P< 0,001$; $F= 20,1$, $P< 0,001$, respectivamente), no campo sujo ($F= 32,8$, $P< 0,001$; $F= 12,3$, $P< 0,001$, respectivamente) e na pastagem ($F= 175,0$, $P< 0,001$; $F= 74,0$, $P< 0,001$; $F= 65,9$, $P< 0,001$, respectivamente). Em todos os ecossistemas, de forma geral, os valores médios dos três parâmetros foram maiores da superfície para a camada mais profunda, mas nem sempre com significância estatística (Tabelas 3.1 e 3.3). Na pastagem, a profundidade 50 cm e 1m apresentaram valores muito semelhantes para os três parâmetros medidos.

Comparação entre ecossistemas

A taxa diária média de produção e mortalidade e o comprimento médio de raiz foram distintos entre os ecossistemas para a profundidade 50 cm ($F=12,1$, $P<0,001$; $F=17,1$, $P<0,001$; $F=12,5$, $P<0,001$, respectivamente) e 1m ($F=14,2$, $P<0,001$; $F=5,2$, $P<0,05$; $F=12,7$, $P<0,05$, respectivamente) e semelhantes em 4 m. Em 50 cm, o cerrado *s.s.* e a pastagem apresentaram uma produção total de raiz fina semelhante e superior a do campo sujo (Tabelas 3.1 e 3.2). A taxa diária de produção foi maior no cerrado *s.s.* durante a estação seca e início da chuvosa (Figura 3.6). A mortalidade foi maior no cerrado *s.s.* que nos demais ecossistemas (Tabelas 3.1 e 3.2), decorrente da sua maior taxa diária durante a estação seca. O comprimento médio de raiz foi significativamente maior no cerrado *s.s.* durante todo o período de estudo, e a pastagem maior que o campo sujo, em função dos meses da estação chuvosa, de dezembro a fevereiro (Tabela 3.1 e 3.2 e Figura 3.7).

Em 1m, a produção total foi maior na pastagem que nos ecossistemas nativos, em função da sua maior taxa de produção em alguns meses da estação chuvosa. A mortalidade total foi maior no cerrado que no campo sujo, e semelhante a da pastagem (Tabelas 3.1 e 3.2). Durante a estação seca, a taxa diária de mortalidade foi maior no cerrado *s.s.* A produção de raízes no primeiro metro de solo, somando a produção em 50 cm e 1 m, foi semelhante entre o cerrado *s.s.* e a pastagem e superior a do campo sujo ($F=35,2$, $P<0,001$), e a mortalidade no primeiro metro de solo foi maior no cerrado *s.s.* que nos demais ecossistemas, e maior na pastagem que no campo sujo ($F=30,3$, $P<0,001$). O comprimento médio das raízes foi significativamente maior na pastagem que no campo sujo para todo o período de estudo, e semelhante a do cerrado *s.s.*, sendo, no entanto, maior na pastagem durante a estação chuvosa, de dezembro a março.

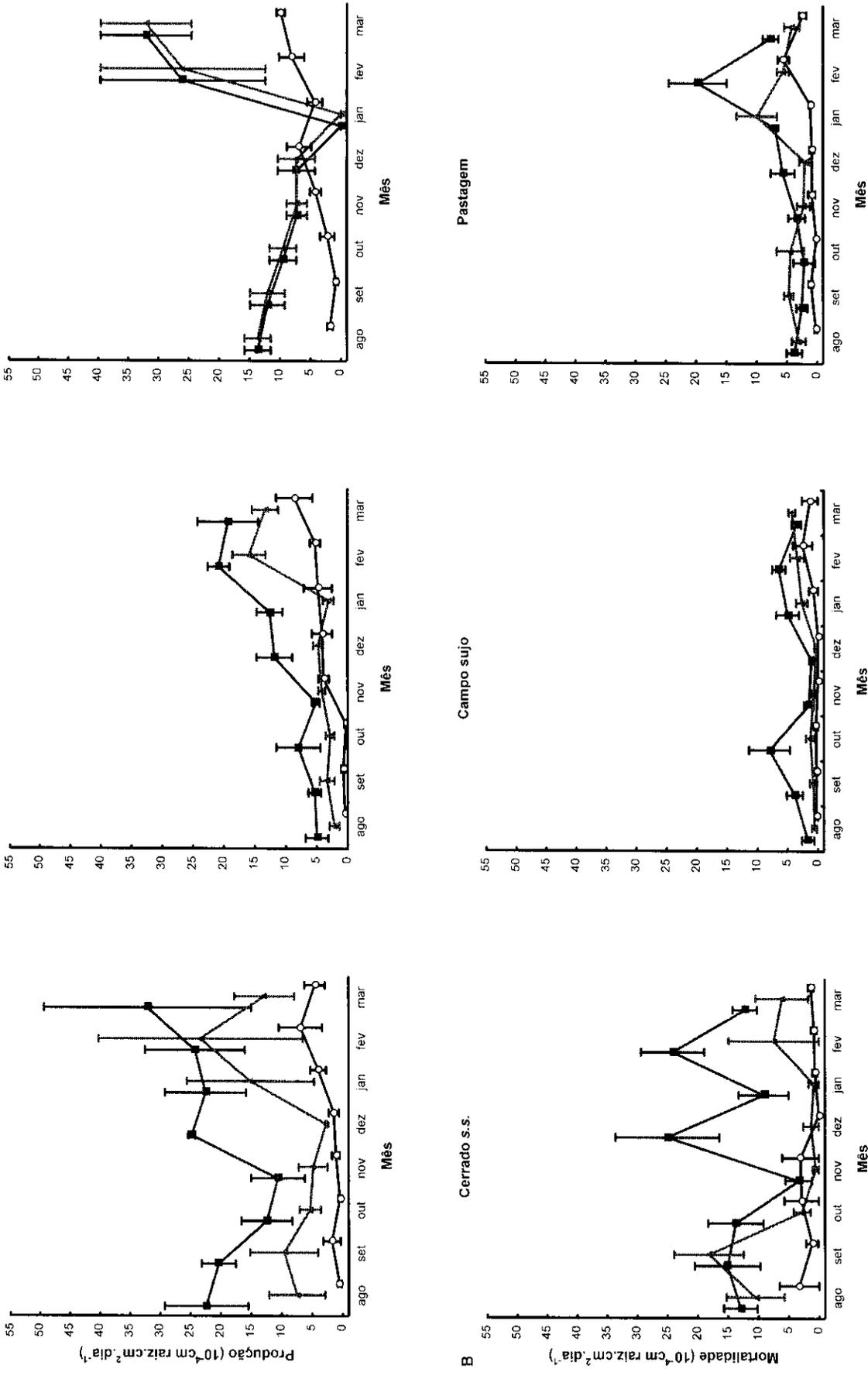


Figura 3.6: Taxa diária de produção (A) e mortalidade (B) de raiz fina (10^{-4} cm raiz.cm².dia⁻¹) nas profundidades 50 cm (■), 1m (○) e 4 m (○) no cerrado s.s., campo sujo e pastagem de *Brachiaria brizantha* de julho de 2003 a março de 2004. Os valores registrados em cada mês do eixo x representam a taxa diária de produção (A) e mortalidade (B) que ocorreu do mês anterior até o referido mês. (Média±EP).

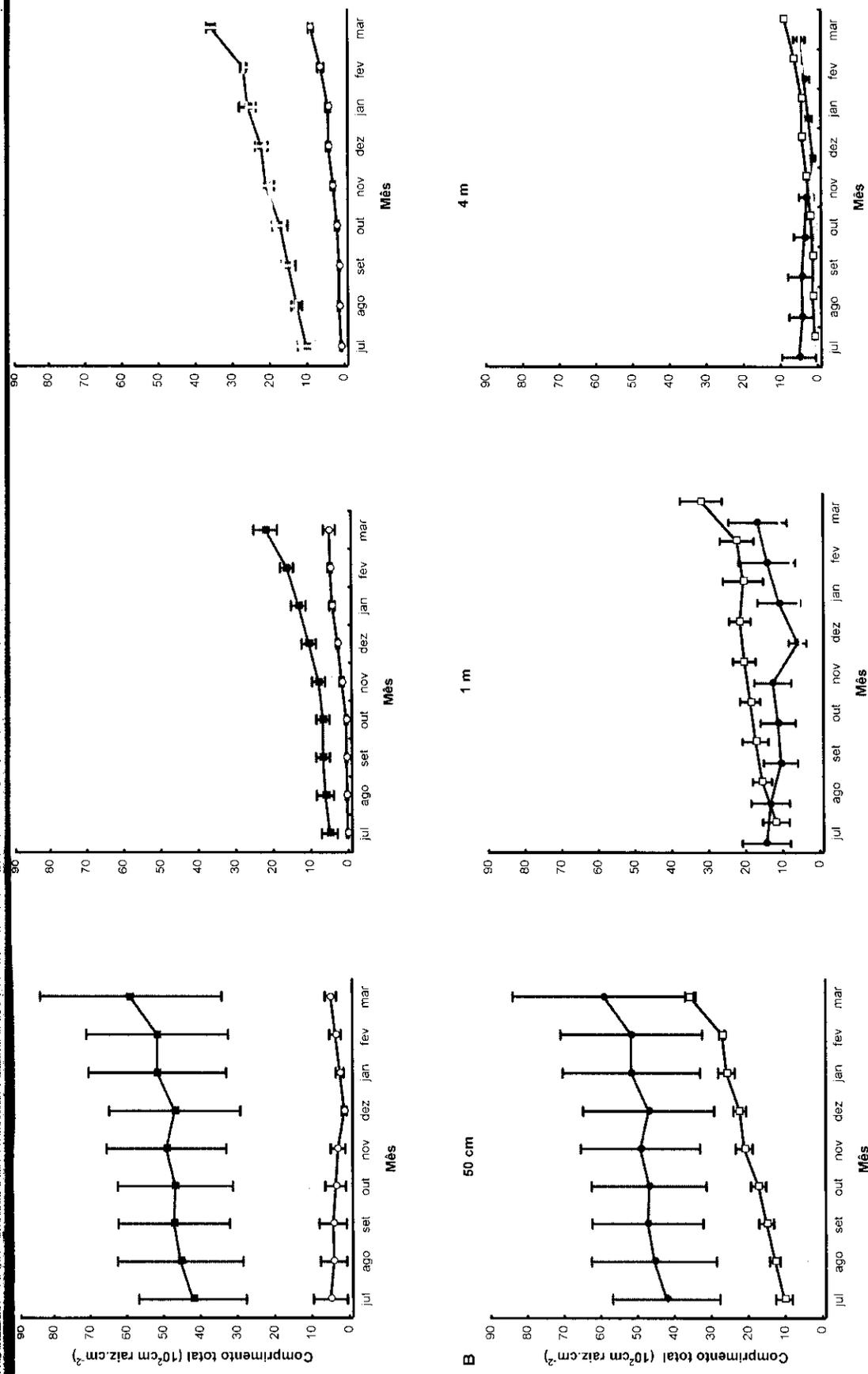


Figura 3.7: Comprimento total de raiz (10^{-2} cm raiz.cm⁻²) nas profundidades 50 cm (■), 1 m (●), e 4 m (○) no cerrado s.s., campo sujo e pastagem de *Brachiaria brizantha* de julho de 2003 a março de 2004 (A). Comprimento total de raiz (10^{-2} cm raiz.cm⁻²) nos ecossistemas cerrado s.s.(●) e pastagem de *Brachiaria brizantha* (□) por profundidade, 50 cm, 1 m e 4 m, de julho de 2003 a março de 2004 (B) (Média±EP).

Variação temporal da produção, mortalidade e comprimento total de raiz

O padrão temporal da produção de raiz foi distinto entre os ecossistemas nas profundidades 50 cm e 1m ($F= 4,0$, $P < 0,05$; $F= 3,5$, $P < 0,05$, respectivamente); o da mortalidade de raiz foi distinto entre os ecossistemas apenas na profundidade 50 cm ($F= 4,1$, $P < 0,05$) (Figura 3.6); e o padrão temporal do comprimento total de raiz foi semelhante entre os ecossistemas nas três profundidades (Figura 3.7). O padrão temporal da taxa de produção e mortalidade e do comprimento total de raiz foi distinto entre as profundidades nos três ecossistemas, com exceção da taxa de mortalidade do campo sujo; cerrado *s.s.* ($F= 4,1$, $P < 0,05$; $F= 30,0$, $P < 0,001$; $F= 6,1$, $P < 0,001$, respectivamente), campo sujo ($F= 2,3$, $P < 0,05$; $F= 2,7$, $P < 0,05$, respectivamente), pastagem ($F= 2,9$, $P < 0,05$; $F= 10,0$, $P < 0,001$; $F= 28,1$, $P < 0,001$, respectivamente).

Em 50 cm e 1m, a taxa de produção dos três ecossistemas diminuiu ao longo da estação seca e aumentou ao longo da estação chuvosa e a diferença entre os ecossistemas e entre as duas profundidades foi função do mês de resposta ao início das chuvas. A profundidade 50 cm dos ecossistemas nativos respondeu mais rapidamente a estação chuvosa, com um pico na produção de raiz entre novembro e dezembro, o que só ocorreu na pastagem entre janeiro e fevereiro. Em 1m, o cerrado *s.s.* foi o primeiro a responder a chegada das chuvas. Portanto, nos ecossistemas nativos, a profundidade 1m respondeu posteriormente a profundidade 50 cm, enquanto na pastagem ambas as profundidades tiveram um aumento simultâneo na taxa de produção. Além disso, em 1m, entre fevereiro e março, a produção começa a cair nos ecossistemas nativos, enquanto na pastagem ela continuar a aumentar. A taxa de produção em 4 m foi maior durante a estação chuvosa para os três ecossistemas.

A mortalidade em 50 cm foi significativamente maior durante a estação chuvosa nos três ecossistemas. Na pastagem e no campo sujo, as três profundidades apresentaram uma mortalidade de raízes significativamente maior na estação chuvosa. No cerrado s.s., a mortalidade em 50 cm foi maior na estação chuvosa, em 1m foi maior na estação seca, e a camada mais profunda, 4m, apresentou valores muito baixos durante todo o período de estudo, porém superiores na estação seca.

O comprimento médio de raízes, de modo geral aumentou ao longo do período estudado nos três ecossistemas, nas profundidades 50 cm e 1m. No entanto, no cerrado s.s. o comprimento de raízes se manteve mais constante que no campo sujo e na pastagem, onde ele apresentou uma enorme diferença entre o início e o fim do estudo. Na profundidade 4 m ele foi muito baixo durante todo o ano, apresentando uma tendência de crescimento durante a estação chuvosa (Figura 3.7).

A precipitação mensal registrada pela estação meteorológica da RECOR/ IBGE de julho de 2003 a fevereiro de 2004 é apresentada na Figura 3.8.

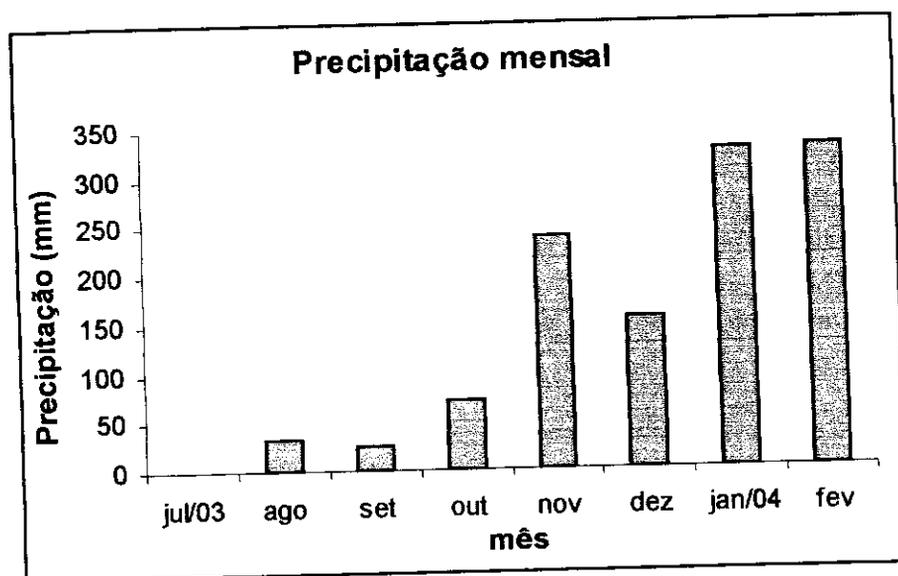


Figura 3.8: Precipitação total mensal entre julho de 2003 e fevereiro de 2004 registrada na estação meteorológica da RECOR/IBGE.

Discussão

Variação espacial da produção, mortalidade e estoque de raízes finas

A dinâmica (produção e mortalidade) e o estoque (comprimento total) de raízes finas são maiores na camada superficial do solo e decrescem nas camadas mais profundas nos ecossistemas nativos do Cerrado, corroborando a hipótese proposta acerca da variação espacial da dinâmica de raízes. Quando mensurados como porcentagem do comprimento, 63% da produção e da mortalidade no cerrado *stricto sensu* (s.s.) e 54% da produção e 62% da mortalidade no campo sujo, ocorrem nos primeiros 50 cm do solo. Esse padrão é função da maior concentração de nutrientes nas camadas mais superficiais (Jobbágy & Jackson 2001), e do menor custo associado à absorção de recursos nas raízes superficiais (Bucci 2001, Fitter 1991). Portanto, um maior investimento no sistema radicular nessa camada aumenta a eficiência das plantas na captura de recursos. A maior mortalidade de comprimento de raízes nos primeiros 50 cm de solo, implica numa maior entrada de carbono nessa camada.

Brachiaria brizantha, por sua vez, utiliza de forma homogênea as camadas 50 cm e 1m, corroborando parcialmente a hipótese acerca da variação espacial da dinâmica de raízes nesse ecossistema. Guenni *et al.* (2002) verificaram que quando essa gramínea foi sujeita a estresse hídrico, sua biomassa radicular se tornou muito similar entre 30 e 85 cm de profundidade. Além disso, Lardy *et al.* (2002) verificaram que a porcentagem de saturação de base na pastagem estudada apresenta valores muito similares ao longo do primeiro metro de solo. Assim, a semelhança entre a dinâmica das raízes nessas camadas pode ser decorrente da resposta do sistema radicular de *B. brizantha* a estacionalidade do

Cerrado, e a distribuição mais homogênea dos nutrientes entre essas camadas na pastagem estudada. Os resultados também nos indicam que a entrada de carbono via mortalidade de raiz é semelhante entre essas duas camadas.

A camada profunda (4m) dos três ecossistemas apresentou uma pequena, porém significativa contribuição tanto para a produção quanto para a mortalidade de raízes finas (ca.10%). Pode-se inferir que mesmo as camadas profundas são importantes fontes de carbono para a matéria orgânica do solo dos ecossistemas estudados, o que está de acordo com outros trabalhos que tem sugerido que as raízes profundas têm um importante papel no ciclo de carbono (Trumbore *et al.* 1995, Nepstad *et al.* 1994). Além disso, podemos inferir que na pastagem, esses resultados foram derivados da atividade das raízes de *B. brizantha*, pois Aduan (2003) encontrou em 4 m de profundidade desse ecossistema, uma composição isotópica de carbono nas raízes típica de gramínea.

Variação temporal da produção e mortalidade de raízes finas

A produção e mortalidade de raízes são influenciadas pelas condições ambientais, pela genética, e pela fenologia da parte aérea da planta, que é a principal fonte de carboidratos para as raízes. As raízes finas foram produzidas durante todo o período estudado nas profundidades 50 cm e 1m, nos três ecossistemas. Contudo, a produção foi muito maior durante a estação chuvosa, seguindo a sazonalidade da disponibilidade de água e nutrientes, e mostrando que nesses ecossistemas, assim como em diversos outros (Eissenstat & Caldwell 1988, Jackson *et al.* 1990, Pregitzer *et al.* 1993, Hendrick & Pregitzer 1996b), a proliferação de raízes é, em parte, controlada pela disponibilidade de recursos no solo. Esta estratégia aumenta a eficiência das plantas na captura de recursos e

também deve estar relacionada com a fenologia da parte aérea das lenhosas e herbáceas do Cerrado e de *B. brizantha*. Na estação chuvosa, tanto as lenhosas quanto as herbáceas apresentam considerável aumento na taxa fotossintética e, portanto, na disponibilidade de carboidratos para o desenvolvimento do sistema radicular (Guenni *et al.* 2004, Franco 1998, Moraes & Prado 1998, Klink 1993).

Na camada mais profunda (4m) a taxa de produção seguiu o mesmo padrão que as camadas superficiais, ou seja, aumento de produção de raízes durante a estação chuvosa. Para os ecossistemas nativos, esperava-se uma assincronia no padrão de produção de raízes entre as camadas 50 cm e 1 m e a de 4 m, uma vez que durante a estação seca a maior disponibilidade de água para as espécies lenhosas está nas camadas abaixo de 2 metros (Silva 2003, Oliveira 1999). Por outro lado, este padrão era esperado na pastagem, pois *B. brizantha* responde a seca perdendo grande parte de seu sistema radicular profundo (Aduan 2003). Portanto, a hipótese acerca da variação temporal da produção de raízes finas ao longo do perfil do solo foi corroborada para a pastagem, e apenas parcialmente corroborada para os ecossistemas nativos. Não se descarta a possibilidade de que tais resultados possam ter sido gerados por artefato metodológico, pois como a produção é bem menor na camada 4 m, o tempo necessário para o reequilíbrio do sistema radicular após a instalação dos minirhizotrons nessa profundidade deve ser maior.

A mortalidade de raízes finas também foi marcada pela estacionalidade. Nos três ecossistemas, a mortalidade nas camadas 50 cm e 1m, com exceção da camada 1m do cerrado s.s., também foi maior durante a estação chuvosa contrariando a hipótese de que ela seria maior durante a estação seca. Esse resultado é decorrente do atraso temporal existente entre a produção e a mortalidade, assim a última é subestimada nos primeiros meses de estudo, que no presente trabalho estiveram concentrados na estação seca. Além disso, como

os minirhizotrons foram instalados no fim da estação chuvosa, e o comprimento total de raízes da pastagem e do campo sujo foi baixo durante a seca, a taxa de mortalidade, conseqüentemente, também foi baixa. O cerrado *s.s.*, no entanto, apresentou uma elevada taxa de mortalidade em 50 cm e 1m durante a seca, pois quando se iniciou o estudo, o comprimento total de raiz em seus tubos já era significativo, havendo, assim, um considerável *pool* de raízes que poderia senescer durante a seca subsequente.

No cerrado *s.s.*, a maior parte (70%) da mortalidade que ocorreu na estação chuvosa foi de raízes velhas, produzidas na seca. Uma vez que, a capacidade de absorção de recursos diminui com a maturidade das raízes (Pritchard & Roger 2000), é energeticamente mais vantajoso para a planta perder tais raízes e construir novas raízes, porém mais eficientes. Podemos concluir que a mortalidade, assim como a produção de raízes finas nos ecossistemas estudados, ocorre ao longo do ano, embora a produção seja mais marcada durante a estação chuvosa, principalmente nos ecossistemas campestres, campo sujo e pastagem.

Comparação entre ecossistemas e grupos funcionais

Estoque de raízes finas

A mudança no estoque, que neste estudo foi considerado como o comprimento total de raízes, foi muito maior nos ecossistemas dominados por herbáceas. Na camada mais superficial (50 cm), houve um aumento de 40% do estoque de raiz entre o início e fim do estudo no cerrado *s.s.*, um aumento de 330% no campo sujo e de 247% na pastagem. Esses resultados sugerem que as herbáceas nativas, particularmente as gramíneas, e a gramínea

africana, *B. brizantha*, perdem grande parte de seu sistema radicular fino na seca que é repostado na estação chuvosa, enquanto as lenhosas o mantêm ao longo de todo o ano. É importante salientar que o elevado aumento do comprimento de raízes ao longo do estudo deve ser decorrente do fato do sistema radicular ainda não ter se estabilizado completamente em torno dos tubos. Quando alcançar um novo equilíbrio pós-perturbação, a diferença do comprimento de raízes entre as estações deve ser bem menor, no entanto, os ecossistemas dominados por herbáceas continuarão apresentando uma diferença superior ao do dominado por lenhosa, o cerrado s.s.

A diferença na estratégia de manutenção das raízes finas entre as lenhosas e as herbáceas está associada às características fisiológicas e fenológicas e à profundidade do sistema radicular das mesmas. O sistema radicular das espécies lenhosas alcança profundidades maiores que aquele das plantas herbáceas nativas e da *B. brizantha* (Vide Capítulo 2; Castro & Kauffman 1998, Rawitscher 1948), embora as espécies perenes apresentem um sistema radicular superficial a profundo (Jackson *et al.* 1999 b). Nas lenhosas, a perda de água por transpiração é menor durante a seca, decorrente, principalmente, da mudança na arquitetura hidráulica dessas plantas (redução na razão área foliar/área de xilema ativo) (Bucci 2001), enquanto nas gramíneas, ocorre o inverso, a transpiração acompanha a demanda de água para a atmosfera (Genni *et al.* 2004, Aduan 1998, Klink 1993).

Na seca, as camadas superficiais dos ecossistemas dominados pelas gramíneas, tanto os nativos como a pastagem, secam mais rapidamente que aqueles dominados pelas lenhosas (Silva 2003, Franco 2002, Bucci 2001, Oliveira 1999), quando a água se torna um recurso limitante para as gramíneas, que desidratam e perdem área foliar e sua capacidade fotossintética (Genni *et al.* 2004, Klink 1993). As lenhosas, por sua vez, apesar de

apresentarem uma queda no índice de área foliar durante a seca (Bucci 2001, Meinzer *et al.* 1999, Pinto 1999), produzem folhas novas, principalmente, no fim dessa estação (Jackson *et al.* 1999 b, Meinzer *et al.* 1999, Pinto 1999). Esse padrão fenológico das lenhosas é possível devido à capacidade de algumas espécies em absorver água das camadas mais profundas, a sua economia no uso da água, principalmente na estação seca quando a perda de água por transpiração se torna menor, e em algumas espécies devido também ao reservatório interno de água no caule (Bucci 2001). Essas características das lenhosas lhes permitem absorver água das camadas superficiais numa menor velocidade e em menor quantidade que as gramíneas. Associado a isso, o potencial hídrico do solo entre 30 e 85 cm, tanto no campo sujo quanto no cerradão, não atinge valores muito baixos, mesmo no auge da seca (ca. -1,5 MPa) (Franco 2002), o que, por sua vez, permite a manutenção das raízes das lenhosas.

Através de medidas de fluxo de seiva no caule e no sistema radicular efetuadas em espécies lenhosas do Cerrado, observou-se o fenômeno de ascenso hidráulico (Moreira *et al.* 2003, Scholz *et al.* 2002), movimento passivo de água pelas raízes das camadas mais profundas e úmidas para as camadas mais superficiais e secas (Caldwell *et al.* 1998). Apesar do ascenso hidráulico contribuir com um pequeno aumento na água das camadas superficiais dos ecossistemas nativos do Cerrado (Moreira *et al.* 2003), ele deve ser importante para manter o potencial hídrico do solo em torno das raízes superficiais num valor suficiente para permitir a manutenção das raízes finas das lenhosas.

Nas gramíneas, a significativa diminuição do sistema radicular durante a seca está associada à perda da parte aérea da planta, que reduz a disponibilidade de carboidratos para as raízes, e à baixa disponibilidade de água. Esses dois fatores devem tornar o custo de manutenção das raízes na seca maior que o custo para a construção de novas raízes na

estação chuvosa. Van Noordwijk *et al.* (1998) calcularam que o custo de manutenção de raízes por cerca de 60 dias sob condições desfavoráveis iguala-se ao custo de um ciclo de morte e ressurgimento de uma nova raiz. As lenhosas, por sua vez, mantêm raízes durante a seca, em 50 cm de profundidade, pois elas continuam absorvendo água nessa estação (Moreira *et al.* 2003, Scholz *et al.* 2002), e as espécies perenes e brevidecíduas continuam fotossinteticamente ativas, a primeira durante toda a estação seca, e a segunda por grande parte dessa estação, havendo um contínuo fluxo de carboidratos para as raízes. As decíduas devem utilizar reservas de carboidratos de órgãos subterrâneos (Rizzini 1965, Rizzini & Heringer 1962) para a manutenção do sistema radicular fino, assim como as brevidecíduas, durante o curto intervalo de tempo que permanecem sem folhas.

A manutenção de raízes superficiais deve ser vantajosa para as lenhosas, pois com a chegada das chuvas é possível haver um rápido crescimento das raízes otimizando a captura de recursos, o que foi observado no cerrado *s.s.* entre novembro e dezembro, logo após o início da estação chuvosa. A manutenção das raízes superficiais das lenhosas na seca está de acordo com estudos recentes no Cerrado, que tem indicado um padrão complexo de utilização da água pelas lenhosas no perfil do solo, utilizando na época seca tanto as camadas mais superficiais quanto as mais profundas (Moreira *et al.* 2003, Scholz *et al.* 2002, Jackson *et al.* 1999 b).

Produção de raízes finas

As plantas lenhosas mantêm sua atividade o ano todo, enquanto as gramíneas nativas e *B. brizantha* restringem sua atividade à estação chuvosa (Genni *et al.* 2004, 2002, Aduan 1998, Klink 1993). No entanto, quando a produção de raízes de *B. brizantha* é

estimulada pela chuva, ela é muito elevada (Guenni *et al.* 2002), muito superior a das espécies de savana (Klink 1993, Baruch *et al.* 1989, Baruch *et al.* 1985). Assim, como o esperado, no primeiro metro do solo, encontramos uma maior produção de raízes na pastagem que no campo sujo, e uma maior produção no cerrado s.s. durante a seca, da mesma forma que no início da estação chuvosa, pois há um intervalo de tempo entre o aumento do recurso hídrico e o retorno do crescimento. Dessa forma, a hipótese de que a pastagem apresentaria uma maior produção que os ecossistemas nativos foi corroborada apenas para o campo sujo, e a hipótese de que os ecossistemas nativos apresentariam uma maior produção durante a seca foi corroborado apenas para o cerrado s.s.. O intervalo para o reinício do crescimento do sistema radicular das gramíneas, também explica o fato da resposta à chuva ser mais rápida nos ecossistemas nativos que na pastagem, sendo que no campo sujo essa resposta deve ser atribuída à produção de raízes pelas espécies lenhosas.

Nos ecossistemas nativos, a resposta à chuva ocorreu primeiro em 50 cm e posteriormente em 1m, o que era esperado, uma vez que a precipitação preenche primeiramente a camada mais superficial. No entanto, na pastagem o aumento da produção de raízes ocorreu simultaneamente nas duas profundidades, o que pode ser atribuído ao fato de *B. brizantha* investir primeiramente no crescimento da parte aérea e posteriormente no sistema radicular (Corsi *et al.* 2001), pois o último é dependente do aporte de carboidratos oriundo do primeiro. Assim, quando o crescimento radicular ocorre, tanto a camada 50 cm quanto 1m, já foram recarregadas, havendo um estímulo simultâneo da produção de raízes nessas duas camadas do solo.

Nesse estudo, os últimos meses da estação chuvosa não foram incluídos, o que deve ter subestimado a produção de raízes, principalmente no campo sujo e na pastagem. Assim, na comparação entre a produção de raízes dos ecossistemas pode ter havido uma

superestimativa desse parâmetro no cerrado *s.s.* Durante a seca, a produção no cerrado *s.s.* foi significativamente maior que no campo sujo e na pastagem. Pode-se inferir que tais raízes foram produzidas por espécies lenhosas, que estariam investindo no sistema radicular superficial.

Contudo, não sabemos se essas raízes foram produzidas por espécies perenes, decíduas, ou ambas. Jackson *et al.* (1999 b) determinaram que as espécies perenes do Cerrado utilizam água das camadas mais superficiais (0,5-1,70 m), portanto produzem e mantêm raízes superficiais durante a seca. As decíduas, apesar de apresentarem um sistema radicular profundo com acesso a uma maior disponibilidade de água (Jackson *et al.* 1999 b), podem também estar investindo na produção de raízes nas camadas mais superficiais, onde a absorção de água está sujeita a uma menor restrição hidráulica (Bucci 2001, Meinzer *et al.* 1999). A disponibilidade de água nas camadas profundas do cerrado *s.s.* não se esgota, mesmo no fim da estação seca (Silva 2003), o que indica que o ecossistema possa ser limitado pela capacidade das raízes em absorver água e não pela falta de água. As espécies decíduas devem apresentar um sistema radicular dimórfico (Scholz *et al.* 2002), onde as raízes superficiais complementam a absorção de água, que é limitada para as raízes profundas por restrição hidráulica (Bucci 2001, Meinzer *et al.* 1999).

Mortalidade de raízes finas

A conversão de ecossistemas nativos em pastagens afeta a entrada de carbono para o solo até 1 metro de profundidade via mortalidade de raízes. Ela foi maior no cerrado *s.s.* que nos demais ecossistemas, e maior na pastagem que no campo sujo. Dessa forma, os

resultados encontrados comprovam apenas para o campo sujo, a hipótese de que a mortalidade de raízes finas na pastagem seria maior que a dos ecossistemas nativos. Os resultados sugerem que a entrada de carbono no solo via mortalidade de raízes seja maior no ecossistema dominado por lenhosas e a conversão desse ecossistema em pastagem diminui a entrada de carbono para a matéria orgânica do solo no primeiro metro do solo.

Fisher *et al.* (1994) e Lardy *et al.* (2002) encontraram um padrão inverso, um aumento no estoque de carbono no primeiro metro do solo da pastagem, sendo que Fisher *et al.* (1994) registrou um maior ganho abaixo de 20 cm do solo, sugerindo que a maior entrada de carbono para o solo é oriunda das raízes. O estoque de carbono do solo, entre outros fatores, é determinado pelo estoque e mortalidade de raízes finas. Ambos foram maiores no cerrado *s.s* que na pastagem e no campo sujo. A discrepância encontrada entre o nosso e os demais estudos pode ser função da época em que esse estudo foi realizado, que da mesma forma que descrito para a produção, pode ter subestimado a mortalidade de raízes, principalmente da pastagem e no campo sujo, que é elevada na estação seca, contribuindo para o resultado encontrado.

Em todos os ecossistemas, a mortalidade de raízes na camada muito profunda (4m) foi semelhante, sugerindo que a entrada de carbono nessa camada via raízes finas não é alterada pela mudança no uso da terra.

Conclusão

A dinâmica, produção e mortalidade, de raízes finas dos três ecossistemas respondeu, como esperado, a variação espacial do perfil do solo, sendo maior da(s) camada(s) mais superficial (is) a mais profunda, o que aumenta a eficiência das plantas na captura de recursos. Nos ecossistemas estudados, apenas parte do padrão temporal de produção e mortalidade de raízes finas ao longo do perfil do solo esteve associado à variação temporal e espacial da disponibilidade de recursos (água e nutrientes) no mesmo. A mortalidade nos três ecossistemas, assim como a produção em 4m nos ecossistemas nativos não seguiram o padrão temporal esperado, o primeiro deve ter sido decorrente da época de estudo, e o segundo de artefato metodológico.

A conversão de ecossistemas nativos em pastagens alterou a dinâmica e o estoque de raízes finas no primeiro metro do perfil do solo, sendo que a magnitude e direção dessa alteração estiveram relacionadas com a densidade da vegetação lenhosa do ecossistema nativo. Na conversão do cerrado *s.s.* para pastagem há uma grande alteração no padrão temporal da produção de raízes finas, e nos valores totais de estoque e mortalidade de raízes, que foram maiores no ecossistema nativo. Assim, nessa conversão há uma menor entrada de carbono no primeiro metro do solo via raízes finas. Enquanto na conversão de campo sujo para pastagem há um aumento na produção e mortalidade de raízes finas, havendo uma maior entrada de carbono no solo. Devemos ressaltar, no entanto, que a época de estudo deve ter afetado a comparação entre as estimativas de produção e mortalidade de raízes finas entre os ecossistemas no primeiro metro do solo, superestimando esses parâmetros no cerrado *s.s.* A dinâmica de raízes da camada mais profunda não foi alterada

pela conversão, sendo em todos os ecossistemas uma significativa fonte de carbono para o solo.

Nesse estudo, verificamos que as distintas formas de vida, gramíneas e lenhosas, apresentam estratégias distintas de manutenção do sistema radicular fino na camada superficial (50 cm), o que deve estar associado às características fisiológicas, principalmente as relacionadas ao uso da água, à fenologia da parte aérea e à profundidade do sistema radicular das mesmas. A manutenção e produção de raízes finas das lenhosas na camada mais superficial durante a seca está de acordo com estudos recentes do Cerrado que tem indicado um padrão complexo do uso da água por tais plantas (Moreira *et al.* 2003, Scholz *et al.* 2002, Jackson *et al.* 1999 b). Portanto, os resultados obtidos nesse estudo, parecem nos indicar que o modelo clássico de bipartição do uso da água entre lenhosas e gramíneas (Walker & Noy-Meir 1982) não ocorre no Cerrado.

Discussão final e perspectivas futuras

Em grande parte dos ecossistemas terrestres, a biomassa subterrânea, assim como sua distribuição e dinâmica tem recebido menor atenção que o componente aéreo (John *et al.* 2001, Cairns *et al.* 1997). Quando ela é estudada, sua investigação se restringe a primeira camada do solo (Cannadell *et al.* 1996), negligenciando a profundidade que as raízes alcançam assim como sua dinâmica em maiores profundidades do solo. No Cerrado, o estado atual do conhecimento sobre o sistema subterrâneo é incipiente, apesar de estudos pioneiros terem apontado para a existência de raízes profundas (18 metros de profundidade no estudo realizado por Rawitscher 1948), e do grande investimento da vegetação em biomassa subterrânea (Rizzini & Heringer 1962). O estudo da distribuição e dinâmica do sistema radicular no bioma Cerrado se torna ainda mais relevante frente a extensa e rápida conversão de seus ecossistemas nativos, principalmente, em pastagens (Sano *et al.* 1999), e frente ao cenário de mudança climática global, que está fortemente associado ao estoque e ciclo do carbono nos ecossistemas terrestres. Contudo, esse foi o primeiro estudo a investigar a distribuição da biomassa subterrânea até maiores profundidades em diversos ecossistemas nativos e em uma pastagem plantada no Cerrado, assim como a dinâmica de raízes finas, nunca antes investigada nesse bioma.

O maior estoque de carbono no Cerrado está contido na porção subterrânea dos ecossistemas, no componente subterrâneo da vegetação e na matéria orgânica do solo (Abdala *et al.* 1998). A biomassa subterrânea do Cerrado representa um importante estoque de carbono quando comparado com outras savanas e florestas tropicais. Entre os ecossistemas estudados, a biomassa subterrânea grossa (diâmetro > 2 mm), de maior contribuição para a biomassa total do ecossistema, foi maior naqueles de maior densidade

de vegetação lenhosa, enquanto a biomassa de raiz fina foi semelhante entre todos os ecossistemas. Além disso, a profundidade alcançada pela biomassa subterrânea, tanto grossa quanto fina, aumentou positivamente com a densidade da vegetação lenhosa (com exceção da biomassa de raiz fina do campo sujo), sendo, portanto, afetada pela conversão. Dessa forma, quando se comparou os ecossistemas nativos com a pastagem plantada, encontrou-se uma significativa perda da biomassa subterrânea grossa, de 70 a 87%, dependendo do ecossistema nativo em questão. O efeito da conversão deve ser maior nas camadas mais profundas, pois a distribuição da biomassa grossa e fina na pastagem é mais superficial que nos ecossistemas nativos.

Contudo, quando a comparação entre cerrado nativo e pastagem plantada é feita tomando como base o estoque de carbono na matéria orgânica do solo (MOS), o estoque encontrado nas pastagens é um pouco superior (Neufeldt *et al.* 2002). A maior entrada de carbono no solo da pastagem deve ser via mortalidade de raízes finas. Por exemplo, Fisher *et al.* (1994) determinaram um maior aumento de carbono nas camadas abaixo de 20 cm de profundidade em pastagens bem manejadas nos *llanos* da Colômbia. Porém, no nosso estudo a mortalidade de raízes finas da pastagem foi maior apenas que a do campo sujo, enquanto ambos foram inferiores a do cerrado *s.s.*, contrariando, parcialmente, a nossa hipótese inicial de que a pastagem apresentaria uma maior mortalidade que os ecossistemas nativos. Devemos ressaltar que esse resultado pode ter sido gerado pela época em que foi realizado o estudo de dinâmica de raízes.

Na camada mais profunda (4 m), a mortalidade de raízes foi similar entre os ecossistemas nativos e a pastagem plantada, sugerindo que a conversão não afeta a entrada de carbono via raízes finas nas camadas mais profundas do solo. No entanto, como a distribuição da biomassa de raiz fina registrada até 3 m de profundidade é mais superficial

na pastagem, a entrada de carbono até essa profundidade deverá ser maior nas camadas mais profundas dos ecossistemas nativos. Abaixo de 2 m, a biomassa de raiz fina que já é muito pequena, diminui com a profundidade em todos os ecossistemas. Isso dificulta comparação da mortalidade de raízes finas na profundidade 4 m. Podemos concluir que a conversão altera substancialmente o estoque e a distribuição da biomassa subterrânea no solo, enquanto o efeito da conversão sobre a entrada de carbono no solo via mortalidade de raízes, ainda é incerto.

Apesar da MOS ser um pouco superior na pastagem (ca. 10%), o estoque total, incluindo a biomassa aérea e subterrânea, é menor nesse ecossistema (Aduan 2003). Além disso, as pastagens estudadas, tanto nesse como nos demais estudos citados, são pastagens bem manejadas, sendo que no Cerrado cerca de 50% a 80% da aérea de pastagem é mal manejada e degradada (Costa & Rehman 1999, Barcellos 1996, Macedo 1995). Assim, apenas uma pequena parcela da área ocupada por pastagem no Cerrado seria capaz de acumular maior MOS que os ecossistemas nativos, não podendo, como sugerido por Fisher *et al.* (1994), serem consideradas como importantes sumidouros de carbono na América do Sul (Davidson *et al.* 1995).

Os ecossistemas estudados apresentaram uma distribuição muito profunda do sistema radicular, inclusive a pastagem, e uma pequena biomassa, produção e mortalidade de raízes finas nas camadas mais profundas do solo. No entanto, as raízes profundas desempenham funções de importância muito além de sua representação em biomassa, por exemplo, mantém parte da transpiração dos ecossistemas nativos do Cerrado durante a seca.

O cerrado *s.s.* mantém seu sistema radicular fino na camada superficial, durante a estação seca, diferentemente da pastagem e campo sujo, onde o comprimento de raiz aumenta cerca de 300% da estação seca para chuvosa. Essas diferenças estão associadas às

formas de vida que compõem os ecossistemas estudados, e suas distintas características fisiológicas, fenológicas e profundidade do sistema radicular. A manutenção, assim como a produção de raízes finas em 50 cm de profundidade, durante a seca, no cerrado s.s., corrobora estudos recentes que demonstram para as lenhosas do Cerrado, um complexo padrão de utilização da água no perfil do solo (Moreira *et al.* 2003, Scholz *et al.* 2002, Jackson *et al.* 1999 b). Dessa forma, não se pode mais aceitar o simples modelo de bipartição no uso da água entre gramíneas e lenhosas nesse bioma (Walker & Noy-Meir 1982).

A nossa hipótese inicial acerca do padrão espacial e temporal de produção e mortalidade de raízes finas nos três ecossistemas foi corroborada apenas para a produção nas camadas 50 cm e 1m, que foram maiores durante a estação chuvosa. A mortalidade de raízes nos três ecossistemas, assim como a produção de raízes na profundidade 4 m dos ecossistemas nativos não corroboraram nossa hipótese inicial de que seriam maiores durante a estação seca. A razão pode ter sido o período em que as raízes foram estudadas (julho a março) e as restrições impostas pela metodologia utilizada (o intervalo de tempo entre a instalação dos minirhizotron e o início da coleta de dados e o tempo de duração do estudo). Portanto, para que a dinâmica espacial e temporal de raízes finas nos ecossistemas nativos e na pastagem, assim como as comparações entre os ecossistemas sejam determinados com maior acurácia pelo método de minirhizotrons, os estudos devem ser de longo prazo. Dessa forma, esse estudo prosseguirá a partir de julho de 2004 da forma como vem sendo realizado, porém com coleta de dados durante um (1) ano inteiro. Além disso, nessa ocasião, os minirhizotrons já terão sido instalados há um considerável intervalo de tempo, o que não deve mais afetar a dinâmica das raízes.

Referências

- Abdala, G. C., Caldas, L. S., Haridassan, M., Eiten, G. 1998. Above and belowground organic matter and root:shoot in a Cerrado in Central Brazil. *Brazilian Journal of Ecology* 2(1):11-23.
- Aduan, R. E. 1998. Relações hídricas de duas gramíneas nativas e uma introduzida no Cerrado e sua conexão com as conseqüências da substituição do estrato herbáceo. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. Brasília. 58 p.
- Aduan, R. E. 2003. Respiração de solos e ciclagem de carbono em cerrado nativo e pastagem no Brasil central. Dissertação de Doutorado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. Brasília. 131 p.
- Barcellos, A. O. 1996. Sistemas extensivos e semi-intensivos de produção: pecuária bovina de corte nos cerrados. *In: Biodiversidade e Produção Sustentável de Alimentos e Fibras no Cerrado VIII Simpósio sobre o Cerrado*. EMBRAPA, Brasília (DF). p.130-136.
- Baruch, Z., Ludlow, M. M., Davis, R. 1985. Photosintetic responses of native and introduced C₄ grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67:288-293.
- Baruch, Z., Hernández, A., Montilla, M. G. 1989. Dinamica del crecimiento, fenologia y reparticion de biomassa gramíneas nativas e introducidas de uma sabana neotropical. *Ecotropicos* 2(1):1-13.
- Boddey, R. M., Rao, I. M., Thomas, R. J. 1998. Reciclaje de nutrimentos e impacto ambiental de las pasturas de *Brachiaria*. *In: J. W Miles, B. L Maas., C. B. Valle (eds.). Brachiaria: Biología, agronomía e mejoramento*. CIAT, Cali, Colombia y EMBRAPA/CNPQC, Campo Grande, Brasil. pp 79-95.
- Böhm, W. 1979. *In: W. D. Billings, D. F. Golley, A. O. L. Lange, W. J. S. Olson, O. Ridge (eds.). Methods of studying root systems*. Ecological Studies 33. Springer-Verlag. New York.
- Bucci, S. 2001. Arquitetura hidráulica y relaciones hídricas de árboles de sabanas neotropicales: efectos de la disponibilidad de agua y nutrientes. Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 198 p.
- Caldwell, M. M., Dawson, T. E., Richard, J. H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from roots of plants. *Oecologia* 113: 151-161.
- Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., Schulze, E.D.1996. Maximum rooting depth of vegetation types at global scale. *Oecologia* 108:583-595.

- Cairns, M. A., Brown, S., Helmer, E. H., Baumgardner, G. A. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111:1-11.
- Castro, E. A., Kauffman, J. B. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* 14:263-283.
- Chaplin III, F. S., Bloom, A. J., Field, C. B., Waring, R. H. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience* 37:49-57.
- Clark, D. A. 2004. Tropical forests and global warming: slowing it down or speeding it up? *Front. Ecol. Environ.* 2(2):73-80.
- Corsi, M., Martha-Junior, G. B., Pugotto, D. S. 2001. Sistema radicular: dinâmica e resposta a regimes de desfolha. *In: W. R. S. Mattos (ed.). A produção animal na visão dos brasileiros. FEALQ, Piracicaba. p. 838-852.*
- Costa, F. P. & Rehman, T. 1999. Exploring the link between farmers' objectives and the phenomenon of pasture degradation in the beef production systems of central Brazil. *Agricultural Systems* 61:135-146.
- Davidson, E. A., Nepstad, D. C., Klink, C., Trumbore, S. E. 1995. Pasture soils as carbon sink. *Nature* 376:172-173.
- Delitti, W. B. C., Pausas, J. G., Burger, D. M. 2001. Belowground biomass seasonal variation in two Neotropical savannahs (Brazilian Cerrados) with different fire histories. *Ann. For. Sci.* 58:713-121.
- Dewar, R. C. 1993. A root-shoot partitioning model based on carbon-nitrogen-water interactions and Much phloem flow. *Functional Ecology* 7: 356-368.
- Dixon, R. K., Brown, S., Houghton, R. A., Solomon, A. M., Trexler, M. C. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263: 185-190.
- Dornbush, M. E., Isenhardt, T. M., Raich, J. W. 2002. Quantifying fine-root decomposition: an alternative to buried litterbags. *Ecology* 83 (11): 2985-2990.
- Dubach, M. & Ruselle, M. P. 1995. Reducing cost of estimating root turnover with horizontally installed minirhizotrons. *Agronomy Journal* 87:258-263.
- Eissenstat, D. M. & Caldwell, M. M. 1988. Seasonal timing of root growth in favorable microsites. *Ecology* 69 (3):870-873.
- Eissenstat, D. M., Wells, C. E., Yanai, R. D., Whitbeck, J. L. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147: 33-42.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of central Brazil. *Bot. Rev.* 38:201-341.

- Ende, C. N. V. 1993 Repeated measures analysis: Growth and other time-dependent measures. *In*: S. M. Scheiner, J. Gurevitch (eds.). Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall. N.Y. p. 113-137.
- Fearnside, P. M. & Barbosa, R. I. 1998. Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in Brazilian Amazonia. *Forest ecology and management* 108:147-166.
- Fisher, M. J., Rao, I. M., Ayara, M. A., Lascano, C. E., Sanz, J. I., Thomas, R. J., Vera, R. R. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature* 371: 236-238.
- Fisher, M. J. & Thomas, R. J. 2004. Implications of land use change to introduced pastures on carbon stocks in the central lowlands of tropical South America. *Environment, development and Sustainability* 6:111-131.
- Fitter, A. H. 1991. Characteristics and functions of root systems. *In*: Y., Waisel, A. Eshel, U., Kafkafi (eds.). *Plants roots, the hidden half*. Marcel Dekker, Inc. New York. p.3-38.
- Franco, A. C. 1998. Seasonal patterns of gas Exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species. *Plant ecology* 136:69-76.
- Franco, A. C. 2002. Ecophysiology of woody plants. *In*: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, N.Y. p.178-197.
- Frost, P., Medina, E., Menaut, J.C., Solbring, O., Swift, M., Walker, B. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology international, Special Issue*, 10.
- Furley, P. A. & Ratter, J. A. 1998. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrados and their development. *Journal of Biogeography* 15:97-108.
- Gale, M. R. & Grigal, F. 1987. Vertical root distribution of the northern tree species in relation to successional status. *Canadian Journal of Forest Research*. 17: 829-834.
- Gill, R. A. & Burke, I. C. 1999. Ecosystem consequences of plant life form changes at three sites in the semiarid United States. *Oecologia* 121: 551-563.
- Gill, R. A. & Jackson, R. B. 2000. Global Patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 147:13-31
- Goldstein, G. & Sarmiento, G. 1987. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. *In*: B. H. Walker (ed.). *Determinants of tropical savannas*. Oxford: IRL Press. p.13-35. (IUBS Monograph Series n. 3).

- Goodland, R. & Ferri, M. G. 1979. *Ecologia do Cerrado*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo.
- Gordon, W. S. & Jackson, R. B. 2000. Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology* 81(1): 275-280.
- Guenni, O., Marín, D., Baruch, Z. 2002. Responses to drought of five *Brachiaria* species. I. Biomass production, leaf growth, root distribution, water use and forage quality. *Plant and soil* 243: 229-241.
- Guenni, O., Baruch, Z., Marín, D. 2004. Responses to drought of five *Brachiaria* species. II. Water relations and leaf gas exchange. *Plant and soil* 258: 249-260.
- Hendrick, R. L. & Pregitzer, K. S. 1992. The demography of fine roots in the northern hardwood Forest. *Ecology* 73: 1094-1104.
- Hendrick, R. L. & Pregitzer, K. S. 1993. The dynamics of fine root length, biomass and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of forest research* 23:2507-2520.
- Hendrich, R. L. & Pregitzer, K. S. 1996 a. Applications of minirhizotron to understand root function in forests and other natural ecosystems. *Plant and soil* 185:293-304.
- Hendrich, R. L. & Pregitzer, K. S. 1996 b. Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics in northern hardwood forests. *Journal of Ecology* 84:167-176.
- Higgins, P.A. T., Jackson, R. B., Des Rosiers, J. M., Field, C. B. 2002. Root production and demography in a California annual grassland under elevated atmospheric carbon dioxide. *Global Change Biology* 8:841-850.
- Hoffmann, W. A. & Jackson, R. B. 2000. Vegetation-climate feedbacks in the conversion of tropical savanna to grassland. *Journal of Climate* 13:1593-1602.
- Houghton, R. A. 2003. Why are estimates of the terrestrial carbon balance so different? *Global Change Biology* 9:500-509.
- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change (2001). *Climate Change 2001. Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report of the IPCC*. WMO & UNEP. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 397p.
- Jackson, P. C., Goldstein, G., Meinzer, F., Bustamante, M., Rundel, P., Caldas, L. S., Franco, A. C., Causin, F. 1999 b. Partitioning of soil water among woody plants in a neotropical savanna ecosystem. *Tree Physiology* 19:457-466.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E. Schulze, E. D. A. 1996. Global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108:389-411.

- Jackson, R. B., Manwaring, J. H., Caldwell, M. M. 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* 344: 58-60.
- Jackson, R. B., Mooney, H. A., Schulze, E. D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceeding of the National Academy of Sciences (USA)* 94:7362-7366.
- Jackson, R. B., Moore, L. A., Hoffman, W. A., Pockman, W. T., Linder, C. R. 1999 a. Ecosystem rooting depth determined with caves and DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:11387-11392.
- Jackson, R. B., Schenk, H. J., Jobbágy, E. G., Canadell, J., Colello, G. D., Dickison, R. E., Field, C. B., Friedlingstein, P., Heiman, M., Hibbard, K., Kiclighter, D. W., Kleidon, A., Neilson, R. P., Parton, W. J., Sala, O. E., Sykes, M. T. 2000. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecological Applications* 10 (2):470-483.
- Janssens, I. A., Sampson, D. A., Curiel-Yuste, J., Carrara, A., Ceulemans, R. 2002. The carbon cost of fine root turnover in a Scots pine forest. *Forest ecology and management* 168:231-240.
- Jobbágy, E. G. & Jackson, R. B. 2001. The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry* 53:51-77.
- John, B., Pandey, H. N., Tripathi, R. S. 2001. Vertical distribution and seasonal changes of fine and coarse root mass in *Pinus Kesiya* Royle Ex. Gordon forest of three different ages. *Acta Oecologia* 22: 293-300.
- Johnson, M. G., Tingey, D. T., Phillips, D. L., Storn, M. J. 2001. Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany* 45: 263-289.
- Kauffman, J. B., Cummings, D. L., Ward, D. E. 1994. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. *Journal of Ecology* 82:519-531
- Klink, C. A. 1993. Aspectos ecofisiológicos e demográficos das gramíneas das savanas neotropicais *In: A. Azocar (ed.). Respuestas ecofisiológicas de plantas de ecosistemas tropicales.* Ediciones Cielat, Universidad de Los Andes, Merida. p. 25-50.
- Klink, C. A., Macedo, R. H. & Mueller, C. C. 1995. De grão em grão, o Cerrado perde espaço. Cerrado: Impactos do processo de ocupação. *In: E. S., Martins & C. J. R., Alho (eds.). Documento para Discussão.* WWF & PRO-CER, Brasília, 66p.
- Klink, C. A. & Moreira, A. G. 2000. Valoração do potencial do cerrado em estocar carbono atmosférico. *In: A. G. Moreira & S. Schwartzman (eds.). As Mudanças Climáticas Globais e os ecossistemas brasileiros.* Editora Foco, Brasília. p.85-91.

- Klink, C. A. & Moreira, A. G. 2002. Past and current human occupation, and land use. *In*: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, N.Y. p. 69-88.
- Lardy, L. M., Brossard, M., Assad, M. L. L., Laurent, J. Y. 2002. Carbon and phosphorus stocks of clayey ferralsols in Cerrado native and agroecosystems, Brazil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 92: 147-158.
- Lilienfien, J., Wilcke, W., Zimmermann, R., Gerstberger, P., Araújo, G. M., Zech, W. 2001. Nutrient storage in soil and biomass of native Brazilian Cerrado. *Journal of Plant and Soil Science* 164: 487-495.
- Macedo, M. C. M. 1995. Pastagens no ecossistema Cerrado: pesquisa para o desenvolvimento sustentável. *In*: Anais da 22ª reunião anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia e Simpósio sobre pastagens nos ecossistemas brasileiros: Pesquisa para o desenvolvimento sustentável. Brasília. p-28-62.
- Matamala, R., González-meler, M. A., Jastrow, J. D., Norby, R. J., Schlesinger, W. H. 2003. Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science* 302:1385-1387.
- Meinzer, F. C., Goldstein, G., Franco, A. C. Bustamante, M., Iglar, E., Jackson, P., Caldas, L., Rundel, P. W. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13:273-282.
- Meirelles, M. L. 1990. Produção primária de pastagem de *Brachiaria decumbens*. *Revista Ceres* 37(209):16-24.
- Meirelles, M. L. & Henriques, R. P. 1992. Produção primária líquida em área queimada e não queimada de campo sujo de cerrado (Planaltina-DF). *Acta Botânica Brasileira* 6(2):3-13.
- Menaut, J. C. & Cesar, J. 1982. The structure and dynamics of a west African savanna. *In*: B. J. Huntley & B.H. Walker (eds.). *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin. p. 80-100.
- Miranda, A. C., Miranda, H. S., Dias, I. F. O. & Dias, B. F. S. 1993. Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:313-320.
- Miranda, A. C., Miranda, H. S., Lloyd, J., Grace, J., McIntyre, J. A., Meir, P., Riggan, P., Lockwood, R., Brass, J. 1996. Carbon dioxide fluxes over cerrados *sensu strictu* in central Brazil. *In*: J. H. C. Gash, A. C. Nobre, J. M. Roberts, R. L. Victoria (eds.). *Amazonian Deforestation and Climate*. John Wiley & Sons, Chichester. p. 353-363.

- Miranda, A. C., Miranda, H. S., Loyd, J., Grace, J., Francey, R. J., McIntyre, J. A. Meir, P., Riggan, P., Lockwood, R., Brass, J. 1997. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian Cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant, Cell and Environment* 20: 315-328.
- Miranda, H. S., Bustamante, M. M. C., Miranda, A. C., 2002. The fire factor. *In*: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, N.Y. p.51-68.
- Moraes, J. A. P. V. & Prado, C. H. B. A. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrados vegetation. *In*: F. R. Scarano, A. C. Franco (eds.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the Neotropics*. Series *Oecologia Brasiliensis*, vol. 4. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro. p.45-63.
- Moreira, A. G. & Klink, C. A. 2000. Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting brazilian savannas. *Ecotropicos* 13(1):43-51.
- Moreira, M. Z., Scholz, F. G., Bucci, S. J., Sternberg, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C. 2003. Hydraulic lift in a neotropical savanna. *Functional Ecology* 17: 573-581.
- Motta, P. E. F., Curi, N., Franzmeier, D. P. 2002. Relation of soil and geomorphic surfaces in the brazilian Cerrado. *In*: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, N.Y. p.13-32.
- Murty, D., Kirschbaum, M. F., Mcmurtrie, R. E., Mcgilvray, H. 2002. Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? A review of the literature. *Global Change Biology* 8: 105-123.
- Nadelhoffer, K. J. & Raich, J. W. 1992. Fine root production estimates and belowground carbon in forest ecosystems. *Ecology* 73 (1):1139-1147.
- Nepstad, D., Carvalho, C. R., Davidson, E. A., Jipp, P. H., Lefebvre, P. A., Negreiros, G. H., Silva, E. D. Stone, T. A., Trumbore, S. E., Vieira, S. 1994. The role of deep roots in the hidrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372:666-669.
- Neufeldt, H. N.; Resck, D. V. S.; Ayarza, M. A. 2002. Texture and land-use effects on soil organic matter in Cerrado oxisols, Central Brazil. *Geoderma*, 107: 151-164.
- Norby, R. J. & Jackson, R. B. 2000. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist* 147:3-12.
- Oliveira, P. E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. *In*: S. M. Sano & S. P. Almeida (eds.). *Cerrado - ambiente e flora*. Embrapa / CPAC, Planaltina, DF. p. 169-192.

- Oliveira, P. E. & Gibbs, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195: 311-329.
- Oliveira, O. C., Oliveira, I. P., Alves, B. J. R., Urquiaga, S., Boddey, R. M. 2004. Chemical and biological indicators of decline/ degradation of *Brachiaria* pastures in the Brazilian Cerrado. *Agricultura, Ecosystems & Environment* 103 (2): 289-300
- Oliveira, R. S. 1999. Padrões sazonais de disponibilidade de água nos solos de um cerrado denso e um campo sujo e evapotranspiração. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. Brasília. 69p.
- Oliveira-Filho, A. T. & Ratter, J. A. 2002. Vegetation physionomies and woody flora of the Cerrado biome. *In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds.). The Cerrados of Brazil.* Columbia University Press, N.Y. p.91-120.
- Oliveira-Filho, A. T., Shepherd, G. J., Martins, F. R., Stubblebine, W. H. 1989. Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of cerrado in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5:413-431.
- Paulilo, M. T. S. Felipe, G. M., Dale, J. E. 1993. Crescimento inicial de *Qualea grandiflora*. *Revista Brasileira de Botânica* 16(1):37-46.
- Pinto, A. S. 1999. A relação entre fenologia de espécies lenhosas e a disponibilidade hídrica em um Cerrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. Brasília. 44p.
- Pregitzer, K. S., Hendrick, R. L., Fogel, R. 1993. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen. *New Phytologist* 125:575-580.
- Pregitzer, K. S., King, J. S., Burton, A. J., Brown, S.S. 2000. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist* 147:105-115.
- Price, J. S. & Hendrick, R. L. 1998. Fine root length production, mortality and standing root crop dynamics in an intensively managed sweetgum (*Liquidambar styraciflua* L.) coppice. *Plant and soil* 205: 193-201.
- Pritchard, S. G. & Roger, H. H. 2000. Spatial and temporal deployment of crop roots in CO₂-enriched environments. *New Phytologist* 147:55-71.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of the vegetation of the campos cerrados in southern Brazil. *Journal of Ecology* 36: 237-268.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. *In: S. M., Sano & S. P., Almeida (ed.). Cerrado - Ambiente e flora.* EMBRAPA/CPAC, Planaltina (DF).p.89-152.

- Rice, C. W., Todd, T. C., Blair, J. M., Seastedt, T. R., Ramundo, R. A., Wilson, G. W. T. 1998. Belowground biology and process. *In*: A.K. Knapp, J. M. Briggs, D. C. Hartnett, S. L. Collins (eds.). *Grassland Dynamics: Long term ecological research in Talgrass Prairie*. p. 244-264.
- Richard, J. H. 1984. Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64:21-25.
- Rizzini, C. T. 1965 a. Estudos experimentais sobre o Xilopódio e outros órgãos tuberosos de Plantas do Cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 37 (1):87-113.
- Rizzini, C. T. 1965 b. Experimental studies on seedlings development. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 52:410-426.
- Rizzini, C.T. & Heringer, E. P. 1962. Underground organs of trees and shrubs from some southern Brazilian savannas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 34, 235-247.
- Rocha, H. R., Freitas, H. C., Rosolem, R., Juares, R. I. N., Tannus, R. N. Ligo, M. A., Cabral, D. M. R. & Dias, M. A. F. S. 2002. Measurements of CO₂ exchange over a woodland savanna (cerrado *sensu stricto*) in southeast Brazil. *Biota Neotropica* 2(1) 1-11.
- Rutherford, M. C. 1993. Empiricism and the prediction of primary production at the mesoscale: a savanna example. *Ecological modeling* 67: 129-146.
- Samson, B. K. & Sinclair, T. R. 1994. Soil core and minirhizotron comparison for the determination of root length density. *Plant and soil* 161:225-232.
- Sano, E.A.A., Barcelos, A. O., Bezerra, H. S. 1999. Área e distribuição espacial de pastagens cultivadas no Cerrado brasileiro. *Boletim de pesquisa da Embrapa-Cerrados* 3:1-21.
- Santos, A. J. B., Quesada, C. A., da Silva, G. T., Maia, J., Miranda, H. S., Miranda, A.C., Lloyd, J. 2004. High rates of net ecosystem carbon assimilation by *Brachiaria brizantha* pasture in the brazilian Cerrado. *Global Change Biology* 10:877-885.
- Santos A. J. B., Silva, G. T. D. A., Miranda, H. S., Miranda A. C., Lloyd, J. 2003. Effects of fire on surface carbon, energy and water vapor fluxes over *campo sujo* savanna in central Brazil. *Functional Ecology* 17: 711-719.
- Sarmiento, G. & Vera, M. 1979. Composicion, estructura, biomassa y produccion de diferenes sabanas em los Llanos de Venezuela. *Boletin de la Sociedade de Venezolana de Ciências Naturales* 136:5-41.

- Sasaki, R. M. & Felipe, G. M. 1992. Soil type and early growth pattern in *Dalbergia miscolobium* Benth., a cerrado tree species. *Revista Brasileira de Botânica* 57(4): 603-610.
- Schenk, H. J. & Jackson, R. B. 2002 a. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs* 72(3): 311-328.
- Schenk, J. H. & Jackson, R. B. 2002 b. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/ above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90:480-494.
- Scholz, F. G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22:603-612.
- Schulze, E. D., Mooney, H. A., Sala, O. E., Jobbagy, E., Burchmann, N., Bauer, G., Canadell, J., Jackson, R. B., Loereti, J., Oesterheld, M., Ehleringer, J. R. 1996. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* 108:503-511.
- Shaver, G. R. & Aber, J. D. 1996. Carbon and nutrient allocation in terrestrial ecosystems. *In: A. I. Breymeyer, D. O. Hall, J. M. Melillo, G. I. Agren (eds.). Scope 56 – Global change: effects on Coniferous Forests and Grassland.* p.183-196.
- Silva, J. E., Resck, D. V. S., Corazza, E. J., Vivaldi, L. 2004. Carbon storage in clayey Oxisol cultivated pastures in the "Cerrado" region, Brazil. *Agricultura, Ecosystems & Environment* 103 (2): 357-363.
- Silva, L. B. P. 2003. Disponibilidade de água para as plantas e evapotranspiração em cerrado denso, um cerrado strictu sensu e uma pastagem plantada. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília. Brasília. 42 p.
- Silver, W. L. & Miya, R. K. 2001. Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia* 129:407-419.
- Singh, J. S., Lauenroth, W. K., Kunt, H. W., Swift, D. M. 1984. Bias and random errors in estimators of net root production: a simulation approach. *Ecology* 65(6):1760-1764.
- Steele, S. J., Gower, S. T., Vogel, J. G., Norman, J. M. 1997. Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree physiology* 17:577-587.
- Stone, E. L. & Kalisz, P. J. 1991. On the maximum extent of tree roots. *Forest Ecology and Management* 46:59-102.
- Tarré, R., Macedo, R., Cantarutti, R. B., Rezende, C. de P., Pereira, J. M., Ferreira, E., Alves, B. J. R., Urquiaga, S., Boddey, R. M. 2001. The effect of the presence of a

- forage legume on nitrogen and carbon levels in soils under *Brachiaria* pastures in the Atlantic forest region of the south of Bahia, Brazil. *Plant and soil* 234: 15-26.
- Thornley, J. H. M. 1972. A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. *Annals of Botany* 36:419-430.
- Tierney, G. L. & Fahey, T. J. 2001. Evaluating minirhizotron estimates of fine root longevity and production in the forest floor of a temperate broadleaf forest. *Plant and soil* 229: 167-176.
- Trumbore, S. E., Davidson, E., Camargo, P., Nepstad, D., Martinelli, L. 1995. Belowground cycling of carbon in forest and pastures of Eastern Amazonia. *Global Biogeochemical Cycles* 9:515-528.
- Van Noordwijk, M., Pagar, A., Floris, J. 1985. A new dimension to observations in minirhizotrons: a stereoscopic view on root photographs. *Plant and Soil* 86:447-453.
- Van Noordwijk, M., Martikainen, P., Botter, P., Cuevas, E., Rouland, C., Dhillon, S. S. 1998. Global change and root function. *Global Change Biology* 4: 759-772.
- Vivaldi, L. J. 1999. Análise de experimentos com dados repetidos ao longo do tempo ou espaço. Embrapa Cerrados, Planaltina (DF). 52 p.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Palmiotto, P. A., Boon, P., O'Hara, J., Asbjornsen, H. 1996. Review of root dynamics in Forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187:159-219.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Bloomfield, J. 1998. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant and Soil* 200: 71-89.
- Walker, B. H. & Noy-Meir, I. 1982. Aspects of stability and resilience of savanna ecosystems. In: B. J. Huntley & B. H. Walker (eds.). *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin. p.577-590.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.